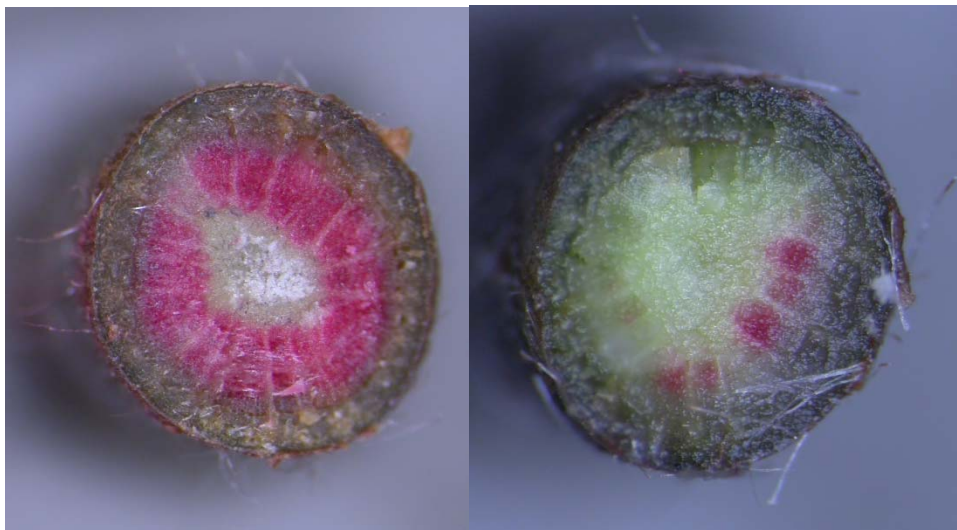


Schlussbericht des Projektes

Einfluss des Klimawandels auf Wasserbeziehungen verschiedener Waldbaumarten

im Forschungsprogramm Wald und Klimawandel

Sabine Braun, Sven Eric Hopf, Raphael Mainiero



25.02.19



Institut für Angewandte Pflanzenbiologie AG Witterswil

Autoren

Sabine Braun¹, Sven Eric Hopf¹, Raphael Mainiero¹

¹Institut für Angewandte Pflanzenbiologie AG, Benkenstrasse 254A, 4108 Witterswil

Ein Projekt-Schlussbericht aus dem Forschungsprogramm «Wald und Klimawandel» von BAFU und WSL (www.wsl.ch/wald_klima)

Projektlaufzeit: 01.08.2011 bis 31.07.2015.

Zitierung

Braun, S., Hopf, S.E., Mainiero, R. (2019). Einfluss des Klimawandels auf Wasserbeziehungen verschiedener Waldbaumarten. Schlussbericht eines Projekts im Forschungsprogramm "Wald und Klimawandel" von BAFU und WSL. Witterswil, Institut für Angewandte Pflanzenbiologie AG.

Im pdf-Format zu beziehen über www.wsl.ch/wald_klima

Dank

Mit täglichen, räumlich interpolierten Klimadaten lieferten Beat Rihm und Jan Remund, Meteotest Bern, eine wichtige Grundlage für die Berechnungen mit dem hydrologischen Modell Wasim-ETH, dessen Anwendung in verdankenswerter Weise durch Dr. Karsten Jasper und Dr. Jürg Schulla unterstützt wurde. Besonderer Dank geht an Prof. Hervé Cochard, der wertvolle Hinweise über die Messung der Kavitation und Literaturstudien gab. Die Isotopenanalysen wurden in verdankenswerter Weise am PSI bei Dr. Rolf Siegwolf durchgeführt, der auch bei der Interpretation der Daten Unterstützung leistete.

©Institut für Angewandte Pflanzenbiologie, Witterswil AG, 2019

Inhalt

Inhalt	2
Zusammenfassung	3
Abstract.....	4
1 Einfluss des Klimawandels auf Wasserbeziehungen verschiedener Waldbaumarten ...	5
1.1 Hintergrund	5
1.2 Projektziele	5
2 Kavitationsgefahr bei verschiedenen Baumarten.....	7
2.1 Methodisches	7
2.2 Baumartenvergleiche in der Literatur	8
2.3 Eigene Messungen.....	11
2.3.1 Hintergrund	11
2.3.2 Probenahme	11
2.3.3 Vorbehandlung der Proben und Leitfähigkeitsmessung.....	11
2.3.4 Erntezeitpunkt und Probenaufsättigung.....	11
2.3.5 Zentrifugenmethode	12
2.3.6 Druckmanschette	14
2.3.7 Bench drying.....	15
2.3.8 Färbung aktiver Leitgefäße mit Safranin.....	16
2.4 Schlussfolgerungen zur Kavitation	17
3 Wasserpotential- und Stammflussmessungen in situ.....	18
4 Stabile Isotope in Stammscheiben und Trockenheit	21
4.1 Material und Methoden	21
4.1.1 Stammproben.....	21
4.1.2 Auswertungen	23
4.1.3 Trockenheitsindikatoren	24
4.1.4 Statistische Auswertung.....	24
4.2 Ergebnisse.....	25
4.2.1 Buchen.....	25
4.2.2 Fichten.....	25
4.2.3 Eichen	25
4.3 Diskussion der Isotopenmessungen	32
4.4 Schlussfolgerungen der Isotopenmessungen.....	34
5 Schlussfolgerungen	35
6 Literatur.....	36

Zusammenfassung

Die Trockenheitsempfindlichkeit verschiedener Baumarten wurde einerseits durch die Bestimmung der Kavitationsempfindlichkeit und andererseits durch Analyse von stabilen Isotopen in Jahrringen ermittelt.

Die Kavitation, d.h. das Abreißen der Wasserfäden im Xylem unter grosser Wasserspannung, ist ein Prozess, dessen Bedeutung bei der Trockenheitstoleranz von Bäumen anerkannt ist. Zur Bestimmung der Kavitationsempfindlichkeit werden Äste einer stufenweisen Behandlung unterworfen, die die Wasserspannung erhöht, und nach jeder Stufe wird die Wasserleitfähigkeit gemessen. Allerdings zeigte sich im Laufe der Untersuchungen, dass die Probenvorbereitung und die Messung anfällig auf Artefakte sind. Deshalb wurde schliesslich auf eigene Bestimmungen verzichtet und eine Auswertung von Literaturdaten vorgenommen. Diese erlauben –jeweils innerhalb von Koniferen und Laubbäumen – die Erstellung einer Rangliste der Trockenheitsempfindlichkeit. Überraschend empfindlich ist die Waldföhre, während ringporige Arten entgegen früherer Annahmen nicht kavitationsempfindlicher sind als zerstreutporige.

Messungen des Stammwasserpotentials an Eichen während einer Trockenperiode lassen vermuten, dass Kavitation verursachende Wasserspannungen auch in situ auftreten. Trotz der hohen Spannungen wurde der Wasserfluss der Eichen nur etwa auf die Hälfte reduziert.

Die Analyse stabiler Isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) in der Biomasse gibt Auskunft über vorausgegangene Gaswechselprozesse. $\delta^{13}\text{C}$ ist ein Mass für das Verhältnis zwischen der CO_2 -Konzentration im Innern der Stomata (ci) und in der Aussenluft (ca). $\delta^{18}\text{O}$ ist abhängig von der Zusammensetzung des Bodenwassers und der Anreicherung durch Transpiration. Die Isotope wurden in einzelnen Jahrringen von Buchen, Fichten und Eichen analysiert. Da die Holzbildung und Trockenheitsereignisse zeitlich zum Teil auseinanderliegen, wurden Trockenheitsindikatoren über verschiedene Perioden der Vegetationsperiode getestet. Als Trockenheitsindikatoren wurden die Klimatische Wasserbilanz und das Verhältnis zwischen aktueller und potentieller Evapotranspiration gewählt. Erstere ergab die besseren und plausibleren Beziehungen mit $\delta^{13}\text{C}$, letztere mit $\delta^{18}\text{O}$. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Buche mit einer verminderten stomatären Leitfähigkeit auf Trockenheit im laufenden Jahr reagiert, die Fichte auf Trockenheit im Vorjahr. Bei der Eiche lassen sich die Ergebnisse eher als Stimulation durch Trockenheit interpretieren.

Abstract

The drought sensitivity of several tree species was evaluated by determination of the cavitation sensitivity and by analysis of stable isotopes in year rings.

Cavitation, i.e. the interruption of water transport in the xylem by high water tension, is a process which is acknowledged to be significant for the drought tolerance of trees. It is determined by subjecting branches to a treatment which increases the water tension stepwise. After each step the water conductivity is measured. However, during the course of the investigations it got obvious that the sample preparation and the measurement are subject to various artefacts. It was finally decided to resign own measurements and to concentrate on data from the literature. There is much information available which allows to establish a ranking list within conifers and deciduous trees. *Pinus sylvestris* is surprisingly sensitive, while ring porous trees are, in contradiction to previous assumptions, not more sensitive than diffuse porous species.

Monitoring of the stem water potential of oaks during a drought period simultaneously with sap flow measurements suggests that the water tensions connected with cavitation occur also in situ. In spite of high tensions the water flux of the oaks was reduced only by about 50%.

The analysis of stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) in the biomass gives information about previous gas exchange processes. $\delta^{13}\text{C}$ is a measure for the ratio of the CO_2 concentration inside the stomata (ci) and in the outside air (ca). $\delta^{18}\text{O}$ depends on the composition of the soil water and the accumulation during transpiration. The isotopes were measured in single year rings from beech, Norway spruce and oaks selected for wet and dry years. As wood formation and drought events may differ in time, several drought indicators varying in their accumulation time over the season were tested. The climatic water balance and the ratio between actual and potential evapotranspiration were used as drought indicators. The former gave better and more plausible relations with $\delta^{13}\text{C}$, the latter with $\delta^{18}\text{O}$. The results suggest that beech reacts to drought in the current year with reduced stomatal conductance, Norway spruce to drought in the previous year. Oak seems to be rather stimulated by drought.

1 Einfluss des Klimawandels auf Wasserbeziehungen verschiedener Waldbaumarten

1.1 Hintergrund

Trockenheit wird in Zukunft eine wesentlich wichtigere Rolle im Waldbau spielen. Es ist daher wichtig, dass die damit verbundenen Prozesse verstanden werden. Eine aktuelle Übersicht über den Stand des Wissens geben Choat et al. (2018). Bäume verfügen über verschiedene Mechanismen um trockene Perioden zu überdauern. So wird Trockenstress durch die Aufnahme von Wasser aus einer grossen Bodentiefe, in der die Austrocknung geringer ist, vermieden. Der Abwurf von Laub verringert die verdunstende Oberfläche, aber auch die Assimilationsfläche für den Rest der Vegetationsperiode (Hochberg et al. 2017). Spaltenschluss oder Laubabwurf können eine Verminderung der Kohlenstoffreserven zur Folge haben (McDowell et al. 2008). Trockenheit führt zu erhöhter Wasserspannung in den Leitgefässen und zum Abreissen der Wasserleitung (Kavitation oder Emboliebildung). Die Wasserspannung, die eine 50%ige Reduktion der Wasserleitfähigkeit bewirkt (Ψ_{50}), ist eine wichtige ökologische Kenngrösse. Je höher die dem Ψ_{50} zugeordnete Wasserspannung ist, umso resistenter ist der Baum gegen Kavitation. Allerdings muss dieser Wert mit den im natürlichen Lebensraum vorkommenden Wasserspannungen verglichen werden. Die Differenz zwischen diesen beiden Werten wird "safety margin" (Sicherheitsabstand) genannt. Es ist vor allem dieser Sicherheitsabstand, der für die Trockenheitsempfindlichkeit entscheidend ist. Bei Überschreiten gewisser Schwellenwerte der Kavitation ist keine Erholung mehr möglich, und es tritt Mortalität ein (Urli et al. 2013). In der Praxis ist ein erhöhter Parasitenbefall eine häufige Folge einer Schwächung der Bäume durch Trockenstress (McDowell et al. 2011). Hier sind vor allem Fichtenborkenkäfer und Hallimasch zu nennen. Auch das Triebsterben der Föhren durch den Pilz *Sphaeropsis sapinea* (=Diplodia pinea) wird durch Trockenheit stark gefördert (Blodgett et al. 1997).

1.2 Projektziele

Die Forstwirtschaft muss auf den Klimawandel durch die Auswahl trockenoleranter Baumarten reagieren. Sie braucht daher Entscheidungshilfen zur Auswahl. Ziel des hier vorgestellten Projektes war es, diese Trockentoleranz aus zwei verschiedenen Blickwinkeln zu beurteilen, die einen Artenvergleich ermöglichen sollten.

Einerseits ist die Empfindlichkeit gegenüber Kavitation entscheidend, ob sich ein Baum von einer akuten Trockenphase erholen kann oder ob er abstirbt (Choat et al. 2012, Engelbrecht 2012). Im Projekt war die Messung der Kavitationsempfindlichkeit an Zweigen von verschiedenen Baumarten durch Anlegen einer stufenweise zunehmenden Wasserspannung und anschliessenden Messung der Wasserleitfähigkeit geplant. Andererseits geben stabile Isotope bzw. deren Differenz zu den Isotopen in Luft oder Regenwasser Auskunft über vergangene Gaswechselprozesse, d.h. über die Wassernutzungseffizienz und über stomatare Leitfähigkeit (Scheidegger et al. 2000). Die Wassernutzungseffizienz, d.h. die Menge

verbraucht Wasser pro fixierter Einheit Kohlenstoff, ist eine Kenngrösse, die aus der Differenz zwischen ^{13}C und ^{12}C in der Biomasse ($\delta^{13}\text{C}$) berechnet werden kann. Das schwerere Sauerstoffisotop ^{18}O wird bei Wasserverdunstungsprozessen angereichert und wird in Differenz zu ^{16}O ($\delta^{18}\text{O}$) analysiert. Da stabile Isotope auch rückwirkend z.B. in Jahrringen analysiert werden können, eignen sich diese Indikatoren für zeitliche und räumliche Vergleiche. Die Interpretation von $\delta^{13}\text{C}$ ist etwas einfacher als diejenige von $\delta^{18}\text{O}$, da im Falle des Sauerstoffs die Referenzgrösse, $\delta^{18}\text{O}$ im Regenwasser, starke räumliche und zeitliche Schwankungen aufweist (Allen et al. 2018).

2 Kavitationsgefahr bei verschiedenen Baumarten

2.1 Methodisches

Die Kavitationsempfindlichkeit wird im Labor an geernteten Ästen bestimmt. Entweder misst man den aktuellen Leitfähigkeitsverlust, indem man die Wasserleitfähigkeit einer Probe unmittelbar nach der Ernte und nach nachfolgender Aufsättigung bestimmt. Oder man erzeugt die Wasserspannung künstlich, z.B. durch Austrocknenlassen („bench drying“), Zentrifugierung (Cochard et al. 2005) oder durch Anlegen einer Druckmanschette („air-inject-method“, Cochard et al. 2010). Im Anschluss an die Behandlung wird die Wasserleitfähigkeit gemessen.

Die genannten Methoden sind mit verschiedenen Fehlermöglichkeiten behaftet (Cochard et al. 2010, Cochard et al. 2013). Wenn nicht die aktuelle Wasserleitfähigkeit bestimmt wird, ist eine genügende Aufsättigung der Leitgefäße mit Wasser vor der Messung essentiell (Abb. 1). Bei der Zentrifugenmethode ist die Probenlänge beschränkt, und es können nur mittlere Wasserspannungen (bis -2.56 MPa) erzeugt werden. Die limitierte Wasserspannung führt dazu, dass es bei Baumarten mit einer hohen Kavitationsresistenz (oft Koniferen) schwierig sein kann, eine ausreichend hohe Wasserspannung für den Ψ_{50} zu erzielen (vgl. Abb. 8). Die beschränkte Probenlänge ist vor allem kritisch bei Laubbäumen, deren Gefäße bis zu 100 cm lang sein können (Abb. 2). Beidseitig offene Leitgefäße in einem Astabschnitt haben eine zu schnelle Abnahme der Leitfähigkeit bei der Durchflussmessung zur Folge. Das Resultat ist eine r-förmige Kurve (r-shaped), bei welcher die Kavitationsempfindlichkeit einzelner Baumarten stark überschätzt wird (Cochard et al. 2010; Abb. 3, vgl. auch Abb. 6). Die Druckmanschette erlaubt zwar längere Proben, aber das Anlegen der Messmanschette an oft gekrümmte Äste ist schwierig. Zudem ist das konventionell verfügbare System auf einen Astdurchmesser von 12 mm begrenzt.

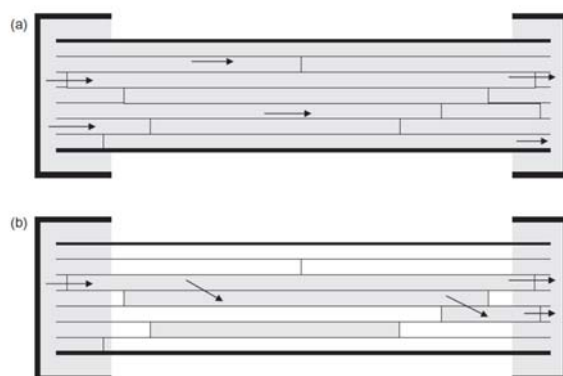


Abb. 1: Hypothetischer Xylemwasserfluss in zentrifugierten Segmenten. Beispiel a) zeigt eine Kontrolle, die unter Wasser geschnitten wurde. Beispiel b) zeigt eine Probe, in die bei der Probenvorbereitung Luft in alle gegen die Schnittstelle offenen Gefäße eingedrungen ist. Ein Wasserfluss kann nur noch entlang der Pfeile erfolgen (Cochard et al. 2010).

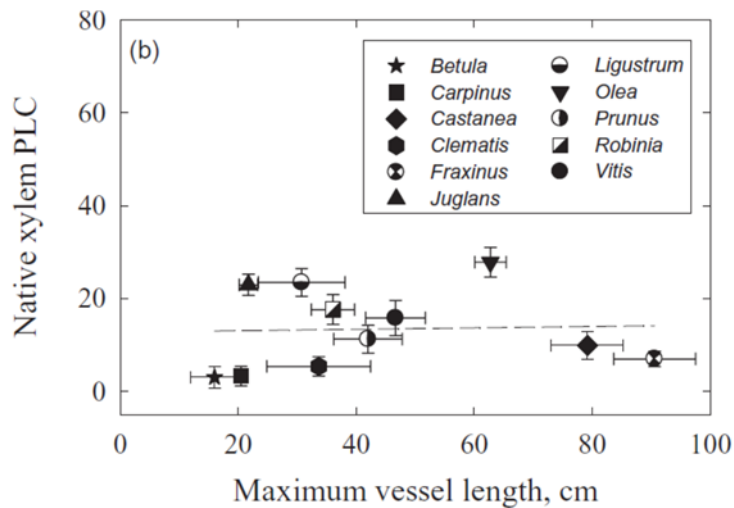


Abb. 2: Gefäßlängen verschiedener Baumarten (aus Cochard et al. 2010). Die Y-Achse gibt den unter natürlichen Bedingungen auftretenden Leitfähigkeitsverlust um die Mittagszeit an (%).

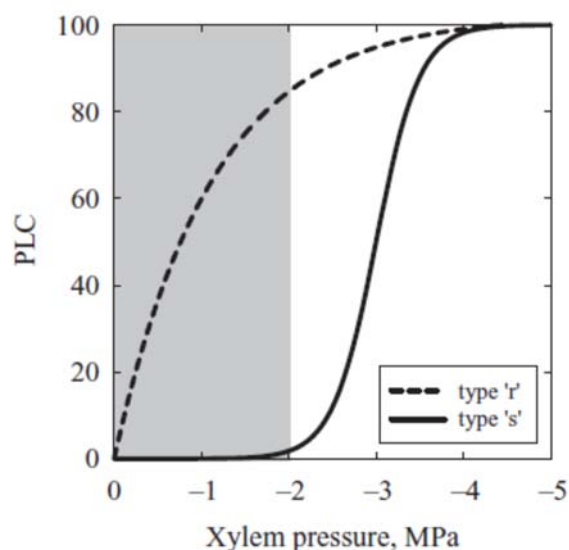


Abb. 3: Artefakt der Kavitationsbestimmung durch beidseitig offene Gefässe: r- und s-förmige Kurven (Cochard et al. 2010).

Die aktuelle Kavitation kann auch sichtbar gemacht werden, indem die aktiven Leitgefässe mit einem Farbstoff (z.B. 0.1% Safranin) eingefärbt werden. Die Lösung wird unter einem geringen Überdruck (10 kPa), der nur reversible Embolien entfernt, in die Probe eingebracht. In einem darauf vorgenommenen Querschnitt sind die aktiven Leitgefässe rot markiert.

2.2 Baumartenvergleiche in der Literatur

Choat et al. (2012) verglichen die Kavitationsempfindlichkeit sehr vieler verschiedener Baumarten, unter anderem auch von Arten, die in der Schweiz heimisch sind. Abb. 4 zeigt

Ψ_{50} - und Ψ_{88} -Werte dieser Baumarten, die aus einer der Arbeit beigelegten Tabelle entnommen wurden. Die Nadelbäume haben einen höheren Ψ_{50} -Wert und scheinen damit im Prinzip resistenter gegenüber Kavitation zu sein. Der Tod tritt jedoch bei unterschiedlichen Leitfähigkeitsverlusten ein: 50% bei Koniferen und 88% bei Laubböhlern (Urli et al. 2013, Choat et al. 2018). Deshalb wurde eine weitere Abbildung erstellt, die den Ψ_{50} -Wert der Koniferen mit dem Ψ_{88} -Wert der Laubbäume vergleicht (Abb. 5). Demnach gehören Bergahorn und Föhre zu den kavitationsempfindlichsten Arten. Stieleiche und Spitzahorn sind etwas resistenter. Am anderen Ende der Skala stehen Traubeneiche, Flaumeiche und Kirsche, wobei die Zahlen für letztere Arten aus nur je einer Publikation stammen. Bei den Arten im mittleren Bereich der Reihe (Spitzahorn bis Douglasie) besteht kein Unterschied. Bemerkenswerterweise unterscheiden sich ringporige und zerstreutporige Arten nicht grundlegend in der Kavitationsempfindlichkeit. Erstere Arten transportieren Wasser grösstenteils im jüngsten Jahrring und haben weitere und längere Gefässe, während letztere die Leitfähigkeit des Xylems über mehrere Jahre aufrechterhalten. Ringporig sind bei uns z.B. Eichen, Ulmen und Eschen, zerstreutporig Buchen, Linden und Ahorne. Frühere Arbeiten, die einen Unterschied in der Kavitationsempfindlichkeit postulierten, unterlagen dem Artefakt beidseitig offener Gefässe bei der Leitfähigkeitsmessung.

In Anbetracht dessen, dass an heissen Tagen im Laub Wasserspannungen von -3 bis -4 MPa erreicht werden können, ist die Sicherheitsmarge zwischen der Wasserspannung, bei der Kavitation auftritt, und der aktuellen Wasserspannung ziemlich schmal, ist aber für das Überleben entscheidend. Pflanzen mit einer hohen Leitfähigkeit neigen zu einer höheren Kavitationsempfindlichkeit, aber auch zu einer besseren Erholungskapazität als Pflanzen mit einer tieferen Leitfähigkeit (Meinzer et al. 2010). Ob ein Wiederbefüllen der Gefässe während der Vegetationsperiode möglich ist, ist Teil einer Debatte unter Spezialisten. Schenk und Espino (2011) postulieren, dass der nächtliche Saftfluss dem Wiederbefüllen luftgefüllter Leitgefässe dient, während Cochard (pers. Mitt.) davon ausgeht, dass luftgefüllte Gefässe durch Thyllen verschlossen werden und damit einer weiteren Funktion, aber auch der Messung, entzogen werden.

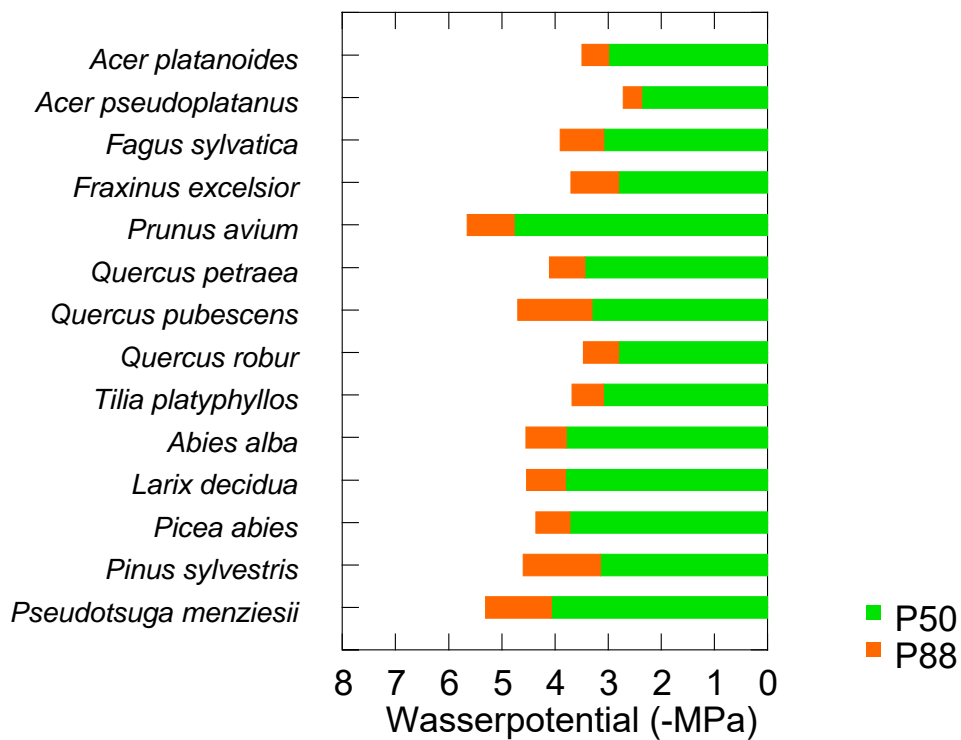


Abb. 4: Ψ_{50} und Ψ_{88} -Werte aus der Literatur für verschiedene einheimische Baumarten. Daten aus Choat et al. 2012, mit Ergänzung durch H. Cochard (pers. Mitt.)

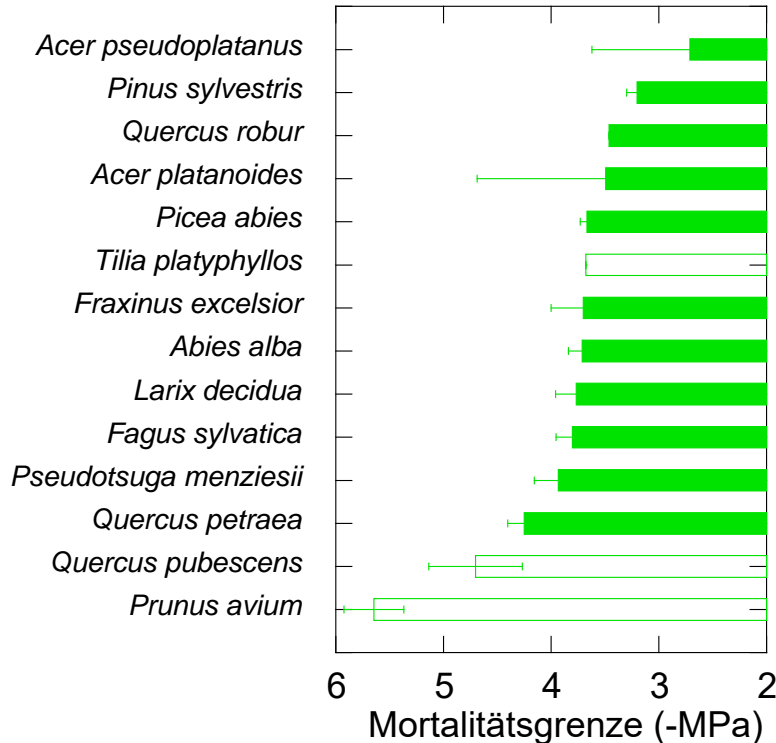


Abb. 5: Aus den Daten von Abb. 4 abgeleitete Mortalitätsgrenze. Ψ_{88} -Wert für die Laubbäume, Ψ_{50} -Wert für Nadelholz; Uri et al. 2013). Die Daten sind Mittelwerte und Standardfehler von 1-35 Studien, wobei die nicht ausgefüllten Säulen die Arten kennzeichnen, für die nur eine Publikation vorliegt.

2.3 Eigene Messungen

2.3.1 Hintergrund

Geplant war, die Kavitationsempfindlichkeit einer Reihe von einheimischen Baumarten anhand von Ästen aus dem Lichtkronenbericht durch künstliche Erzeugung von Spannungen zu untersuchen.

2.3.2 Probenahme

Mit dem Baumsteiger wurden Äste aus dem oberen Lichtkronenbereich von verschiedenen Baumarten geerntet. Untersucht wurden Buchen, Bergahorn, Stieleichen, Traubeneichen, Linden, Fichten, Lärchen und Douglasien. Pro Erntekampagne wurden Proben von 2-3 Bäumen entnommen, um die rasche Verarbeitung im Labor sicherzustellen. Die Schnittstellen wurden mit Parafilm verschlossen und die Äste wurden, in 110l Plastiksäcke verpackt, innerhalb von 8 Stunden ins Labor gebracht und zur Messung vorbereitet.

2.3.3 Vorbehandlung der Proben und Leitfähigkeitsmessung

Die geernteten Zweige wurden unter Wasser auf die gewünschte Länge geschnitten und von Seitenästen befreit. Wunden wurden mittels Parafilm hydraulisch isoliert. Vorhandene Embolien wurden durch eine Spülung über Nacht mit einer Nährstofflösung nach Hacke und Jansen (2009) unter einem Druck von ca. 20 kPa entfernt. Die Leitfähigkeitsmessung wurde anschliessend mit der gleichen Nährlösung unter einem Druck von rund 3 kPa durchgeführt, wobei der Volumenstrom mit einem Massenflusssensor (ASL 1600-10, Sensirion, Stäfa, Switzerland; Empfindlichkeit bis $1 \mu\text{l min}^{-1}$) gemessen wurde. Druck (SI Systems, Nördlingen, Germany) und Raumtemperatur wurden kontrolliert. Die Messungen wurden in einer Klimakammer durchgeführt. Die anfängliche Leitfähigkeit wurde als Wert v_0 definiert. Die Zweige wurden mittels unterschiedlicher Methoden sukzessive höheren Wasserspannungen ausgesetzt. Jeweils im Anschluss wurde die hydraulische Leitfähigkeit ermittelt (v_n). Der Leitfähigkeitsverlust (percent loss of conductivity, PLC) wurde folgenermassen berechnet:

$$PLC = 1 - \frac{v_n}{v_0}$$

Die ermittelten relativen Leitfähigkeiten wurden einer gemischten logistischen Regression unterworfen, um den Ψ_{50} -Wert zu berechnen. Diese Regressionsform wurde aus theoretischen Überlegungen gewählt, da die Kavitation ein Prozess ist, der von 100% Leitfähigkeit zu 0% Leitfähigkeit führt. Qualitativ gute Kavitationskurven lassen sich sehr gut mit der Regression berechnen (vgl. Abb. 9), während starke Abweichungen von dieser Kurvenform auf ein Problem hinweisen.

2.3.4 Erntezeitpunkt und Probenaufsättigung

Während für das bench drying nur belaubtes Probematerial nach einer längeren Niederschlagsperiode verwendet werden kann, können für die air-inject-method auch im Winterhalbjahr Proben geerntet werden. Nach einer Reihe von Testversuchen mit unregelmässigem Messverlauf stellte sich allerdings die Frage, ob diese Proben durch die tiefen Tempe-

raturen und der Bildung von „Winterembolien“ und Gefässverstopfungen (Thyllen) beeinflusst sein könnten. Tyree und Sperry (1989) berichten über eine Abnahme der Leitfähigkeit in Ästen von Zuckerahorn im Winter von 80-100%.

Auch das vorgängige Aufsättigen der Proben warf Fragen auf. Können Leitgefässe durch das Aufsättigen beschädigt werden? Werden dadurch alte, verstopfte Gefässe wieder aktiviert, was zu einer Überschätzung der Leitfähigkeit führen würde?

2.3.5 Zentrifugenmethode

Bei der Zentrifugenmethode wird der zur Kavitationsbildung benötigte Druck durch Zentrifugation erzeugt. Aufgrund der Beschreibung von Alder et al. (1997) wurde ein Rotor selbst entworfen (Foto 2). Die maximale Drehzahl in der zur Verfügung stehenden Zentrifuge liegt bei 5000 rpm. Dies entspricht einer maximalen Xylemwasserspannung von -2.56 MPa.

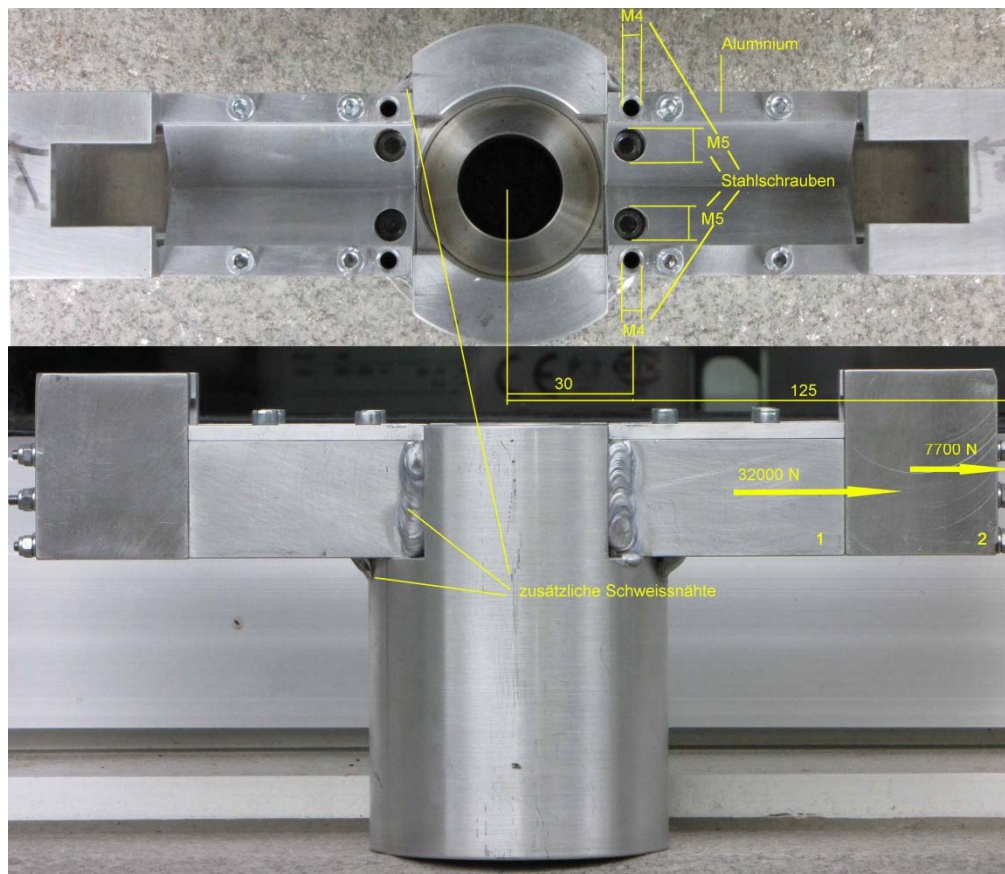


Foto 1: Rotor zur Erzeugung von Kavitation (technische Zeichnung)

Im Laufe der Messungen zeigte sich allerdings, dass die auf 25 cm beschränkte Astlänge bei der Zentrifugenmethode für Baumarten mit grösserer Gefässlänge zu Artefakten führt. Abb. 6 zeigt eine von solchen Artefakten betroffene Messung an Traubeneichen. Koniferen

haben zwar kurze Gefässe, aber die bei der Zentrifugenmethode maximal erreichbare Wasserspannung von -2.56 MPa reicht nicht aus, um eine 50%ige Reduktion der Leitfähigkeit zu erzeugen (Abb. 8).

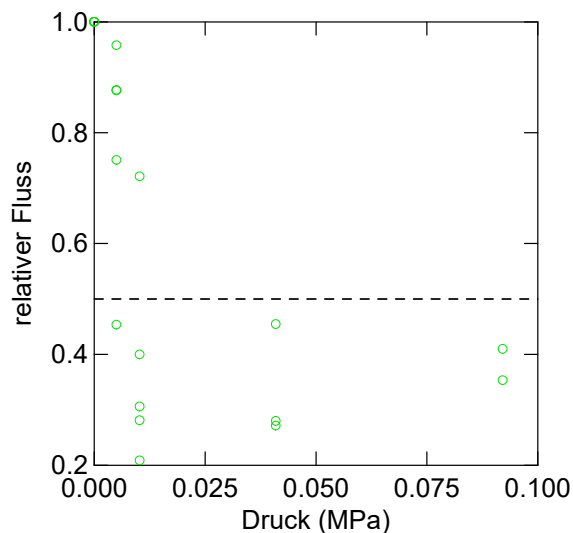


Abb. 6: Beispiel einer r-förmigen Kavitationskurve (Traubeneiche). Der sehr rasche Abfall deutet auf beidseitig offene Gefässe hin.

Abb. 7 zeigt das mit der Zentrifugenmethode erzielte Ergebnis für Buchen. Die Leitfähigkeiten fallen bereits bei tiefen Wasserspannungen rasch ab, was darauf hinweist, dass die Gefässlänge grösser war als die Länge des untersuchten Astes. Obwohl in diesem Fall mit der logistischen Regression ein Ψ_{50} -Wert berechnet werden konnte, sind die Ergebnisse als fraglich zu bezeichnen.

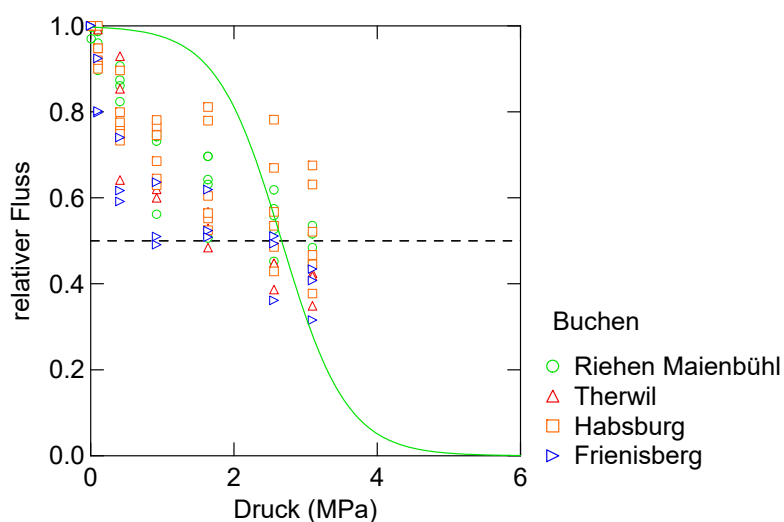


Abb. 7: Kavitationsempfindlichkeit von Buchen an vier verschiedenen Standorten, mit der Zentrifugenmethode gemessen. Grüne Linie: Fit mit einer logistischen Regression.

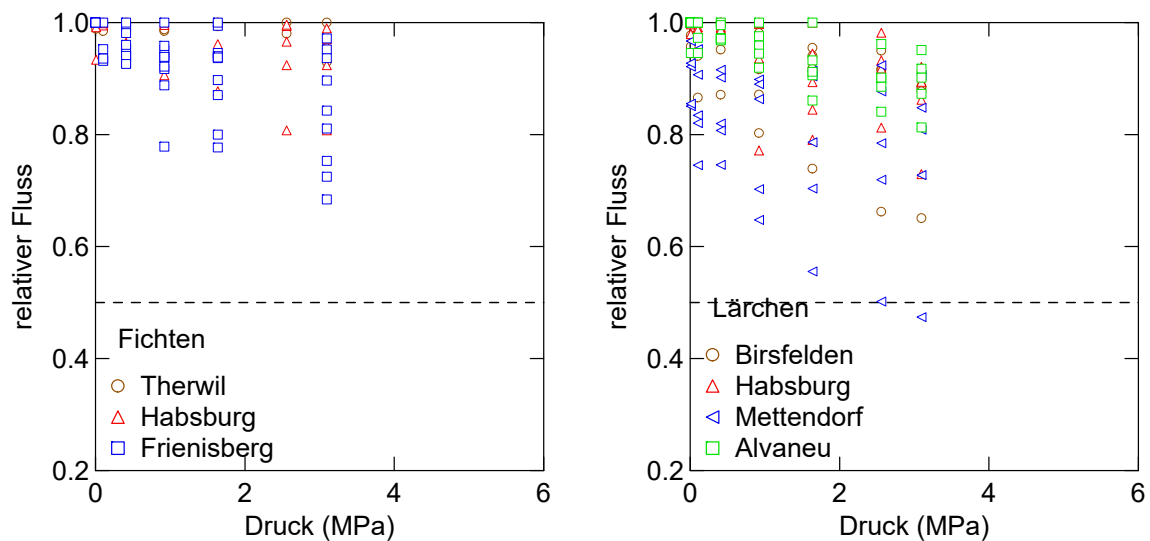


Abb. 8: Bestimmung der Kavitationsempfindlichkeit von Fichten (links) und von Lärchen (rechts) mit der Zentrifugenmethode.

2.3.6 Druckmanschette

Bei der «air inject method» (Cochard et al. 2010) wird die Kavitation über eine Druckmanschette erzeugt. Mit dieser Methode kann die Probengröße der Leitgefäßlänge angepasst werden. Foto 2 zeigt einen Ast mit angeschlossener Druckmanschette und das Gerät zur Drucksteuerung (PMS 1505-D Pressure Chamber Instrument). Es wird mit N_2 -betrieben.

Erste Testläufe mit Fichte und Bergahorn waren erfolgreich (Abb. 9). Jedoch ist bei dieser Methode die Vorbereitung der Äste sehr zeitaufwändig und je länger, dicker und verzweigter eine Probe ist, desto schwieriger ist das handling. Es können zudem immer wieder Probleme mit undichten Druckmanschetten oder Parafilmabdichtungen auftreten.

Bei Baumarten mit sehr langen Leitgefässen ($>1.5\text{m}$) wie Esche oder Eiche stösst diese Technik an ihre Grenzen. Erste Tests haben gezeigt, dass es praktisch unmöglich ist, Astmaterial in dieser Länge mit einer durchgehend geraden Achse zu finden. Bei den oft krummen und verdrehten Proben ist eine zuverlässige Installation der Druckmanschetten stark erschwert. Weiter ist das System von der Druckmanschette her auf einen Astdurchmesser von 12mm beschränkt und die vorherrschenden Platzbedingungen im Labor reichen nicht aus, um mit den Proben zu arbeiten.

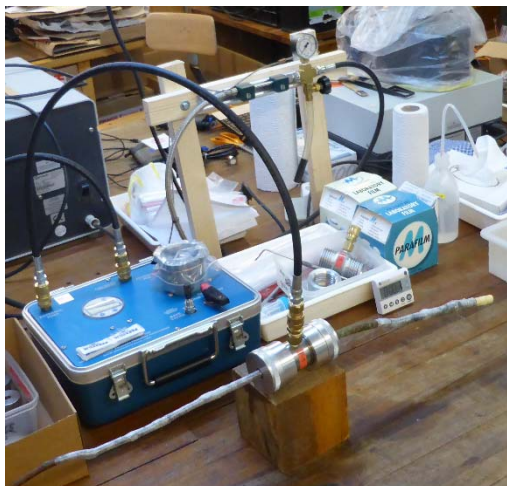


Foto 2: Versuchsanordnung zur Erzeugung von Kavitation mit einer Druckmanschette.

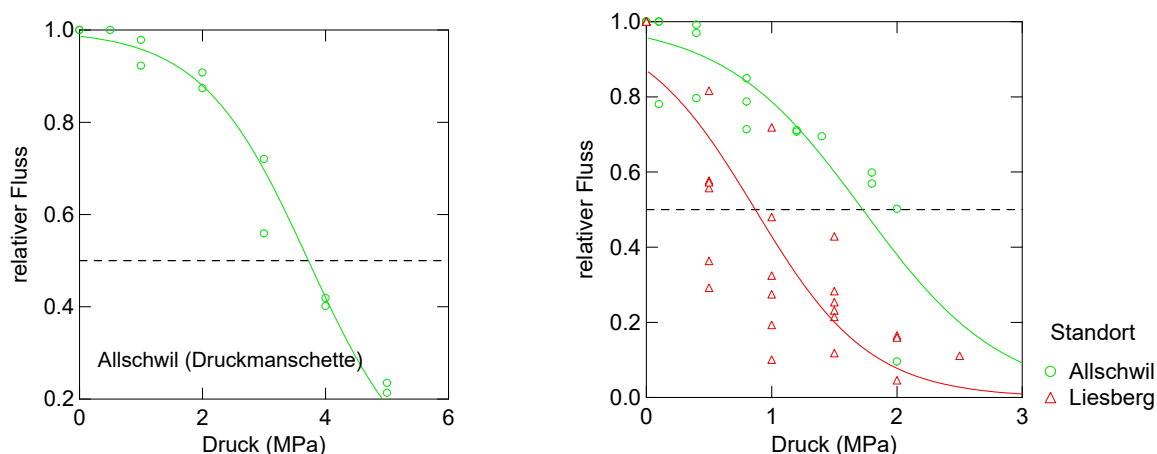


Abb. 9: Mit der Druckmanschette ermittelte Druckverlustkurve für Fichten (links) und Bergahorn (rechts). Eingezeichnete Linien: Fit mit einer logistischen Regression.

2.3.7 Bench drying

Bench drying ist die Referenzmethode für andere Methoden der Kavitationsbestimmung. Allerdings ist der Ablauf sehr umständlich und zeitraubend. Man erntet pro Messpunkt einen Ast mit grünen Blättern und lässt die Äste unterschiedlich lang zum Austrocknen liegen. Der beste Erntezeitpunkt ist anfangs der Vegetationsperiode, wenn möglich nach einer Regenperiode, um vorbestehende Kavitationen zu minimieren. Die Wasserspannung zum Zeitpunkt der Leitfähigkeitsmessung wird mittels Scholanderbombe bestimmt. Eigene Versuche, diese mittels Blattpsychrometern zu bestimmen, um die Austrocknung besser kontrollieren zu können, waren nicht erfolgreich. Eine umfassende Literaturrecherche zur Methodik der Kavitationserzeugung von Cochard et al. (2010, 2013) zeigte, dass die bench drying method bei ringporigen Baumarten, also Esche und Eiche, die verlässlichsten Werte ergibt.

2.3.8 Färbung aktiver Leitgefäße mit Safranin

Foto 3 illustriert die Kavitation an einem Baum, der im Sommer 2018 infolge Trockenheit abgestorben ist. Die aktiv wasserleitenden Gefäße in einem Astquerschnitt wurden mit einem Farbstoff markiert. Im Vergleich zu einem lebenden Baum ist beim abgestorbenen Baum die aktiv wasserleitende Fläche stark eingeschränkt.



Foto 3: Vertrocknete Buche im N-Versuch Hochwald im Sommer 2018. Rechts oben: Querschnitt durch einen Ast von diesem Baum. Funktionierende Leitgefäße sind rot eingefärbt. Rechts unten: Ast von einem lebenden Baum.

2.4 Schlussfolgerungen zur Kavitation

Dass Kavitation ein ökophysiologisch wichtiger Vorgang ist, wurde auch in neueren vergleichenden Studien bestätigt (Choat et al. 2012, Engelbrecht 2012). Eine wichtige Rolle spielt der sog. Sicherheitsabstand („safety margin“), d.h. der Abstand zwischen den im Feld erreichten Extremwerten des Wasserpotentials und dem Wert für 50% Leitfähigkeitsverlust (Ψ_{50}). Je grösser dieser Abstand, d.h. je geringer die Wahrscheinlichkeit, dass Ψ_{50} effektiv erreicht wird, desto besser sind die Pflanzen vor Kavitation geschützt. Choat et al. (2012) geben einen Überblick über die Kavitationsempfindlichkeit und diesen Sicherheitsabstand für 191 Angiosperm- und 32 Gymnospermarten. Die Zusammenstellung zeigt einen deutlich signifikanten Zusammenhang zwischen dem Ψ_{50} und dem minimalen im entsprechenden Lebensraum erreichten Wasserpotential (Abb. 10). Der Sicherheitsabstand ist bei Angiospermen generell wesentlich kleiner. Er nimmt mit zunehmender Trockenheit im Lebensraum zu. Die aus der Literatur zusammengestellte Empfindlichkeitsreihe für Baumarten, die in der Schweiz vorkommen, entspricht zumindest bei den Laubbäumen etwa der aus dem Waldbau bekannten Trockenheitstoleranz (Abb. 5).

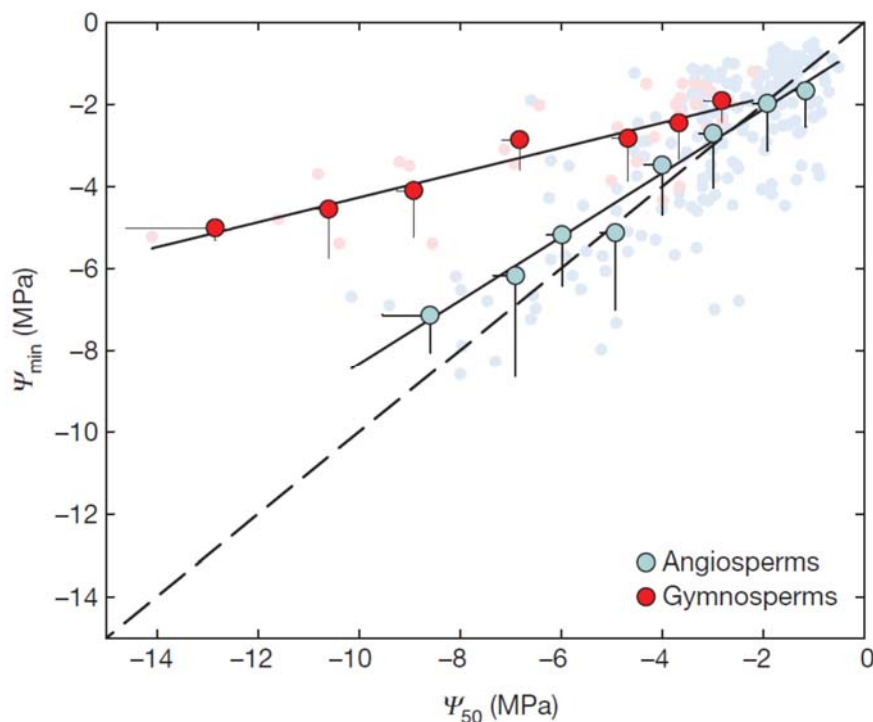


Abb. 10: Minimal erreichtes Xylemwasserpotential in Beziehung zur Kavitationsresistenz (angegeben als Ψ_{50}) für 191 Angiosperm- und 32 Gymnosperm-Arten. Der „Sicherheitsabstand“ ist die Distanz zwischen den Punkten und der 1:1-Linie. Daten in 1 MPa-Gruppen zusammengefasst. Aus Choat et al. (2012).

3 Wasserpotential- und Stammflussmessungen in situ

Die Kavitationsempfindlichkeit gibt das Wasserpotential an, bei dem die Wasserleitfähigkeit im Xylem um 50 oder 88% reduziert ist. Zur Einstufung dieser Werte müssen auch die in der Natur vorkommenden Wasserpotentialwerte bekannt sein. Mit Stammpsychrometern ist es möglich, diese Messgrösse kontinuierlich zu verfolgen. Im Sommer 2015 waren in der Eichenfläche Möhlin während der Trockenperiode Sonden zur Messung des Wasserflusses im Stamm von zehn Bäumen (Stammflusssonden) und des Wasserpotentials im Stamm von drei Bäumen (Stammpsychrometer) installiert. Letztere Sonden wurden vor der Exposition zwar mit einer Salzlösung kalibriert, doch fehlt für einen direkten Vergleich mit Abb. 4 und Abb. 5 die Kalibrierung durch gleichzeitige Messungen im Laub. Die nachstehend gezeigten Ergebnisse sind deshalb eher relativ zu werten.

Die Ergebnisse zeigen eine zunehmende Wasserspannung (Abb. 11 oben) mit zunehmender Intensität der Bodentrockenheit (Abb. 11 unten). Es werden Werte bis zu -4.7 MPa erreicht. In der Grössenordnung bewegen sich die Messungen deutlich im Bereich, in dem Kavitation zu erwarten ist. Trotzdem zeigen die gleichzeitig durchgeführten Stammflussmessungen, dass die Wasserverdunstung nur etwa auf die Hälfte eingeschränkt wird (Abb. 12). Die Bodenwassersonden zeigten im überwachten Bereich (bis 60 cm) kein pflanzenverfügbares Bodenwasser mehr an (ab Mitte Juli in allen Tiefen >4.2 pF, d.h. < -1.5 MPa Wasserpotential). Das verdunstete Wasser muss daher aus tieferen Bodenschichten kommen.



Foto 4: Stammpsychrometer bei der Installation (ICT Instruments).

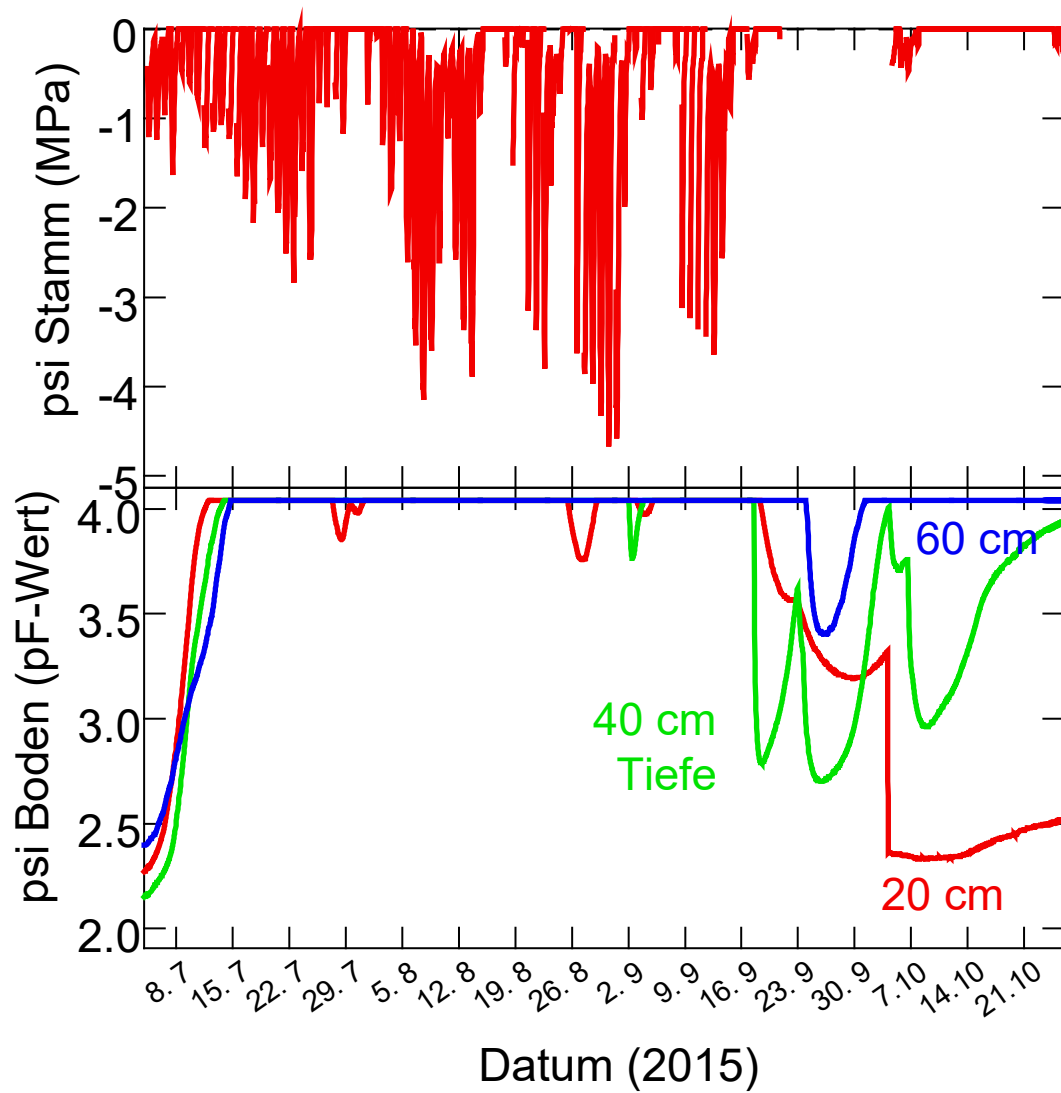


Abb. 11: Stammwasserpotential in einer Traubeneiche (obere Grafik) und Bodenwasserpotential (untere Grafik) in der Eichenfläche Möhlin. Bei beiden Parametern liegt ein Messwert pro Stunde vor.

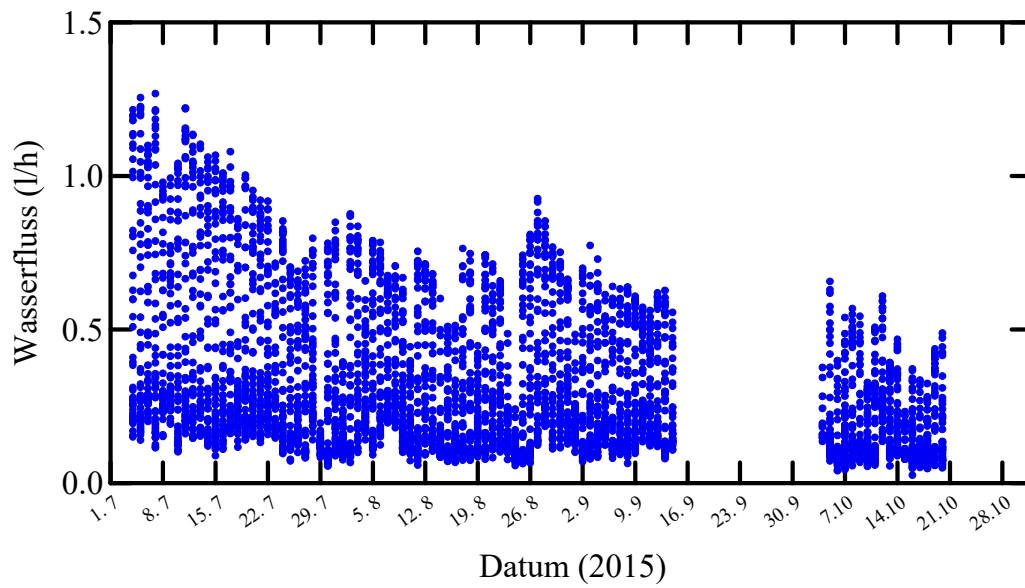


Abb. 12: Wasserfluss im Stamm der gleichen Eiche wie in Abb. 11 und über die gleiche Zeitperiode. Zwischen 15.9. und 6.10. fehlen die Messwerte.

4 Stabile Isotope in Stammscheiben und Trockenheit

Die Verhältnisse stabiler Isotope ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) in der Biomasse geben Auskunft über vorausgegangene Gaswechselprozesse (Scheidegger et al. 2000, Saurer und Siegwolf 2007) und damit über die physiologischen Reaktionsmuster auf Klimaeinflüsse. Angegeben werden die Differenzen zu Umgebungsbedingungen (Aussenluft, Wasser), wobei ein positiver Wert eine Anreicherung gegenüber der Referenz, ein negativer eine Diskriminierung bedeutet. $\delta^{13}\text{C}$ ist ein Mass für das Verhältnis zwischen der CO_2 -Konzentration im Innern der Stomata (ci) und in der Aussenluft (ca) (Farquhar et al. 1989). $\delta^{18}\text{O}$ ist abhängig von der Zusammensetzung des Bodenwassers und der Anreicherung durch Transpiration (Scheidegger et al. 2000). Die Analyse stabiler Isotope wurde z.B. in Jahrringen angewendet, um Klimaeinflüsse zu rekonstruieren (Schleser et al. 1999, McCarroll und Loader 2004). Dabei wird zwischen Früh- und Spätholz unterschieden (Lévesque et al. 2014a). Frühholz wird zum grossen Teil aus C-Reserven des Baums aufgebaut und enthält Isotopensignale von vorhergehenden Jahren, während Spätholz aus den aktuell gebildeten Assimilaten gebildet wird.

Stammscheiben, die aus Durchforstungen der 189 Beobachtungsflächen des Interkantonalen Walddauerbeobachtungsprogramms stammen, boten sich für eine solche Analyse der stabilen Isotope an. Ziel der Untersuchungen war ein besseres Verständnis der Gaswechselprozesse bei Trockenheit, ein Artvergleich der Wassernutzungseffizienz und ein Test von Trockenheitsindikatoren. Im Sommer 2015 waren zudem Xylemwasserproben in Ästen aus allen Walddauerbeobachtungsflächen auf stabile Isotope untersucht worden (Allen et al. 2018). Letztere Daten zeigen, dass für eine Interpretation von $\delta^{18}\text{O}$ eine Reihe weiterer Faktoren wie die jahreszeitliche Variation des Regen- und des Bodenwassers einbezogen werden müssen.

4.1 Material und Methoden

4.1.1 Stammproben

Es lagen 98 Proben von drei Baumarten aus 22 Beständen vor. Tab. 1 listet die Standorte auf, zusammen mit zwei Trockenheitsindikatoren, die für die Auswahl der zu analysierenden Jahre herangezogen wurden: das Verhältnis zwischen aktueller und potentieller Evapotranspiration über die Vegetationsperiode (ET_a/ET_p) und die jährliche minimale Standortswasserbilanz in mm. In den Stammscheiben wurden Jahrringe aus je zwei feuchten Jahren (1988, 1995) und drei trockenen Jahren (1991, 2003 und 2006) beprobt. Der Hinweis auf die Relevanz von Früh- oder Spätholzproben stand bei der Beprobung noch nicht zur Verfügung, weshalb die Probennahme rückwirkend den Entnahmeorten Frühholz, Spätholz oder Mix (Übergangszone) zugewiesen wurde. Die Auswertungen für Buchen und Fichten wurden auf Proben aus dem Frühholz beschränkt, bei den Eichen war diese Differenzierung nicht mehr möglich, da die Proben grösstenteils aus dem Spätholz oder dem Übergangsbereich stammten.

Standort- nummer	Standort	Buchen	Fichten	Eichen	ETa/ETp Vegetations- periode 1981-2015	Minimale Standorts- wasserbilanz 1981-2015
1008	Allschwil	6			0.89	-89
1009	Allschwil		6	2	0.84	-219
1015	Liestal	5			0.90	-111
1018	Zunzgen			2	0.85	-237
1037	Hauenstein	5	5		0.91	-4
1039	Aeschi	5	5		0.92	-2
1046	Möhlin Unter- forst		5		0.83	-162
1061	Rafz	4			0.83	-204
1069	Wallisellen			1	0.82	-117
1074	Bachtel	4			0.95	84
1075	Bachtel		5		0.95	30
1091	Buswil		5		0.86	-26
1104	Leissigen	3			0.96	76
1113	Braunau		5		0.93	26
1118	Oberschrot	5	5		0.86	31
1122	Sagno	2	1		0.95	-117
1157	Allschwil			2	0.88	-84
1171	Rheinau			1	0.89	-190
1174	Diessenhofen			1	0.76	-320
1178	Sion			2	0.72	-305
1180	Bonvillars			4	0.90	-39
1191	Tomils			2	0.86	-60
Total		39	42	17		

Tab. 1: Für Isotopenanalyse verwendete Standorte



Foto 5: Probenentnahme aus Jahrringen mit einem 1mm Bohrer bei Eiche.

4.1.2 Auswertungen

Die intrinsic water use efficiency (WUE_i) ist definiert als Verhältnis zwischen Netto-Photosynthese A und stomatärer Leitfähigkeit gegenüber Wasser, g_{H_2O} :

$$WUE_i = \frac{A}{g_{H_2O}}$$

Sie berechnet sich aus den gemessenen $\delta^{13}C_{Baum}$ nach folgender Gleichung (Saurer und Siegwolf 2007):

$$WUE_i = \frac{c_a(b - (\delta^{13}C_{atm} - \delta^{13}C_{Baum}))}{1.6(b - a)}$$

mit:

$a=4.4$

$b=27$

Die Referenzwerte für $\delta^{13}C_{atm}$ und für c_a wurden aus den jährlichen Messwerten von Mauna Loa (<http://scrippsco2.ucsd.edu/data/mlo>) entnommen.

Die $\delta^{13}C$ - und $\delta^{18}O$ -Daten wurden ausserdem nach dem Konzept von Scheidegger et al. (2000) ausgewertet. Gemäss diesem Konzept kann sich Trockenheit folgendermassen auswirken:

- Tiefere Luftfeuchtigkeit kann zu einer Erhöhung des $\delta^{18}O$ führen (-> negative Korrelation mit der relativen Luftfeuchtigkeit, RH). Unter diesen Bedingungen schliessen die Stomata, was zu einer Zunahme des $\delta^{18}O$ -Wertes führt (Cernusak 2002, Oren et al.

1999). Eine Erniedrigung des $\delta^{18}\text{O}$ (was einer Zunahme der stomatären Leitfähigkeit entsprechen würde) ist dagegen unplausibel.

- Reduktion der stomatären Leitfähigkeit kann zu einer Erhöhung des $\delta^{13}\text{C}$ (-> negative Korrelation mit RH) oder zu einer Erhöhung des $\delta^{18}\text{O}$ führen.
- Eine Erniedrigung des $\delta^{13}\text{C}$ bei gleichbleibendem $\delta^{18}\text{O}$ deutet auf eine Verringerung der Photosynthese bei gleichbleibender stomatärer Leitfähigkeit.

Es kann auch nur der eine, der andere oder keiner der genannten Effekte auftreten.

Das Holz von Jahrringen wird über den ganzen Sommer gebildet und repräsentiert verschiedene Witterungssituationen während der gesamten Wachstumsperiode (Lévesque et al. 2014b). Es ist deshalb nicht unbedingt zu erwarten, dass die Isotope im Holz mit einem durchschnittlichen Trockenheitsindikator in sinnvolle Relation zu setzen sind. Deshalb wurden Trockenheitsindikatoren über verschiedene Zeitperioden gemittelt, ausgehend vom Blattaustrieb der Buche. Diese Zeitperiode wurde für alle Baumarten gewählt, da sie sich in den bisherigen Auswertungen als geeignet erwiesen hatte.

4.1.3 Trockenheitsindikatoren

Als Trockenheitsindikatoren wurden ET_a/ET_p (Verhältnis zwischen aktueller und potentieller Evapotranspiration) und klimatische Wasserbilanz verwendet. Trockenheitsindikatoren wurden mit Wasim-ETH (Schulla 2013) berechnet und über verschiedene Perioden der Vegetationsperiode aufsummiert. Für das Verhältnis zwischen aktueller und potentieller Evapotranspiration wurde die Summe der aktuellen Evapotranspiration durch die Summe der potentiellen Evapotranspiration dividiert. Die klimatische Wasserbilanz ist die Differenz zwischen der Summe Regen und der potentiellen Evapotranspiration. Die Perioden zur Aufsummierung starteten bei 10, 5 oder 0 Tagen vor bzw. 5 oder 10 Tagen nach dem Austriebsdatum der Buche und endeten 25, 30, 35, 40, 50, 60 oder 80 Tage nach dem Austriebsdatum. Perioden, die die ganze Vegetationsperiode einbeziehen, sind in der Grafik mit „100 Tage nach“ eingezeichnet. Beide Trockenheitsindikatoren nehmen höhere Werte bei besserer Wasserversorgung an.

4.1.4 Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programmpaket R. Die Auswertungen wurden für die Baumarten (Buchen, Fichten, Eichen) getrennt durchgeführt. $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ und WUE wurden als abhängige Variablen in Beziehung zu den genannten Trockenheitsindikatoren jeweils für das Vorjahr und das laufende Jahr gesetzt. Dies ergab 13 Varianten pro Indikatorengruppe und Baumart (5 Varianten für den Beginn der Vegetationsperiode und 7 Varianten für die Dauer, wobei nicht alle möglichen Kombinationen getestet wurden). Um die Ergebnisse vergleichen zu können, wurden die t-Werte der Regressionen gegen das Start- bzw. das Enddatum der Periodenberechnung aufgetragen. Negative t-Werte bedeuten, dass der Koeffizient negativ war.

4.2 Ergebnisse

Die Ergebnisse des Indikatorvergleichs sind in Abb. 13 bis Abb. 18 dargestellt. Die Abbildungen zeigen die t-Werte der Regressionen (Verhältnis zwischen Koeffizient und Standardfehler) für die beiden Indikatorgruppen (Wasserbilanz und ETa/ETp). Aufgetragen sind die t-Werte gegen verschiedene Startpunkte der Mittelung des entsprechenden Indikators (linke Grafik) bzw. verschiedene Endpunkte (rechte Grafik), wobei Tag 0 das Datum des beobachteten Austriebs der Buche ist. Es wurde jeweils eine Grafik für die Indikatorwerte des Vorjahrs und eine für die Werte des laufenden Jahrs erstellt.

Werte unter -2 bzw. über +2 sind signifikant (in den Grafiken mit ausgefüllten Symbolen hervorgehoben) und werden nachstehend diskutiert.

4.2.1 Buchen

Im laufenden Jahr ergaben die Indikatoren der Wasserbilanz bessere Korrelationen (höhere absolute t-Werte) als die Indikatoren des Evapotranspirationsverhältnisses. Das gilt für alle drei ausgewerteten Indikatoren (WUE , $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$). Für WUE und $\delta^{13}C$ war eine Mittelung über die Zeitperiode 10-60 Tage nach Blattaustrieb der Buche am besten, während die für $\delta^{18}O$ optimale Periode 5-10 Tage vor Blattaustrieb der Buche begann und bis zu 80 Tage danach endete (bester Wert bei 25 Tagen). ETa/ETp im Vorjahr ist zwischen -5 und 80 Tagen mit WUE am besten korreliert. $\delta^{18}O$ zeigt die besten Beziehungen mit der klimatischen Wasserbilanz des Vorjahrs. Sie sind in Abb. 19 visualisiert. Beide Beziehungen des Vorjahrs nehmen mit zunehmender Trockenheit tiefere Werte an, was als Zunahme der stomatären Leitfähigkeit zu interpretieren und entweder als Kompensation oder als unplausibel einzustufen ist.

4.2.2 Fichten

Bei der Fichte zeigten die Trockenheitsindikatoren des laufenden Jahres weder mit WUE , $\delta^{13}C$ noch mit $\delta^{18}O$ signifikante Beziehungen. Die Wasserbilanz des Vorjahrs in der Periode 10-60 Tage nach Blattaustrieb der Buche war knapp signifikant mit WUE bzw. $\delta^{13}C$ korreliert. Dagegen zeigte ETa/ETp des Vorjahrs deutlich signifikante Korrelationen mit $\delta^{18}O$, wobei die Periode 5-40 Tage nach Blattaustrieb der Buche am besten abschnitt.

4.2.3 Eichen

Die klimatische Wasserbilanz des Vorjahrs war signifikant negativ mit WUE korreliert. Für die Aufsummierung am besten war die Periode zwischen 10 und 40 Tagen nach Blattaustrieb der Buche. Die Beziehung von $\delta^{18}O$ mit ETa/ETp des Vorjahrs hat ein unplausibles Vorzeichen.

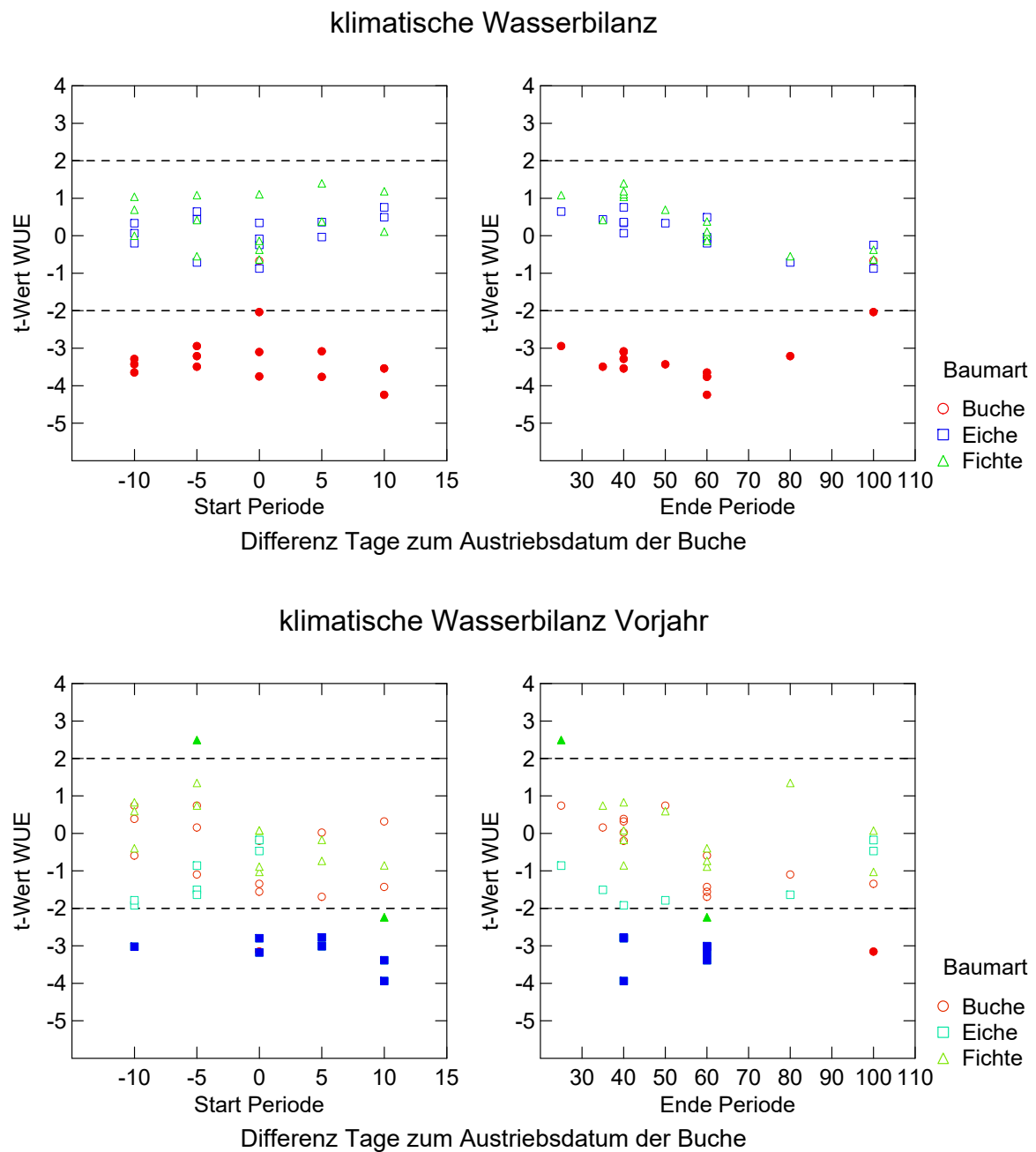


Abb. 13: t-Werte der Regressionen der Wasserbilanzindikatoren für unterschiedliche Mittelungsperioden der Jahre 1988, 1991, 1995, 2003, 2006 mit der Water Use Efficiency. Gestrichelte Linien: Grenzwerte für Signifikanz (< -2 , > 2). Gefüllte Punkte: signifikant von Null verschieden. Jeder Punkt ist eine Kombination von Periodenstart und Periodendauer.

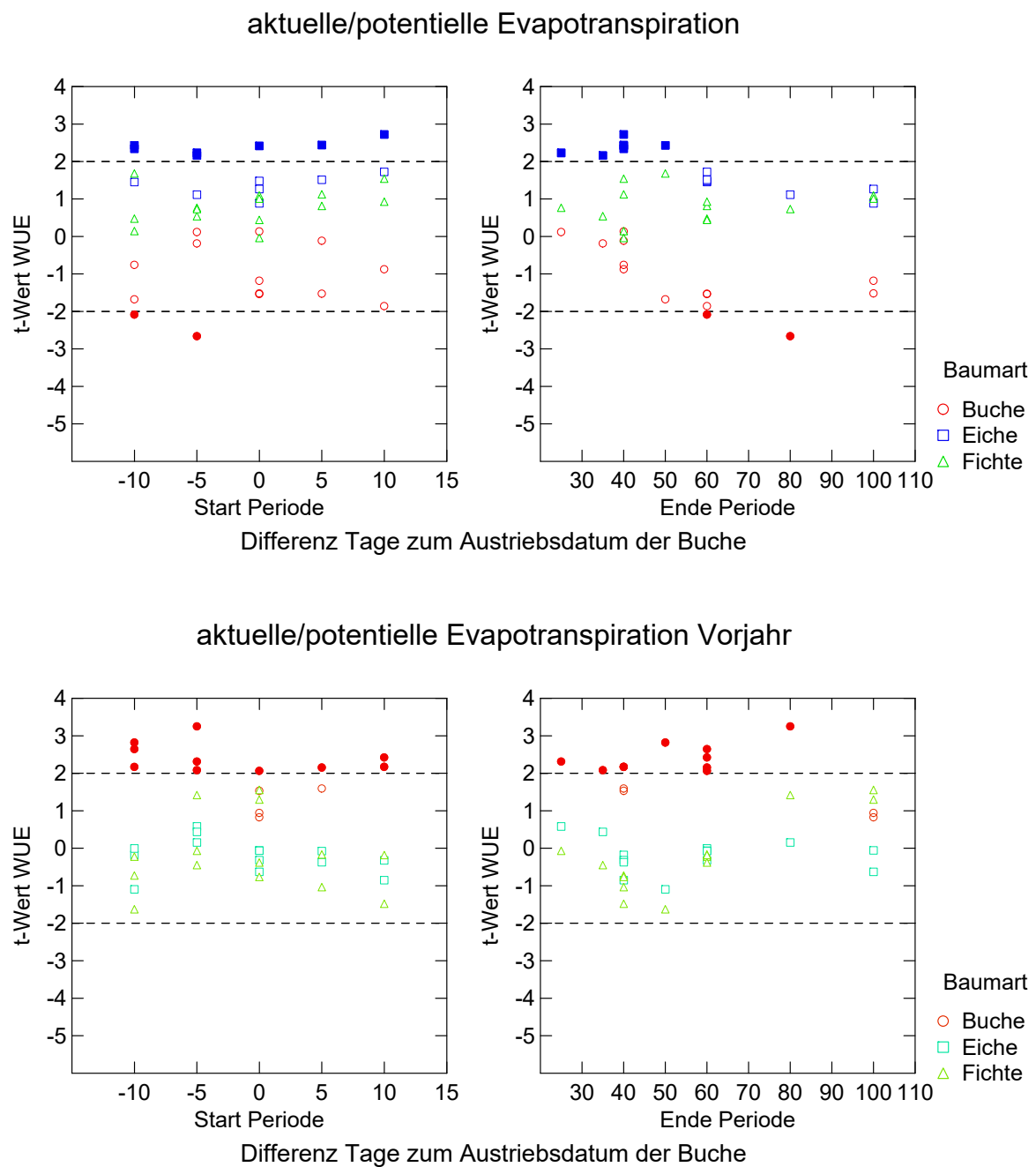
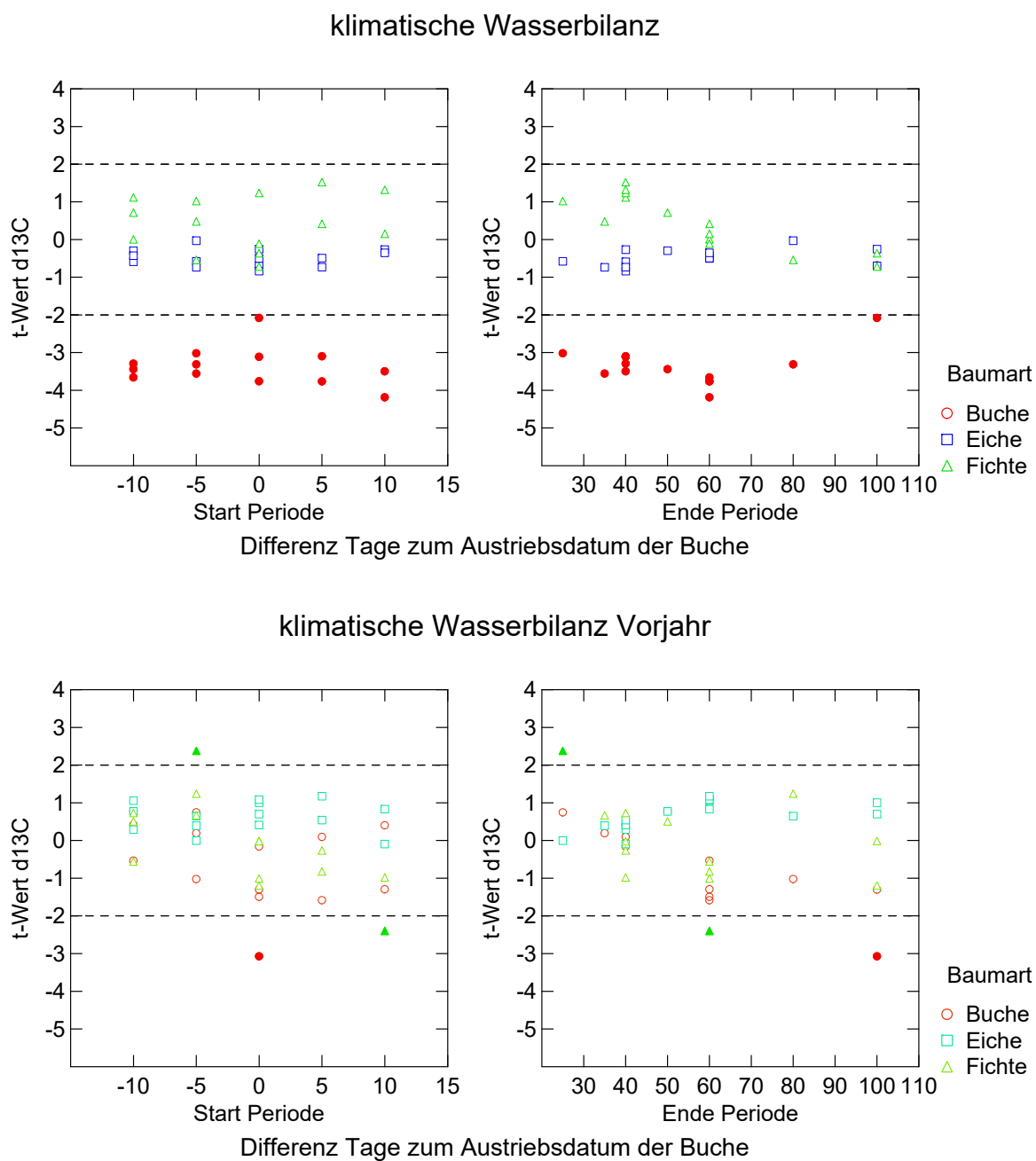


Abb. 14: t-Werte der Regressionen der Indikatoren mit dem Evapotranspirationsverhältnis und der Water Use Efficiency.

Abb. 15: t-Werte der Regressionen der Wasserbilanzindikatoren mit $\delta^{13}\text{C}$.

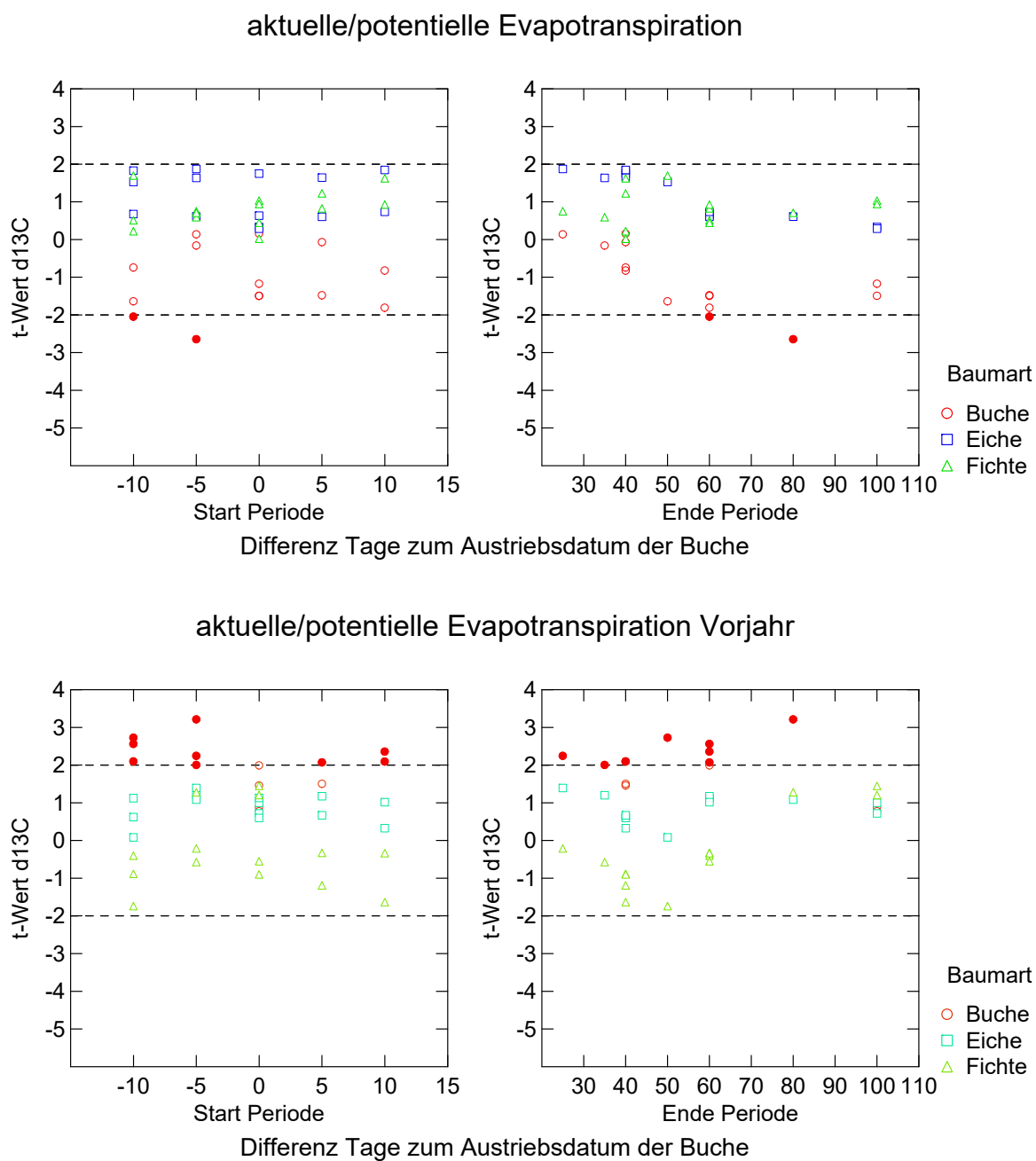
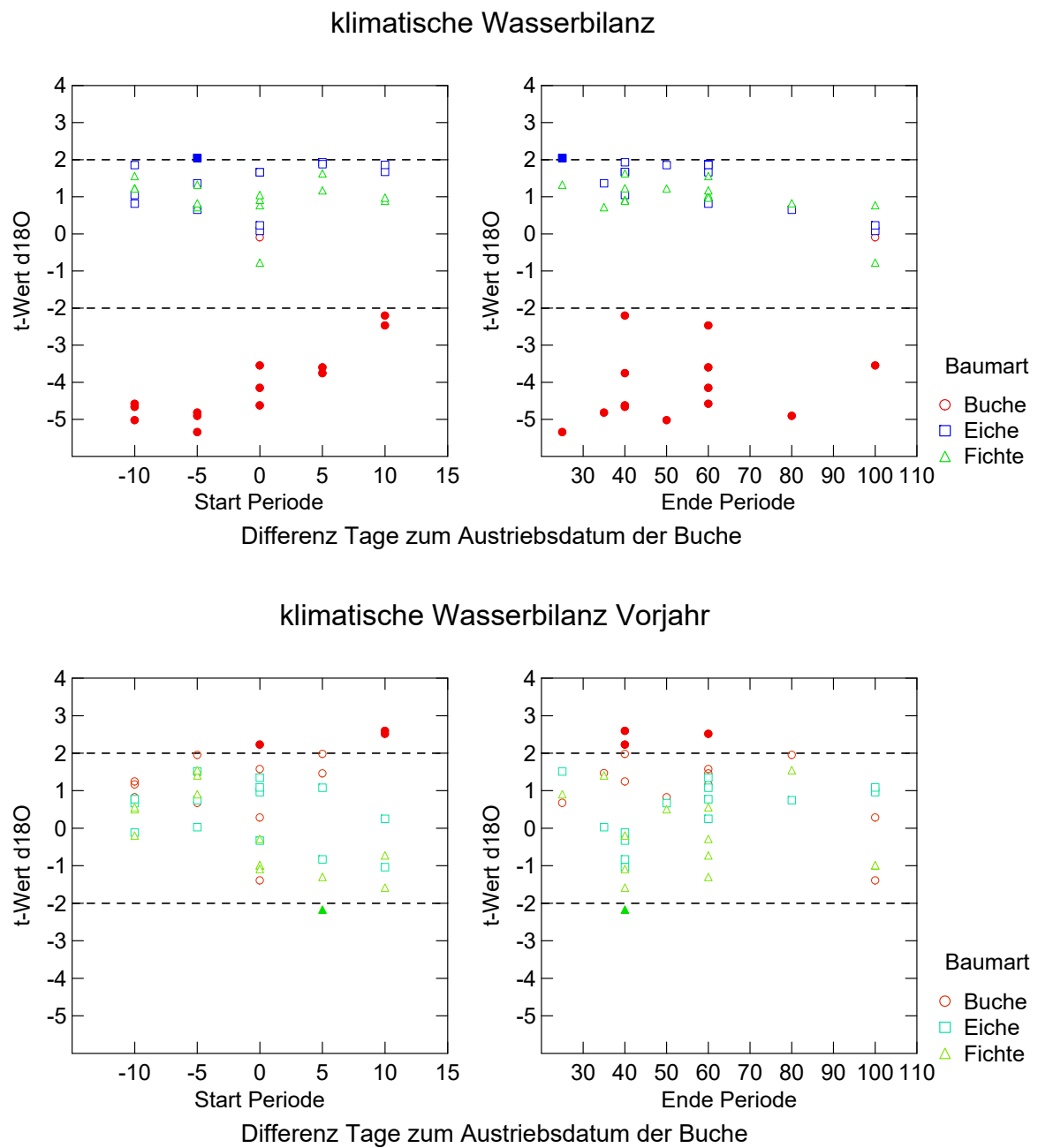


Abb. 16: t-Werte der Regressionen der Indikatoren mit dem Evapotranspirationsverhältnis und $\delta^{13}\text{C}$.

Abb. 17: t-Werte der Regressionen der Wasserbilanzindikatoren mit $\delta^{18}\text{O}$.

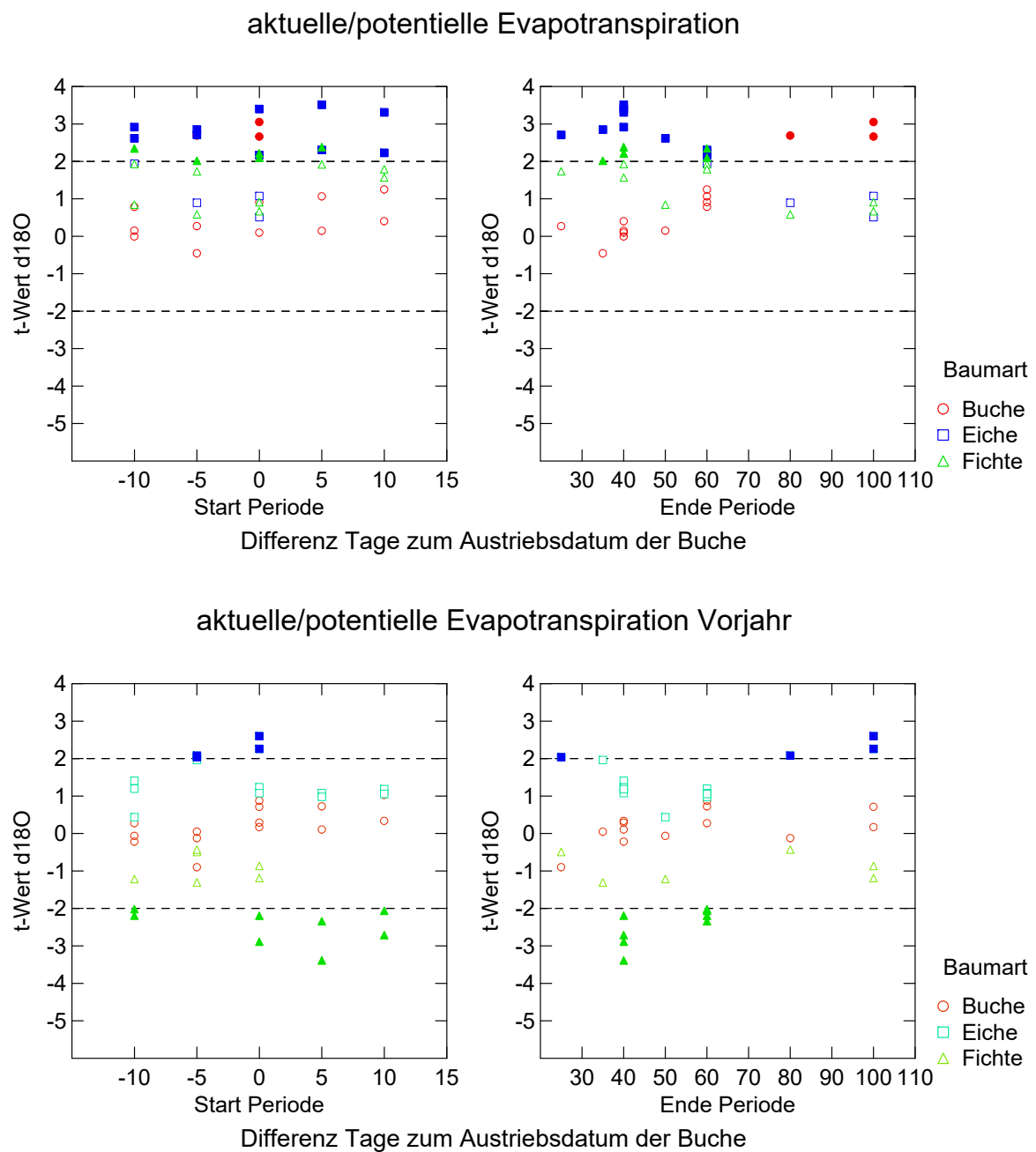


Abb. 18: t-Werte der Regressionen der Indikatoren mit dem Evapotranspirationsverhältnis mit $\delta^{18}\text{O}$.

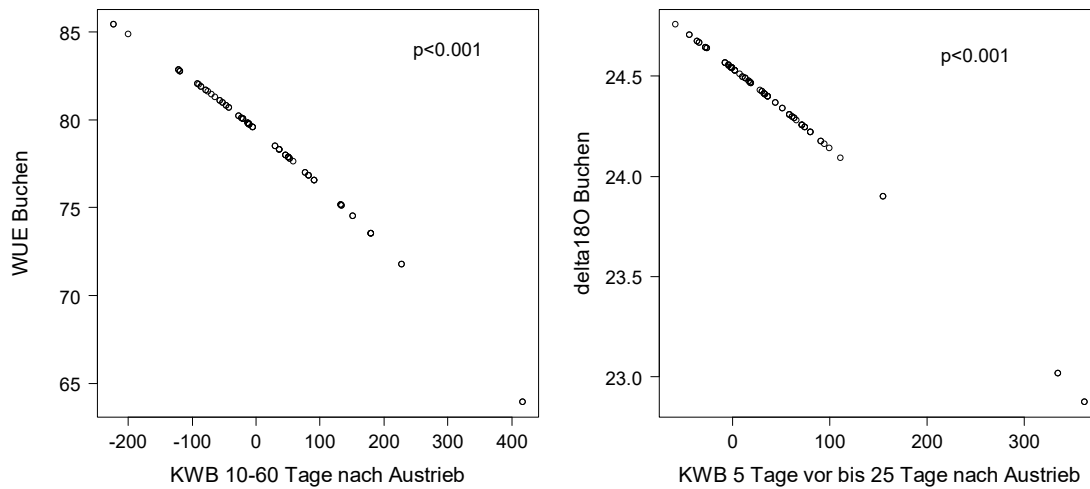


Abb. 19: Visualisierung der signifikanten Regressionen bei der Buche, links mit WUE, rechts mit $\delta^{18}\text{O}$.

4.3 Diskussion der Isotopenmessungen

Die beobachteten Veränderungen der Isotopenkonzentrationen bei zunehmender Trockenheit sind in Tab. 2 zusammengefasst und wurden mit dem Konzept von Scheidegger et al. (2000) bewertet, das nachstehend nochmals abgebildet ist (Abb. 20). Am deutlichsten sind die Reaktionen bei der Buche. Die Ergebnisse weisen darauf hin, dass Trockenheit im Jahr der Jahrringbildung (Frühholz!) einen Spaltenschluss verursacht. Trockenheit im Vorjahr führt möglicherweise zu einer Kompensation im laufenden Jahr (erhöhte stomatäre Leitfähigkeit). Bei den Fichten zeigen die Isotope keine Beziehung zur Witterung des laufenden Jahres, während die Ergebnisse des Vorjahrs auf einen Verschluss der Spaltöffnungen unter Trockenheit hinweisen. Bei der Eiche besteht eine Beziehung zwischen der WUE und der Wasserbilanz des Vorjahrs, was so interpretiert werden kann, dass ein Teil der Holzbildung aus Reserven des Vorjahrs erfolgt. Die Korrelationen mit $\delta^{18}\text{O}$ bei der Eiche sind jedoch wenig plausibel, da sie auf eine Stimulation durch Trockenheit hinweisen.

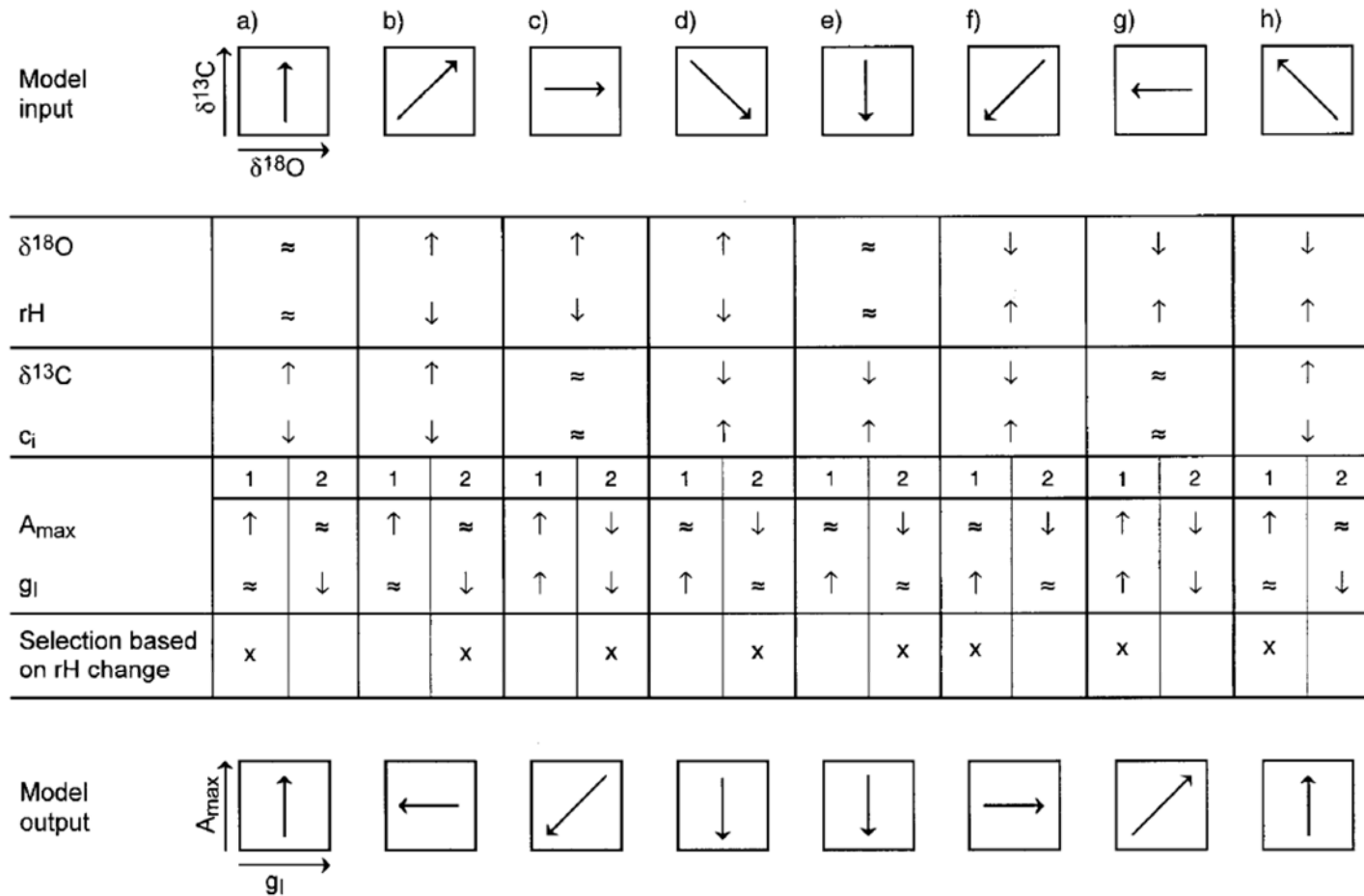


Abb. 20: Konzept von Scheidegger et al. (2000). Acht verschiedene Szenarien a) bis h) der Veränderung von $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$. Die relative Luftfeuchte (rH) wird von $\delta^{18}\text{O}$ hergeleitet, der Partialdruck von CO_2 in den interzellularen Räumen (c_i) von $\delta^{13}\text{C}$. Nach oben gerichtete Pfeile zeigen eine Zunahme an, nach unten gerichtete Pfeile eine Abnahme, „≈“ keine Veränderung. Für jede Kombination der Veränderung gibt es zwei Interpretationsmöglichkeiten für die maximale Nettophotosynthese (A_{\max}) und die stomatäre Leitfähigkeit (g_i), die mit 1 bzw. 2 bezeichnet sind. Von diesen wird aufgrund der Änderung der relativen Luftfeuchte jeweils eine ausgewählt (Kreuz in der untersten Zeile).

Baumart	Jahr	$\delta^{13}\text{C}/\text{WUE}$		$\delta^{18}\text{O}$		Richtung Reaktion mit zunehmender Trockenheit					
		Indikator	beste Mittelung		Indikator	beste Mittelung		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	Photosynthese	stomat. Leitf.
			von	bis		von	bis				
Buche	laufend	KWB	10	60	KWB	-5	25	+	+	=	-
Buche	Vorjahr	ETV	-5	80	KWB	10	40	-	-	=	+
Eiche	laufend	ETV	10	40	ETV	5	40	=	-	+	+
Eiche	Vorjahr	KWB	10	40	ETV	0	200	+	-	+	=
Fichte	laufend							=	=	=	=
Fichte	Vorjahr	KWB	10	60	ETV	5	40	+	+	=	-

Tab. 2: Überblick über die beobachteten Veränderungen und die Schlussfolgerungen nach dem Konzept von Scheidegger et al. (2000). In der Spalte „Indikator“ ist angegeben, auf welcher Indikatorgruppe die Interpretation basiert (KWB klimatische Wasserbilanz, ETV Verhältnis zwischen aktueller und potentieller Evapotranspiration). Die Spalte „beste Mittelung“ gibt die beste Zeitperiode für die Mittelung des Trockenheitsindikators an, jeweils in Tagen bezogen auf das Austriebsdatum der Buche. In den Spalten $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ gibt das Vorzeichen die Richtung der beobachteten Reaktion bei zunehmender Trockenheit an, in den Spalten „Photosynthese“ und „stomatäre Leitfähigkeit“ die Richtung der aus dem Konzept von Scheidegger folgenden Reaktion.

Die Ergebnisse weisen darauf hin, dass sich die Wasserbilanz als Indikator für $\delta^{13}\text{C}$ bzw. die daraus abgeleitete WUE besser eignet, während für $\delta^{18}\text{O}$ der beste Indikator je nach Baumart unterschiedlich ist: bei der Buche ist ebenfalls die Wasserbilanz am besten, bei der Fichte das Evapotranspirationsverhältnis. Am besten sind die Korrelationen, wenn die Periode kurz vor und 3-4 Wochen nach dem Blattaustrieb der Buche betrachtet wird. Da die Proben auf Frühholz beschränkt wurden, ist dieses Ergebnis auch plausibel. Die Verknüpfung des Starts der Vegetationsperiode mit dem Austriebsdatum der Buche scheint auch für Fichte geeignet zu sein. Eine Stichprobenauswertung von Treenet-Dendrometerdaten (Etzold und Zweifel 2018) legte nahe, dass die physiologisch auf Trockenheit sensitive Periode zumindest bei der Buche ($\delta^{18}\text{O}$) etwas früher anfängt als die eigentliche Wachstumsperiode, die einige Tage nach Blattaustrieb der Buche beginnt.

4.4 Schlussfolgerungen der Isotopenmessungen

Aus den beschriebenen Ergebnissen lassen sich folgende Schlussfolgerungen ziehen:

- Von den untersuchten Baumarten reagiert die Buche am schnellsten auf die Trockenheit. Die Isotopenanalyse lässt den Schluss zu, dass die stomatäre Leitfähigkeit vermindert wird, während die Photosynthese wahrscheinlich nicht beeinträchtigt wird. Spaltenschluss ist aber auch ein Mechanismus, um die Kavitation zu minimieren.

- Die Eiche reagiert wenig auf Trockenheit. Weder die Stammflussmessungen in Möhlin noch die Isotopenanalysen weisen auf eine deutliche Reaktion der Spaltöffnungen hin. Die Trockenheit des Vorjahrs kann jedoch in der WUE der Eichen gefunden werden, was darauf hinweist, dass bei der Holzbildung die Reserven des Vorjahrs von Bedeutung sind.
- Die Isotopenanalysen lassen vermuten, dass die stomatäre Reaktion der Fichte auf Trockenheit schwächer ausfällt als bei der Buche. Dies steht möglicherweise im Zusammenhang mit der anderen Xylem-Morphologie bei Koniferen (Tracheiden statt Tracheen), die der Grund für eine geringere Kavitationsempfindlichkeit ist. Allerdings sind die Ergebnisse nicht ganz eindeutig.

5 Schlussfolgerungen

Aufgrund der Literaturstudie sind die Unterschiede in der Mortalitätsgrenze der Kavitation von einheimischen Arten zu gering, als dass belastbare Aussagen über Artunterschiede abgeleitet werden könnten. Eine Ausnahme ist die überraschend geringe Resistenz der Waldföhre, die durch zahlreiche (22) Studien belegt ist. Doch haben die Kavitationsuntersuchungen ein vertieftes Verständnis für die Vorgänge bei Trockenheit erlaubt. Umweltfaktoren können die Kavitationsresistenz beeinflussen. Das Wiederbefüllen von luftgefüllten Leitgefässen braucht wahrscheinlich Energie (Bloemen et al. 2013). Auch die Phosphorernährung kann eine Rolle spielen (Harvey und van den Driessche 1997). Beobachtungen über direkt durch Trockenheit absterbende ausgewachsene Waldbäume sind zurzeit noch sehr selten, ausser 2018 in einigen Fällen. Das heisst, dass die Kavitation aktuell im Schweizer Wald wenig Bedeutung für die Mortalität hat, ihre Bedeutung jedoch wahrscheinlich zunehmen wird. Häufiger sind Absterbeprozesse einige Zeit nach einem Trockenheitsereignis, was auf eine Schwächung und nachfolgenden Parasitenbefall hinweist.

Die Eichen halten während der Trockenheit ihren Wasserfluss lange aufrecht, wie die Messungen im Sommer 2015 an den Eichen in Möhlin gezeigt haben. Dies stimmt überein mit Ergebnissen von Leuzinger et al. (2005) und Zweifel et al. (2009). Das verdunstete Wasser muss dabei aus tieferen Bodenschichten stammen. Darauf deuten auch Beobachtungen über Trockenschäden an Flaum- und Traubeneichen am Standort La Sarraz im Sommer 2015, an dem der Wurzelraum nach unten durch festen Fels begrenzt ist (Foto 6).

Auch die Isotopenanalysen zeigen, dass die Buche anders auf Trockenheit reagiert als die Eiche. Zunächst sind die beobachteten Beziehungen der Isotopendifferenzen mit Trockenheitsindikatoren bei den Buchen klarer. Dann unterscheiden sich die Beziehungen auch in ihrer Richtung. Während die Ergebnisse einen Spaltenschluss von Buchen bei Trockenheit im laufenden Jahr vermuten lassen, deuten sie bei Eichen eher auf eine erhöhte stomatäre Leitfähigkeit nach Trockenheit hin. Allerdings wäre eine Neuauswertung der $\delta^{18}\text{O}$ -Ergebnisse mit differenzierteren ^{18}O -Referenzwerten im Regen- und Bodenwasser wünschenswert.



Foto 6: Trockenschäden an Flaum- und Traubeneiche in La Sarraz im Sommer 2015 und Bodenprofil der Eichenfläche.

6 Literatur

- Alder N., Pockman W., Sperry J., Nuismer S. 1997. Use of centrifugal force in the study of xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany* 48: 665-674.
- Allen S. T., Kirchner J. W., Braun S., Siegwolf R., Goldsmith G. R. 2018. Seasonal origins of soil water used by trees. *Hydrology and Earth System Sciences*
- Blodgett J. T., Kruger E. L., Stanosz G. R. 1997. Effects of moderate water stress on disease development by *Sphaeropsis sapinea* on red pine. *Phytopathology* 87: 422-434.
- Bloemen J., Overlaet-Michiels L., Steppe K. 2013. Understanding plant responses to drought: how important is woody tissue photosynthesis? In: Steppe K. (ed.), 9th International Workshop on Sap Flow, 4-7 June 2013, Ghent, Belgium.
- Choat B., Jansen S., Brodribb T. J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S. J., Feild T. S., Gleason S. M., Hacke U. G., Jacobsen A. L., Lens F., Maherali H., Martinez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P. J., Nardini A., Pittermann J., Pratt R. B., Sperry J. S., Westoby M., Wright I. J., Zanne A. E. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752-755.
- Choat B., Brodribb T. J., Brodersen C. R., Duursma R. A., Lopez R., Medlyn B. E. 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558: 531-539.
- Cochard H., Damour G., Bodet C., Tharwat I., Poirier M., Ameglio T. 2005. Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum* 124: 410-418.
- Cochard H., Herbette S., Barigah T., Badel E., Ennajeh M., Villagrosa A. 2010. Does sample length influence the shape of xylem embolism vulnerability curves? A test with the Cavitron spinning technique. *Plant, Cell & Environment* 33: 1543-1552.
- Cochard H., Badel E., Herbette S., Delzon S., Choat B., Jansen S. 2013. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *Journal of Experimental Botany* 64: 4779-4791.
- Engelbrecht B. M. J. 2012. Plant ecology: Forests on the brink. *Nature* 491: 675-677.
- Etzold S., Zweifel R. (2018). Treenet: Auswertungen und Analysen der Jahre 2011-2015. Mit Beiträgen von: Haeni, M., Burri, S., Braun, S., Walthert, L., Dawes, M., Buchmann, N., Haeler, E., Köchli, R., Schaub, M., Eugster, W. WSL-Berichte 72, 69 S., Birmensdorf, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL.

- Farquhar G. D., Hubick K. T., Condon A. G., Richards R. A. 1989. Carbon isotope discrimination and water use efficiency. In: Rundel P. W., Ehleringer J. R. und Nagy K. A. (eds.) , *Stable isotopes in ecological research*, S. 21-40. Springer Verlag, New York.
- Hacke U. G., Jansen S. 2009. Embolism resistance of three boreas conifer speices varies with pit structure. *New Phytologist* 10.1111/j.1469-8137.2009.02783.x:
- Harvey H. P., van den Driessche R. 1997. Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. *Tree Physiology* 17: 647-654.
- Hochberg U., Windt C. W., Ponomarenko A., Zhang Y. J., Gersony J., ROCKWELL F. E., HOLBROOK N. M. 2017. Stomatal Closure, Basal Leaf Embolism, and Shedding Protect the Hydraulic Integrity of Grape Stems. *Plant Physiology* 174: 764.
- Leuzinger S., Zotz G., Asshoff R., Körner C. 2005. Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiology* 25: 641-650.
- Lévesque M., Siegwolf R., Saurer M., Eilmann B., Rigling A. 2014a. Increased water-use efficiency does not lead to enhanced tree growth under xeric and mesic conditions. *New Phytologist* 203: 94-109.
- Lévesque M., Rigling A., Bugmann H., Weber P., Brang P. 2014b. Growth response of five co-occurring conifers to drought across a wide climatic gradient in Central Europe. *Agricultural and Forest Meteorology* 197: 1-12.
- McCarroll D., Loader N. J. 2004. Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews* 23: 771-801.
- McDowell N., Pockman W. T., Allen C. D., Breshears D. D., Cobb N., Kolb T., Plaut J., Sperry J., West A., Williams D. G., Yepez E. A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719-739.
- McDowell N. G., Beerling D. J., Breshears D. D., Fisher R. A., Raffa K. F., Stitt M. 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 523-532.
- Meinzer F. C., McCulloh K. A., Lachenbruch B., Woodruff D. R., Johnson D. M. 2010. The blind men and the elephant: the impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. *Oecologia* 164: 287-296.
- Oren R., Sperry J. S., Katul G. G., Pataki D. E., Ewers B. E., Phillips N., Schäfer K. V. R. 1999. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment* 22: 1515-1526.
- Saurer M., Siegwolf R. T. W. 2007. Human impacts on tree-ring growth reconstructed from stable isotopes. In: Dawson T. E. und Siegwolf R. T. W. (eds.) , *Stable Isotopes as Indicators of Ecological Change*, S. 49-62.
- Scheidegger Y., Saurer M., Bahn M., Siegwolf R. 2000. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia* 125: 350-357.
- Schenk H. J., Espino S. 2011. Nighttime sap flow removes air from plant hydraulic system. 8th International Workshop on Sap Flow, May 8-12 2011, Volterra.
- Schleser G. H., Helle G., Lucke A., Vos H. 1999. Isotope signals as climate proxies: The role of transfer functions in the study of terrestrial archives. *Quaternary Science Reviews* 18: 927-943.
- Schulla J. 2013. Model Description WaSIM (Water balance Simulation Model). http://www.wasim.ch/de/products/wasim_description.htm, Zurich,
- Tyree M. T., Sperry J. S. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 40: 19-38.
- Urli M., Porté A. J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R., Delzon S. 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* 33: 672-683.
- Zweifel R., Rigling A., Dobbertin M. 2009. Species-specific stomatal response of trees to drought - a link to vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science* 20: 442-454.