Physiologische Untersuchungen am Stamm und im Kronenraum eines Fichtenaltbestandes nach experimenteller Manipulation des Wasser- und Ionenhaushaltes (Dachprojekt Solling)

> Institut für Waldbau I der Universität Göttingen

Physiologische Untersuchungen am Stamm und im Kronenraum eines Fichtenaltbestandes nach experimenteller Manipulation des Wasser- und Ionenhaushaltes (Dachprojekt Solling)

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen

> vorgelegt von Ann-Carolin Meyer geboren in Bremen

> > Göttingen 2001

D 7

- 1. Gutachter: Prof. Dr. Achim Dohrenbusch
- 2. Gutachter: Prof. Dr. Andrea Polle

Tag der mündlichen Prüfung: 01. Juni 2001

Diese Arbeit wurde durch die Niedersächsische Staats- und Universitätsbibliothek, Platz der Göttinger Sieben, 37073 Göttingen, unter folgender Internet-Adresse veröffentlicht:

http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2002/meyer/index.html

Danksagung

Zunächst möchte ich all jenen danken, die an der Entstehung dieser Arbeit beteiligt waren. Ich danke Herrn Prof. Dr. Achim Dohrenbusch für seine stete Diskussionsbereitschaft und die vielen Anregungen über Zeit und Raum hinweg, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben. Ich danke Herrn Prof. Dr. Lamersdorf für die Beantwortung vieler dachspezifischer Fragen und den wertvollen Literaturhinweisen. Für die freundliche Durchsicht des Manuskripts danke ich Frau Prof. Dr. Polle.

Für die technische Betreuung der Geräte danke ich David Pryor. Frank Schüddekopf, Karl Heinz Heine und Andreas Parth danke ich für die zahlreichen Fahrten mit dem Kran und den Beistand bei Wind und Stromausfall. Für die Wartung des Krans und die persönliche Aufsicht bei den Alleinfahrten im letzten Jahr danke ich ganz besonders Heinz Zimmer, der mich immer herzlich auf den Flächen empfangen hat. Für Unterstützung im Labor danke ich Anke Nannen und Charlotte Suner. Allen Mitarbeitern des Instituts für Waldbau sei für die freundschaftliche Atmosphäre gedankt. Mein Dank gilt auch allen Mitarbeitern des Instituts für Bodenkunde und Waldernährung, des Instituts für Bioklimatologie und des Instituts für Forstbotanik, die mir im Laufe der Jahre in irgendeiner Form geholfen haben.

Außerdem danke ich meinen Eltern Johann und Hella für die langjährige finanzielle Unterstützung und Wiebke für die Betreuung unserer Töchter Livia Zoë und Theresa Marit, während ich am Computer saß. Ganz besonders danke ich aber meinem Mann Michael für das Entwerfen des Layouts von Graphiken und Tabellen sowie das Austüfteln der Formate und natürlich vor allem für seine Ruhe, Geduld und Fürsorge, ohne die diese Arbeit nicht entstanden wäre.

Inhaltsverzeichnis

1.	Einle	eitung	1
1	.1 Zie	lsetzung der Arbeit	2
1	.2 Dat	tenbedarf aus anderen Arbeitsgruppen	3
2.	Mate	rial und Methoden	4
2	1 Sta	ndortheschreibung	Λ
4	•1 5ta	Laga und Allgamainklima das Untersuchungsgabietes	-
	2.1.1	Witterung im Untersuchungszeitraum	4
	2.1.2	Geologie und Boden	4
	2.1.5	Deposition	0 7
2	2.1.4	Deposition	'
7	221	Der Versuchsbestand	/ 7
	2.2.1	Installationen auf den Versuchsflächen	9
	2.2.2	Das Entsauerungsexperiment	
	2.2.4	Das Austrocknungsexperiment	12
2	.3 An	gewandte Messverfahren	13
	2.3.1	Höhen- und Dickenwachstum	13
	2.3.2	Gesundheitszustand und Streufall	14
	2.3.3	Nährelemente und Schwermetalle	14
	2.3.4	Gaswechsel und Transpiration	15
	2.3.	4.1 Aufbau und Messprinzip	15
	2.3.	4.2 Durchführung der Messungen	16
	2.3.	4.3 Bezugsgrößen	17
	2.3.	4.4 Gaswechselberechnungen	17
	2.3.5	Osmotische Potenziale	18
	2.3.6	Messung der Stammdurchmesseränderungen	19
	2.3.7	Saftflussmessungen	19
2	.4 Erf	assung begleitender Parameter	21
2	.5 Sta	tistische Auswertung	21
3.	Erge	bnisse	22
2	1 De	donwassorzustand	
3	•1 DU	Verteilung der ausgehrachten Degenmengen	22
	310	Verlauf der Rodensaugspappung	22
	3.1.2	venaur der Dodensaugspännung	22

3.2	Wao	chstumsreaktionen der Fichten	28
3	.2.1	Durchmesserzuwachs	28
3	.2.2	Höhenwachstum	34
3	.2.3	Fruktifikation	36
3	.2.4	Streufall	38
3	.2.5	Schadsymptome	41
3	.2.6	Zusammenfassung der Ergebnisse der Wachstumsreaktionen	43
3.3	Ana	lysen der Element-Gehalte in Fichtennadeln	45
3	.3.1	Die Makronährstoffe und Spurenelemente	46
	3.3.1	.1 Stickstoff	46
	3.3.1	.2 Phosphor	46
	3.3.1	.3 Kalium und Natrium	47
	3.3.1	4 Kalzium	49
	3.3.1	.5 Magnesium	50
	3.3.1	.6 Mangan	50
	3.3.1	7 Eisen	53
3	.3.2	Schwefel, Aluminium und Schwermetalle	53
	3.3.2	1 Schwefel	53
	3.3.2	2 Aluminium	54
	3.3.2	3 Zink, Kupfer, Cadmium und Blei	56
3	.3.3	Die Stickstoffquotienten N/P, N/K, N/Ca und N/Mg	58
3	.3.4	Beziehungen der Nadelelementgehalte zu den Konzentrationen der Kronentraufe	62
3	.3.5	Zusammenfassung der Elementanalysen in Fichtennadeln	64
3.4	Gas	wechsel und osmotische Potenziale	66
3	.4.1	Ergebnisse langfristig angelegter Gaswechselmessungen an ausgewählten Fichten	
		unterschiedlich manipulierter Versuchsflächen	66
	3.4.1	1 Verlauf des Netto-CO ₂ -Austausches, der Transpiration und des Wassernutzungsquotienten	
		zweier Kronenbereiche in den Vegetationsperioden 1994 und 1995	67
	3.	4.1.1.1 Entsauerungsexperiment (D1)	67
	3.	4.1.1.2 Austrocknungsexperiment (D3)	72
	3.	4.1.1.3 Kontrolldachexperiment (D2) und Freifläche (D4)	76
	3.4	4.1.1.4 Flächenübergreifender Vergleich des Netto-CO ₂ -Austausches und des	
		Wassernutzungsquotienten	83
	3.4.1	2 Reaktionen der Gaswechselparameter nach Beendigung künstlich induzierter	
		Austrocknungsperioden durch Wiederbefeuchtung	86
	3.4.1	3 Gaswechsel unter Berücksichtigung der Bezugsgrößen Nadeloberfläche und	
		Nadeltrockengewicht	88

3.	.4.2 V	ergleich des Gaswechsels von Fichten des Entsauerungs- bzw. Austrocknungs-	
	e	xperiment mit Fichten der Kontrollflächen	_ 91
	3.4.2.1	Netto-CO2- und H2O-Austausch von Zweigabschnitten einzelner Fichten	91
	3.4.2.2	Modellbildung zur Schätzung des Netto-CO ₂ -Austausches von Fichten	94
	3.4.2.3	Überprüfung der Modelle zur Schätzung des Netto-CO ₂ -Austausches	96
	3.4.2	2.3.1 Ergebnisse tatsächlich gemessener Netto-CO ₂ - und H ₂ O-Austauschraten sowie	
		Wassernutzungskoeffizient am Gesamtbestand der Versuchsflächen 1996	97
	3.4.2	2.3.2 Überprüfung der Regressionsmodelle durch Vergleich gemessener und geschätzter	
		Netto-CO ₂ -Austauschraten 1996	_ 100
3.	.4.3 L	ichtabhängigkeit der CO ₂ -Austauschrate und des Wassernutzungsquotienten	_ 103
3.	.4.4 E	influss der Bodenfeuchte und Nährstoffversorgung auf den Gaswechsel	_ 106
3.	.4.5 C	Smotische Potenziale	_ 108
3.	.4.6 Z	usammenfassung der Gaswechselergebnisse	_ 111
3.5	Stam	ndurchmesseränderungen und Saftfluss	_114
3.	.5.1 K	urzfristige radiale Durchmesserschwankungen	_ 114
	3.5.1.1	Stammradiusänderungen im Jahresverlauf	_ 115
	3.5.1.2	Stammradiusänderungen im Tagesverlauf	_ 117
	3.5.1.3	Tägliche Amplituden der Stammradiusänderungen	_ 119
	3.5.1.4	Vergleich der Durchmesserschwankungen von Fichten der Austrocknungs- und Kontrollf	läche
		zum Zeitpunkt der Wiederbefeuchtung 1993 und 1994	_ 121
	3.5.1.5	Radiale Durchmesseränderungen in verschiedenen Stammhöhen einer Fichte	_ 123
	3.5.1.6	Beziehungen der radialen Durchmesserschwankungen zum Klima	
		und Bodenwasserhaushalt	_ 125
3.	.5.2 S	aftflussmessungen	_ 129
	3.5.2.1	Tagesgänge des Saftflusses und der Radiusschwankungen	_ 129
	3.5.2.2	Beziehungen zwischen den Tagessummen des Xylemflusses und der Amplitude der täglich	chen
		Schrumpfung	_ 135
	3.5.2.3	Beziehungen zwischen den Tagessummen des Xylemflusses und der Witterung	_ 137
	3.5.2.4	Xylemflussmessungen an zwei Fichten	_ 138
3.	.5.3 Z	usammenfassung der radialen Durchmesserschwankungen und des Saftflusses	_ 140
4. D	Diskuss	sion	_142
4.1	Direk	te und indirekte Wirkungen von Immissionen und Trockenheit	_142
4 2	Allger	neine Probleme des Dachproiekts	147
7.4	Angei	neme i robenie des Daenprojekts	_ 174
4.3	Wach	stumsreaktionen	_144
4.4	Nadel	elementanalysen	_150
4.5	Gasw	echsel- und Potenzialmessungen	_154

4.6 Radiale Durchmesserschwankungen und Saftfluss	164
4.7 Schlussfolgerungen	169
5. Zusammenfassung	172
Kurzfassung	174
Abstract	175
6. Literaturverzeichnis	177
7. Anhang	190

1. Einleitung

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen des interdisziplinären Forschungsvorhabens "Experimentelle Manipulation der Wasser- und Stoffkreisläufe eines Fichtenwald-Ökosystems" im niedersächsischen Solling, kurz Dachprojekt genannt. Das Dachprojekt knüpft an die 1966 innerhalb des Internationalen Biologischen Programms (IBP) begonnenen langjährigen Messungen im Solling an. Die Versuchsbestände, darunter ein Buchen- und ein Fichtenwald, wurden seitdem von verschiedenen wissenschaftlichen Disziplinen gleichzeitig untersucht (ELLENBERG et al. 1986). Die Forschungsstrategie zu Beginn dieser Untersuchungen kann als "messende Beobachtungen" charakterisiert werden, deren Experimentatoren die Witterung und der Mensch durch Zufuhr von Luftverunreinigungen waren (ULRICH 1993). Die im Solling gewonnenen Erkenntnisse trugen dazu bei, dass die in den Wäldern beobachteten Absterbeerscheinungen erstmals als Folge von Nährstoffverarmung und Bodenversauerung durch Säureeintrag begriffen wurden. Sie bildeten die Entscheidungsbasis für die Großfeuerungsanlagen-Verordnung zur Reduzierung der Emissionen von SO₂ und für die Einführung bleifreien Benzins (ULRICH 1993). Die Erweiterung der Versuchsflächen 1989 ermöglichte die Einrichtung des Dachprojekts, bei dem es sich um ein Großexperiment handelt, in dem zentrale Hypothesen der "messenden" Ökosystem-Waldschadensforschung im überprüft und Freiland werden sollten (BREDEMEIER et al. 1993). Zu diesem Zweck wurden drei transparente Dachkonstruktionen in einem Fichtenreinbestand errichtet, die eine Sammlung und Veränderung der Niederschläge ermöglichten. Die experimentelle Manipulation von Qualität und Quantität der Bestandesniederschläge erlaubte komplexe Fragen in einem relativ unveränderten Ökosystem zu testen. Im Gegensatz zu Laborexperimenten, die spezielle Fragestellungen an Ökosystemausschnitten untersuchen, wurde im Dachprojekt die Reaktion des ganzen Systems auf Umweltveränderungen erfasst (LAMERSDORF & BLANCK 1993).

In verschiedenen Teilvorhaben des Dachprojekts wurden Untersuchungen zum Stoff- und Bodenwasserhaushalt (Institut für Bodenkunde und Waldernährung), zur Erfassung des Wachstums und baumphysiologischer Prozesse (Institut für Waldbau und Waldökologie, AG Baumphysiologie), zum Wachstum der Feinwurzeln (Institut für Waldbau und Waldökologie, AG Wurzeln) und zur Bodenfauna (Institut für Zoologie und Anthropologie) durchgeführt. Die Dachexperimente waren in die EU-Projekte EXMAN (<u>Experimental Man</u>ipulation of Forest Ecosystems in Europe) und NITREX (<u>Nitr</u>ogen Saturation <u>Experiments</u>) eingebunden. Vergleichbare Dachexperimente an der Westküste Dänemarks, im Südwesten von Irland, in

1

den Niederlanden und in Bayern gewährleisteten, dass die Experimente unter verschiedenen Umweltbedingungen und entlang eines Gradienten der atmosphärischen Stoffbelastungen durchgeführt wurden. Im Mittelpunkt des Dachprojekts im Solling standen die Schadstoff-Einträge (Entsauerungsexperiment) und der Wasserhaushalt (Austrocknungsexperiment) eines Fichtenwaldökosystems.

1.1 Zielsetzung der Arbeit

Das <u>Entsauerungsexperiment</u>, bei dem ein sogenannter "vorindustrieller" Niederschlag ausgebracht wurde, diente der Klärung folgender Fragen:

• Welche Wirkungen hat eine starke Verminderung des Säure- und Stickstoffeintrags im abiotischen (Bodenlösung) und im biotischen (Wurzel- und Kronenraum) Teil eines Fichtenwaldökosystems?

• Wie schnell und in welchem Umfang wird sie in den unterschiedlichen Ökosystemkompartimenten wirksam?

Das <u>Austrocknungsexperiment</u>, bei dem vier sommerliche Trockenphasen simuliert wurden, diente der Klärung folgender Fragen:

Welche Wirkungen hat eine sommerliche Austrocknung und Wiederbefeuchtung auf den Stoffhaushalt und die unter- bzw. oberirdischen Bestandesteile eines Fichtenwaldökosystems?
Wie schnell und in welchem Umfang wird eine Regeneration nach Trockenstress in den unterschiedlichen Ökosystemkompartimenten wirksam?

Innerhalb des Dachprojekts wurde von der AG Baumphysiologie des Instituts für Waldbau und Waldökologie die Aufgabe der ertragskundlichen und physiologischen Messungen übernommen. Da Ergebnisse nur langfristig zu erwarten waren und eine Vergleichbarkeit mit den von GROTE (1993) in der vorexperimentellen Phase gewonnenen Daten gewährleistet werden sollte, wurde die Aufnahmemethodik fortgeführt und den veränderten Fragestellungen angepasst. Die vorliegende Arbeit entstand während der intensiven Versuchsphase von 1994 bis 1996. In die Ergebnisse wurden Daten der Jahre 1992 und 1993 einbezogen, die einer von Dr. Rüdiger Grote und Prof. Dr. Achim Dohrenbusch angelegten Datenbank entstammen. Die extensive Versuchsphase des Teilvorhabens von 1996 bis 1998 wurde von Dr. Stefan Jaehne untersucht. Der Schwerpunkt der vorgelegten Arbeit besteht darin, Entwicklungen und Unterschiede wachstumsanalytischer und baumphysiologischer Merkmale zu bestimmen und mögliche Einflussfaktoren zu identifizieren. Die Erfassung von Stressreaktionen, Anpassungsstrategien und Erholungseffekten soll langfristig einen Beitrag zur Prognose künftiger Entwicklungen bei wählbaren Szenarien veränderter Nährstoff- und Wasserversorgung leisten. Unter Berücksichtigung der übergeordneten Hypothesen des Dachprojekts werden für das Teilvorhaben folgende Fragen beantwortet:

1. Welche Wirkungen haben verminderte Säure- und Stickstoffeinträge (Entsauerung) bzw. sommerliche Trockenperioden in Verbindung mit atmosphärischen Schadstoffeinträgen (Austrocknung) auf

- den Dicken- und Höhenzuwachs sowie die Fruktifikation?
- das optische Erscheinungsbild sowie den Streufall?
- die Ernährungssituation der Nadeln?
- den Netto-CO₂-Austausch und die Transpiration sowie das osmotische Potenzial?
- 2. Welche Auswirkungen hat die Wiederbefeuchtung eines ausgetrockneten Bodens auf
- den Netto-CO₂-Austausch und die Transpiration sowie das osmotische Potenzial?
- die radialen Durchmesserschwankungen und den Saftfluss?

3. In welchen Zeitraum ist eine Regeneration von Fichten nach Schadstoffreduktion bzw. Trockenstress möglich?

1.2 Datenbedarf aus anderen Arbeitsgruppen

Für die Beurteilung der im Rahmen des Teilvorhabens "Ökophysiologie des Baumbestandes" erhobenen Untersuchungsergebnisse war eine Zusammenarbeit mit den Gruppen Infrastruktur, Bodenchemie und Stoffhaushalt sowie Bodenwasserhaushalt des Instituts für Bodenkunde und dem Institut für Bioklimatologie erforderlich. Für die Zusammenarbeit und Bereitstellung von Daten sei an dieser Stelle Dr. Kai Blanck, Dr. Michael Bredemeier, Dr. Norbert Lamersdorf, Dr. Jochen Schmidt, Dr. Jun Xu und Dipl.-Phys. Heiner Kreilein sowie den Mitarbeitern Heinz Zimmer und Boris Hodzic gedankt.

2. Material und Methoden

2.1 Standortbeschreibung

2.1.1 Lage und Allgemeinklima des Untersuchungsgebietes

Die Messflächen des Dachprojekts liegen ca. 50 km nordwestlich von Göttingen und gehören zum Wuchsbezirk Hoher Solling. Das Klima im Solling ist subozeanisch geprägt und trotz der geringen Höhe von maximal 528 m über N.N. als montan einzustufen (GRAVENHORST & SZAREJKO 1990). Im Jahresverlauf wechseln milde Winter mit kühlen Sommern. Vorwiegend Südwest- und Westwinde bringen hohe Niederschläge, die gleichmäßig über das ganze Jahr verteilt fallen. Die mittlere Niederschlagssumme beträgt 1090 mm. Davon fallen 565 mm in der forstlichen Vegetationsperiode von Mai bis September. Das langjährige Mittel der Lufttemperatur liegt bei 6.4°C, das Temperaturmittel der Vegetationsperiode beträgt 12.8°C. Da die Abweichungen von den langjährigen Mittelwerten beträchtlich sein können, werden zusätzlich die klimatischen Bedingungen für den Zeitraum von 1983 bis 1996 angegeben (gemessen vom DWD, Station Silberborn/Solling). In diesem Zeitraum betrug die mittlere jährliche Niederschlagsmenge 1059 mm und die mittlere jährliche Lufttemperatur 7.1°C (Tab. 1).

Zeitraum	Temperatur	[°C]	Niederschlag [mm]				
	Mai-September	Gesamt	Mai-September	Gesamt			
1950-1990	12.8	6.4	565	1090			
1983-1996		7.1		1059			
1990	13.3	8.1	381	996			
1991	12.9	7.4	317	822			
1992	14.9	7.9	331	1050			
1993	12.8	6.9	556	1223			
1994	14.4	8.1	406	1304			
1995	13.9	7.4	507	1154			
1996	12.3	5.8	371	850			

Tab. 1: Jahreswerte von Temperatur und Niederschlag im langjährigen Mittel und in den Messjahren von 1993 bis 1996

2.1.2 Witterung im Untersuchungszeitraum

In Tabelle 1 sind die jährlichen Mittel- und Summenwerte der Lufttemperatur und des Niederschlags für das gesamte Jahr bzw. die Vegetationsperiode seit Beginn des Dachexperiments von 1990 bis 1996 angegeben. Die hier beschriebene Witterung umfasst nur die Jahre von 1993 bis 1996. Die Jahresmittelwerte der Lufttemperatur und die Niederschlagssummen zeigen, dass die Jahre 1993 bis 1995 wärmer und feuchter als die langjährigen Mittel waren, während das Jahr 1996 deutlich kühler und trockener war. Bei Betrachtung der Temperaturen und Niederschlagssummen der Vegetationsperiode waren die Sommer der Jahre 1993 bis 1995 ebenfalls wärmer, aber deutlich trockener als die langjährigen Mittel, während es im Sommer 1996 kühler, aber ebenfalls trockener als das langjährige Mittel war (Tab.1).

Das Jahr 1993 zeigte einen sehr ausgeglichenen Temperaturverlauf mit zwei leichten Frostperioden im Februar und November und einem bereits im April beginnenden sehr warmen Frühling. Der Sommer war gleichmäßig ohne Spitzenwerte temperiert. Auch die Niederschläge fielen gleichmäßig über das Jahr verteilt. Lediglich im Juli (153 mm) und Dezember (204 mm) fiel deutlich mehr Regen (Abb. 1a). Das Jahr 1994 erwärmte sich nach einem Kälteeinbruch im Februar in den Frühlingsmonaten nur langsam, da es im März und April mit zusammen 320 mm überdurchschnittlich viel regnete. Im Juli wurde mit 19.9°C die Spitzentemperatur aller Messjahre erreicht. Auch die Temperatur der Vegetationsperiode lag rund 1.6°C höher als das langjährige Mittel. Trotz einer mit 406 mm Niederschlag sehr trockenen Vegetationsperiode fiel in diesem Jahr mit 1304 mm die höchste Niederschlagsmenge der gesamten Messperiode (Abb. 1b). Auch 1995 wurde nach einem milden Februar mit viel Niederschlag und Plusgraden ein warmes Jahr. Mit 18.5°C im Juli war es nicht so warm wie im Juli des Vorjahres, doch der August war mit 16.8°C der wärmste August der gesamten Messperiode. Mit 507 mm Regen fiel nur 44% des Niederschlags in der Vegetationsperiode. Insgesamt war 1995 trockener als das Vorjahr, da der Oktober mit 10.9°C und nur 24 mm Niederschlag ausgesprochen warm und trocken war (Abb. 1c). 1996 folgte einer sehr kalten Frostperiode von Januar bis März ein trockener Frühsommer, der durch einen milden und recht warmen April gekennzeichnet war. Dass dennoch 44% der Niederschläge in der Vegetationszeit fielen, ist den im Juli und August auftretenden Regenfällen zuzuschreiben. In diesem August fielen mit 119 mm nicht nur die höchsten Niederschläge eines Augusts in allen Messjahren, sondern auch die bis dahin höchsten Niederschläge des Jahres 1996. Das Jahr war nicht nur zu trocken, sondern auch zu kühl, wie die Temperatur der Vegetationszeit mit 12.3°C zeigte (Abb. 1d).

5



Abb. 1a-d: Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse in den Jahren 1993-1996 (Station Neuhaus-Silberborn) Linie: Temperatur, Balken: Niederschlag

2.1.3 Geologie und Boden

Die Versuchsflächen befinden sich in 510 m Höhe über N.N. auf einem Buntsandsteinplateau, das mit durchschnittlich 70 cm Löss bedeckt ist. Aus dem Verwitterungsmaterial hat sich eine mäßig podsolierte, schwach pseudovergleyte Braunerde-Parabraunerde entwickelt. Bei einer von HEUPEL (1989) durchgeführten systematischen Bodenkartierung traten auf einer Teilfläche (im Bereich der Entsauerungsfläche, siehe Kap. 2.2.1.) Bohrungen mit Podsolierungsmerkmalen und Holzkohlereste auf, die auf anthropogene Störungen hindeuten. Die mittleren Bodentypen der Teilflächen unterschieden sich aber nicht wesentlich voneinander. Die Humusauflage wurde als feinhumusreicher Moder angesprochen. Die natürliche Nährstoffarmut des Bodens hat sich durch Säuredeposition noch verschärft, so dass extrem saure und nährstoffarme Bedingungen vorherrschen (BREDEMEIER et al. 1995). Die starke Versauerung der Sollingböden zeigt sich am hohen Anteil von Protonen und Eisen in 0-10 cm Tiefe und dem geringen Anteil von Natrium-, Kalium-, Kalzium und Magnesium-Kationen in allen Tiefenstufen (BLANCK et al. 1993).

2.1.4 Deposition

In den vergangenen Jahrzehnten hat der Solling durch anthropogen bedingte Emissionen, insbesondere von Sulfat und Säure sowie Stickstoffverbindungen, starke Veränderungen im Boden-Ionenhaushalt verkraften müssen. Die Sulfat-Einträge sind inzwischen als Folge wirkungsvoller Entschwefelungsanlagen und der Schließung veralteter Kraftwerksanlagen in den östlichen Bundesländern stark zurückgegangen. Betrug 1975 die Sulfat-S-Deposition der Kronentraufe eines benachbarten Fichtenaltbestand noch 105 kg·ha⁻¹·a⁻¹, so war sie 1990 auf 44 kg·ha⁻¹·a⁻¹ gesunken (ULRICH 1993). Seit 1990 stehen außerdem detaillierte Depositionsraten im Bereich der Dachflächen zur Verfügung. Auch in der Kronentraufe der als Referenz dienenden Freifläche D0 (siehe Kap. 2.2.1.) sank die Sulfat-S-Deposition von 1990 bis 1996 um 18 kg von 44 auf 26 kg·ha⁻¹·a⁻¹ (LAMERSDORF et al. 1999). Die Stickstoff-Einträge zeigten allerdings von 1975 bis 1990 aufgrund zunehmender Immission aus Intensivtierhaltung und Straßenverkehr steigende Tendenz. So stieg die Summe aus Ammonium und Nitrat in der Kronentraufe des benachbarten Fichtenaltbestandes von 37 auf 42 kg·ha⁻¹·a⁻¹ an (ULRICH 1993). Trotz Katalysator und anderer Gegenstrategien könnte sich dieser Trend wegen des weiter steigenden Verkehrsaufkommens verstärken. In der Kronentraufe der als Referenz dienenden Freifläche D0 zeigten die Einträge von Ammonium und Nitrat von 1990 bis 1996 allerdings keine starken Veränderungen und schwankten im Mittel um 33.9 ± 5.0 kg·ha⁻¹·a⁻¹ (LAMERSDORF et al. 1999).

2.2 Das Dachprojekt

2.2.1 Der Versuchsbestand

Der 1933 im Zaun aus reiner Fichte gepflanzte Untersuchungsbestand von 3.2 ha Größe gehört zum Forstamt Dassel (ehemals Forstamt Neuhaus, Abt. 257j) und ist dem Siebenstern-Fichtenforst zuzuordnen. Dieser Verband entspricht nicht der potentiell natürlichen Vegetation im Solling, die durch den artenarmen Hainsimsen-Buchenwald (Luzulo-Fagetum) gebildet wird (GERLACH 1970). Viele Bäume weisen asymmetrische Stammquerschnitte infolge starker Schälschäden und verdickte Stammanläufe durch Rotfäulebefall auf. Zu Experimentbeginn fielen die Fichten in die Schadklassen schwach und mittelstark geschädigt, dies entspricht Nadelverlusten von 11-25% bzw. 26-60%. Neben Nadelverlusten wiesen die älteren Nadeljahrgänge typische Gelbverfärbungen als Folge von Magnesium-Mangel auf. Der Versuchsbestand wurde in mehrere Teilflächen unterteilt, von denen drei Flächen überdacht wurden und eine Fläche unbedacht blieb. Die drei errichteten Dächer werden im nachfolgenden Text als <u>Entsauerungsdach D1</u>, <u>Kontrolldach D2</u> und <u>Austrocknungsdach D3</u> und die unbedachte Fläche als <u>Freifläche D0</u> bezeichnet. Da die Fichten der Freifläche D0 nicht mit dem Kran erreichbar waren, wurden die zwischen den Dächern D1 und D2 sowie D2 und D3 stehenden Fichten als weitere Kontrolle ausgewählt und mit <u>Freifläche D4</u> bezeichnet.

In Tabelle 2 werden einige Bestandes- und Mittelstammdaten der ausgeschiedenen Flächen zum Zeitpunkt des Dachschlusses 1991 verglichen. Die Brusthöhendurchmesser bzw. Grundflächenwerte der arithmetischen Mittelstämme der Dachflächen lagen zwischen 27.2 und 28.2 cm bzw. 47.9 und 53.8 m²·ha⁻¹. Die hohen Grundflächenwerte sind eine Folge der durch Schälschäden und Rotfäulebefall verdickten Stammanläufe. Der Brusthöhendurchmesser bzw. die Grundfläche der Freiflächenfichten D0 war allerdings mit 29.7 cm bzw. 65.8 m²·ha⁻¹ den Fichten der Flächen D1, D2 und D3 überlegen. Signifikante Unterschiede zwischen den Bäumen der untersuchten Teilflächen ergaben sich aber nicht. Während für die Ermittlung der Wachstumsreaktionen und der Nährstoffsituation alle Fichten des Gesamtbestandes untersucht wurden, konnte für die physiologischen Messungen nur eine Stichprobe der Fichten jeder Fläche bearbeitet werden. Die ertragskundlichen Merkmale der für die Gaswechsel-, Stammradiusschwankungen- und Saftflussmessungen ausgewählten Stichprobenfichten werden im jeweiligen Ergebnisteil gesondert vorgestellt.

	FLÄCHE D1		FLÄCHE D2		FLÄCHE D3		FLÄCHE D0	
	MW	St	MW	St	MW	St	MW	St
BHD [cm]	27.3	4.4	27.2	4.5	28.2	4.0	29.7	3.9
Höhe [m]	20.4	2.0	19.7	2.4	20.3	1.2	19.4	2.0
Grundfläche [m ² ·ha ⁻¹]	53.8	-	47.9	-	48.6	-	65.8	-
Anzahl Bäume / Fläche	27	-	24	-	23	-	28	-
Anzahl Bäume / ha	934	-	830	-	795	-	933	-

Tab. 2: Bestandes- und Mittelstammdaten der Versuchsflächen zum Zeitpunkt des Dachschlusses 1991. Mittelwert (MW), Standardabweichung (St).

2.2.2 Installationen auf den Versuchsflächen

Die Versuchsanlage wurde 1989 nur wenige hundert Meter entfernt von den seit Beginn der 60er Jahren betriebenen Dauerversuchsflächen des Forschungszentrums Waldökosysteme errichtet. Um die Wasser- und Stoffeinträge manipulieren zu können, wurden in 3.5 m Höhe über dem Boden drei transparente Dachkonstruktionen von je 300 m² Fläche errichtet. Die auf den Dächern auftreffenden Niederschläge wurden über Regenrinnen in Auffangtanks abgeleitet und konnten unmittelbar danach oder zu einem späteren Zeitpunkt mit Hilfe eines Sprinklersystems unter den Dächern wieder verregnet werden. Die chemische Zusammensetzung der aufgefangenen Niederschläge konnte mit Hilfe einer Vollentsalzungsund Zudosierungsanlage verändert werden. Große Vorrattanks ermöglichten eine Zwischenlagerung der Niederschläge. Die Experimente unter dem Entsauerungs- und Austrocknungsdach werden in den Kapiteln 2.2.3. und 2.2.4. genauer beschrieben. Unter dem Kontrolldach D2 wurden die Niederschläge unmittelbar nach ihrem Auftreten in gleicher Qualität und Quantität wieder verregnet. Dieses Dach diente der Überprüfung einer möglichen Beeinflussung des Waldökosystems durch die Dachkonstruktion und die Beregnungsanlage im Vergleich zur unbedachten Freifläche D0. In den Kernbereichen aller Flächen waren in fünf Tiefenstufen Tensiometer, Lysimeterkerzen und Bodentemperatursonden installiert. Die Betreuung der Infrastruktur und die Durchführung der bodenchemischen und bodenphysikalischen Untersuchungen erfolgte durch das Institut für Bodenkunde und Waldernährung. Im Zentrum der drei Dachflächen befand sich ein 30 m hoher Kran mit Ausleger. Von einer Personengondel mit Stromanschluss konnten Messungen im Kronenraum an allen Bäumen der Dächer vorgenommen werden. Die Abbildung 2 zeigt eine Ansicht des Dachprojekts. Detaillierte Angaben zum Versuchsaufbau- und der Anlage finden sich bei BREDEMEIER et al. (1993) LAMERSDORF et al. (1998) und LAMERSDORF et al. (1999).



Abb. 2: Ansicht des Dachprojekts (gezeichnet von Dr. R. Grote).

2.2.3 Das Entsauerungsexperiment

Die vom Entsauerungsdach D1 aufgefangenen Niederschläge wurden seit Herbst 1991 in einer Entsalzungsanlage demineralisiert und anschließend mit einer Nährstofflösung versetzt unter dem Dach wieder verregnet. Die Absenkung der Stickstoff- und Schwefeleinträge sowie die Anhebung des pH-Wertes ermöglichte die Verregnung einer Kronentraufe, die in ihrer Zusammensetzung dem Regen vorindustrieller Zeiten entsprach. Im Rahmen des Experiments sollte untersucht werden, welche Auswirkungen eine Reduktion der Schadstoffeinträge mit den Niederschlägen im abiotischen und biotischen Teil des Ökosystems hat. Detaillierte Angaben zu den Hypothesen des Entsauerungsexperiments finden sich bei BREDEMEIER et al. (1993). In Tabelle 3 ist die prozentuale Reduktion bzw. Steigerung der ausgebrachten Elemente der Fläche D1 gegenüber der Freifläche D0 dargestellt¹. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden je zwei Jahre gemittelt. Vor dem Dachschluss 1990/1991 unterschied sich die Kronentraufe der Entsauerungs- und der Freifläche nur unwesentlich voneinander. 1992/1993 wurden unter dem Entsauerungsdach die Einträge von Ammonium- und Nitrat-Stickstoff $(NH_4-N + NO_3-N)$, Sulfat-Schwefel (SO_4-S) und Protonen (H^+) um 65%, 60% bzw. 90% im Vergleich zur natürlichen Traufe der Freifläche reduziert. 1994/1995 waren es nur noch 49% $(NH_4-N + NO_3-N)$, 24% (SO₄-S) bzw. 71% (H⁺). Im Gegensatz dazu stiegen 1992/1993 die Raten der Elemente Kalzium, Magnesium und Mangan unter dem Entsauerungsdach überdurchschnittlich stark um 30%, 75% bzw. 54% im Vergleich zur natürlichen Traufe der Freifläche D0 an und waren 1994/1995 schon um 129%, 192% bzw. 194% erhöht. Nach MEESENBURG et al. (1995) sind sowohl die Einträge von Sulfat-Schwefel und Protonen aufgrund von Luftreinhaltemaßnahmen als auch die von Kalzium und Magnesium im bisherigen Versuchszeitraum stark gesunken. Da die Einschätzung der zukünftigen atmosphärischen Einträge bei der Planung des Dachexperiments entsprechend den Depositionsraten des Sollings in den 80er Jahren vorgenommen worden waren, kam es zu einer geringeren relativen Herabsetzung des Stoffeintrags von Sulfat-Schwefel und Protonen sowie einer höheren relativen Steigerung von Kalzium und Magnesium als ursprünglich geplant (BREDEMEIER 1999). Damit hatte die chemische Aufbereitung der Niederschläge nicht nur den Charakter einer Entsauerung, sondern auch den einer Düngung. Darüber hinaus wurden im Laufe des Experiments die Konzentrationen der Elemente Kalium und Natrium aufgrund eines technischen Problems der Dosieranlage gesenkt. Die Reduktionsraten von Kalium und Natrium unter Dach 1 betrugen 1992/1993 rund 50% bzw. 64%, 1994/1995 sogar 62% bzw. 76% im Vergleich zur Freifläche D0. Diese "Pannen" wurden 1995 behoben. Die Konzentrationen von Eisen und Aluminium in der Traufe unter Dach 1 wurden nicht manipuliert, sanken 1992/1993 aber im Vergleich zur Freifläche D0 um 62% bzw. 85% und 1994/1995 um 77% bzw. 70%.

¹Die Berechnung der chemischen Zusammensetzung in μ mol_cl⁻¹ erfolgte nach den jährlichen Element-Flussraten (kg·ha⁻¹) und dem jährlichen Bestandesniederschlag (mm) der jeweiligen Flächen (siehe Kap. 3.1.1). Die Daten wurden von der AG Infrastruktur, Bodenchemie und Stoffhaushaushalt zur Verfügung gestellt. Siehe auch Xu et al. (1998).

	Re	Reduktion (-) / Steigerung (+) in %				
	90/91	92/93	94/95	96		
Ca ²⁺	0	30	129	42		
Mg ²⁺	2	75	192	116		
K ⁺	3	-54	-62	62		
Na⁺	1	-64	-76	-79		
Mn ²⁺	-7	54	194	121		
H⁺	8	-90	-71	-78		
SO4 ²⁻	2	-60	-24	-63		
NH_4^+	-1	-54	-22	-54		
NO ₃	-2	-81	-84	-91		
$NH_4^+ + NO_3^-$	-1	-65	-49	-71		
Cl	2	-25	-9	93		
Al ³⁺	-15	-85	-70	-83		
Fe ²⁺	10	-62	-77	-87		

Tab. 3: Prozentuale Reduktions- bzw. Steigerungsrate der chemischen Zusammensetzung in der Kronentraufe für die Entsauerungsfläche D1 in Bezug zur Freifläche D0 (je zwei Jahre wurden gemittelt). Die Daten wurden von der AG Infrastruktur, Bodenchemie und Stoffhaushalt zur Verfügung gestellt. Siehe auch Xu et al. (1998).

2.2.4 Das Austrocknungsexperiment

Die vom Austrocknungsdach aufgefangenen Niederschläge wurden chemisch unverändert in großen Vorrattanks gesammelt und nach unterschiedlich lang andauernden sommerlichen Trockenphasen wieder verregnet. Neben dem direkten Einfluss der Trockenheit sollte die Wiederbefeuchtung des ausgetrockneten Bodens die Mikroorganismen zu einer verstärkten Nitrifikation anregen und der so ausgelöste Versauerungsschub zu messbaren Schädigungen des Wurzelsystems und einer Verschlechterung der physiologischen Situation der oberirdischen Bestandesteile führen. Detaillierte Angaben zu den Hypothesen des Austrocknungsexperiments finden sich bei BREDEMEIER et al. (1993) und LAMERSDORF et al. (1998).

In Tabelle 4 sind für die Fläche D3 der Zeitraum der Austrocknungsund Wiederbefeuchtungsperioden, die Niederschlagsmengen und die Witterung bei Wiederbefeuchtung angegeben. Die verregneten Tagesmengen betrugen 1 bis max. 28 mm zuzüglich anfallender Niederschläge. In den Jahren 1991 bis 1994 wurden unterschiedlich Trockenperioden simuliert, Witterungsbedingungen lange deren während der Wiederbefeuchtungsphasen deutlich variierten. Da sich der Gesundheitszustand der Austrocknungsbäume 1994 besorgniserregend verschlechtert hatte, wurde ab 1995 die Fläche D3 optimal bewässert, d. h. in Trockenphasen wurde bis zu 50 mm Niederschlag zusätzlich verregnet. Seitdem steht die Regeneration des Bestandes im Mittelpunkt der Untersuchungen.

Jahr	Austrocknungsperiode	Niederschlagsmenge [mm]	Befeuchtungsdauer [d]
1991	02.09 - 13.10.	79	9 (kühl/feucht)
1992	15.05 08.09.	108	9 (trocken/kalt)
1993	01.04 19.09.	193	17 (nass/kalt)
1994	01.04 17.07.	184	24 (trocken/heiß)
1995			
1996			

Tab. 4: Dauer der Trocken- und Wiederbefeuchtungsperioden, Niederschlagsmengen und Witterung bei Wiederbefeuchtung des Austrocknungsdaches D3 von 1991-1996 (siehe auch Bredemeier et al. 1999).

2.3 Angewandte Messverfahren

2.3.1 Höhen- und Dickenwachstum

Mit der Inbetriebnahme des Krans 1992 wurden an allen Dachbäumen die Längen der Terminaltriebe der vorangegangenen fünf Jahre ermittelt. Seitdem wird der jährliche Höhenzuwachs in jedem Jahr am Ende der Vegetationsperiode gemessen. Da die Fichten der Freifläche D0 nicht mit dem Kran erreichbar waren, wurden 1994 alle zwischen den Dachflächen stehenden Bäume in die Untersuchungen einbezogen, um eine Referenzgruppe (D4, siehe Kap. 2.2.1.) für den Vergleich der Höhenwuchsentwicklung bilden zu können. Bäume in unmittelbarer Nähe der Hütte und des Krans schieden dabei aus, da das Betonfundament der Hütte Magnesium und andere Nährstoffe an den Boden abgab und die Drehbewegungen des Krans die Fichten beschädigten. 1996 wurden an allen Bäumen die Trieblängen 1. und 2. Ordnung der letzten fünf Jahre an einem Seitentrieb des 7. Quirls von oben gemessen. Die Entwicklung des sekundären Durchmesserzuwachses in Brusthöhe wurde seit 1989 mit dauerhaft angelegten Umfangmessbändern in monatlichen Abständen erfasst. Die Baumdurchmesser ließen sich anhand einer aufgedruckten Skala mit einer Genauigkeit von ± 0.25 mm ablesen (SPELSBERG 1992). Die hauptsächliche Problematik dieser Methode besteht in den unterschiedlichen Quellungszuständen der Bäume in Abhängigkeit von der Witterung zum Zeitpunkt der Ablesung. Die Jahreszuwachsberechnung bezieht sich daher auf die Oktoberwerte, da in dieser Zeit die Transpiration stark eingeschränkt war und ausreichend Bodenfeuchtigkeit zur Verfügung stand. Um die Wachstumsentwicklung ohne Verzerrungen beurteilen zu können, wurden nur die Fichten in die Auswertung einbezogen, die von Anfang

bis Ende der Messperiode vorhanden waren, d. h. die Stichprobe einer Fläche blieb in jedem Jahr unverändert. Die Bäume der neu gebildeten Kontrollgruppe D4 mussten zunächst in die Messbänder einwachsen, so dass im Jahr 1994 der Durchmesserzuwachs dieser Fichten unterschätzt wurde.

2.3.2 Gesundheitszustand und Streufall

Am Ende der Vegetationsperiode wurde nach einer zehnstufigen Skala (1 = gesund bis 10 = abgestorben) die allgemeine Kronenvitalität angesprochen. Außerdem wurde der Anteil vergilbter Nadeln und die prozentualen Nadelverluste am 7. Quirl von oben beurteilt. Der Idealfall 6 vollbenadelter Jahrestriebe wurde dabei gleich 0% gesetzt, d. h. je kleiner die Werte, desto positiver das optische Erscheinungsbild. Die Beurteilung erfolgte im Kronenraum aus der Personengondel und wurde in jedem Jahr von derselben Person vorgenommen. Eine einmalige terrestrische Einschätzung der Schäden gemäß Waldzustandserhebung durch die Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt erbrachte eine gute Übereinstimmung der Ergebnisse. Weiterhin wurde jeweils im Herbst die Anzahl der an den Fichten hängenden Zapfen ermittelt. Der Streufall wurde auf den Dächern auf einer Fläche von 17 m² und auf der Freifläche D0 mit 8 Streufängern in monatlichen Abständen von einem Mitarbeiter des Instituts für Bodenkunde und Waldernährung aufgenommen. Ab 1995 wurde eine Trennung nach Ästen, Nadeln und Blüten nicht mehr vorgenommen und nur noch das Gesamtgewicht ohne Zapfen ermittelt. Die Anzahl herabgefallener Zapfen wurde ebenfalls monatlich auf den gesamten Dächern erfasst.

2.3.3 Nährelemente und Schwermetalle

Im Herbst aller Jahre wurden am 7. Quirl von oben Proben diesjähriger und einjähriger Nadeln zur Analyse der Nährstoffe und Schwermetalle (Zn, Cu, Cd, Pb) entnommen. Die Pflanzenproben wurden zunächst bei 40°C getrocknet und in einer Schwingmühle (*Fritsch Pulverisette*) gemahlen. Nach Druckaufschluss mit Salpetersäure wurde der Elementgehalt in der Lösung mit der im Zentrallabor des Forschungszentrums Waldökosysteme installierten Standardanalytik bestimmt (LAMERSDORF 1999): ICP-AES, *Spectro Analytical Instruments, Kleve* (Na, K, Mg, Ca, Al, Mn, Fe, S_{gesamt}, P_{gesamt}), Elementaranalysator CNS,

Vario EL, elementar, Hanau (C, N). 1992 wurden die Analysen noch am Institut für Waldbau und Waldökologie durchgeführt, so dass Veränderungen der Elementkonzentrationen zwischen 1992 und 1993 methodisch bedingt sein könnten.

2.3.4 Gaswechsel und Transpiration

2.3.4.1 Aufbau und Messprinzip

Für die Gaswechselmessungen wurde ein tragbares CO₂/H₂O-Porometer CQP-130 (Walz, Effeltrich) verwendet. Das Porometer besteht aus den Komponenten Zentraleinheit mit Stromversorgung, Pumpeneinheit und Rechner, der aufklappbaren Messküvette und dem Gasanalysator Binos100. Eine ausführliche Beschreibung des Porometers und des Gasanalysators findet sich bei SCHULZE et al. (1982). Zusätzlich konnte eine Kältefalle zur Regulierung der Luftfeuchtigkeit in der Küvette und ein Lichtaufsatz, der durch unterschiedliche Graufilterkombinationen die Variation der Lichtintensität erlaubte, angeschlossen werden. Mit Hilfe der Pumpen wurde zunächst durch drei leere 10-Liter-Kanister und einen Glaswollefilter Umgebungsluft gesaugt, um Schwankungen in der Zusammensetzung der Gase zu vermeiden und Staub zu entfernen. Da die Feuchtigkeit in der Küvette bei jeder Messung gleich sein sollte, wurde die Luft durch eine Waschflasche mit destilliertem Wasser geleitet und so die relative Luftfeuchtigkeit auf 100% erhöht. In einer Kältefalle wurde dann der Luft die Feuchtigkeit bis zum Erreichen eines bestimmten Taupunktes, der durch einen Regler einstellbar war, wieder entzogen. In der Zentraleinheit erfolgte die Teilung des Luftstroms in einen Mess- und Referenzgasstrom. Während der Messgasstrom in der luftdicht abgeschlossenen Küvette an einem Zweig mit Nadeln vorbei geleitet wurde, durchlief der Referenzgasstrom eine Schleife gleichen Volumens (≈ 200 ml) im Gerät. Im Gasanalysator wurden die Konzentrationsänderungen von Kohlendioxid und Wasser der beiden Gasströme miteinander verglichen. Die Küvette enthielt außerdem einen Ventilator zur Luftzirkulation, Sensoren für Lufttemperatur, Luftfeuchte, Blattemperatur und PAR-Strahlung. Mit einem externen Sensor wurden diese Parameter auch außerhalb der Küvette erfasst. Alle Messwerte und die Strömungsgeschwindigkeiten der Gase wurden der Zentraleinheit zusammen mit Datum und Zeit in gespeichert. Mit dem Datenübertragungsprogramm CQP130.exe konnten die Datensätze über eine serielle

Schnittstelle an einen PC weitergegeben und in ASCII-Code konvertiert werden. Die Kalibrierung aller Geräte wurde 1994 von der Firma Walz vorgenommen.

2.3.4.2 Durchführung der Messungen

Während der Vegetationsperioden 1994 und 1995 wurden von Mitte Juni bis Mitte September Photosynthese- und Transpirationsmessungen unter Sättigungslicht (>2000 μ E·m⁻²·s⁻¹) bei konstanter Luftfeuchte durchgeführt. Der Luftdruck wurde entsprechend der Höhe über N.N. auf 970 mbar festgelegt und am Gasanalysator vor Messbeginn eingestellt. Vor jeder Messung wurde die Feuchtigkeit in der Küvette auf ca. 45-50% reguliert und eine Nullpunktmessung mit leerer Küvette durchgeführt. Nachdem der Zweig eingeklemmt und der Lichtaufsatz ohne Filter montiert war, wurde die CO₂- und H₂O-Differenz des sich einstellenden Gleichgewichtszustandes registriert. Die Messungen erfolgten an markierten Dauerversuchszweigen in der Lichtkrone am 7. und in der Schattenkrone ungefähr am 21. Quirl von oben mit südöstlicher Ausrichtung. Um mögliche Reaktionen während der Trockenphase und der anschließenden Wiederbefeuchtung in hoher zeitlicher Auflösung verfolgen zu können, wurden die Messungen 1994 an zwei Terminen pro Woche vorgenommen. 1995 wurde die Erhebung der Gaswechseldaten auf einen Tag pro Woche reduziert. Die Untersuchungen erfolgten 1994 an je zwei Bäumen der Versuchsflächen. 1995 wurde zusätzlich je ein weiterer Baum pro Dach hinzugezogen. An jedem Messtag wurde mit einer anderen Fichte begonnen und dann die Bäume nach einer gleichbleibenden Reihenfolge abgearbeitet, um systematische Fehler durch tageszeitlich bedingte Schwankungen auszugleichen. 1996 wurde die Anzahl der untersuchten Bäume auf alle 74 Dach- und 10 Kontrollbäume ausgedehnt. Die Messungen wurden an Zweigen des 7. Quirls gleicher Exposition wie in den Vorjahren vorgenommen. Ermittelt wurden neben der Transpiration und Netto-CO₂-Austauschrate unter Sättigungslicht auch die Raten bei fünf weiteren Lichtintensitäten (1600, 1000, 600, 150 und 40 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) sowie die Atmung bei Dunkelheit. Da die Messung der Luftfeuchtigkeit mit dem externen Sensor gleichbleibende Verhältnisse an den ausgewählten Messtagen bestätigte, konnte auf eine Regulation der Feuchteverhältnisse in der Messküvette verzichtet werden. Für alle Bäume liegen Lichtsättigungskurven an mindestens zwei Terminen der Vegetationsperiode vor. Am Ende der Vegetationsperiode wurden die Zweige geerntet und in Laborgläschen mit Schnappdeckelverschluss bei -18 °C bis zur Bestimmung der Bezugsgrößen gelagert.

2.3.4.3 Bezugsgrößen

Als Bezugsgrößen wurden das Nadeltrockengewicht und die Nadeloberfläche bestimmt. Zur Trockengewichtsbestimmung wurden die Nadeln jeder Probe bei 105°C zwei Tage getrocknet und anschließend in einem Exsikkator abgekühlt. 1994 und 1995 wurden die tatsächlichen Nadeloberflächen ermittelt, indem die Nadeln mit einer Pinzette von den Zweigabschnitten entfernt und in Reihen angeordnet zusammen mit einem Lineal fotokopiert wurden. Mit Hilfe eines Digitalisierungsgerätes und des Computerprogramms Autocad wurden die kopierten Nadellängen jeder Probe gemessen und addiert. Die Kalibrierung erfolgte an der Millimetereinteilung des mitkopierten Lineals, um eine mögliche Verzerrung beim Kopiervorgang auszuschließen. Von jeder Probe wurden dann 10 Nadeln ausgewählt und drei Scheiben aus der Mitte sowie dem proximalen und distalen Drittel jeder Nadel geschnitten. Die Umrissbestimmung erfolgte mittels einer computergesteuerten Videobildanalyse. Ein von LANWERT (1994) entwickeltes Auswertungsprogramm automatisiert dabei das Auswählen der Polygoneckpunkte. Die Nadelumfänge einer Probe wurden arithmetisch gemittelt und mit der Gesamtnadellänge dieser Probe multipliziert. 1996 wurde aufgrund des großen Stichprobenumfangs die projizierte Nadeloberfläche nach einem System von DOHRENBUSCH (1983) ermittelt. Der Konversionsfaktor KO, der das Verhältnis zwischen projizierter und tatsächlicher Nadeloberfläche wiedergibt, erlaubt die Berechnung der Oberflächen. Nach PERTERER und KÖRNER (1990) wurde ein KO-Wert von 3.2 für die Lichtkrone und von 2.75 für die Schattenkrone angenommen.

2.3.4.4 Gaswechselberechnungen

Die Umrechnungen in die Endgrößen erfolgte mit dem Tabellenkalkulationsprogramm EXCEL auf der Grundlage eines Berechnungsprogramm für Gaswechsel (SPSS) von GROTE (1993). Die Berechnung der Transpiration und CO₂-Austauschrate erfolgt nach den Formeln:

$$T_{TG} = \frac{MF}{TG} \cdot dh \cdot 3600$$
$$A_{TG} = \frac{MF}{TG} \cdot dc - T_{TG} \cdot 3600 \cdot ca$$

Es gilt:

 T_{TG} = Transpirationsrate pro Trockengewicht und Stunde [mmol·g⁻¹]

 A_{TG} = Netto-CO₂-Austauschrate pro Trockengewicht und Stunde [µmol·g⁻¹·h⁻¹]

MF = Massenfluss $[mol \cdot s^{-1}]$

TG = Trockengewicht [mg]

dh = tatsächliche H₂O-Differenz zwischen Mess- und Referenzgas [ppm = μ l·l⁻¹]

dc = tatsächliche CO₂-Differenz zwischen Mess- und Referenzgas [ppm = μ l·l⁻¹]

ca = Außenkonzentration an CO_2 [ppm], entsprach 1994 ungefähr 340 ppm

Eine Darstellung der gesamten Berechnung findet sich im Anhang I. Neu berechnet wurde der Korrekturfaktor für den H₂O-Kanal des Gasanalysators (KF_{H2O}), da die Messempfindlichkeit des Kanals abhängig von der Grundkonzentration ist und sich nach Eichung erheblich unterscheiden kann. Die gerätespezifische Korrekturfaktoren wurden aus der mitgelieferten Eichkurve berechnet und betrugen a = 0.02625 und b = 1.315.

2.3.5 Osmotische Potenziale

Das osmotische Potenzial einer Lösung steht in engem Zusammenhang mit der Konzentration seiner osmotisch wirksamen Substanzen. Die osmotische Konzentration von Nadelpresssäften wurde durch die Gefrierpunkterniedrigung des Saftes im Vergleich zum Gefrierpunkt reinen Wassers gemessen. Verwendet wurde dafür ein Mikroosmometer *Typ 5b (Roebling-Messtechnik, Berlin)*. Die osmotischen Potenziale dies- und einjähriger Nadeln wurden an den Fichten gemessen, an denen auch der Gaswechsel bestimmt worden war. Für die Varianten D1, D2 und D4 wurden je zwei Fichten pro Fläche, für die Austrocknungsfläche D3 vier Fichten ausgewählt. Die Messungen wurden am 7., 12. und 15. Quirl von oben im wöchentlichen (1994) und zweiwöchentlichen (1995) Abstand ermittelt. Die Nadeln wurden vom Zweig abgetrennt, in eine 2 ml-Einwegspritze (zu ¾ voll) gefüllt und sofort in flüssigem Stickstoff eingefroren. Bis zur endgültigen Verarbeitung wurden sie in einem Tiefkühlschrank bei -18°C aufbewahrt. Nach 10 minütiger Auftauzeit wurden die Nadelsäfte mittels einer Presse gewonnen und der osmotische Wert der im Verhältnis 1:2 mit bidestilliertem Wasser verdünnten Lösung bestimmt. Die Werte werden in mOsmol pro kg Wasser angegeben.

2.3.6 Messung der Stammdurchmesseränderungen

Die Registrierung der täglichen Durchmesserschwankungen erfolgte mit einem in der Elektronikwerkstatt des Instituts für Waldbau und Waldökologie entwickelten und gebauten Mikrodendrometer. Mit einem an eine Konstantstromquelle angeschlossen Linearen-Leitplastik-Potenziometer (*Typ RECTI H20-10, Firma MCB*) können Änderungen des Stammradius direkt in Spannungsänderungen umgesetzt werden. Das in einem wasserdichten Gehäuse auf eine Aluminium-Halterung montierte Potenziometer wird über zwei ca. 20 cm lange vernickelte und verchromte Spezialschrauben schräg zur Faserrichtung des Baumes im Xylem verankert. Die Kalibrierung des Geräts wurde am computergesteuerten Messtisch vorgenommen. Messprinzip und Aufbau werden bei GROTE (1993) detailliert beschrieben.

Seit 1992 wurden die täglichen Stammdickenänderungen in 1.3-1.8 m Höhe an insgesamt 15 Dachfichten, die den Bestand repräsentierten und im Zentrum der Dächer in unmittelbarer Nähe zu den jeweiligen Tensiometermessfeldern lagen, registriert. Die Datenaufnahme erfolgte mit einem System der Firma *IMKO (Ettlingen)* in halbstündiger Auflösung. In den Messjahren kam es aufgrund technischer Defekte oder Wartungsarbeiten zu zeitlich begrenzten Ausfällen einzelner Mikrodendrometer. Zur Auswertung wurden daher nur Datensätze von Bäumen herangezogen, die einen weitgehend lückenlosen Messverlauf aufwiesen. Zusätzlich wurde von 1995 bis 1996 ein Dendrometer an einer Fichte der Fläche D4 angebracht. An einer weiteren unmittelbar benachbarten Fichte dieser Fläche wurden 1996 außerdem drei Mikrodendrometer in 2.5, 7 und 10 m Höhe unterhalb des Kronenansatzes angebracht.

2.3.7 Saftflussmessungen

Der Xylemfluss im Stamm einer Fichte wurde nach der Tissue-Heat-Balance-Methode (THB, Konstantheizmethode) von CERMÁK et al. (1973, 1976) gemessen. Die Messgeräte wurden von der Universität Bayreuth und der Firma Steinwald Electronics, Marktredwitz entwickelt und produziert. Bei dieser Methode wird ein Segment des Splintholzes um 3 K über die natürliche Stammtemperatur aufgeheizt. Da der einsetzende Wärmetransport zum Xylemwasserfluss im Gewebe proportional ist, kann von der notwendigen Energiemenge direkt auf den Wasserdurchfluss geschlossen werden. Die Erwärmung des Holzgewebes

erfolgt durch fünf Heizplatten aus V2A-Stahl (70 mm Länge), die radial im Abstand von 1.5 cm in den Holzkörper geschlagen wurden. Die konstante Temperaturdifferenz wird durch einen Proportional-Integral-Regler (PI-Regler) aufrechterhalten. Zwischen den Heizelektroden messen drei in Spritzenkanülen eingelassene und in Wärmeleitpaste gebettete Kupfer-Konstantan-Thermoelemente die Stammtemperatur im Vergleich zu einer ca. 10 cm entfernten unbeheizten Referenzposition. Ein Vorverstärker wandelt das Spannungssignal der Thermoelemente in einen konstanten Ausgangsstrom, der so störungsfrei zum Regler geleitet werden kann. Die Speicherung der Ist-Werte der Temperaturdifferenz und der Heizleistung erfolgte in viertelstündlichen Mittelwerten durch einen Datalogger (*Portfolio, Atari*) auf auswechselbaren RAM-Speicherplatten. Die Messstellen am Stamm wurden gegen Besonnung mit Alu-beschichteter Steinwolle isoliert, am oberen Rand mit einem Dichtungsring und Knetmasse gegen Stammabflusswasser abgedichtet und mit Plastikfolie umgeben. Da keine Dachflächenbäume beschädigt werden sollten, wurden die Messungen an zwischen den Dächern liegenden Fichten der Kontrollgruppe D4, an denen auch die radialen Durchmesserschwankungen und teilweise der Gaswechsel gemessen wurden, vorgenommen.

Die Xylemflussrate wurde nach der gemessenen Heizleistung und der tatsächlichen Temperaturdifferenz zwischen beheizter Messstelle und unbeheizter Referenzposition berechnet:

$$Q_{rec} = \frac{P \cdot \frac{k}{s}}{C_W \cdot T}$$

Es gilt:

 Q_{rec} = gemessene Xylemflussrate [kg H₂O·s⁻¹]

P = gemessene Heizleistung $[J \cdot s^{-1}]$

 C_w = spezifische Wärmekapazität des Wassers = 4186.8 [J·K⁻¹·kg⁻¹]

(die Wärmekapazität von Wasser und Xylemsaft wurde gleichgesetzt)

T = Temperaturdifferenz [K]

k = Umfang des Stammes in Messhöhe [cm]

s = Abstand zwischen den äußeren Elektroden [cm]

Wärmeverluste an das umliegende Stammgewebe täuschen eine scheinbare Xylemflussrate vor, obwohl der Baum nicht transpiriert. Dieser fiktive Wasserfluss (Q_{fic}) kann in der Nacht

nach einem Regentag ermittelt werden, wenn der Stamm wassergesättigt ist. Der tatsächliche Wasserfluss errechnet sich aus:

$$Q_{tree} = Q_{rec} - Q_{fic}$$

2.4 Erfassung begleitender Parameter

Vom Institut für Bodenkunde und Waldernährung wurden die täglich unter den Dächern ausgebrachten Regenmengen und die Bodensaugspannungsdaten in viertelstündlicher Auflösung zur Verfügung gestellt. Je drei Tensiometer befanden sich in 100, 70, 40, 20 und 10 cm Bodentiefe, von denen die Matrixpotenziale der Stufen 70 und 10 cm verwendet wurden. Da die Saugspannungen einer Tiefenstufe mit Ausnahme bei stärkeren Regenereignissen, in denen einige Tensiometer intensiver reagierten, gut übereinstimmten, wurden Mittelwerte der Stufen einer Tiefe gebildet. Die klimatischen Daten zur Beschreibung der Witterung im Untersuchungsraum stammen von der Klimamessstation des Deutschen Wetterdienst, Station Silberborn im Solling. Um Beziehungen zu klimatischen Parametern herzuleiten, wurden Daten in stündlicher Auflösung von einem Messturm der benachbarten 135-jährigen Fichtenfläche F1 des Instituts für Bioklimatologie verwendet. Globalstrahlung und PAR-Strahlung wurden über dem Bestand in 39 m Höhe, Lufttemperatur, Luftsättigungsdefizit und Windgeschwindigkeit im Kronen-bereich in 21 m Höhe gemessen. Für die Jahre 1988 und 1989 standen noch keine Witterungsdaten dieser Fläche zur Verfügung, so dass Temperaturwerte und Regensummen von der Klimamessstation Silberborn ergänzt wurden.

2.5 Statistische Auswertung

Deskriptive Statistiken, Varianz- und Korrelationsanalysen sowie einfache und multiple Regressionen wurden mit dem Softwarepaket WINSTAT (Kalmia Co. Inc., Version 3.1) durchgeführt. In Tabellen werden statistisch gesicherte Zusammenhänge je nach Grad der Beziehung mit hochgestellten Sternen gekennzeichnet (* = $p \le 0.05$, ** = $p \le 0.01$, *** = $p \le 0.001$). Signifikante Unterschiede zwischen den Versuchsvarianten werden mit einem hochgestellten Stern und der Angabe der Fläche (n), zu der (denen) dieser Unterschied besteht, angegeben.

3. Ergebnisse

3.1 Bodenwasserzustand

3.1.1 Verteilung der ausgebrachten Regenmengen

Bei Betrachtung der jährlichen Gesamtniederschlagssummen der untersuchten Flächen fiel 1991 auf den Dachflächen D1, D2 und D3 durchschnittlich 170 mm weniger Niederschlag als auf der Freifläche D0 (Tab. 5). Grund ist der im Sommer 1991 durchgeführte Bau der Dächer, so dass der Regen zeitweise nicht aufgefangen werden konnte. Im Kernzeitraum des Austrocknungsexperiments von 1992 bis 1994 wurde unter den Dächern D1 bzw. D2 rund 2809 bzw. 2815 mm Regen ausgebracht, während die Freifläche D0 insgesamt 3053 mm Niederschlag erhielt. Die Differenz von rund 240 mm Niederschlag ging durch Verdunstung von den Dachkonstruktionen verloren (XU et al. 1998). Legt man einen ähnlich hohen Verdunstungsverlust vom Austrocknungsdach zugrunde, fehlt den Fichten der Fläche D3, die in diesem Zeitraum insgesamt nur 2225 mm Regen erhielten, darüber hinaus eine Niederschlagsmenge von rund 588 mm. Diese zusätzlichen Verluste bei Dach D3 sind durch Überläufe bei starkem Regen zu erklären und traten allein mit 327 mm vor allem im feuchten Jahr 1993 auf, in dem die Lagerkapazität der Tanks voll ausgeschöpft wurde.

Tab. 5: Jährliche Gesamtniederschlagssummen der Dachprojektflächen D0, D1, D2 und D3. Die Daten wurden von der AG Infrastruktur, Bodenchemie und Stoffhaushalt zur Verfügung gestellt. Siehe auch Xu et al. (1998). Ergänzend sind die Niederschläge einer benachbarten Fichtenfläche und der Messstation Silberborn angegeben (1996 war der Regensammler von F1 defekt).

Jahr	Fläche D0	Fläche D1	Fläche D2	Fläche D3	Fläche F1	Silberborn
1990	860	860	860	860	895	997
1991	700	540	537	523	883	822
1992	878	844	847	677	973	1050
1993	1058	908	911	583	1039	1221
1994	1117	1057	1057	965	1119	1302
1995	888	825	805	809	997	1153
1996	686	667	658	658	645	851

3.1.2 Verlauf der Bodensaugspannung

In Abbildung 3 sind die Bodenmatrixpotenziale der Tiefenstufen 10 und 70 cm sowie die Regenmengen der Dachflächen im Verlauf der Vegetationsperioden 1993 und 1994 (Austrocknung) den Daten der Jahre 1995 und 1996 (Erholung) in Abbildung 4 gegenübergestellt. Die Potenziale werden als negative Saugspannungswerte angegeben, d. h. je kleiner die Werte, desto geringer der Bodenwassergehalt. Allgemein ließ sich feststellen, dass im Verlauf der Vegetationsperiode die Saugspannungen in der oberen Bodenschicht absolut gesehen stets größer waren und stärker schwankten als in der unteren Bodenschicht. Mit Beginn der Austrocknung sank die Bodensaugspannung 1993 unter der Fläche D3 in 70 cm Tiefe kontinuierlich ab und erreichte Anfang Juli ihren Tiefpunkt. Der nachfolgende Anstieg ist nicht auf eine Erholung durch Feuchtigkeitsnachlieferung zurückzuführen, sondern zeigt den Ausfall der Tensiometer durch Überschreiten der Messgrenze an. In der Tiefenstufe 10 cm war die Bodenfeuchtigkeit schon Ende Mai so niedrig, dass die Tensiometer trocken fielen. Kurzfristige Peaks wie im August oder September entstanden durch das Auffüllen der Tensiometer mit Wasser und beweisen ihre Funktionsfähigkeit. Auch 1994 sank die Saugspannung in beiden Tiefenstufen infolge der Austrocknung stetig ab, es kam allerdings nicht zu Messausfällen. Das wechselhafte Verhalten der annähernd gleich verlaufenden Bodensaugspannung der Flächen D1 und D2 ist mit der Beregnung zu erklären: An regenarmen Tagen sanken die Potenziale stetig weiter ab, um bei eintretendem Regen sprunghaft wieder anzusteigen. Mit Beginn der Wiederbefeuchtung am 20.9.1993 bzw. am 18.7.1994 stiegen die Potenziale unter der Fläche D3 deutlich an, wobei sich der Oberboden schneller erholte als die unteren Schichten. In den starken Sprüngen spiegelte sich die schubweise vorgenommene Beregnung wider. Während 1993 kurz nach dem Ende der Wiederbefeuchtung die Grenzen der Wassersättigung erreicht wurden, blieb die vollständige Erholung der Bodenmatrixpotenziale 1994 zunächst aus. Ursache war die anhaltende Trockenheit, die ein weiteres Absinken der Potenziale unter den Flächen D1 und D2 zur Folge hatte. Die anhaltende Beregnung unter der Fläche D3 führte schon Mitte August in 70 cm Tiefe zu einer Erholung der Matrixpotenziale, während die Flächen D1 und D2 dieses Niveau erst Ende September erreichten. 1995 und 1996, Jahre ohne künstliche Austrocknung unter Dach 3, entsprach der Bodensaugspannungsverlauf den klimatischen Bedingungen. Eine ausgeprägte Potenzialabsenkung trat 1995 erst Ende Juli nach heißen und trockenen Tagen ein und erreichte mit -450 und -750 hPa in 70 cm bzw. 10 cm Tiefe ein absolutes Minimum im August. Die kühle Witterung 1996 spiegelt sich auch in den Matrixpotenzialen wider. In diesem Jahr traten extreme Werte im Oberboden nur in der heißen und trockenen Zeit Mitte August auf. Die starke Reaktion mit Werten bis -700 hPa unter der Fläche D1 ist vermutlich auf eine räumlich bedingte stärkere Trockenheit im Umfeld der dortigen Tensiometer zurückzuführen. Angaben zum Saugspannungsverlauf finden sich auch bei Xu et al. (1998).



Abb. 3a-c: Matrixpotenziale in 10 cm (a) und 70 cm (b) Bodentiefe und ausgebrachte Regenmenge (c) 1993 (nach Daten der AG Infrastruktur, Bodenchemie und Stoffhaushalt, siehe auch Xu et al. (1998)).



Abb. 3d-f: Matrixpotenziale in 10 cm (d) und 70 cm (e) Bodentiefe und ausgebrachte Regenmenge (f) 1994 (nach Daten der AG Infrastruktur, Bodenchemie und Stoffhaushalt, siehe auch Xu et al. (1998)).



Abb. 4a-c: Matrixpotenziale in 10 cm (a) und 70 cm (b) Bodentiefe und ausgebrachte Regenmenge (c) 1995 (nach Daten der AG Infrastruktur, Bodenchemie und Stoffhaushalt, siehe auch Xu et al. (1998)).


Abb. 4d-f : Matrixpotenziale in 10 cm (d) und 70 cm (e) Bodentiefe und ausgebrachte Regenmenge (f) 1996 (nach Daten der AG Infrastruktur, Bodenchemie und Stoffhaushalt, siehe auch Xu et al. (1998)).

3.2 Wachstumsreaktionen der Fichten

3.2.1 Durchmesserzuwachs

Jahresgänge des monatlichen Durchmesserzuwachses

Die Abbildungen 5a-d zeigen das mittlere monatliche Durchmesserwachstum in den Vegetationsperioden 1993 bis 1996. Mit steigenden Temperaturen im Mai begannen die Bäume ihr sekundäres Dickenwachstum, erreichten im Juni/Juli - 1996 sogar erst im August ein Maximum und beendeten im September die Wachstumsperiode. Sowohl 1993 als auch 1996 gab es bei allen Fichten keinen eingipfeligen Zuwachsverlauf, sondern zwei Wachstumsspitzen. Im März und Oktober auftretende Peaks sind auf Rindenquellung zurückzuführen. Der starke Anstieg des monatlichen Durchmesserwachstums im Frühjahr 1993 ist auf die warme Witterung der Monate April und Mai zurückzuführen, die 3°C wärmer als in den übrigen Jahren waren. Während im Juni das Durchmesserwachstum aufgrund der nur noch gering steigenden Temperaturen nicht mehr so stark war, zeichnete sich im regenreichen Juli bei allen Flächen mit Ausnahme der Fläche D3 eine zweite Wachstumsspitze ab. Im Frühjahr 1994 zeigten die Fichten der Flächen D0 und D1 einen starken Anstieg des monatlichen Durchmesserwachstums und erreichten bereits im Juni vor den Fichten der Flächen D3 und D2 ein Maximum, die insgesamt ein gemäßigtes monatliches Dickenwachstum zeigten. Der Verlauf des Durchmesserwachstums stimmte 1994 und 1995 mit dem Verlauf der Temperatur, die im Juli Maximalwerte erreichte, überein. Obwohl in diesen Jahren trockene und sehr warme Sommermonate herrschten, wirkte sich der Rückgang der Niederschläge nicht auf den Verlauf des monatlichen Durchmesserwachstums aus. War 1993 bis 1995 der monatliche Durchmesserzuwachs im Frühling aufgrund von Schrumpfungsreaktionen zunächst gesunken, kam es 1996 bereits im April zu einem Anstieg des monatlichen Durchmesserzuwachses, der auf die warme Witterung in diesem Monat zurückgeführt werden konnte. Im Juli ließ das monatliche Durchmesserwachstum infolge eines vergleichsweise gering ausfallenden Temperaturanstiegs und einen insgesamt zu kühlen Juli deutlich nach. Aufgrund starker Niederschläge kam es im August zu einem zweiten Wachstumsschub. In allen Jahren konnten zwischen dem monatlichen Durchmesserzuwachs und dem Monatsmittel der Temperatur bzw. der Globalstrahlung positive und hochsignifikante Korrelationen gefunden werden, während sich zur monatlichen Niederschlagssumme kein Zusammenhang nachweisen ließ (Tab. 6). Die Beziehung zur Bodenfeuchte wurde nicht untersucht, da aus bodenhydrologischer Sicht keine aussagekräftigen Monatsmittel von Matrixpotenzialen gebildet werden können (mündl. Mitteilung SCHMIDT).

	Klimafaktor	1993	1994	1995	1996	93-96
	Т	0.70**	0.83***	0.75**	0.88***	0.77***
Dach 1	G	0.76**	0.81***	0.73**	0.82***	0.77***
	NS	0.21	-0.58*	-0.31	0.17	-0.13
	Т	0.73**	0.90***	0.72**	0.88***	0.79***
Dach 2	G	0.79**	0.89***	0.72**	0.78***	0.79***
	NS	0.29	-0.62*	-0.36	0.22	-0.15
	Т	0.71**	0.88***	0.75**	0.90***	0.78***
Dach 3	G	0.69**	0.82***	0.69**	0.82***	0.74***
	NS	-0.47	-0.18	-0.4	0.25	-0.22
	Т	0.74**	0.77**	0.75**	0.89***	0.75***
Freifläche D0	G	0.77**	0.76**	0.74**	0.83***	0.75***
	NS	nv	nv	nv	nv	nv
	Fälle	12	12	12	12	48

Tab. 6: Korrelationskoeffizienten zwischen dem monatlichen Durchmesserzuwachs und der Temperatur (T), der Globalstrahlung (G) und dem Niederschlag (NS) von 1993 bis 1996 (nv: nicht vorhanden). (* signifikant auf dem 5.0 %- Niveau, ** signifikant auf dem 1.0 %- Niveau, *** signifikant auf dem 0.1 %- Niveau)

Das monatliche Durchmesserwachstum der Austrocknungsfichten sank 1993 nach einem starken Anstieg rasch unter das Wachstum der Fichten aller anderen Flächen. Im Juni war der monatliche Durchmesserzuwachs der ausgetrockneten Fichten im Vergleich zu den Kontrolldachfichten um rund 0.17 mm reduziert. Die Fichten der Austrocknungsfläche zeigten im Gegensatz zu den anderen Flächen auch keinen zweiten Wachstumsschub, so dass die Differenz des monatlichen Durchmesserzuwachses zwischen den Fichten beider Flächen im Juli auf 0.42 mm anstieg. Auch 1994, 1995 und 1996 verlief das monatliche Durchmesserwachstum gedämpft. Die Rangfolge der Durchmesserzuwachskurven der Flächen blieb in den ersten drei Jahren unverändert: D0 > D1 > D2 > D3. Erst 1996 verlief die Kurve des mittleren monatlichen Durchmesserzuwachses der Entsauerungsfichten erstmals über der Kurve der Fläche D0.



Vergleich des jährlichen Durchmesser- und Grundflächenzuwachses der Flächen

Die Höhe und damit der Verlauf des jährlichen Durchmesserwachstums von 1990 bis 1996 wurde von der mittleren Lufttemperatur und der Niederschlagssumme der Monate April/Mai, die mit Ausnahme des regenreichen Frühjahres 1995 einen parallelen Verlauf aufwiesen, bestimmt. Der Abbildung 6 ist zu entnehmen, dass hohe Temperaturen im Frühjahr zu einem hohen jährlichen Zuwachs und umgekehrt führten. So ist der überdurchschnittliche Zuwachs 1993 mit dem hohen Wärmewert von 10.9°C und einer günstigen Niederschlagsmenge von 140 mm der Monate April/Mai zu erklären, während der geringe Zuwachs 1991 die Folge eines mit 6.3°C und nur 25 mm Regen kühlen und trockenen Frühjahres ist. Die Frühjahre 1990, 1994, 1995 und 1996 waren geringfügig wärmer bzw. kühler als der Durchschnitt von 8.3°C der betrachteten Jahre, so dass der Durchmesserzuwachs dieser Jahre im Vergleich zu 1993 zwar niedriger, aber nicht so gering wie 1991 ausfiel und sich insgesamt nicht wesentlich voneinander unterschied. Der überdurchschnittliche Niederschlag von 173 mm im Frühjahr 1995 wirkte sich weder positiv noch negativ auf den Zuwachs aus. Lediglich der Durchmesserzuwachs 1992 blieb angesichts der warmen Temperatur von 9.1°C und einer ausreichenden Regenmenge von 118 mm im April/Mai hinter den Erwartungen zurück. Die Temperaturen der Sommermonate beeinflussten die Höhe des jährlichen Durchmesserwachstums in keinem Jahr nachweisbar.



Abb. 6: Mittlerer jährlicher Durchmesserzuwachs und mittlere Lufttemperatur der Monate April/Mai 1990-1996 (Durchmesserzuwachswerte 1990 und 1991 für D0 nicht vorhanden).

Der in Tabelle 7 angegebene mittlere Durchmesser- und Grundflächenzuwachs der Fläche D2 blieb zunächst hinter den anderen Flächen zurück, unterschied sich 1991 signifikant vom Zuwachs der Fläche D1, erholte sich in den Folgejahren aber wieder. Ein überdurchschnittlicher Durchmesserzuwachs wurde bei den Fichten der Freifläche D0 registriert, der 1993 mit rund 41% den mittleren Zuwachs aller anderen Flächen überstieg. Auch die erst 1994 hinzugezogenen Kontrollfichten zwischen den Dächern (D4) zeigten einen überdurchschnittlichen Durchmesserzuwachs, der sich von 3.1 mm 1994 auf 3.3 mm 1995 und 4.8 mm 1996 steigerte (ohne Tabellenangabe). Im ersten Jahr wuchsen diese Fichten darüber hinaus noch in die Messbändern ein, so dass die Zuwachswerte unterschätzt wurden.

	Fläche	90	91	92	93	94	95	96
Durchmesserzuwachs mm	D1	2.7	2.4	2.3	3.5	2.8	2.7	2.8
	D2	2.3	1.6 ^{*1}	2.1	2.9	2.6	2.4	2.6
	D3	3.2	2.3	2.1	2.3^{*0}	2.1 ^{*0}	1.7 ^{*0}	2.0
	D0			2.7	3.9 ^{*3}	3.5 ^{*3}	3.0 ^{*3}	2.7
Grundflächenzuwachs m ² ·ha ⁻²	D1	1.1	1.0	0.9	1.4	1.2	1.1	1.2
	D2	0.8	0.6	0.8	1.1	0.9	0.9	1.0
	D3	1.1	0.8	0.7	0.8^{*0}	0.8 ^{*0}	0.6^{*0}	0.7
	D0			1.2	1.7 ^{*3}	1.6 ^{*3}	1.4 ^{*3}	1.2

Tab. 7: Zuwachs des mittleren Durchmessers und der Grundfläche von 1990 bis 1996 (* signifikant reduziert zu Fläche: 1 = D1, 2 = D2, 3 = D3, 0 = D0).

1993 bis 1995 konnte ein signifikanter Rückgang des Durchmesserund Grundflächenzuwachses der Austrocknungsbäume im Vergleich zur Freifläche D0 nachgewiesen werden (Tab. 7). Dass dies nicht ausschließlich auf das gesteigerte Wachstum der Freiflächenfichten zurückzuführen ist, zeigte der Vergleich der Dachfichten untereinander. Es ergaben sich signifikant verringerte Zuwachswerte der Austrocknungs- zu den Entsauerungsfichten, in keinem Jahr aber signifikante Unterschiede zur Kontrolle D2. Ab 1996 trat eine deutliche Erholung des Zuwachses der Fichten der Fläche D3 ein. Um die Auswirkungen der Trockenperioden zu verdeutlichen, ist in Abbildung 7 der prozentuale Durchmesser- bzw. Grundflächenzuwachs der Austrocknungsfichten zum Mittel der anderen Flächen von 1990 bis 1996 dargestellt. Während der mittlere Durchmesserzuwachs der ausgetrockneten Fichten vor dem Dachschluss im prozentualen Vergleich noch mit 127% dem mittleren Zuwachs der anderen Flächen überlegen war, fiel der Durchmesserzuwachs bereits nach der Trockenperiode 1992 deutlich auf 89% zurück und erreichte 1995 mit nur 65% ein Minimum.



Abb. 7: Zuwachs des Brusthöhendurchmessers (iBHD) und der Grundfläche pro ha (iG) der Fläche D3 in Prozent zum Mittel der Flächen D1, D2 und D0 (als DK bezeichnet)

Im Gegensatz dazu konnte für die Entsauerungsfichten zunächst keine gesteigerte Zuwachsleistung beobachtet werden. Erstmals 1996 war der jährliche Zuwachs der Entsauerungsbäume mit 2.8 mm am höchsten, allerdings konnten bis auf die bereits beschriebenen Ergebnisse zu den ausgetrockneten Fichten in keinem Jahr signifikante Unterschiede zu den Kontrolldachfichten gefunden werden (Tab. 7). Bei Betrachtung der kumulierten Durchmesserzuwachswerte in Abbildung 8 zeigte sich aber, dass sich der Abstand der Fläche D1 zu den Dachflächen D2 und D3 zunehmend vergrößerte und 1994 und 1995 auch statistisch signifikant war. Betrug die Differenz zur Fläche D2 im Oktober 1993 noch 1.3 mm, waren es im Oktober 1994 schon 1.6 mm und im Oktober 1995 sogar 1.8 mm. Die Differenz des Dickenwachstums der Fläche D3 zur Fläche D2 war im Oktober 1993 nur um 0.1 mm vermindert, wuchs aber bis Oktober 1995 auf 1.2 mm an. Die Differenz zur Fläche D1 und D0 war mit 3.0 und 4.3 mm sogar noch größer. 1996 unterschieden sich alle Flächen signifikant voneinander.



Abb. 8: Summenkurve des Durchmesserwachstums [cm].

3.2.2 Höhenwachstum

Beim Verlauf des mittleren jährlichen Höhenwachstums lässt sich unabhängig von der Behandlung eine gerichtete Entwicklung erkennen (Abb. 9). Der 1989 gemessene durchschnittliche Höhenzuwachs von 31-37 cm reduzierte sich in den folgenden Jahren auf allen Flächen um mehrere Zentimeter pro Jahr und erreichte 1992 mit Werten zwischen 11-17 cm einen Tiefpunkt. Bei 13% der Bäume lag die gemessene Trieblänge unter 5 cm. Ab 1992 war ein deutlicher Aufwärtstrend erkennbar, so dass 1996 der ursprüngliche Stand wieder erreicht war. Um den Verlauf des Höhenwachstums zu klären, wurden die Beziehungen zu den klimatischen Faktoren Temperatur, Globalstrahlung, Windgeschwindigkeit und Niederschlag desselben Jahres und des Vorjahres untersucht. In Tabelle 8 sind exemplarisch die Ergebnisse von Korrelationsanalysen zwischen dem Höhenwachstum und den klimatischen Parametern unterschiedlicher Abschnitte desselben Jahres dargestellt. Insgesamt konnten keine plausiblen Zusammenhänge zu den klimatischen Faktoren gefunden werden. Welche Rolle endogene Steuerungsmechanismen spielen, konnte ansatzweise für die Fruktifikation geklärt werden, da ein negativ signifikanter Zusammenhang des Höhenwachstums zur Stärke der Fruktifikation gefunden wurde (siehe Kapitel 3.2.3).



Abb. 9: Entwicklung des Höhenzuwachses von 1988-1996.

Tab. 8: Korrelationskoeffizienten zwischen jährlichem Höhenzuwachs und Temperatur (T), Globalstrahlung (G),Windgeschwindigkeit (W) und Niederschlag (NS) verschiedener Abschnitte desselben Jahres (01-12: Gesamtjahr, 05-09: Mai-September, 06-08: Juni-August). N gibt die Anzahl der Jahre an, in denen Klimadaten zur Verfügung standen.

(*	signifikant auf dem 5.0 %- Niv	au. ** signifikant auf	dem 1.0 %- Niveau.	*** signifikant auf der	n 0.1 %- Niveau)
·				0	

	Zeitraum	Dach 1	Dach 2	Dach 3	Freifläche	Ν	_
	01-12	-0.18	-0.16	-0.07	-0.47	9	
Т	05-09	-0.24	-0.28	-0.24	-0.42	9	
	06-08	-0.58 [*]	-0.55	-0.84**	-0.56	9	
	01-12	-0,62*	-0.54	-0.64 [*]	-0.30	9	
G	05-09	-0.65	-0.58 [*]	-0.68 [*]	-0.33	9	
	06-08	-0.61 [*]	-0.54	-0.69 [*]	-0.29	9	
	01-12	-0.71 [*]	-0.61 [*]	-0.70 [*]	-0.42	9	
W	05-09	-0.68 [*]	-0.60	-0.69	-0.38	9	
	06-08	-0.71 [*]	-0.64	-0.68 [*]	-0.43	9	
	01-12	-0.26	-0.22	-0.53		7	
NS	05-09	-0.22	-0.15	-0.15		5	
	06-08	-0.15	-0.10	-0.10		5	

Ein Einfluss der Austrocknung auf die Entwicklung des Höhenzuwachses konnte für die Fläche D3 nachgewiesen werden (Datentabelle, Abb. 9). Erstmals 1993 und dann auch 1994 reagierten die Bäume der Fläche D3 mit signifikant vermindertem Höhenwachstum auf die starke Trockenheit. Die mittlere Länge des Höhentriebes erreichte nur die Hälfte der Länge der anderen Flächen. Nur zwei Bäume bildeten in diesen Jahren überhaupt einen Terminaltrieb von mehr als 20 cm Länge, an 26% der Bäume wurde dagegen eine Trieblänge unter 5 cm gemessen. Auch der Trieblängenzuwachs an Seitenzweigen 1. und 2. Ordnung der Austrocknungsfichten war in den Jahren 1993 und 1994 signifikant verringert (Tab. 9). Bereits 1995 konnte jedoch kein Unterschied im Höhenzuwachs zwischen den Flächen mehr nachgewiesen werden. Die mittleren Zuwachsraten des Terminaltriebes der Flächen lagen 1996 mit 35.6 cm für D1, 34.8 für D2 und 35.3 cm für D3 wieder sehr eng zusammen. Bei den Austrocknungsbäumen trat demnach eine vollständige Erholung des Höhenzuwachses nach Ende des Trockenstress ein. Die Fichten der Fläche D1 zeigten auch 1996 eine Steigerung ihrer Höhenwuchsleistung. Die zwischen den Dächern liegenden Bäume der Fläche D4 wiesen 1996 zwar mit 43.9 cm einen überdurchschnittlichen Höhenzuwachs auf, der allerdings nicht signifikant zu einer anderen Fläche erhöht war.

		1992	1993	1994	1995	1996
S 1.0	D1	10.3	11.7	13.4	13.9	15.6
	D2	11.0	12.5	14.2	14.8	14.2
	D3	9.5	9.0 [*]	10.4	12.9	15.5
	D4	12.3	12.5	14.8	16.8	16.7
S 2.0	D1	7.4	7.5	8.8	8.9	9.6
	D2	8.4	8.0	9.2	9.5	9.5
	D3	7.0	6.7 [*]	7.0 [*]	8.3	9.5
	D4	7.9	8.5	9.2	9.9	10.6

Tab. 9: Längenzuwachs [cm] an einem Seitenzweig 1. (S1.0) und 2. (S2.0) Ordnung am 7. Quirl von oben von 1992 bis 1996 (* signifikant reduzierter Längenzuwachs zu allen Flächen).

3.2.3 Fruktifikation

In Tabelle 10 ist die Summe der hängenden und herabgefallenen Zapfen pro Dachfläche und die durchschnittlichen Zapfenzahlen pro Baum und Dachfläche angegeben. Nachdem 1992 für die Fichte ein Mastjahr mit hohen Zapfenzahlen war, ging der Behang bis 1994 stark zurück und stieg dann stetig wieder an. Die in der Krone ermittelten durchschnittlichen Zapfenzahlen zeigten nur geringe Unterschiede zwischen den Flächen. 1995 und 1996 wurde

zwar eine erhöhte Anzahl Zapfen in den Kronen der Austrocknungsbäume gezählt, signifikante Unterschiede konnten aber in keinem Jahr nachgewiesen werden. Am Ende der Untersuchungsperiode 1996 hatten sich die hängenden Zapfen pro Fichte für die Flächen D1, D2 und D3 auf 161, 166 und 180 summiert (Tab. 10, oberer Abschnitt). Bei den zu Boden gefallenen Zapfen wurde 1993 eine deutlich höhere Zahl Fruchtstände pro Fichte für die Fläche D2 und 1996 eine deutlich höhere Anzahl herabgefallener Zapfen pro Fichte für die Austrocknungsfläche gefunden. Am Ende der Untersuchungsperiode wies die Fläche D2 mit 141 Zapfen pro Baum die Maximalsumme auf, während sich bei den Flächen D1 und D3 nur 99 und 110 Zapfen pro Baum fanden (Tab. 10, unterer Abschnitt). Der jährliche Verlauf des Zapfenfalls pro Fläche zeigte eine Zunahme im Herbst. Nach dem Mastjahr 1992 begann im Sommer 1993 ein starker Anstieg des Zapfenfalls, der seinen Höhepunkt im November fand (1993: 769 Zapfen = D1; 1260 Zapfen = D2; 770 Zapfen = D3). Doch auch im Sommer 1994 und Winter 1994/1995 fielen noch größere Mengen Zapfen (siehe Tab. 1, Anhang II).

	Gesam	ntzapfenzahl .	/ Fläche	mittl. Zapfenzahl / Baum / Fläche			
Zapfen im Kronenraum	Dach 1	Dach 2	Dach 3	Dach 1	Dach 2	Dach 3	
1992	2625	2315	2075	97	96	90	
1993	993	812	817	37	34	36	
1994	80	78	55	3	3	2	
1995	250	452	680	9	19	30	
1996	404	338	515	15	14	22	
Summe 1992-1996	4352	3995	4142	161	166	180	
Zapfen am Boden	Dach 1	Dach 2	Dach 3	Dach 1	Dach 2	Dach 3	
1992							
1993	1897	2653	1935	70	111	84	
1994	508	491	205	19	20	9	
1995	75	61	74	3	3	3	
1996	206	190	325	8	8	14	
Summe 1992-1996	2686	3395	2539	99	141	110	

Tab. 10: Gesamtzahl der Zapfen pro Fläche im Kronenraum und am Boden sowie die durchschnittlichen Zapfenzahlen pro Baum und Fläche im Kronenraum und am Boden.

Um den bereits in Kapitel 3.2.2. angesprochenen Einfluss der Fruktifikationsintensität auf den Höhenzuwachs zu klären, wurden die Beziehungen zwischen Höhenzuwachs und Zapfenbehang unabhängig von der Flächenzugehörigkeit untersucht. 1992 ergaben sich signifikante Zusammenhänge mit einem Koeffizienten von r = -0.26 zwischen der Anzahl hängender Zapfen pro Baum und dem Höhenzuwachs desselben Baumes, d. h. je höher die Zapfenzahl der jeweiligen Fichte war, desto geringer fiel ihr jährlicher Höhenzuwachs aus. Die starke Fruktifikation des Jahres 1992 wirkte sich mit einem Koeffizienten von r = -0.33 sogar noch deutlicher auf den Höhenzuwachs 1993 aus. In den folgenden Jahren konnten jedoch keine Zusammenhänge mehr festgestellt werden.

3.2.4 Streufall

Jahresgänge des monatlichen Streufalls

Die in Abbildung 10a-d dargestellten Jahresgänge des Gesamtnadelstreufalls von 1993 bis 1996 zeigten nach einem deutlichen Maximum im Frühling eine Abnahme über die Sommermonate, dem ein unterschiedlich starker herbstlicher Anstieg folgte. Die starke Frühjahrsschütte in den Monaten März/April wurde durch steigende Temperaturen ausgelöst. Der außergewöhnlich hohe Streufall im März 1995 konnte nicht befriedigend mit den klimatischen Bedingungen des Monats erklärt werden. da es mit 0.9°C Durchschnittstemperatur kühl, einer maximalen Windspitze von 3.1 m·s⁻¹ und 14 Windtagen, die eine mittlere Windgeschwindigkeit größer 1.0 m·s⁻¹ aufwiesen, nicht stürmischer als in anderen Jahren war. Möglicherweise war aufgrund des trockenen Sommers im Vorjahr eine größere Menge Nadeln abgestorben und hatte sich seitdem angereichert. Die Abnahme der Streufallrate während der Sommermonate ging mit den sommerlichen Minima der Windverhältnisse und der Bodenfeuchte einher. Der erhöhte Streufall im Sommer 1994 korrespondierte mit überdurchschnittlich hohen Temperaturen und starker Bodentrockenheit. Die Maxima im Oktober/November 1993, 1994 und 1996 waren mit der Zunahme der Niederschläge, der ansteigenden Anzahl Windtage größer 1.0 m·s⁻¹ und den höheren Windgeschwindigkeiten zu erklären, während der ausbleibende Streufallanstieg im Oktober 1995 auf die ungewöhnlich milde Witterung mit geringen Niederschlägen in diesem Monat zurückzuführen war. Die Streufallminima im Winter korrespondierten mit niedrigen Temperaturen und hohen Luftfeuchtigkeiten. Januar 1993 Das im auftretende Streufallmaximum war auf starke Stürme und Niederschläge zurückzuführen, denn in diesem Monat gab es 31 Windtage größer 1.0 $m \cdot s^{-1}$, die mittlere Windgeschwindigkeit betrug $6.0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ und der Niederschlag war mit 178 mm sehr hoch.





Vergleich der jährlichen Streufallmengen

Die Summe der Streufallmengen der Jahre 1992 bis 1994 schwankten mit 1304 bis 1348 g·m⁻² nur gering. 1995 fiel mit 1060 g·m⁻² aber deutlich weniger Streu, während die Menge 1996 auf 1123 g·m⁻² anstieg. Beim Vergleich der jährlichen Streufallsummen pro Fläche erwies sich die Austrocknungsfläche ab 1994 als die Variante mit dem geringsten Streufall. Während die bis Ende 1996 herabgefallenen Streufallmengen der Flächen D0, D1 und D2 rund 1703, 1675 und 1660 g·m⁻² betrugen, fiel unter dem Dach 3 nur 1406 g·m⁻², d. h. durchschnittlich 273 g·m⁻² weniger (Tab. 11, oberer Abschnitt). Zu berücksichtigen ist allerdings die niedrigere Anzahl Bäume und die verringerte oberirdische Biomasse der Fläche D3. Obwohl auch beim Vergleich der mittleren Streufall war, unterschieden sich die Flächen D1, D3 und D0 am Ende der Periode nur geringfügig voneinander. Berechnet man die von August 1991 bis Dezember 1996 gefallene Streufallmenge pro Baum, verlor eine Fichte der Fläche D0 im Durchschnitt 18.2 kg, ein Austrocknungsbaum 17.7 kg, ein Entsauerungsbaum 17.9 kg und eine Fichte der Fläche D2 sogar 20.0 kg. (Tab. 11, unterer Abschnitt).

	Streufallsumme der Teilflächen [g·m ⁻²]								
	D1	D2	D3	D0	Summe				
1991	76	69	72	79	295				
1992	356	399	314	279	1348				
1993	336	295	334	347	1313				
1994	344	302	288	370	1304				
1995	286	285	207	282	1060				
1996	277	309	191	345	1123				
Summe	1675	1660	1406	1703					
	Ν	/littlerer Streufa	ll pro Baum [k	g]					
	D1	D2	D3	D0	Summe				
1991	0.8	0.8	0.9	0.8	3.4				
1992	3.8	4.8	3.9	3.0	15.6				
1993	3.6	3.6	4.2	3.7	15.1				
1994	3.7	3.6	3.6	4.0	14.9				
1995	3.1	3.4	2.6	3.0	12.1				
1996	3.0	3.7	2.4	3.7	12.8				
Summe	17.9	20.0	17.7	18.2					

Tab. 11: Jährliche Streufallmenge pro Fläche $[g \cdot m^{-2}]$ und mittlerer Streufall pro Baum [kg] von August 1991 bis Dezember 1996 (1991 standen Daten erst ab Herbst zur Verfügung).

Bei Betrachtung der in Abbildung 11 von August 1991 bis Dezember 1996 kumulierten Streufallmengen verliefen die Kurven aller Flächen zunächst noch eng beieinander. Ab 1995 sank die Menge der gefallenen Streu unter den Austrocknungsbäumen signifikant unter die Mengen der anderen Flächen. Betrug die Differenz der kumulierten Streumengen zwischen den Flächen D3 und D2 im Oktober 1994 nur 55 g·m⁻², war sie zwei Jahre später schon auf 250 g·m⁻² angewachsen.



Abb. 11: Summenkurve des Streufalls $[g \cdot m^{-2}]$.

3.2.5 Schadsymptome

Das optische Erscheinungsbild der Kronen (Kronenvitalität) aller Fichten hat sich im Laufe der Untersuchungsperiode verbessert (Tab. 12). Wurde 1992 die Vitalität der Kronen der Entsauerungs- und Kontrolldachfichten noch mit den Ziffern 5.3 bzw. 4.3 auf der 10-stufigen Skala eingeordnet, so wurde die Vitalität beider Flächen 1996 mit der Ziffer 2.9 als gut bewertet. Auch der Anteil chlorotischer Nadeln und der prozentuale Nadelverlust sank von 1993 bis 1996 bei den Fichten der Fläche D1 um 19 bzw. 24 Prozentpunkte und an den Fichten der Fläche D2 um 15 bzw. 13 Prozentpunkte. Der gesundheitliche Zustand der Austrocknungsbäume war am Ende der Untersuchungsperiode trotz der auch hier zu

beobachtenden Verbesserung von 4.5 auf 3.8 immer noch als kritisch einzustufen. Während der Anteil chlorotischer Nadeln von 1993 bis 1996 an den Fichten der Fläche D3 um 24 Prozentpunkte sank, betrug der Rückgang der prozentualen Nadelverluste nur 8 Prozentpunkte. 1994 konnte eine signifikant schlechtere Kronenvitalität und ein erhöhter Anteil chlorotischer Nadeln der Austrocknungsfichten im Vergleich zur Fläche D2 sowie ein signifikant erhöhter Anteil Nadelverluste im Vergleich zu allen anderen Flächen gefunden werden. 1995 war der Verlichtungsgrad mit rund 28% immer noch signifikant höher als auf allen anderen Flächen. Einen stärkeren Rückgang der prozentualen Nadelverluste und des Anteils chlorotischer Nadeln zeigten die Austrocknungsbäume erst 1996. Die in der Lichtkrone ermittelten optischen Nadelverluste der Flächen stimmten jedoch nicht mit den tatsächlich gefundenen jährlichen Nadelfallraten (am Gesamtstreufall beträgt der Anteil Nadeln 70%) auf den Dächern unter den Fichten überein.

Tab. 12: Optische Erscheinung der Krone (nach einer zehnstufigen Skala: 1 = gesund.....10 = abgestorben), prozentualer Anteil Nadelverluste und Nadelvergilbungen der untersuchten Flächen von 1992 bis 1996. (* signifikanter Unterschied zur Fläche 1 = D1, 2 = D2, 3 = D3, 4 = D4).

		D1	D2	D3	D4
	1992	5.3	4.3	4.5	-
optische	1993	4.3 ^{*4}	4.3	4.5	2.8 ^{*1}
Erscheinung	1994	3 .6 ^{*4}	3.0 ^{*3}	4.8 ^{*2,4}	2.1 ^{*1,3}
(Ziffer)	1995	3.3	3.0 ^{*3}	4.5 ^{*2,4}	2.3 ^{*3}
	1996	2.9	2.9	3.8	2.6
	1992	-	-	-	-
	1993	34	28	33	23
Nadelverlust	1994	19 ^{*3}	18 ^{*3}	31 ^{*2,4}	12 ^{*3}
[%]	1995	14 ^{*3}	13 ^{*3}	28 ^{*2,4}	10 ^{*3}
	1996	15	13 ^{*3}	25 ^{*2,4}	12 ^{*3}
	1992	-	-	-	-
	1993	35	27	38	22
Chlorosen	1994	16	11 ^{*3}	25 ^{*2,4}	8 ^{*3}
[%]	1995	12	13	22	11
	1996	11	14	14	12

3.2.6 Zusammenfassung der Ergebnisse der Wachstumsreaktionen

• Der Verlauf des monatlichen Durchmesserzuwachses aller Fichten wies 1994 und 1995 eine eingipfelige Wachstumskurve und 1993 und 1996 zwei Wachstumsspitzen auf. Ein Durchmesseranstieg, der eindeutig auf die Wiederbefeuchtung zurückzuführen war, fand sich bei den Fichten der Austrocknungsfläche nicht. Die Höhe und der Verlauf des jährlichen Durchmesserzuwachses wurde in erster Linie von den Temperaturen im Frühjahr bestimmt. Obwohl der jährliche Durchmesserzuwachs der Fichten der Fläche D3 im Verlauf des Austrocknungsversuchs sank, ließ sich ein signifikanter Einfluss der Trockenheit auf das Dickenwachstum im Vergleich zur Kontrollfläche D2 nicht nachweisen. Ein signifikanter Einfluss der Entsauerung des Niederschlags auf den jährlichen Durchmesserzuwachs der Fichten der Fläche D1 konnte trotz der stetigen Zunahme im Vergleich zur Kontrollfläche D2 ebenfalls nicht gefunden werden.

• Der durchschnittliche Höhenzuwachs der Dach- und Freiflächenfichten nahm seit Beginn des Experiments bis 1992 ab, während danach eine stetige Zunahme der Zuwachsrate beobachtet werden konnte. Der Verlauf des Höhenzuwachses konnte nicht befriedigend mit dem Einfluss klimatischer Faktoren erklärt werden. Intensive Fruktifikation führte allerdings zu einer Reduktion des Höhenzuwachses. Als Folge der Austrocknung verminderte sich 1993 und 1994 das Längenwachstum der Terminal- und Seitentriebe der Fichten der Fläche D3 signifikant im Vergleich zu den Fichten der überdachten Fläche D2. Ein signifikanter Einfluss der Entsauerung des Niederschlags auf den Höhenzuwachs der Fichten der Fläche D1 konnte in keinem Jahr nachgewiesen werden.

• Nach dem Mastjahr 1992 mit hohem Zapfenbehang pro Fichte ging die Fruktifikation bis 1994 stark zurück und stieg dann wieder. Signifikante Unterschiede der mittleren Zapfenzahl zwischen den Fichten der Austrocknungs- bzw. Entsauerungsfläche und der überdachten Kontrollfläche konnten in keinem Jahr gefunden werden. Der Verlauf des Streufalls zeigte ein Maximum im Frühjahr, ein Minimum im Sommer und Winter sowie einen unterschiedlich stark ausgeprägten Anstieg im Herbst. Im Sommer 1994 ist ein erhöhter Streufall unter allen Flächen zu beobachten. Beim Vergleich der Streufallsummen wies die Fläche D3 ab 1994 die niedrigsten Raten auf. Bei Berücksichtigung der Baumzahl konnte zwischen den Fichten der Austrocknungs- bzw. Entsauerungsfläche und der überdachten Kontrollfläche am Ende der Untersuchungsperiode kein Unterschied der Streufallrate pro Fichte gefunden werden. • Der optische Gesundheitszustand der Kronen aller Dachfichten hat sich im untersuchten Zeitraum stetig verbessert, während sich der Zustand der unüberdachten Fichten nur wenig verändert hatte. 1996 war die Kronenvitalität der Austrocknungsfichten aber noch als kritisch einzustufen. Ein negativer Einfluss der Austrocknung auf die Benadelung konnte 1994 in Form eines signifikant erhöhten prozentualen Anteils von Nadelverlusten und Nadelchlorosen der Fichten der Fläche D3 im Vergleich zu den Fichten der Fläche D2 nachgewiesen werden. Trotz des Rückgangs der Nadelverluste und Nadelchlorosen konnte im untersuchten Zeitraum keine signifikante Verbesserung des Kronenzustandes bei den Entsauerungsfichten im Vergleich zu den Fläche D2 gefunden werden.

3.3 Analysen der Element-Gehalte in Fichtennadeln

In den Abbildungen 12-20 wird die Entwicklung der Element-Gehalte für jede Fläche getrennt nach Nadeljahrgängen vorgestellt. In der Literatur finden sich zahlreiche Grenzwerte, die eine Beurteilung des aktuellen Ernährungszustandes anhand absoluter Elementgehalte in Nadeln ermöglichen (VAN DEN BURG 1985, WEIHS 1993). Nach Angaben eines Bewertungsschlüssels der Bund/Ländergruppe "Bodenzustandserhebung" des BMELF (1996) für einjährige Fichtennadeln (Tab. 13) wurde in den Abbildungen der Bereich einer mittleren Nährstoffversorgung mit zwei <u>durchgehenden</u> Linien und der Grenzwert zwischen geringer und sehr geringer Nährstoffversorgung mit einer <u>durchbrochenen</u> Linie markiert. Um mögliche Flächenunterschiede auf die Manipulation der Niederschlagsqualität bzw. der Niederschlagsquantität zurückführen zu können, wurden die Fichten der Entsauerungs- bzw. Austrocknungsfläche mit denen der Flächen D2 und D4 verglichen. Detaillierte Ergebnisse der Varianzanalysen befinden sich im Anhang III, Tabelle 1. Da die Nährstoffgehalte in den Nadeln vom Nährstoffangebot des Bodens abhängen, wurde ergänzend der Nährelement-Eintrag über die Kronentraufe dargestellt.

	Versorgungsgrad (mg·g ⁻¹ TG)							
	sehr hoch	hoch	mittel	gering	sehr gering			
Stickstoff ¹	> 17.0	15-17	14-15	13-14	<13			
Phosphor ¹	> 2.0	1.8-2.0	1.4-1.8	1.2-1.4	<1.2			
Kalium ¹	> 7.0	5.0-7.0	4.0-5.0	3.5-4.0	<3.5			
Kalzium ¹	> 5.0	3.0-5.0	2.0-3.0	1.0-2.0	<1.0			
Kalzium ³	> 10.0	7.5-10.0	5.0-7.5	4.0-5.0	<4.0			
Magnesium ¹	> 1.5	1.25-1.50	1.00-1.25	0.75-1.00	< 0.75			
Magnesium ³	> 1.25	1.00-1.25	0.70-1.00	0.30-0.70	<0.30			
Mangan ¹	> 4.0	2.0-4.0	1.0-2.0	0.05-1.00	< 0.05			
Eisen ¹	> 0.50	0.10-0.50	0.05-0.10	0.02-0.05	< 0.02			
Kupfer ¹	> 0.007	0.005-0.007	0.003-0.005	0.002-0.003	< 0.002			
Zink ¹	> 0.07	0.05-0.07	0.03-0.05	0.015-0.03	< 0.015			
Schwefel ¹	> 1.4	1.2-1.4	1.0-1.2	0.05-1.0	< 0.05			

Tab. 13: Bewertungsschlüssel des Ernährungszustandes für Fichten nach der Bund/Länderarbeitsgruppe "BZE" (gültig für ersten Nadeljahrgang ¹, bei Ca u. Mg auch dritten Nadeljahrgang 3 = kursiv gedruckt)

3.3.1 Die Makronährstoffe und Spurenelemente

3.3.1.1 Stickstoff

Da der Stickstoffgehalt der Ausgangsgesteine niedrig und der Stickstoffbedarf der Pflanzen im Vergleich zu anderen Nährstoffen hoch ist, begrenzt Stickstoff einerseits am stärksten das Wachstum, andererseits führt eine erhöhte Stickstoffzufuhr zu Wachstumsdisharmonien und behindert die Wurzelaufnahme anderer Nährelemente. Die Abbildungen 12a-b zeigen, dass die Stickstoffkonzentrationen der Nadeln nur geringe Schwankungen zwischen den Jahren aufwiesen, tendenziell aber eine Abnahme bei den Dachfichten erkennen lassen. 1996 wurden in den dies- und einjährigen Nadeln mit 12.9 bis 14.2 mg·g⁻¹ Konzentrationen erreicht, die dem Bereich einer geringen Versorgung mit Stickstoff zuzuordnen sind. Beim Vergleich der Nadeljahrgänge wurden in den jüngeren Nadeln immer höhere Gehalte von Stickstoff gefunden. Nach dem Dachschluss wurden die Stickstoffbestandteile der unter dem Entsauerungsdach verregneten Kronentraufe deutlich gesenkt (Abb. 12c). Als Reaktion wurde erstmals 1994 in den diesjährigen Nadeln der Entsauerungsfichten mit 13.1 mg·g⁻¹ ein signifikant geringerer Stickstoffgehalt im Vergleich zu 13.9 mg·g⁻¹ der Fläche D2, 1995 und 1996 auch zur Fläche D4, gefunden. 1995 konnte auch in den nun einjährigen Nadeln signifikant reduzierte Stickstoffkonzentrationen zu den Fichten der Flächen D2 und D4 festgestellt werden. 1996 sanken die Stickstoffgehalte in den einjährigen Nadeln der Entsauerungsfichten mit 12.9 mg \cdot g⁻¹ auf ein Minimum, unterschieden sich aber nicht mehr signifikant von der Fläche D2. Die diesjährigen Nadeln der Austrocknungsfichten zeigten nur 1993 signifikant verringerte Stickstoffkonzentrationen im Vergleich zur Fläche D2, während bei den einjährigen Nadeln in keinem Jahr Unterschiede zwischen den Flächen festgestellt wurden. In beiden Nadeljahrgängen der Austrocknungsfichten befanden sich die Stickstoffkonzentrationen 1996 mit 14.2 mg·g⁻¹ auf dem Niveau der Flächen D2 und D4.

3.3.1.2 Phosphor

Phosphor wird zur Bildung der energiereichen Verbindungen ATP und ADP benötigt und ist Bestandteil von Nukleinsäuren, Phospholipiden der Zellmembranen und einiger Co-Enzyme. Die Abbildungen 13a-b zeigen, dass die Phosphorgehalte in den Nadeln der Fichten zwischen den Jahren nur gering schwankten. Von 1993 bis 1996 wurden in den dies- bzw. einjährigen Nadeln mit 1.2 und 1.0 mg g⁻¹ Konzentrationen gemessen, die in den Bereich einer sehr geringen Versorgung mit Phosphor einzuordnen sind. Beim Vergleich der Nadeljahrgänge konnten in den einjährigen Nadeln stets hochsignifikant verringerte Phosphorkonzentrationen nachgewiesen werden. Wie Abbildung 13c zu entnehmen ist, sank unmittelbar nach dem Dachschluss die Konzentration von Phosphor in der Kronentraufe unter allen Dächern stark ab. Dieser Abfall war allerdings weniger stark ausgeprägt auch auf der Freifläche D0 zu beobachten und blieb ungeklärt. In den diesjährigen Nadeln der <u>Entsauerungsfichten</u> wurden 1994 und 1995 signifikant reduzierte Phosphorgehalte im Vergleich zur Fläche D2 festgestellt, die auf die überdurchschnittlich hohen Phosphorgehalte in den einjährigen Nadeln der Fläche D2 zurückzuführen sind. Eine Erklärung für die hohen Phosphorkonzentrationen wurde nicht gefunden. In beiden Nadeljahrgängen der <u>Austrocknungsfichten</u> wurden 1993 signifikant verringerte Phosphorgehalte im Vergleich zu den Flächen D2 und D4 gefunden, die ein Jahr später auch noch in den nun einjährigen Nadeln signifikant reduziert waren.

3.3.1.3 Kalium und Natrium

Kalium weist meist einen hohen Gehalt in den Pflanzen auf und ist auch in den Gesteinen häufig zu einem hohen Anteil enthalten. Es spielt eine wichtige Rolle bei den Bewegungen der Stomata und kann bei einigen Pflanzen bei Bedarf durch Natrium ersetzt werden. Die Abbildungen 14a-b zeigen, dass die Kaliumgehalte in den Nadeln aller Flächen seit 1992 rückläufig waren. Im untersuchten Zeitraum befanden sich die Fichten im Bereich einer hohen bis mittleren Kaliumversorgung. 1996 sanken die Kaliumgehalte beider Nadeljahrgänge der Entsauerungsfichten in den Grenzbereich zu einer geringen Versorgung. Beim Vergleich der Nadeljahrgänge wurden stets höhere Kaliumgehalte in den jüngeren Nadeln gefunden. Natrium ist in den Nadeln der Dachfichten nur in geringen Konzentrationen bis zu 0.1 mg \cdot g⁻¹ zu finden und wies in den einjährigen Nadeln stets höhere Natriumgehalte auf (ohne Abbildung). Während die Fichten der Flächen D2, D3 und D4 in beiden Nadeljahrgängen bis 1995 einen leichten Anstieg und dann einen Rückgang der mittleren Kaliumkonzentrationen zeigten, war bei den Entsauerungsfichten bereits 1994 ein signifikantes Absinken der Kaliumgehalte in beiden Nadeljahrgängen zu verzeichnen, die mit sinkenden Kalium-Einträgen in der verregneten Kronentraufe unter Dach 1 einhergingen (Abb. 14c). Für die Austrocknungsfichten konnte in keinem Jahr ein signifikanter Unterschied in den Kaliumgehalten im Vergleich zu den Flächen D2 und D4 nachgewiesen werden. Obwohl auch die Natrium-Einträge mit der Kronentraufe unter dem Dach 1 sanken, konnte kein Rückgang von Natrium in den Nadeln der Entsauerungsfichten festgestellt werden (ohne Abbildung). 1996 zeigten die dies- und einjährigen Nadeln der Fläche D4 signifikant reduzierte Natriumgehalte im Vergleich zu den Flächen D1 und D2, für die keine Erklärung gefunden werden konnte (ohne Abbildung).



3.3.1.4 Kalzium

Kalzium ist Teil der chemischen Struktur der Zellwand und beeinflusst die Permeabilität der Zellen. Bei einem Kalziumdefizit verlieren die Zellmembranen z. B. ihre Funktionsfähigkeit, so dass in ihnen befindliche Stoffe austreten können. Die Abbildungen 15a-b zeigen, dass die Fichten in beiden Nadeljahrgängen bis 1995 einen leichten Anstieg und dann ein Absinken der Kalziumkonzentrationen aufwiesen. 1996 befand sich der Ernährungszustand der diesbzw. einjährigen Nadeljahrgänge von Fichten der Flächen D2 und D4 im Bereich einer geringen bzw. mittleren Versorgung mit Kalzium. Während sich der Ernährungszustand der diesjährigen Nadeln Entsauerungs- und Austrocknungsbäume 1996 in den Bereich einer mittleren Versorgung mit Kalzium verbessert hatte, überschritten die einjährigen Nadeln dieser Flächen den unteren Grenzwert zu einer hohen Kalzium-Versorgung. Beim Vergleich der Nadeljahrgänge wurden in den Fichten der Flächen D1, D2 und D4 in allen Jahren signifikant höhere Konzentrationen von Kalzium in den älteren Nadeln gefunden, während bei den Austrocknungsfichten signifikant erhöhte Kalziumwerte in den einjährigen Nadeln erst 1996 gesichert wurden. Der Anstieg von Kalzium im Verlauf der Untersuchungsperiode war bei den Entsauerungsfichten überdurchschnittlich stark und erreichte 1995 in den diesbzw.- einjährigen Nadeln mit 3.0 und 4.0 mg·g⁻¹ maximale Konzentrationen, die 1995 in den diesjährigen und 1996 auch in den einjährigen Nadeln signifikant erhöht im Vergleich zu den Kontrollfichten D2 und D4 waren. Die Zunahme der Kalziumgehalte in den Entsauerungsfichten ging mit steigenden Kalzium-Einträgen in der Kronentraufe unter Dach 1 einher (Abb. 15c). Die Kalziumkonzentrationen in den Austrocknungsfichten waren in den Jahren sommerlicher Trockenheit, z. B. 1993 mit 1.3 mg·g⁻¹ in den diesjährigen bzw. $1.8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in den einjährigen Nadeln, sehr gering und unterschieden sich signifikant von den Freiflächenfichten D4, die in den dies- bzw. einjährigen Nadeln mit 2.1 bzw. 3.0 mg·g⁻¹ maximale Kalziumwerte aufwiesen. Ab 1995 stiegen die Kalziumgehalte in den Austrocknungsbäumen stark an, so dass sie die Konzentrationen der Flächen D2 und D4 überschritten. Signifikante Unterschiede gab es allerdings nicht. Der Anstieg der Kalziumgehalte ging mit einem Anstieg des Elements in der Kronentraufe des Dach 3 im Jahr 1994 einher und ist auf die Ausbringung von Tanksedimenten zurückzuführen (Abb. 15c).

3.3.1.5 Magnesium

Magnesium ist ein wichtiger Baustein der Chlorophyllmoleküle und ein Mangel äußert sich bei Fichten in der Vergilbung der Nadeln. Die Abbildungen 16a-b zeigen, dass die Fichten in beiden Nadeljahrgängen bis 1995 einen leichten Anstieg und dann ein Absinken der Magnesiumgehalte aufwiesen. In den teilweise stark vergilbten Nadeln der untersuchten Fichten waren die Magnesiumkonzentrationen der diesjährigen Nadeln mit 0.4 bis 0.8 mg·g⁻¹ und der einjährigen Nadeln mit 0.3 bis 0.6 mg·g⁻¹ so niedrig, dass der Ernährungszustand des Bestandes mit Magnesium als sehr gering einzustufen ist. Lediglich die diesjährigen Nadeln der Entsauerungsfichten erreichten 1995 und 1996 mit Werten um 0.8 mg·g⁻¹ den Bereich einer geringen Magnesium-Versorgung. Beim Vergleich der Nadeljahrgänge konnten immer hochsignifikant reduzierte Magnesiumkonzentrationen in den jüngeren Nadeln nachgewiesen werden. Der Anstieg von Magnesium im Verlauf der Untersuchungsperiode war in den Entsauerungsfichten überdurchschnittlich stark und erreichte 1995 mit 0.8 mg·g⁻¹ in den diesjährigen und mit $0.6 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in den einjährigen Nadeln maximale Konzentrationen, die ab 1995 in den diesjährigen und 1996 auch in den nun einjährigen Nadeln signifikant erhöht waren. Die Zunahme der Magnesiumkonzentrationen in den Entsauerungsfichten korrespondierte mit den steigenden Magnesium-Einträgen in der verregneten Kronentraufe unter Dach 1 (Abb. 16c). Die Magnesiumgehalte in den Nadeljahrgängen der Austrocknungsfichten waren in den Jahren mit sommerlicher Trockenheit, z. B. 1993 mit $0.4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in den diesjährigen bzw. $0.3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in den einjährigen Nadeln, sehr gering und unterschieden sich signifikant von den Magnesiumkonzentrationen der Freiflächenfichten D4. 1995 stiegen die Magnesiumgehalte in beiden Nadeljahrgängen der Austrocknungsbäume stark an und überstiegen die Konzentrationen in den Kontrollfichten D2 und D4, signifikante Unterschiede gab es aber in keinem Jahr. 1994 konnte eine überdurchschnittliche Magnesiumkonzentration in der unter Dach 3 ausgebrachten Kronentraufe beobachtet werden, die auf die Ausbringung von Tanksedimenten zurückzuführen ist (Abb. 16c).

3.3.1.6 Mangan

Trotz der im allgemeinen geringen Konzentration in Pflanzen ist Mangan ein essentielles Element, dessen Funktion in der Aktivierung einiger Enzyme besteht. Die Abbildungen 17a-b zeigen, dass die Fichten aller Flächen in beiden Nadeljahrgängen bis 1995 einen leichten Anstieg und dann ein Absinken der mittleren Mangankonzentrationen aufwiesen. Der Bereich einer geringen bzw. mittleren Versorgung für Mangan wird mit 0.05-1.0 bzw. 1.0-2.0 mg·g⁻¹ angegeben. Während die Mangan-Gehalte im diesjährigen Nadeljahrgang der Flächen D2, D3 und D4 als gering versorgt einzustufen sind, erreichen die einjährigen Nadeln dieser Flächen sowie beide Jahrgänge der Entsauerungsfläche den Bereich einer mittleren Mangan-Versorgung. Beim Vergleich der Nadeljahrgänge konnten in den einjährigen Nadeln der Flächen D1, D2 und D4 in jedem Jahr signifikant erhöhte Mangangehalte gefunden werden, während die einjährigen Nadeln der Fichten der Fläche D3 erst 1996 einen signifikant erhöhten Mangangehalt zeigten. Der Anstieg von Mangan im Verlauf der Untersuchungsperiode in den Entsauerungsfichten war überdurchschnittlich stark und erreichte 1995 Maximalwerte von $1.4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in den diesjährigen und $1.8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in den einjährigen Nadeln. In diesem Jahr wurden erstmals in den diesjährigen Nadeln signifikant höhere Mangankonzentrationen im Vergleich zu Fichten der Fläche D2 gefunden. 1996 unterschieden sich sogar beide Nadeljahrgänge der Entsauerungsfichten von den Flächen D2 und D4. Der Anstieg der Mangangehalte korrespondierte mit einer Erhöhung der Mangan-Einträge in der Kronentraufe unter Dach 1 (Abb. 17c). In den Austrocknungsfichten waren die Mangangehalte in den Jahren mit sommerlicher Trockenheit, z. B. 1993 mit 0.5 mg·g⁻¹ in den diesjährigen Nadeln sowie mit 0.7 mg·g⁻¹ in den einjährigen Nadeln, im Vergleich zu den Flächen D2 und D4 signifikant reduziert. 1995 stiegen die Mangankonzentrationen in den dies- und einjährigen Nadeln stark an und überschritten 1996 sogar das Niveau der Kontrollen. Signifikante Unterschiede zu den Flächen D2 und D4 ergaben sich aber nicht. Im Gegensatz zu Kalzium und Magnesium ließ sich 1994 eine erhöhte Mangankonzentration in der Kronentraufe unter Dach 3 nicht eindeutig zeigen (Abb. 17c).



3.3.1.7 Eisen

Eisen ist das häufigste Element der Erdkruste und wird in Spuren von den Pflanzen benötigt. Es spielt eine Rolle bei der Chlorophyllsynthese und bei Reaktionen wie Atmung und Photosynthese. Die Abbildungen 18a-b zeigen, dass die Eisengehalte in den Nadeln 1992 und 1993 mit 0.08 bis 0.10 mg·g⁻¹ die höchsten Werte des Untersuchungszeitraums erreichten, ab 1994 sanken und dann mit durchschnittlich 0.05 mg·g⁻¹ in den diesjährigen Nadeln und 0.07 mg·g⁻¹ in den einjährigen Nadeln annähernd gleich blieben. Der Bereich einer mittleren Versorgung mit Eisen liegt zwischen 0.05 und 0.10 mg·g⁻¹. Der Ernährungszustand der Fichten ist mit Eisen-Gehalten zwischen 0.05 und 1.2 mg \cdot g⁻¹ in den Bereich mittel, vereinzelt sogar in den Bereich hoch, versorgt einzuordnen. In jedem Jahr wurden hochsignifikant erhöhte Konzentrationen von Eisen in den älteren Nadeln im Vergleich zu den jüngeren Nadeln gefunden. Nach dem Dachschluss ist ein Rückgang der Eisenkonzentrationen in den ausgebrachten Kronentraufen zu beobachten, der unter dem Entsauerungsdach im Vergleich zu den anderen Flächen besonders stark ist (Abb. 18c). Ein Rückgang der Eisenkonzentration in den Nadeln der Entsauerungsfichten konnte allerdings ebensowenig nachgewiesen werden wie signifikante Unterschiede zu den Flächen D2 und D4. Auch die Eisengehalte in den Nadeln der Austrocknungsfichten unterschieden sich in keinem Jahr signifikant von den Kontrollvarianten D2 und D4.

3.3.2 Schwefel, Aluminium und Schwermetalle

3.3.2.1 Schwefel

Schwefel zerstört in Form von Schwefeldioxid die Wachsschicht und das Blattgewebe der Nadeln, führt zu Beeinträchtigungen der Stomataregulierung und zu Nährstoffverlusten durch Auswaschung aus den Nadeln. In geringen Konzentrationen ist es jedoch ein unentbehrliches Nährelement. Die Abbildungen 19a-b zeigen, dass die Schwefelgehalte in den Nadeln der Fichten nur geringe Schwankungen zwischen den Jahren aufwiesen. Für Fichten werden Konzentrationen zwischen 0-0.8 bzw. 0.8-1.2 mg·g⁻¹ als Bereiche ohne bzw. geringe Belastung und darüberliegende Konzentrationen als Bereich erhöhter Belastung mit Schwefel angegeben. Die diesjährigen Nadeln der Fichten können mit durchschnittlich 1.0 mg·g⁻¹ als gering belastet angesehen werden, während sich die einjährigen Nadeln mit 1.2 mg·g⁻¹ dem Grenzbereich einer erhöhten Belastung nähern. Beim Vergleich der Nadeljahrgänge wurden

mit Ausnahme von Fichten der Fläche D2 in den einjährigen Nadeln stets signifikant höhere Schwefelkonzentrationen gefunden. Nach dem Dachschluss wurde die Sulfat-Schwefel-Konzentration der unter dem Entsauerungsdach verregneten Kronentraufe stark reduziert (Abb. 19c). In beiden Nadeljahrgängen der <u>Entsauerungsfichten</u> ergaben sich aber in keinem Jahr signifikant verringerte Schwefelgehalte im Vergleich zu den Fichten der Flächen D2 und D4. In den diesjährigen Nadeln der <u>Austrocknungsfichten</u> konnte nur 1993 eine signifikant reduzierte Schwefelkonzentration im Vergleich zu den Kontrollflächen D2 und D4 gefunden werden.

3.3.2.2 Aluminium

Da sich der Boden im Aluminium-Pufferbereich befindet, werden bei der Abpufferung von Protonen Aluminium-Ionen freigesetzt, die von den Fichten aufgenommen werden können. Aluminium gilt als schädigendes Element und wird verstärkt in alternde Nadeln transportiert und abgelagert. Nach einem Absinken zu Beginn der Untersuchungsperiode blieben die Aluminiumkonzentrationen mit Werten zwischen 0.05 und 0.07 mg·g⁻¹ annähernd gleich und waren 1996 in einigen Nadelproben unter die Nachweisgrenze gesunken (Abb. 20a-b). Der Vergleich der Nadeljahrgänge ergab in den einjährigen Nadeln hochsignifikant gesteigerte Gehalte von Aluminium. Nach dem Dachschluss sanken die Aluminium-konzentrationen in der Kronentraufe unter dem Entsauerungsdach, obwohl eine Reduktion nicht vorgenommen wurde (Abb. 20c). Die Aluminiumgehalte in den Nadeln der <u>Entsauerungsfichten</u> waren aber in keinem Jahr im Vergleich zu den Flächen D2 und D4 signifikant reduziert. In den einjährigen Nadeln der <u>Austrocknungsfichten</u> waren die Aluminiumgehalte 1994 und 1995 signifikant im Vergleich zu allen anderen Flächen erhöht.





3.3.2.3 Zink, Kupfer, Cadmium und Blei

Die wesentliche Bedeutung der Spurenelemente Zink und Kupfer besteht in ihrer enzymaktivierenden Wirkung und sie sind für viele Stoffwechselvorgänge in Pflanzen unentbehrlich. Mangelsituationen führen zu Stoffwechselstörungen und wirken wachstumshemmend. Cadmium und Blei besitzen keine ernährungsphysiologische Funktion, wirken aber schon in relativ geringen Konzentrationen phytotoxisch. Die Cadmium- und Bleigehalte in den Nadeln geben Hinweise auf die Schwermetallverfügbarkeit im Boden.

<u>Zink</u>

Die Zinkgehalte zeigten nur geringe Schwankungen zwischen den Jahren, stiegen allerdings in den einjährigen Nadeln 1996 ungeklärt an (Tab. 14). Als Bereich einer mittleren Versorgung mit Zink gilt ein Gehalt zwischen 30 und 50 µg·g⁻¹. Der Ernährungszustand der dies- und einjährigen Nadeln lag mit Konzentrationen von 25.1 bis 36.7 bzw. 18.1 bis 30.1 µg·g⁻¹ im Grenzbereich einer geringen bis mittleren Zink-Versorgung. Die diesjährigen Nadeln der Entsauerungs- und Austrocknungsfichten waren mit mittleren Werten sogar gut mit Zink versorgt. Beim Vergleich der Nadeljahrgänge konnten in den jüngeren Nadeln immer höhere Zinkkonzentrationen gefunden werden. Die Unterschiede zwischen den Nadeljahrgängen der Flächen D1, D2 und D4 verringerten sich im Laufe der Jahre um mehr als die Hälfte, während die Fichten der Fläche D3 aufgrund eines ungeklärt starken Zink-Anstiegs in den diesjährigen Nadeln 1995 diese Verringerung der Unterschiede nicht zeigten. Die diesjährigen Nadeln der Entsauerungsfichten wiesen ab 1994 signifikant höhere Zinkgehalte auf, die sich 1996 auch in den nun einjährigen Nadeln widerspiegelten. Die diesjährigen Nadeln der Austrocknungsfichten, die 1995 und 1996 mit 37.3 µg bzw. $31.2 \,\mu g \cdot g^{-1}$ sehr hohe Zinkgehalte aufwiesen, unterschieden sich signifikant von den Fichten der Flächen D2 und D4, 1996 waren die Zinkkonzentrationen allerdings nur noch im Vergleich zur Fläche D2 signifikant erhöht.

Kupfer

Die Tabelle 14 zeigt, dass die Kupfergehalte im Verlauf der Jahre annähernd gleichblieben. Eine mittlere Versorgung mit Kupfer ist bei Gehalten zwischen 3.0 und 5.0 $\mu g \cdot g^{-1}$ gewährleistet, so dass sich der Ernährungszustand des Bestandes mit Kupferkonzentrationen von 3.1 bis 4.4 μ g·g⁻¹ in diesem Bereich befand. Signifikante Unterschiede zwischen den Nadeljahrgängen konnten nicht nachgewiesen werden. Der Vergleich der Versuchsvarianten erbrachte zwar 1994 eine signifikant erhöhte Kupferkonzentrationen in den diesjährigen Nadeln der Fläche D2 im Vergleich zu den Flächen D3 und D4, im folgenden Jahr lagen die Kupfergehalte jedoch wieder auf gleichem Niveau mit den anderen Flächen. Weder die <u>Entsauerungsfichten</u> noch die <u>Austrocknungsfichten</u> zeigten Flächenunterschiede, die auf die unterschiedlichen Manipulationskonzepte zurückzuführen waren.

Cadmium

Tabelle 14 zeigt, dass die Cadmiumgehalte in den Nadeln der Untersuchungsbäume durchschnittlich 0.1 μ g·g⁻¹ betrugen und damit unter dem in der Literatur angegebenen toxischen Schwellenwert von 3.0 μ g·g⁻¹ lagen (BURSE & SCHRAMM 1996). Es konnten weder Unterschiede zwischen den Nadeljahrgängen noch zwischen den Jahren gefunden werden. 1994 waren die Cadmiumkonzentrationen mit 0.05 bzw. 0.03 μ g·g⁻¹ in beiden Nadeljahrgängen der Austrocknungsfichten signifikant niedriger im Vergleich zu allen anderen Flächen.

<u>Blei</u>

Die jährliche Entwicklung zeigte nur geringe Schwankungen in den Bleigehalten der Nadeln (Tab. 14). Der Grenzwert, bei dem toxische Wirkungen bei Pflanzen beginnen, beträgt nach SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL (1989) 20-35 μ g·g⁻¹, d. h. die Bleigehalte der Nadeln liegen mit 0.3-1.3 μ g·g⁻¹ im Bereich nicht-toxischer Konzentrationen. Beim Vergleich der Nadeljahrgänge wurde in den einjährigen Nadeln eine für Blei typische Anhäufung gefunden, die für die Flächen D1, D2 und D4 auch signifikant war, nicht jedoch in den einjährigen Nadeln der Flächen 1995 eine signifikant erhöhte Bleikonzentration in den einjährigen Nadeln der Entsauerungsfichten im Vergleich zu den Flächen D2 und D4 gefunden. Die Austrocknungsfichten zeigten 1995 signifikant reduzierte Bleigehalte in den einjährigen Nadeln im Vergleich zu Flächen D4.

a					
Element	Jahr	Dach 1	Dach 2	Dach 3	Freifläche D4
	1994	36.7	32.9	28.2	27.5
Zn	1995	32.7	25.1 ^{*3}	37.3 ^{*2,4}	26.1 ^{*3}
	1996	33.6 ^{*2,4}	23.6 ^{*3,1}	31.2 ^{*2}	25.2 ^{*1}
	1994	4.0	4.4 ^{*3,4}	3.5*2	3.6 ^{*2}
Cu	1995	3.3	3.6	3.6	3.5
	1996	3.1 ^{*2,4}	3.6 ^{*1}	3.4	3.6 ^{*1}
	1994	0.13 ^{*3}	0.13 ^{*3}	0.05 ^{*1,2}	0.1
Cd	1995	0.14	0.10	0.10	0.09
_	1996	0.11 ^{*2}	0.05 ^{*1}	0.08	0.06
	1994	0.43	0.37	0.48	0.35
Pb	1995	0.56	0.46	0.54	0.38
	1996	0.82 ^{*3}	0.81 ^{*3}	0.36 ^{*1}	0.49
b					
b Element	Jahr	Dach 1	Dach 2	Dach 3	Freifläche D4
b Element	Jahr 1994	Dach 1 25.4	Dach 2 21.8	Dach 3 20.6	Freifläche D4 22.8
b Element Zn	Jahr 1994 1995	Dach 1 25.4 23.8	Dach 2 21.8 18.1	Dach 3 20.6 21.3	Freifläche D4 22.8 22.5
b Element Zn	Jahr 1994 1995 1996	Dach 1 25.4 23.8 28.0	Dach 2 21.8 18.1 21.2	Dach 3 20.6 21.3 26.5	Freifläche D4 22.8 22.5 30.1
b Element Zn	Jahr 1994 1995 1996 1994	Dach 1 25.4 23.8 28.0 3.6	Dach 2 21.8 18.1 21.2 4.1	Dach 3 20.6 21.3 26.5 3.3	Freifläche D4 22.8 22.5 30.1 4.2
b Element Zn Cu	Jahr 1994 1995 1996 1994 1995	Dach 1 25.4 23.8 28.0 3.6 3.3	Dach 2 21.8 18.1 21.2 4.1 3.4	Dach 3 20.6 21.3 26.5 3.3 3.1	Freifläche D4 22.8 22.5 30.1 4.2 3.5
b Element Zn Cu	Jahr 1994 1995 1996 1994 1995 1996	Dach 1 25.4 23.8 28.0 3.6 3.3 3.1	Dach 2 21.8 18.1 21.2 4.1 3.4 3.4	Dach 3 20.6 21.3 26.5 3.3 3.1 3.4	Freifläche D4 22.8 22.5 30.1 4.2 3.5 3.3
b Element Zn Cu	Jahr 1994 1995 1996 1994 1995 1996 1994	Dach 1 25.4 23.8 28.0 3.6 3.3 3.1 0.1 ^{*3}	Dach 2 21.8 18.1 21.2 4.1 3.4 3.4 0.09 ^{*3}	Dach 3 20.6 21.3 26.5 3.3 3.1 3.4 0.03	Freifläche D4 22.8 22.5 30.1 4.2 3.5 3.3 0.09
b Element Zn Cu Cd	Jahr 1994 1995 1996 1994 1995 1996 1994 1995	Dach 1 25.4 23.8 28.0 3.6 3.3 3.1 0.1 ^{*3} 0.13 ^{*3}	Dach 2 21.8 18.1 21.2 4.1 3.4 3.4 0.09 ^{*3} 0.11	Dach 3 20.6 21.3 26.5 3.3 3.1 3.4 0.03 0.07 ^{*1}	Freifläche D4 22.8 22.5 30.1 4.2 3.5 3.3 0.09 0.10
b Element Zn Cu Cd	Jahr 1994 1995 1996 1994 1995 1996 1994 1995 1996	Dach 1 25.4 23.8 28.0 3.6 3.3 3.1 0.1 ^{*3} 0.13 ^{*3} 0.11	Dach 2 21.8 18.1 21.2 4.1 3.4 3.4 0.09 ^{*3} 0.11 0.06	Dach 3 20.6 21.3 26.5 3.3 3.1 3.4 0.03 0.07 ^{*1} 0.08	Freifläche D4 22.8 22.5 30.1 4.2 3.5 3.3 0.09 0.10 0.08
b Element Zn Cu Cd	Jahr 1994 1995 1996 1994 1995 1996 1994 1995 1996 1994	Dach 1 25.4 23.8 28.0 3.6 3.3 3.1 0.1 ^{*3} 0.13 ^{*3} 0.11 0.94	Dach 2 21.8 18.1 21.2 4.1 3.4 3.4 0.09 ^{*3} 0.11 0.06 0.70	Dach 3 20.6 21.3 26.5 3.3 3.1 3.4 0.03 [*] 0.07 ^{*1} 0.08 0.76	Freifläche D4 22.8 22.5 30.1 4.2 3.5 3.3 0.09 0.10 0.08 1.26
b Element Zn Cu Cd Pb	Jahr 1994 1995 1996 1994 1995 1996 1994 1995 1996 1994 1995	Dach 1 25.4 23.8 28.0 3.6 3.3 3.1 0.1 ^{*3} 0.13 ^{*3} 0.13 ^{*3} 0.11 0.94 0.94 ^{*3,2}	Dach 2 21.8 18.1 21.2 4.1 3.4 3.4 0.09 ^{*3} 0.11 0.06 0.70 0.64 ^{*1}	Dach 3 20.6 21.3 26.5 3.3 3.1 3.4 0.03 [*] 0.07 ^{*1} 0.08 0.76 0.48 ^{*1}	Freifläche D4 22.8 22.5 30.1 4.2 3.5 3.3 0.09 0.10 0.08 1.26 0.70

Tab. 14a-b: Zink-, Kupfer-, Cadmium- und Bleigehalte ($\mu g \cdot g^{-1}TS$) dies- (a) und einjähriger (b) Nadeln der Flächen von 1994 bis 1996; * = signifikant verschieden von Fläche n.

3.3.3 Die Stickstoffquotienten N/P, N/K, N/Ca und N/Mg

Ein wichtiges Maß zur Beurteilung des Ernährungszustandes der Fichten stellen neben den absoluten Elementgehalten in den Nadeln die daraus errechneten Relationen zwischen den Nährelementen dar. So können Stickstoffquotienten zur Beurteilung der Ernährungssituation von Bäumen herangezogen werden (ROSENGREN-BRINCK & NIHLGARD 1995, LAMERSDORF 1999). SCHULZE (1989) vermutet, dass unausgewogene Verhältnisse zwischen Stickstoff und anderen Elementen ebenso wichtig wie absolute Elementdefizite für den Ernährungszustand und die Vitalität der Bäume sind. Nach RIEK & WOLFF (1996) geben Abweichungen von den Referenzwerten "harmonischer" Elementquotienten Hinweise auf Disharmonien des Nährstoffangebots im Wurzelraum. Für die Bewertung der Stickstoffquotienten werden Angaben nach HÜTTL (1991) zugrundegelegt, der für Fichtennadeln Verhältnisse von N/P>12, N/K>3, N/Ca>20 und N/Mg>30 als Grenzwerte für eine Stickstoff-Überversorgung annimmt. Demnach traten im Dachbestand 1996 disharmonische Quotienten durch N-Überernährung vor allem für Phosphor und Magnesium auf, während die Kalziumernährung ausgeglichen war (Abb. 21 a-d). Im Vergleich zu 1992 haben sich die Stickstoffquotienten N/P, N/K und N/Ca für keine Fläche stark verändert. Der N/Mg-Quotient hat sich insgesamt, insbesondere aber für die Entsauerungsfläche von 37 auf 17, deutlich verbessert (ohne Abbildung).



In Tabelle 15 ist der prozentuale Anteil Fichten mit "disharmonischen Elementquotienten" dem Anteil Fichten, die der Bewertungsklasse "sehr geringe" Nährstoffversorgung zugeordnet wurden, gegenübergestellt. Betrachtet man den Gesamtbestand unterschied sich der Anteil Fichten mit ungünstigem N/P-Quotienten (71%) nicht wesentlich vom Anteil Fichten, die in die Klasse sehr geringe Phosphorversorgung (68%) eingingen. Die Entsauerungsfichten wiesen allerdings mit 44% einen deutlich geringeren Anteil ungünstiger N/P-Quotienten durch N-Überernährung gegenüber den Kontrolldach- und Austrocknungsfichten mit 88 bzw. 87% auf. Dies kann auf die reduzierten Stickstoffeinträge unter dem Dach 1 zurückgeführt werden. Im Gegensatz dazu betrug der prozentuale Anteil Fichten des Gesamtbestandes mit ungünstigem N/K-Quotienten durch N-Überernährung nur 36%, lag im Vergleich zum Anteil Fichten, die als sehr gering mit Kalium versorgt galten (13%), aber deutlich höher. Die Entsauerungsfichten zeigten allerdings mit 44% einen höheren Anteil ungünstiger N/K-Quotienten als die Kontrolldach- und Austrocknungsfichten mit 25 bzw. 30%. Hier spiegelt sich der Rückgang der Kaliumgehalte in den Nadeln der Entsauerungsfichten durch die ungeplante Reduktion der Kaliumkonzentration in der Kronentraufe wider. Mit 58% unterschied sich der Anteil Fichten mit ungünstigem N/Mg-Quotienten durch N-Überernährung deutlich vom Anteil Fichten, die in die Bewertungsklasse sehr geringe Magnesiumversorgung (94%) eingingen. Die Betrachtung der einzelnen Flächen zeigte allerdings, dass dies nur für die Entsauerungs- und Austrocknungsfichten galt, die mit 19 bzw. 57% einen deutlich geringeren Anteil ungünstiger N/Mg-Quotienten aufwiesen als die Kontrolldach- und Freiflächenfichten mit 83 bzw. 88%. Hier spiegelt sich die verbesserte Versorgung der Entsauerungs- bzw. Austrocknungsfichten mit Magnesium seit Dachschluss bzw. seit Ausbringung der Tanksedimente 1994 wider. Insgesamt wurde 1996 ein unzureichender Ernährungszustand anhand ungünstiger N/P- und N/Mg-Quotienten durch Stickstoffüberernährung für weniger Fichten gefunden, als dies bei einer Einstufung der absoluten P- und Mg-Gehalte in die Bewertungsklasse sehr geringe Versorgung der Fall war. Insbesondere die Entsauerungsfichten zeigten eine deutliche Verbesserung ihrer Nährstoffbalance durch die Reduktion der Stickstoff- und Säureeinträge, während die Kontrolldachfichten ungünstige Nährelementrelationen zeigten.

Grenzwerte für	Anteil der Fichten in Prozent [%]						
N-Überversorgung ^{*1}	D1 (n=27)	D2 (n=24)	D4 (n=16)	alle (n=90)			
N/P >12	44	88	87	69	71		
N/K > 3	44	25	30	44	36		
N/Ca >20	0	0	0	0	0		
N/Mg >30	19	83	57	88	58		
Grenzwerte für Bewertungs-		Anteil der Fich	nten in Prozent	[%]			
klasse "sehr gering" *2	D1 (n=27)	D2 (n=24)	D3 (n=23)	D4 (n=16)	alle (n=90)		
P < 1.2	85	96	91	88	68		
K < 3.5	26	8	9	6	13		
Ca < 1.0	0	0	9	0	2		
Mg < 0.75	85	100	96	100	94		

Tab. 15: Prozentualer Anteil der Fichten mit "disharmonischen Elementquotienten" bzw. mit der "Bewertungsklasse sehr geringe Versorgung" (*1 nach HÜTTL (1991); *2 nach BMELF (1996).

3.3.4 Beziehungen der Nadelelementgehalte zu den Konzentrationen der Kronentraufe

Um die beobachteten Zusammenhänge zu vertiefen, wurden zwischen den Nährstoffgehalten der Nadeln und den Elementkonzentrationen der ausgebrachten Kronentraufe (Input) jährlich ein Wertepaar für den Zeitraum der Jahre von 1992 bis 1996 gebildet und Korrelationsanalysen durchgeführt. Da eine Reaktion im Kronenraum auf veränderte Nährstoffgehalte in der Bodenlösung vermutlich verzögert erfolgt, wurden auch die Beziehungen bei einjähriger zeitlicher Verschiebung untersucht. Tatsächlich konnten von wenigen Ausnahmen abgesehen keine signifikanten Beziehungen zwischen den Nährstoffkonzentrationen der diesjährigen Nadeln und den im selben Jahr ausgebrachten Elementen gefunden werden. Insgesamt ergaben sich eher schwache sowohl positive als auch negative Korrelationen zwischen den Elementkonzentrationen der Nadeln und denen der Kronentraufe, deren innerer Zusammenhang nicht immer geklärt werden konnte. Daher sollen in Tabelle 16 nur einige auffällige Beziehungen (fett gedruckt) angesprochen werden.
Dach	Alter	NH ₄ -N	NO ₃ -N	NH ₄ +NO ₃	PO ₄ -P	SO ₄ -S	Al	Jahre
D1	0	0.87*	0.59	0.76	0.73	0.71	0.67	5
	1	0.96**	0.85*	0.94**	0.82*	0.68	0.56	5
D2	0	0.55	0.86*	0.74	0.59	0.55	0.71	5
	1	0.68	0.90*	0.83*	0.55	0.71	0.82*	5
D3	0	0.44	0.64	0.59	0.93*	0.44	0.7	5
	1	0.76	0.76	0.82*	0.95*	0.63	0.54	5
D4	0	-0.55	0.08	-0.21	-0.12	0.59	0.56	4
	1	-0.6	-0.43	-0.54	-0.59	0.64	0.79	4
Dach	Alter	Ca	Mg	Mn	К	Na	Fe	Jahre
D1	0	0.97**	0.97**	0.78	0.71	-0.11	0.74	5
	1	0.85*	0.88*	0.98*	0.81*	-0.01	0.58	5
D2	0	0.52	-0.79	0.43	-0.36	0.93*	0.87*	5
	1	-0.4	-0.76	-0.28	0.09	0.23	0.66	5
D3	0	-0.42	-0.14	-0.85*	-0.3	0.05	0.62	5
	1	-0.77	-0.12	-0.95**	-0.04	0.22	0.22	5
D4	0	0.5	-0.88	0.4	-0.49	0.5	-0.05	4
	1	0.72	-0.41	0.51	-0.5	0.34	0.44	4

Tab. 16: Korrelationskoeffizienten zwischen den Elementgehalten diesjähriger (0) und einjähriger (1) Nadeln und dem Eintrag der Elemente mit der jeweils im Vorjahr ausgebrachten Kronentraufe. (* signifikant auf dem 5.0 %- Niveau, ** signifikant auf dem 1.0 %- Niveau, *** signifikant auf dem 0.1 %- Niveau)

Mit Ausnahme der Freiflächenfichten ergaben sich bei allen Dachfichten positiv signifikante Beziehungen zwischen dem Stickstoffgehalt der einjährigen Nadeln und der Summe der im Vorjahr ausgebrachten Ammonium- und Nitrat-Stickstoffmenge. Die Entsauerungsfichten wiesen im Gegensatz zu allen anderen Flächen positiv signifikante Beziehungen der Kaliumgehalte ihrer einjährigen Nadeln und den im Vorjahr ausgebrachten Kaliummengen auf. In der engen Korrelation drückt sich die limitierende Funktion, die ein Kaliummangel für das Wachstum bedeutet, aus. Auch die Kalzium-, Magnesium- und Mangangehalte der diesund einjährigen Nadeln der Entsauerungsfichten wiesen positive und teilweise signifikante Korrelationen zu den im Vorjahr verregneten Elementmengen auf. Im Gegensatz zu den Fichten der Fläche D1 waren die Beziehungen zu den Kalzium-, Magnesium- und Mangangehalten und der im Vorjahr ausgebrachten Traufe bei den Fichten der Flächen D2 und D3 negativ und konnten nicht eindeutig geklärt werden. Eine Rolle spielen möglicherweise die Austragsraten der Elemente mit dem Sickerwasser (Output), die für Magnesium unter den Flächen D2 und D3 deutlich größer als unter der Fläche D1 waren. Detaillierte Ergebnisse der Korrelationsanalysen finden sich im Anhang III, Tabelle 2.

3.3.5 Zusammenfassung der Elementanalysen in Fichtennadeln

• Der Ernährungszustand mit den Elementen <u>Stickstoff</u> und <u>Kalium</u> der Kontrolldach- und Austrocknungsfichten war 1996 dem Übergangsbereich geringe bis mittlere Stickstoff- bzw. dem Bereich mittlere Kaliumversorgung zuzuordnen. Die Fichten der Fläche D1 unterschritten die jeweiligen Grenzwerte und waren mit Stickstoff nur sehr gering und mit Kalium gering versorgt. Alle Fichten befanden sich im Bereich einer sehr geringen Zufuhr mit <u>Phosphor</u>. Während der Ernährungszustand der Fichten der Fläche D2 mit <u>Kalzium</u> als mittel einzuordnen ist, erreichten die Fichten der Flächen D1 und D3 Ende 1996 eine Verbesserung in den Bereich hohe Kalziumversorgung. Die Fichten aller Flächen wiesen eine sehr geringe Versorgung mit <u>Magnesium</u> auf. Die Versorgung mit <u>Mangan</u> und <u>Eisen</u> konnte als mittel eingestuft werden, die Versorgung mit <u>Zink</u> und <u>Kupfer</u> war allerdings nur gering. Die Konzentrationen von <u>Schwefel</u> lagen unter dem für eine Schädigung angegebenen Schwellenwert. Auch die <u>Aluminium-, Cadmium-</u> und <u>Bleigehalte</u> waren in den Nadeln aller Fichten so gering, dass eine Schädigung nicht angenommen werden musste.

• Die Beurteilung der Ernährungssituation anhand der Stickstoffquotienten N/P, N/K, N/Ca und N/Mg ergab 1996 für die Entsauerungsfichten eine deutliche Verbesserung der Nährstoffbalance zwischen den Elementen Stickstoff und Phosphor bzw. Magnesium durch die Reduktion der Stickstoff- und Säureeinträge. Für die Austrocknungsfichten konnte 1996 eine deutliche Verbesserung der Nährstoffbalance zwischen den Elementen Stickstoff und Magnesium durch die Ausbringung von Tanksedimenten festgestellt werden. Die Kontrolldachfichten wiesen allerdings ungünstige Nährelementrelationen auf.

• In Abhängigkeit vom Nadelalter ließen sich die Nährstoffe in zwei Gruppen einteilen: Stickstoff, Phosphor, Kalium, Magnesium und Zink wiesen in den diesjährigen Nadeln höhere Gehalte auf. Kalzium, Mangan und Eisen sowie Aluminium und Blei zeigten höhere Konzentrationen in den einjährigen Nadeln.

• Die Entsauerung der Niederschläge unter dem Dach 1 führte zu einem signifikanten Rückgang der Konzentration von Stickstoff, nicht aber von Schwefel, in den Nadeln der Fichten der Fläche D1 im Vergleich zu den Fichten der Fläche D2. Die Ernährung der Fichten der Fläche D1 mit den Elementen Kalzium, Magnesium und Mangan verbesserte sich im Vergleich zu den Fichten der Fläche D2 signifikant. Berücksichtigt werden muss allerdings, dass es im Kernzeitraum des Experiments zu einer überdurchschnittlichen Steigerung der Einträge dieser Elemente gekommen war, deren Folgen in Kapitel 4.4. diskutiert werden. Die signifikante Reduktion der Kaliumkonzentration in den Nadeln der Entsauerungsfichten ist auf einen Dosierfehler zurückzuführen. Insgesamt traten die Veränderungen mit einer zeitlichen Verschiebung von bis zu zwei Jahren ein.

• Die ausgetrockneten Fichten wiesen 1993 signifikant reduzierte Konzentrationen von Stickstoff, Phosphor, Kalzium, Magnesium und Mangan im Vergleich zu den Fichten der Fläche D2 auf. Berücksichtigt werden muss aber, dass es in diesem Jahr zu hohen Wasserund Elementverlusten gekommen war, deren Folgen in Kapitel 4.4. diskutiert werden. In den folgenden Jahren traten vereinzelt signifikant verminderte Konzentrationen verschiedener Elemente in den Nadeln auf, es entwickelte sich aber kein dauerhafter Trend. Die Austrocknungsbäume zeigten 1993 und 1994 signifikant verringerte Mangangehalte und 1994 und 1995 signifikant erhöhte Aluminiumkonzentrationen.

•Im Kernzeitraum der Austrocknung waren die Konzentrationen von Kalzium, Magnesium und Mangan in den ausgetrockneten Fichten im Vergleich zu den Fichten der Fläche D2 sehr gering. 1995 stiegen die Gehalte dieser Elemente stark an. Bei der Beurteilung des Anstiegs muss aber berücksichtigt werden, dass Ende 1994 die Sedimente aus dem Filtersystem und den Tanks unter dem Dach verteilt worden waren, deren Folgen in Kapitel 4.4. diskutiert werden.

• Sieht man von den erwähnten Beregnungspannen ab, sanken zwar die Konzentrationen von Eisen und Aluminium in der Kronentraufe ungewollt ab, insgesamt wirkte sich die Überdachung und das Filtersystem aber nicht auf die Nährstoffversorgung der Fichten im Vergleich zur unbedachten Kontrollfläche aus.

3.4 Gaswechsel und osmotische Potenziale

In den <u>Netto-CO₂-Austausch</u> gehen Kohlendioxid fixierende und freisetzende Reaktionen ein, so dass nur bedingt Rückschlüsse auf die CO₂-Fixierung möglich sind. Da der Gasaustausch durch zahlreiche klimatische Faktoren beeinflusst wird, empfiehlt VON WILLERT (1995) mit "A_{max}" nur die maximale CO₂-Aufnahmekapazität unter nicht-limitierten Bedingungen zu bezeichnen. Bei dem in dieser Arbeit verwendeten und mit "A" abgekürzten Begriff ist immer der unter Sättigungslicht >2000 μ E·m⁻²s⁻¹ bei einer Luftfeuchte von 45-50% und einer CO₂-Außenkonzentration von 340 ppm ermittelte Netto-CO₂-Austausch gemeint, der nicht um die CO₂-freisetzenden Reaktionen korrigiert worden ist. Der <u>molare Wassernutzungsquotient</u> (<u>WUE</u>) gibt den Kohlenstoffgewinn pro transpirierter Wasserwerbrauchs bei der Netto-CO₂-Aufnahme und ist nach CHAVES & PEREIRA (1992) für die Biomasseproduktion entscheidender als die reine Rate des Netto-CO₂-Austausches.

3.4.1 Ergebnisse langfristig angelegter Gaswechselmessungen an ausgewählten Fichten unterschiedlich manipulierter Versuchsflächen

Da die langfristigen Gaswechselmessungen mit einem hohen zeitlichen Aufwand verbunden waren, konnte nur eine kleine Gruppe Fichten im Zentrum des jeweiligen Daches bearbeitet werden, deren Baummerkmale in Tabelle 17 vorgestellt werden. Die Fichten der Austrocknungsfläche, die zu diesem Zeitpunkt bereits drei Trockenphasen durchlaufen hatten, zeigten deutliche Einbußen des Dicken- und Höhenzuwachses und wiesen insgesamt eine niedrigere Baumhöhe und einen geringeren Brusthöhendurchmesser auf.

Tab. 17: Brusthöhendurchmesser (BHD) und jährlicher Durchmesserzuwachs (iBHD), Baumhöhe (H) und jährlicher Höhenzuwachs (iH) sowie soziologische Stellung (Soz) der für die Gaswechselmessungen ausgewählten Stichprobenfichten im Jahr 1994.

(Soz. Stellung	: 1	= vorwüchsig.	. 2	= mitherrschend.	3	= gering mitherrschend).
•	Soll Stending	-	· or · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	, –		~	Sering millionseries

Dach	Baum	Soz	H [m]	iH [cm]	BHD [cm]	iBHD [mm]
	696	3	19.2	26	20	21
D 1	724	1	23.5	32	34	41
	723	1	23.9	23	36	49
	564	1	23.3	23	36	44
D 2	629	1	23.1	10	36	27
	596	1	22.7	38	29	56
	678	2	19.7	10	27	11
D 3	719	2	20.9	10	25	28
	744	2	21.2	13	31	31
D 4	593	1	24.3	34	41	nv
	611	2	20.3	31	28	nv

In den Abbildungen 22-29 ist für jede Versuchsfläche der Verlauf des Netto-CO₂-Austausches (A), der Transpiration (T) und des Wassernutzungsquotienten (WUE) einjähriger Nadeln ausgewählter Fichten für zwei Kronenbereiche dargestellt. 1994 kam es in der Kronenspitze aller Fichten aufgrund zu groß gewählter Zweigabschnitte zu einer Überschreitung des Messbereichs am H₂O-Kanal des Gasanalysators, so dass Unregelmäßigkeiten, insbesondere im Verlauf der Transpiration, zwischen dem 11. und 13.7.1994 auf einen aus diesem Grund notwendig gewordenen Wechsel der Zweige zurückzuführen sind. Die über die Messperiode gemittelte Assimilations- und Transpirationsrate sowie der mittlere Wassernutzungsquotient (mA, mT, mWUE) ist der Tabelle 18, Kap. 3.4.1.1.4. zu entnehmen.

3.4.1.1 Verlauf des Netto-CO₂-Austausches, der Transpiration und des Wassernutzungsquotienten zweier Kronenbereiche in den Vegetationsperioden 1994 und 1995

3.4.1.1.1 Entsauerungsexperiment (D1)

Kronenspitze

An der Kronenspitze schwankte der <u>Netto-CO₂-Austausch</u> der Entsauerungsfichten zwischen den einzelnen Messterminen in beiden Jahren nur gering, so dass für jede Fichte ein charakteristisches Niveau bestimmt werden konnte. 1994 nahmen die Fichten 696 und 724 durchschnittlich 120.0 bzw. 56.4 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ auf und erreichten 1995 mit 138.2 bzw.

77.9 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ einen höheren mittleren Netto-CO₂-Austausch. Im Verlauf der Transpiration kam es 1994 bei der Fichte 696 zu Beginn der Messperiode zu den erwähnten Unregelmäßigkeiten aufgrund des Zweigwechsels (13.7.) sowie zu einer Zunahme des Wasserverlusts gegen Ende Juli. Auch 1995 zeigte die Fichte 696 deutlich stärkere Schwankungen der Transpiration als die Fichte 724, die einen ausgeglichenen Verlauf aufwies. Die mittlere Transpirationsrate betrug 1994 für die Fichten 696 und 724 rund 23.1 bzw. 9.8 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ und erhöhte sich 1995 für die Fichte 696 auf 25.3 und für die Fichte 724 auf 13.8 mmol $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$. Die stark voneinander abweichenden Raten des Netto-CO₂-Austausches und der Transpiration beider Fichten können auf die Lage des 7. Quirls im Kronenraum zurückgeführt werden, die durch die unterschiedlichen Stammhöhen und soziologischen Stellungen der beiden Fichten vorgegeben waren. Allerdings zeigte nicht die in den Dimensionen stärkere und vorherrschende Fichte 724 die höheren Austauschraten, sondern der schwache und beherrschte Baum 696. Für die 1995 hinzugezogene Fichte 723, die in Höhe und Durchmesser der Fichte 724 entsprach, wurde ein mittleres Netto-CO2-Austausch-Niveau von 93.1 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ und eine mittlere Transpirationsrate von rund 13.2 mmol $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ bestimmt.

Die Kurve des <u>Wassernutzungsquotienten</u> entsprach in ihrem Muster weder der Assimilation noch der Transpiration. Eine sinkende Transpiration bei unveränderter CO₂-Aufnahme, wie es am Ende der Periode 1994 an den Fichten 724 und 696 zu beobachten war, führte zu einem günstigeren Verhältnis beider Parameter. Obwohl bei der Fichte 696 in beiden Jahren ein deutlich höherer Netto-CO₂-Austausch bestimmt worden war, zeigte die Fichte 724 im Jahr 1994 mit einem mittleren Quotienten von 6.4 im Vergleich zu 5.7 der Fichte 696 einen günstigeren und 1995 einen gleich hohen Wasserverbrauch bei der CO₂-Assimilation. Die Lichtnadeln der Fichte 723 wiesen 1995 mit einem Quotienten von 7.2 einen sehr effizienten Wassereinsatz auf.

Kronenbasis

Der <u>Netto-CO₂-Austausch</u> an der Kronenbasis schwankte 1994 zwischen den Messterminen mitunter so stark, dass die Schattennadeln oft höhere Werte im Vergleich zur Kronenspitze erreichen konnten. Während bei Fichte 724 die Schwankungen 1994 abnahmen, wies die Fichte 696 extreme Unterschiede zwischen den einzelnen Terminen auf. 1995 verliefen die Schwankungen für beide Fichten insgesamt ausgeglichener. Für die Fichte 724 wurde 1994

und 1995 ein mittlerer Netto-CO₂-Austausch von 79.7 und 91.6 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ und für die Fichte 696 von 75.0 und 85.6 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ ermittelt. Die <u>Transpiration</u> im unteren Kronenbereich beider Fichten variierte 1994 nach einem anfänglich starken Abfall nur noch geringfügig auf niedrigem Niveau und schwankte auch 1995 nicht stark. Für die Fichte 724 konnte 1994 mit durchschnittlich 17.0 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ ein überdurchschnittlich hoher Wasserverlust bestimmt werden, der 1995 auf ein durchschnittliches Niveau von 13.7 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ sank. 1994 betrug die mittlere Transpiration der Fichte 696 rund 13.4 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ und stieg 1995 geringfügig auf 14.3 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹. Die mit 77.5 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ und einem Wasserverlust von 15.5 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ mittleren Austauschraten der 1995 hinzugezogenen Fichte 723 entsprachen denen der Fichte 724.

Im unteren Kronenbereich der Fichte 696 wurde 1994 zwar ein niedriger Netto-CO₂-Austausch gemessen, mit einem mittleren <u>Wassernutzungskoeffizienten</u> von 6.0 zu 5.7 der Fichte 724 zeigte sich aber, dass die Fichte 696 in der Kohlenstoffausbeute pro transpirierter Menge Wasser ihrer Vergleichsfichte überlegen war. 1995 erreichte die Fichte 724 mit einem Quotienten von 7.1 jedoch den günstigeren Wasserverbrauch bei der CO₂-Assimilation. Die Fichte 723 zeigte mit einem Quotienten von 5.0 nur einen geringen Kohlenstoffgewinn pro transpirierter Wassermenge.









3.4.1.1.2 Austrocknungsexperiment (D3)

Kronenspitze

Der Netto-CO₂-Austausch der ausgetrockneten Fichten zeigte 1994 zwischen den einzelnen Messterminen stärkere Schwankungen, die sich 1995 aber deutlich abschwächten, so dass ein charakteristisches Niveau bestimmbar war. Die Fichten 678 und 719 wiesen 1994 eine mittlere Netto-CO₂-Austauschrate von 95.0 und 74.0 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ auf und steigerten ihre Raten 1995 auf 111.7 und 99.6 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹. Der unregelmäßige Verlauf der Transpiration zu Beginn 1994 nahm nach dem Zweigwechsel (13.7.) bei beiden Fichten deutlich ab. Am Ende der Austrocknungsperiode erreichte die Transpiration beider Fichten am 18. Juli ein Minimum und stieg nach der Wiederbefeuchtung geringfügig an, bevor sie zum Ende der Messperiode erneut absank. 1995 nahmen die Schwankungen der Transpiration zwischen den einzelnen Messterminen zu, ein gleichgerichteter Verlauf zwischen den Fichten blieb aber erkennbar. Die Fichten 678 und 719 wiesen 1994 mit mittleren Transpirationsraten von 15.7 und 14.6 mmol $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ und 1995 mit 18.8 und 18.2 mmol $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ nur geringe Unterschiede auf. Die 1995 hinzugezogene Fichte 744 nahm mit durchschnittlich 137.7 µmol $CO_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ deutlich mehr Kohlendioxid auf, gab mit 21.5 mmol H₂O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1} aber auch mehr Wasser als die beiden anderen Fichten ab. Der Durchmesser und die Höhe der Fichte 744 wich allerdings nur geringfügig von den Dimensionen der Vergleichsfichten ab.

Die Kurve des <u>Wassernutzungsquotienten</u> zeigte einen spiegelbildlichen Verlauf zur Transpiration. Nachdem die Fichte 678 in den Jahren 1994 und 1995 bereits einen höheren mittleren Netto-CO₂-Austausch als die Vergleichsfichte gezeigt hatte, erreichte sie mit Quotienten von 6.6 bzw. 6.5 auch tatsächlich ein günstigeres Verhältnis des Wasserverlustes bei der CO₂-Assimilation als die Fichte 719, die nur Quotienten von 5.5 bzw. 4.4 aufwies. Die Fichte 744 verzeichnete 1995 mit einem Quotienten von 6.7 einen sehr günstigen Kohlenstoffgewinn pro verbrauchter Einheit Wasser.

Kronenbasis

Im unteren Kronenbereich schwankte der <u>Netto-CO₂-Austausch</u> und die Transpiration der Austrocknungsfichten zwischen den Terminen teilweise so stark, dass die Schattennadeln oft höhere Werte als die Lichtnadeln erreichten. 1995 verliefen die Netto-CO₂- und H₂O-

Austauschraten beider Bäume zunächst parallel, bei Fichte 678 kam es dann aufgrund einer Verletzung zu einem starken Einbruch, so dass der Zweig durch einen Abschnitt mit annähernd gleicher Nadelzahl in unmittelbarer Nähe ersetzt wurde. Die Fichte 719 zeigte 1994 einen mittleren Netto-CO₂-Austausch von 76.6 µmol, der 1995 auf 102.8 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ anstieg. Für die Fichte 678 konnte 1994 und 1995 eine durchschnittliche Rate von 85.1 und 91.3 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ ermittelt werden. Im Verlauf der <u>Transpiration</u> ist 1994 für beide Fichten ein Rückgang mit Minimum am 20. Juli zu erkennen, bevor die Rate wieder anstieg und zum Ende der Messperiode erneut sank. Dieser Verlauf ist bei den Einzelbäumen unterschiedlich stark ausgeprägt. Die Fichten 678 und 719 transpirierten 1994 durchschnittlich 16.9 bzw. 18.8 mmol $H_2O\cdot g^{-1}\cdot h^{-1}$ an, während die mittlere Transpiration von Baum 719 auf 18.0 mmol $H_2O\cdot g^{-1}\cdot h^{-1}$ and und gab mit 21.8 mmol $H_2O\cdot g^{-1}\cdot h^{-1}$ mehr Wasser als die Vergleichsfichten ab.

An der Kronenbasis entsprach die Kurve des <u>Wassernutzungsquotienten</u> spiegelbildlich dem Verlauf der Transpiration, schwankte aber weniger stark. Die Fichte 678 zeigte 1994 mit einem mittleren Quotienten von 5.5 einen günstigeren Wasserverbrauch bei der CO₂-Assimilation als die Fichte 719 mit einem Wert von nur 4.4. 1995 verbesserte sich das Verhältnis mit einem Quotienten von 6.0 der Fichte 719, während die Fichte 678 mit einem Wert von 5.7 einen gleichbleibenden Kohlenstoffgewinn pro transpirierter Wassermenge aufwies. Die 1995 hinzugezogene Fichte 744 lag mit einem Quotienten von 5.8 im Bereich der Vergleichsfichten.







Abb. 25a-f: Verlauf des Netto-CO₂-Austausches (A), der Transpiration (T) und des Wassernutzungsquotienten (WUE) einjähriger Fichtennadeln der Austrocknungsfläche D3 für die Kronenbasis in den Vegetationsperioden 1994 und 1995

3.4.1.1.3 Kontrolldachexperiment (D2) und Freifläche (D4)

Kronenspitze

Der Netto-CO₂-Austausch der Fichten 564 und 629 (D2) sowie 611 und 593 (D4) schwankte 1994 und 1995 zwischen den einzelnen Messterminen nicht übermäßig. Am 27. Juni und am 17. August 1995 kam es bei den Freiflächenfichten zu einem unter- bzw. überdurchschnittlichen Netto-CO₂-Austausch, dessen Ursache nicht geklärt worden konnte. Die Fichte 564 nahm 1994 durchschnittlich 77.6 µmol CO₂ g⁻¹·h⁻¹ auf und zeigte 1995 eine auf 116.2 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ angestiegene Rate. Auch die Fichte 629 wies eine Zunahme von 52.9 auf 73.5 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ zwischen 1994 und 1995 auf. Der mittlere Netto-CO₂-Austausch der Fichte 593 stieg von 67.1 (1994) auf 85.8 (1995) μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹, während sich die Rate der Fichte 611 von 115.1 auf 115.8 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ nur geringfügig erhöhte. Im Verlauf der Transpiration 1994 ist die Abnahme der Schwankungen zwischen den Messterminen nach dem Zweigwechsel (13.7.) bei allen vier Fichten deutlich zu erkennen, während sie sich 1995 bei allen Fichten verstärkten. Die Fichten 564 und 629 zeigten 1994 eine mittlere Transpirationsrate von 12.9 bzw. 9.5 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ und wiesen 1995 mit 16.6 bzw. 11.0 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ einen höheren Wasseraustausch auf. Die Freiflächenfichten 611 und 593 gaben 1994 durchschnittlich 19.7 bzw. 9.3 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ ab. 1995 veränderte sich die mittlere Transpiration der Fichte 611 mit 19.6 mmol H2O·g⁻¹·h⁻¹kaum, während der Wasserverlust der Fichte 593 auf 11.4 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ stieg. Die 1995 einbezogene Fichte 596 der Fläche D2 lag mit einer Aufnahme von 106.5 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ und einer Abgabe von 15.9 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ im Bereich der Kontrolldachbäume. Die stark voneinander abweichenden Netto-CO2- und H2O-Austauschraten der Freiflächenfichten können auf die unterschiedliche Lage des 7. Quirls aufgrund der verschiedenen Baumhöhen und soziologischen Stellungen zurückgeführt werden. Analog den Entsauerungsfichten waren die Raten der in den Dimensionen schwächeren Fichte 611 deutlich höher als die der vorherrschenden Fichte 593. Im Gegensatz dazu blieben die trotz ähnlicher Stammdimensionen stark abweichenden Netto-CO2- und H2O-Austauschraten der Fichten 564 und 629 im Jahr 1995 ungeklärt.

Während der Verlauf des <u>Wassernutzungsquotienten</u> der Fichten 564 und 629 weder der Photosynthese noch der Transpiration entsprach, zeigte die Kurve der Fichten 593 und 611 einen spiegelbildlichen Verlauf zur Transpiration. Entsprechend dem höheren mittleren Netto CO_2 -Austausch der Fichte 564 war der Kohlenstoffgewinn pro transpirierter Wassermenge mit einem Quotienten von 6.7 (1994) und 7.6 (1995) auch tatsächlich größer als der Gewinn der Fichte 629 mit Quotienten von 5.8 (1994) und 7.1 (1995). Die Fichte 596 zeigte 1995 mit einem Wert von 6.9 einen sehr ungünstigen Wasserverbrauch. Obwohl die Fichte 611 in beiden Jahren einen deutlich höheren mittleren Netto- CO_2 -Austausch im Vergleich zur Fichte 593 aufgewiesen hatte, zeigte der Quotient von 6.1 (1994) und 6.6 (1995) den ineffizienten Einsatz des Wassers. Mit einem mittleren Quotienten von 7.8 und 8.1 in den Jahren 1994 und 1995 wies die Fichte 593 die bessere Nutzung des Wassers bei der CO_2 -Assimilation auf.

Kronenbasis

In der Schattenkrone zeigte der Netto-CO₂-Austausch der Fichten des Kontrolldaches und der Freifläche 1994 teilweise so starke Schwankungen zwischen den Terminen, dass Werte im Bereich der Lichtkrone erreicht wurden. Der Einbruch der Rate bei Fichte 564 infolge einer Verletzung führte zum Ersatz durch einen Zweig mit gleicher Nadelzahl in unmittelbarer Nähe und erklärt den Anstieg des CO₂- und H₂O-Austausches nach dem 1. August 1994. Während 1995 die Schwankungen bei den Fichten 564, 629 und 593 zurückgingen, nahmen die der Fichte 611 zu. Die Fichten 564 und 629 zeigten 1994 mit einer mittleren Netto-CO₂-Aufnahme von 62.7 und 62.3 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ und 1995 mit 90.4 bzw. 88.9 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ keine Unterschiede. Der mittlere Netto-CO₂-Austausch der 1995 hinzugezogenen Fichte 596 blieb mit 83.5 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ im Bereich der Vergleichsfichten. Die Fichte 593 wies 1994 einen mittleren Netto-CO₂-Austausch von 63.3 µmol CO₂ auf, der 1995 nur gering auf 65.9 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ anstieg, während sich die Netto-CO₂-Aufnahme der Fichte 611 von 96.1 auf 110.9 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ stark erhöhte. Im Verlauf der Transpiration nahmen die Schwankungen zwischen den Terminen 1994 insgesamt bei allen vier Fichten ab, verstärkten sich mit Ausnahme bei der Fichte 593 allerdings 1995. Die Fichten 564 und 629 zeigten 1994 mit 10.0 bzw. 11.4 mmol $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ nur geringe Abweichungen ihrer mittleren Transpirationsraten. 1995 stieg der Wasserverlust der Fichte 629 auf durchschnittlich 14.5 mmol H₂O und der Verlust der Fichte 564 auf 14.2 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ an. Die Transpiration der Fichte 596 betrug 1995 durchschnittlich 13.4 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹. Die Freiflächenfichten 611 und 593 zeigten 1994 auch an der Basis mit 17.1 bzw. 11.1 mmol $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ große Abweichungen ihrer mittleren Transpirationsraten. 1995 stieg der Wasserverlust der Fichte 611 auf 18.6 mmol H₂O, während der Verlust der Fichte 593 auf 8.9 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹ sank.

Im unteren Kronenbereich war der Verlauf des <u>Wassernutzungsquotienten</u> zwischen den Messterminen ausgeglichener als der Verlauf der Einzelkurven. Bei den Fichten 564 und 593 kam es am 16. August 1994 aufgrund einer ungeklärt starken CO₂-Aufnahme bei gleichbleibendem Wasserverlust zu einem hohen Wert des Wassernutzungsquotienten. Das Verhältnis des Wasserverbrauchs bei der CO₂-Assimilation der Fichte 564 war mit einem Wert von 7.2 und 7.0 im Vergleich zur Fichte 629, die in beiden Jahren einen Wert von 6.4 aufwies, effizienter. Die Fichte 596 zeigte 1995 mit einem Quotienten von 6.4 einen Wert, der dem der Fichte 629 entsprach. Während der mittlere Netto-CO₂-Austausch der Fichte 611 in beiden Jahren im Vergleich zur Fichte 593 deutlich höher war, unterschieden sich die Fichten 1994 mit einem Quotienten von 6.4 (611) zu 6.3 (593) aber nicht hinsichtlich ihrer CO₂-Assimilation pro abgegebener Menge Wasser. 1995 verbesserte die Fichte 593 durch Verringerung des Wasserverlustes ihren Quotienten auf 7.4 und erhöhte damit ihren Kohlenstoffgewinn.



Abb. 26a-f: Verlauf des Netto-CO₂-Austausches (A), der Transpiration (T) und des Wassernutzungsquotienten (WUE) einjähriger Nadeln von Fichten der Kontrolldachfläche D2 für die Kronenspitze und -basis in den Vegetationsperioden 1994 und 1995













3.4.1.1.4 Flächenübergreifender Vergleich des Netto-CO₂-Austausches und des Wassernutzungsquotienten

Beim Vergleich der Kronenschichten wiesen die Fichten 696 und 723 (D1), 564 und 596 (D2), 678 und 744 (D3) sowie 611 und 593 (D4) in beiden Jahren erwartungsgemäß an ihrer Kronenspitze eine deutlich höhere Netto-CO₂-Austauschrate auf als an ihrer Basis. Die Fichten 724 (D1), 629 (D2) und 719 (D3) zeigten allerdings im unteren Kronenbereich einen über der Lichtkrone liegenden Netto-CO₂-Austausch (Tab. 18). 1994 und 1995 überstieg die mittlere Netto-CO₂-Aufnahme in der Schattenkrone der Fichte 724 mit 41% bzw. 18%, der Fichte 629 mit 18% bzw. 21% und der Fichte 719 mit 14% bzw. 13% deutlich die ermittelte Rate an der Kronenspitze. Bei den an der Kronenbasis dieser Fichten beprobten Ästen handelte es sich nach eingehender Betrachtung um Zweige, die keine ausgeprägten Schattennadeln besaßen. So waren die Nadeln kürzer, zeigten eine quadratische Querschnittsform und besaßen damit eher Lichtnadelcharakter.

In den meisten Fällen folgte einer hohen Netto-CO₂-Austauschrate an der Kronenspitze ein günstiges Verhältnis von Biomasseproduktion durch CO2-Assimilation zu Wasserverlust durch Transpiration und umgekehrt. Dass ein absolut hoher Netto-CO₂-Austausch an der Kronenspitze nicht unbedingt eine gesteigerte Leistungsfähigkeit des betroffenen Kronenbereiches nach sich zieht, zeigte die Fichte 564 (D2), die 1994 zwar eine hohe Netto-CO₂-Aufnahme an der Spitze aufwies, aber mit Wassernutzungsquotienten von 7.2 zu 6.7 (Schatten- zu Lichtkrone) das Wasser im unteren Kronenbereich effizienter einsetzte. Auch die Fichte 611 (D4) wies in beiden Jahren höhere Netto-CO₂-Aufnahmeraten an der Spitze auf, während sich das Verhältnis Netto-CO₂- zu H₂O-Austausch der Kronenschichten nicht voneinander unterschied. Die Quotienten der Fichten 724 (D1), 629 (D2) und 719 (D3) zeigten wiederum, dass Nadeln mit Lichtcharakter des unteren Kronenbereiches trotz einer absolut hohen Netto-CO₂-Aufnahme nicht unbedingt leistungsfähiger waren. So erreichte 1994 die Basis der Fichte 724 (D1) nur einen Quotienten von 5.9 und somit eine geringere Kohlenstoffausbeute im Vergleich zu 6.4 der Spitze. Erst 1995 zeigten die Schattennadeln dieser Fichte mit einem Quotienten von 7.1 zu 5.9 der Lichtkrone auch tatsächlich einen günstigeren Kohlenstoffgewinn pro Einheit Wasser. Umgekehrt produzierte die Basis der Fichte 629 (D2) 1994 mit einem Quotienten von 6.4 im Vergleich zu 5.8 der Spitze mehr Biomasse pro Menge Wasser, während 1995 die Kohlenstoffausbeute im oberen Kronenbereich mit einem Quotienten von 7.1 im Vergleich zu 6.4 der Basis günstiger war. An der Kronenbasis der Fichte 719 ergab sich 1994 ein Quotient von 4.4 im Vergleich zu 5.5 in der Lichtkrone, so dass eine effizientere Kohlenstoffausbeute im oberen Kronenbereich gefunden wurde, während sich 1995 mit Quotienten von 5.9 und 6.0 kein unterschiedliches Verhältnis zwischen den Kronenbereichen ergab.

Tab. 18: Über die Vegetationsperiode gemittelte Netto-CO2-Austausch- (mA) und Transpirationsrate (mT) mit
den dazugehörigen Standardabweichungen sowie mittlerer Wassernutzungsquotient (mWUE) beider
Kronenschichten der untersuchten Fichten 1994 und 1995.

		mA [µm	$ol \cdot g^{-1} h^{-1}$	mT [mm	$ol \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$]	mWUE [µ	mol·mmol ⁻¹]
	BaumNr.	1994	1995	1994	1995	1994	1995
	D1-724	56.4±9.8	77.9±10.8	9.8±3.1	13.8±2.6	6.4	5.9
	D1-696	120±8.6	138.2±14.4	23.8±7.8	25.3±6.8	5.7	5.9
	D1-723	-	93.1±9.2	-	13.2±2.5	-	7.2
S	D2-629	52.9±14.2	73.3±8.1	9.8±3.3	11.0±4.9	5.8	7.1
Ρ	D2-564	77.6±15.4	116.2±18.1	14.1±7.0	16.6±2.4	6.7	7.6
1	D2-596	-	106.5±17.3	-	15.9±3.2	-	6.9
Т	D3-678	95.0±15.8	111.7±11.7	15.7±5.1	18.8±5.5	6.6	6.5
Ζ	D3-719	74.0±10.8	99.6±10.4	14.6±4.0	18.2±4.6	5.5	5.9
Е	D3-744	-	137.7±17.9	-	21.5±5.2	-	6.7
	D4-611	115.1±10.8	115.8±19.2	19.6±3.7	19.6±6.7	6.1	6.6
	D4-593	67.1±9.0	85.8±10.2	9.5±2.4	11.4±3.1	7.8	8.1
	D1-724	79.7±20.8	91.6±18.4	17.0±7.7	13.7±4.2	5.7	7.1
	D1-696	75.0±34.4	85.6±22.5	13.4±5.2	14.3±3.8	6.0	5.4
	D1-723	-	77.5±26.8	-	15.5±5.2	-	5.0
В	D2-629	62.3±22.0	88.9±15.2	11.5±6.1	14.5±6.8	6.4	6.4
А	D2-564	62.7±31.6	90.4±29.0	10.8±7.3	14.2±3.0	7.2	7.0
S	D2-596	-	83.4±27.6	-	13.4±4.7	-	6.4
Т	D3-678	85.1±18.7	91.3±27.3	16.9±5.9	17.2±6.9	5.5	5.7
S	D3-719	76.6±22.4	102.8±32.8	18.8±6.3	18.0±7.5	4.4	6.0
	D3-744	-	120.1±17.6	-	21.8±4.7	-	5.8
	D4-611	96.1±18.5	110.9±30.6	17.5±7.0	18.6±6.7	6.3	6.4
	D4-593	63.3±21.5	65.9±18.3	11.6±4.9	8.9±1.4	6.3	7.4

Ranking

Neben dem reinen Vergleich der Gaswechselparameter verschiedener Kronenbereiche ergab sich bei der Aufstellung einer absteigenden Rangfolge der Fichten nach dem mittleren Netto-CO₂-Austausch (mA) und dem Wassernutzungsquotienten (mWUE) im oberen Kronenbereich eine hohe Kontinuität ihrer Leistung zwischen den Jahren. Berücksichtigt wurden nur die acht Bäume, an denen in beiden Jahren Gaswechselmessungen durchgeführt worden waren (Tab. 19a-b).

	Jahr	Position	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Rang mA	1994		696 >	611 >	678 >	564 >	719 >	593 >	724 >	629
Rang mA	1995		696 >	564 >	611 >	678 >	719 >	593 >	724 >	629
Rang _{mWUE}	1994		593 >	564 >	678 >	724 >	611 >	629 >	696 >	719
Rang mwue	1995		593 >	564 >	629 >	611 >	678 >	724 >	696 >	719

Tab. 19a: Rangfolge der Fichten nach dem mittleren Netto-CO₂-Austausch (mA) und dem Wassernutzungsquotienten (mWUE) im oberen Kronenbereich

Die Rangfolge des Netto-CO₂-Austausches variierte im oberen Kronenbereich der Fichten in beiden Jahren nur geringfügig. So kletterte die Fichte 564 aufgrund ihrer gestiegenen Netto-CO₂-Aufnahme im Messjahr 1995 um zwei Plätze nach vorn, während sich an der weiteren Abfolge nichts änderte. Ordnete man die Untersuchungsfichten nach dem Wassernutzungsquotienten ergab sich eine andere folgende Rangfolge, die sich im Vergleich der Jahre aber ebenfalls wenig änderte. Lediglich das Fichtenpaar 678 und 724 tauschte mit dem Paar 629 und 611 die Positionen.

Tab. 19b: Rangfolge der Fichten nach dem mittleren Netto-CO₂-Austausch (mA) und dem Wassernutzungsquotienten (mWUE) im unteren Kronenbereich

	Jahr	Position	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Rang mA	1994		611 >	678 >	724 >	719>	696 >	593 >	564 >	629
Rang _{mA}	1995		611 >	719>	724 >	678 >	564 >	629 >	696 >	593
Rang mwue	1994		564 >	629 >	593 >	611 >	696 >	724 >	678 >	719
Rang $_{\rm mWUE}$	1995		593 >	724 >	564 >	611 >	629 >	719 >	678 >	696

An der Kronenbasis entsprach die Rangfolge des mittleren Netto-CO₂-Austausches und des Wassernutzungsquotienten nicht der Abfolge der Kronenspitze und zeigte auch keine konstant bleibende Rangfolge im Vergleich der Jahre. Auffällig ist, dass die an der Kronenspitze stoffwechselaktive Fichte 696 an der Basis eine deutlich geringere Aktivität zeigte und sich die Fichte 724 nach vorne schob. Auch hier wird deutlich, dass eine hohe Netto-CO₂-Austauschrate nicht zwangsläufig zu einer hohen Biomasseproduktion und umgekehrt führt.

3.4.1.2 Reaktionen der Gaswechselparameter nach Beendigung künstlich induzierter Austrocknungsperioden durch Wiederbefeuchtung

Da 1994 die Gaswechselmessungen erst Ende Juni, zu einem Zeitpunkt der bereits von starker Bodentrockenheit geprägt war, begonnen werden konnten, lässt sich eine im Verlauf der Vegetationsperiode absinkende Assimilations- oder Transpirationsrate der Austrocknungsfichten 678 und 719 nicht zeigen. Nach der Wiederbefeuchtung am 18. Juli nahm der Netto-CO₂-Austausch in beiden Kronenbereichen der Fichte 719 ab, während die Raten der Fichte 678 kurzfristig anstiegen. Insgesamt pendelte sich der Netto-CO₂-Austausch aber schnell wieder auf das Niveau vor der Wiederbefeuchtung ein. Im Gegensatz dazu ist bei der Transpiration beider Fichten ein anhaltender Anstieg in den Kronenschichten zu erkennen. Die Intensität und Geschwindigkeit, mit der sich der Anstieg der Transpiration vollzog, war jedoch bei den Einzelbäumen der Fläche D3 und in den Kronenschichten unterschiedlich stark ausgeprägt. So reagierte Baum 678 im oberen Kronenbereich bereits unmittelbar am 20. Juli mit einem Anstieg der Transpiration, während die Rate an der Kronenbasis zunächst sank und erst am 21. Juli anzusteigen begann. Eine verzögerte Reaktion ist bei der Fichte 719 zu beobachten, die an der Kronenspitze erst am 21. Juli und an der Basis sogar noch später mit einem Anstieg der Transpiration reagierte und eine insgesamt niedrigere und früher absinkende Transpirationsrate als die Fichte 678 zeigte. Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass der obere Kronenbereich beider Fichten schneller und mit höheren Transpirationsraten reagierte als die Zweige an der Kronenbasis, die einer stärkeren Beschattung unterlagen (Abb. 24 und 25, Kap. 3.4.1.1.2.).

Stellt man die Transpiration in beiden Kronenschichten der Fichten der Flächen D2, D3 und D4 in Prozent des Wertes zu Wiederbefeuchtungsbeginn am 18. Juli dar (Abb. 30 a und b), zeigten nicht nur die Fichten der Fläche D3, sondern auch die Fichten der Flächen D2 und D4, Kronenbereich (z. T. nach einem kurzfristigen Absinken) erhöhte im oberen Transpirationsraten. Dies bedeutet, dass der Anstieg der Transpiration nach der Wiederbefeuchtung nicht ausschließlich von der Bewässerung ausgelöst wurde. Da der Verlauf der Transpiration nicht von den Klimabedingungen beeinflusst wurde (diese waren in der Küvette konstant gehalten worden) ist der Anstieg der Wasserabgabe als indirekte Reaktion der Fichten auf die Witterung der Umgebung zu verstehen. Mit Wiederbefeuchtungsbeginn setzte eine sehr warme und trockene Witterungsperiode, mit z. B. einer mittleren Tagestemperatur von 20.5°C und einem mittleren Luftsättigungsdefizit von

1385 Pa am 21. Juli sowie mittäglichen Spitzenwerten von 30°C und 2840 Pa am 25. Juli, ein. Hervorzuheben ist, dass die prozentualen Transpirationsraten an der Kronenspitze der Austrocknungsfichten 678 und 719 viel stärker als bei den Fichten der Kontrollflächen anstiegen und somit dennoch einen Einfluss der Bewässerung anzeigten. An der Kronenbasis kam es zunächst zu einem Rückgang der Transpirationsraten aller Fichten. Möglicherweise schränkten die unteren Zweige ihre Transpiration zugunsten der Kronenspitze ein und/oder die Witterungsbedingungen wirkten aufgrund der stärkeren Beschattung nur in abgeschwächter Form auf die Zweige. Während die Kontrollfichten auch an den folgenden Messtagen geringe prozentuale Transpirationsraten im Vergleich zum Ausgangstermin aufwiesen, stiegen die Raten bei den Austrocknungsfichten wieder an und zeigten auch hier den Einfluss der Bewässerung.



Abb. 30a-b: Transpiration der Fichten der Flächen D2, D3 und D4 in Prozent des Wertes zu Beginn der Wiederbefeuchtung am 18.7.1994 an der Kronenspitze (a) und der Kronenbasis (b).

3.4.1.3 Gaswechsel unter Berücksichtigung der Bezugsgrößen Nadeloberfläche und Nadeltrockengewicht

Da bisher keine Diffusionsvorgänge betrachtet wurden, konnte als Bezugsgröße das Nadel-Trockengewicht angegeben werden. Da Koniferenadeln aber auf der gesamten Oberfläche Spaltöffnungen besitzen und die Gaswechselraten mit der Wahl der Bezugsgröße variieren, wurde zusätzlich die Gesamtoberfläche ermittelt und die projizierte Oberfläche berechnet. Als Umrechnungsfaktor (KO) wurde nach PERTERER & KÖRNER (1990) für Lichtnadeln ein Wert von 3.2 und für Schattennadeln von 2.75 angenommen. In Tabelle 21a-b werden die nach den Bezugsgrößen Nadeltrockengewicht (TG), Nadelgesamtoberfläche (GO) und projizierte Nadeloberfläche (PO) errechneten CO₂- und H₂O-Austauschraten kurz vorgestellt.

Der Vergleich ergab, dass sich der Netto-CO₂-Austausch der Fichten zueinander nicht einschneidend änderte. Das Verhältnis von Nadeln der Kronenbasis zu Nadeln der Kronenspitze wurde von der Wahl der Bezugsgröße jedoch stark beeinflusst. Berechnet man den mittleren Netto-CO2-Austausch aller Fichten unabhängig von den Versuchsflächen, war der nach dem Gewicht bestimmte Netto-CO₂-Austausch der Kronenbasis mit 91% (1994) bzw. 87% (1995) dem der oberen Kronenschicht unterlegen. Bezieht man die Daten jedoch auf die projizierte Oberfläche oder die Gesamtoberfläche, so erreichte die mittlere Netto-CO₂-Austauschrate der Kronenbasis nur 59% (1994) bzw. 49% (1995) oder 68% (1994) bzw. 56% (1995) der Rate der Lichtnadeln und war damit deutlicher der Kronenspitze unterlegen. Für jede Fichte ergaben sich individuelle Verhältnisse, je nachdem, wie ausgeprägt der Unterschied zwischen Licht- und Schattennadeln in Bezug auf die Oberfläche war. Betrachtet man z. B. die Fichten 724 (D1), 629 (D2) und 719 (D3), die 1994 und 1995 an ihrer Kronenbasis mehr CO₂ und H₂O pro Gramm Trockensubstanz ausgetauscht hatten als an ihrer Spitze, zeigte sich bei einem auf die Oberfläche bezogenen Netto-CO₂-Austausch die Überlegenheit der Basis nur noch 1994 für die Fichte 724 (D1) mit einem Faktor von 1.2 (GO) bzw. 1.1 (PO).

Für die untersuchten Fichten wurde zusätzlich die spezifische Nadeloberfläche (Verhältnis Nadeloberfläche pro Gramm Nadeltrockengewicht) getrennt nach Kronenbereichen für 1994 und 1995 berechnet (Tab. 20). Während zwischen den Flächen in keinem Jahr Unterschiede gefunden wurden, ist innerhalb des Kronenraumes die spezifische Nadeloberfläche der oberen Quirle signifikant geringer als die an der Kronenbasis. Für die Kronenspitze wurde 1994 und

1995 eine spezifische Nadeloberfläche von 92 bzw. 96 cm²·g⁻¹ und für die Kronenbasis von 133 bzw. 148 cm²·g⁻¹ bestimmt. Mit zunehmenden Lichtangebot wurden die Nadeln länger, schwerer und besaßen einen runderen Querschnitt. Die Vermutung, dass der Wassernutzungsquotient der Zweige am günstigsten war, die dicke Nadeln mit einem quadratischen Querschnitt aufwiesen, bestätigte sich nicht. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass die Bezugsgrößen auch innerhalb der Messperiode Änderungen unterliegen und Korrekturen vorgenommen werden müssen, um genaue Gaswechseldaten zu erhalten. Im Vordergrund standen allerdings nicht absolute Zahlen, sondern der Vergleich innerhalb des Bestandes. Da anzunehmen war, dass morphologische Änderungen bei allen Nadeln in gleichen Größenordnungen verlaufen, wurde auf eine solche Korrektur verzichtet.

Tab. 20: Spezifische Nadeloberfläche (cm²·g⁻¹) der untersuchten Fichten in zwei Kronenbereichen 1994 und 1995

		Krone	nspitze	Kronenbasis				
Dach	Baum	1994	1995	1994	1995			
	696	77	83	118	126			
D 1	724	109	111	174	165			
	723		101		160			
	564	78	88	133	160			
D 2	629	81	96	115	151			
	596		94		136			
	678	97	99	131	145			
D 3	719	95	97	131	142			
	744		99		145			
D 4	611	102	102	149	147			
	593	94	87	117	147			
	Gesamt	92	96	133	148			

		mA 1994	(TG) [µ	mol·g ^{-1·} h ⁻ 1995	⁻¹]	mA (0 1994	GO) [μπ	nol∙m ^{-2∙} mi 1995	n ⁻¹]	mA (1994	PO) [μι 4	mol∙m ^{-2∙} s 1995	⁻¹] 5
Baum NR.	Quirl	MW	St	MW	St	MW	St	MW	St	MW	St	MW	St
724	oben	56.4	9.8	77.9	10.8	120.2	20.4	156.4	21.6	6.4	1.1	8.3	1.2
724	unten	79.7	20.8	91.6	18.4	149.3	39.0	121.6	24.5	6.8	1.8	5.6	1.1
	u/o	1.41		1.18		1.24		0.78		1.07		0.67	
696	oben	120.0	8.6	138.2	14.4	185.4	14.5	207.4	21.5	9.9	0.8	11.1	1.1
696	unten	75.0	34.4	85.6	22.5	67.6	35.3	86.7	22.8	3.1	1.6	4.0	1.0
	u/o	0.63		0.62		0.36		0.42		0.31		0.36	
723	oben	-		93.1	9.2	-		153.1	15.1	-		8.2	0.8
723	unten	-		77.5	26.8	-		79.7	27.4	-		3.7	1.3
	u/o	-		0.83				0.52				0.45	
629	oben	52.9	14.2	73.5	8.1	105.1	28.4	132.0	16.0	5.6	1.5	7.0	0.9
629	unten	62.3	22.0	88.9	15.2	90.5	32.2	99.2	17.6	4.1	1.5	4.5	0.8
	u/o	1.18		1.21		0.86		0.75		0.74		0.65	
564	oben	77.6	15.4	116.2	18.1	162.5	28.5	219.2	34.2	8.7	1.5	11.7	1.8
564	unten	62.7	31.6	90.4	29.0	78.8	39.8	93.3	29.2	3.6	1.8	4.3	1.3
	u/o	0.81		0.78		0.49		0.43		0.42		0.37	
596	oben	-		106.5	17.3	-		187.9	30.4	-		10.0	1.6
596	unten	-		83.4	27.6	-		91.1	22.1	-		4.2	1.0
	u/o			0.78				0.48				0.42	
678	oben	95.0	15.8	111.7	11.7	169.1	28.7	192.2	20.1	9.0	1.5	10.2	1.1
678	unten	85.1	18.7	91.3	27.3	126.1	27.7	107.2	32.0	5.8	1.2	4.9	1.5
	u/o	0.90		0.82		0.75		0.56		0.64		0.48	
719	oben	74.0	10.8	99.6	10.4	129.6	21.1	168.2	17.6	6.9	1.1	9.0	0.9
719	unten	76.6	22.4	102.8	32.3	99.6	29.9	119.1	37.0	4.6	1.4	5.5	1.7
	u/o	1.04		1.03		0.77		0.71		0.66		0.61	
744	oben	-		137.7	17.9	-		233.1	31.8	-		12.4	1.7
744	unten	-		120.1	17.6	-		132.6	16.8	-		6.1	0.8
	u/o			0.87				0.57				0.49	
611	oben	115.1	10.8	115.8	19.2	192.6	18.6	193.6	30.1	10.3	1.0	10.3	1.6
611	unten	96.1	18.5	110.9	30.6	107.4	20.7	129.5	34.8	4.9	0.9	5.9	1.6
	u/o	0.83		0.96		0.56		0.67		0.48		0.57	
593	oben	67.1	9.0	85.8	10.2	122.0	19.7	171.8	19.1	6.5	1.1	9.2	1.0
593	unten	63.3	21.5	65.9	18.3	90.4	30.4	77.3	20.8	4.1	1.4	3.5	1.0
	u/o	0.94		0.77		0.74		0.45		0.64		0.39	
Gesamt	oben	82.3	23.8	105.1	20.7	148.3	31.0	183.2	28.9	7.9	1.7	9.8	1.5
	unten	75.1	11.3	91.7	14.4	101.2	24.6	103.4	18.9	4.6	1.1	4.7	0.9
	u/o	0.91		0.87		0.68		0.56		0.59		0.49	

Tab. 21a: Mittlerer Netto-CO₂-Austausch (mA) nach den Bezugsgrößen Nadeltrockengewicht (TG), Nadelgesamtoberfläche (GO) und projizierte Nadeloberfläche (PO). Angegeben ist der Mittelwert (MW) mit Standardabweichung (St). Das Verhältnis der Kronenbasis zur Kronenspitze jeder Fichte ist fett dargestellt.

		Τ(TG) [µr	nol·g ⁻¹ ·h ⁻¹]	T (G	O) [µmo	ol∙m ⁻² ∙miı	n ⁻¹]	T (F	Ο) [µn	nol·m ⁻² ·s	¹]
		1994		1995		1994	1	1995) •	1994	4	1995	5
Baum NR.	Quirl	MW	St	MW	St	MW	St	MVV	St	MW	St	MW	St
724	oben	9.8	3.1	13.8	2.6	20.8	6.3	27.7	5.2	1.1	0.3	1.5	0.3
724	unten	17.0	7.7	13.7	4.2	31.8	14.4	18.1	5.6	1.5	0.7	0.8	0.3
	u/o	1.74		0.99		1.53		0.65		1.31		0.56	
696	oben	23.8	7.8	25.3	6.8	35.8	12.0	37.9	10.1	1.9	0.6	2.0	0.5
696	unten	13.4	5.2	14.3	3.8	12.8	5.0	14.5	3.8	0.6	0.2	0.7	0.2
	u/o	0.56		0.57		0.36		0.38		0.31		0.33	
723	oben	-		13.2	2.5	-		21.7	3.8	-		1.2	0.2
723	unten	-		15.5	5.2	-		16.0	5.3	-		0.7	0.2
	u/o			1.17				0.73				0.63	
629	oben	9.8	3.3	11.0	4.9	18.8	6.0	19.7	4.4	1.0	0.3	1.0	0.2
629	unten	11.5	6.1	14.5	6.8	16.5	9.2	16.2	3.4	0.8	0.4	0.7	0.2
	u/o	1.18		1.31		0.88		0.82		0.75		0.71	
564	oben	14.1	7.0	16.6	2.4	27.0	10.7	31.3	9.2	1.4	0.6	1.7	0.5
564	unten	10.8	7.3	14.2	3.0	12.6	8.6	14.7	6.9	0.6	0.4	0.7	0.3
	u/o	0.76		0.86		0.47		0.47		0.40		0.40	
596	oben	-		15.9	3.2	-		28.1	5.7	-		1.5	0.3
596	unten	-		13.4	4.7	-		14.9	4.1	-		0.7	0.2
	u/o			0.84				0.53				0.45	
678	oben	15.7	5.1	18.8	5.5	28.2	9.5	32.3	9.5	1.5	0.5	1.7	0.5
678	unten	16.9	5.9	17.2	6.9	25.5	10.2	20.2	8.1	1.2	0.5	0.9	0.4
	u/o	1.07		0.92		0.90		0.63		0.78		0.54	
719	oben	14.6	4.0	18.2	4.6	25.5	7.4	30.7	7.8	1.4	0.4	1.6	0.4
719	unten	18.8	6.3	18.0	7.5	24.6	8.6	20.9	8.8	1.1	0.4	1.0	0.4
	u/o	1.29		0.99		0.96		0.68		0.83		0.58	
744	oben	-		21.5	5.2	-		36.4	8.9	-		1.9	0.5
744	unten	-		21.8	4.7	-		24.2	5.6	-		1.1	0.3
	u/o			1.02				0.67				0.57	
611	oben	19.6	3.7	19.6	6.7	33.0	6.1	32.8	10.5	1.8	0.3	1.7	0.6
611	unten	17.5	7.0	18.6	6.7	19.1	7.9	21.7	7.7	0.9	0.4	1.0	0.4
	u/o	0.89		0.95		0.58		0.66		0.50		0.57	
593	oben	9.5	2.4	11.4	3.1	16.9	4.8	22.6	5.7	0.9	0.3	1.2	0.3
593	unten	11.6	4.9	8.9	1.4	15.9	6.9	10.5	1.6	0.7	0.3	0.5	0.1
	u/o	1.23		0.79		0.94		0.46		0.81		0.40	
Gesamt	oben	14.6	4.8	16.8	4.2	25.8	6.2	29.2	5.6	1.4	0.3	1.6	0.3
-	unten	14.7	3.0	15.5	3.2	19.8	6.4	17.4	3.8	0.9	0.3	0.8	0.2
	u/o	1.01		0.92		0.77		0.60		0.66		0.51	

Tab. 21b: Mittlere Transpiration (mT) nach den Bezugsgrößen Nadeltrockengewicht (TG), Nadelgesamtoberfläche (GO) und projizierte Nadeloberfläche (PO). Angegeben ist der Mittelwert (MW) mit Standardabweichung (St). Das Verhältnis der Kronenbasis zur Kronenspitze jeder Fichte ist fett dargestellt.

3.4.2 Vergleich des Gaswechsels von Fichten des Entsauerungs- bzw. Austrocknungs-experiment mit Fichten der Kontrollflächen

3.4.2.1 Netto-CO₂- und H₂O-Austausch von Zweigabschnitten einzelner Fichten

Trotz der Schwankungen im saisonalen Verlauf der Assimilation und Transpiration konnte für jede Fichte ein charakteristischer Netto-CO₂- und H₂O-Austausch bestimmt werden. Da einzelne Fichten verschiedener Flächen unterschiedliche Netto-CO₂- und H₂O-Austauschraten zeigten, die möglicherweise auf das Manipulationskonzept zurückzuführen waren, soll an

dieser Stelle der Gaswechsel im oberen Kronenbereich von vier Fichten mit annähernd gleichen Stammdimensionen in der Messperiode 1994 verglichen werden. In der Abbildung 31a-d ist der Netto-CO₂-Austausch und die Transpiration der Entsauerungsfichte 724 (D1) bzw. der Austrocknungsfichte 719 (D3) in Prozent des Wertes der Kontrolldachfichte 564 (D2) sowie der Freiflächenfichte 593 (D4) dargestellt. Der Netto-CO₂-Austausch der Entsauerungsfichte 724 war den Kontrollfichten 564 und 593 an fast allen Terminen unterlegen und glich sich erst zum Ende der Messperiode an, wobei der Abstand zur Fichte 564 signifikant stärker ausfiel (Abb. 31a). Auch der prozentuale Wasserverlust der Fichte 724 fiel gegenüber der Fichte 564 an fast allen Terminen geringer aus, während im Vergleich zur Fichte 593 an deutlich mehr Terminen eine höhere Wasserabgabe zu beobachten war (Abb. 31b). Der Wassernutzungsquotient der Fichte 724 war dem der Fichte 564 jedoch deutlich überlegen, dem der Fichte 593 aber unterlegen (ohne Abbildung). Der Netto-CO₂-Austausch der Austrocknungsfichte 719 war der zu 100% gesetzten Rate der Fichte 564 über die Messperiode betrachtet insgesamt gleichwertig, während sich das Verhältnis zwischen der Fichte 719 und der Fichte 593 zugunsten der ausgetrockneten Fichte verschob (Abb. 31c). Im Gegensatz dazu zeigte die Transpiration der Fichte 719 zu den Fichten 564 und 593 an fast allen Terminen einen deutlich höheren prozentualen Wasserverlust, der im Vergleich zur Fichte 593 auch signifikant war (Abb. 31d). Der Wassernutzungsquotient der Fichte 719 war beiden Kontrollfichten aber deutlich unterlegen (ohne Abbildung). Trotz der zum Ende der Periode ansteigenden Netto-CO₂- und H₂O-Austauschrate blieb das Verhältnis des Wassernutzungsquotienten der Fichten 724 bzw. 719 zu den Fichten 564 und 593 über die gesamte Messperiode gleich (ohne Abbildung). Setzt man den Gasaustausch der Fichten 724 und 719 aber z. B. ins Verhältnis zu den Raten der Kontrolldachfichte 629 (D2), die in ihren Stammdimensionen der Fichte 564 entsprach, ist eine Über- oder Unterlegenheit des Netto-CO₂-Austausches nicht nachzuweisen.

Bei Betrachtung der Gaswechselergebnisse des gesamten Kollektivs musste festgestellt werden, dass die Unterschiede zwischen den Fichten eines Daches teilweise größer waren als zwischen den Fichten der verschiedenen Versuchsvarianten. Aufgrund der hohen Varianz der Gaswechselraten von Fichten innerhalb eines Daches, der geringen Anzahl untersuchter Fichten pro Fläche und der an einigen Messterminen aufgetretenen Ausfälle war es nicht sinnvoll Mittelwerte der Fichten einer Fläche zu bilden und von der photosynthetischen Kapazität dieses Mittelbaumes auf den Netto-CO₂- und H₂O-Austausch der Nachbarstämme zu schließen.





3.4.2.2 Modellbildung zur Schätzung des Netto-CO₂-Austausches von Fichten

Neben den externen Klimafaktoren bestimmen pflanzeninterne Faktoren, z. B. die Wasserund Nährstoffversorgung sowie der Entwicklungszustand, den Gaswechsel, wobei letzterer den Rahmen vorgibt, in dem die Klimafaktoren kurzfristig wirksam werden können. Da die klimatischen Bedingungen in der Küvette bei jeder Messung annähernd gleich waren und die externen klimatischen Größen den Gasaustausch nur indirekt beeinflussten, soll der Einfluss der internen Faktoren auf den Gaswechsel genutzt werden, um den Netto-CO₂-Austausch für jeden Dachbaum modellhaft zu beschreiben.

Unabhängig von der Flächenzugehörigkeit ergaben sich enge Zusammenhänge zwischen dem mittleren Netto-CO₂-Austausch (mA) im oberen Kronenbereich der acht untersuchten Fichten und ihren Wachstums- bzw. Vitalitätsparametern sowie einigen Nährstoff-Gehalten ihrer Nadeln (Abb. 32). **1994** bestanden signifikante Zusammenhänge zu den Elementen Stickstoff, Phosphor, Kalzium, Magnesium und Mangan sowie zum Stammdurchmesser, der Baumhöhe, dem Nadelverlust und der Vitalität. **1995** waren die Zusammenhänge nur zum Durchmesser und der Höhe sowie zu den Elementen Stickstoff und Phosphor schwach signifikant, während die Beziehungen zu den Elementen Kalzium, Magnesium und Mangan sowie zum Nadelverlust und zur Vitalität knapp unterhalb des Signifikanzniveaus von $p \le 0.05$ lagen. Bezog man die zusätzlich untersuchten drei Fichten in die Analysen ein, verschlechterten sich die Zusammenhänge.



Abb. 32: Korrelationen zwischen dem mittleren Netto-CO₂-Austausch (mA) im oberen Kronenbereich von acht Fichten und ihren Wachstums- bzw. Vitalitätsparametern sowie den Nährstoff-Gehalten ihrer Nadeln 1994 und 1995

Um den Netto-CO₂-Austausch als Funktion der genannten Parameter beschreiben zu können, sollten die in die Regression eingehenden Parameter einen Korrelationskoeffizienten von mindestens 0.60 und in beiden Jahren eine ähnlich enge Beziehung zum Netto-CO₂-Austausch aufweisen. Da sich der Netto-CO₂-Austausch und die Wachstumsparameter gegenseitig beeinflussen, wurden diese ausgeschlossen. Ausgewählt wurden der Nadelverlust, als Einflussgröße der am Baum verbleibenden, photosynthetisch aktiven Nadelmenge und die in den Nadeln leicht zu bestimmenden Elemente Stickstoff und Magnesium. Durch multiple Regression ergab sich folgende Modellfunktion:

1994:	$y = -1.35 \cdot x_1 + 1.13 \cdot x_2 + 69.70 \cdot x_3 + 63.89$
1995:	$y = -1.39 \cdot x_1 + 5.77 \cdot x_2 + 71.55 \cdot x_3 + 16.69$
für	$y = modellierte Netto-CO_2$ -Austauschrate in $\mu mol \cdot g^{-1}TS \cdot h^{-1}$
	$x_1 = Nadelverlust in \%$
	$x_2 = Stickstoff in mg \cdot g^{-1}TS$
	$x_3 = Magnesium in mg \cdot g^{-1}TS$

Mit Hilfe der Modellfunktion wurde die Netto-CO₂-Austauschrate für jede Fichte berechnet und eine mittlere Rate für jede Fläche gebildet (Abb. 33a-b). Zwischen der geschätzten und gemessenen Netto-CO₂-Austauschrate der acht Einzelfichten wurde 1994 eine signifikante und 1995 eine hochsignifikante Korrelation erzielt (Abb. 33c-d). Die geschätzte mittlere Netto-CO₂-Austauschrate der Fichten der Austrocknungsfläche war 1994 und 1995 mit 58.5 bzw. 90.0 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ signifikant geringer im Vergleich zu den Raten der Fichten der Flächen D2 und D4 (Abb. 33a-b). Der mittlere modellierte Netto-CO₂-Austausch der Fichten der Entsauerungsfläche betrug 1994 durchschnittlich 80.7 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ und lag 1995 mit rund 115.7 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ deutlich höher. In keinem Jahr konnte im Vergleich zu den Kontrollfichten eine signifikante Steigerung der Netto-CO₂-Austauschrate beobachtet werden.



Abb. 33 a-d: Modellierte mittlere Netto-CO₂-Austauschrate des Fichtenbestandes der Versuchsflächen (a-b) und Beziehung zwischen gemessenem und modelliertem Netto-CO₂-Austausch (c-d) von acht Einzelfichten für einjährige Nadeln der Lichtkrone 1994 und 1995.

3.4.2.3 Überprüfung der Modelle zur Schätzung des Netto-CO₂-Austausches

Im August 1996 wurden in der Lichtkrone an allen 74 Fichten der Flächen D1, D2 und D3 sowie an 10 Fichten der Freifläche D4 mehrmals der Netto-CO₂-Austausch und die Transpiration unter Sättigungslicht ermittelt. Auf eine Regulation der Feuchtebedingungen in der Messküvette musste allerdings zugunsten des erhöhten Stichprobenumfangs verzichtet

3.4.2.3.1 Ergebnisse tatsächlich gemessener Netto-CO₂- und H₂O-Austauschraten sowie Wassernutzungskoeffizient am Gesamtbestand der Versuchsflächen 1996

In Tabelle 22 ist der durchschnittliche Netto-CO₂-Austausch und die Transpiration jeder Fläche mit Standardabweichung sowie der Wassernutzungskoeffizient und die Anzahl der Gaswechselmessungen pro Fläche verzeichnet. Detaillierte Angaben zu den einzelnen Fichten finden sich im Anhang IV, Tab. 1. Die unterschiedliche Anzahl Messungen pro Fläche wird einerseits durch die unterschiedliche Zahl von Fichten pro Fläche verursacht, andererseits beendete eine Ende August einsetzende Schlechtwetterperiode die Erhebungen, so dass ein letzter Messtag auf der Fläche D2 nicht mehr durchgeführt werden konnte. Mit durchschnittlich nur drei Messungen pro Baum wurden 1996 an sehr viel weniger Tagen als in den Vorjahren Gaswechseldaten bestimmt. Von einigen Ausnahmen abgesehen zeigte die geringe Varianz der Austauschraten, dass die stichprobenartige Bestimmung geeignet war, einen charakteristischen Netto-CO2- und H2O-Austausch für jede Fichte festzulegen. Mit 102.3 und 101.1 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ wiesen die Entsauerungs- und Kontrolldachfichten keinen Unterschied ihrer mittleren Netto-CO2-Austauschrate auf, während die Fichten der Austrocknungsfläche mit 108.7 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ den höchsten und die Freiflächenfichten mit 97.9 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ den geringsten mittleren Netto-CO₂-Austausch zeigten. Während der niedrige Wert der Freifläche vermutlich auf der geringen Anzahl untersuchter Bäume und durchgeführter Messungen beruht, könnte sich die 1995 eingeleitete Erholungsphase unter dem Dach 3 in Form eines gesteigerten Netto-CO₂-Austausch ausgewirkt haben. Möglich ist aber auch, dass der modellierte Netto-CO2-Austausch der ausgetrockneten Fichten 1994 und 1995 durch das gewählte Regressionsmodell unterschätzt wurde. Signifikante Unterschiede zwischen den gemessenen Netto-CO₂-Austauschraten der verschiedenen Flächen gab es nicht. Auch die Transpirationsraten der Flächen unterschieden sich mit Werten von 15.4 (D1), 14.1 (D2), 13.8 (D3) und 13.3 (D4) mmol $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ nicht signifikant voneinander. Interessant ist, dass die im Vergleich zu den Flächen D1 und D2 hohe CO₂-Aufnahme der Fichten der Fläche D3 mit einer geringen Transpiration gekoppelt ist, die den Austrocknungsfichten durch

effizienten Wassereinsatz den höchsten Kohlenstoffgewinn pro transpirierter Wassermenge im Flächenvergleich ermöglichte.

Tab. 22 : Durchsc	hnittliche	gemessene	Netto-CO ₂ -Austa	usch- (mA _{real})	und '	Transpirati	ionsrate	(mT_{real})	mit
Standardabweichun	g sowie	Wassernu	tzungskoeffizient	(mWUE _{real})	jeder	Fläche	und	Anzahl	(N)
Gaswechselmessung	gen im Aug	gust 1996.	Die in Kap. 3.4.2	2.3.2. modellie	rte mi	ttlere Nette	o-CO ₂ -A	Austausch	rate
(mA _{mod}) jeder Fläch	e ist vergle	ichend ang	egeben.						

		mA _{real}	mT _{real}	mWUE _{real}	A _{mod}
Fläche	Ν	[µmol⋅gTS ⁻¹ ⋅h ⁻¹]	[mmol⋅gTS ⁻¹ ⋅h ⁻¹]	[µmol∙mmol⁻¹]	[µmol⋅gTS ^{-1.} h ⁻¹]
MW-D1	80	102.3	15.4	6.8	120.5
ST-D1		17.4	3.1	1.1	21.2
MW-D2	51	101.1	14.1	7.6	101.8
ST-D2		15.8	4.1	1.6	12.0
MW-D3	72	108.7	13.8	8.1	115.6
ST-D3		20.2	3.5	1.0	14.5
MW-D0	10	97.9	13.3	7.5	103.4
ST-D0		13.0	2.6	1.0	7.8

In Abbildung 34 ist die 1996 tatsächlich gemessene, mittlere Netto-CO₂-Austauschrate (mA) und der mittlere Wassernutzungsquotient (mWUE) für jede Fichte aufgetragen, um einen Eindruck über die räumliche Verteilung der Gaswechselparameter zu ermöglichen. Während die Netto-CO₂-Austauschraten der Fichten breit streuten, zeigten die Wassernutzungsquotienten, dass sich die Effizienz des Wassereinsatzes bei der CO₂-Assimilation der meisten Fichten nicht sonderlich voneinander unterschied. Eine Häufung ließ sich für keinen der beiden Parameter erkennen.


Abb. 34: Mittlere tatsächlich gemessene Netto-CO₂-Austauschraten (mA) und Wassernutzungsquotienten (mWUE) aller Fichten im Jahr 1996

3.4.2.3.2 Überprüfung der Regressionsmodelle durch Vergleich gemessener und geschätzter Netto-CO₂-Austauschraten 1996

Auch 1996 wurde zunächst die Beziehung zwischen dem mittleren Netto-CO₂-Austausch der in den Vorjahren 1994 und 1995 ausgewählten acht Einzelfichten und ihren Wachstums- bzw. Vitalitätsparametern sowie den Nährstoff-Gehalten ihrer Nadeln untersucht (Tab. 23). Auch 1996 ergaben sich enge Zusammenhänge zum Stammdurchmesser, der Baumhöhe und der Vitalität sowie zu den Elementen Stickstoff, Phosphor, Kalzium und Magnesium.

Tab. 23: Korrelationen zwischen dem mittleren Netto-CO₂-Austausch im oberen Kronenbereich von acht Fichten und ihren Wachstums- bzw. Vitalitätsparametern sowie den Nährstoff-Gehalten ihrer Nadeln 1996.

Parameter	r	Parameter	r
BHD	-0.74**	Stickstoff	0.66*
Zuwachs BHD	-0.44	Phosphor	0.90***
Höhe	-0.79 ^{**}	Schwefel	0.75**
Zuwachs Höhe	0.42	Natrium	-0.58
Nadelverlust	-0.33	Kalium	0.28
Chlorosen	-0.70 [*]	Kalzium	0.83**
Vitalität	-0.59 [*]	Magnesium	0.84**
		Mangan	0.39
		Eisen	-0.11
		Aluminium	-0.10

Um die Regressionsmodelle der Vorjahre zu überprüfen, sollten die 1996 tatsächlich gemessenen Netto-CO₂-Austauschraten mit den nach einem gleichen Modell geschätzten Raten verglichen werden. In die Regressionsfunktion gingen wie in den Vorjahren die Parameter Nadelverlust sowie Stickstoff- und Magnesiumgehalt der Nadeln ein. Die Modellfunktion 1996 lautet:

1996:
$$y = -0.03 \cdot x_1 + 3.63 \cdot x_2 + 81.21 \cdot x_3 + 25.88$$

für

y = modellierte Netto-CO₂-Austauschrate in μ mol·g⁻¹TS·h⁻¹ x₁ = Nadelverlust in % x₂ = Stickstoff in mg·g⁻¹TS x₃ = Magnesium in mg·g⁻¹TS Die Abbildung 35a zeigt, dass die 1996 für die Entsauerungsfichten geschätzte mittlere Netto- $CO_2\text{-}Austauschrate \ im \ Gegensatz \ zu \ den \ Vorjahren \ erstmals \ mit \ 120.5 \ \mu mol \ CO_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1} \ einen$ signifikant höheren Wert im Vergleich zu den Raten der Kontrolldach- und Freiflächenfichten aufwies. Dies könnte ein erster Hinweis auf einen positiven Effekt der Entsauerung bedeuten. Der für das Jahr 1996 modellierte mittlere Netto-CO₂-Austausch der Fichten der Flächen D2 und D4 unterschied sich mit 101.8 bzw. 103.4 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ nur gering voneinander. Hatten die ausgetrockneten Fichten 1994 und 1995 noch eine deutlich verminderte geschätzte mittlere Netto-CO₂-Austauschrate gegenüber allen anderen Flächen aufgewiesen, überstieg ihre modellierte mittlere Rate nach zweijähriger Erholungsphase und optimaler Bewässerung in Trockenzeiten mit 115.6 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ signifikant die Rate der Kontrolldach- und Freiflächenfichten. Die Abbildung 35b zeigt die Beziehung zwischen den gemessenen und geschätzten Netto-CO₂-Austauschraten der acht Einzelfichten im Jahr 1996. Wie in den beiden Vorjahren wurde auch 1996 mit einem Koeffizienten von r = 0.94 eine hochsignifikante Korrelation erzielt. Betrachtet man jedoch die Beziehung zwischen den gemessenen und geschätzten Netto-CO2-Austauschrate der Fichten des Gesamtbestandes in Abbildung 35c, zeigte sich deutlich, dass mit einem Koeffizienten von r = -0.05 kein Zusammenhang bestand. Ob das Modell zu einer Schätzung des Netto-CO₂-Austausches ungeeignet war oder ob eine höhere Anzahl Messungen pro Fichte zu einem eindeutigeren Ergebnis geführt hätte, bleibt offen. Gegen einen durch die Anzahl der Messwerte verursachten Fehler spricht die geringe Varianz der gemessen Netto-CO₂-Austauschraten jeder Fichte (siehe Kap. 3.4.2.3.1.)



Abb. 35 a-c: Modellierte mittlere Netto- CO_2 -Austauschraten des Fichtenbestandes aller Versuchsflächen (a) sowie Beziehung zwischen tatsächlich gemessener und geschätzter Netto- CO_2 -Austauschrate für acht Einzelfichten (b) und den Gesamtbestand (c) einjähriger Fichtennadeln der Lichtkrone 1996.

3.4.3 Lichtabhängigkeit der CO₂-Austauschrate und des Wassernutzungsquotienten

1996 wurden an je einem Tag von insgesamt drei Messtagen Lichtabhängigkeitskurven für alle Fichten einer Dachfläche erstellt. Die Messungen erfolgten an drei Tagen im August, die relativ konstante Temperatur- und Luftfeuchtebedingungen aufwiesen. Für den Zeitraum von 9:30 bis 16:30 betrug die mittlere Temperatur 22.3 ± 1.2 °C und die mittlere relative Luftfeuchte 54 ± 1.1%. Um die an verschiedenen Tagen bestimmten Netto-CO₂-Austauschraten der Flächen miteinander vergleichen zu können, wurde an jedem Termin auch die Lichtabhängigkeit je einer Fichte der Entsauerungs-, der Kontrolldach- und der Austrocknungsfläche ermittelt, zu denen die Raten aller Fichten in Bezug gesetzt und entsprechend der klimatischen Variation korrigiert werden konnten.

Lichtabhängigkeitskurven der Fichten 723, 564 und 719 der Kontrollgruppe

In Abbildung 36a sind die Netto-CO₂-Austauschraten bei verschiedenen Lichtintensitäten der drei Einzelfichten für die drei Messtage sowie deren Mittel in Form einer Sättigungskurve aufgetragen. Während die an den einzelnen Tagen gemessenen Lichtabhängigkeitskurven der Entsauerungsfichte eng beieinander verliefen, wichen die Kurven der Kontrolldach- und Austrocknungsfichte geringfügig voneinander ab. Bei abgedunkelter Küvette war die Netto-Assimilation der drei Fichten zunächst negativ. Die Atmungsrate betrug für die Fichte 564 (D2) im Mittel -11.3 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹, für die Fichte 719 (D3) -8.0 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ und für die Fichte 723 (D1) -4.0 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹. Während die Entsauerungsfichte 723 bereits bei geringer Beleuchtung von durchschnittlich 13 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ den Lichtkompensationspunkt erreichte, wies die Austrocknungsfichte 719 mit Werten zwischen 28 und 45 µE·m⁻²·s⁻¹ eine größere Variation auf. Die Kontrolldachfichte 564 lag mit einem Lichtkompensationspunkt bei einer Lichtintensität von rund 36 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ hinter den anderen Fichten (Abb. 36). Den Übergang zur Lichtsättigung zeigte die Entsauerungs- bzw. Austrocknungsfichte bei Lichtintensitäten von 1520 bzw. 1570 µE·m⁻²·s⁻¹, während die Kontrolldachfichte diesen Bereich erst bei einer Beleuchtungsstärke von 1670 μ E·m⁻²·s⁻¹ erreichte. Die Fichte 719 wies mit durchschnittlich 108.5 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ die höchste maximale Photosyntheserate auf, der mit deutlichem Abstand die Fichten 723 und 564 mit durchschnittlich 87.2 und 84.3 µmol CO2·g⁻¹·h⁻¹ folgten. Einen signifikanten Unterschied zwischen den Kurven der drei Fichten gab es aber nicht.

In Tabelle 24 und Abbildung 36c-d sind die bei Dunkelheit und vier Lichtintensitäten bestimmten Netto-CO₂-Austauschraten und Lichtkompensationspunkte der Einzelbäume den am gleichen Tag gemessenen Austauschraten des zugehörigen Dachbestandes mit Standardabweichung gegenübergestellt. Im Vergleich zur Fichte 723 gaben die Fichten der Fläche D1 deutlich mehr Kohlendioxid ab, erreichten bei einer Lichtintensität von $26 \,\mu \text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ den Kompensationspunkt deutlich später und überstiegen die maximale Photosynthese mit durchschnittlich 102.7 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ um 15%. Im Vergleich zur Fichte 564 gaben die Kontrolldachfichten im Mittel rund 40% mehr Kohlendioxid ab, erreichten bei einer Beleuchtung von 30 µE·m⁻²·s⁻¹ den Kompensationspunkt deutlich früher und zeigten mit durchschnittlich 92.2 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ eine Annäherung der maximalen Photosyntheserate. Die Austrocknungsfichten gaben im Vergleich zur Fichte 719 nur unwesentlich mehr Kohlendioxid bei Dunkelheit ab, erreichten bei einer Lichtintensität von 26 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ den Kompensationspunkt nur unwesentlich früher als die Fichte 719 mit 30 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ und unterschritten die maximale Photosyntheserate mit durchschnittlich 101 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ um 10%. Für den Vergleich der verschiedenen Flächen wurden die Fichten um die klimatische Variation bereinigt (Abb. 36e-f). Während sich der korrigierte mittlere Verlauf der Sättigungskurven der Entsauerungs- und Austrocknungsfichten nicht von den tatsächlich gemessenen Kurven unterschied, verlief die Sättigungskurve der Kontrolldachfichten deutlich niedriger und erreichte nur eine maximale Photosyntheserate von 82.8 μ mol $CO_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$. Signifikante Unterschiede zwischen den Flächen gab es nicht.

Tab. 24: Gegenüberstellung der bei unterschiedlichen Lichtintensitäten am gleichen Messtag bestimmten Netto-
CO ₂ -Austauschraten und Lichtkompensationspunkte der Einzelbäume 723, 564 und 719 und des zugehörigen
Dachbestandes 1996.

	Meßtag		Lichtet		Lichtkompensations-		
	molocag	0	50	punkt [µE·m ⁻² ·s ⁻¹]			
D1-723	21.8.	-2.4	14.1	35.2	69.7	88.5	7
Dach 1	21.8.	-9.8 ±2.1	8.9 ±4.7	35.8 ±9.9	80.2 ±18.0	102.7 ±21.9	26
D2-564	9.8.	-12.5	1.5	17.7	54.8	82.1	45
Dach 2	9.8.	-17.4 ±6.7	11.2 ±12.7	37.3 ±14.7	75.6 ±17.0	92.2 ±18.1	30
D3-719	8.8.	-9.9	6.6	30.8	82.0	112.6	30
Dach 3	8.8.	-10.4 ±3.3	9.8 ±5.6	35.8 ±8.4	80.7 ±15.6	101.8 ±20.7	26





3.4.4 Einfluss der Bodenfeuchte und Nährstoffversorgung auf den Gaswechsel

Einfluss der Bodenfeuchte auf den Gasaustausch

Der Netto-CO₂- bzw. H₂O-Austausch jeder Dachfichte wurde für die Messtage getrennt nach Kronenbereichen zu der zum Zeitpunkt der Gaswechselmessung in fünf Tiefenstufen herrschenden negativen Bodensaugspannung in Beziehung gesetzt. Positive bzw. negative Korrelationen bedeuten in diesem Fall, dass mit zunehmenden Bodentrockenheit die Gaswechselraten sinken bzw. steigen. Berücksichtigt wurden nur Messtage, an denen Bodensaugspannungsdaten zur Verfügung standen (Tab. 25a-b).

1994 wurden auf einem insgesamt sehr niedrigen Niveau sowohl positive wie negative Korrelationen zwischen dem Netto-CO₂-Austausch bzw. der Transpiration und der Bodensaugspannung gefunden. Die Beziehung zum Netto-CO₂-Austausch der Fichten einer Fläche konnten, wie bei den Flächen D1 und D3 zu beobachten war, eine entgegengesetzte Richtung aufweisen. Während die Transpiration in beiden Kronenschichten der Entsauerungsund Kontrolldachfichten mit zunehmender Bodentrockenheit sank (positive Korrelation), stieg die Transpiration der Austrocknungsfichten (negative Korrelation). Möglicherweise geriet in der warmen und trockenen Periode die Wassernachlieferung aus dem Boden unter den Flächen D1 und D2 ins Stocken und die Fichten schränkten ihren Gaswechsel ein, während die Beregnung unter der Fläche D3 die dortigen Fichten nicht zu einer Reduktion der Wasserabgabe zwang.

Auch **1995** waren die Korrelationen zwischen dem Netto-CO₂-Austausch bzw. der Transpiration und der Bodensaugspannung bei einigen Fichten im unteren Kronenbereich zwar signifikant, bei der überwiegenden Anzahl Fichten und in beiden Kronenschichten aber nicht signifikant, so dass kein eindeutiger Trend abgeleitet werden konnte. Im oberen Kronenbereich war die Beziehung zum Netto-CO₂-Austausch überwiegend positiv und die Beziehung zur Transpiration im Gegensatz zum Vorjahr bei allen Fichten negativ korreliert, d. h. mit zunehmender Trockenheit des Bodens sank der Netto-CO₂-Austausch und stieg die Transpiration. Eine bessere Wasserversorgung machte möglicherweise eine Reduktion der Wasserabgabe mit zunehmender Bodentrockenheit, wie sie die Fichten der Fläche D1 und D2 im Vorjahr aufgewiesen hatten, unnötig.

			Entsauer	ungsdach		Kontrolld	ach		Austrocknungsdach			
	Tiefenstufe	e in (cm)	724	696	723	564	629	596	678	719	744	
		-100	-0.53*	0.26	-	0.70**	0.40	-	0.00	0.18	-	
		-70	-0.61*	0.34	-	0.66**	0.36	-	-0.33	0.12	-	
S	1994	-40	-0.39	0.26	-	0.55**	0.16	-	-0.33	-0.40	-	
р		-20	-0.28	0.05	-	0.20	-0.14	-	-0.41	-0.23	-	
i		-10	-0.04	0.07	-	0.71**	0.59*	-	-0.06	-0.27	-	
t	Anzahl Werte	paare (n)	12	11	0	12	12	0	14	14	0	
z		-100	0.10	-0.17	0.20	0.36	0.74**	0.13	0.35	0.04	0.78*	
е		-70	0.08	-0.14	0.23	0.62	0.85**	0.46	0.21	0.22	0.68	
	1995	-40	0.19	-0.11	0.28	0.63	0.78**	0.42	0.28	0.15	0.63*	
		-20	0.39	-0.06	0.19	0.59*	0.76**	0.34	0.21	0.19	0.65*	
		-10	0.39	-0.04	0.33	0.62*	0.67*	0.40	0.28	0.59*	0.58*	
	Anzahl Werte	paare (n)	12	12	10	12	12	9	12	12	8	
		-100	0.43	-0.04	-	0.22	0.43	-	0.32	0.01	-	
		-70	0.39	-0.10	-	0.22	0.43	-	0.06	-0.13	-	
В	1994	-40	0.42	-0.23	-	0.12	0.47	-	0.15	0.18	-	
а		-20	0.39	-0.04	-	0.02	0.09	-	0.07	0.24	-	
s		-10	0.25	-0.26	-	0.32	0.13	-	0.47	0.23	-	
i	Anzahl Werte	paare (n)	12	11	0	11	12	0	13	13	0	
s		-100	0.38	0.91***	0.88**	0.59*	0.33	0.93**	-0.33	-0.36	-0.21	
		-70	0.40	0.91***	0.86**	0.61*	0.23	0.74*	-0.35	-0.22	-0.30	
	1995	-40	0.24	0.83**	0.73**	0.50	0.13	0.63	-0.32	-0.37	-0.25	
		-20	-0.03	0.66*	0.63*	0.50	0.14	0.67*	-0.40	-0.28	-0.38	
		-10	-0.04	0.62*	0.47	0.29	-0.11	0.42	-0.23	0.25	-0.38	
	Anzahl Werte	paare (n)	10	9	10	10	10	7	10	10	6	

Tab. 25a: Beziehung zwischen Netto-CO₂-Austausch und den herrschenden Bodensaugspannungen in fünf Tiefenstufen von acht Fichten für zwei Kronenbereiche 1994 und 1995.

(* signifikant auf dem 5.0 %- Niveau, ** signifikant auf dem 1.0 %- Niveau, *** signifikant auf dem 0.1 %- Niveau)

Tab. 25b: Beziehung zwischen Transpiration und den herrschenden Bodensaugspannungen in fünf Tiefenstufen von acht Fichten für zwei Kronenbereiche 1994 und 1995.

* signifikant auf dem 5.0 %- Niv	au, ** signifikant auf dem 1.0 %- Nivea	1. *** signifikant auf dem 0.1 %- Niveau
----------------------------------	---	--

			Entsaueru	ungsdach		Kontrollda	ach		Austrockn	ungsdach	1
	Tiefenstufe	in (cm)	724	696	723	564	629	596	678	719	744
		-100	0.70**	0.73**	-	0.82***	0.50*	-	-0.29	-0.37	-
		-70	0.67**	0.71**	-	0.78**	0.44	-	-0.53*	-0.61**	-
S	1994	-40	0.66*	0.47	-	0.78**	0.32	-	-0.67**	-0.59*	-
р		-20	0.54*	0.30	-	0.15	-0.15	-	-0.58*	-0.54*	-
i		-10	0.34	0.05	-	0.40	0.46	-	-0.44	-0.39	-
t	Anzahl Werte	paare (n)	12	11	0	12	12	0	14	14	0
z		-100	-0.64*	-0.43	-0.20	-0.49	-0.24	-0.54	-0.78**	-0.59*	0.59
е		-70	-0.62*	-0.41	-0.17	-0.40	-0.25	-0.25	-0.83***	-0.53*	0.44
	1995	-40	-0.60*	-0.47	-0.10	-0.36	-0.27	-0.22	-0.80***	-0.59*	0.30
		-20	-0.73**	-0.64*	-0.32	-0.33	-0.25	-0.22	-0.83***	-0.56*	0.39
		-10	-0.60*	-0.57*	-0.04	-0.14	-0.03	-0.01	-0.49	-0.23	0.39
	Anzahl Werte	paare (n)	12	12	10	12	12	9	12	12	8
		-100	0.82***	0.36	-	0.65*	0.64*	-	-0.31	-0.54*	-
		-70	0.81***	0.32	-	0.64*	0.62*	-	-0.56*	-0.65**	-
В	1994	-40	0.67**	0.47	-	0.54*	0.58*	-	-0.56*	-0.65**	-
а		-20	0.54*	0.42	-	0.28	0.16	-	-0.31	-0.36*	-
s		-10	0.21	0.25	-	0.64*	0.38	-	0.41	0.47	-
i	Anzahl Werte	paare (n)	12	11	0	11	12	0	13	13	0
s		-100	0.23	0.59*	0.87**	0.18	0.29	0.78*	-0.69*	-0.65*	0.55
		-70	0.26	0.61*	0.86**	0.24	0.34	0.71*	-0.74**	-0.59*	0.55
	1995	-40	0.18	0.51	0.82**	0.18	0.33	0.68*	-0.66*	-0.67*	0.60
		-20	-0.15	0.29	0.82**	0.22	0.40	0.75*	-0.76**	-0.60*	0.52
		-10	-0.03	0.28	0.70*	0.08	0.44	0.57	-0.47	0.00	0.49
	Anzahl Werte	paare (n)	10	10	9	10	10	7	10	10	6

Einfluss der Nährstoffversorgung auf den Netto-CO₂-Austausch

1996 konnte die Beziehung der mittleren Netto-CO₂-Austauschrate und den Nährstoffgehalten einjähriger Nadeln für alle Fichten des Versuchsbestandes untersucht werden. Während sich bei den acht ausgewählten Fichten, die auch in den Vorjahren untersucht worden waren, signifikante Beziehungen zu zahlreichen Elementen ergeben hatten, konnten bei Betrachtung aller 83 Fichten unabhängig von ihrer Flächenzugehörigkeit signifikante Beziehungen nur zu den Elementen Stickstoff und Phosphor gefunden werden. Eine je nach Versuchsvariante getrennte Analyse brachte keine engeren Zusammenhänge (Tab. 26).

Tab. 26: Korrelationen zwischen mittlerem Netto-CO₂-Austausch und Nährstoffkonzentrationen einjähriger Nadeln von acht Einzelfichten und für den gesamten Versuchsbestand 1996.

	Einzelfichten	Gesamtbestand	Dach 1	Dach 2	Dach 3	Freifläche D4
N	0.66*	0.34***	0.08	0.40 [*]	0.46*	-0.01
Р	0.90***	0.24**	-0.11	0.49**	0.41 [*]	0.23
S	0.75**	0.19	0.05	0.28	0.20	0.60 [*]
Na	-0.58	-0.01	-0.13	-0.43	0.12	0.41
K	0.28	0.37	0.35 [*]	0.29	0.45 [*]	0.16
Ca	0.83**	-0.02	-0.22	0.10	-0.03	0.03
Mg	0.84**	-0.08	-0.13	0.06	-0.39 [*]	0.09
Mn	0.39	-0.15	-0.06	0.27	-0.40*	-0.41
Fe	-0.11	-0.13	-0.10	-0.18	-0.31	-0.19
AI	-0.10	-0.04	-0.12	-0.30	-0.08	-0.05
Fälle	8	83	27	24	22	10

-			8			
(*	* signifikant auf dem 5.	0 %- Niveau, ** s	signifikant auf dem 1.0	%- Niveau, *** s	signifikant auf dem 0.1	%-Niveau)

3.4.5 Osmotische Potenziale

1994 wurden an keinem Messtermin signifikante Unterschiede zwischen den osmotischen Potenzialen verschiedener Quirle gefunden (7., 12. und 15. Quirl von oben), so dass die gemessenen Potenziale der Lichtkrone getrennt nach Nadelalter zusammengefasst wurden. Die anfänglichen und insgesamt stärkeren Schwankungen im saisonalen Verlauf der diesjährigen Nadeln sind auf die Entwicklung des noch jungen Triebes zurückzuführen (Abb. 37a). Die osmotischen Potenziale der einjährigen Nadeln wiesen keinen wesentlichen Unterschied im saisonalen Verlauf auf (Abb. 37b). Eine Erholungsreaktion nach der Wiederbefeuchtung am 18. Juli 1994 in Form eines Rückgangs der osmotischen Potenziale war nicht zu beobachten. Die osmotischen Potenziale in beiden Nadeljahrgängen der Austrocknungsfichten überstiegen mit durchschnittlich je 688 mOsmol die Werte der anderen Fichten, die nur 634 mOsmol in den dies- bzw. 646 mOsmol in den einjährigen Nadeln erreichten. Signifikant war dieser Unterschied jedoch nicht. **1995** wurden nur die osmotischen Potenziale einjähriger Nadeln im zweiwöchentlichen Abstand untersucht (Abb. 37c). Signifikante Unterschiede zwischen den osmotischen Potenzialen verschiedener Quirle konnten wieder nicht gefunden werden, so dass die Werte wie im Vorjahr zusammengefasst werden konnten. Die osmotischen Potenziale in den Nadeln der Fläche D3 waren nicht mehr erhöht, sondern lagen im Bereich der Werte der anderen Flächen.



Abb. 37a–c: Verlauf der osmotischen Potenziale in dies- (a) und einjährigen (b) Nadeln der Lichtkrone 1994 und in einjährigen (c) Nadeln der Lichtkrone 1995.

In Tabelle 27 sind die Ergebnisse von Korrelationsanalysen zwischen den osmotischen Potenzialen und den mittleren Luftsättigungsdefiziten sowie den Bodensaugspannungen in zwei Tiefenstufen dargestellt. Berücksichtigt wurde der Zeitraum 9:30 bis 16:30 von Tagen, an denen Daten zur Verfügung standen. Zwischen dem Sättigungsdefizit der Luft und den osmotischen Potenzialen konnten für jede Dachfläche und jeden Nadeljahrgang positiv signifikante Beziehungen gefunden werden, d. h. je trockener die Luft war, desto höher waren die osmotischen Potenziale. Die Korrelationskoeffizienten der Dachflächen lagen mit r = 0.52bis 0.60 (diesjährige Nadeln) und r = 0.61 bis 0.66 (einjährige Nadeln) eng beieinander, während die Nadeljahrgänge der Freiflächenfichten D4 mit einem r = 0.35 (diesjährig) bzw. 0.50 (einjährig) nur schwache Zusammenhänge zeigten. Die Beziehungen zwischen den osmotischen Potenzialen von Fichten der Dachflächen D1, D2 und D3 und den als negative Spannung angegebenen Bodenmatrixpotenzialen waren in beiden Tiefenstufen nur teilweise signifikant. In 10 cm Tiefe wurden die Beziehungen bei den Austrocknungsfichten vor und nach der Wiederbefeuchtung getrennt untersucht, wobei sich ebenfalls nur schwache Zusammenhänge ergaben. Je trockener der Boden, desto höher die osmotischen Potenziale, wobei sich keine Unterschiede in der Stärke der Beziehung zwischen den Flächen ergaben. Insgesamt sind die Beziehungen der osmotischen Potenziale zu den Bodenfeuchteverhältnissen schwächer ausgeprägt als zu den Luftsättigungsdefiziten.

		VPD	Bodensaug	spannung	Anzahl
Dach	Alter		70 cm	10 cm	Fälle
D1	0	0.58*	-0.48	-0.35	12
D2		0.52*	-0.59*	-0.64*	12
D3		0.60*	-0.50*	0.51*	12
D4		0.36			12
D1	1	0.61*	-0.51*	-0.44	12
D2		0.66**	-0.57*	-0.72**	12
D3		0.62*	-0.54*	0.40	12
D4		0.50*			12

Tab. 27: Korrelationskoeffizienten zwischen den osmotischen Potenzialen dies- (0) und einjähriger (1) Nadeln und den mittleren Luftsättigungsdefiziten (VPD) sowie den Bodensaugspannungen in zwei Tiefenstufen. (* signifikant auf dem 5.0 %- Niveau, ** signifikant auf dem 1.0 %- Niveau, *** signifikant auf dem 0.1 %- Niveau)

3.4.6 Zusammenfassung der Gaswechselergebnisse

• Während der Netto-CO₂-Austausch und die Transpiration von Nadeln ausgewählter Einzelfichten im oberen Kronenbereich im Verlauf der Messperioden um einen charakteristischen Wert pendelten, zeigten die Schattennadeln so starke Schwankungen, dass Werte der Lichtkrone erreicht wurden.

• Die mittlere Netto-CO₂- und H₂O-Austauschraten von Fichten einer Versuchsvariante wiesen teilweise erheblich voneinander abweichende Raten auf, wobei die jeweils in den Dimensionen schwächere Fichte eine deutlich höhere Stoffwechselaktivität im Vergleich zur Partnerfichte zeigte.

• Die mittleren Netto-CO₂-Austauschraten im oberen Kronenbereich der Mehrzahl der Fichten überstiegen die Raten im unteren Kronenbereich. Bei einigen Fichten fand sich ein höherer Netto-CO₂-Austausch an der Basis, der mit dem Lichtcharakter der dortigen Nadeln erklärt werden konnte. Bei der Transpiration war dieser Trend nicht eindeutig zu erkennen.

• Eine hohe Netto-CO₂-Austauschrate bedeutete nicht eine hohe photosynthetische Leistungsfähigkeit, wie der Wassernutzungsquotient als Maß für den Kohlenstoffgewinn pro transpirierter Menge Wasser zeigte. Der Quotient ließ keinen Trend zwischen den Kronenteilen oder Flächen erkennen, sondern zeigte für jede Fichte einen individuell beeinflussten Wert.

• Das Verhältnis der Netto-CO₂- und H₂O-Austauschraten der Kronenschichten zueinander wurde von der Wahl der Bezugsgröße stark beeinflusst. Bezogen auf das Trockengewicht lag das mittlere Verhältnis zwischen beiden Kronenbereichen aller Fichten nahe bei 1.0, während das Verhältnis bezogen auf die Oberfläche einen Werte von nur 0.5 zeigte.

• Während der Netto-CO₂-Austausch der Austrocknungsfichten keine Reaktion auf die Wiederbefeuchtung 1994 zeigte, stieg die Transpiration stark an. Dabei reagierten die Nadeln der Lichtkrone schneller und mit höheren Raten und die Vergleichsfichten mit unterschiedlicher Geschwindigkeit und Intensität. Da auch die Fichten der anderen Varianten eine Zunahme der Transpiration zeigten, die auf die Witterung zurückgeführt werden konnte,

lässt sich der Einfluss der Wiederbefeuchtung nur an der überdurchschnittlichen Steigerung der Wasserabgabe der Austrocknungsfichten ablesen.

• Der Vergleich des Netto-CO₂- und H₂O-Austausches von vier Einzelbäumen annähernd Stammdimensionen ergab deutlich niedrigere Raten Fichte gleicher einer der gegenüber Entsauerungsfläche einer Kontrolldachfichte, dennoch war der Wassernutzungsquotient für die Entsauerungsfichte günstiger. Zwischen einer Austrocknungs- und Kontrolldachfichte ergaben sich keine Unterschiede hinsichtlich des Netto-CO₂und H₂O-Austausches, der Wassernutzungsquotient der Fichte der Austrocknungsfläche war aber deutlich ungünstiger.

• Aufgrund der hohen Varianz der Gaswechselraten von Fichten einer Variante war ein Flächenvergleich nur anhand eines einfachen Modells, in welchem der Netto-CO₂-Austausch auf Basis der Zusammenhänge zu den Vitalitätsparametern und Nährstoffkonzentrationen geschätzt wurde, möglich. 1994 und 1995 ergaben sich für die Austrocknungsfichten signifikant verminderte Netto-CO₂-Austauschraten, während für die Entsauerungsfichten keine signifikante Steigerung im Vergleich zu den Kontrolldachfichten nachzuweisen war.

• Eine Überprüfung des Modells durch Vergleich von tatsächlich gemessenen und modellierten Gaswechselraten am Gesamtbestand aller Dächer ergab 1996 keine enge Übereinstimmung der Datensätze. Während sich die gemessenen Netto-CO₂-Austauschraten der Entsauerungs- und Kontrollflächen nicht unterschieden, lagen die Raten der Austrocknungsfichten zwar höher, unterschieden sich aber nicht signifikant von den Kontrollen. Die nach dem Regressionsmodell geschätzten Netto-CO₂-Austauschraten ergaben sowohl für die Entsauerungs- als auch die Austrocknungsfichten signifikant höhere Werte im Vergleich zu den Kontrolldachfichten, die als erste Hinweise auf einen Entsauerungs- bzw. Erholungseffekt interpretiert werden können.

• An Einzelbäumen und dem Gesamtbestand bestimmte Lichtsättigungskurven zeigten für die Fichten der Entsauerungsfläche niedrigere Lichtkompensations- und -sättigungspunkte. Die Kontrolldachfichten wiesen insgesamt eine niedrigere mittlere Lichtsättigungskurve auf, die sich aber nicht signifikant von den Kurven der anderen Flächen unterschied, die annähernd gleich verliefen. • In allen drei Jahren wurden nur sehr schwache Korrelationen zwischen dem Netto-CO₂-Austausch bzw. der Transpiration und der Bodenfeuchte gefunden. Eine enge Beziehung zwischen dem durch die Entsauerung bzw. Austrocknung veränderten Ernährungszustand und der Höhe des Netto-CO₂-Austausches wurde nicht gefunden.

• Die osmotischen Potenziale in den dies- und einjährigen Nadeln der Austrocknungsfichten waren 1994 gegenüber allen anderen Flächen erhöht und kennzeichneten damit die angespannte Wasserversorgung. Die osmotischen Potenziale wurden in erster Linie von der Witterung im Kronenraum beeinflusst.

3.5 Stammdurchmesseränderungen und Saftfluss

Seit Beginn des Dachexperiments wurden kontinuierlich die Änderungen des Stammradius einiger repräsentativer Fichten gemessen und analysiert. Die gleichzeitige Messung der Radiusänderung und des Saftflusses an einer Fichte außerhalb der Dächer erfolgte mit dem Ziel, den Wasserverbrauch mittels Korrelation aus der zerstörungsfreien Methode der Durchmesseränderungen, d. h. aus der täglichen Stammschrumpfung, abzuleiten. Abschließend sollte der Wasserverbrauch des Dachfichtenbestandes für die Messjahre zurückgerechnet werden.

3.5.1 Kurzfristige radiale Durchmesserschwankungen

Für die Darstellung der Durchmesseränderungen wurde von vier Fichten des Dach D3 ein Mittelwert gebildet, während für die Dächer D1 und D2 die Daten von je zwei Bäumen zu einer Kontrollvariante DK zusammengefasst wurden (Tab. 28).

Tab. 28: Soziologische Stellung (Soz), Baumhöhe (H), Brusthöhendurchmesser (BHD) und Durchmesserzuwachs (iBHD) der für die Messung radialer Durchmesserschwankungen ausgewählten Stichprobenbäume im Vergleich zum Mittel der jeweiligen Flächen im Jahr 1992.

Dach	Baum	Soz	H [m]	BHD [cm]	iBHD [mm]
1	685 2		21.0	29.1	35.0
1	725	2	21.5	28.3	20.0
2	599	3	19.0	28.8	20.0
2	629	1	22.8	35.5	30.0
MW Stich		21.1	30.4	26.3	
MW Flä	iche DK		20.2	27.4	22.0
3	678	2	19.4	27.2	10.0
3	704	2	20.6	28.0	15.0
3	706	2	21.2	27.4	20.0
3	3 719 2		20.8	25.0	25.0
MW Stich	probe D3		20.5	20.5 26.9	
MW Flä	iche D3		20.4	28.4	21.1

Beim Vergleich der mittleren Baumhöhe, des mittleren Brusthöhendurchmessers und des mittleren Durchmesserzuwachses sind zwischen dem Gesamtbestand der Flächen D3 und DK keine Unterschiede festzustellen. Die ausgewählten Stichprobenbäume der Kontrollvariante DK lagen mit einem mittleren Durchmesser von 30.4 cm und einem Zuwachs von 26.3 mm allerdings über den Werten von 27.4 cm und 22.0 mm aller Fichten der Fläche DK. Die Verschiebung des Mittelwertes zu einer stärkeren Baumklasse beruht aber nicht auf der

Auswahl von vier Dendrometern an Fichten mit überdurchschnittlichem Wachstum, sondern gilt auch wenn alle mit Dendrometern bestückten Fichten der Kontrollvariante einbezogen worden wären. Im Gegensatz dazu unterschreiten die ausgewählten Stichprobenfichten der Fläche D3 mit einem mittleren Durchmesser 26.9 von cm den mittleren Brusthöhendurchmesser des Gesamtbestandes der Fläche D3 von 28.4 cm. Auch der Durchmesserzuwachs war mit 17.5 mm deutlich geringer als der Zuwachs aller Bäume dieser Fläche mit 21.1 mm.

3.5.1.1 Stammradiusänderungen im Jahresverlauf

In den Abbildungen 38a-d ist der Verlauf der radialen Durchmesserschwankungen mit den zugehörigen Niederschlagssummen während der forstlichen Vegetationsperiode für die Jahre 1993 bis 1996 dargestellt. In jedem Jahr ließ sich bei den Fichten der Varianten D3 und DK ein länger andauernder und gerichteter Anstieg beobachten, der auf den Holzzuwachs zurückgeführt werden konnte. Die Fichten der Variante DK zeigten in jedem der vier Jahre einen deutlich größeren Zuwachs als die Austrocknungsfichten. Die Berechnung der Differenz zwischen dem Tagesmaximalwert des Radius am 1. Mai und am 1. September zeigte das gebremste Dickenwachstum der Fichten der Fläche D3. Während die Austrocknungsfichten 1993 und 1994 nur eine geringe Zunahme des mittleren Radius zwischen 0.71 und 0.82 mm aufwiesen, nutzten die Fichten der Kontrollfläche DK das vorhandene Wasser für eine Radiuszunahme von 1.72 und 1.40 mm. 1995 erreichten die Austrocknungsfichten trotz ausreichender Bewässerung mit 0.57 mm die niedrigste Radiuszunahme der gesamten Messperiode, während der Radius der Kontrollbäume DK um durchschnittlich 1.27 mm zunahm. Erst 1996, als die Zunahme der Kontrollfichten aufgrund der kühlen Witterung deutlich niedriger ausfiel, ist eine erste Annäherung der beiden Flächen mit 0.60 zu 0.91 mm erkennbar (Tab. 29).

Tab. 29: Differenz der Tagesmaximalwerte des Radius am 1. Mai und 1. September in mm.

	1993	1994	1995	1996
D3	0.71	0.82	0.57	0.60
DK	1.72	1.40	1.27	0.91



Abb. 38 a-d: Verlauf der radialen Durchmesserschwankungen mit den zugehörigen täglichen Niederschlagssummen in den Vegetationsperioden 1993-1996

3.5.1.2 Stammradiusänderungen im Tagesverlauf

In Abbildung 39 ist ein Ausschnitt aus dem Verlauf der Durchmesserschwankungen für den Zeitraum vom 27.6. bis 10.7.1993 dargestellt. Die täglichen Schwankungen des Durchmessers ergeben sich aus der Schrumpfung des Stammes durch den Transpirationsstrom während des Tages und der Aufsättigung des Stammwasservorrats während der Nacht. Ein Maximum wurde in der Regel in den Morgenstunden von 6 bis 9 Uhr (durchschnittlich um 7:21) und ein Minimum in den späten Nachmittags- bis frühen Abendstunden von 16 bis 20 (durchschnittlich um 16:45) Uhr erreicht. Unterschiede im Zeitpunkt des Erreichens der täglichen Maximal- und Minimalwerte zwischen den Austrocknungs- und Kontrollfichten konnten ebensowenig gefunden werden wie eine Verschiebung des morgendlichen Anstiegs bzw. des abendlichen Abflachens im Verlauf der Vegetationsperiode. Die Lage der Wendepunkte war von der Witterung abhängig. So war an Tagen mit wechselhafter Witterung teilweise kein eingipfeliger Tagesverlauf erkennbar und an durchgehend feuchten Tagen ohne nennenswerte Transpiration konnte die Dehnungsreaktion überwiegen, so dass die Minima vollständig ausfielen. Umgekehrt konnte an Tagen innerhalb einer Trockenperiode die tägliche Schrumpfung des Stammradius so groß sein, dass eine nächtliche Dehnung nicht zu einer Erholung des Durchmessers führte.



Abb. 39: Ausschnitt aus den täglichen Durchmesserschwankungen der Austrocknungs- und Kontrollfläche in Verbindung mit den täglichen Niederschlagssummen vom 27.6. bis 10.7.1996

Die tägliche Entwicklung der Durchmesserschwankungen verlief zwischen den Austrocknungs- und Kontrollfichten weitgehend parallel. Aufgrund der unter den Dächern zu unterschiedlichen Zeitpunkten durchgeführten Beregnung konnte es vor allem in den Sommern 1993 und 1994, in denen unter dem Austrocknungsdach keine Beregnung durchgeführt wurde, zu Abweichungen im täglichen Messverlauf kommen (Abb. 40).



Abb. 40: Verlauf der Durchmesserschwankungen am 05.07.1993 mit am Mittag einsetzendem Niederschlag.

Der Abbildung 40 ist zu entnehmen, dass das Sättigungsdefizit der Luft am 5.7.1993 ab 9:30 aufgrund zunehmender Bewölkung zunächst langsam und mit beginnendem Regen um 12:30 sehr schnell auf Werte gegen Null sank. Die auf das Niederschlagsereignis einsetzende Beregnung unter den Dächer D1 und D2 machte sich unmittelbar in einem starken Anstieg des mittleren Stammradius der Kontrollfichten um 0.06 mm bemerkbar. Da unter dem Dach D3 zu diesem Zeitpunkt keine Niederschläge verregnet wurden, ist ein solch sprunghafter Anstieg des mittleren Stammradius der Austrocknungsfichten nicht zu beobachten. Dennoch nahmen die Stammradien der ausgetrockneten Fichten aufgrund der gesunkenen Verdunstungsanforderungen nach dem Niederschlagsereignis ebenfalls zu, jedoch nur um 0.02 mm. Während die Fichten der Kontrollvariante DK im weiteren Verlauf der Niederschlagsdauer einen gemäßigten Anstieg des Radius zeigten, stiegen die Stammradien der Austrocknungsfichten steil an. In dieser Reaktion des Radius spiegelt sich auf empfindliche Weise der Wassermangel der Fichten wieder.

3.5.1.3 Tägliche Amplituden der Stammradiusänderungen

Im Gegensatz zum Verlauf der Durchmesserschwankungen fanden sich bei den täglichen Amplituden deutliche Unterschiede zwischen den Austrocknungs- und Kontrollfichten. Um den Wasserzustand der Bäume zu beurteilen, wurde die Amplitude der Schrumpfung nach GROTE (1993) und die Amplitude der maximalen Schrumpfung zur sogenannten "Grundlinie des Zuwachses" nach BACKES (1996) berechnet. Der Abbildung 41 ist zu entnehmen, dass als Amplitude der Schrumpfung die Differenz zwischen dem Maximum und Minimum desselben Tages definiert wurde, wobei die Zeitspanne der täglichen Radiusänderung von 0 bis 24 Uhr festgelegt und die täglichen Maximal- und Minimalwerte auf Plausibilität überprüft wurden. Als Amplitude der maximalen Schrumpfung wurde die Differenz zwischen dem Tagesminimum und dem maximal möglichen Radius bei Wassersättigung definiert. Ein Zustand der Wassersättigung wurde dabei an Tagen, die ein Luftsättigungsdefizit von < 200 Pa aufwiesen, angenommen. An solchen Tagen wurden die Tagesmaxima der Stammradien gradlinig miteinander verbunden und als "Grundlinie des Zuwachses (zero-stress-line)" bezeichnet. Tage, an denen ein eindeutiger Tagesverlauf nicht erkennbar war oder Minima ausfielen, wurden nicht verwendet. Außerdem wurden nur Tage ausgewählt, an denen beide Amplituden berechnet werden konnten.



Abb. 41: Definition der "Grundlinie des Zuwachses (*zero-stress-line*)" als Linie des maximalen Stammradius bei Wassersättigung (Sättigungsdefizit der Luft < 200 Pa).

- 1. Amplitude der Schrumpfung
- 2. Amplitude der maximalen Schrumpfung zur zero-stress-line

Amplitude der Schrumpfung

In Tabelle 30 sind die mittleren Amplituden der Schrumpfung der Austrocknungsfichten der Monate Mai bis September sowie der gesamten Vegetationsperiode den Stammradien der Kontrollfichten gegenübergestellt. Bei Betrachtung der Gesamtperiode zeigten die Kontrollfichten eine über die Jahre mehr oder weniger gleichbleibende Schrumpfungsrate, während die Austrocknungsbäume eine deutliche Abnahme der Schrumpfungsamplitude von 0.157 auf 0.109 mm aufwiesen. Im prozentualen Vergleich überschritt die Schrumpfung der Austrocknungsfichten 1993 mit +25% die der Kontrollfichten, während in den anderen Jahren kein Unterschied gefunden wurde. Betrachtet man nur die Monate Juni bis August betrug die mittlere Schrumpfungsrate der Austrocknungsfichten im Trockenjahr 1993 sogar 0.164 mm und überstieg die Rate der Kontrollbäume um +43%. 1994 war die tägliche Schrumpfung der Austrocknungsfichten nur im Juni deutlich höher, im Juli näherte sich die Schrumpfung der beiden Varianten aufgrund der Wiederbefeuchtung unter Dach 3 an und im August war die Schrumpfungsrate der Austrocknungsfichten sogar niedriger als die der Kontrollbäume. 1995 und 1996 zeigten sich keine Unterschied zwischen den Fichten der Flächen D3 und DK.

		19	993	1994		1995		1996	
Mai	D3	0.150	(0.249)	0.167	(0.300)	0.127	(0.257)	0.102	(0.191)
	DK	0.178	(0.363)	0.151	(0.321)	0.139	(0.269)	0.102	(0.241)
Juni	D3	0.163	(0.253)	0.150	(0.244)	0.107	(0.196)	0.110	(0.184)
	DK	0.131	(0.230)	0.135	(0.232)	0.109	(0.236)	0.115	(0.195)
Juli	D3	0.166	(0.266)	0.158	(0.209)	0.125	(0.172)	0.104	(0.156)
	DK	0.128	(0.211)	0.155	(0.223)	0.125	(0.257)	0.110	(0.239)
August	D3	0.163	(0.245)	0.132	(0.214)	0.115	(0.185)	0.123	(0.222)
	DK	0.086	(0.239)	0.138	(0.219)	0.142	(0.215)	0.147	(0.259)
Sept	D3	0.129	(0.220)	0.079	(0.150)	0.118	(0.186)	0.106	(0.155)
	DK	0.102	(0.184)	0.061	(0.121)	0.080	(0.120)	0.116	(0.199)
Gesamt	D3	0.157	(0.266)	0.138	(0.300)	0.117	(0.257)	0.109	(0.222)
	DK	0.127	(0.363)	0.129	(0.321)	0.120	(0.269)	0.118	(0.259)

Tab. 30: Mittlere Tagesamplituden des Stammradius (in mm) der Vegetationsperiode (1.5.-30.9) von 1993 bis 1996. Die Angaben in Klammern geben die größten gemessenen Amplituden wieder.

Amplitude der maximalen Schrumpfung zur Grundlinie des Zuwachses

In Tabelle 31 sind die mittleren Amplituden zwischen dem Tagesminimum und der Grundlinie des Zuwachses der Austrocknungs- und Kontrollfichten von Mai bis September sowie der gesamten Vegetationsperiode dargestellt. Beim Vergleich der maximalen Schrumpfung von 1993 bis 1996 war bei den Austrocknungsfichten ein deutliches Gefälle der Amplituden von 0.182 auf 0.129 mm erkennbar, während die Kontrollbäume keine über die Jahre gleichbleibende, sondern 1994 eine deutlich höhere maximale Schrumpfung zeigten. Im prozentualen Vergleich überschritt die Amplitude der maximalen Schrumpfung der Austrocknungsfichten 1993 mit +12% die der Kontrollfichten, während 1994 die Kontrollfichten mit +16% die Amplitude der Austrocknungsfichten überstiegen. Betrachtet man die Sommermonate, überstieg die maximale Schrumpfung der ausgetrockneten Fichten 1993 nur im Juli und August die Amplitude der Kontrollen, nicht jedoch auch im Juni. Auch 1994 konnte keine höhere maximale Schrumpfungsrate der Austrocknungsbäume im Juni gefunden werden, im Juli näherten sich die Amplituden der beiden Varianten aufgrund der Befeuchtung an und im August war die maximale Schrumpfung der Austrocknungsfichten niedriger als die der Kontrollbäume. 1995 und 1996 zeigten sich keine Unterschiede zwischen den Fichten D3 und DK.

Tab. 31: Mittlerer Abstand von Tagesminimum und Linie des maximalen Stammradius (in mm) der Vegetationsperioden (1.5.-30.9) 1993 bis 1996. Die Angaben in Klammern geben die größten gemessenen Differenzen wieder.

		1993	1994	1995	1996
Mai	D3	0.236 (0.440)	0.212 (0.309)	0.163 (0.302)	0.100 (0.185)
	DK	0.234 (0.429)	0.321 (0.892)	0.174 (0.331)	0.090 (0.180)
Juni	D3	0.193 (0.321)	0.182 (0.342)	0.123 (0.280)	0.152 (0.255)
	DK	0.202 (0.341)	0.237 (0.646)	0.143 (0.350)	0.211 (0.384)
Juli	D3	0.196 (0.349)	0.212 (0.305)	0.043 (0.179)	0.085 (0.144)
	DK	0.139 (0.351)	0.215 (0.368)	0.017 (0.183)	0.190 (0.350)
August	D3	0.142 (0.272)	0.139 (0.266)	0.180 (0.329)	0.159 (0.284)
	DK	0.108 (0.257)	0.159 (0.313)	0.191 (0.469)	0.319 (0.595)
Sept	D3	0.108 (0.199)	0.092 (0.182)	0.125 (0.237)	0.142 (0.265)
	DK	0.096 (0.139)	0.077 (0.202)	0.081 (0.163)	0.255 (0.863)
Gesamt	D3	0.177 (0.440)	0.168 (0.342)	0.130 (0.329)	0.129 (0.284)
	DK	0.158 (0.429)	0.200 (0.892)	0.126 (0.469)	0.222 (0.863)

3.5.1.4 Vergleich der Durchmesserschwankungen von Fichten der Austrocknungs- und Kontrollfläche zum Zeitpunkt der Wiederbefeuchtung 1993 und 1994

In den Abbildungen 42 und 43 ist ein Ausschnitt aus dem Verlauf der radialen Durchmesserschwankungen vor und nach der Wiederbefeuchtung am 20.9.1993 und 18.7.1994 sowie der Verlauf des Luftsättigungsdefizits und der Niederschlagsmengen dargestellt. Eine Zunahme der Stammdurchmesser der ausgetrockneten Fichten bei gleichzeitig unveränderten Durchmessern der Kontrollbäume nach der Wiederbefeuchtung konnte weder 1993 noch 1994 beobachtet werden. Vor und nach der Beregnung im September 1993 kam es aufgrund nass/kalter Witterung zu einer über mehrere Tage anhaltenden starken Dehnung der Stammdurchmesser der Fichten auf beiden Flächen, so dass die täglichen Minima ausfielen. Eine Berechnung der täglichen Schrumpfung bzw. nächtlichen Dehnung war damit nicht möglich. Um einen Anhaltswert über das Ausmaß der Dehnung nach der Wiederbefeuchtung zu erhalten, wurde die Amplitude vom Minimalwert des Stammradius am 20.9.1993 bis zum Maximalwert am 25.9.1993 berechnet. In diesem Zeitraum dehnten sich die Stammradien der Austrocknungsbäume um 0.378 mm, während die Stammradien der Kontrollbäume nur um 0.362 mm zunahmen. Signifikant war dieser Unterschied jedoch nicht. Mit Beginn der Beregnung im Juli 1994 setzte eine bis zum 25.7.1994 andauernde, sehr warme Witterungsperiode ein. Die Folge war eine starke Schrumpfung der Stammradien aller Fichten, ohne dass die nächtliche Dehnung zu einer Erholung der Durchmesser führte. Trotz der Beregnung unter der Fläche D3 nahmen auch die Stammdurchmesser der Austrocknungsfichten stetig ab. Um das Ausmaß der Schrumpfung zu bestimmen, wurde eine Amplitude vom Maximalwert des Stammradius am 18.7.1994 bis zum Minimalwert am 25.7.1994 ermittelt. In diesem Zeitraum nahm der mittlere Radius der Kontrollbäume um 0.299 mm ab, während die Stammradien der Austrocknungsbäume nur um 0.184 mm sanken, d. h. in diesem Jahr ist ein deutlicher Wiederbefeuchtungseffekt erkennbar.



Abb. 42: Ausschnitt aus dem Verlauf der täglichen Durchmesserschwankungen vor und nach der Wiederbefeuchtung am 20.9.1993 mit den zugehörigen Niederschlagsmengen und dem Verlauf des Luftsättigungsdefizits.



Abb. 43: Ausschnitt aus dem Verlauf der täglichen Durchmesserschwankungen vor und nach der Wiederbefeuchtung am 18.7.1994 mit den zugehörigen Niederschlagsmengen und dem Verlauf des Luftsättigungsdefizits.

3.5.1.5 Radiale Durchmesseränderungen in verschiedenen Stammhöhen einer Fichte

In Abbildung 44a-b ist ein Ausschnitt der Durchmesseränderungen in drei Stammhöhen unterhalb des Kronenansatzes der Fichte 592 (Fläche D4, Baumhöhe 22.8 m, BHD 31.6 cm) vom 8.7. bis 16.7.1996 sowie der Verlauf der Globalstrahlung und des Luftsättigungsdefizits dargestellt. In diesem Zeitraum wurde das tägliche Maximum bzw. Minimum zuerst in 2.5 m Höhe um 10:19 bzw. 18:21 erreicht, gefolgt von der Stammsektion in 10.0 m Höhe um 10:26 bzw. 18:52 und zuletzt von der Mitte des Stammes in 7.0 m Höhe um 10:31 bzw. 19:09 (Tab. 32). Die Amplituden der täglichen Schrumpfung sowie der nächtlichen Dehnung wiesen in den verschiedenen Stammhöhen deutliche Unterschiede auf. Die mittlere und obere Stammsektion zeigten sehr eng beieinander liegende mittlere Schrumpfungsraten von -0.220 bzw. -0.227 mm, während der Durchmesser in der unteren Stammsektion nur um durchschnittlich –0.029 mm schrumpfte. Auch die nächtliche Dehnung fiel in 2.5 m Höhe mit 0.036 mm gering aus, während in 7 und 10 m Höhe eine mittlere Dehnungsrate von 0.271 und 0.259 mm erreicht wurde (Tab. 32). Die Beziehung zwischen täglicher Schrumpfungsrate und dem Tagesmittel der Strahlung ergab für den betrachteten Zeitraum signifikante Korrelationen mit Koeffizienten von r = 0.62 (2.5 m), r = 0.70 (7.0 m) und r = 0.70 (10.0 m). Die Beziehung zwischen täglicher Schrumpfungsrate und dem Tagesmittel des Luftsättigungsdefizits war mit Koeffizienten von r = 0.44 (2.5 m), r = 0.61 (7.0 m) und r = 0.55 (10.0 m) nicht so ausgeprägt. Der Zusammenhang zwischen täglicher Schrumpfung und den Witterungsverhältnissen im Kronenraum war für die mittlere Stammsektion am engsten.



Abb. 44a-b: Ausschnitt aus dem Verlauf der radialen Durchmesserschwankungen vom 8.7. bis 16.7.1996 in drei Stammhöhen (2.5 m, 7.0m, 10.0 m) man der Fichte 592.

Stammhöhe	Zeitpunkt o				
[m]	Maximum	Minimum			
2.5	10:19	18:21			
7.0	10:31	19:06			
12.0	10:26	18:52			
	Tägliche Schrumpfung [mm]				
	MW	Min	Max		
2.5	-0.029	-0.013	-0.045		
7.0	-0.220	-0.074	-0.306		
12.0	-0.227	-0.127	-0.318		
	Nächtliche Dehnung [mm]				
	MW	Min	Max		
2.5	0.036	0.018	0.055		
7.0	0.271	0.197	0.445		
12.0	0.259	0.207	0.362		

Tab. 32: Zeitpunkte der Tagesmaximal- und –minimalwerte der radialen Durchmesserschwankungen sowie Beträge der durchschnittlichen Schrumpfung und Dehnung des Stammes in verschiedenen Stammhöhen.

3.5.1.6 Beziehungen der radialen Durchmesserschwankungen zum Klima und Bodenwasserhaushalt

In Tabelle 33 sind die Korrelationskoeffizienten zwischen täglicher Schrumpfungsrate und den Tagesmittelwerten des Luftsättigungsdefizits und der Globalstrahlung, der täglichen Niederschlagssumme sowie dem Tagesmittel der Bodensaugspannung in 10 cm Tiefe für den Zeitraum der Vegetationsperiode (1.5.-30.9) dargestellt.

Tab. 33: Korrelationskoeffizienten zwischen täglicher Schrumpfung und den Tagesmitteln von Luftsättigungsdefizit, Globalstrahlung und Bodensaugspannung in 10 cm Tiefe sowie der täglichen Niederschlagssumme von 1993 bis 1996 (1.5-30.9). In Klammern stehen die Anzahl Tageswerte, die in die Berechnung eingingen. (* signifikant auf dem 5.0 %- Niveau, ** signifikant auf dem 1.0 %- Niveau, *** signifikant auf dem 0.1 %- Niveau)

	Luftsättigu	ngsdefizit	G bbaktrahlung	
	D 3	DK	D 3	DK
1993	-0.57*** (127)	-0.40*** (118)	-0.67*** (126)	-0.46*** (111)
1994	-0.36*** (115)	-0.35*** (101)	-0.59*** (083)	-0.47*** (076)
1995	-0.30*** (104)	-0.54*** (103)	-0.46*** (087)	-0.56*** (086)
1996	-0.43*** (073)	-0.38*** (069)	-0.45*** (073)	-0.45*** (069)
	N ieder	schlag	Bodensaugspannung	
	D 3	DK	D 3	DK
1993	-0.25* (127)	-0.12 (120)	-0.42** (038)	-0.33*** (130)
1994	-0.11 (119)	-0.13 (106)	-0.34*** (101)	-0.22* (106)
1995	-0.05 (121)	-0.16* (119)	0.07 (121)	-0.30*** (118)
1996	-0.13 (101)	-0.19* (096)	-0.21* (100)	-0.32*** (095)

In allen vier Jahren wurden hochsignifikante Beziehungen zwischen der täglichen Schrumpfung und der Globalstrahlung bzw. dem Sättigungsdefizit der Luft gefunden. Je trockener die Luft und je höher die Einstrahlung war, desto größer war auch die tägliche Schrumpfung und umgekehrt. Der Zusammenhang zwischen Schrumpfungsrate und Globalstrahlung war geringfügig stärker als der zum Luftsättigungsdefizit (Abb. 45 und 46). Im Jahr **1993**, mit einer Trockenperiode von 207 Tagen unter Dach 3, wurde die Schrumpfungsrate der ausgetrockneten Fichten deutlich stärker von der Strahlung und dem Sättigungsdefizit bestimmt als die Schrumpfung der Kontrollfichten. Im Jahr **1994**, als die Trockenphase unter Dach 3 Mitte Juli beendet wurde, waren die Korrelationskoeffizienten beider Flächen annähernd gleich. Im Jahr **1995** wiesen die Austrocknungsfichten eine schwächere Beziehung zum Luftsättigungsdefizit und zur Strahlung auf, während im Jahr **1996** die Verhältnisse zwischen den Flächen ausgeglichen waren. Niederschläge schlugen sich in einem sprunghaften Anstieg der Saugspannung und einem Rückgang der Schrumpfung nieder. Je geringer der Niederschlag und je trockener der Boden war, desto größer war die Schrumpfungsrate der Fichten. Signifikant waren die Beziehungen aber nur vereinzelt. Aufgrund der Tensiometerausfälle ist der 1993 gefundene Zusammenhang zwischen der Bodensaugspannung und der täglichen Schrumpfungsrate der ausgetrockneten Bäume nicht repräsentativ, die Kontrollfichten zeigten jedoch eine hochsignifikante Beziehung zur Bodenfeuchte. Während für die Schrumpfung der Kontrollfichten von 1994 bis 1996 eine signifikante Abhängigkeit der Schrumpfung von der Bodenfeuchte gefunden wurde, war die Beziehung bei den Austrocknungsfichten vor allem 1995 und 1996 nicht sehr stark.









3.5.2 Saftflussmessungen

1995 wurde von Mitte bis Ende Juni an der Fichte 593 (Fläche D4, Baumhöhe 25.1 m, BHD 42.8 cm) die Xylemflussrate und die Radiusänderungen des Stammes in Brusthöhe gemessen. Aufgrund technischer Störungen musste danach eine neue Messstelle eingerichtet werden, die erst ab September plausible Saftflussdaten lieferte. 1996 wurden von Mitte Mai bis Mitte Juli erneut die Xylemflussrate und die Durchmesserschwankungen an der Fichte 593 und an der benachbarten Fichte 592 (Fläche D4, Baumhöhe 22.8 m, BHD 31.6 cm) ermittelt.

3.5.2.1 Tagesgänge des Saftflusses und der Radiusschwankungen

In den Abbildungen 47 bis 49 ist je ein zweiwöchiger Abschnitt der Xylemflussrate und der Durchmesserschwankungen der Fichte 593 vom 18.6.-1.7.1995, vom 6.9.-19.9.1995 und vom 13.6.-26.7.1996 dargestellt. Globalstrahlung, Luftsättigungsdefizit und Niederschlagsmenge stammen von einer benachbarten Fichtenfläche. Allgemein ließ sich feststellen, dass die gemessenen Tagesgänge der Saftflussrate sich in Abhängigkeit von der Witterung erheblich voneinander unterschieden. Der Tagesgang der Saftflussrate folgte mit zeitlicher Verzögerung Strahlung Verlauf und entsprach weitgehend dem der dem Tagesgang des Luftsättigungsdefizits. Im Allgemeinen stieg der Saftfluss mit Tagesbeginn bis zum frühen Nachmittag an, dann sank die transportierte Wassermenge ab und pendelte während der Nacht um ein Minimum. Gemeinsam ist den Saftflussraten der drei betrachteten Zeiträume, dass der morgendliche Anstieg, besonders an trockenen und strahlungsreichen Tagen, wesentlich steiler als das abendliche Abflachen verlief. Darüber hinaus sank an solchen Tagen die Saftflussrate bis in die frühen Morgenstunden des nächsten Tages. Im gesamten Messzeitraum traten aber auch Tage auf, an denen der Saftfluss aufgrund von Bewölkung, Niederschlägen oder benetzter Nadeln nicht am Morgen, sondern erst am Mittag oder Nachmittag begann bzw. bereits wieder sank.

Frühsommer 1995 (FS 95)

Dem frühsommerlichen Zeitraum vom 18.6.-1.7.1995 ging eine zweieinhalb Tage andauernde Regenperiode mit einer Niederschlagsmenge von insgesamt 20 mm voraus. Die Strahlung erreichte zwischen 12 und 13 Uhr maximale Werte, während das maximale Sättigungsdefizit der Luft um zwei Stunden nachlief. Am 19.6. und 20.6. kam es in der Mittagszeit zu Ausfällen der klimatischen Messinstrumente, so dass die fehlenden Maximalwerte geschätzt wurden. An strahlungsreichen Tagen erreichte der Saftfluss zwischen 15 und 16 Uhr (durchschnittlich um 15:05) seine maximale Geschwindigkeit und sank dann bis in die frühen Morgenstunden des nächsten Tages. Am 19.6. bzw. 20.6. wies die Fichte 593 maximale Saftflussraten von 1.0 bzw. 1.1 kg H₂O·h⁻¹ auf. Am 21.6. kam es aufgrund eines starken Regenschauers gegen 14:30 nicht mehr zu einem Anstieg der Saftflussrate, so dass die Fichte nur eine maximale Xylemflussrate von $0.3 \text{ kg H}_2\text{O}\cdot\text{h}^{-1}$ aufwies und das tägliche Minimum bereits um 17 Uhr erreichte. Vom 22.6. bis 24.6. sind aufgrund der wechselhaften Witterung mit unterschiedlich lang andauernden Regenphasen keine klaren Tagesverläufe des Xylemflusses erkennbar. In der anschließenden Periode mit günstiger Witterung vom 25.6. bis 30.6. betrug die maximale Flussrate durchschnittlich 0.8 kg $H_2O\cdot h^{-1}$. Die radialen Durchmesserschwankungen zeigten den beschriebenen wellenförmig ansteigenden Verlauf, der das starke Wachstum der Fichte zu Beginn der Vegetationsperiode widerspiegelte. So stiegen die Maximalwerte des Radius zwischen dem 13.6. und 3.7.1995 um 0.12 mm. Selbst eine vom 25.6. bis 1.7. andauernde Trockenphase führte nicht zu einer Durchmesserabnahme. Klare Tagesverläufe waren allerdings nur an strahlungsintensiven Tagen erkennbar. Die Maxima traten in den frühen Morgenstunden gegen 7 Uhr auf und die anschließende Durchmesserabnahme fiel mit dem Ansteigen der Xylemflussrate zusammen. Der minimale Radius wurde zwischen 16 und 19 Uhr (durchschnittlich um 17:08) erreicht und lag damit hinter dem Zeitpunkt des durchschnittlichen Maximums des Saftflusses (Abb. 47).

Spätsommer 1995 (SS 95)

Dem spätsommerlichen Zeitraum vom 6.9.-19.9.1995 gingen drei Tage mit einer Niederschlagsmenge von insgesamt 16 mm voraus. Die Strahlung erreichte zwischen 12 und 13 Uhr ein Maximum, das maximale Luftsättigungsdefizit lief allerdings nur durchschnittlich eine Stunde nach. An Tagen mit geringen Niederschlägen und erhöhter Einstrahlung wies der Saftfluss zwischen 15 und 18 Uhr (durchschnittlich um 15:50) seine maximale Geschwindigkeit auf und erreichte damit 45 Minuten später als im Frühsommer das Tagesmaximum. An der neu gesetzten Messstelle erreichte die Fichte am 7.9. eine maximale Saftflussrate von 1.4 kg H₂O·h⁻¹, am 6.9., 10.9. und 12.9. betrug die maximale Flussrate jeweils 1.3 kg H₂O·h⁻¹. In der anschließenden niederschlagsfreien Periode vom 14.9.-18.9. zeigte die Fichte eine maximale Flussrate von durchschnittlich 1.2 kg H₂O·h⁻¹.



Abb. 47: Xylemflussrate und Durchmesserschwankungen vom 18.6. bis 1.7.95 mit Verlauf von Globalstrahlung, Luftsättigungsdefizit und Niederschlag.



Abb. 48: Xylemflussrate und Durchmesserschwankungen vom 6.9. bis 19.9.95 mit Verlauf von Globalstrahlung, Luftsättigungsdefizit und Niederschlag.

Die radialen <u>Durchmesserschwankungen</u> wiesen im Spätsommer keinen ansteigenden Verlauf durch Holzzuwachs mehr auf. In der fünftägigen niederschlagsfreien Phase mit ausgeprägten Tagesgängen des Xylemflusses war allerdings ein Rückgang des täglichen maximalen Stammradius um ca. 0.3 mm zu beobachten. Klare Tagesverläufe mit eindeutigen Maximalund Minimalwerten konnten nur an strahlungsreichen Tagen bestimmt werden. Auch im Spätsommer wurde das Maximum des Radius je nach Witterung in den Morgenstunden gefunden und die Durchmesserabnahme fiel mit dem Ansteigen der Xylemflussrate zusammen. Die Minima wurden aber im Gegensatz zum Frühsommer deutlich **vor** dem Erreichen der maximalen Xylemflussrate erzielt, nämlich oft schon in den Mittagsstunden (durchschnittlich um 12:38). Nach dem Mittagsminimum stieg der Radius bereits wieder an, so dass ein nachmittägliches Maximum oft mit dem Maximum der Saftflussrate zusammenfiel (Abb. 48).

Frühsommer 1996 (FS 96)

Dem frühsommerlichen Abschnitt vom 13.6.-26.6.1996 ging eine drei Tage andauernde Regenperiode mit einer Menge von 11 mm voraus (detaillierte Niederschlagsdaten standen wegen eines Geräteausfalls nicht zur Verfügung). Die Strahlung erreichte zwischen 12 und 13 Uhr ein Maximum, während das maximale Luftsättigungsdefizit zwei Stunden später erreicht wurde. Der Saftfluss wies zwischen 15 und 17 Uhr (durchschnittlich um 16:14) seine maximale Geschwindigkeit auf und zeigte erst 70 Minuten später als im Frühsommer des Vorjahres einen täglichen Maximalwert. Am 13.6. wies die Fichte eine maximale Saftflussrate von 3.3 kg $H_2O\cdot h^{-1}$ auf, während in der anschließenden strahlungsreichen Periode vom 13.6.-18.6. die durchschnittliche maximale Xylemflussrate 2.7 kg H2O·h-1 betrug. Am 19.6. und 24.6. war aufgrund von Niederschlägen kein Tagesgang der Saftflussrate zu erkennen, zwischen diesen beiden Tagen betrug die maximale Flussrate der Fichte durchschnittlich 0.7 kg H₂O·h⁻¹. <u>Die radialen Durchmesserschwankungen</u> zeigten an Tagen mit trockener Witterung den beschriebenen wellenförmigen Verlauf, ein stetiger Anstieg durch Holzzuwachs war 1996 aber nicht erkennbar. Die in den Morgenstunden auftretenden Maxima und die anschließende Durchmesserabnahme fiel wie im Vorjahr mit dem Ansteigen der Xylemflussrate zusammen. Im Gegensatz zum vorangegangenen Frühsommer wurden die minimalen Radiuswerte allerdings zum selben Zeitpunkt erreicht (durchschnittlich um 16:11), bei dem auch der maximale Saftfluss registriert wurde (Abb. 49).



Abb. 49: Xylemflussrate und Durchmesserschwankungen vom 13.6. bis 26.6.96 mit Verlauf von Globalstrahlung, Luftsättigungsdefizit und Niederschlag.
3.5.2.2 Beziehungen zwischen den Tagessummen des Xylemflusses und der Amplitude der täglichen Schrumpfung

In der Tabelle 34a-c sind die Tagessummen der Xylemflussrate der Fichte 593 den täglichen Schrumpfungsraten der untersuchten Zeiträume gegenübergestellt. Während die Fichte 593 im Frühsommer 1995 tägliche Xylemflussraten zwischen 0.5 und 10.5 kg H₂O·h⁻¹ aufwies, erreichte sie im Spätsommer mit Raten zwischen 4.8 und 16.1 kg $H_2O\cdot h^{-1}$ höhere Tagessummen. Im Gegensatz dazu zeigte die Schrumpfung im Frühsommer 1995 mit Werten zwischen -0.024 bis -0.060 mm (durchschnittlich -0.046 mm) eine größere Spannweite als im Spätsommer 1995 mit Werten zwischen -0.017 und -0.054 mm (durchschnittlich -0.036 mm). Die Tagessummen der Xylemflussrate korrelierten nur im Frühsommer 1995 signifikant mit einem Koeffizienten von r = -0.65 mit der täglichen Schrumpfungsrate. Für den Spätsommer 1995 wurden mit einem Korrelationskoeffizienten von r = -0.05 kein Zusammenhang zwischen Saftfluss und Schrumpfungsrate gefunden, da die Minima der Durchmesserschwankungen bereits am Mittag erreicht wurden. Im Frühsommer 1996 überstieg die Saftflussrate der Fichte 593 mit Raten zwischen 10.3 und 38.0 kg $H_2O \cdot h^{-1}$ die im Vorjahr erreichten Werte um die Hälfte bis um das Dreifache. Der erhöhten mittleren Xylemflussrate entsprach eine mit -0.085 mm ebenfalls deutlich höhere Schrumpfungsrate. Frühsommer 1996 konnte im Gegensatz zum Vorjahr Für den mit einem Korrelationskoeffizienten von r = -0.37 keine signifikante Beziehung zwischen Saftfluss- und Schrumpfungsrate nachgewiesen werden. Eine Erklärung konnte nicht gefunden werden.

Tab. 34a: Gegenüberstellung von Tagessummen der Xylemflussrate und den täglichen Schrumpfungsraten mit
den zugehörigen Tagessummen der Globalstrahlung (G), des Sättigungsdefizits (VPD) und des Niederschlags
(NS) der Fichte 593 für den Frühsommer 1995.

	Xylemfluß	Schrumpfung	G	VPD	NS
	[kg H₂O·d⁻¹]	[mm]	[W⋅m⁻²]	[Pa]	[mm]
18.06.95	4.9	-0.024	2121	3074	4.8
19.06.95	8.7	-0.068			0.0
20.06.95	10.5	-0.050			0.0
21.06.95	3.5	-0.046	3898	9825	6.8
22.06.95	1.8	-0.039	2797	5534	4.6
23.06.95	1.3	-0.036	2811	2420	6.4
24.06.95	0.5	-0.027	4265	6725	0.0
25.06.95	6.4	-0.046	7068	17083	1.2
26.06.95	8.1	-0.046	8423	25608	0.0
27.06.95	6.1	-0.058	8054	21083	0.0
28.06.95	6.6	-0.069	8607	23997	0.0
29.06.95	6.5	-0.056	8575	25190	0.0
30.06.95	6.2	-0.047	8568	25461	0.0
01.07.95	3.2	-0.036	8104	17043	0.0

		Xylemfluß	Schrumpfung	G	VPD	NS
		[kg H₂O·d⁻¹]	[mm]	[W⋅m ⁻²]	[Pa]	[mm]
06.09	.95	11.3	-0.041	3383	8720	0.1
07.09	.95	13.7	-0.044	3804	11383	3.4
08.09	.95	5.1	-0.046	2272	4232	13.3
09.09	.95	3.7	-0.032	1243	3691	2.9
10.09	.95	11.5	-0.036	3465	10028	0.0
11.09	.95	5.3	-0.034	1360	4726	2.5
12.09	.95	10.8	-0.031	4585	9989	0.1
13.09	.95	3.9	-0.017	1292	3818	10.4
14.09	.95	8.0	-0.054	2896	4918	0.8
15.09	.95	13.7	-0.028	4129	10230	0.0
16.09	.95	13.0	-0.030	4397	10877	0.0
17.09	.95	15.1	-0.041	4228	13255	0.0
18.09	.95	16.1	-0.032	4310	16866	0.0

-0.041

2215

3510

0.0

19.09.95

4.8

Tab. 34b: Gegenüberstellung von Tagessummen der Xylemflussrate und den täglichen Schrumpfungsraten mit den zugehörigen Tagessummen der Globalstrahlung (G), des Sättigungsdefizits (VPD) und des Niederschlags (NS) der Fichte 593 für den Spätsommer 1995.

Tab. 34c: Gegenüberstellung von Tagessummen der Xylemflussrate und den täglichen Schrumpfungsraten mit den zugehörigen Tagessummen der Globalstrahlung (G), des Sättigungsdefizits (VPD) und des Niederschlags (NS) der Fichte 593 für den Frühsommer 1996.

	Xylemfluß [kg H₂O·d ⁻¹]	Schrumpfung [mm]	G [W⋅m ⁻²]	VPD [Pa]	NS [mm]
13.06.96	38.0	-0.129	6431	11177	0.0
14.06.96	31.5	-0.124	5983	8932	0.0
15.06.96	26.1	-0.050	6897	10792	0.0
16.06.96	25.2	-0.105	4867	8521	0.0
17.06.96	27.0	-0.107	8789	21182	0.0
18.06.96	37.8	-0.067	6158	17620	0.0
19.06.96	18.1	-0.119	1835	3619	1.0
20.06.96	15.3	-0.050	3347	4750	0.0
21.06.96	23.0	-0.057	6272	9913	0.0
22.06.96	17.6	-0.055	3586	6316	0.0
23.06.96	13.7	-0.041	2105	4250	0.0
24.06.96	10.3	-0.084	1481	3131	1.0
25.06.96	16.8	-0.111	2787	7010	0.0
26.06.96	23.5	-0.091	6218	13079	0.0

3.5.2.3 Beziehungen zwischen den Tagessummen des Xylemflusses und der Witterung

Um den Einfluss der klimatischen Faktoren auf den Saftfluss in den betrachteten Zeiträumen zu verdeutlichen, wurden die Tagessummen des Xylemflusses mit den Tagessummen der Globalstrahlung, des Luftsättigungsdefizits und des Niederschlags in Beziehung gesetzt. Es ergaben sich mit Korrelationskoeffizienten von r = 0.72 für den Frühsommer 1995, r = 0.92für den Spätsommer 1995 und r = 0.77 für den Frühsommer 1996 signifikante Beziehungen zur Globalstrahlung (Abb. 50a). Der Zusammenhang zwischen Saftflusssumme und dem Luftsättigungsdefizit war mit Korrelationskoeffizienten von r = 0.81 für den Frühsommer 1995, r = 0.96 für den Spätsommer 1995 und r = 0.72 für den Frühsommer 1996 hochsignifikant (Abb. 50b). Da es am 19.6. und 20.6.1995 zu Ausfällen der klimatischen Geräte gekommen war, ist anzunehmen, dass sich diese Zusammenhänge für den Frühsommer 1995 noch steigern lassen. Zwischen Saftfluss und Niederschlag ergaben sich vergleichsweise schwache Zusammenhänge, die mit Koeffizienten von r = -0.54 für den Frühsommer 1995, r = -0.56 für den Spätsommer 1995 und r = -0.44 für den Frühsommer 1996 jedoch ebenfalls signifikant waren. Da im Boden zwischen den Dächern stehender Fichten keine Tensiometer installiert waren, konnten die Beziehungen zur Bodensaugspannung nicht näher untersucht werden. Ein Eindruck vom Einfluss der Bodenfeuchte lässt sich aber durch Betrachtung der Matrixpotenziale unter den Dächern gewinnen (Kap. 3.1.2., Abb. 4a-f).



Abb. 50a-b: Zusammenhang zwischen Saftflusssumme und mittlerer Globalstrahlung (a) bzw. mittleren Luftsättigungsdefizit (b) für die drei betrachteten Zeiträume.

3.5.2.4 Xylemflussmessungen an zwei Fichten

Für zwei Wochen im Juni (3.6.-26.6.1996) und eine Woche im Juli (8.7.-16.7.1996) gelang die gleichzeitige Aufzeichnung des Saftflussverlaufs der benachbarten Fichten 593 und 592. In Abbildung 51 ist der Abschnitt im Juli dargestellt, da in dieser Woche auch die radialen Durchmesserschwankungen beider Fichten gemessen wurden. Während der Beginn des morgendlichen Saftflussanstiegs beider Fichten annähernd zum selben Zeitpunkt erfolgte, erreichte die Fichte 593 rund 45 Minuten später als die Fichte 592 ihre maximale Flussgeschwindigkeit (dies gilt auch im Juni). Darüber hinaus dauerte das abendliche Abflachen des Xylemflusses der Fichte 593 bis in die Morgenstunden des nächsten Tages, während die Fichte 592 eine deutlich steilere Abnahme der Saftflussrate aufwies und bereits gegen Mitternacht ein nächtliches Minimum erreichte.



Abb. 51: Gleichzeitige Aufzeichnung des Saftflussverlaufs und der Durchmesserschwankungen der benachbarten Fichten 593 und 592 im Juli 1996.

Zwischen den Tagessummen der Saftflussraten beider Fichten ergaben sich hochsignifikante Zusammenhänge mit einem Koeffizienten von r = 0.97 im Juli (und einem r = 0.80 im Juni). In der Höhe des Saftflusses unterschieden sich die Fichten deutlich voneinander: Während die in ihren Dimensionen stärkere Fichten 593 in den betrachteten Abschnitten maximale Saftflussraten zwischen 1.4 und 3.3 kg H₂O·h⁻¹ aufwies, erreichte die niedrigere und schwächere Fichte 592 mit Raten zwischen 2.4 und 16.0 kg H₂O·h⁻¹ maximale Werte, die vier mal höher waren. Die Fichte 593 verlor vom 13.6.-26.6. bzw. 8.7.-16.7.1996 nur 374 kg bzw. 220 kg H₂O·h⁻¹, während die Fichte 592 im selben Zeitraum 896 kg bzw. 549 kg H₂O·h⁻¹ abgab, dies entspricht einer um den Faktor 2.4 höheren Xylemflussrate. Diese Ergebnisse weisen auf einen Messfehler an einer der beiden Fichten hin. Die radialen Durchmesserschwankungen der Fichte 593 zeigten im Juli starke kurzfristige Schwankungen, die keinen Tagesverlauf erkennen ließen. Dies drückt sich auch in dem schwachen Korrelationskoeffizienten von r = 0.18 zwischen täglicher Saftflusssumme und Schrumpfung aus. Die radialen Durchmesseränderungen der Fichte 592 zeigten im Juli den typisch wellenförmig leicht ansteigenden Verlauf, der klare Tagesminima und -maxima zeigte. Mit einem Korrelationskoeffizienten von r = 0.36 gab es aber auch hier keinen signifikanten Zusammenhang zwischen täglicher Saftflusssumme und täglicher Schrumpfungsrate.

3.5.3 Zusammenfassung der radialen Durchmesserschwankungen und des Saftflusses

• Die tägliche Entwicklung der Durchmesserschwankungen mit Maxima am Morgen und Minima am Abend verlief zwischen den Austrocknungs- und Kontrollfichten parallel und wurde von der Witterung im Kronenraum stärker beeinflusst als von der Bodenfeuchtigkeit.

• Der Anstieg der Durchmesserschwankungen während der Vegetationsperiode beruhte auf Holzzuwachs und verlief bei den Austrocknungsfichten bis 1995 gebremst. 1993 wiesen die Austrocknungsfichten höhere Amplituden der täglichen Schrumpfung und der maximalen Schrumpfung zur Grundlinie des Zuwachses im Vergleich zur Kontrolle auf. 1994 fanden sich aufgrund der kürzeren Trockenphase höhere Amplituden nur im Juni.

 Weder die Wiederbefeuchtung 1993 noch 1994 bewirkte eine Zunahme der Stammradien der Austrocknungsfichten bei gleichzeitig unveränderten Durchmessern der Kontrollbäume. Die Wiederbefeuchtung bewirkte aber eine abgeschwächte Schrumpfung während der warmen und trockenen Witterung zum Beregnungszeitpunkt 1994 im Vergleich zur Kontrolle.

• Der tägliche Verlauf der Durchmesserschwankungen war in drei Stammhöhen gleich. Am Morgen wurden die Maxima in deutlich kürzerem Abstand als die Minima am Abend erreicht. Die Schrumpfungs- und Dehnungsraten der mittleren und oberen Stammsektion lagen eng beieinander, während die Stammbasis deutlich geringere Raten aufwies.

• Der Saftfluss erreichte an strahlungsreichen Tagen am Nachmittag seine maximale Geschwindigkeit und pendelte während der Nacht um ein Minimum. Der Saftflussverlauf folgte mit zeitlicher Verzögerung dem Verlauf der Strahlung und korrespondierte gut mit dem Verlauf des Sättigungsdefizits der Luft.

• Während die Abnahme des Stammdurchmessers mit dem Ansteigen des Xylemflusses begann, variierten die Zeitpunkte des minimalen Radius und der maximaler Saftflussrate in Abhängigkeit von der Witterung, so dass keine enge Beziehung nachgewiesen werden konnte. • Der Tagesverlauf des Xylemflusses von zwei Fichten unterschied sich nicht wesentlich voneinander und wurde von der Witterung bestimmt. Beide Fichten zeigten aber deutliche Unterschiede in der Höhe ihrer Saftflussraten.

4. Diskussion

4.1 Direkte und indirekte Wirkungen von Immissionen und Trockenheit

Seit Beobachtung der großflächig auftretenden "neuartigen Waldschäden" wurden zahlreiche Hypothesen zu den Ursachen entwickelt und untersucht. Als wesentliche Ursachen der Schadsymptome an Fichten gelten einerseits die direkten Wirkungen von Immissionen auf die Assimilationsorgane, zu denen Kombinationswirkungen von Schwefeldioxid, Ozon und Stickoxiden zählen. Sie führen zu Veränderungen des Blattgewebes, zu Beeinträchtigungen Stomataregulierung und zu Nährstoffverlusten durch Auswaschung aus der der Nadeloberfläche (LOVETT et al. 1985, ZÖTTL & HÜTTL 1985, JURAT et al. 1986, KELLER & HASLER 1986, KOCH & MAIER-MAERCKER 1986, HABERLE 1995). Andererseits verursachen die indirekten Wirkungen von Immissionen die Versauerung des Bodens, die zu Kationenauswaschung aus dem Boden und dem Auftreten wurzeltoxischer Aluminiumkonzentrationen führt (HÜTTERMANN 1983, ULRICH & MATZNER 1983, ULRICH 1986). Trockenheit stellt einen weiteren Stressor dar, der ebenfalls direkte Schäden des Photosyntheseapparates bewirken oder zu indirekten Schäden durch im Boden verlangsamt ablaufende Mineralisierung führen kann (ULRICH 1981). Darüber hinaus kann die Wiederbefeuchtung eines ausgetrockneten Bodens durch Uberschussnitrifikation der Mikroorganismen zu einem internen Versauerungsschub des Bodens führen (ULRICH 1981). Die Folgen von Schädigungen durch Immissionen und Trockenheit bei Fichten sind Nährstoffmängel und -ungleichgewichte (u. a. ZECH & POPP 1983, NEBE 1991, WIESNER & HAVRANEK 1993, SOGN & ABRAHAMSEN 1997), Reduktion der Assimilation und Transpiration (u. a. TRANQUILLINI 1963, KÜPPERS et al. 1985, CERMÁK & KUCERA 1987, GROSS & PHAMNGUYEN 1987, OREN et al. 1988, MICHAEL et al. 1989, MENGEL et al. 1990), Nadelverluste und Nadelvergilbungen (u. a. ZECH & POPP 1983, WILD & FORSCHNER 1990, GRUBER et al. 1992), die zu einer Minderung der Vitalität und zu Zuwachseinbußen führen (DONG & KRAMER 1987, FIEDLER 1978).

4.2 Allgemeine Probleme des Dachprojekts

Ziel des Forschungsansatzes der Dachexperimente war die Erfassung der Wirkungen experimenteller Veränderungen wichtiger Umweltbedingungen auf das gesamte Ökosystem.

Das Arbeiten unter Freilandbedingungen bot einerseits den Vorteil, dass typische Probleme der Übertragbarkeit von Gewächshaus- oder Laborergebnissen eingeschränkt werden konnten (BREDEMEIER et al. 1999a und 1999b). Andererseits zogen die beabsichtigten experimentellen Veränderungen in dem komplexen Ökosystem Wald ungewollte Manipulationen nach sich, die zu Artefakten für das Experiment führten. GUNDERSEN et al. (1998) stellen eine Reihe von unbeabsichtigten Änderungen bei Dachexperimenten vor, von denen einige, die diese Arbeit betreffen, näher vorgestellt werden sollen.

Ein kritischer Punkt im Experimentdesign war das Sprinklersystem, welches nicht in der Lage war die zeitliche und räumliche Variabilität natürlichen Regens und unterschiedliche Intensitäten zu reproduzieren. Darüber hinaus erhielten Fichten in unmittelbarer Nähe der Düsen mehr Wasser, so dass es möglicherweise zu Ungleichgewichten in der Wasser- und Nährstoffversorgung kam. Außerdem erhielten Fichten in den Randlagen der Dächer in geringen Mengen Wasser durch seitlichen Eintrag außerhalb der Dächer fallender Niederschläge. Bei kleineren Regenereignissen ging Niederschlag durch Verdunstung von den Dachkonstruktionen und damit auch Elemente verloren, von denen alle Dächer aber in gleichem Maß betroffen waren (XU et al. 1998). Ein weiterer Punkt war die Sammlung, Filterung und Lagerung der Bestandesniederschläge, die den internen Kreislauf von Nährstoffen, welche der Auswaschung aus Nadeln (Kalzium, Kalium, Magnesium) oder feinem Streumaterial (Stickstoff, Phosphor, Magnesium) entstammten, beeinträchtigte. Während die Elementverluste durch Filterung und Sedimentation des feinen organischen Materials für Schwefel, Kalium, Kalzium und Mangan als vernachlässigbar eingestuft wurden, betrugen die Verluste 1992 unter dem Kontrolldach D2 für Phosphor 0.4 kg·ha⁻¹·a⁻¹, für Stickstoff 10 kg·ha⁻¹·a⁻¹ und für Magnesium 0.6 kg·ha⁻¹·a⁻¹. Dies entsprach einem prozentualen Verlust im Vergleich zur Freifläche D0 von 26% (P), 14% (N) und 11% (Mg) (LAMERSDORF & BLANCK 1994). Es wurden aber keine signifikanten Unterschiede in den Nährstoffgehalten, im Gaswechsel und im Wachstum zwischen den Fichten der überdachten Kontrollfläche D2 und der unbedachten Freiflächen D0 und D4 festgestellt, die auf einen Einfluss der Dachkonstruktion oder Sprinkleranlage zurückgeführt werden konnten.

Ein weiteres Problem stellte der zweimalige Wechsel der unbedachten Kontrollflächen dar. Für die 1989 ausgewählte unbedachte Kontrollfläche ergab sich ein signifikanter Unterschied des Brusthöhendurchmessers zu allen Dachflächen, so dass im Frühjahr 1991 die heutige unbedachte Kontrollfläche D0 angelegt werden musste (GROTE 1993). Während zu Beginn der intensiven Versuchsphase noch kein signifikanter Unterschied zwischen der unbedachten Kontrollfläche D0 und dem Kontrolldach D2 gefunden werden konnte, wiesen die Fichten der Fläche D0 ab 1993 einen überdurchschnittlichen Durchmesserzuwachs auf. Zusätzlich war eine weitere Aufnahme von Kontrollflächen nötig, da die Fichten der Fläche D0 nicht mit dem Kran erreichbar waren. Die zwischen den Dächern stehenden Fichten der ausgewählten unbedachten Kontrollfläche D4 zeigten schon 1995 und 1996 einen überdurchschnittlichen Durchmesser- und Höhenzuwachs. Problematisch war auch die unterschiedliche Anzahl Fichten der Versuchsvarianten, die sich vor allem bei Betrachtung der Grundfläche bemerkbar machte. Die unterschiedliche Bestandesdichte der Versuchsflächen bedeutete, dass die Konkurrenzverhältnisse zwischen den Flächen nicht identisch die waren und ertragskundlichen Parameter beeinflusst wurden (KRAMER 1988).

Grundsätzlicher ist das Problem, dass die oberirdischen Blattorgane aller Fichten oberhalb der Bedachung dem direkten Einwirken von Schadstoffen, wie Stickoxiden, Schwefeldioxid und Ozon, weiterhin ausgesetzt waren (TAYLOR et al. 1988), so dass die Reaktionen der indirekt über den Boden wirkenden Manipulationen nicht klar beurteilt werden konnten. Für die Fichten der Fläche D1, deren Schadstoffeintrag mit dem Niederschlag reduziert worden waren, bedeutet dies, dass Effekte der Entsauerung abgeschwächt und überlagert werden konnten, während bei den Austrocknungsfichten Effekte der Trockenheit bzw. der Wiederbefeuchtung verstärkt werden konnten. Probleme, die nur einzelne Dachflächen betrafen und eine Beantwortung der gestellten Fragen erschwerte, traten in erster Linie bei der Versorgung der Bäume mit Nährstoffen auf (z. B. der Düngungseffekt unter Dach D1 und die Ausbringung von Tanksedimenten unter Dach D3) und werden im Kapitel 4.4. Nadel-Elementanalysen beschrieben. Insgesamt ist den Ergebnissen des Dachexperiments große Aussagekraft beizumessen, da es erstmals gelang die in der Einleitung vorgestellten Hypothesen unter Freilandbedingungen zu testen (BREDEMEIER et al. 1999b).

4.3 Wachstumsreaktionen

Das <u>monatliche Durchmesserwachstum</u> wies 1993 und 1996 einen zweigipfeligen Verlauf auf, dessen erster Schub durch die ansteigenden Temperaturen zu Beginn der Vegetationsperiode ausgelöst wurde und dessen zweite Spitze im Juli mit dem Auftreten von Niederschlägen erklärt werden kann. Dementsprechend reagierten die Austrocknungsfichten, die im Juli 1993 keine Niederschläge erhalten hatten, als einzige Variante auch nicht mit einem zweiten Wachstumsschub. Auch KERN und MOLL (1960) fanden zweigipfelige Wachstumsverläufe und erklärten das Auftreten des ersten Maximums mit einem endogen bestimmten Rhythmus und das zweite Maximum mit den Feuchteverhältnissen. Bei den genannten Autoren trat das zweite Maximum allerdings im Herbst auf. Einen Durchmesseranstieg nach Wiederbefeuchtung zeigten die Austrocknungsfichten im Herbst 1993, nicht aber im Juli 1994. Auch FRANZ et al. (1990) fanden bei geschädigten Fichten einen zweigipfeligen Wachstumsverlauf mit einem zweiten Maximum im Herbst, das deutlich stärker als bei ungeschädigten Fichten ausfiel, brachten es aber nicht mit den Feuchteverhältnissen in Verbindung. Da allerdings auch die Kontrolldachfichten im Herbst 1993 einen Anstieg des Durchmessers aufwiesen und 1994 eine Reaktion vollständig ausblieb, ist die Zunahme vermutlich auf Rindenquellung des stark ausgetrockneten Gewebes zurückzuführen. Dafür sprechen auch die im Herbst der anderen Jahre gefundenen Peaks, die ebenso wie die im Vorfrühling auftretenden Peaks auf Rindenquellung durch Schmelzwasser, Niederschlag und hohe Luftfeuchtigkeit zurückzuführen waren (FRANZ et al. 1990, SPELSBERG 1992, LÖVDAHL & ODIN 1992).

Die Höhe und der Rhythmus des jährlichen Durchmesserwachstums wurde durch warme Temperaturen im April und Mai bei ausreichender Feuchtigkeit, welche die Voraussetzung für einen zeitigen Wachstumsbeginn sind, bestimmt. Auch MÜNCH et al. (1990), FIEDLER (1991) und MÄKINEN et al. (2001) konnten den Einfluss hoher Spätwinter- und Frühjahrstemperaturen bei ausreichendem Feuchtigkeitsangebot für überdurchschnittliches Dickenwachstum von Fichten verantwortlich machen. Letztgenannte Autoren zeigten darüber hinaus, dass hohe Temperaturen im Sommer zu einem Abfall des Durchmesserwachstums im folgenden Sommer führen können.

Der <u>Höhenzuwachs</u> aller Fichten sank von 1988 bis 1992 und zeigte dann einen Aufwärtstrend bis der ursprüngliche Zustand 1996 wieder erreicht war. Nach GRUBER (1992) wird das Höhenwachstum von den herrschenden klimatischen Verhältnissen während der Triebstreckung von Mai bis Juli desselben Jahres und von den Bedingungen während der Bildung des Embryonaltriebes von Juli bis Oktober des Vorjahres bestimmt. Auch KOZLOWSKI et al. (1973), KLEIN (1980), GROSS & PHAM-NGUYEN (1987) und MICHEAL et al. (1989) weisen auf den Einfluss der Witterung des Vorjahres auf den Höhenzuwachs hin. Die Wuchsentwicklung von 1988 bis 1996 konnte allerdings nicht befriedigend mit den klimatischen Faktoren desselben Jahres oder des Vorjahres erklärt werden. Verantwortlich dafür könnte einerseits die geringe Anzahl von nur acht untersuchten Jahren sein. Andererseits beeinflussen auch endogene Steuerungsmechanismen wie Wachstumshormone (RAVEN et al. 1988), Fruktifikation (DOHRENBUSCH et al. 1999) und Insektenbefall (BEKER 1998) den Höhenzuwachs. Ein hochsignifikanter Zusammenhang fand sich tatsächlich zwischen der hohen Fruktifikationsintensität 1992 und dem verringerten Höhenzuwachs desselben und des Folgejahres. Ob auch Störungen durch die Errichtung der Dachkonstruktionen eine Rolle spielten ist nicht auszuschließen, die Abnahme des Höhenzuwachses begann aber bereits vor Errichtung der Dächer.

Die Entsauerungsfichten überstiegen von 1993 bis 1996 zwar mit rund 0.3 mm den jährlichen Durchmesserzuwachs der Kontrolldachfichten, signifikant gesteigert war der höhere Zuwachs aber nur im Vergleich zu den Austrocknungsfichten. Die Differenz der kumulierten Durchmesserzuwachswerte zwischen den Fichten der Fläche D1 und D2 stieg in diesem Zeitraum allerdings signifikant von 1.3 auf 2.0 mm an. Der jährliche Höhenzuwachs war in keinem Jahr erhöht. Da zuwachsmindernde Effekte saurer Einträge prinzipiell belegt sind (RÖHLE 1987, OREN et al. 1988, HUBER 1987, KANDLER et al. 1987, GEROLD 1990, TVEITE et al. 1994b), müsste im Umkehrschluss die Entsauerung und Düngung unter Dach D1 langfristig zu einer Steigerung des Zuwachses führen. Zahlreiche Untersuchungen bestätigen, dass eine verbesserte Versorgung mit Nährstoffen positive Auswirkungen auf die Zuwachsleistung des Durchmessers und der Höhe haben kann (ROSENGREN-BRINCK & NIHLGARD 1995, NILSSON & WIKLUND 1992, SPIEKER et al. 1992, NILSSON & HÜTTL 1997). Eine Erklärung für die bis 1996 ausgebliebene, statistisch nachweisbare Zuwachssteigerung bieten die weiterhin auf die Krone einwirkenden Schadstoffe (TAYLOR et al. 1988). Wahrscheinlicher ist allerdings, dass sich die Entsauerung der Niederschläge im Kronenraum erst mit zeitlicher Verzögerung auf den Zuwachs des Durchmessers und der Höhe auswirkt. Dies bestätigten auch die fortlaufenden Untersuchungen während der extensiven Versuchsphase (JAEHNE 2000).

Die <u>Austrocknungsfichten</u> wiesen von 1993 bis 1996 mit durchschnittlich 0.6 mm zwar einen geringeren jährlichen Durchmesserzuwachs im Vergleich zu den Kontrolldachfichten auf, der jedoch nicht signifikant vermindert war. 1993 und 1994 reagierten die Fichten der Fläche D3 auf die Austrocknung deutlich mit signifikant um 50% vermindertem Längenwachstum der Terminaltriebe im Vergleich zu allen anderen Flächen. Negative Wirkungen von Trockenheit

auf den Durchmesser- und Höhenzuwachs wurden von zahlreichen Autoren beschrieben (KERN & MOLL 1960, RHEINHEIMER 1961, FIEDLER 1978, GROSS & PHAM-NGUYEN 1987, MICHAEL et al. 1989, GRUBER et al. 1992, TVEITE et al. 1994b). NILSEN (1994) konnte darüber hinaus die größte Abnahme des Durchmesser- und Höhenzuwachses nach Austrocknung bei stickstoffgedüngten Fichten beobachten. Signifikant vermindertes Längenwachstum der Seitentriebe von Fichten nach Trockenheit im Vorjahr fanden auch GRUBER et al. (1992). Eine Verminderung des Zuwachses aufgrund eines Überschussnitrifikation Versauerungsschubs durch nach Wiederbefeuchtung des ausgetrockneten Bodens kann ausgeschlossen werden, da ein solcher Schub nicht nachgewiesen wurde (BLANCK et al. 1995, LAMERSDORF et al. 1999). Die deutliche Zunahme des Höhenzuwachses 1995 kann als positive Reaktion auf die im Juli 1994 erfolgte Wiederbefeuchtung, d. h. auf die verbesserten Feuchtebedingungen des Bodens, interpretiert werden. Nach KOZLOWSKI et al. (1973) und GRUBER (1992) werden die Knospen und damit die Nadelanlagenzahl für das folgende Jahr bereits im Juli bis Oktober des Vorjahres angelegt. 1996 hatte sich der Höhenzuwachs im Gegensatz zum Durchmesserzuwachs durch die Bewässerung in Trockenzeiten so gut erholt, dass kein Unterschied zu den Fichten der Fläche D2 mehr vorhanden war. Auch BEIER et al. (1995) fanden eine gesteigerte Zuwachsleistung bei Fichten nach Bewässerung eines überdachten Bestandes.

Nach dem Mastjahr 1992 ging der Zapfenbehang stark zurück, signifikante Unterschiede zwischen den Flächen konnten aber in keinem Jahr gefunden werden. Ende 1996 hatten die Fichten der Fläche D3 mit 180 Zapfen pro Baum die meisten Fruchtstände gebildet, während unter den Fichten der Fläche D2 mit 141 Zapfen pro Baum die meisten Fruchtstände herabgefallen waren. Unterschiede zwischen den in der Krone und am Boden ermittelten Zapfenzahlen beruhen auf der schwierigen Trennung in alte und neue Fruchtstände bei der Zählung im Kronenraum und der Tatsache, dass Zapfen mehrere Jahre hängen können, bevor sie fallen. Die Blüte und Fruktifikation wird von zahlreichen, sich gegenseitig beeinflussenden, Faktoren bestimmt, wobei der physiologische Zustand der Fichten, der Zeitpunkt und die Intensität von Feucht- und Trockenperioden desselben und auch des Vorjahres sowie die dann herrschenden Temperaturen eine Rolle spielen. Zusammenfassende Darstellungen finden sich bei KRAMER & KOZLOWSKI (1979), KOZLOWSKI (1982) und PHILIPSON (1987). Die Auswirkungen der Entsauerung bzw. Austrocknung auf die Fruktifikation sind daher schwierig zu beurteilen. Schon RHEINHEIMER (1961) und SMITH & GREENWOOD (1997) berichteten von verstärkter Fruktifikation nach Trockenheit und

auch positive Auswirkungen einer verbesserten Nährstoffversorgung auf die Fruktifikationsintensität sind denkbar.

Die Abhängigkeit des Streufalls von der Witterung ist nicht einfach zu deuten, da verschiedene Klimafaktoren zusammenwirken können und auch Einflüsse der Vorjahre eine Rolle spielen (GRUBER 1990). Der starke Nadelfall im Frühling hängt mit dem Temperaturanstieg und der im Vergleich zum Winter erhöhten Verdunstungsrate zusammen und dient der Entfernung überschüssigen Laubs (GESSEL & TURNER 1976, GRUBER 1990). Die Zunahme im Herbst beruht auf der passiven Ablösung der über den Sommer vertrockneten und am Zweig verbliebenen Nadeln durch aufkommende Stürme und starke Regenfälle, während die niedrigen Temperaturen und hohen Luftfeuchtigkeiten im Winter die Abtrennung der Nadeln verzögern (GESSEL & TURNER 1976, GRUBER 1990). Der erhöhte Streufall unter allen Flächen im Sommer 1994 ist eine Folge der warmen Witterung und Bodentrockenheit, da nach GRUBER (1990) Nadeln ineffektiver Zweige schlechter um Wasser konkurrieren können und abfallen. THORWEST (1994) interpretierte einen erhöhten sommerlichen Streufall unter geschädigten Fichten als Reaktion auf verstärkten Wasserstress. Bemerkenswert ist, dass die geschädigten Fichten der Austrocknungsfläche in diesem Sommer keinen höheren Streufall als die anderen Flächen aufwiesen. Entweder war bereits ein großer Teil ineffektiver Nadelmasse abgelöst oder die im Juli einsetzende Wiederbefeuchtung wirkte dem Abtrennungsprozess entgegen. Im Kernzeitraum der Austrocknung von 1992 bis 1994 wurde der höchste Streufall unter dem Dach D1 und der geringste Streufall unter dem Dach D3 gemessen, bei Betrachtung der kumulierten Werte war der Streu zeigten die Austrocknungsfichten ab 1995 sogar einen signifikant verminderten Streufall im Vergleich zu den anderen Flächen. Während der hohe Streufall unter dem Dach D1 nach KRAMER (1988) mit der starken Konkurrenz um Raum und Licht aufgrund der hohen Bestandesdichte erklärt werden kann, ist der niedrige Streufall unter dem Dach D3 möglicherweise mit der optimalen Bewässerung in Trockenzeiten ab 1995 zu erklären. NILSSON & WIKLUND (1992) konnten in diesem Zusammenhang eine Zunahme der Nadelmasse nach Bewässerung eines Fichtenbestandes beobachten. Untersuchungen von PEDERSEN et al. (1999) zeigten außerdem, dass Fichten nicht nur große Unterschiede der Streufallmengen zwischen einzelnen Jahren aufweisen können, sondern auf Trockenheit und Insektenbefall auch mit sich über mehre Jahre erstreckenden Nadelverlusten reagieren können. Bei Berücksichtigung der Anzahl Fichten pro Dach ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Flächen.

Die optische Erscheinung der Kronen der Entsauerungs-, Kontrolldachund Austrocknungsfichten hat sich von 1992 bis 1996 um die Wertziffern 2.4, 1.4 und 0.7 verbessert. Während bei den Entsauerungsfichten der Rückgang der Nadelvergilbungen im Vergleich zu den Fichten der Fläche D2 in keinem Jahr signifikant war, waren die Nadelvergilbungen der Austrocknungsfichten 1994 signifikant erhöht, nahmen dann aber ebenfalls ab. Da Magnesiummangel als Hauptverursacher der Nadelvergilbung gilt (REHFUESS 1981, ZECH & POPP 1983, ZÖTTL & HÜTTL 1985, ROBERTS et al. 1989), ist die Abnahme der chlorotischen Erscheinungen auf den Anstieg der Magnesiumgehalte in den Nadeln zurückzuführen. Auch KAUPENJOHANN et al. (1987), BEYSCHLAG et al. (1987) und SCHAAF et al. (1995) konnten an geschädigten Fichten nach einer Magnesium-Düngung einen raschen Rückgang der Vergilbungssymptome beobachten. Da es unter den Flächen D1 und D3 zu einer überdurchschnittlichen Ausbringung von Magnesium kam (siehe Kap. 3.3.1.5.), ist es nicht möglich die Auswirkungen der Entsauerung bzw. Austrocknung -Wiederbefeuchtung genauer zu beurteilen. Auf die Austrocknung reagierten die Fichten der Fläche D3 1994 mit signifikant erhöhten Nadelverlusten im Vergleich zu den Fichten des Kontrolldaches. Eine Zunahme der Nadelverluste nach künstlich induzierter Trockenheit fanden auch BEIER et al. (1995). Neben forstlichen Anbaumethoden und biotischen Faktoren hatten bereits TRANQUILLINI (1963), REHFUESS (1981) und GROSS & PHAM-NGUYEN (1987) klimatische Einflüsse wie Trockenheit für einen verstärkten Nadelabwurf verantwortlich gemacht. Sowohl bei den Entsauerungsfichten als auch bei den Austrocknungsfichten war über den untersuchten Zeitraum ein Rückgang der Nadelverluste zu beobachten. GÄRTNER et al. (1990) fanden auf stark versauerten Standorten einen steigenden Mangangehalt in den Nadeln und konnten einen direkten Zusammenhang zu den Nadelverlusten nachweisen. In den untersuchten Fichten stiegen die Mangangehalte der Nadeln tatsächlich an, während die Nadelverluste abnahmen.

Die sich widersprechenden Ergebnisse der Streufalluntersuchungen und der optischen Einschätzung der Nadelverluste bei den Fichten des Austrocknungsdaches können mit subjektiven Beurteilungsfehlern der gutachterlichen Methode und/oder mit der Verteilung der Verluste innerhalb des Kronenraumes erklärt werden. Während bei der Beurteilung der Nadelverluste aus der Personengondel nur ein kleiner Teil der Lichtkrone besichtigt werden konnte, stammten die tatsächlich am Boden gefundenen Nadelverluste aus dem gesamten Kronenraum. Nach KOCH (1979) schreitet die Kronenverlichtung von innen nach außen und von oben nach unten fort, so dass die Austrocknungsfichten überdurchschnittlich viele Nadeln in der Lichtkrone verloren haben könnten, während bei den Fichten der Flächen D1 und D2 die Verluste möglicherweise eher in der Schattenkrone auftraten. Auf Kronenphotos wirkten die Austrocknungsfichten im oberen Teil tatsächlich schütterer als die Kronen der Entsauerungs- und Kontrolldachfichten.

4.4 Nadelelementanalysen

Die in den Nadeln der Sollingfichten gemessenen Konzentrationen der Makronährstoffe ließen sich mit Ausnahme von Magnesium gut in das von RAVEN et al. (1988) für die meisten Pflanzen und Pflanzenteile erstellte Konzentrationsgefälle der Elemente einordnen: Stickstoff > Kalium > Kalzium > Phosphor > Magnesium > Schwefel. Eine Beurteilung der Versorgung mit Nährstoffen des Versuchsbestandes anhand von Grenzwerten nach VAN DEN BURG (1985), WEIHS (1993) und des BMELF (1996) wurde bereits im Ergebnisteil vorgenommen. Im wesentlichen entsprach die Entwicklung und der Ernährungszustand des Dachbestandes Ende 1996 der von BÜTTNER (1997) für die niedersächsischen Fichten im gleichen Jahr beschriebenen Situation einer schwachen Stickstoff-, Phosphor- und Magnesiumversorgung, wobei vorhandene Standortunterschiede unberücksichtigt blieben. An dieser Stelle soll nur noch auf Besonderheiten eingegangen werden, die in Verbindung mit dem Nadelalter ergeben und bei der Beurteilung der Ernährung berücksichtigt werden müssen. Die Elemente Stickstoff, Phosphor, Kalium, Magnesium und Zink wiesen in den jüngeren Nadeln höhere Konzentrationen auf, während die Elemente Kalzium, Mangan und Eisen höhere Gehalte in den älteren Nadeln zeigten. Die Elemente der zuerst genannten Gruppe werden nach Reduzierung der stoffwechselphysiologisch aktiven Proteine und Proteide in bestimmten Anteilen aus alternden Nadeln abgezogen und zu stoffwechselintensiven Stellen transportiert. Diese Ergebnisse decken sich mit zahlreichen Untersuchungen anderer Autoren (KNABE & COUSEN 1988, BÄUMLER et al. 1995, WYTTENBACH et al. 1995, DOHRENBUSCH & JAEHNE 1998). Gleichzeitig werden die alternden Nadeln als Deponie für schwer bewegliche oder im Überschuss vorhandene Nährstoffe wie Kalzium, Eisen und Mangan benutzt (REEMTSMA 1986). Bei der Anreicherung von Mangan spielte möglicherweise nicht der physiologische Bedarf, sondern die Verlagerung des Elements mit dem Transpirationsstrom in die Nadeln im Zuge der Luftverunreinigungen eine Rolle. In Untersuchungen von SEUFERT & ARNDT (1989) traten erhöhte Mangangehalte in Nadeln und durch erhöhte Auswaschung auch im Bestandesniederschlag nur bei Begasung mit im Freiland verbreitet auftretenden Schwefeldioxidkonzentrationen auf. Auch die schädigenden Elemente Aluminium und Schwefel sowie das Schwermetall Blei werden in alternden Nadeln abgelagert und wiesen in den einjährigen Nadeln tatsächlich erhöhte Konzentrationen auf (GULDER & KÖLBEL 1993). Die Untersuchung der Beziehungen zwischen den Elementgehalten der Kronentraufe und der Nadeln ergab, dass sich Änderungen im Boden erst mit zeitlicher Verzögerung von einem bis zu zwei Jahren im Kronenraum der Fichten widerspiegeln. Neben der Verfügbarkeit von Nährstoffen in der Bodenlösung und dem physiologischen Bedarf der Pflanzen beeinflussen auch die Bodenfeuchteverhältnisse die Nährstoffaufnahme (RAVEN et al. 1988). Dementsprechend zieht eine verminderte Wasseraufnahme eine verringerte Stoffaufnahme nach sich und umgekehrt (WEHRMANN 1961). In den Jahren 1994 und 1996, die im Vergleich zu 1993 und 1995 trockener waren, wiesen die Stickstoff-, Phosphor und Schwefelgehalte der Nadeln tatsächlich geringere Konzentrationen auf, während bei den anderen Elementen die Entwicklung nicht mit den Feuchteverhältnissen in Zusammenhang zu stehen schien. Insgesamt konnte kein Zusammenhang zu den Witterungsverhältnissen gefunden werden.

Infolge der reduzierten Stickstoffdeposition unter Dach D1 nahmen die Stickstoffgehalte in den Nadeln der Entsauerungsfichten von 1992 bis 1996 um ca. 20% ab. Da die Stickstoffgehalte in den Nadeln der Kontrolldachfichten ebenfalls sanken, war der Unterschied zwischen den beiden Flächen in den dies- und einjährigen Nadeln erst ab 1994 bzw. 1995 statistisch nachweisbar. Die Reduktion des Elements Stickstoff, welches als limitierender Faktor für das Wachstum gilt, führte nicht zu einer Abnahme der Zuwachsleistung. ROSENGREN-BRINCK & NIHLGARD (1995) und SEITH et al. (1996) konnten zeigen, dass erhöhte Stickstoff-Konzentrationen zu einer Behinderung der Aufnahme anderer Nährstoffe führen können und die Toleranz von Fichten gegenüber bodenbedingten Stressfaktoren wie Nährstoffdefiziten abnimmt. Die gleichbleibende bzw. sich steigernde Zuwachsleistung bei gleichzeitiger Reduktion von Stickstoff spricht also für eine Wiederherstellung der Nährstoffbalance bei Entsauerungsfichten. den Trotz der Entschwefelung sanken die Gehalte von Schwefel in den Nadeln der Entsauerungsfichten nur Rückgang könnte darauf beruhen, wenig. Der geringe dass Schwefel durch Interzeptionsprozesse im Kronenraum aufgenommen wird und hier die Schadkonzentrationen nicht künstlich reduziert werden konnten (JURAT 1986, TAYLOR et al. 1988, SCHULZE 1989). Darüber hinaus kam es zu einer geringeren relativen Herabsetzung des Schwefeleintrags aufgrund sinkender Immissionen als geplant (MEESENBURG et al. 1995), so dass ein Rückgang in den Nadeln bei einer stärkeren Reduktion möglicherweise besser erkennbar gewesen wäre. Ab 1994 konnten signifikant erhöhte Kalzium-, Magnesium- und Mangankonzentrationen sowie signifikant reduzierte Kaliumgehalte in den Nadeln der Entsauerungsfichten im Vergleich zu den Kontrolldachfichten festgestellt werden. Bei der Beurteilung dieser Veränderungen muss berücksichtigt werden, dass es gleichzeitig zu einer Entsauerung der Niederschläge und zu einem Düngungseffekt kam (BREDEMEIER et al. 1998a). Durch die starke Verringerung der natürlichen ambienten Deposition von Kalzium, Magnesium und Mangan im letzten Jahrzehnt (MEESENBURG 1995), die bei der Freifläche D0 auch gemessen wurde, kam es zu einer höheren relativen Steigerung der Einträge dieser Elemente auf der Entsauerungsfläche. Eine Anpassung an die aktuellen Depositionsraten fand erst 1994 statt (BREDEMEIER et al. 1999a). Berücksichtigt man die zeitliche Verzögerung mit der sich eine Änderung der Eintragsraten mit der Kronentraufe in den Elementkonzentrationen der Nadeln widerspiegelt, kann für den Zeitraum der intensiven Versuchsphase eine Aussage über die Auswirkungen der Entsauerung in den Nadeln, die einen Düngungseffekt ausschließt, nicht getroffen werden. Der beobachtete Rückgang der Kaliumgehalte in den Nadeln der Entsauerungsfichten ist auf eine ungeplante Reduktion von Kalium aufgrund eines Fehlers in der Dosieranlage zurückzuführen. Dass ein "Nachfahren" der natürlichen Bedingungen nach De-Ionisierung nicht immer gelang (mündl. Mitteilung LAMERSDORF), zeigte auch die unter dem Entsauerungsdach zu beobachtende Verringerung der Aluminium- und Eisenkonzentrationen in der Kronentraufe, die aber nicht zu signifikanten Unterschieden der Elementkonzentrationen in den Nadeln der Flächen D1 führten. Unabhängig davon, ob die beobachteten Veränderungen und D2 der Nadelelementgehalte auf die Entsauerung und/oder Düngung zurückzuführen sind, hat die Reduktion der Stickstoff-, Schwefel und Protoneneinträge und die Erhöhung der Kalzium-, Magnesium- und Manganeinträge zu einer ausgeglichenen Nährelementverteilung in den Nadeln der Entsauerungsfichten geführt. Betrug das Verhältnis von Magnesium zu Stickstoff 1992 in den dies- bzw. einjährigen Nadeln der Fichten der Fläche D1 noch 0.030 bzw.0.023, so hatte sich der Quotient 1996 auf 0.061 bzw. 0.046 gesteigert. Der Quotient der Kontrolldachfichten hatte sich von 1992 bis 1996 in den dies- bzw. einjährigen Nadeln mit 0.027 bzw. 0.018 zu 0.035 bzw. 0.024 dagegen nur gering verändert. Schon REHFUESS et al. (1983) und SCHULZE (1989) machten die Luftschadstoffe Schwefeldioxid und Stickoxide für das gestörte Verhältnis von Kalzium und Magnesium zu Stickstoff verantwortlich. Das Düngung mit Nährstoffen in optimaler Konzentration zueinander zu einem Anstieg der

Nährstoffgehalte und einer Verbesserung der Nährstoffbalance führen kann, fanden u. a. NEBE (1991), HÜTTL et al. (1990), TVEITE et al. (1994a), NILSSON et al. (1995) und ROSENGREN-BRINCK & NIHLGARD (1995).

Das Experiment unter Dach 3 teilte sich in eine Austrocknungs- und eine Erholungsphase, von denen jeweils zwei Jahre untersucht wurden. In den Nadeln der Austrocknungsfichten fanden sich zwar immer wieder signifikante Unterschiede einzelner Elementgehalte zu den Nadeln der Kontrolldachfichten, ein anhaltender Trend entwickelte sich aber bei keinem Element. 1993 wurden in den Nadeln der ausgetrockneten Fichten reduzierte Gehalte von Stickstoff, Kalium und Schwefel sowie signifikant verringerte Konzentrationen von Phosphor, Kalzium, Magnesium und Mangan im Vergleich zur Fläche D2 gefunden. Bei der Beurteilung dieser Veränderungen muss berücksichtigt werden, dass es zu Experimentbeginn unter dem Dach D3 zu Wasserverlusten durch Überläufe von den Dächern nach starkem Regen kam. Besonders hoch waren die Wasserverluste im regenreichen Jahr 1993, in dem eine 6-monatige Trockenperiode simuliert wurde und es zu einer vollständigen Ausschöpfung der Lagerkapazität in den Tanks kam und zwangsläufig Wasser verloren ging. Die damit verbundenen Elementverluste spiegelten sich in dem beschriebenen signifikanten Rückgang zahlreicher Nährstoffe in den Nadeln wider, so dass ein Austrocknungseffekt überlagert worden sein könnte. Ein besonderes Problem stellten die angesprochenen Verluste des feinen organischen Streumaterials unter dem Austrocknungsdach dar. Da die Simulation der Trockenperioden eine lange Zwischenlagerung von Wasser in den Tanks nötig machte, konnten auch feinste Partikel am Boden der Tanks sedimentieren, so dass die Elementverluste unter dem Austrocknungsdach höher als unter den anderen Dächern waren. Während die Verluste für Schwefel, Kalium, Kalzium und Mangan vernachlässigbar waren, betrugen die geschätzten Elementverluste 1992 unter dem Dach D3 für Phosphor 0.8 kg·ha⁻¹·a⁻¹, für Stickstoff 14 kg·ha⁻¹·a⁻¹ und für Magnesium 0.9 kg·ha⁻¹·a⁻¹, was einem prozentualen Verlust von 48% (P), 21% (N) und 17% (Mg) im Vergleich zur Freifläche D0 entsprach (LAMERSDORF & BLANCK 1994). Die signifikante Reduktion der Phosphorgehalte in den Nadeln der Austrocknungsfichten, die während der intensiven Versuchsphase 1993 und 1994 beobachtet wurden, ist unter dem Aspekt hoher Phosphorverluste durch Sedimentation organischen Feinmaterials vermutlich nicht auf die Austrocknung zurückzuführen. Die in diesen Jahren im Vergleich zu den Fichten der Fläche D2 signifikant reduzierten Mangankonzentrationen in beiden Nadeljahrgängen stellen allerdings ebenso eine direkte Reaktion auf die Trockenheit dar, wie die 1994 und 1995 signifikant erhöhten

Aluminiumgehalte in den einjährigen Nadeln. Dass Wassermangel prinzipiell zu indirekten Schäden durch Nährstoffmangel führen kann, zeigte bereits WEHRMANN (1961). Er fand reduzierte Stickstoff-, Phosphor-, Kalium- und Kalziumgehalte in Nadeln nach Trockenstress. Auch NILSEN (1994) und MAKKONEN-SPIECKER (1995) beobachteten einen Rückgang der Elementkonzentrationen (vor allem von Magnesium) in Nadeln während Trockenphasen. Das Ausbringen der Tanksedimente nach der letzten Trockenperiode führte zu einem signifikanten Anstieg der Elementkonzentrationen von Kalzium und Magnesium in den Nadeln der Austrocknungsfichten. Da der Verlust von Magnesium unter dem Dach D3 mit 17% im Vergleich zur Freifläche D0 besonders hoch gewesen war (LAMERSDORF & BLANCK 1994), trat die Steigerung im Magnesiumgehalt besonders deutlich hervor. Bei Mangan war dieser Anstieg zwar zu beobachten, jedoch nicht so ausgeprägt, da die Gehalte während der intensiven Versuchsphase 1993 und 1994 ausgesprochen niedrig gewesen waren. Der Anstieg dieser Elemente erfolgte in der zeitlichen Reihenfolge Magnesium >> Kalzium >> Mangan und könnte eine Folge des unterschiedlichen Transportverhaltens sein, da Magnesium mit drei Elektronenschalen kleiner als Kalzium und Mangan mit je vier Außenschalen ist. Die Anreicherung von Kalzium, Magnesium und Mangan führte zu einem verbesserten Verhältnis dieser Elemente zu Stickstoff und zeigte die rasche Erholungsfähigkeit von Fichten nach Trockenstress. Zahlreiche Autoren beobachteten einen Anstieg der Nährstoffgehalte in Nadeln nach Zugabe verschiedener Elemente (BEYSCHLAG et al. 1987, KAUPENJOHANN et al. 1987, HÜTTL et al. 1990, MAKKONEN-SPIECKER 1995, SCHAAF et al. 1995).

4.5 Gaswechsel- und Potenzialmessungen

Der Gaswechsel wird von einer Vielzahl klimatischer und pflanzeninterner Faktoren bestimmt. Der Einfluss der klimatischen Größen Strahlung, Temperatur, Luftfeuchtigkeit und CO₂-Konzentration der Luft wurde von zahlreichen Autoren untersucht (u. a. MILLER 1959, PISEK & WINKLER 1959, TRANQUILLINI 1963, KÜNSTLE & MITSCHERLICH 1975, SCHULZE et al. 1977a, FUCHS et al. 1977, ELLENBERG et al. 1986, SCHMIDT-VOGT 1986, THORWEST 1994, VON WILLERT 1995). In der vorliegenden Arbeit wurde der wechselnde Einfluss der drei zuerst genannten Größen durch konstante Bedingungen in der Messküvette nahezu ausgeschaltet, während der Einfluss variierender CO₂-Konzentration im Verlauf eines Tages als vernachlässigbar gering zu betrachten ist (KÜNSTLE &

MITSCHERLICH 1975, TENHUNEN et al. 1980a). Von den pflanzenintern wirkenden Faktoren sind der Entwicklungszustand sowie die Wasser- und Nährstoffversorgung wichtige Einflussgrößen (u. a. TRANQUILLINI 1963, CLINE & CAMPELL 1976, GROSS & PHAM-NGUYEN 1987, KÜPPERS 1988, LANGE et al. 1989, TRANQUILLINI 1992, WIESNER & HAVRANEK 1993. VON WILLERT 1995). Die Methode Gaswechselmessungen unter konstanten klimatischen Bedingungen durchzuführen, erlaubte nacheinander mehrere Zweige zu untersuchen und sie als parallele Messungen zu betrachten. Nach LANGE et al. (1985) ist die angewandte Vorgehensweise der Ermittlung der maximalen Photosynthesekapazität zur großflächigen Erhebung des Schädigungszustandes ganzer Bestände geeignet.

Die Schwankungen im saisonalen Verlauf des Netto-CO₂-Austausches und der Transpiration konnten nicht von den Witterungsbedingungen bestimmt worden sein, da diese an jedem Messtermin in der Küvette konstant gehalten worden waren. Eigene Beobachtungen zeigten aber, dass sich die Witterungsbedingungen, die unmittelbar vor der Messung geherrscht hatten, auf die Höhe der Gaswechselraten des betreffenden Zweiges auswirkten. Auch WOODMAN (1971) erklärte die starke saisonale und diurnale Variation des Gaswechsels durch den Einfluss gegenwärtiger und vergangener Umgebungsbedingungen. Eine indirekte Reaktion der Fichten auf die extern herrschenden Klimabedingungen lässt sich auch aus dem weitgehend parallelen Verlauf der Transpiration aller Fichten nach der Wiederbefeuchtung 1994 ableiten, der auf die herrschende Witterung zurückgeführt werden konnte. Auch GROTE (1993) konnte den Einfluss extern herrschender Witterung auf den Gaswechsel trotz konstanter Bedingungen in der Messküvette des Porometers beobachten. Eine Überprüfung der Beziehung des Gaswechsels zu den Witterungsbedingungen konnte nicht alle Schwankungen im saisonalen Verlauf der Gaswechselraten aufklären. Allerdings kann der Gasaustausch von Zweigen, vor allem aus den unteren Kronenbereichen, auch aufgrund der schnell wechselnden Strahlungsbedingungen durch gegenseitige Beschattung im Verlauf eines Tages stark schwanken (THORWEST 1994). Auch SCHULZE et al. (1977a) machten die große Variabilität der Umgebungsbedingungen in Zweignähe für starke Schwankungen des Gaswechsels verantwortlich. Den diurnalen und saisonalen Verlauf des Gaswechsels von Fichten in Abhängigkeit von der Strahlung, der Temperatur und dem Luftsättigungsdefizit beschreiben detailliert SCHULZE et al. (1977a), WERK et al. (1988), ZIMMER-RINDERLE & LICHTENTHALER (1992), ZIMMERMANN et al. (1988) sowie THORWEST (1994).

Da der Gasaustausch in der Lichtkrone der einzelnen Fichten während der Vegetationsperiode um einen konstanten Wert pendelte und im Vergleich zweier Jahre eine hohe Kontinuität zeigte, schien es gerechtfertigt eine mittlere Netto-CO₂- bzw. H₂O-Austauschrate zu bilden und von einem charakteristischen Leistungsniveau zu sprechen. Für den unteren Kronenbereich, der mitunter sehr starke Schwankungen zeigte, gilt dies aber nur eingeschränkt. Die 1994 und 1995 über die Vegetationsperiode ermittelten Netto-CO₂- bzw. H₂O-Austauschraten in der Lichtkrone aller Fichten betrugen 83.4 und 105.6 μ mol CO₂·g⁻¹·h⁻¹ bzw. 14.6 und 15.7 mmol H₂O·g⁻¹·h⁻¹. Ein Vergleich mit den Gaswechselmessungen, die Anfang der neunziger Jahre an zwei dem Dachbestand benachbarten Fichten vorgenommen und entsprechend zusammengefasst worden waren, ergab eine gute Übereinstimmung mit den in dieser Arbeit gemessenen Gaswechselraten. So fand GROTE (1993) in der Lichtkrone einer unbehandelten Kontrollfichte 1990 und 1991 durchschnittliche Werte von 96.9 und 109.0 µmol CO₂·g⁻¹·h⁻¹. Die gemessenen absoluten Raten stimmten auch mit den Ergebnissen an Fichten überein, die SCHULZE et al. (1977a) im Solling, ZIMMERMANN et al. (1988) im Fichtelgebirge und HÄSLER (1990) in der Schweiz ermittelt hatten. Für die in dieser Arbeit in erster Linie untersuchten Fragen der Relationen zwischen verschiedenen Kronenbereichen und Flächen sowie den Beziehungen zu bodenhydrologischen und nährstoffphysiologischen Einflussgrößen wurden die absoluten Gaswechseldaten aber nicht zwingend benötigt.

Beim <u>Vergleich verschiedener Kronenschichten</u> zeigten die ermittelten Netto-CO₂-Austauschraten eine deutlich höhere Assimilatleistung in der Kronenspitze im Vergleich zur Kronenbasis, während dies bei der Transpiration nicht so eindeutig zu erkennen war. Auch WOODMAN (1971), FUCHS et al. (1977), SCHULZE et al. (1977a) TENHUNEN et al. (1980a) und GROTE (1993) wiesen eine höhere Netto-CO₂-Aufnahme in der Lichtkrone von Bäumen nach. Bei einigen der untersuchten Fichten fand sich jedoch ein höherer Netto-CO₂-Austausch an der Kronenbasis. Schon PISEK & WINKLER (1959) konnten eine Überlegenheit von Schatten- gegenüber Sonnentrieben an Fichten zeigen und auch THORWERST (1994) zeigte, dass sich ein ermittelter Gradient des Gaswechsels nicht linear über den Kronenraum erstreckte und baumindividuelle Unterschiede existierten. Nach eigenen Beobachtungen wiesen die Nadeln mit hohem Netto-CO₂-Austausch an der Kronenbasis keinen typischen Schatten-, sondern Lichtnadelcharakter auf. Nach SCHÖPFER (1961) sind Lichtnadeln dicker, kürzer und schwerer und weisen eine andere Querschnittsfläche auf. Sowohl GROTE (1993) als auch THORWEST (1994) fanden ebenfalls in der Schattenkrone Nadeln mit Lichtcharakter und deuteten dies mit einer morphologischen Anpassung der Nadeln an dort herrschende Strahlungsverhältnisse. Nach RICHTER (1996) bestimmt in erster Linie das Licht die Pigmentausstattung, die morphologische Eigenschaften und damit auch die stoffwechselphysiologischen Reaktionen von Nadeln. Ein hoher Netto-CO₂-Austausch bedeutet allerdings nicht zwangsläufig eine hohe photosynthetische Leistungsfähigkeit und umgekehrt. Der Wassernutzungsquotient, der nach CHAVES & PEREIRA (1992) für die Produktion von Biomasse entscheidender als die reine Rate des Netto-CO₂-Austausches ist, zeigte bei einigen Nadeln des unteren Kronenbereichs, die einen niedrigen Netto-CO2-Austausch aufwiesen, einen effizienteren Wasserverbrauch bei der Netto-CO₂-Aufnahme und damit eine höhere Biomasseproduktion als höher gelegene Kronenteile. Eine Erklärung könnte die in den tieferen Kronenschichten gemäßigte Witterung mit niedrigeren Luftsättigungsdefiziten und Windgeschwindigkeiten sein, die zu einem geringeren Wasserverlust während der CO₂-Aufnahme führte. Auch RAWSON & CLARKE (1988) fanden die höchsten Wassernutzungsquotienten bei niedrigen Luftsättigungsdefiziten. Die unterschiedlichen morphologischen Eigenschaften der Nadeln führten auch dazu, dass die Wahl der Bezugsgröße die Verhältnisse der Kronenschichten zueinander deutlich stärker beeinflusste als die Verhältnisse verschiedener Fichten zueinander. Während das Verhältnis der Kronenschichten bezogen auf das Trockengewicht insgesamt nahe bei 1.0 lag, betrug der Quotient bezogen auf die Oberfläche nur 0.5. Ähnliches fanden auch KÜNSTLE & MITSCHERLICH (1975), GROTE (1993) und LANWERT (1994). Darüber hinaus war die spezifische Oberfläche (als Nadeloberfläche pro Gramm Trockengewicht) der oberen Quirle signifikant geringer als die der Kronenbasis und entsprach damit Ergebnissen von THORWEST (1994). Nach VON WILLERT (1995) reicht die Darstellung der Netto-CO₂- und H₂O-Austauschraten auf Basis des leicht zu bestimmenden Trockengewichts aus, solange keine Diffusionsvorgängen betrachtet werden.

Die <u>Gaswechselmessungen an den Einzelfichten einer Versuchsvariante</u> ergaben stark voneinander abweichende mittlere Netto-CO₂- und H₂O-Austauschraten bei den Fichten des Entsauerungsdachs D1 sowie der Freifläche D4. Sie sind eine Folge der unterschiedlichen Lage des 7. Quirls aufgrund der verschiedenen Baumhöhen der Vergleichsfichten, die eine unterschiedliche morphologische Anpassung der Nadeln an unterschiedliche Lichtverhältnisse bedeutete (RICHTER 1996). Dabei wiesen die in den Dimensionen schwächeren und einer niedrigeren soziologischen Klasse angehörenden Fichten höhere Netto-CO₂- und H₂O-Austauschraten auf. Auch HELMS (1960) fand an Douglasien, die drei unterschiedlichen soziologischen Klassen angehörten, eine Netto-Assimilation die in der Reihenfolge unterdrückter Baum \geq mitherrschender Baum \geq herrschender Baum abnahm. Darüber hinaus zeigten die Ergebnisse den starken Einfluss des Entwicklungszustandes auf die Photosynthese, denn nach eigenen Beobachtungen wiesen die Zweigabschnitte der betroffenen Fichten Nadelgewebe auf, dass dem junger Triebe ähnelte und damit sehr stoffwechselaktiv war. Auch WOODMAN (1971), SCHULZE et al. (1977a), FUCHS et al. 1977 und ZIMMER-RINDERLE & LICHTENTHALER (1992), die den Einfluss des Nadelalters auf den Gaswechsel untersuchten, fanden höhere Netto-CO₂-Austauschraten bei jungen Nadeln. Beim Vergleich der Netto-CO₂- und H₂O-Austauschraten der Fichten des Kontrolldachs D2 zeigte sich aber auch, dass die Gaswechselraten von Zweigen gleicher Höhe und damit ähnlicher mikroklimatischer Bedingungen stark variieren konnten. Auch WERK et al. (1988) stellten bei der Transpiration größere baumindividuelle Unterschiede innerhalb einer Fläche fest als beim Vergleich zweier Flächen, die unterschiedlich stark geschädigte Fichten aufwiesen. Möglicherweise handelt es sich um genetisch bedingte Unterschiede.

Um den Einfluss der Entsauerung bzw. der Austrocknung auf den Gaswechsel von Zweigen zu untersuchen, wurden 1994 vier Einzelfichten annähernd gleicher Dimensionen und soziologischer Klassen verglichen. Dabei ergaben sich deutlich niedrigere Netto-CO2- und H₂O-Austauschraten der Entsauerungsfichte gegenüber der Kontrolldachfichte, während die Austrocknungsfichte keine Unterschiede zur Kontrolldachfichte aufwies. Dies stand im Widerspruch zu den erwarteten Ergebnissen, da als Folge der Entsauerung bzw. Austrocknung eine Steigerung bzw. Reduktion des Gaswechsels erwartet worden war. Auch THORWEST (1994) konnte an Fichten keine Reduktion der Assimilations- und Transpirationsraten unter Wasserstressbedingungen nachweisen. Der Wassernutzungsquotient war für die Entsauerungsfichte allerdings deutlich günstiger als für die Kontrolldachfichte, während das Verhältnis für die Austrocknungsfichte ungünstiger im Vergleich zur Kontrolle war. Diese Ergebnisse bestätigten den erwarteten höheren bzw. niedrigeren Kohlenstoffgewinn pro transpirierter Wassermenge für die Entsauerungsbzw. Austrocknungsfichte. Auch THORWEST (1994) fand niedrigere Wassernutzungsquotienten an trockengestressten Fichten. Bei Betrachtung des gesamten Kollektivs waren diese Unterschiede aufgrund der hohen Varianz der Gaswechselraten von Fichten derselben Fläche nicht nachweisbar. Daher wurden die engen Zusammenhänge des Gaswechsels zu den Vitalitätsparametern und Nährstoffgehalten genutzt, um den Netto-CO2-Austausch der Lichtkrone für jede Dachfichte mit Hilfe eines Regressionsmodells zu schätzen. Bei den so

gewonnenen Daten konnte 1994 und 1995 keine Steigerung der modellierten Netto-CO₂-Austauschrate der Entsauerungsfichten gefunden werden, während sich für die Austrocknungsfichten ein signifikant verminderter Netto-CO₂-Austausch ergab. Zwischen den geschätzten und den gemessenen Netto-CO₂-Austauschraten der acht Einzelfichten wurde darüber hinaus eine sehr gute Korrelation erzielt.

Um das <u>Regressionsmodell</u> zu überprüfen, wurde 1996 an Zweigen aller Fichten mehrmals der Gaswechsel bestimmt und mit den nach der Modellfunktion berechneten Raten verglichen. Im Gegensatz zu den Einzelfichten ergab sich zwischen den gemessenen und modellierten Netto-CO₂-Austauschraten des Gesamtbestandes kein Zusammenhang. Als mögliche Fehlerquelle bietet sich die mit durchschnittlich drei Messungen pro Fichte vergleichsweise geringe Anzahl von Messwerten 1996. Gegen einen solchen Fehler sprechen allerdings die geringen Standardabweichungen der Messwerte jeder Fichte, die die Bildung einer mittleren Netto-CO₂-Austauschrate erlaubte. Möglich ist auch, dass die Messwerte durch die fehlende Regulation der Feuchtigkeit in der Küvette nicht mit den Werten der Vorjahre vergleichbar waren. Allerdings gingen nur Gaswechselwerte in die Modellierung ein, die im Bereich zwischen 40 bis 60% relativer Luftfeuchte erhoben worden waren und zwei Drittel dieser Messwerte lagen sogar zwischen 45 bis 55% relativer Luftfeuchte. Nach SCHMIDT-VOGT (1986) wirkt sich innerhalb eines Bereichs von $\pm 10\%$ relativer Luftfeuchte der Stomataeinfluss nur noch geringfügig auf die Assimilation aus, so dass eine Vergleichbarkeit zwischen den Jahren gegeben ist. Die Erklärung für den schwachen Zusammenhang zwischen gemessenen und modellierten Netto-CO₂-Austauschraten ist in der Wahl der Eingangsgrößen zu suchen, da der Gaswechsel ein von der Summe vieler verschiedener Faktoren beeinflusster Prozess ist. Generell gilt, dass das Ziel der Untersuchung die Auswahl der Eingangsgrößen und die Art ihrer Modellierung bestimmt. Ein Modell lässt sich daher schlecht beurteilen, da es immer Unterschiede zwischen Modell und Realität geben wird. Für eine kleine Stichprobe war das Modell zur Schätzung des Netto-CO₂-Austausches aber geeignet und die entwickelten Regressionsfunktionen sollten eine grobe Einschätzung des Netto-CO₂-Austausches erlauben, um Unterschiede zwischen den Versuchsvarianten zu finden. Eine Modellierung der Photosynthese war nicht Ziel dieser Arbeit und es sei darauf hingewiesen, dass sich in der Literatur zahlreiche Ansätze der Entwicklung von Photosynthesemodellen, in die unterschiedliche Parameter eingehen, finden. Bei JAEHNE (2000)werden zusammenfassend diese dargestellt und darüber hinaus ein Photosynthesemodell auf der Basis von Chlorophyllfluoreszenzmessungen entwickelt.

Während die 1996 gemessenen mittleren Netto-CO₂-Austauschraten der Entsauerungs- bzw. Austrocknungsfichten keinen signifikanten Unterschied zu den Kontrolldachfichten aufwiesen, zeigten die modellierten mittleren Netto-CO2-Austauschraten der Entsauerungssignifikant Austrocknungsfichten im bzw. höhere Werte Vergleich zu den Kontrolldachfichten. Die im Vergleich zu den vorangegangenen Jahren gesteigerten modellierten Raten der Entsauerungs- und Austrocknungsfichten könnten als positive Reaktionen auf die Entsauerung bzw. auf die nun zweijährige Erholungsphase mit optimaler Bewässerung in Trockenzeiten gewertet werden.

Da die vorgestellten Untersuchungsergebnisse keinen eindeutigen Einfluss der Entsauerung bzw. Austrocknung auf den Gaswechsel ergaben, sollen an dieser Stelle Untersuchungen der Literatur vorgestellt werden, die sich mit dem Einfluss von Immissionen, Trockenheit und Nährstoffversorgung auf die Photosynthese und Transpiration beschäftigen. So ist aus Begasungsversuchen mit Schwefeldioxid, Ozon und Stickoxiden deren beeinträchtigende Wirkung auf die Assimilation seit langem bekannt (u. a. KELLER & HÄSLER 1984 und 1986, GUDERIAN et al. 1985, JURAT et al. 1986, MICHAEL et al. 1989, SEUFERT & ARNDT 1989). Nährstoffmangel und Wasserstress können den Rückgang der Photosynthese und Transpiration verstärken (KÜPPERS et al. 1985, GROSS & PHAM-NGUYEN 1987, HABERLE 1995, WEDLER et al. 1995, KRONFUSS et al. 1998). In Freilanduntersuchungen fanden LICHTENTHALER et al. (1986) im Schwarzwald, BENNER et al. (1988) im Hunsrück, ZIMMERMANN et al. (1988) im Fichtelgebirge und PFANZ & BEYSCHLAG (1993) im Erzgebirge bei stark vergilbten Fichtennadeln eine Einschränkung der Photosynthese im Vergleich zu ungeschädigten Fichten. Während im Erzgebirge ein direkter Einfluss gasförmigen Schwefeldioxids als Ursache der reduzierten Assimilation plausibel erschien, war der Rückgang der Photosynthese im Fichtelgebirge auf Störungen in der Nährstoffversorgung, insbesondere auf Magnesiummangel, zurückzuführen (LANGE et al. 1989, PFANZ & BEYSCHLAG 1993). Positive Auswirkungen bei Ausschluss gasförmiger Schadstoffe auf den Gaswechsel fanden SEUFERT & ARNDT (1989) und KOCH (1993). Im Entsauerungsversuch sollten die Auswirkungen der Reduktion indirekt über den Boden wirkender Immissionen untersucht werden, wobei angenommen wurde, dass eine verbesserte Nährstoffversorgung langfristig zu einem gesteigerten Netto-CO₂-Austausch führen würde. KÜPPERS et al. (1985), BEYSCHLAG et al. (1987) und LANGE et al. (1989) konnten bei mit Magnesium gedüngten Fichten eine höhere Netto-Photosyntheserate und Transpiration beobachten. Auch MEHNE-JAKOBS (1996) fand an optimal mit Magnesium gedüngten jungen Topffichten die höchste Netto-CO₂-Assimilation im Vergleich zu Varianten mit Magnesiumdefiziten, während DREYER et al. (1994) an Jungfichten im Freiland nach Magnesiumdüngung zwar einen Anstieg der Magnesiumgehalte, aber keinen Einfluss auf die Photosynthese fanden. WEIKERT et al. (1989) beobachteten nicht nur einen Anstieg der Photosynthese bei Zugabe von Magnesium, sondern auch bei Zugabe von Kalzium, Mangan und Zink. Aus den genannten Untersuchungen lässt sich der Schluss ziehen, dass mit zeitlicher Verzögerung eine Steigerung des Netto-CO₂-Austausches und des Wassernutzungsquotienten nach Verbesserung der Nährstoffversorgung auch bei den Entsauerungsfichten zu erwarten ist.

Ein erster Effekt von Wasserstress ist der Schluss der Stomata, der zu einem Absinken der Transpirationsrate und einer Verminderung der Assimilationsrate führt (KRAMER & KOZLOWSKI 1979). Eine Reduktion der Gaswechselraten mit zunehmenden Wasserstress im Verlauf der Austrocknung, wie sie u. a. GARDENER & EHLIG (1963), PURITCH (1973) und BRADFORD & HSIAO (1982) fanden, wurde 1994 nicht beobachtet, da die Messungen erst im Juni bei fortgeschrittener Bodentrockenheit begonnen wurden. Insgesamt scheint der Gaswechsel stärker von den äußeren, klimatischen Verhältnissen als von der Bodenfeuchte beeinflusst zu werden. Dies entspricht Ergebnissen von THORWEST (1994), die darüber hinaus vermutet, dass die Assimilation und Transpiration dem Einfluss unterschiedlicher Umweltfaktoren unterliegen. Dennoch zeigten die ausgetrockneten Fichten eine deutliche Reaktion auf die Veränderung der Bodenfeuchte bei der Wiederbefeuchtung 1994, in dem ihre Transpirationsraten im Vergleich zu den Kontrolldachfichten in beiden Kronenschichten überdurchschnittlich stark anstiegen. Auch NILSEN (1994) fand bei Bewässerung nach 90-tägiger Austrocknung einen Anstieg der Photosynthese und Transpiration bei Topffichten. Darüber hinaus reagierten die Lichtnadeln beider Fichten schneller und mit höheren Raten als die stärker beschatteten Nadeln der Kronenbasis auf die Wiederbefeuchtung. Der kurzfristige Rückgang der Transpiration an der Kronenbasis ist als Einschränkung der Transpiration zugunsten der Kronenspitze zu deuten. Bereits PISEK & TRANQUILLINI (1951) sowie GROTE (1993) stellten eine Einschränkung des Wasserhaushalts der beschatteten Kronenteile zugunsten besser belichteter Kronenteile fest. Aber auch ein durch die stärkere Beschattung abgeschwächter Einfluss der Witterung in diesem Bereich könnte für den Rückgang verantwortlich sein (RAWSON & CARKE 1988). Die unterschiedliche Intensität und Geschwindigkeit, mit der sich der Transpirationsanstieg beider Fichten vollzog, könnte auf die Heterogenität der Bodenfeuchteverhältnisse zurückzuführen sein (GROTE 1993,

HEIMANN 1995). Die Austrocknungsfichten unterlagen in den ersten beiden Jahren aber nicht nur starken sommerlichen Trockenperioden, sondern auch fortgesetzten Schwefel- und Stickstoffeinträgen. Bekannt ist, dass Luftschadstoffe die Toleranz gegenüber natürlichen Stressfaktoren herabsetzen können (NILSSON & WIKLUND 1992, WEDLER et al. 1995). NILSEN (1994) konnte an stickstoffgedüngten Fichten einen höheren Wasserverbrauch während einer Austrocknung nachweisen und folgerte daraus reduzierte Resistenz gegen Trockenstress mit zunehmenden Stickstoffgehalt. Darüber hinaus wurde die Photosynthese bei stickstoffgedüngten Fichten im Verlauf der Austrocknung am stärksten herabgesetzt. Da sich die Stickstoff- und Schwefelgehalte in den Nadeln der Austrocknungs- und Kontrolldachfichten aber nicht unterschieden, sind die reduzierten modellierten Netto-CO2-Austauschraten 1994 und 1995 vermutlich eine direkte Reaktion auf den Wassermangell, während die 1996 gesteigerte modellierte Photosyntheserate auf eine Erholung durch die optimale Bewässerung zurückgeführt werden könnte. Auch BENGTSON (1980) und NILSEN (1994) fanden nach Wiederbewässerung ausgetrockneter Fichten bereits nach kurzer Zeit einen Anstieg der photosynthetischen Leistung auf das Niveau einer gut bewässerten Kontrolle.

Die Entwicklung der osmotischen Potenziale in den Nadeljährgängen verlief 1994 zwischen allen Flächen gleichgerichtet, die Potenziale der Austrocknungsfichten überstiegen allerdings signifikant die Potenziale der anderen Fichten. Auch GROTE (1993) fand an einer ausgetrockneten Fichte erhöhte osmotische Potenziale im Vergleich zu einer Kontrolle und deutete dies mit der angespannten Wassersituation. MAIER-MAERCKER & KOCH (1991) wiesen an dies- und einjährigen Nadeln von Fichten mit zunehmenden Nadelverlusten einen Anstieg des osmotischen Potenzials nach. Bei Überschreiten von 40% Nadelverlusten sanken die osmotischen Werte allerdings wieder. Sie interpretierten den Rückgang osmotischer Potenziale unter Stress als reduzierte Toleranz gegenüber Trockenheit. Die im Vergleich zu den anderen Flächen erhöhten Potenziale der Austrocknungsfichten deuten eine Abhängigkeit von den Bodenfeuchte an, der weitgehend parallele Verlauf zwischen den Flächen weist allerdings auf den bestimmenden Einfluss der Witterung im Kronenraum hin. Dies wird auch von HELLKVIST (1973), GROSS & PHAM-NGUYEN (1978) und THORWEST (1994) bestätigt. 1995 gab es keine Unterschiede der osmotischen Potenziale zwischen den Flächen.

Die Lichtsättigungskurven wurden in erster Linie durchgeführt, um Unterschiede zwischen den Flächen zu untersuchen, und nicht um auf die assimilierte Menge Kohlenstoff zu schließen. BENNER et al. (1988) wiesen an einer ungeschädigten Fichte eine deutlich höhere Lichtsättigungskurve nach als an einer geschädigten Fichte. Die Entsauerungsfichten zeigten eine geringere Respiration und erreichten den Punkt der Lichtkompensation und Lichtsättigung vor den Austrocknungs- und Kontrolldachfichten, während die maximale Photosynthese aber in der Reihung D3 > D1 > D2 abnahm. Auch BENNER et al. (1988) wiesen für ungeschädigte Fichten Kompensations- und Sättigungspunkte bei deutlich geringeren Lichtintensitäten, aber eine fast doppelt so hohe maximale Photosynthese nach. Nach GUDERIAN et al. (1985) gilt eine ansteigende Dunkelatmung als Symptom ansteigenden Stresses und führt nach BENNER et al. (1988) bei insgesamt niedrigeren Photosyntheseraten zu einer Verschiebung des Lichtkompensationspunktes zu höheren Lichtintensitäten. Die im Vergleich zu den Entsauerungsfichten höheren Atmungsraten und die bei höheren Beleuchtungsstärken erreichten der Lichtkompensationsund Sättigungspunkte der Austrocknungsfichten weisen noch auf den vorangegangenen Stress hin, die annähernd gleichen maximalen Photosyntheseraten sprechen aber dafür, dass die photosynthetische Leistungsfähigkeit wieder hergestellt ist.

In allen drei Jahren wurden auf einem insgesamt sehr niedrigem Niveau sowohl positive wie negative Korrelationen zwischen dem Netto-CO₂-Austausch bzw. der Transpiration und der Bodensaugspannung gefunden. Dies deckt sich mit Ergebnissen von GROTE (1993), der unterschiedliche Ursachen für die schwachen Zusammenhänge angibt. So führten die Messgrenzen der Tensiometer zu Ausfällen bei starker Bodentrockenheit und verhinderten somit den Vergleich bei sehr niedrigen Bodensaugspannungen. Weiterhin könnten Reaktionen des Gaswechsels auf die Bodentrockenheit verzögert erfolgt sein, so dass die wöchentliche Aufnahme des Netto-CO₂-und H₂O-Austausches die Beobachtung kurzzeitig auftretender Reaktionen verhinderte. Außerdem müssen die gemessenen Saugspannungen nicht unbedingt den Feuchteverhältnissen entsprechen, welche die Fichten in ihrem Wurzelraum vorfinden. Die unbefriedigenden Ergebnisse der Korrelationsanalysen zwischen Gaswechsel und Nährstoff-gehalten der Nadeln beruhen darauf, dass sich Änderungen der Elementgehalte im Boden mit zeitlicher Verzögerung im Kronenraum widerspiegeln und nur langfristig auf die Photosynthese wirken.

Der Stammradius unterliegt Änderungen, die aus dem Zuwachs in der Vegetationsperiode und den täglichen Änderungen des Wasserzustandes durch den Transpirationsstrom resultieren (KOZLOWSKI & WINGET 1964, KLEPPER et al. 1971, SIMMONEAU et al. 1993). Übersteigt die Transpirationsrate im Laufe des Tages die Wasseraufnahme der Wurzeln, setzt sich der entstehende Potenzialgradient nicht nur axial vom Blatt über das Xylem zu den Wurzeln fort, sondern auch radial bis in das Rindengewebe (BRAEKKE & KOZLOWSKI 1975). Der radiale Wassertransport in das Xylem führt zu einer Abnahme des Volumens der Rindenparenchymzellen und damit zu einer Abnahme des Stammradius, während der umgekehrte Transportweg zu einer Quellung und einer Zunahme des Stammradius führt (MOLZ & KLEPPER 1972, HINCKLEY et al. 1974). Die Radiusänderungen werden von Faktoren wie dem Baumalter, der Blatt- und Wurzelmasse, der Dehnbarkeit und dem Wasservorrat des Stammes sowie den Witterungsbedingungen im Kronenraum und der Bodenfeuchte beeinflusst (KOZLOWSKI & WINGET 1964, HOLMES & SHIM 1968, DOBBS et al. 1971, MOLZ & KLEPPER 1973, LIU et al. 1995). Durch die Messung der Radiusänderungen wird allerdings nur der in der lebenden Rinde gespeicherte Anteil Wasser erfasst, während das in den verholzten Zellen kapillar gebundene Wasser ohne Volumenänderung in den Transpirationsstrom eingeht (KLEPPER et al. 1971, KOZLOWSKI 1972, WRONSKI et al. 1985, NEHER 1993, TYREE & YANG 1990). Änderungen des Stammradius können demnach keinen Aufschluss über den quantitativen Wassergehalt des Stammes geben, sondern dienen in erster Linie zur qualitativen Beschreibung des Wasserzustandes vor allem in Trockenzeiten (BACKES 1996).

Die Messungen ergaben drei sich überlagernde und sich über verschiedene Zeitspannen erstreckende Änderungen der Durchmesserschwankungen: a) tägliche Schwankungen b) Schwankungen über einige Tage und c) saisonale Schwankungen. Der tägliche Verlauf der Stammradiusänderungen der Fichten zeigte ein Maximum am frühen Morgen und ein Minimum am Abend und wies enge Korrelationen zu den Witterungsbedingungen im Kronenraum auf, wobei sich der Einfluss der Strahlung und des Luftsättigungsdefizits nicht unterschied. Bereits KERN (1961) und LEIKOLA (1969) fanden mit steigender Globalstrahlung und Temperatur sowie steigendem Luftsättigungsdefizit eine stärkere Durchmesserabnahme. Auch GROTE (1993), HERZOG et al. (1994) und BACKES (1996) bestätigten die strenge Abhängigkeit der radialen Durchmesserschwankungen von den

Transpirationsbedingungen im Kronenraum. Der stetige Anstieg der Radiusschwankungen über die Vegetationsperiode beruhte auf Holzzuwachs (HOLMES & SHIM 1968, VOGEL 1994, HERZOG et al. 1995a, BACKES 1996) und verlief bei den Fichten der Fläche D3 infolge der künstlichen Trockenphasen bis einschließlich 1995 deutlich gebremst. Dies stimmte mit den Ergebnissen der Umfangmessungen überein, die ebenfalls einen Rückgang des Dickenzuwachses gezeigt hatten. Der saisonale Verlauf der Stammradiusänderungen der Austrocknungs- und Kontrollfichten unterschied sich nicht voneinander. Nach KOZLOWSKI & WINGET (1964) zeigen die Durchmesserschwankungen zu Beginn der Vegetationsperiode aufgrund der geringen Blattmasse und der hohen Bodenfeuchte nur geringe Änderungen, nehmen mit ansteigender Transpiration zu und sinken im Hochsommer mit abnehmender Bodenfeuchte wieder ab. An Tagen, an denen die Fläche D3 im Gegensatz zu den Flächen D1 und D2 keine Niederschläge erhielt, wiesen die ausgetrockneten Fichten ebenfalls eine Dehnung des Stammdurchmessers auf, die jedoch weniger intensiv ausfiel. Auch HOLMES & SHIM (1968) konnten eine Durchmesserzunahme bei Regenereignissen zeigen, die GROTE (1993) mit den geringen Verdunstungsanforderungen an Regentagen erklärte. Veränderungen des Stammradius über eine abgegrenzte Periode von mehreren Tagen beruhen nach HERZOG et al. (1995a) auf Änderungen des im Stamm gespeicherten Wassers und ließen sich gut vor und nach der Wiederbefeuchtung beobachten. Nach KOZLOWSKI & WINGET (1964) steigen mit zunehmender Trockenheit die täglichen Durchmesserschwankungen an und werden nach intensiver Bewässerung wieder geringer. Eine Zunahme der Stammradien der ausgetrockneten Fichten bei gleichzeitig unveränderten Durchmessern der Kontrollbäume konnte nicht eindeutig nachgewiesen werden, da es im Zeitraum der Wiederbefeuchtung 1993 aufgrund nass/kalter Witterung zu einer anhaltenden Dehnung aller Stammdurchmesser kam und 1994 aufgrund der trocken/heißen Witterung die tägliche Schrumpfung überwog. Diese Veränderungen sind allerdings nicht ausschließlich als Reaktionen auf die über der Stammoberfläche herrschende Luftfeuchtigkeit zu verstehen, wie LÖVDAHL & ODIN (1992) eigene Ergebnisse interpretieren. Die stärkere Dehnung bzw. schwächere Schrumpfung der Austrocknungsfichten im Vergleich zur Kontrolle spiegelte den Einfluss der Bewässerung deutlich wider. Die Zusammenhänge zwischen Stammdickenänderungen und Bodenfeuchte bzw. Niederschlag wurden u. a. von KERN & MOLL (1960), KLEPPER et al. (1971), MOLZ & KLEPPER (1973), HINCKLEY & BRUCKERHOFF (1975), SIMMONEAU et al. (1993) untersucht, unterlagen aber technischen Unzulänglichkeiten. LIU et al. (1995) konnten erstmals in einer frostfreien Periode ohne Zuwachs enge Korrelationen zwischen Dickenänderungen und Änderungen des Matrixpotenzials nachweisen, die vermutlich auch in der Wachstumsperiode gelten.

Als Maß für den Wasserstress ist nach GROTE (1993) und VOGEL (1994) die tägliche Schrumpfung geeignet, während nach BACKES (1996) die Amplitude des maximalen Radius bei Wassersättigung ein aussagekräftigeres Maß für die Erholungsfähigkeit darstellt. In den Trockenjahren 1993 und 1994 wiesen die Fichten der Fläche D3 tatsächlich eine höhere mittlere Schrumpfungsrate als die Kontrolle auf, während sich 1995 und 1996 keine Unterschiede ergaben. Die Ergebnisse gelten auch für die maximale Amplitude bei Wassersättigung, die allerdings 1994 für die ausgetrockneten Fichten selbst im Juni vor der Wiederbefeuchtung keinen angespannten Wasserzustand aufwies und damit nicht plausibel erschien. Auch GROTE (1993) konnte eine höhere tägliche Schrumpfung an ausgetrockneten Fichten nachweisen. WRONSKI et al. (1985) und BACKES (1996) fanden sowohl eine Zunahme der Schrumpfung als auch der maximalen Amplitude in trockenen Jahren. Die unterschiedlichen Ergebnisse 1994 sind auf Probleme bei der Ermittlung der maximal möglichen Amplitude zurückzuführen, da gerade an Tagen mit einem Sättigungsdefizit < 200 Pa oft kein eindeutiger Tagesverlauf mit klaren Maximum oder Minimum zu erkennen war, so dass die Definition der Grundlinie des Zuwachses erschwert wurde.

Durchmesserveränderungen haben nicht überall am Stamm das gleiche Ausmaß (DOBBS & SCOTT 1971, VOGEL 1994). In drei Stammhöhen wurde das morgendliche Maximum innerhalb von 12 Minuten und das abendliche Minimum innerhalb von 55 Minuten in der Reihenfolge 2.5 m vor 10.0 m vor 7.0 m Höhe erreicht. Auch HERZOG et al. (1995a) fand an einer Fichte im Vergleich zur oberen Stammsektion eine zeitliche Verzögerung der täglichen Radiusschwankungen von 60 min in der mittleren und von 30 min in der unteren Sektion. Die mittlere und obere Stammsektion der untersuchten Fichten wiesen eng beieinander liegende mittlere Schrumpfungs- und Dehnungsraten auf, die mit dem geringen Abstand der Messstellen erklärt werden kann. Der Radius in der unteren Stammsektion schrumpfte dagegen um einen um den Faktor 10 verringerten Wert, dessen Ursache möglicherweise in einem Rotfäuleschaden oder in einem dämpfenden Rindenanteil zu suchen ist. HERZOG et al. (1995a) konnte für die mittlere Stammsektion eine geringere mittlere tägliche Schrumpfung und nächtliche Dehnung nachweisen. Diese und eigene Ergebnisse stehen im Widerspruch zu denen von DOBBS & SCOTT (1971) an Douglasie, die zwar ebenfalls die mittlere Stammsektion von den darunter- und darüberliegenden Stammbereichen abgrenzen konnten, aber in der mittleren Zone einen früheren Beginn und eine größere Amplitude der

täglichen Schrumpfung fanden. In der Zone des stärksten Transpirationssogs geben nach GROTE (1993) die Schwankungen des Radius die durch den Saftfluss ermittelte Wasserabgabe am genauesten wieder, so dass eine Korrelation der beiden erhobenen Parameter in der Mitte des Stammes sinnvoll ist.

Der Saftfluss im Stamm wird vom Gradienten des Wasserpotenzials zwischen Boden und Atmosphäre angetrieben (VON WILLERT 1995). An strahlungsreichen Tagen erreichte der Saftfluss am Nachmittag seine maximale Geschwindigkeit und pendelte während der Nacht um ein Minimum, wobei der morgendliche Anstieg steiler als das abendliche Abflachen verlief. Auch SCHULZE et al. (1985), CERMÁK & KUCERA (1987) und HEIMANN (1995) fanden ein solchen Verlauf. Der Tagesgang der Xylemflussrate folgte mit zeitlicher Verzögerung dem Verlauf der Strahlung, wobei sich nur ausgeprägte Strahlungspeaks widerspiegelten, und korrespondierte gut mit dem Verlauf des Luftsättigungsdefizits. Auf der Basis von Tagessummen des Saftflusses ergaben sich enge Beziehungen, wobei das Luftsättigungsdefizit einen geringfügig stärkeren Einfluss aufwies als die Globalstrahlung. Auch WERK et al. (1988), GROTE (1993), HERZOG (1995), HEIMANN (1995) und BACKES (1996) beobachteten die Abhängigkeit des Saftflusses von den klimatischen Bedingungen. Die zeitliche Verschiebung des Saftflusses gegenüber der Witterung erklärte HEIMANN (1995) mit den Speicherkapazitäten von Wasser und den Widerständen im Stamm. Im Frühsommer 1995 war der Zusammenhang des Saftflusses zur Witterung im Kronenraum trotz guter Wasserversorgung weniger stark ausgeprägt als im Spätsommer mit gemäßigter Witterung und stärkerer Bodenaustrocknung, d. h. die Fichte reagierte auf Änderungen der Witterung bei Trockenheit empfindlicher als bei feuchtem Boden. Der Einfluss der Bodenfeuchte auf den Saftfluss konnte nicht untersucht, da keine Tensiometer zwischen den Dächern installiert waren. Ein Vergleich mit dem im Frühsommer 1996 gewonnenen Xylemflussdaten war nicht sinnvoll, da die Werte bis um das Dreifache höher lagen. Auch HEIMANN (mündl. Mitteilung) konnte 1996 eine erhöhte Saftflussrate an den Fichten einer benachbarten Fläche messen und die Ursache nicht abschließend aufklären. Da auch die tägliche Schrumpfung doppelt so hoch war, kann ein Messfehler ausgeschlossen werden. Die erhöhte Xylemflussrate könnte eine Folge besser gesetzter Thermosensoren an der neuen Messstelle oder eine verbesserte Isolierung des Stammes sein. Unterschiede in der Holzstruktur sowie Gewebeveränderungen durch die Beheizung des Stammes stellen weitere baumphysiologisch bedingte Fehlerquellen dar (CERMÁK & KUCERA 1981).

Im Frühsommer 1995 stieg aufgrund von Holzzuwachs der Durchmesser der Fichte stark an und wurde auch nicht durch eine Trockenphase gebremst, während im Spätsommer eine ähnlich lang andauernden Trockenphase zu einem Rückgang des Stammradius führte. Die Annahme, dass im Frühsommer die Wasserreserven des Stammes gut gefüllt und nach den trockenen Sommermonaten erschöpft waren, wurde durch die Bodensaugspannungsdaten des benachbarten Kontrolldaches bestätigt, die für den Frühsommer eine deutlich bessere Wasserversorgung als im Spätsommer zeigten. Auf die Wichtigkeit des Wasservorrats im Stamm bei der Assimilation weisen auch TYREE & YANG (1990), GROTE (1993), HEIMANN (1995) und BACKES (1996) hin. Während die Durchmesserabnahme des Stammes mit dem Ansteigen des Xylemflusses begann, kam es zwischen dem Erreichen des minimalen Radius und des maximalen Saftflusses zu einer Zeitverzögerung, deren Spanne von der Witterung abhing. Auch GROTE (1993) und HERZOG (1995) fanden eine solche Zeitverzögerung, die BACKES (1996) mit bis zu 12 Stunden angab, wobei der Zeitpunkt der maximalen Saftflussrate deutlich vor dem des Radiusminimums lag. Dementsprechend ergab sich eine signifikante Beziehung zwischen täglicher Schrumpfungsrate und Saftflusssumme nur im Frühsommer 1995 als der minimale Radius ungefähr 120 Minuten nach der maximalen Saftflussrate erreicht wurde. Eine Ableitung der tatsächlichen Wasserabgabe durch Korrelation der Parameter Durchmesserschwankung und Saftfluss ist möglicherweise nur bei HERZOG Bodenfeuchteverhältnissen sinnvoll. (1995)berücksichtigte die guten Zeitverzögerung und wies eine gute Beziehung zwischen der täglichen Schrumpfungs- und Saftflussrate an der Stammbasis nach. Er entwickelte ein Modell, dass den Saftfluss aus den Durchmesserschwankungen schätzte und stellte eine Abweichung von nur 10% zwischen den geschätzten und tatsächlich gemessenen Saftflussraten fest. Eine solche Modellentwicklung und Prüfung scheiterte bei den eigenen Untersuchungen, da eine störungs- und messfehlerfreie Aufzeichnung des Saftflusses nicht mehr gelang. Die gleichzeitige Messung des Saftflusses und der Durchmesserschwankungen an zwei Fichten zeigten, dass sich der Tagesverlauf des Xylemflusses beider Fichten nicht wesentlich voneinander unterschied und von der Witterung bestimmt wurde, die Fichten aber unterschiedlich hohe Saftflussraten aufwiesen. Dabei verlor die Fichte mit dem geringeren Stammumfang, der niedrigeren Stammhöhe und kleineren Krone mehr Wasser als die stärkere Vergleichsfichte. Dies steht im Widerspruch zu Untersuchungen von LADEFOGED (1963) und HEIMANN (1995), die für große Fichten mit ausladenden Kronen höhere Saftflusssummen gefunden hatten. Ursache ist vermutlich ein messtechnischer Fehler eines der Saftflussmessgeräte, welches Probleme bei der Einstellung des Regelsystems und bei der Datenregistrierung aufgewiesen hatte. Nach

diesen Ergebnissen muss von fehlerhaft ermittelten Saftflussraten ausgegangen werden, die einen Vergleich mit Literaturdaten einschränkt, Aussagen über den tageszeitlichen Verlauf und die Beziehungen zu klimatischen Parametern jedoch erlaubt.

4.7 Schlussfolgerungen

Entsauerungsexperiment

Bei den Untersuchungen der Bodenlösungschemie wurde unmittelbar nach Beginn der Eintragsreduktion im Herbst 1991 ein deutlicher Rückgang der Nitrat-, Sulfat- und Aluminiumkonzentration im Oberboden festgestellt, während der Konzentrationsrückgang im Unterboden mit zunehmender Tiefe immer langsamer verlief (LAMERSDORF et al. 1999). Bei den Untersuchungen der Wurzeln konnten MURACH und PARTH (1999) mit zwei bis dreijähriger Verzögerung eine Zunahme der Feinwurzelmenge um 20 bis 35% (1994 bis 1997) sowohl im Vergleich zum Zustand vor dem Dachschluss als auch zu den Kontrollflächen nachweisen. Bei den Untersuchungen der Bodenorganismen wiesen ALPHEI COENEN (1999)eine Verschiebung der der und Struktur Nematodenund Thekamöbengemeinschaften zugunsten der Pilzfresser nach, während sich nach RAUBUCH et al. (1999) die Gesamtmenge mikrobieller Biomasse nicht veränderte. Bei den Untersuchungen des oberirdischen Bestandeskompartiment konnten erst mit vier bis fünfjähriger Verzögerung physiologische Reaktionen auf die Entsauerung der Niederschläge beobachtet werden. Zwischen den Ökosystemkompartimenten ergab sich demnach eine zeitlich gestaffelte Reaktionskette in der Reihenfolge: abiotisch (Bodenlösung) >> unterirdisch biotisch (Feinwurzeln) >> oberirdisch biotisch (Benadelung). Doch auch innerhalb der oberirdischen Bestandeskomponente konnten zeitlich gestaffelte Reaktionsketten gefunden werden. Die Entsauerung bewirkte zunächst eine Anderung der Nährelementgehalte in den Nadeln. Der Rückgang der Stickstoffkonzentrationen bei gleichzeitigem Anstieg der Kalzium-, Magnesium- und Mangangehalte führte zu einer ausgewogenen Nährstoffbalance. Der verbesserten Nährstoffversorgung der Nadeln folgte ein Rückgang der Nadelvergilbungen und Nadelverluste, der zu einem verbesserten optischen Erscheinungsbild beitrug. Infolgedessen hatten sich die physiologischen Bedingungen in den Nadeln so verbessert, dass 1996 ein Anstieg der Netto-Photosyntheseleistung beobachtet werden konnte, der als eine erste Reaktion auf die Entsauerung zu interpretieren ist. Am Ende des hier untersuchten Zeitraumes wurde für die Entsauerungsfichten eine Zunahme des Durchmesser- und Höhenzuwachses gefunden. Die Steigerung der Wuchsleistung und die Verbesserung des optischen Erscheinungsbildes setzte sich während der extensiven Versuchsphase fort (JAEHNE 2000). Für den Beginn einer ersten Regeneration des Bestandes ist damit ein Zeitraum von mindestens 10 Jahren zu veranschlagen.

Austrocknungsexperiment

Bei den Untersuchungen der Bodenlösungschemie konnten LAMERSDORF et al. (1999) bis auf einen Einzelfall 1992 in keiner Wiederbefeuchtungsphase einen Versauerungsschub durch Überschussnitrifikation beobachten. Vielmehr kam es während der Bewässerung 1993 und 1994 es zu einer drastischen Verringerung der Nitratkonzentrationen in allen Bodentiefen, die auf eine gestörte Nitrifikation schließen ließ. Während der Wiederbefeuchtung wurde Kalium, gelöster organischer Kohlenstoff und Ammonium über ein System von Makroporen in tiefere Bodenschichten verlagert. Außerdem war nach RAUBUCH et al. (1999) die Freisetzung von Kohlendioxid unter Austrocknung und Wiederbefeuchtung höher als auf der unmanipulierten Referenzfläche. Bei den Feinwurzeluntersuchungen konnten MURACH und PARTH (1999) weder ein verstärktes Absterben noch eine Zunahme der Feinwurzelmasse bei den trockengestressten Fichten finden. Bei den Untersuchungen der Bodenlebensgemeinschaften wiesen ALPHEI und COENEN (1999) nicht nur eine Änderung der Populationsdichten von Fadenwürmern und Einzellern nach, sondern auch eine Änderung der Zusammensetzung der Artengemeinschaft bei den Thekamöben. Im Gegensatz zum Entsauerungsexperiment reagierte das oberirdische Bestandeskompartiment rasch, deutlich und ohne Puffermöglichkeit auf den Trockenstress, während die Bodenlösungschemie keine durchgängige Reaktion zeigte und die Feinwurzeln uneinheitliche Reaktionsmuster aufwiesen. Innerhalb des oberirdischen Bestandeskompartiment konnte eine zeitlich gestaffelte Reaktionskette nicht gefunden werden. Die Fichten reagierten auf Wassermangel unmittelbar mit einem Rückgang des Zuwachses und verloren rund 30% mehr Nadeln. Die Elementgehalte in den Nadeln wurden durch die Austrocknung und Wiederbefeuchtung mit Ausnahme von Mangan und Aluminium nicht nachhaltig beeinflusst. Die physiologischen Prozesse reagierten auf die Trockenheit mit einem Rückgang der Photosynthese und Transpiration sowie erhöhten osmotischen Werten. Auch die überdurchschnittlich starke tägliche Schrumpfung des Stammradius kennzeichnete den angespannten Wasserzustand. Ebenso rasch reagierten die Fichten auf die Bewässerung mit einer Abnahme der Nadelverluste und einer schnellen Erholung des Durchmesser- und
Höhenzuwachses und hatten bereits drei Jahre nach der Austrocknung die Zuwachsleistung der Kontrollfichten wieder erreicht. Aufgrund steigender Magnesiumgehalte nach Ende der Austrocknung nahm auch der Anteil chlorotischer Nadeln ab, so dass eine gesteigerte Photosyntheseleistung die Folge war. Auf die Wiederbefeuchtung reagierten die Fichten mit einem kurzzeitigen Anstieg der Transpiration.

5. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen eines interdisziplinären Forschungsvorhabens im niedersächsischen Solling (Dachprojekt). In einem Fichtenbestand wurden drei transparente Dachkonstruktionen mit einer Größe von je 300 m² errichtet, die eine Sammlung der Bestandesniederschläge ermöglichten. Im Mittelpunkt zweier Experimente standen die Schadstoffeinträge (Entsauerung) und der Wasserhaushalt (Austrocknung) eines Fichtenwald-Ökosystems. Im Entsauerungsexperiment wurde ein "vorindustrieller" Niederschlag ausgebracht, der durch reduzierte Protonen-, Ammonium-, Nitrat- und Sulfatkonzentrationen gekennzeichnet war. Im Austrocknungsexperiment wurden unterschiedlich lang andauernde sommerliche Trockenperioden mit anschließender Wiederbefeuchtung simuliert. Ein weiteres Dach, unter dem die Niederschläge unmittelbar und unverändert ausgebracht wurden, diente als Kontrollfläche, während eine unbedachte Versuchsvariante die Überprüfung von Dacheffekten erlaubte. Ziel dieser Arbeit war, die Auswirkungen verminderter Säure- und Stickstoffeinträge bzw. sommerlicher Trockenperioden in Verbindung mit atmosphärischen Schadstoffeinträgen auf die oberirdischen Bestandeskompartimente zu untersuchen. Zu diesem Zweck wurde mit Hilfe eines Krans einerseits das Wachstum, die Schadsymptomatik sowie die Nährstoffsituation der Fichten beurteilt und andererseits die physiologischen Reaktionen wie Photosynthese, Transpiration und osmotische Potenziale im Kronenraum untersucht sowie der Saftfluss und die radialen Durchmesserschwankungen am Stamm bestimmt. Der Schwerpunkt bestand darin, Entwicklungen und Unterschiede dieser Merkmale zu bestimmen und mögliche Einflussfaktoren zu identifizieren. Die Untersuchungen enthalten Ergebnisse von 1993 bis 1996.

Das Dicken- und Höhenwachstum der Austrocknungsfichten war 1993 und 1994 aufgrund der Trockenphasen deutlich eingeschränkt, nach Ende des Trockenstresses trat jedoch eine vollständige Erholung des Höhenzuwachses und eine spürbare Entspannung beim Durchmesserzuwachs ein. Die Fichten der Entsauerungsvariante wiesen einen stetig zunehmenden Anstieg des Durchmesserzuwachses auf, zeigten jedoch keine deutliche Steigerung ihrer Höhenzuwachsleistung. Die Fruktifikation wurde weder durch die Austrocknung noch die Entsauerung nachweislich beeinflusst, bestimmte allerdings nach einer Mast den Höhenzuwachs der folgenden Jahre. Im Kernzeitraum der Trockenexperimente 1993 und 1994 waren in den Nadeln der Austrocknungsfichten die Mangangehalte reduziert und die Aluminiumgehalte erhöht, während sich bei den übrigen Elementen kein dauerhafter Trend entwickelte. Die Austrocknungsfichten verloren infolge der sommerlichen Trockenheit einen hohen Anteil ihrer Nadeln, begannen aber unmittelbar nach Ende des Wasserstresses die Nadelmasse zu ersetzen und zeigten aufgrund steigender Kalzium-, Magnesium- und Mangangehalte einen raschen Rückgang der Vergilbungssymptome. In den Nadeln der Entsauerungsfichten zeigte sich ein Rückgang der Stickstoffgehalte und ein Anstieg der Kalzium-, Magnesium- und Mangangehalte, die ebenfalls zu einem Rückgang der Nadelvergilbungen führte.

Im Verlauf der Gaswechselmessungen zeigte sich, dass die räumliche Heterogenität innerhalb der Kronen groß war und individuelle Unterschiede zwischen den Fichten die Effekte der Versuchsbehandlungen überlagerten. So wurden die engen Zusammenhänge des Gaswechsels zu den Vitalitätsparametern und Nährstoffgehalten genutzt, um den Netto-CO2-Austausch für die Lichtkrone jeder Dachfichte mit Hilfe eines Regressionsmodells zu schätzen. Während der modellierte Netto-CO₂-Austausch der Austrocknungsfichten 1994 und 1995 signifikant vermindert war, zeigte sich 1996 eine deutliche Steigerung des modellierten Netto-CO₂-Austausches, der mit den 1996 an allen Austrocknungsfichten tatsächlich gemessenen Netto-CO₂-Austauschraten im Einklang stand. 1994 zeigten die erhöhten osmotischen Potenziale Wasserstress an. Auf die Wiederbefeuchtung reagierten die Austrocknungsfichten mit einem kurzzeitigen Anstieg der Transpiration. Der modellierte Netto-CO₂-Austausch der Entsauerungsfichten war 1994 und 1995 nicht erhöht, zeigte jedoch 1996 im Vergleich zu den Kontrolldachfichten eine deutliche Steigerung. Die 1996 an allen Entsauerungsfichten tatsächlich gemessenen Netto-CO2-Austauschraten wiesen allerdings keinen Unterschied zur Kontrolle auf. Der Vergleich modellierter und gemessener Daten zeigte, dass das Modell nur für eine grobe Schätzung der Netto-CO₂-Austauschraten geeignet war.

Die Entwicklung der Durchmesserschwankungen verlief zwischen den Austrocknungs- und Kontrollfichten parallel und wurde von der Witterung im Kronenraum stärker beeinflusst als von der Bodenfeuchtigkeit. Die Amplitude der täglichen Schrumpfung war für die Fichten der Fläche D3 in den Trockenjahren allerdings deutlich größer. Die Abnahme des Stammdurchmessers begann mit dem Ansteigen des Xylemflusses, während die Zeitpunkte des minimalen Radius und der maximalen Saftflussrate in Abhängigkeit von der Witterung zeitlich verzögert eintraten. Eine Ableitung der tatsächlichen Wasserabgabe durch Korrelation der Parameter Durchmesserschwankung und Saftfluss scheint bei guten Bodenfeuchteverhältnissen sinnvoll, konnte aber aufgrund des kleinen Datensatzes nicht abschließend vorgenommen werden.

Kurzfassung

Im Rahmen der EU-Projekte EXMAN (Experimental Manipulation of Forest Ecosystems) und NITREX (Nitrogen Saturation Experiments) wurde ein Großexperiment mit permanenter Dachkonstruktion unterhalb der Krone in einem heute 69 jährigen Fichtenbestand (Picea abies [L.] Karst.) im Solling/Deutschland angelegt. In zwei parallelen Experimenten werden die Auswirkungen der seit 1991 reduzierten Einträge von H⁺, SO₄²⁻ und N-Komponenten (Entsauerungsexperiment) beziehungsweise ausgedehnter sommerlicher Trockenperioden mit intensiver Wiederbefeuchtung (Austrocknungsexperiment) untersucht und mit einem Kontrolldach sowie einer Kontrollfläche ohne Dach verglichen. Ziel der vorliegenden Arbeit ist, die durch die verminderten Säure- und Stickstoffeinträge bzw. sommerlichen Trockenperioden in Verbindung mit atmosphärischen Schadstoffeinträgen hervorgerufenen Reaktionen der oberirdischen Bestandeskompartimente darzustellen. Mit Hilfe eines Krans wurden von 1993 bis 1996 das Wachstum, die Schadsymptomatik, die Nährstoffsituation der Nadeln und physiologische Reaktionen wie Photosynthese, Transpiration und osmotisches Potenzial Kronenraum beurteilt sowie der Saftfluss und die radialen im Durchmesserschwankungen am Stamm bestimmt. Darüber hinaus wurden die Beziehungen der erhobenen Parameter zur Witterung und zur Bodenfeuchte untersucht. Beim Entsauerungsexperiment wurden mit vier bis fünfjähriger Verzögerung zeitlich gestaffelte Reaktionen innerhalb der oberirdischen Bestandeskomponente beobachtet. Die Entsauerung der Niederschläge bewirkte zunächst einen Rückgang der Stickstoffgehalte in den Nadeln, der bei gleichzeitigem Anstieg der Kalzium-, Magnesium- und Mangangehalte zu einer ausgewogenen Nährstoffbalance führte. Die verbesserte Nährstoffversorgung trug zu einem Rückgang der Nadelvergilbungen und Nadelverluste und damit zu einem günstigen optischen Erscheinungsbild bei. Am Ende der Untersuchungsperiode konnte ein Anstieg der Netto-Photosyntheseleistung und eine Zunahme des Durchmesser- und Höhenzuwachses beobachtet werden. Beim Austrocknungsexperiment reagierten die Fichten auf den Wassermangel ohne zeitliche Verzögerung und ohne zeitliche Staffelung innerhalb der oberirdischen Bestandeskomponente mit einem Rückgang des Durchmesser- und Höhenzuwachses und sehr starken Nadelverlusten. Es kam zu einer unmittelbaren Reduktion der Photosynthese und Transpiration sowie erhöhten osmotischen Werten. Die starke tägliche Schrumpfung des Stammradius kennzeichnete den angespannten Wasserzustand. Die Nadelelementgehalte wurden durch die Austrocknung mit Ausnahme reduzierter Mangan- und Aluminiumgehalte nicht nachhaltig beeinflusst. Auf die Wiederbefeuchtung reagierten die Fichten kurzfristig mit einem Anstieg der Transpiration, mit einer Abnahme der Nadelverluste und einer schnellen Erholung des Durchmesser- und Höhenzuwachses. Aufgrund steigender Nadel-Magnesiumgehalte durch Ausbringung von Tanksedimenten nach Ende der Austrocknung nahm der Anteil chlorotischer Nadeln ab, so dass die photosynthetische Leistung zunahm.

Abstract

Within the framework of the EU-funded EXMAN (Experimental Manipulation of Forest Ecosystems) and NITREX (Nitrogen Saturation Experiments) project a large scale field experiment with a permanent roof construction below the canopy in a now 69-year-old Norway spruce (Picea abies [L.] Karst.) plantation at Solling/Germany was conducted. In two parallel experiments the responses to reduced throughfall input of H⁺, SO₄²⁻ and Ncompounds since 1991 (clean rain experiment) respectively to extended summer droughts with intensive rewetting (drought experiment) are investigated and evaluated against a roof control and an ambient control plot without roof. The objective of this study is to present the responses of above ground stand parameters to reduced acid and nitrogen inputs respectively summer droughts associated with atmospheric deposition inputs. With the help of a crane growth, vitality, needle nutrition and physiological reactions like photosynthesis, transpiration and osmotic potential in the crown are assessed as well as sap flow and diurnal changes in stem radii are investigated for the years 1993 to 1996. The relations between these parameters and climate as well as soil humidity are determined. With a delay of four to five years after beginning the clean rain experiment a temporal response sequence is observed within the above ground stand parameters. The first result of the reduced acid and nitrogen input was a decrease of the nitrogen needle content, which lead with a simultaneous increase of the calcium, magnesium- and manganese needle content to a well-balanced nutritional condition. The improved nutrition contributed to a decrease of needle chlorosis and needle losses and consequently the trees seemed more vigorous. At the end of the investigated period a rise of net-photosynthesis and an increase of annual diameter- and height increment could be observed. The trees of the drought experiment reacted on the water deficiency without delay and without temporal response sequence in the crown with a strong decrease of annual diameter- and height increment and strong needle losses. It came immediately to a reduction of net-photosynthesis and transpiration as well as to an increase of osmotic potential. A strong daily stem shrinkage marked the strained water situation of the trees. A durable influence of the reduced water supply on the needle contents could not be observed with exception of reduced manganese- and aluminium needle contents. The trees reacted on the rewetting with a short increase of transpiration, with a decline of needle losses and a quick recovery of the annual diameter- and height increment. On account of increasing magnesium needle contents by distribution of tank sediments after the drought period the part of chlorotic needles decreased and the photosythetic capacity increased.

6. Literaturverzeichnis

ALPHEI J, COENEN H (1999) Reaktion von Thekamöben und Fadenwürmern des Bodens. AFZ/Der Wald 54, 64-68.

BACKES K (1996) Der Wasserhaushalt vier verschiedener Baumarten der Heide-Wald-Sukzession. Dissertation d. Math.-Naturw. Fachbereiche, Göttingen.

BÄUMLER R, GOERTLER T, ZECH W (1995) Nährelement- und Schwermetallgehalte in den Nadeln von Fichten und Tannen eines Bergmischwaldes auf Flysch (Tegernseer Alpen). Forstw. Cbl. 114, 30-39.

BEIER C, GUNDERSEN P, HANSEN K, RASMUSSEN L, JOHANSSON UT (1995) Experimental manipulation of water and nutrient input to a Norway spruce plantation at Klosterhede, Denmark. II. Effect on tree growth and nutrition, Plant and Soil, 168-169, 613-622.

BEKER C (1998) Height increment in pine stands of older age classes. Sylwan 142: 9, 43-54.

BENGTSON C (1980) Effects of water stress on Scots pine. In: Structure and Function of Northern Coniferous Forests - An ecosystem study. Ed. T. Persson. Ecol. Bull. 32, 205-213.

BENNER P, SABEL P, WILD A (1988) Photosynthesis and transpiration of healthy and diseased spruce trees in the course of three vegatation periods. Trees: Structure and Function, 223-232.

BEYSCHLAG W, WEDLER M, LANGE OL, HEBER U (1987) Einfluss einer Magnesiumdüngung auf Photosynthese und Transpiration von Fichten an einem Magnesium-Mangelstandort im Fichtelgebirge. AFZ 27/28/29, 738-741.

BLANCK, K, LAMERSDORF NP, BREDEMEIER M (1993) Bodenchemie und Stoffhaushalt auf den Dachflächen im Solling. Forstarchiv 64, 164-172.

BLANCK K, LAMERSDORF NP, DOHRENBUSCH A, MURACH D (1995) Response of Norway spruce forest ecosystems to drouhgt/rewetting experiments at Solling, FRG. Water, Air and Soil Pollution 85, 1251-1256.

BRADFORD KJ, HSIAO TC (1982) Physiological responses to moderate water stress. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds.) Physiological Plant Ecology II, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series 12 B, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 264-324.

BRAEKKE FH, KOZLOWSKI TT (1975) Shrinkage and swelling of stems of *Pinus resinosa* and *Betula papyrifera* in northern Wisconsin. Plant and Soil 43, 387-410.

BREDEMEIER M, BLANCK K, WIEDEY GA (1993) Experimentelle Manipulation des Wasserund Stoffhaushalts in einem Fichtenwald - das Dachprojekt im Solling. Forstarchiv 64, 154-158.

BREDEMEIER M, BLANCK K, DOHRENBUSCH A, LAMERSDORF NP, MEYER AC, MURACH D, PARTH A, XU YJ (1998a) The Solling roof project - site characteristics, experiments and results. For. Ecol. Manage. 101, 57-64.

BREDEMEIER M, BLANCK K, KLINGE R, LAMERSDORF NP, WIEDEY G (1999a) Aufbau und Zielsetzung der Dachexperimente im Solling. AFZ/Der Wald 54, 52-54.

BREDEMEIER M, LAMERSDORF NP, MURACH D, ALPHEI J (1999b) Gesamtbewertung des Ergebnisstandes. AFZ/Der Wald 54, 70-71.

BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (1996) Elementgehalte in Fichtennadeln. Deutscher Waldbodenbericht 1996, Bd. 1, 132.

BÜTTNER G (1997) Die Entwicklung der Ernährungssituation niedersächsischer Waldbäume. Forst u. Holz 52/24, 718-720.

BURG VAN DEN J (1985) Foliar analysis for determinatin of tree nutrient status - a compilation of literature data. Rijksinstituut for Onderzoek in de Bos - en Landschapsbouw "de Dorschkamp" Wageningen, Rapport Nr. 414, 615S.

BURSE KD, SCHRAMM HJ (1996) Waldbodenzustandsbericht für Thüringen. Mitteilungen der Landesanstalt für Wald- und Forstwirtschaft, Heft 10.

CERMÁK J, DEML M, PENKA M (1973) A new method of sap flow rate determination in trees. Biologia Plantarum (Praha)15, 171-178.

CERMÁK J, KUCERA J, PENKA M (1976) Improvement of the method of sap flow rate determination in full-grown trees based on heat balance with direct electric heating of xylem. Biologia Plantarum (Praha) 18, 105-110.

CERMÁK J, KUCERA J (1981) The compensation of natural temperature gradients at the measuring point during the sap flow rate determination in trees. Biol. Plant. 23, 469-471.

CERMÁK J, KUCERA J (1987) Transpiration of mature stands of spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) as estimated by the tree-trunk heat balance method. In: Forest and Watershed Management (Proceedings of the Vancouver Symposium, Aug.1987): IAHS-AISH Publ. No 167.

CHAVES MM, PEREIRA JS (1992) Water stress, CO₂ and climate change. J. of Exp. Botany 43 (253), 1131-1139.

CLINE RG, CAMPELL GS (1976) Seasonal and diurnal water relations of selected forest species. Ecology 57, 367-373.

DOBBS RC, SCOTT DRM (1971) Distribution of diurnal fluctuations in stem circumference of Douglas-Fir. Can. J. For. Res. 1, 80-83.

DOHRENBUSCH A (1983) Ein Beitrag zur Bestimmung von Nadeloberflächen. Flora 174, 447-456.

DOHRENBUSCH A, JAEHNE S (1998) Die Variation der Elementkonzentrationen in einem Fichtenaltbestand. Forstarchiv 69, 199-208.

DOHRENBUSCH A, JAEHNE S, MEYER AC (1999) Reaktionen eines Fichtenaltbestandes auf ein verändertes Wasser- und Nährstoffangebot. AFZ/Der Wald 54, 60-62.

DONG PH, KRAMER H (1987) Zuwachsverlust in erkrankten Fichtenbeständen. AFJZ 158, 122-125.

DREYER E, FICHTER J, BONNEAU M (1994) Nutrient content and photosynthesis of young yellowing Norway spruce trees (*Picea abies* [L.] Karst.) following calcium and magnesium fertilisation. Plant and Soil 160: 1, 67-78.

ELLENBERG H, MAYER R, SCHAUERMANN J (1986) Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986. Ulmer Verlag Stuttgart 507S.

FIEDLER F (1978) Zuwachsverlust infolge des niederschlagsarmen Jahres 1976. Soz. Forstwirtschaft 28, 91.

FIEDLER F (1991) Fichtenzuwachs 1990. Ergebnisse von Zuwachsfeinmessungen an ungeschädigten und immissionsgeschädigten Fichten im Jahre 1990 in Probeflächen des Erzgebirges. Der Wald 14/11, 380-382.

FRANZ F, PRETZSCH H, FOERSTER W (1990) Untersuchungen zum Jahreszuwachsgang geschädigter Fichten in Südbayern. Forst u. Holz 45/16, 461-466.

FUCHS M, SCHULZE ED, FUCHS MI (1977) Spacial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of Northern Germany. II. Climatic control of carbon dioxide uptake. Oecologia (Berl.) 29, 329-340.

GARDNER W, EHLIG CF (1963) The influence of soil water on transpiration by plants. J. of Geophys. Res. 68:29, 5719-5724.

GÄRTNER EJ, URFER W, EICHHORN J, GRABOWSKI H, HUSS H (1990) Mangan - ein Bioindikator für den derzeitigen Schadzustand mittelalter Fichten in Hessen. Forstarchiv 61, 229-232.

GERLACH A (1970) Wald- und Forstgesellschaften im Solling. Schriftenreihe Vegetationskunde 5, 79-98.

GEROLD D (1990) Zuwachs und Ertrag immissionsgeschädigter Wälder im Erzgebirge. AFZ 45, 788-798.

GESSEL SO, TURNER J (1976) Litter production in western Washington Douglas-Fir stands. Forestry 49/1, 63-72.

GRAVENHORST G, SZAREJKO Z (1990) Das Klima des Sollings. Exkursionsführer Solling, Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe B, 17, 5-14.

GROSS K, PHAM-NGUYEN T (1978) Verlauf des Xylemwasserpotentials und des Öffnungszustandes der Stomata von Nadeln junger Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.) am Tage und in der Nacht bei unterschiedlicher Wasserversorgung. Forstw. Cbl. 97, 322-334.

GROSS K, PHAM-NGUYEN T (1987) Einfluß von langfristigem konstanten Wassermengelstreß auf Netto-Photosynthese und das Wachstum von Nadeln junger Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.) und Douglasien [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)Franco] im Freiland. Forstw. Cbl. 97, 322-334.

GROTE R (1993) Physiologische Reaktionen an Altfichten (*Picea abies* [L.] Karst.) unter Trockenstressbedingungen im Solling. Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, 103, Göttingen.

GRUBER F (1990) Verzweigungssystem, Benadelung und Nadelfall der Fichte (*Picea abies*). Contributiones Biologiae Arborum. Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser Verlag. 136S. GRUBER F (1992) Dynamik und Regeneration der Gehölze. Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, 86, Teil I, 420 S.

GRUBER F, HEIMANN J, THORWEST A (1992) Hydraulische Architektur der Fichte. In: Stabilitätsbedingungen von Waldökosystemen. Jahresbericht 1991. Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe B, Bd. 31, 259-280.

GUDERIAN R, KÜPPERS K, SIX R (1985) Wirkungen von Ozon, Schwefeldioxid und Stickstoffdioxid auf Fichte und Pappel bei unterschiedlicher Versorgung mit Magnesium und Kalzium sowie auf die Blattflechte *Hypogymnia physodes*. VDI-Berichte 560, 657-701.

GULDER HJ UND KÖLBEL M (1993) Waldbodeninventur in Bayern. Forstl. Forschungsberichte München Nr. 132.

GUNDERSEN P, BOMANN AW, LAMERSDORF N, MOLDAN F, ANDERSEN BR (1998) Experimental manipulation of forest ecosystems: lessons from large roof experiments. For. Ecol. Manage. 101 (1-3), 339-352.

HABERLE KH (1995) Wachstumsverhalten und Wasserhaushalt eines *Fichtenklones (Picea abies* [L.] Karst.) unter erhöhtem CO₂- und O₃-Gehalten der Luft bei variierter Stickstoff- und Wasserversorgung. Forstl. Forschungsberichte München 150, 136S.

HÄSLER R (1990) Teilprojekt: Gaswechsel der Fichte. Schlußbericht der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmesdorf.

HEIMANN J (1995) Xylemsaftfluß 40-jähriger Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.) im Wassereinzugsgebiet der Langen Bramke, Harz. Dissertation d. Math.-Naturw. Fachbereiche, Göttingen.

HELLKVIST J (1973) The water relations of *Pinus sylvestris*. II. Comparative field studies of water potential and relative water content. Physiol. Plant 29, 371-379.

HELMS JA (1960) Diurnal and seasonal patterns of net assimilation in Douglas-Fir, *Pseudo-tsuga Menziesii* (Mirb.) Franco, as influenced by environment. Ecology 46/5, 698-708.

HERZOG KM, THUM R, HÄSLER R (1994) Diurnal variation in stem radii and tranpiration flow at different crown levels of a Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 23, 143-147.

HERZOG KM, HÄSLER R, THUM R (1995a) Diurnal changes in the radius of supalpine Norway spruce stem: their relation to the sap flow and their use to estimate transpiration. Trees 10:2, 94-101.

HERZOG KM (1995) Water relations of a mature subalpine Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). Dissertation ETH, Schweiz, No 11126

HEUPEL GM (1989) Bodenkartierung der Sollingversuchsflächen Abt. 257. Unveröffentl. Manuskript, Inst. f. Bodenkunde und Waldernährung, Göttingen.

HINCKLEY TM, CHAMBERS JL, BRUCKERHOFF DN, ROBERTS JE, TURNER J (1974) Effect of middayshading on stem diameter, xylem pressure potential, leaf surface resistance, and net assimilation rate in oak sapling. Can. J. For. Res. 4, 296-302.

HINCKLEY TM, BRUCKERHOFF DN (1975) The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. Can. J. Bot. 53, 62-71.

HOLMES JW, SHIM SY (1968) Diurnal change in stem diameter of Canary island pine trees (*Pinus canariensis* C. Smith) caused by soil water stress and varying microclimate. J. of Exp. Botany 19/59, 219-232.

HUBER W (1987) Auswirkung von Waldschäden auf den Zuwachs von jungen Fichten. Forstarchiv 58, 244-249.

HÜTTERMANN A (1983) Auswirkung "saurer Deposition" auf die Physiologie des Wurzelraumes von Waldökosystemen. AFZ 38, 663-664.

HÜTTL RF (1991) Die Nährelementversorgung geschädigter Wälder in Europa und Nordamerika. Freiburger Bodenkundl. Abhandlungen 28.

HÜTTL RF, FINK S, LUTZ HJ, POTH M, WISNIEWSKI J, NAMBIAR EKS, SQUIRE R, CROMER R, TURNER J, BOARDMAN R (1990) Forest decline, nutrient supply and diagnostic fertilization in southwestern Germany and southern California. For. Ecol. Manage. 30:1-4, 341-350.

JAEHNE S (2000) Auswirkungen eines Entsauerungs- und Austrocknungsversuch auf Vitalität und Wachstum eines Fichtenaltbestandes (Dachprojekt im Solling). Dissertation Forstw. Fachbereich, Göttingen.

JURAT R, SCHAUB H, STIENEN H, BAUCH J (1986) Einfluss von Schwefeldioxid auf Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.) in verschiedenen Bodensubstraten. Forstw. Cbl. 105: 2, 105-115.

KAUPENJOHANN MW, ZECH W, HANTSCHEL R, HORN R (1987) Ergebnisse von Düngungsversuchen mit Magnesium an vermutlich immissionsgeschädigten Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.) im Fichtelgebirge. Forstw. Cbl. 106, 78-84.

KANDLER O, MILLER W, OSTNER R (1987) Dynamik der "aktuellen Vergilbung" der Fichte. Epidemiologische und physiologische Befunde. AFZ 42, 715-723.

KELLER T, HÄSLER R (1984) The influence of fall fumigation with ozone on the stomatal behaviour of spruce and fir. Oecologia 64, 284-286.

KELLER T, HÄSLER R (1986) The influence of a prolonged SO_2 fumigation on the stomatal reaction of Spruce. Eur. J. of For. Path. 16, 110-115.

KERN KG, MOLL W (1960) Der jahreszeitliche Ablauf des Dickenwachstums von Fichten verschiedener Standorte im Trockenjahr 1959. AFJZ 131/5, 97-116.

KERN KG (1961) Ein Beitrag zur Zuwachsmessung mit dem Arnsberg-Mikrodendrometer. AFJZ 132, 206-212.

KLEIN B (1980) Zusammenhänge zwischen Immissions- und Trockenresistenz bei Fichte, *Picea abies* (L.) Karst.. Eur. J. of For. Path. 10, 186-190.

KLEPPER B, BROWNING VD, TAYLOR HM (1971) Stem diameter in relation to plant water status. Plant Physiol. 48, 683-685.

KNABE W, COUSEN G (1988) Regionale Verteilung einiger Nähr- und Schadstoffgehalte in Fichtennadeln. Schriftenreihe des Bundesminister für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. Reihe A, 360, 65S.

KOCH E (1979) Das "Sub top dying" der Fichte und das Tannensterben. Forst u. Holzw. 34, 265-269.

KOCH W, MAIER-MAERCKER U (1986) Changes in the humidity response characteristics of *Picea abies* [L.] Karst. produced by fumigation with SO₂. Eur. J. of For. Path.16, 329-341.

KOCH W (1993) Langjähriger Reinluft/Standortsluftvergleich des Gaswechsels von Fichte unter Freilandbedingungen - ein Beitrag zur Waldschadensforschung. Forstl. Forschungsberichte München. 130, 82S.

KOZLOWSKI TT, WINGET CH (1964) Dirunal and seasonal variation in radii of tree stems. Ecology 45, 149-155.

KOZLOWSKI TT, TORRIE JH, MARSCHALL PE (1973) Predictibility of shoot length from bud size *in Pinus resinosa*. Can. J. For. Res. 3, 34-38.

KOZLOWSKI TT (1972) Shrinking and swelling of plant tissues. In: Kozlowski TT (ed.) Water deficit and plant growth. Vol III, 1-64, Acad. Press, New York, London

KOZLOWSKI TT (1982) Water supply and tree growth. Forest Abstr. 43, 57-95.

KRAMER H (1988) Waldwachstumslehre, Paul Parey Verlag, Hamburg, Berlin

KRAMER PJ, KOZLOWSKI TT (1979) Physiology of woody plants., New York, San Francisco, London: Acad. press.

KRONFUSS G, POLLE A, TAUSZ M, HAVRANEK WM, WIESER G (1998) Effects of ozone and mild drought stress on gas exchange, antioxidants and chloroplast pigments in current-year needles of young Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Trees: Structure and Function 12: 8, 482-489.

KÜNSTLE E, MITSCHERLICH G (1975) Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischbestand im Schwarzwald. 1. Teil: Photosynthese. AFJZ 164 3/4, 45-63.

KÜPPERS M, ZECH W, SCHULZE ED, BECK E (1985) CO₂-Assimilation, Transpiration und Wachstum von *Pinus silvestris* [L.] bei unterschiedlicher Magnesiumversorgung. Forstw. Cbl. 104, 23-36.

KÜPPERS M (1988) Water vapour and carbon dioxide exchange of leaves as affected by different environmental conditions. Acta Horticultura 229, 85-112.

LADEFOGED K (1963) Transpiration of forest trees in closed stands. Physiol. Plant.16, 378-414.

LAMERSDORF NP, BLANCK K (1993) Zusammenfassung der ersten Ergebnisse des Solling-Dachprojektes. Forstarchiv 64, 201-204.

LAMERSDORF NP, BLANCK K (1994) Evaluation of fine material input with throughfall for a spruce forest in Solling, FRG, by means of a roof construction. Ecosys. Res. Rep. 20, 168 ff.

LAMERSDORF NP, BEIER C, BLANCK K, CUMMINS T, FARRELL EP, KREUTZER K, RASMUSSEN L, RYAN M, WEIS W, XU YJ (1998) Effect of drought experiments using roof installations on acidification/nitrification of soils. Forest Ecol. and Manage. 101, 95-109.

LAMERSDORF NP (1999) Auswirkungen wiederholter Bodenaustrocknung auf den Stoffhaushalt eines Fichtenwaldökosystems im Solling. Habilitationsschrift am Institut für Bodenkunde und Waldernährung, Göttingen.

LAMERSDORF NP, BREDEMEIER M, BORKEN W, XU YJ (1999) Das Entsauerungs- und Austrocknungsexperiment im Solling. AFZ/Der Wald 54, 55-57.

LANGE OL, GEBEL J, SCHULZE ED WALZ H (1985) Eine Methode zur raschen Charakterisierung der photosynthetischen Leistungsfähigkeit von Bäumen unter Freilandbedingungen -Anwendung zur Analyse "neuartiger Waldschäden" bei Fichte. Forstw. Cbl. 104, 186-198.

LANGE OL, WEIKERT RM, WEDLER M, GEBEL J, HEBER U (1989) Photosynthese und Nährstoffversorgung von Fichten aus einem Waldschadensgebiet auf basenarmen Untergrund. AFZ 3, 55-64.

LANWERT D (1994) Morphologische Untersuchungen an den Kronen junger *Fichten (Picea abies* [L.] Karst.) und ihre Darstellung in einem auf CAD basierenden Modell. Diplomarbeit Forstl. Fachbereich, Göttingen.

LEIKOLA M (1969) The effect of some climatic factors on the daily hydrostatic variations in stem thickness of Scots pine. Ann. Bot. Fenn. 6, 174-181.

LICHTENTHALER HK, SCHMUCK G, NAGEL E, BUSCHMANN C (1986) Messung der Photosynthese gesunder und geschädigter Bäume: Suche nach Parametern zur Früherkennung von Waldschäden. Kernforschungsz. Karlsruhe - Projekt Europäisches Forschungsz., 4, 99-114.

LIU JC, HÄBERLE KH, LORIS K (1995) Untersuchungen zum Einfluß des Matrixpotentials im Boden auf Stammdickenänderungen von Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.). Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde 158: 3, 231-243.

LOVETT GM, LINDBERG SE, RICHTER DD, JOHNSON DW (1985) The effects of acid deposition on cation leaching from three deciduous forest canopies. Can. J. For. Res. 15, 1055-1060.

LÖVDAHL L, ODIN H (1992) Diurnal changes in the stem diameter of Norway spruce in relation to relative humidity and air temperature. Trees 6, 245-251.

MAIER-MAERCKER U, KOCH W (1991) Experiments on the water budget of densely and sparsely needled spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in a declinig stand. Trees 5, 164-170. MAKKONEN-SPIECKER K (1995) Schädigungen durch Trockenstress und Magnesiummangel. AFZ 5, 263-267.

MÄKINEN H, NÖJD,K, MIELIKÄINEN K (2001) Climatic signal in annual growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) in southern Finland. Tress 15/3, 177-185.

MEESENBURG H, MEIWES KJ, RADEMACHER P (1995) Long term trends in atmospheric deposition and seepage output in northwest German forest ecosystems. Water, Air and Soil Pollution 85, 611-616.

MEHNE-JAKOBS B (1996) Magnesium deficiency treatment causes reductions in photosynthesis of well-nourished Norway spruce. Trees 10:5, 293-300.

MENGEL K, BREININGER MT, LUTZ HJ (1990) Effect of simulated acidic fog on carbohydrate leaching, CO₂ assimilation and development of damage symptoms in young spruce trees (*Picea abies* [L.] Karst.). Environmental and Experimental Botany 30: 2, 165-173.

MICHAEL G, TESCHE M, FEILER S, RANFT H, BELLMANN C (1989) Physiologische Reaktionen der Fichte (*Picea abies*) auf komplexen SO₂- und Trockenstress. Teil 2: Reaktionen trockenbelasteter Fichten auf nachfolgende SO₂-Einwirkung. Eur. J. of For. Path. 19, 293-304.

MILLER R (1959) Assimilationsuntersuchungen an Tannen und Fichten einer Naturverjüngung im Bayerischen Wald. Forstw. Cbl. 297-317.

MOLZ FJ, KLEPPER B (1972) Radial propagation of water potential in stems. Agronomy Journal 64, 496-473.

MOLZ FJ, KLEPPER B (1973) On the mechanism of water-stress-induced stem deformation. Agronomy Journal 65, 304-306.

MÜNCH D, FEGER KH, ZÖTTL HW (1990) Nadelvergilbung, Elementverteilung und Wachstum von Fichten eines Hochlagenstandortes im Südschwarzwald. AFJZ 10/11, 210-218.

MURACH D, PARTH A (1999) Feinwurzelwachstum von Fichten beim Dachprojekt im Solling. AFZ/Der Wald 2, 58-59.

NEBE W (1991) Veränderungen der Stickstoff- und Magnesiumversorgung immissionsbelasteter älterer Fichtenbestände in ostdeutschen Mittelgebirgen. Forstw. Cbl. 110, 4-12.

NEHER HV (1993) Effects of pressures inside Monterey pine trees. Trees 8, 9-17.

NILSEN P (1994) Effect of nitrogen on drought strain and nutrient uptake in Norway spruce *Picea abies* [L.] Karst. trees. Plant and Soil 172, 73-85.

NILSSON LO, WIKLUND K (1992) Influence of nutrient and water stress on Norway spruce production in South Sweden - the role of air pollutants. Plant and Soil 147, 215-265.

NILSSON LO, WIKLUND K, HÜTTL RF, NILSSON LO, JOHANSSON UT (1995) Nutrient balance and P, K, Ca, Mg, S and B accumulation in a Norway spruce stand following ammonium sulphate application, fertigation, irrigation, drought and N-free-fertilisation. Plant and Soil 168-169, 437-446.

NILSSON LO, HÜTTL RF (1997) Manipulation of conventional forest mangement practices to increase forest growth. For. Ecol. Manage. 91, 53-60.

OREN R, SCHULZE ED, WERK KS, MEYER J, SCHNEIDER BU, HEILHEIMER BH (1988) Performannce of two *Picea abies* [L.] Karst. stands at different stages of decline. I. Carbon relations and growth. Oecologia 75, 25-37.

PEDERSEN LB, BILLE-HANSEN J, HOVMAND MF, RIIS-NIELSENT (1999) A comparison of litterfall and element fluxes in even aged Norway spruce, Sitka spruce and beech stands in Denmark. For. Ecol. Manage. 114: 1, 55-70.

PERTERER J, KÖRNER CH (1990) Das Problem der Bezugsgröße bei physiologischökologischen Untersuchungen an Koniferennadeln. Forstw. Cbl. 109, 220-241.

PFANZ H, BEYSCHLAG W (1993) Photosynthetic performance and nutrient status of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) at forest sites in the Ore Mountains (Erzgebirge). Trees 7: 2, 115-122.

PISEK A, WINKLER E (1959) Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO₂-Assimilation von Fichte (*Picea Excelsa* Link), Zirbe (*Pinus Cembra* L.) und Sonnenblume (*Hellianthus annuus* L.). Planta 53, 532-550.

PISEK A, TRANQUILLINI W (1951) Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (*Picea excelsa*) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. Physiologia Plantarum 4, 1-21.

PHILIPSON JJ (1987) A review of coning and seed production in *Picea sitchensis*. Biological Sciences 93: 1-2, 183-195.

PURITCH GS (1973) Effect of water stress on photosynthesis, respiration, and transpiration of four *Abies* species. Can. J. For. Res. 3, 293-298.

RAUBUCH M, LAMERSDORF NP, BREDEMEIER M (1999) The impact of reduced atmospheric depositions on soil microbial parameters in a strongly acidified Norway spruce forest at Solling, Germany. J. Plant Nutr. Soil Sci 162, 483-491.

RAWSON HM, CLARKE JM (1988) Nocturnal transpiration on wheat. Aust. J. Plant Physiol. 15, 397-406.

RAVEN PH, EVERT RF, CURTIS H (1988) Biologie der Pflanzen. De Gruyter Verlag, New York, Berlin.

REHFUESS KE (1981): Über die Wirkungen der sauren Niederschläge in Waldökosystemen. Forstw. Cbl. 100, 363-381.

REHFUESS KE, BOSCH C, PFANNKUCH E (1983) Nutrient imbalances in coniferous stands in southern Germany. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae No. 116, 122-130.

REEMTSMA JB (1986) Der Magnesium-Gehalt von Nadeln niedersächsischer Fichtenbestände und seine Beurteilung. AFJZ 157: 10, 196-200.

RHEINHEINER G (1961) Folgeschäden des extremen Sommers 1959 in den Wäldern der Länder Schleswig-Holstein und Hamburg. Forstarchiv 32, 65-72.

RICHTER G (1996) Biochemie der Pflanze, Thieme Verlag, Stuttgart

RIEK W, WOLFF B (1996) Deutscher Beitrag zur europäischen Waldbodenzustandserhebung (Level I). Göttinger Bodenkundliche Berichte, Reihe B, Bd 50.

ROBERTS TM, SKEFFINGTON RA, BLANK LW (1989) Causes of type 1 spruce decline in Europe. Forestry 62, 179-222.

RÖHLE H (1987) Entwicklung von Vitalität, Zuwachs und Biomassenstruktur der Fichte in verschiedenen bayerischen Untersuchungsgebieten unter dem Einfluß der neuartigen Walderkrankungen. Forstl. Forschungsberichte München 83, 122S.

ROSENGREN-BRINCK U, NIHLGARD B (1995) Effect of nutritional status on the drought resistance in Norway spruce. Water, Air and Soil Polution 85, 1739-1744.

SCHAAF W, HÜTTL RF, NILSSON LO, JOHANSSON UT (1995) Effects of Mg(OH)₂-fertilization on nutrient cycling in a heavily damaged Norway spruce ecosystem (NE Bavaria/FRG). Plant and Soil 168-169, 505-511.

SCHEFFER F; SCHACHTSCHABEL P (1989) Lehrbuch der Bodenkunde. Enke Verlag, Stuttgart.

SCHÖPFER W (1961) Beiträge zur Erfassung des Assimilationsapparates der Fichte. Schriftenreihe der Landesforstverwaltung Baden-Württemberg 10, Selbstverlag, Freiburg.

SCHMIDT-VOGT H (1986) Die Fichte. Band II/b Parey Verlag, Hamburg und Berlin

SCHULZE ED, FUCHS MI, FUCHS M (1977a) Spacial distribution of photosythetic capacity and performance in a mountain Spruce forest of northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO₂-uptake in differnt crown layers. Oecologia (Berl.) 29, 43-61.

SCHULZE ED, HALL AE, LANGE OL, WALZ H (1982) A portable steady state porometer for measuring carbon dioxide and water exchanges of leaves under natural conditions. Oecologia (Berl.) 53, 141-145.

SCHULZE ED, CERMÁK J, MATYSSEK R, PENKA M, ZIMMERMANN R, VASICEK F, GRIES W, KUCERA J (1985) Canopy transpiration and water fluxes of the trunk of Larix and Picea trees – a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. Oecologia 66, 475-483.

SCHULZE ED (1989) Air pollution and forest decline in an Spruce (*Picea abies*) forest. Sciences 244, 776-783.

SEITH B, GEORGE E, MARSCHNER H, WALLENDA T, SCHAEFFER, C, EINIG, W, WINGLER A, HAMPP R (1996) Effects of varied soil nitrogen supply on Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). I. Shoot and root growth and nutrient uptake. Plant and Soil 184: 2, 291-298.

SEUFERT G, ARNDT U (1989) Untersuchungen zur chronischen Wirkung von gasförmigen und gelösten Stoffen auf junge Tannen, Fichten und Buchen in Modellökosystemen. In: BML-Forschungsprogramm Waldschäden durch Luftverunreinigungen 1986-1988. Mitt. d. Bund. Forsch. Anst. f. Forst- u. Holzw. Hamburg, Nr.163, 9-96.

SIMMONEAU T, HABIB R, GOUTOULY JP, HUGUET JG (1993) Diurnal changes in stem diameter depend upon variations in water content: direct evidence in peach trees. J. of Exp. Botany 44 (260), 615-621.

SMITH RF, GREENWOOD MS (1997) Effects of cone-induction treatments on black spruce (*Picea mariana*) current-year needle development and gas exchange properties. Tree Physiology 17: 6, 407-414.

SOGN TA, ABRAHAMSEN G (1997) Effects of N and S deposition on leaching from an acid forest soil and growth of Scots pine (Pinus sylvestris L.) after 5 years of treatment. Forest Ecology and Management 103: 2-3, 177-190.

SPELSBERG G (1992) Erfahrungsbericht über fünf Jahre Zuwachsmessungen mit dem Dauerumfangmessband. Forstarchiv 63, 112-116.

SPIECKER H, HILDEBRAND EE, EVERS FH (1992) Ernährung und Zuwachs von Fichten in einem langfristig beobachteten Düngungsversuch im Buntsandstein-Schwarzwald. Forst u. Holz 47, 112-116.

TAYLOR GE JR, HANSEN PJ, BALDOCCI DD (1988) Pollution deposition to individual leaves and plant canopies: sites of regulation and relationship to injury. In: Heck WW (ed) Assessment of crop loss from air pollutants. Elsevier, London, 227-257.

TENHUNEN JD, MEYER A, LANGE OL, GATES DM (1980a) Development of a photosynthesis model with emphasis on ecological applications (V). Oecologia 45, 147-155.

THORWEST A (1994) Gaswechsel 40-jähriger Fichten (*Picea abies* [L.] Karst) im Wassereinzugsgebiet der Langen Bramke/ Harz. Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, 117,Göttingen.

TRANQUILLINI W (1963) Die Abhängigkeit der Kohlensäureassimilation junger Lärchen, Fichten und Zirben von der Luft- und Bodenfeuchte. Planta (Berl.) 60, 70-94.

TRANQUILLINI W (1992) Wasserhaushalt. In : Lyr H, Fiedler HJ, Tranquillini W (eds.), Physiologie und Ökologie der Gehölze. Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, 161-201.

TVEITE B, ABRAHAMSEN G, HUSE M (1994a) Trees Nutrition. In: Long-term experiments with acid rain in Norwegian forest ecosystem. Ecological studies 104, 141-179, Springer Verlag.

TVEITE B, ABRAHAMSEN G, HUSE M (1994b) Trees Growth. In: Long-term experiments with acid rain in Norwegian forest ecosystem. Ecological studies 104, 180-203, Springer Verlag.

TYREE MT, YANG S (1990) Water-storage capacity of Thuja, Tsuga and Acer stems measured by dehydration isotherms. Planta 182, 420-426.

ULRICH B (1981) Theoretische Betrachtungen des Ionenkreislaufs in Waldökosystemen. Zeitung für Pflanzenernährung und Bodenkunde 144, 647-659.

ULRICH B, MATZNER E (1983) Ökosystemare Wirkungsketten beim Wald- und Baumsterben. Forst- u. Holzw. 18, 468-474.

ULRICH B (1986) Die Rolle der Bodenversauerung beim Waldsterben: Langfristige Konsequenzen und forstliche Möglichkeiten. Forstw. Cbl. 105:421-453.

ULRICH, B (1993) 25 Jahre Ökosystem- und Waldschadenserhebung im Solling. Stand und Ausblick. Forstarchiv 64, 147-152.

VOGEL M (1994) Automatische Radialzuwachsfeinmessung in einem Fichtenaltbestand und Möglichkeiten der Interpretation kurzfristiger Schwankungen der Zuwachswerte. AFJZ 165, 2, 34-40.

VON WILLERT, DJ, RAINER M, HERPPICH W (1995) Experimentelle Pflanzenökologie. Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

WEDLER M, WEIKERT RM, LIPPERT M (1995) Photosynthetic performance, chloroplast pigments and mineral content of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) exposed to SO₂ and O₃ in an open-air fumigation experiment. Plant, Cell and Environment 18: 3, 263-276.

WEHRMANN J (1961) Die Auswirkungen der Trockenheit von 1959 auf die Elementversorgung bayerischer Kiefernbestände. Forstw. Cbl. 80, 272-287.

WEIHS U (1993) Walderneuerung auf Problemstandorten – ein Baumartenanbau und ein Düngeversuch. Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, 102, Göttingen.

WEIKERT RM, WEDLER M, LIPPERT M, SCHRAMEL P, LANGE OL (1989) Photosythetic performance, chloroplast pigments and mineral contents of variuos needle age classes of spruce (*Picea abies*) with and without new flush: An experimental approach for analysing forest decline phenomena. Trees 3: 161-172.

WERK KS, OREN R, SCHULZE ED, ZIMMERMANN R, MEYER J (1988) Performance of two *Picea abies* [L.] Karst. stands at different stages of decline. III. Canpoy transpiration of green trees. Oecologia (Berl.) 76,519-524.

WIESER G, HAVRANEK WM (1993) Einfluss der Nährstoffversorgung auf den Gaswechsel von Fichten. Centralblatt für das Gesamte Forstwesen 110: 3, 135-149.

WILD A, FORSCHNER W (1990) Vergleiche physiologischer und biochemischer Untersuchungen an immissionsgeschädigten Fichten in Zusammenhang mit den neuartigen Waldschäden an einem Standort im Nordschwarzwald. Kernforschungsz. Karlsruhe – Projekt Europäisches Forschungsz. 61, 297-309.

WOODMAN JN (1971) Variation of net photosynthesis within the crown of a large forestgrown conifer. Photosynthetica 5 (1) 50-54.

WRONSKI EB, HOLMES JW, TURNER NC (1985) Phase and amplitude relations between transpiration, water potential and stem shrinkage. Plant, Cell and Environment 8, 692-700.

WYTTENBACH A, SCHLEPPI P, TOBLER L, BAJO S, BUCHER J, HÜTTL RF, NILSSON LO, JOHANSSON UT (1995) Concentrations of nutritional and trace elements in needles of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) as functions of the needle age class. Plant and Soil 168-169, 305-312

XU YJ, BLANCK K, BREDEMEIER M, LAMERSDORF NP (1998) Hydrochemical input-output budgets for a clean rain and drought experiment at Solling. Forest Ecol. Manage. 101, 295-306.

ZECH W, POPP E (1983) Magnesiummangel, einer der Gründe für das Fichten- und Tannensterben in NO-Bayern. Forstw. Cbl 102, 50-55.

ZIMMERMANN R, OREN R, SCHULZE ED, WERK KS (1988) Performance of two *Picea abies* [L.] Karst. stands at different stages of decline, II. Photosynthesis and leaf conductance. Oecologia 76, 513-518.

ZIMMER-RINDERLE U, LICHTENTHALER HK (1992) Jahresverlauf der Photosyntheseaktivität geschädigter Fichten im Nordschwarzwald (Standort Schöllkopf). Kernforschungszentrum Karlsruhe – Projekt Europäisches Forschungszentrum 94, 81-92.

ZÖTTL HW, HÜTTL R (1985) Schadsymtome und Ernährungszustand von Fichtenbeständen im südwestdeutschen Alpenvorland. AFZ 40, 197-199.

7. Anhang

Anhang I

1.Berechnung der Transpirationsrate (E)

$$T_{TG} = \frac{MF}{TG} \cdot dh \cdot 3600$$

$$T_{LA} = \frac{MF}{PLA \cdot KO} \cdot dh \cdot \frac{60}{1000}$$

$$T_{PLA} = \frac{MF}{PLA} \cdot \frac{dh}{1000}$$

es gilt:

- T_{TG} = Transpirationsrate pro Trockengewicht und Stunde [mmol·g⁻¹]
- T_{LA} = Transpirationsrate pro tatsächliche Blattfläche und Sekunde [mmol·m⁻²·s⁻¹]
- T_{PLA} = Transpirationsrate pro projizierte Blattfläche und Sekunde [mmol·m⁻²·s⁻¹]
- LA = tatsächliche Blattfläche $[m^2]$
- PLA = projizierte Blattfläche $[m^2]$
- MF = Massenfluss $[mol \cdot s^{-1}]$
- TG = Trockengewicht [mg]
- dh = tatsächliche H₂O-Differenz zwischen Mess- und Referenzgas [ppm = μ l·l⁻¹]
- KO = Konversionsfaktor

Der molare Massenfluss (nach Caemmerer und Farquhar, 1981):

$$MF = Flow \cdot \frac{Flow}{60 \cdot 22.414} \cdot \frac{P - ee/1000}{P - eo/1000} \cdot \left(1 - \frac{0.13 \cdot ee}{P \cdot 1000}\right)$$

Es gilt:

- Flow = gemessene Durchflussrate $[1 \cdot min^{-1}]$
- P = aktueller Luftdruck (festgesetzt auf 970 mbar)
- ee = Wasserdampfdruck vor der Meßküvette [mbar]
- eo = Wasserdampfdruck in der Meßküvette [mbar]

Sättigungs-Wasserdampfdruck (nach der Magnus-Formel, modifiziert):

Um den Wasserdampfdruck in der Küvette (eo) bestimmen zu können, wird zunächst der Wasserdampfdruck bei Sättigung (ek) aus den gemessenen Temperatur- und Luftfeuchtewerten ermittelt, auf die jeweilige relative Luftfeuchtigkeit bezogen und mit der tatsächlichen H₂O-Differenz verrechnet.

$$ek = 6.107 \cdot 10^{\frac{7.5 \cdot T_K}{273.3 + T_K}}$$

$$ee = ek \cdot \frac{RH}{100}$$

$$eo = ee + dh \cdot \frac{P}{1000}$$

Es gilt:

- ek = Wasserdampfdruck bei Sättigung
- T_k = Temperatur in der Messküvette [°C]
- RH = relative Luftfeuchtigkeit in der Messküvette [%]
- dh = tatsächliche H₂O-Differenz zwischen Mess- und Referenzgas [ppm = μ l·l⁻¹]
- P = aktueller Luftdruck (festgesetzt auf 970 mbar)

Die tatsächliche H2O-Differenz zwischen Mess- und Vergleichsgas

Die tatsächliche H₂O-Differenz (dh) wird aus der gemessenen Binos-Differenz (d_{H2O}), dem gerätespezifischen Korrekturfaktor und dem aktuellen Luftdruck berechnet.

$$dh = \frac{dH_2O}{ke} \cdot \frac{Pn}{P}$$
 wobei $dH_2O = E_{MP} - E_{ZP}$ ist.

Es gilt:

- E_{MP} = gemessene H₂O-Differenz bei gefüllter Küvette [ppm = μ l·l⁻¹]
- E_{ZP} = gemessene H₂O-Differenz bei leerer Küvette [ppm = μ l·l⁻¹]
- ke = gerätespezifischer Korrekturfaktor
- Pn = Luftdruck bei Kalibrierung (ca. 1000 mbar)
- P = aktueller Luftdruck (festgesetzt auf 970 mbar)

Der gerätespezifische Korrekturfaktor und Taupunkt

Der gerätespezifische Korrekturfaktor wurde aus der mitgelieferten Eichkurve nach der Gleichung y = a * x + b (a = 0.02625 und b = 1.315) und dem jeweiligen Taupunkt (TP) der Küvettenluft nach MONTEITH & UNSWOTH (1990) berechnet:

$$TP = \frac{273.3}{\left(\frac{7.5}{\log_{10} ee - \log_{10} 6.107}\right) - 1}$$

2. Berechnung der Netto-CO₂-Austauschrate

$$A_{TG} = \frac{MF}{TG} \cdot dc - T_{TG} \cdot 3600 \cdot ca$$

$$A_{LA} = \frac{MF}{PLA \cdot KO} \cdot dc - \frac{T_{PLA}}{1000} \cdot 60 \cdot ca$$

$$A_{PLA} = \frac{MF}{TG} \cdot dc - \frac{T_{PLA}}{1000} \cdot ca$$

Es gilt:

 $\begin{array}{ll} A_{TG} &= CO_2 \text{-} \text{Austauschrate pro Trockengewicht und Stunde } [\mu \text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}] \\ A_{LA} &= CO_2 \text{-} \text{Austauschrate pro Trockengewicht und Stunde } [\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}] \\ A_{PLA} &= CO_2 \text{-} \text{Austauschrate pro projizierter Blattfläche und Sekunde } [\mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}] \end{array}$

ca = Außenkonzentation an CO₂ [ppm], entspricht 340 ppm

dc = tatsächliche CO₂-Differenz zwischen Mess- und Referenzgas [ppm = μ l·l⁻¹]

Die tatsächliche CO2-Differenz zwischen Mess- und Vergleichsgas

Die tatsächliche CO_2 -Differenz (dh) wird aus der gemessenen Binos-Differenz (d_{CO2}) und dem aktuellen Luftdruck berechnet.

$$dc = \frac{-C_{MP} + C_{ZP}}{P}$$
 wobei $d_{CO_2} = C_{MP} - C_{ZP}$ ist

3. Berechnung der Leitfähigkeit für H₂O (gw) und CO₂ (gc)

$$gw = TPLA \cdot \frac{1000}{\frac{ek - eo}{P}} \cdot \left(1 - \frac{ek + eo}{2 \cdot 1000 \cdot P}\right)$$

$$gc = \frac{gw}{1.56}$$

Dach	Jahr	Jan	Feb	März	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Non	Dez	Summe	N/Baum
D1	1993	s. F.	310	10	26	31	74	182	118	100	217	769	60	1897	70.26
	1994	46	0	152	24	16	18	55	59	99	14	4	21	508	18.81
	1995	35	8	4	1	0	0	2	4	11	6	4	0	75	2.78
	1996	0	0	9	0	10	1	5	45	33	103	nv	nv	206	7.63
D2	1993	s. F.	306	3	18	10	45	182	270	138	308	1260	113	2653	106.12
	1994	34	0	148	20	21	21	66	55	81	10	7	28	491	19.64
	1995	19	4	3	0	0	0	4	3	9	9	10	0	61	2.44
	1996	0	0	18	0	6	2	3	54	20	87	nv	nv	190	7.60
D3	1993	s. F.	302	9	33	13	54	182	178	116	233	770	45	1935	80.63
	1994	31	0	59	11	12	11	18	23	9	5	3	23	205	8.54
	1995	9	6	3	0	0	0	3	5	32	13	3	0	74	3.08
	1996	0	0	21	3	7	2	7	61	21	203	nv	nv	325	13.54

Anhang II

Anhang II: Jährlicher Verlauf des Zapfenfalls von 1993 bis 1996. (Anzahl Fichten pro Fläche D1= 27; D2 = 25; D3 = 24)

Annang III											
	D1	D2	D4	D3	D1	D2	D4	D3			
1996		diesjährig	ge Nadeln	-		einjährige	Nadeln				
N	^{2,4*} 12.9	^{1*} 14.0	^{1*} 14.2	14.2	^{4*} 12.9	13.5	^{1*} 14.2	14.2			
Р	1.22	1.22	1.27	1.21	^{2*} 1.05	^{1*} 0.95	1.04	1.02			
S	1.01	0.96	1.00	0.97	^{2*} 1.18	^{1*} 1.03 ^{*3,4}	1.14 ^{*2}	1.14 ^{*2}			
к	^{2,4*} 3.96 ^{1*} 5.04 ^{1*} 4.88		^{1°} 4.88	5.02	3.82	4.20	4.30	4.66			
Na	^{4*} 0.07	^{4*} 0.07 ^{*4}	^{1,2*} 0.05 ^{*2}	0.06	^{4*} 0.06	^{4*} 0.06	^{1,2*} 0.04 ^{*3}	0.06 ^{*4}			
Ca	^{2,4*} 2.84	^{1*} 1.67 ^{*3}	^{1*} 1.83	2.24*2	^{2,4*} 3.74	^{1*} 2.31	^{1*} 2.39	3.07			
Mg	^{2,4*} 0.79	¹ 0.49 ³	1^0.57	0.66 ⁻²	^{2,4*} 0.59	¹ 0.33 ³	1.0.35	0.46 ^{^2,4}			
Mn	^{2,4*} 1.31	^{1,0*} 0.71 ^{*4}	^{1,2*} 0.99 ^{*2}	0.87	^{2,4*} 1.68	^{1*} 0.96	^{1*} 1.21	1.14			
Fe	0.05	0.05	0.05	0.05	0.06	0.06	0.07	0.07			
AI	0.01	0.00	0.00	0.00	0.06	0.05^{*3}	0.04 ^{*3}	0.07 ^{*2,4}			
Ca/Al	Al-Gehalte zur	m Teil unter die	e Nachweisgrer	ize gesunken	Al-Gehalte zur	n Teil unter die	Nachweisgren	ize gesunken			
C/N	^{4*} 40.0	37.5	36.6	36.4	40.1	38.8	37.1	36.9			
1995		diesjährig	ge Nadeln			einjährige					
N	^{2,4*} 13.8	^{1*} 15.3	^{1*} 15.0	15.4	^{2,4*} 13.5	^{1*} 14.6	^{1*} 15.2	14.2			
Р	^{2*} 1.13	^{1*} 1.25	1.17	1.18	0.99	1.00	1.09	0.97			
S	1.09	1.08	1.10	1.08	1.22	1.13	1.21	1.15			
к	^{2*} 5.18	^{1*} 6.71	6.19	6.75	^{2,4*} 4.44	^{1*} 5.18	^{1*} 5.50	5.87			
Na	0.02	0.01	0.02	0.01	0.05	0.02	0.03	0.02			
Ca	^{2,4*} 3.01	^{1*} 2.15	^{1*} 2.18	2.70	4.01	3.11	2.92	2.53			
Mg	^{2,4*} 0.82	^{1*} 0.64	^{1*} 0.56 ^{*3}	0.72 ^{*4}	0.56	0.45 ^{*3}	0.43 ^{*3}	0.42 ^{*2,4}			
Mn	^{2*} 1.35	^{1*} 1.02	1.12	1.03	1.80	1.43	1.49	0.98			
Fe	0.05	0.05	0.05	0.06	0.07	0.06 ^{*3}	0.07	0.07 ^{*2}			
AI	0.08	0.08	0.09	0.09	0.13	0.13 ^{*3}	0.13 ^{*3}	0.19 ^{*2,4}			
Ca/Al	^{2,4*} 43.0	^{1*} 28.3	^{1*} 26.9	30.3	31.1	24,4 ^{*3}	23,4 ^{*3}	15,2 ^{*2,4}			
C/N	^{2,4*} 38.6	^{1*} 35.2	^{1*} 35.5	34.5	^{4*} 39.5	37.1	^{1*} 35.0	37.8			
1994		diesjährig	ge Nadeln			einjährige	e Nadeln				
N	^{2*} 13.1	^{1*} 13.9	13.5	13.3	13.0	13.8	13.6	13.0			
Р	^{2*} 1.11	^{1*} 1.20	1.17	1.12	0.92	0.96 ^{*3}	0.99 ^{*3}	0.88 ^{*2,4}			
S	1.02	1.01	1.06	1.00	1.12	1.08	1.19	1.11			
К	^{2,4} *5.30	^{1°} 6.28	^{1°} 6.18	6.32	4.80	5.10	5.20	5.23			
Na	0.02	0.02	0.03	0.02	0.06	0.03	0.05	0.06			
Ca	2.50	2.05	2.01	1.76	2.95	2.71	2.98 ^{*3}	2.02 ^{*4}			
Mg	0.66	0.60	0.59	0.57	0.39	0.36	0.36	0.31			
Mn	1.15	0.97 ⁻³	1.09 ⁻³	0.73* ^{2,4}	1.46	1.30 ⁻³	1.63 ⁻³	0.82 ^{-2,4}			
Fe	0.06	0.05	0.05	0.05	0.08	0.07	0.10	0.08			
AI	0.05	0.06	0.06	0.09 ^{-2,4}	0.12	0.14 ⁻³	0.14 ^{*3}	0.19 ^{-2,4}			
Ca/Al	⁴ 49.3	37.5 [°]	35.5 °	22.3 2,4	24.5	19.9 °	22.8 °	11.6 ^{2,4}			
C/N	39.4	37.4	38.5	39.5	39.7	37.6	38.1	36.9			
1993		diesjährig	ge Nadeln	*2	einjährige Nadeln						
Ν	14.8	15.6 ^{°3}	15.4	14.2 -	13.6	14.5	14.2	13.5			
Р	1.20	1.26 [°]	1.22 °	1.11 -,+	0.98	1.01 °	1.03 °	0.88 2,4			
S	1.13	1.13 °	1.13 °	1.01 2,4	1.22	1.16	1.23	1.17			
К	4.92	5.38	5.01	4.86	4.61	4.71	4.50	4.55			
Na	0.05	0.05	0.04	0.05	0.10	0.08	0.06	0.08			
Ca	1.82	1.72	2.14 ^{°3}	1.34 4	2.31	2.26	2.98	1.76 ^{^4}			
Mg	0.49	0.46	0.54 ^{*3}	0.42 ^{*4}	0.29	0.28	0.33*3	0.25 ^{*4}			
Mn	0.96	0.86 ^{*3}	1.09 ^{*3}	0.54 ^{*2,4}	1.24	1.11 ^{*3}	1.52 ^{*3}	0.66 ^{*2,4}			
Fe	0.08	0.07	0.09	0.07	0.10	0.10	0.12	0.10			
AI	0.09	^{4*} 0.10 ^{*4}	^{2*} 0.08 ^{*2}	0.09	0.17	0.19	0.14 ^{*3}	0.19 ^{*4}			
Ca/Al	^{4*} 13.1	11.9	^{0*} 18.2	10.7 ^{*4}	^{4*} 9.47	8.12	^{1*} 14.46 ^{*3}	6.4 ^{*4}			
C/N	36.2	34.0 ^{*3}	33.7 ^{*3}	38.4 ^{*2,4}	40.2	37.6	0.0	40.9			

Anhang III

Anhang III Tab.1: Element-Konzentrationen in mg·g⁻¹ TG und Ergebnisse der Varianzanalysen zu Nährstoffunterschieden in ¹/₂- und 1¹/₂-jährigen Fichtennadeln der untersuchten Flächen von 1993 bis 1996. (Um Unterschiede auf die Entsauerung bzw. Austrocknung zurückführen zu können, wurde Varianzanalysen nur mit den Flächen D2 und D4 durchgeführt. Die mit Stern hochgestellten Ziffern geben signifikante Unterschiede an.

hochgestellte Ziffer links = Varianzanalyse mit Fichten der Flächen D1, D2 und D4 (Effekte der Entsauerung) hochgestellte Ziffer rechts = Varianzanalyse mit Fichten der Flächen D2, D3 und D4 (Effekte der Austrocknung)

			NH ₄ -N	NO ₃ -N	NH ₄ +NO ₃	PO ₄ -P	SO ₄ -S	Ca	Mg	Mn	K	Na	Fe	Al
Dach 1	Input	00 zu n = dS.	J 0.69	-0.58	-0.18	-0.10	0.12	-0.11	0.28	-0.01	-0.43	-0.38	0.79	0.46
		01 zu n = dS.	J 0.88*	-0.72	-0.21	-0.13	-0.03	0.01	0.04	0.36	-0.35	-0.07	0.64	0.76
		00 zu n = dV.	J 0.87*	0.59	0.76	0.73	0.71	0.97**	0.97**	0.78	0.71	-0.11	0.74	0.67
		01 zu n = dV.	J 0.96**	0,85*	0.94**	0,82*	0.68	0.85*	0.88*	0.98*	0.81*	-0.01	0.58	0.56
	Bilanz	00 zu n = dS.	J 0.69	-0.92	-0.92	-0.21	-0.64	-0.09	0.19	0.13	-0.47	0.06	0.55	-0.72
		01 zu n = dS.	J 0.88*	-0,97*	-0.96**	-0.26	-0.53	0.04	-0.14	0.55	-0.39	-0.50	0.61	-0.69
		00 zu n = dV.	J 0.80*	-0,84**	-0.66	0.74	0.53	0.98**	0.95**	0.73	0.70	0.17	0.70	0.79
		01 zu n = dV.	J 0.96**	-0.69	-0.36	0.83*	0.67	0.89*	0.83	0.97**	0.80*	-0.72	0.48	-0,95**
Dach 2	Input	00 zu n = dS.	J -0.15	0.51	0.12	-0.61	0.66	-0.05	-0.11	0.23	-0.29	0.75	0.11	0.52
		01 zu n = dS.	J -0.27	0.51	0.04	-0.67	0.56	-0.72	-0.11	-0.56	0.14	-0.46	0.75	0.94**
		00 zu n = dV.	J 0.55	0.86*	0.74	0.59	0.55	0.52	-0.79	0.43	-0.36	0.93*	0.87*	0.71
		01 zu n = dV.	J 0.68	0.90*	0.83*	0.55	0.71	-0.40	-0.76	-0.28	0.09	0.23	0.66	0.82*
	Bilanz	00 zu n = dS.	J -0.13	-0.41	-0.48	-0.36	-0.07	-0.09	0.13	-0.68	-0.33	-0.43	-0.29	-0.41
		01 zu n = dSJ	J -0.25	-0.49	-0.61	-0.39	-0.31	-0.70	0.06	0.29	0.08	-0.82	0.07	-0.22
		00 zu n = dV.	J 0.55	-0.67	-0.59	0.60	0.46	0.53	-0.65	-0.32	-0.38	0.79	0.85*	-0.71
		01 zu n = dV.	J 0.67	-0.60	-0.45	0.56	0.60	-0.39	-0.61	0.48	0.08	-0.16	0.53	-0.73
Dach 3	Input	00 zu n = dS.	J 0.16	0.45	0.26	0.01	0.42	-0.70	-0.41	-0.69	-0.21	-0.57	0.53	0.21
		01 zu n = dS.	J -0.12	0.07	-0.06	-0.09	-0.18	-0.80	-0.18	-0.54	-0.21	-0.57	0.53	0.21
		00 zu n = dV.	J 0.44	0.64	0.59	0,93*	0.44	-0.42	-0.14	-0.85*	-0.30	0.05	0.62	0.70
		01 zu n = dV.	J 0.76	0.76	0.82*	0.95*	0.63	-0.77	-0.12	-0.95**	-0.04	0.22	0.22	0.54
	Bilanz	00 zu n = dSJ	J -0.09	-0.47	-0.40	-0.32	-0.13	-0.78	-0.32	-0.79	-0.14	-0.16	-0.13	-0.22
		01 zu n = dSJ	J 0.20	-0.72	-0.36	-0.23	0.46	-0.71	-0.59	-0.83*	-0.01	-0.80	0.46	0.60
		00 zu n = dV.	J 0.48	-0.01	0.18	0.96**	0.25	-0.26	-0.11	-0.87*	-0.50	0.38	0.66	-0.69
		01 zu n = dV.	J 0,82*	0.00	0.32	0.97**	0.58	-0.64	-0.15	-0.93*	-0.13	0.14	0.36	-0.44
Dach 0	Input	00 zu n = dS.	J 0.10	0.11	0.11	0.89	0.28	-0.05	0.38	0.19	-0.90*	-0.97*	0.60	0.01
		01 zu n = dSJ	J -0.34	-0.46	-0.40	0.06	0.24	0.01	0.17	0.38	-0.38	-0.58	0.55	0.11
		00 zu n = dV.	J -0.55	0.08	-0.21	-0.12	0.59	0.50	-0.88	0.40	-0.49	0.50	-0.05	0.56
		01 zu n = dV.	J -0.60	-0.43	-0.54	-0.59	0.64	0.72	-0.41	0.51	-0.50	0.34	0.44	0.79
	Bilanz	00 zu n = dS.	J 0.18	-0.83	-0.93*	0.89	-0.24	0.32	0.61	0.47	-0.82	-0.69	0.71	0.10
		01 zu n = dS.	J -0.31	-0.17	-0.44	0.11	-0.29	0.43	0.58	0.42	-0.72	-0.82	0.39	0.14
		00 zu n = dV.	J -0.58	-0.22	-0.37	0.29	0.66	0.50	-0.98**	-0.38	-0.57	0.25	-0.53	-0.39
		01 zu n = dV.	J -0.64	0.54	0.44	-0.68	0.71	0.75	-0.03	-0.78	-0.58	-0.74	0.05	-0.58

Anhang III

Anhang III Tab. 2: Korrelationskoeffizienten zwischen Element-Gehalten ½-jähriger (00) und 1½-jährigen (01) Nadeln und Input der Elemente der Kronentraufe bzw. Input-Output (Bilanz) der Elemente in der Bodenlösung. dSJ bedeutet, dass die Nadelelement-Gehalte zur Kronentraufe/Bilanz desselben Jahres in Beziehung gesetzt wurden.

dVJ bedeutet, dass die Nadelelement-Gehalte zur Kronentraufe/Bilanz des Vorjahres in Beziehung gesetzt wurden.

Anhang IV

	1	~^^				m\//LIE	٨	1		^				m\\//LIE	٨
Davimble	ы		ст		¹ h ⁻¹ l or			Deursble	NI	IIIA _{real}	1		ь ⁻¹ 1 от		
Bauminr.	N		51	[mmoi·g13	·ii] SI			Bauminr.	N		151	[mmoi·g13 ·	1] 5		
646	3	94.0 2	41.4	13.9	8.8	6.8	120.3	660	3	147.6	15.3	17.4	3.3	8.5	86.3
647	3	114.3	6.2	17.3	1.9	6.6	117.8	662	3	125.8	6.6	15.2	3.9	8.3	107.8
648	3	91.8	2.5	16.5	2.5	5.6	111.5	663	3	-	-	-	-	-	-
649	3	125.0	3.8	17.3	2.8	7.2	107.1	664	3	131.9	7.7	16.9	3.0	7.8	105.5
650	3	97.8	5.2	17.2	3.4	5.7	162.7	676	3	114.5	2.3	16.3	2.7	7.0	92.4
651	3	88.2	9.6	15.2	1.8	5.8	106.6	678	3	133.8	7.1	20.3	2.7	6.6	129.1
652	3	131.6	3.6	20.3	4.4	6.5	105.8	679	3	124.5	4.9	18.9	3.3	6.6	108.7
682	2	93.8	6.9	14.2	2.6	6.6	112.1	680	3	106.1	5.7	13.0	2.0	8.1	128.3
683	3	85.7	6.9	15.0	1.6	5.7	112.3	703	3	83.6	4.7	8.7	0.5	9.6	120.7
684	3	91.3	5.8	16.3	0.4	5.6	106.4	704	3	97.1	5.0	13.2	1.3	7.3	125.6
685	3	77.1	8.6	14.0	2.6	5.5	191.2	705	3	123.1	4.1	16.5	2.2	7.5	140.8
686	3	98.8	5.7	16.7	1.9	5.9	122.0	706	3	100.0	5.0	14.5	2.4	6.9	98.1
687	3	94.5 1	11.3	17.5	2.3	5.4	144.8	707	3	78.0	3.5	7.5	0.8	10.4	120.0
693	3	79.6	1.8	12.5	1.3	6.4	135.9	718	3	112.4	5.4	13.7	1.1	8.2	120.9
694	3	103.8	8.4	20.6	1.8	5.0	94.8	719	6	108.9	4.6	13.0	3.3	8.4	113.9
695	2	95.5	2.4	12.5	1.2	7.7	100.9	740	3	103.6	9.1	11.9	2.3	8.7	133.7
696	2	128.9	1.9	18.5	0.3	7.0	132.7	741	3	87.5	22.3	12.3	2.4	7.1	96.7
697	4	83.9	7.4	10.6	1.9	7.9	125.2	742	3	133.5	13.3	17.5	3.8	7.6	112.6
698	3	95.2 2	26.3	12.4	3.8	7.6	103.0	744	3	103.2	6.0	13.8	1.3	7.5	104.4
723	6	91.0	6.9	9.4	1.5	9.7	119.3	745	3	109.0	7.7	13.1	1.3	8.3	131.8
724	3	99.5	6.9	14.4	1.3	6.9	96.4	746	3	62.9	1.8	7.0	0.4	8.9	114.2
725	2	147.8	6.2	21.6	0.6	6.9	114.0	758	3	101.4	6.8	10.3	2.6	9.9	121.4
726	2	118.2	1.5	18.4	1.5	6.4	135.4	760	3	102.9	6.8	12.4	3.3	8.3	131.0
733	3	109.0 1	11.1	12.8	2.6	8.5	109.4	MW-D3	72	108.7	-	13.8	-	8.1	115.6
735	3	89.6	5.0	11.1	1.3	8.1	126.4	ST-D3		19.7	-	3.4	-	1.0	14.2
736	3	115.6	8.9	14.3	2.3	8.1	136.6	593	1	99.2	0.0	11.1	0.0	9.0	98.1
737	3	119.9	4.8	15.0	1.7	8.0	104.1	570	1	104.0	0.0	14.9	0.0	7.0	108.7
MW-D1	80	102.3	-	15.4	-	6.8	120.5	569	1	109.6	0.0	12.8	0.0	8.6	114.3
ST-D1		17.1	-	3.0	-	1.1	20.8	601	1	89.9	0.0	10.8	0.0	8.3	93.9
547	2	96.3 2	23.1	18.9	4.4	5.1	101.3	613	1	104.1	0.0	16.7	0.0	6.2	97.1
549	2	99.4	5.4	20.6	3.7	4.8	95.5	636	1	104.1	0.0	16.5	0.0	6.3	116.1
551	2	99.4	1.4	11.8	0.6	8.4	93.1	638	1	65.1	0.0	8.9	0.0	7.3	107.4
561	2	100.9	4.6	9.6	0.2	10.5	107.2	639	1	95.8	0.0	14.6	0.0	6.5	102.3
562	2	120.2 1	12.4	13.6	1.7	8.8	105.5	611	1	108.6	0.0	14.9	0.0	7.3	96.7
564	5	84.5	9.1	10.3	1.5	8.2	92.5	602	1	98.4	0.0	11.4	0.0	8.6	98.9
566	2	102.7 1	18.2	19.8	3.8	5.2	100.3	MW-D0	10	97.9		13.3		7.5	103.4
567	2	102.3	1.0	19.2	7.0	5.3	89.0	ST-D0		12.3		2.5		1.0	7.4
595	2	78.4	13.9	10.4	1.1	7.5	106.1								
596	2	92.9	11.3	11.1	2.6	8.4	99.0								
597	2	102.1 1	15.8	13.5	2.8	7.6	138.7								
599	2	125.3	3.1	13.8	0.9	9.1	99.5								
614	2	90.3	8.8	10.1	0.7	8.9	88.7								
615	2	96.7 1	15.8	10.5	1.0	9.2	104.0								
617	2	130.2	6.6	19.9	3.0	6.5	94.5								
616	2	122.7	6.2	14.3	0.8	8.6	100.2								
626	2	95.1 2	25.6	10.9	0.3	8.7	103.7								
627	2	73.1	2.2	7.7	2.9	9.5	91.5								
628	2	126.3	9.5	21.6	2.6	5.9	111.3								
629	2	75.7	18.0	11.5	1.1	6.6	79.3								
630	2	113.7	6.1	15.4	1.7	7.4	105.5								
631	2	108.2	8.6	16.6	1.9	6.5	101.1								
632	2	89.0	1.0	10.3	1.0	8.6	113.2								
633	2	100.8	3.6	16.8	0.7	6.0	121.9								
MW-D2	51	101.1	-	14.1	-	7.6	101.8	1							
ST-D2		15.5	-	4.0	-	1.6	11.7								

Anhang IV: Mittlerer Netto-CO₂-Austausch mA_{real} und Transpirationsrate mT_{real} mit Standardabweichung ST sowie Wassernutzngsquotient mWUE_{real} und die modellierte Netto-CO₂-Austauschrate A_{mod} in der Lichtkrone der Fichten 1996. (N = Anzahl der Gaswechselmessungen pro Fichte)

LEBENSLAUF

Ann-Carolin Meyer

23. März 1967	geboren in Bremen
1973-1977	Grundschule Rablinghausen in Bremen
1977-1983	Gymnasium Butjadingerstraße in Bremen
1983-1986	Gymnasium am Leipnizplatz in Bremen Abschluß: Allgemeine Hochschulreife
1986-1987	Praktikum an der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Agrikulturchemie und Umwelthygiene in der Sektion Düngung, Bern, Schweiz
1987-1993	Studium an der Georg-August-Universität in Göttingen Studiengang: Forstwissenschaften Abschluß: Diplom-Forstwirtin
1994-1998	Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für Waldbau der gemäßigten Zonen und Waldökologie der Georg-August- Universität in Göttingen
1999-2000	Geburt und Erziehung einer Tochter (Elternzeit)
2001	Abschluss der Promotion (mündl. Prüfung am 1.6.2001)
2002	Geburt und Erziehung einer zweiten Tochter (Elternzeit)