

Zeitschrift:	Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber:	Schweizerischer Forstverein
Band:	142 (1991)
Heft:	10
Artikel:	Ursacheneingrenzung eines lokalen Buchensterbens mit einer Messmethode der Kronentranspiration
Autor:	Matyssek, Rainer / ermák, Jan / Kuera, Jiří
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-766507

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 17.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Ursacheneingrenzung eines lokalen Buchensterbens mit einer Messmethode der Kronentranspiration

Von *Rainer Matyssek, Jan Čermák und Jiří Kučera*

FDK: 181.3: 422:
161.1--15: 176.1 Fagus

1. Einführung

Die Diskussion über die «neuartigen Waldschäden» hat während der achtziger Jahre weithin die Aufmerksamkeit gegenüber Umweltveränderungen geschärft. Dieser kritischen Betrachtung von Umweltphänomenen hat sich auch das Forstwesen nicht entzogen. Neben dem Erzielen eines optimalen Ertrages gewinnt das Verstehen der Ursachen von Bestandsschädigungen mit Hilfe naturwissenschaftlicher Methoden zunehmend an Bedeutung.

Die kausalanalytische Klärung eines gegebenen Baumsterbens muss sich auf Feldmethoden der experimentellen Pflanzenökologie stützen. Diese müssen allerdings Teil eines mehrjährigen, ökosystemaren und interdisziplinären Forschungsprogrammes sein, um zu einer wissenschaftlich zweifelsfreien Bestimmung der Schädigungsursachen zu gelangen. Für die forstliche Praxis ist jedoch der materielle und personelle Aufwand solcher Ökosystemstudien meist nicht finanzierbar. Eine Alternative bieten kurzfristige (mehrwöchige), auf ausgewählte Messverfahren beschränkte Feldstudien. Letztere können zwar in ihrer Aussagekraft eine umfassende Ökosystemforschung nicht ersetzen, wohl aber durch gezielte ökophysiologische Untersuchungen «Indizien» aufdecken, die eine Eingrenzung der plausibelsten Schädigungsursachen zulassen. Die im folgenden dargestellte Vorgehensweise trägt diesem letzteren Anspruch Rechnung.

Ein Buchenbestand hatte sich bereits über ein Jahrhundert lang gut entwickelt, als völlig unvermittelt ein während der letzten etwa drei Jahre einsetzendes dramatisches Buchensterben gemeldet wurde. Es wird gezeigt, wie eine Feldmethode der experimentellen Pflanzenökologie und auf ökologische Grundlagenkenntnisse gestützte Feldbeobachtungen eine Ursacheneingrenzung dieses lokalen Baumsterbens zulassen. Die eingesetzte Methode der «Trunk Tissue Heat Balance» misst den gesamten Wasserfluss im Stammxylem und damit die Transpiration der Baumkrone.

1.1 Bestandsbeschreibung (mit Angaben von W. Keller)

Der untersuchte Bestand «Hegiwald» (585 m NN; Koordinaten 701 100/261 500) befindet sich in der Plateaulage einer Hügelkuppe östlich von Winterthur. Pflanzensoziologisch gehört der Bestand zum *Galio odorati-Fagetum-typicum* (*Primula*- und *Pulmonaria*-Variante). 1990, zum Zeitpunkt der Untersuchung, nahmen Buche (*Fagus sylvatica*) nach Grundfläche 25,9%, Fichte (*Picea abies*) 12,6%, Tanne (*Abies alba*) 15,5%, Föhre (*Pinus sylvestris*) 45,2% und Esche (*Fraxinus excelsior*) 0,8% ein; der Bestockungsgrad betrug 94%. Die Buchen waren 115 Jahre alt mit einer Oberhöhe von 32,6 m (Mittelstammvolumen 1,94 m³, mittlerer BHD 39,3 cm, Oberhöhenbonität Buche 18,1 m). Die Bodenvegetation setzte sich neben krautigen Pflanzen aus dem Jungwuchs obiger Baumarten (hauptsächlich Tanne, Esche, Buche) sowie Brombeere (*Rubus spec.*) zusammen, lokal bedeckte letztere dicht die Bodenoberfläche. Der Bodentyp ist als Braunerde mit hohem Lehmanteil gegeben. Im Frühjahr 1990 (März/April) stand das Grundwasser bis zu 20 cm unterhalb der Bodenoberfläche, während im Sommer (Juli/August) in den obersten 50 cm des Profils Wassermangel herrschte.

Das ursprünglich dichte Kronendach wurde durch Winterstürme 1981/82 geöffnet. In den Jahren 1982/83 bewirkte die Durchforstung eine weitere intensive Bestandsauflichtung. Schwere Erntemaschinen hinterliessen tiefe, nach sieben Jahren noch sichtbare Eindrücke im Boden. Einige Bestandsbereiche blieben jedoch unberührt.

1.2 Erscheinungsbild der Buchen im Bestand (Sommer 1990)

Die am Aufbau des Kronendaches beteiligten Buchen wiesen kontinuierliche Übergangsstadien zwischen ungeschädigten und abgestorbenen Individuen auf. Ungeschädigte Buchen besassen entweder lange, dicht belaubte und bis auf den Grund beastete Kronen, was einen guten Lichtgenuss seit Entwicklungsbeginn anzeigt, oder waren eng von benachbarten Baumkronen, auch anderer Arten, umgeben (Sonnenabschirmung besonders nach S und W). Sofern unter den dichten Kronen nicht Lichtmangel herrschte, reichte die Bodenvegetation (meist Baumjungwuchs) bis an die Buchenstämme heran. Feinwurzeln traten an der Bodenoberfläche nicht in hoher Dichte auf.

Die Mehrzahl der Buchen besass jedoch spärlich belaubte Kronen, mit niedriger Belaubungsdichte und reduzierten Blattgrössen besonders auf den sonnenexponierten Endtrieben im oberen Kronenbereich. Während im Frühsommer die Blätter grün waren, traten im Hochsommer rasch Verfärbungen auf (an den Blatträndern einsetzendes gelblich-bräunliches Welken, das zum vorzeitigen Abwurf der ausgetrockneten, schliesslich braunen Blätter führte).

Mit Ausnahme einiger Klebäste war die Krone auf das obere Drittel der Baumhöhe beschränkt. Dies deutet auf eine Baumentwicklung in einem dichten Kronendach hin. Die Abschirmung gegen Besonnung entfiel jedoch abrupt nach der Bestandsauflichtung. In Stammnähe solcher Bäume war in einem Radius von 2 bis 3 m die Bodenvegetation gehemmt oder fehlte (kahler Boden), obwohl unter dem aufgelichteten Bestandskronendach kein Lichtmangel mehr herrschte. Diese vegetationsfreien Flächen zeichneten sich durch eine hohe Feinwurzeldichte (Wurzelkonkurrenz!) an der Bodenoberfläche unmittelbar unter der Streuauflage aus. In der Nähe abgestorbener Buchen war die Bodenvegetation dagegen nicht gehemmt und erreichte den Stamm. Individuen anderer Baumarten im Bestand wiesen keine augenscheinlichen Schädigungen auf.

Wurzelteller windgeworfener Buchen: Die Wurzelsysteme konzentrierten sich auf die obersten 20 bis 30 cm des Bodenprofils; diese Zone wurde vom Feinwurzelnetz zusammengehalten. Nur vereinzelte Wurzeln drangen unter dem Stamm tiefer als 1 m in den Boden oder erstreckten sich weiträumig horizontal.

1.3 Die Bodenfeuchte im Bestand (August 1990)

Einschliesslich der weiteren Umgebung ungeschädigter Buchen war der Bodenwassergehalt in 10 bis 20 cm Tiefe meist geringer als 20% (*Abbildung 1A*). In diesen ungelichteten Bestandszonen konkurrierten grosse Baumindividuen um das Wasser. Ähnlich gering war der Wassergehalt in Stammnähe geschädigter Buchen (*Abbildung 1B*). Er war dort aber erhöht, wo benachbarte grosse Baumindividuen aufgrund der Auflichtung fehlten und die Bodenvegetation vorherrschte. Erhöhte Wassergehalte herrschten nahe abgestorbener Buchen, wo auch die Bodenvegetation die Stämme erreichte (*Abbildung 1C*). Bei ähnlichen Dichteprofilen im Boden unter Buchen und Bodenvegetation (*Tabelle 1*) wurden nur unter letzterer Wassergehalte über 30% gefunden.

1.4 Arbeitshypothesen

Auf der Grundlage von Bestandsgeschichte, Erscheinungsbild der Buchen, Bodentyp und Bodenfeuchte lassen sich Hypothesen zu den plausibelsten Primärursachen der vorgefundenen Buchenschädigung formulieren. Prinzipiell können Bäume über zwei «Schädigungspfade» beeinträchtigt werden: über die Belaubung oder über das Wurzelsystem.

Nach Hypothese I sei die Belaubung unmittelbar, zum Beispiel durch Immissionen, geschädigt. In einem solchen Fall würde parallel zum sinken-

den Kohlenstoffgewinn der Biomassezuwachs des Wurzelsystems stärker reduziert als der in den oberirdischen Pflanzenteilen (Mooney und Winner, 1988). Bei der zudem abnehmenden Kronenbelaubung müsste eine sinkende Konkurrenzkraft des Baumes hinsichtlich Wasser- und Nährstoffaufnahme erwartet werden, was die Entwicklung der Bodenvegetation in Stammnähe begünstigen sollte. Das beobachtete Auftreten vegetationsloser Flächen um geschädigte Buchen widerspricht jedoch einer solchen Wirkungskette, so dass Hypothese I verworfen werden muss.

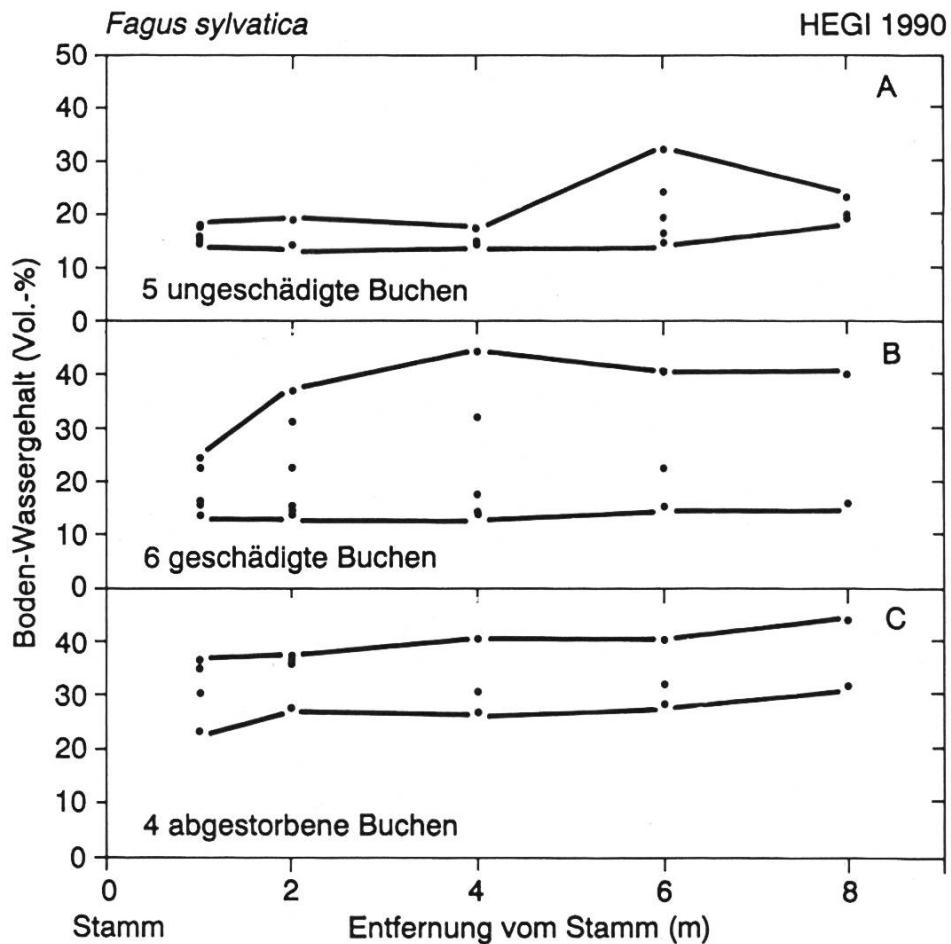


Abbildung 1. Bodenwassergehalt in 20 cm Tiefe mit zunehmender Entfernung von den Buchenstämmen. Es sind nur Messpunkte für Distanzen ohne Nachbarbäume angegeben; die Linien verbinden die Transekte mit den jeweils höchsten und niedrigsten Bodenfeuchten.

Nach Hypothese II seien die Buchenwurzeln direkt geschädigt. Durch den auf der Buchenborke hohen und von (vielleicht) depositionsreichen Niederschlägen gespeisten Stammabfluss käme es zur Bodenversauerung und Schadstoffanreicherung in Buchennähe. Hieraus könnten Wurzelschädigung und vegetationslose Zonen resultieren («Todeshöfe»; Flückiger *et al.*, 1984). Die zum Teil dichte Bodenvegetation an benachbarten Stämmen ungeschädigter sowie erst kürzlich abgestorbener Buchen sprechen aber gegen diese Möglichkeit. Daher wird diese Hypothese verworfen.

Tabelle 1. Dichte- und Feuchteprofil des Bodens in repräsentativen Bestandsbereichen.

	Bodentiefe (cm)	Bodendichte* (g/cm ³)	Bodenwassergehalt (Vol.-%)
unter Boden- vegetation und offenem Kronendach	5–15	1,11	34,9
	30–40	1,52	36,0
	60–70	1,44	42,4
1–2 m von ungeschädigter Buche entfernt	10–20	1,33	15,4
	30–40	1,48	19,0
	70–80	1,47	28,4
1–2 m von geschädigter Buche entfernt	5–15	1,19	16,4
	30–40	1,43	20,7
	60–70	1,52	26,4

* Bodentrockengewicht / Bodenvolumen

In der Wirkungskette der Hypothese III sei die Belaubung zunächst intakt, der nicht limitierte Kohlenstoffgewinn fördert das pflanzliche Wachstum. Allerdings ist eine gute Produktion mit einem hohen Wasser- und Nährstoffbedarf gekoppelt. Besonders der Wasserbedarf würde zusätzlich gesteigert, wenn durch intensive Auflichtung eines ursprünglich dichten Kronendaches abrupt die verbleibenden Bäume einer erhöhten Besonnung und zugleich verringerten Luftgrenzschicht ausgesetzt werden.¹ Der so gesteigerte Wasserbedarf würde aber unzureichend gedeckt, wenn aufgrund des vormalen dichten Bestandes die Wurzelsysteme engräumig begrenzt sind oder ein schwerer Lehmboden (wie im gegebenen Fall) aufgrund seiner Kapillareigenschaften über eine schlechte Wassernachleitung verfügt (geringe physiologische Wasserverfügbarkeit; *Scheffer-Schachtschabel*, 1976; *Richard et al.*, 1978–87). Als Folge könnte sich in Stammnähe ein lokaler Trockenstress einstellen, der das Feinwurzelwachstum des Baumes stimuliert (Mooney und Winner, 1988; *Schulze und Chapin*, 1987; *Linder und Axelsson*, 1982). Die durch erhöhten Wasserbedarf und Feinwurzelzuwachs «erzwungene» gesteigerte Wasserkonkurrenz des Baumes würde die Bodenvegetation verdrängen. Wäre dennoch der Wasserbedarf nicht zu decken, müsste der Baum langfristig seine Belaubungsfläche, bei starkem Trockenstress innerhalb der Vegetationsperiode, reduzieren (verringerter Blattaustrieb, verkleinerte Blattgrößen, Blattwurf). In dieser Wirkungskette ist nach der Auflichtung nicht die Änderung der Bestandstranspiration, sondern der lokal auf den Einzelbaum wirkende Trockenstress entscheidend.

¹ Nach Bestandsauflichtung kann die Kronentranspiration eines Einzelbaumes auf folgende Weise erhöht werden: durch hohen Lichtgenuss, der zu einer Zunahme der Spaltöffnungsweiten in den Blättern führt; durch Erhöhung der Blatttemperatur infolge Besonnung, was die «Verdunstungskraft» der Luft steigert; und durch erhöhte «Bewindung» im Kronenraum, wodurch transpirationshemmende «Luftpolster» (= Grenzschichten) abgebaut werden.

1.5 Fragestellung

Die Frage der Hypothese III, ob Trockenstress das Wachstum der Buchen limitiert, kann durch Analyse des Wassertransports im Baum bei Bewässerung in Stammnähe getestet werden. In Bäumen, die nicht primär durch Trockenstress geschädigt sind, sollte Wasserzufuhr zu keiner deutlichen Reaktion des Wasserflusses im Stamm führen. Erfolgt jedoch eine deutliche und spontane Reaktion auf die Wasserzufuhr, dann ist Trockenstress die Hauptursache der Schädigung; infolgedessen wären andere Schädigungsursachen von untergeordneter Bedeutung.

2. Versuchsbäume und Methodik

2.1 Erscheinungsbild der Versuchsbäume (August 1990)

Vier nach Stammdurchmesser und -höhe ähnliche Buchenindividuen wurden als Versuchsbäume ausgewählt (*Tabelle 2*); zwei von ihnen besaßen augenscheinlich weitgehend ungeschädigte, die beiden anderen deutlich geschädigte Kronen.

Ungeschädigte Versuchsbäume: Buche 33 besaß eine gut entwickelte Krone mit grünen Blättern, jedoch setzte im Hochsommer an einigen Astspitzen Blattverlust ein (*Tabelle 2*). Die Krone war von Nachbarbäumen teilweise gegen S und W abgeschirmt, der untere Stamm trug keine Äste. Eine dichte Vegetation aus rund 1 m hohem Tannenjungwuchs auf lockerem Erdboden umgab den Stamm; die Höhe der Tannen war in einem Radius von 2 bis 3 m um den Stamm etwas reduziert (die so gegebene Kreisfläche wurde bewässert; *Tabelle 2*). In S-Richtung ausserhalb dieses Radius war der Boden aufgrund der Ernte- und Rückearbeiten verdichtet und vegetationslos. Buche 40 besaß die dichtest belaubte Krone der vier Versuchsbäume (*Tabelle 2*); sie wurde von Nachbarbäumen nach S und W abgeschirmt. Im Hochsommer traten an besonnten Ästen Blattverfärbungen auf. Einige Äste waren im unteren Stammbereich vorhanden. Ursprünglich war der Stamm von Tannenjungwuchs umgeben; die Auflichtungsarbeiten hinterliessen aber auf der S- und N-Seite des Stammes vegetationslosen verdichteten Boden (*Tabelle 2*).

Geschädigte Versuchsbäume: In Buche 32 war besonders der sonnenexponierte Kronenraum aufgrund von Blattverlust und kleinflächigen, zum Teil an den Rändern vertrockneten Blättern spärlich belaubt (*Tabelle 2*), der darunter liegende Kronenteil wies intakt erscheinende Blätter auf. Aufgrund der Auflichtung fehlte die Kronenabschirmung durch Nachbarbäume, der untere Stamm trug vereinzelte kleine Äste. Ein bereits im Frühjahr reduzierter Laubaustrieb bestimmte für Buche 110 neben Blattverlust und limitierten

Blattgrößen die niedrigste Belaubungsdichte der Versuchsbäume (*Tabelle 2*). Unterhalb der nicht mehr abgeschirmten Krone befanden sich wenige verkümmerte, fast kahle Äste. Die Buchen 32 und 110 waren von trockenen, vegetationslosen Kreisflächen umgeben (ohne Bodenverdichtung; *Tabelle 2*).

Tabelle 2. Die Versuchsbäume.

Baum-Nr.	ungeschädigt		geschädigt (absterbend)	
	33	40	32	110
Blattverlust (%) (Aug./Sept. 1990)	10	< 10	80	90
Durchmesser, B.h. (cm)	54	48	44	51
Baumhöhe (m)	35	36	37	33
Kronenprojektion (m ²)	22	13	36	42
vegetationslose Kreisflächen				
um Stamm (m ²)	0	7**	18	13
bewässerte Flächen (m ²)	19	10***	18	13
(Summe beider Halbkreisflächen)				
insgesamt auf beiden Halbkreis- flächen applizierte Wassermengen (1)	3000	2000***	3500	3500
**** (mm Nd)	158	200	194	269

* Bei den ungeschädigten Buchen ist als Blattverlust die Abnahme der (noch hohen) Belaubungsdichte während der Sommermonate angegeben.

** Baum 40: vegetationslos aufgrund von Bodenverdichtung (Fahrspuren).

*** In Baum 40 wurde nur die N-exponierte Halbkreisfläche bewässert.

**** Wasserzufluss angegeben als Niederschlagsmenge (mm Nd = l/m²) bei Annahme einer über beide Halbkreisflächen gleichmäßig verteilten Bewässerung (in Baum 40 nur auf N-exponierte Fläche bezogen!).

2.2 Die Messung des Transpirationsstromes im Stamm

Der im Stammxylem der Versuchsbäume aufsteigende Wasserfluss wurde mit der Methode der «*Trunk Tissue Heat Balance*» erfasst (= experimentelles Einregeln eines Temperaturliegengewichts im Stammgewebe; Čermák *et al.* 1973, 1982; Kučera *et al.* 1977). Hierbei wird der absolute, gesamte Massenfluss des Wassers bestimmt aus der zugeführten elektrischen Energiemenge, die zur Konstanthaltung einer Temperaturdifferenz von 1 °C über eine 10 cm lange Strecke in vertikaler Stammrichtung benötigt wird: Mit Hilfe der Wärmekapazität des Wassers ergibt sich zum Beispiel bei einer hohen erforderlichen Energiezufuhr eine hohe Massenflussrate.

Das Stammxylem fungiert zwischen eingeführten Elektroden als Heizwiderstand und erwärmt sich dadurch gleichmäßig, die Temperaturdifferenz zur 10 cm stammabwärts gelegenen Referenzmessstelle wird mit Thermoelementpaaren gemessen (elektrische Kompensation natürlicher Temperatur-

gradienten im Stamm; Čermák und Kučera 1981). Je eine solche Apparatur wurde im Bereich des konzentrischen Stammquerschnitts (in etwa 3,7 m Stammhöhe) auf der S- und N-Seite der Versuchsbäume montiert. Natürliche Temperaturgradienten wurden zudem minimiert durch Isolierung der Messpositionen mit einer 3 cm dicken und 1 m breiten Schaumstoffmatte unter 0,5 mm starkem Aluminiumblech. Unterhalb dieser Abschirmung war der Stamm bis zum Boden mit Aluminiumfolie umwickelt.

Da der gemessene Wassertransport der Kronentranspiration des Baumindividuums entspricht (Schulze *et al.*, 1985), wird er im folgenden als Transpirationsstrom bezeichnet.

2.3 Bewässerungen

Bei sonniger und trockener Witterung, deren «Verdunstungskraft» die Voraussetzung zur Messung des Transpirationsstromes bildet, wurden die S- und N-exponierten Halbkreisflächen um die Stämme der Versuchsbäume separat bewässert. So wurden nachmittags innerhalb 20 min Wassermengen von 500 l pro Halbkreisfläche appliziert, was Niederschlägen von rund 50 mm = 50 l/m² entsprach; diese Bewässerungen wurden mehrmals wiederholt (Wassertemperatur 20 °C, Bodentemperatur in 5 cm Tiefe = 18 °C; *Tabelle 2*). Erst nach Beendigung sämtlicher Bewässerungen der einen Stammseite erfolgte Wasserzufuhr auf der anderen. Zur Vermeidung oberflächlichen Wasserabflusses wurde der Boden vegetationsloser Flächen leicht aufgerauht. Der Bodenwassergehalt wurde mehrfach vor und nach den Bewässerungen überprüft. Zur intensiven Bodendurchfeuchtung wurden in der N-exponierten Halbkreisfläche von Baum 40 (*Tabelle 2*) vor der letzten Bewässerung 20 Löcher von jeweils 10 cm Durchmesser bis in 50 cm Bodentiefe gebohrt.

2.4 Transekte der Bodenfeuchte im Bestand

Der Bodenwassergehalt wurde entlang mehrerer Transekte (= Linienführungen) zwischen verschieden stark geschädigten Buchen (inklusive Versuchsbäumen) und Individuen verschiedener Baumarten bestimmt (vgl. *Abbildung 1*). Die Bodenproben wurden aus 10 bis 20 cm Tiefe entnommen. An drei Stellen im Bestand wurden Profile des Bodenwassergehaltes untersucht (vgl. *Tabelle 1*).

3. Ergebnisse und deren Interpretation

3.1 Auswirkung der Bewässerungen auf die Bodenfeuchte

Vor Bewässerung war der Wassergehalt im Bodenprofil der geschädigten Buche 32 um rund 4% niedriger als bei der ungeschädigten Buche 33 (Abbildung 2), was im gegebenen Lehmboden einen grossen Unterschied in der physiologischen Wasserverfügbarkeit darstellen kann (Scheffer-Schachtschabel, 1976; Richard *et al.*, 1978–87). Die Bewässerung durchfeuchtete das ausgetrocknete Bodenprofil der geschädigten Buche intensiv bis auf das etwa Zweifache des ursprünglichen Wassergehaltes (Abbildung 2). Die Bodenfeuchte war nach Wasserzufuhr lokal höher als unter der dichten Bodenvegetation der aufgelichteten Bestandsbereiche (zwischen Bäumen in Abbildung 3).

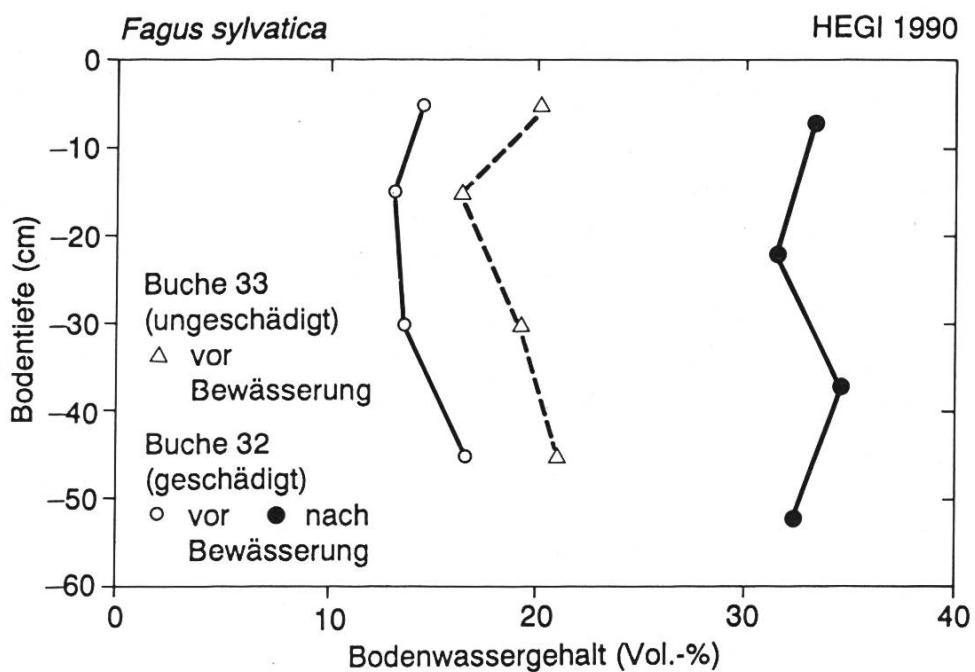


Abbildung 2. Die Tiefenabhängigkeit des Bodenwassergehaltes in rund 1 m Stammnähe der ungeschädigten Buche 33 (vor Bewässerung) und der geschädigten Buche 32 (vor und nach Bewässerung).

3.2 Der Transpirationsstrom der Versuchsbäume im Tagesgang

Vor Bewässerung: Die Flussrate des Transpirationsstromes im ungeschädigten Baum 33 zeigte einen ausgeprägten Tagesgang des Kronenwasserverbrauchs (Abbildung 4A). Sie folgte der (nicht gezeigten) «Verdunstungskraft» der Luft² eines charakteristisch warmen, trockenen und vorwiegend

² Die «Verdunstungskraft» der Luft nimmt mit steigender Sonneneinstrahlung (Blatterwärmung) und Luftbewegung sowie sinkender Luftfeuchte zu.

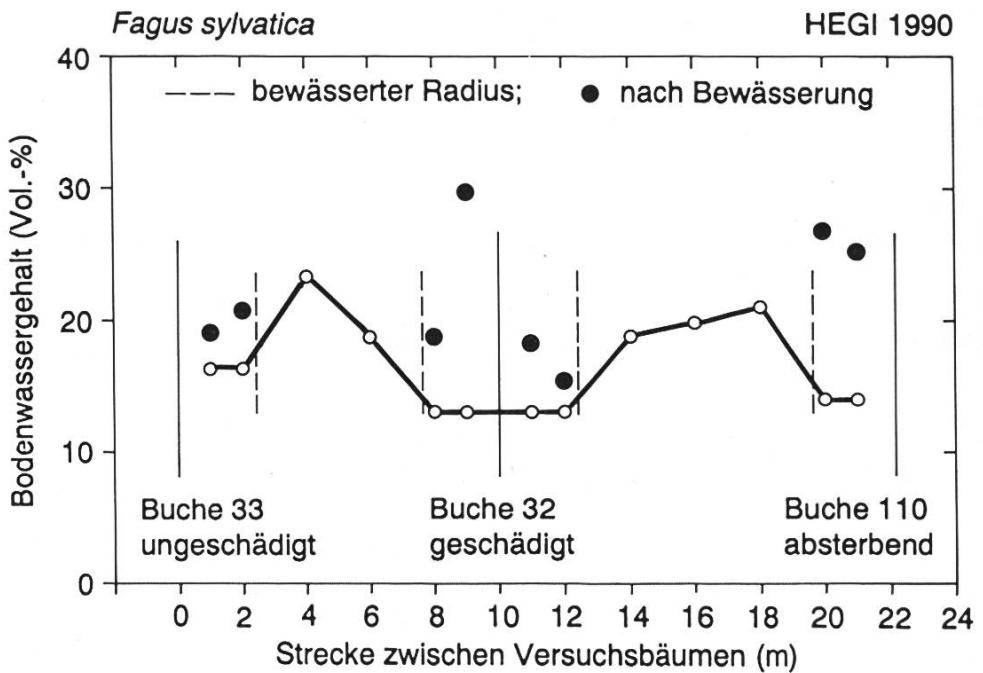


Abbildung 3. Der Bodenwassergehalt in 20 cm Tiefe zwischen den Stämmen der Versuchsbäume 33, 32 und 110 vor und nach der Bewässerung.

klaren Augusttages. Geringe Änderungen der Flussrate reflektieren kurzzeitige Beschattungen durch Nachbarbäume oder leichten Dunst. Der Tagesgang der ungeschädigten Buche 40 (nicht gezeigt) war dem von Buche 33 sehr ähnlich. Dagegen verliefen die Tagesgänge der geschädigten Bäume 32 und 110 sehr gedämpft (Abbildungen 4B, C). Bei ähnlichen Baumgrößen (vgl. Tabelle 2) und meteorologischen Bedingungen war in Buche 32 die maximale Flussrate des Transpirationsstromes fünfmal, in (der absterbenden) Buche 110 dreissignal niedriger als im ungeschädigten Baum 33 (Tabelle 3A); der Tageswasserverbrauch der Krone war 5- (Buche 32) bis 50mal (Buche 110) geringer (Tabelle 3B).

Nach Bewässerung: Nach der Bewässerung nahm der Transpirationsstrom im Tagesgang aller Versuchsbäume zu (Abbildung 5). Somit ist nach Arbeitshypothese III ein (vor der Bewässerung) lokaler Trockenstress in Stammnähe belegt (vgl. 1.4 und 1.5). Allerdings waren die ungeschädigten Buchen nur gering durch den Wassermangel limitiert, da maximale Flussrate und Tageswasserverbrauch nur um das 1,4- bzw. 1,1fache stiegen (Abbildung 5A, Quotienten in Tabellen 3A, B). Die kräftigen Zunahmen in den geschädigten Bäumen belegen jedoch einen starken Trockenstress (Abbildungen 5B, C). In Buche 32 und 110 stieg die maximale Rate um das zwei- bis fünffache (Tabelle 3A); die Tagestranspiration nahm bis um das etwa Neunfache zu (Buche 110; Tabelle 3B).

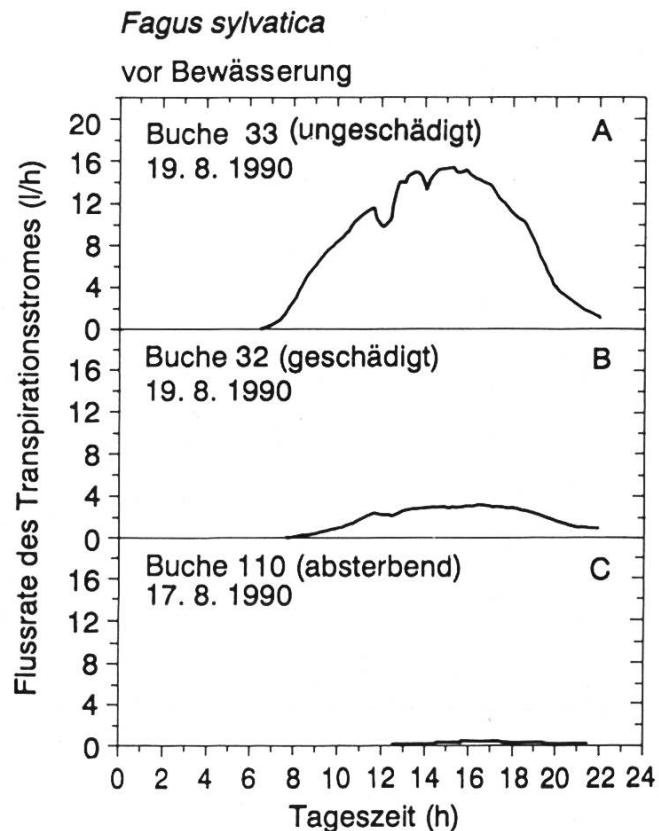


Abbildung 4

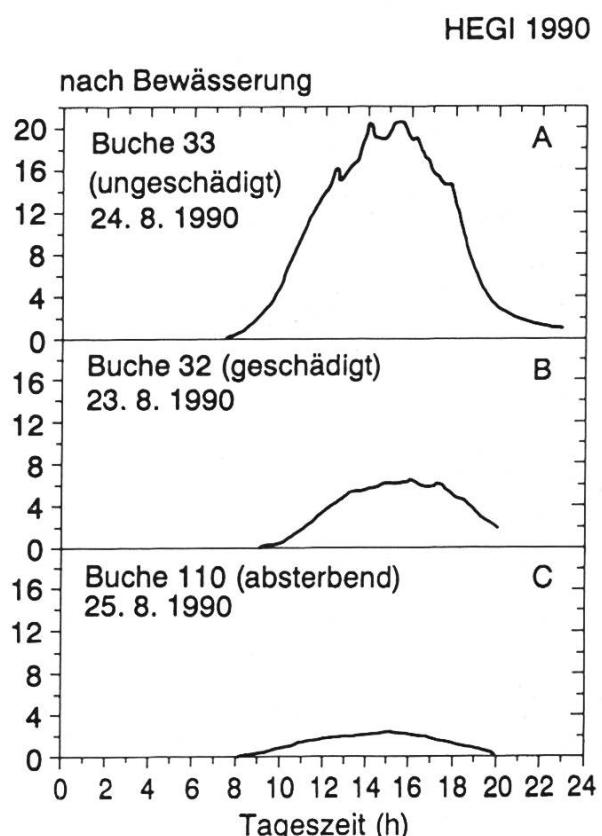


Abbildung 5

Abbildungen 4 und 5. Tagesgänge des Transpirationsstromes in geschädigten und ungeschädigten Buchen an vergleichbar trockenwarmen und vorwiegend klaren Augusttagen (der Transpirationsstrom entspricht dem Wasserverbrauch der gesamten Baumkrone). Abbildung 4: vor der Bewässerung; Abbildung 5: nach der Bewässerung.

3.3 Der funktionelle Zustand der Versuchsbäume

Reversible und irreversible Trockenstresswirkungen: Bei gegebener «Verdunstungskraft» der Luft wird die Flussrate des Transpirationsstromes durch die Wasserverfügbarkeit im Boden sowie die Struktur und Funktionstüchtigkeit des Baumes bestimmt (Belaubungsfläche, Stamm-, Wurzeleigenschaften). Transpirationssteigerungen unmittelbar nach der Bewässerung spiegeln weitgehend einen reversiblen Trockenstresseinfluss wider, der durch die Wasserzufuhr physikalisch kompensiert wird.

Die geringe relative Transpirationszunahme der ungeschädigten Buchen (*Tabelle 3B*) verdeutlicht die zuvor untergeordnete Bedeutung des reversiblen Stresses und resultiert im potentiell erreichbaren Wasserverbrauch (100%, *Tabelle 3C*). Der stark steigende Wasserverbrauch der geschädigten Buchen (*Tabelle 3B*) zeigt dagegen die zuvor gravierende Limitierung durch reversiblen Trockenstress an (besonders in Buche 110). Allerdings beträgt die Änderung des Wasserverbrauchs verglichen mit der potentiellen Transpiration der etwa gleich grossen ungeschädigten Bäume nur 10 bis 14% (*Tabelle 3C*). Die verbleibende Differenz von 70 bis 90% zur potentiellen Transpiration reflektiert langfristige irreversible Trockenstresswirkungen auf die pflanzliche Entwicklung. Wie kommen letztere zustande?

Tabelle 3. Maximale Flussraten des Transpirationsstromes und Tageswasserverbrauch der Versuchsbäume.

Buchen-Nr.	ungeschädigt * 33	geschädigt (absterbend)	
		32	110
Belaubungsfläche (%)	** 100	20	10
A) Max. Flussrate (l/h)			
vor Bewässerung	15,5	3,0	0,5
nach Bewässerung	20,5	6,5	2,5
Quotient «nach/vor Bewässerung»	1,4	2,2	5,0
B) Tageswasserverbrauch			
der Baumkrone (1)			
vor Bewässerung	149	29	3
nach Bewässerung	161	45	26
Quotient «nach/vor Bewässerung»	1,1	1,6	8,7
C) Quotient «tatsächlicher/			
potentieller Wasserverbrauch			
der Baumkrone» (%)			
vor Bewässerung	92	18	2
nach Bewässerung	100	28	16

* Buche 33 ähnlich der nicht gezeigten Buche 40.

** Vorhandene Belaubung der Buche 33 gleich 100% gesetzt.

Stellt sich anhaltender Trockenstress ein, resultiert ein zu reduzierten Blattflächen führendes Blattwachstum. In den Blättern sind die Spaltöffnungsweiten chronisch verengt, was zwar die Transpiration verringert, aber zugleich mit einer abnehmenden Stoffwechselkapazität der CO_2 -Bindung gekoppelt ist. Schliesslich tritt vorzeitiger Blattverlust ein. Wiederholt sich der Trockenstress über mehrere Jahre, wird fortschreitend auch die jährliche Blattneubildung unterdrückt. So nimmt die transpirierende, jedoch zugleich produzierende Kronenoberfläche beständig ab, während die Produktion der verbleibenden Blätter gehemmt ist. Parallel zu diesen wassereinsparenden und produktions senkenden Vorgängen wird das Wachstum der Feinwurzeln zur effizienten Nutzung des Bodenwassers gegenüber dem Zuwachs der übrigen (oberirdischen) Baumorgane gefördert (Mooney und Winner, 1988; Schulze und Chapin, 1987). Wenn diese Wachstumsänderungen den Wasserverbrauch des Baumes nicht zu decken vermögen, sind aufgrund der beständig abnehmenden Produktionsleistung der Krone die lebenswichtige Feinwurzelerneuerung und die Energieversorgung der übrigen Baumgewebe nicht mehr gewährleistet; der Baum beginnt abzusterben. Die Gesamtheit dieser durch langfristigen Trockenstress induzierten irreversiblen Änderungen der Baumstruktur (insbesondere die abnehmende Kronenoberfläche) begrenzt die

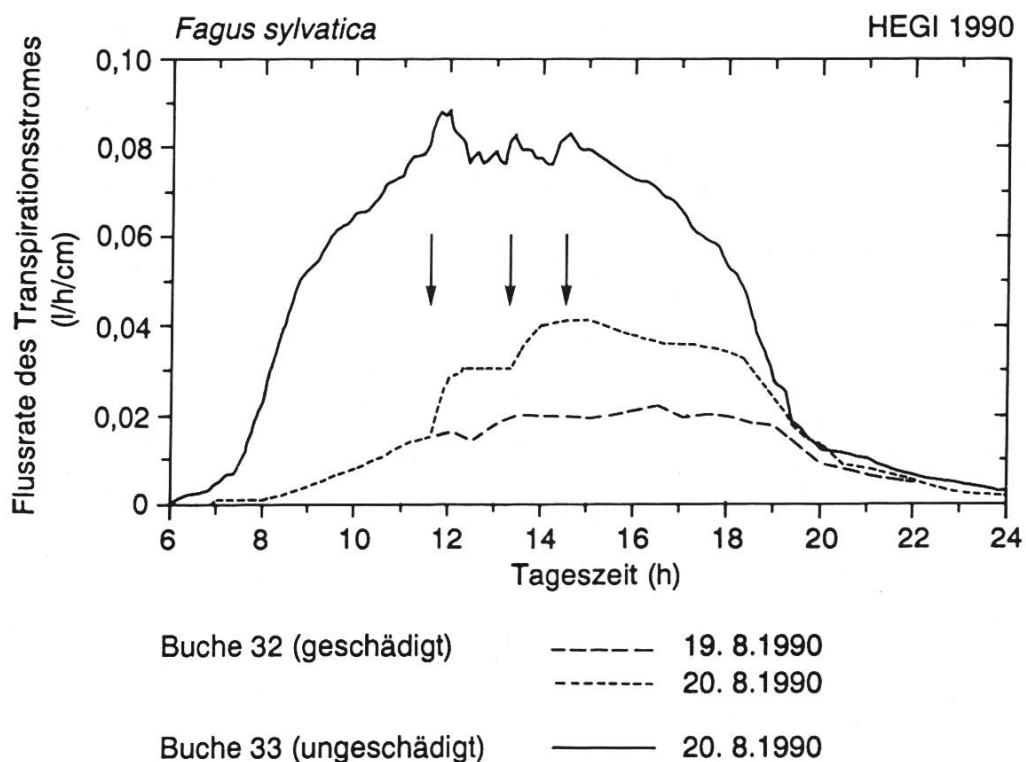


Abbildung 6. Reaktion des Transpirationsstromes der geschädigten Buche 32 auf dreimalige Bewässerung am 20. August 1990 im Vergleich zum Tagesgang vor der Bewässerung (19. August 1990) und zur nicht bewässerten ungeschädigten Buche 33 (20. August 1990); Pfeile geben für Buche 32 den Beginn der ersten drei, jeweils 20minütigen Bewässerungen am 20. August 1990 an; Flussrate auf 1 cm des Stammumfanges in 3,7 m Stammhöhe bezogen, da Bewässerungen und resultierender Transpirationsstrom nach Stammseiten getrennt erfolgten (siehe Abschnitt 2.4).

Transpiration der geschädigten Buchen weit stärker als der reversible Trockenstress (Tabelle 3C).

Spontane Baumreaktionen auf Bewässerung: Auch die unmittelbare Reaktion der geschädigten Bäume auf die Bewässerung belegt die drastische Limitierung des Transpirationsstromes durch Trockenstress (Abbildung 6). In Buche 32 begann bereits etwa 6 Minuten nach Beginn der ersten Wasserzufuhr der Transpirationsstrom in 3,7 m Stammhöhe zu fliessen und erreichte rasch ein um fast 100% erhöhtes stabiles Plateau. Auch die zweite Bewässerung erhöhte die Flussrate spontan, das folgende Plateau stellte sich aber bereits verzögert ein (Abbildung 6). Keine Reaktion der Flussrate erfolgte schliesslich bei der dritten Bewässerung.

Die unmittelbare Reaktion des Transpirationsstromes auf die einsetzende Wasserzufuhr reflektiert die Effizienz der Wasseraufnahme und offensichtliche Intaktheit des Wurzelsystems. Offenbar näherten sich die ersten beiden Bewässerungen zunehmend der Aufnahmekapazität der Wurzel und dem Leitungsvermögen des Stammes für Wasser (Abbildung 7). Die Abnahme des Transpirationsstromes in der Abenddämmerung deutet zudem in den Blättern noch intakte, bei Dunkelheit sich verengende Spaltöffnungen an (Abbildung 7 nach rund 50 Minuten; vgl. Abbildung 6). In der S-exponierten Stammseite der stark geschädigten Buche 110 wurden ähnlich heftige Reaktionen der Flussrate auf die Wasserzufuhr gemessen wie in Buche 32. Jedoch war auf der N-Seite von Buche 110 erst am folgenden Tag die Flussrate erhöht (nicht gezeigt), was hier bereits auf ein beginnendes Absterben der zugeordneten Wurzelteile und damit das Endstadium einer Baumschädigung durch Trockenstress schliessen lässt.

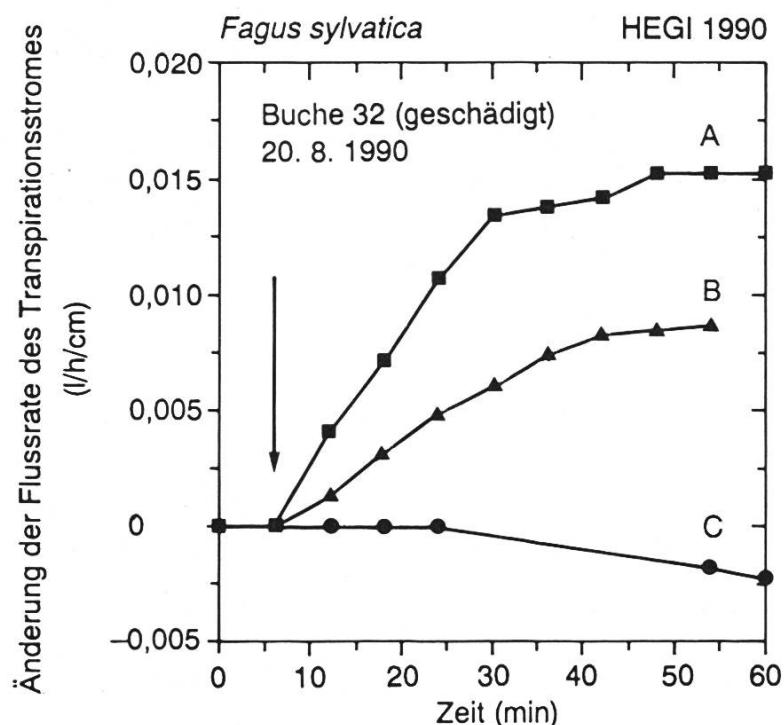


Abbildung 7. Die Reaktionen des Transpirationsstromes der geschädigten Buche 32 auf die dreimalige Bewässerung am 20. August 1990 im direkten Vergleich zueinander; A: erste, B: zweite, C: dritte Bewässerung, letztere mit nach rund 50 Minuten beginnender Abnahme des Transpirationsstromes infolge einsetzender Abenddämmerung; Pfeil gibt Beginn der Baumreaktion nach den einzelnen, jeweils 20minütigen Bewässerungen an; Flussrate wie in Abbildung 6.

In den ungeschädigten Buchen traten bei keiner Bewässerung spontane Reaktionen des Transpirationsstromes auf. Dies erscheint als Folge des – verglichen mit den geschädigten Buchen – in Stammnähe weder so dichten noch so nahe der Bodenoberfläche gelegenen Feinwurzelwerks. Eine Stimulierung des Feinwurzelwachstums war infolge des offensichtlich fehlenden langfristigen Trockenstresses ausgeblieben. Die ungeschädigten Buchen verfügten über ein weiträumiges Wurzelsystem und damit einen grossen «Wassereinzugsbereich». Ein solches Wurzelwerk ist bei gegebenem Wasserbedarf nicht auf die intensive Wasserausbeutung der Stammnähe angewiesen wie die engräumigen Wurzelsysteme der geschädigten Buchen in den ursprünglich dichten Bestandsbereichen. Weiträumige Wurzelsysteme, begünstigt durch nicht zu hohe Bestandsdichte, stellen ein pflanzliches Prinzip der lokalen Trockenstressvermeidung dar.³

Stamm- und Wurzeleigenschaften: Wasser kann im Stammxylem von zerstreutporigen Laubbäumen (wie der Buche) innerhalb von 6 Minuten höchstens 60 cm aufsteigen (Jones, 1983). Folglich stammt das in geschädigten Buchen 6 Minuten nach Bewässerungsbeginn in 3,7 m Stammhöhe geflossene Wasser nicht aus der auf den Boden ausgebrachten Wassermenge. Vielmehr gibt die gemessene Flussrate einen über die gesamte Länge der Wasserfäden zwischen Wurzel und Krone erfolgenden «Ruck nach oben» wieder. Ursache hierfür ist die nach rascher Wasseraufnahme in der Wurzel zunehmende Wasserverfügbarkeit. Dadurch lässt hier die Wasseraugspannung nach, während sie in der Krone zunächst noch unverändert bleibt. Die zunehmende Differenz der Wasseraugspannung zwischen Wurzel und Krone bewegt die Wasserfäden und treibt den beobachteten Wasserfluss an.⁴

Aststruktur und glatte Borke der Buche begünstigen ausserdem den Stammabfluss des in der Krone aufgefangenen Niederschlagswassers (Larcher, 1976). Das Wurzelsystem der Buche dürfte daher auf den Wassereintrag in Stammnähe angepasst sein, was als günstige Voraussetzung des hier bei Trockenstress stimulierten intensiven Feinwurzelwachstums erscheint. Das Nutzungsvermögen des Stammabflusswassers mag in der Buche somit «prädisponierend» wirken für die rasche Reaktion des Transpirationsstromes bei Wasserzufuhr in Stammnähe.

³ Dieses Prinzip ist charakteristisch für die Wurzelsysteme von Holzpflanzen in trockenen Klimazonen.

⁴ Die Situation ist einem Tauziehen an den Wasserfäden zwischen Wurzel und Krone vergleichbar. Vor der Bewässerung ist die «Zugkraft» (Saugspannung) nach oben nur wenig stärker als das «Verharrungsvermögen» des schlecht verfügbaren Wassers in der Wurzel, das heisst, die Wasserfäden bewegen sich langsam aufwärts. Durch Bewässerung nimmt die Wasserverfügbarkeit abrupt zu, der Wasserfaden wird in der Wurzel also plötzlich «losgelassen». Hierdurch bewegt sich der Wasserfaden in seiner ganzen Länge ruckartig nach oben und fliesst mit erhöhter Rate weiter, solange die gesteigerte «Kraftdifferenz» zwischen Wurzel und Krone erhalten bleibt.

Die Spontanreaktionen der Flussrate belegen damit die Intaktheit des Wurzelsystems und des wasserleitenden Stammxylems in den geschädigten Buchen. Zudem weist in der absterbenden Buche 110 die offensichtlich zuletzt aufgegebene Wurzel auf die möglichst lange aufrechterhaltene Bereitschaft effizienter Wassernutzung – und damit auf Trockenstress als Primärursache des Buchensterbens im Hegiwald hin.

4. Folgerungen

4.1 Trockenstress als Ursache des Buchensterbens im Hegiwald

Die Reaktionen des Transpirationsstromes auf Bewässerung belegten in den geschädigten Versuchsbäumen ein aktives Wurzelsystem, intakte Wasserfäden zwischen Wurzel und Krone sowie (angedeutet) auf witterungsbedingte Umweltreize reagierende Spaltöffnungen in den Blättern. Insbesondere die bis zum Absterben der Buchen anhaltende grosse Wurzeleffizienz zur Wasseraufnahme (neben Intaktheit der Wurzel hohe Durchwurzelungsdichte) weist auf lokalen Trockenstress in Stammnähe als Primärursache des Buchensterbens hin. Jedoch stellt sich die Frage, wie die Bodenwasserversorgung so kritisch für Buchenindividuen werden konnte, die sich während 115 Jahren zu grossen Bestandsbäumen entwickelt haben. Offensichtlich kann der Trockenstress erst kürzlich so bedeutsam geworden sein. Welche Faktoren haben den innerhalb der letzten Jahre aufgetretenen, so drastischen Trockenstress bedingt? Es muss sich um Faktoren handeln, die eine Bestandsstruktur abrupt und drastisch verändern können – wie etwa die Sturmschäden 1981/82 und die intensive Durchforstung 1982/83. Beide Bestandsöffnungen haben offenbar die Kronentranspiration (siehe Fussnote in 1.4) und damit den Wasserbedarf der verbliebenen Baumindividuen gesteigert.

Ursprünglich hatten sich die heute geschädigten Buchen in einem dicht geschlossenen Bestand entwickelt, worauf ihre starke Astreinigung im unteren Stammbereich hinweist. Die gegebene dichte Kronenabschirmung jedes Einzelbaumes durch seine Nachbarn bewirkte einen niedrigen individuellen Wasserbedarf. Somit waren die Bäume nicht zum Aufbau eines weiträumigen Wurzelsystems «gezwungen», das Wurzelwerk konzentrierte sich, auch aufgrund der räumlichen Nähe zu den Nachbarbäumen, in der Stammnähe. Der nach der Bestandsauflichtung für jede verbliebene Einzelbuche abrupt gestiegene Wasserbedarf beutete daher rasch die Wasserreserven in Stammnähe aus (insbesondere nach der Intensivierung des Feinwurzelwachstums), und der hier auftretende Trockenstress verdrängte die Bodenvegetation.

Der gestiegene individuelle Wasserbedarf war offenbar für die verbliebenen Buchen bedeutsamer als die entfallende Wurzelkonkurrenz für Wasser

der gefällten Nachbarbäume. Die Baumentnahme verbesserte vermutlich sogar die Wasserbilanz des gesamten Bestandes – durch möglicherweise gesenkte Bestandstranspiration und Interzeption.⁵ Jedoch konnten die verbliebenen Buchen aufgrund ihrer ursprünglich auf Stammnähe beschränkten Wurzelentwicklung und des geringen Wasserleitvermögens im gegebenen Lehmboden aus der potentiell verbesserten Bestandswasserversorgung keinen Nutzen ziehen. Der in Stammnähe sich einstellende Trockenstress reduzierte langfristig Blattneubildung, Blattgrößen und Produktionsleistung der Blätter. Der sich im Spätsommer verschärfende Wassermangel führte zusätzlich nach Blattverfärbungen zum vorzeitigen Blattwurf. Die Produktion der Buchen nahm somit beständig ab. Sobald die Bäume schliesslich abgestorben waren und ihr Wasserbedarf entfiel, besiedelte die Bodenvegetation die Flächen um die Stämme erneut.

Die Buchen blieben ungeschädigt, wenn eine laubtragende Beastung bis zum Boden ein nicht zu dichtes Bestandskronendach seit der frühen Baumentwicklung nachwies. Deshalb wurde an solchen Stellen wohl auch keine Bestandsauflichtung vorgenommen. Der Wasserbedarf dieser Kronen wird durch ein weiträumiges Wurzelwerk gedeckt, das sich aufgrund des hier nicht so dichten Baumbestandes über die Jahrzehnte hinweg entwickeln und an den guten Lichtgenuss der Belaubung anpassen konnte. Unter den dicht belaubten Kronen dieser Buchenindividuen limitierte hauptsächlich Lichtmangel die Bodenvegetation. Das weiträumige Wurzelwachstum wurde vielleicht auch durch die höhere Windexponiertheit im hier offeneren Bestand begünstigt, was verglichen mit den heute geschädigten Bäumen zur offenbar besseren mechanischen Widerstandsfähigkeit gegen Windwurf beiträgt. Die Schädigung blieb darüberhinaus am Rand von Auflichtungszonen in Buchen mit weiträumigem Wurzelwerk gering, wenn die Kronen durch Nachbarbäume besonders nach S und W abgeschirmt blieben.

Die Individuen der anderen im Hegiwald vertretenen Baumarten (vorwiegend Nadelbäume) blieben nach der Auflichtung ungeschädigt, wahrscheinlich aufgrund, im Vergleich zur Buche, niedrigerer Wasseransprüche und günstigerer Wurzelstruktur.

4.2 Empfehlungen für die forstliche Praxis

Obwohl die Buche als schattentolerant gilt, sollte auf schwerem Lehmboden bereits zu Beginn der Aufforstung mit dieser Art zwischen den Baumindividuen genügend Freiraum gehalten werden, um eine gute Wurzelent-

⁵ Unter Interzeption versteht man das im Bestandskronenraum aufgefangene Niederschlagswasser, das hier grösstenteils verdunstet. Auflichtung senkt die Bestandsinterzeption, worauf der Niederschlagseintrag auf die Bodenoberfläche zunimmt.

wicklung zu gewährleisten. Bei dem gegebenen «physiologisch trockenen» Bodentyp ermöglicht das nicht zu dichte Bestandskronendach schon während des frühen Baumwachstums die Anpassung von Kronenwasserbedarf und weiträumiger Wurzelentwicklung an hohen Lichtgenuss.

Werden aber Buchen auf einem solchen Boden bei dichtem Bestandskronenschluss herangezogen, bis sie eine Grösse wie gegenwärtig im Hegiwald erreichen, so sollte eine intensive Auflichtung unterbleiben. Die Bäume sind dann nicht in der Lage, Kronen- und Wurzelwachstum in kurzer Zeit an die plötzlich drastisch veränderten Umweltanforderungen anzupassen, und können innerhalb weniger Jahre infolge lokalen Trockenstresses und somit starken Produktionseinbussen absterben. Die späte Auflichtung führte unter den im Hegiwald gegebenen Rahmenbedingungen zum Gegenteil der angestrebten Produktionssteigerung, obwohl der Lichtgenuss der verbleibenden Baumindividuen zu-, und möglicherweise die Bestandstranspiration abnahm. In einer Situation wie im Hegiwald ist einzig entscheidend, welchem lokalen Trockenstress die verbleibenden Buchenindividuen nach der Auflichtung ausgesetzt sind.

Da im Hegiwald die Auflichtung bereits vollzogen ist, könnte der gegenwärtige Buchenbestand nur durch langfristige künstliche Bewässerung gerettet werden. Diese Möglichkeit scheidet aus wirtschaftlichen Gründen aus. Als einzige Lösung bleibt daher, die verbliebenen Buchen vor ihrem Absterben zu ernten, bevor die Holzqualität (zum Beispiel durch Pilzbefall) gemindert wird.

5. Schlussbemerkungen

Wie eingangs bereits festgestellt, kann eine vierwöchige Feldstudie nicht eine mehrjährige Ökosystemforschung zur quantitativen Ursachenbestimmung eines konkreten Baumsterbens ersetzen. Dennoch war mit den demonstrierten ökophysiologischen Feldmethoden und auf ökologische Grundlagenkenntnisse gestützten Beobachtungen eine plausible Faktoreingrenzung und Diagnose der wahrscheinlichsten Schädigungsursache möglich. Mit naturwissenschaftlichen Methoden können also angewandt forstliche Probleme prinzipiell untersucht und beantwortet werden.

Will man sehr präzise Antworten auf gegebene Problemstellungen erzielen, sind aufgrund der Komplexität von Ökosystemen langfristige und umfassende naturwissenschaftliche Untersuchungen jedoch unumgänglich, wenn auch bereits kurzfristige Studien wie diese sehr aufwendig sind. Eine möglichst hohe Präzision von Erkenntnissen ist langfristig als solide Entscheidungsbasis für praktisches Vorgehen anzustreben, sollen forstliche Problem-

lösungen auf Dauer über das «Götterblick-Stadium» hinausgehen. Aufgrund dieser unverzichtbaren Notwendigkeit stellt das Erarbeiten naturwissenschaftlicher Grundlagen zum Baumwachstum eine langfristig sich auszahrende angewandte Forschung für das Forstwesen dar. Das Forstwesen ähnelt damit zum Beispiel der Industrie, wo langfristige Grundlagenforschung in eine zukünftig erfolgreiche Produktanwendung mündet und so dauerhafte Gewinne sichert. Ein Prinzip der Nachhaltigkeit ist auch in der Grundlagenerforschung des Baumwachstums Voraussetzung für zunehmenden Erfolg forstlichen Handelns.

Résumé

Localisation des causes d'un dépérissement particulier du hêtre, à l'aide d'une méthode servant à mesurer la transpiration du houppier

Une étude de cas a permis de démontrer la valeur diagnostique d'une méthode de mesure utilisée dans la phyto-écologie expérimentale. Connue sous le nom de «Trunk Tissue Heat Balance», cette méthode vise à déterminer les causes d'un très grave dépérissement local du hêtre. Elle indique l'ensemble du flux d'eau qui monte dans le tissu ligneux du fût ainsi que la transpiration du houppier. Elle fut pratiquée sur les hêtres, endommagés à divers degrés, et complétée par des expériences d'irrigation et des observations écologiques faites *in vivo* dans un peuplement (pénétration des racines dans le sol, répartition de la végétation au sol). Elle nous apprend dans le cas présent que ces hêtres ont dépéri sous l'effet du stress dû à la sécheresse. Elle fut la conséquence de tempêtes et de fortes éclaircies provoquées dans ce peuplement de hêtres, planté depuis plus d'un siècle sur un sol limoneux compact. Ces interventions ont provoqué une augmentation drastique du besoin en eau des individus restants, tous munis d'un système racinaire intense mais limité à la proximité du tronc. Cette méthode écologique pratiquée sur le terrain pendant quatre semaines ne peut cependant pas remplacer la recherche multidisciplinaire à long terme. Pourtant ce procédé permet de localiser les causes plausibles d'un dépérissement de l'arbre, dans un cas concret. Les possibilités offertes par la phyto-écologie expérimentale aideront à mieux répondre aux questions qui se posent à la pratique forestière.

Traduction: *Monique Dousse*

Literatur

- Čermák, J., Kučera, J. (1981). The compensation of natural temperature gradient in the measuring point during the sap flow rate determination in trees. *Biologia plantarum* 23: 469–471.
Čermák, J., Deml, M., Penka, M. (1973). A new method of sap flow rate determination in trees. *Biologia plantarum* 15: 171–178.

- Čermák, J., Ulehla, J., Kučera, J., Penka, M. (1982). Sap flow rate and transpiration dynamics in the full-grown oak (*Quercus robur* L.) in flood plain forest exposed to seasonal floods as related to potential evapotranspiration and tree dimensions. *Biologia plantarum* 24: 446–460.
- Flückiger, W., Braun, S., Flückiger-Keller, H. (1984). Untersuchungen über Waldschäden in der Nordwestschweiz. *Schweiz. Z. Forstwes.* 135: 391–444.
- Jones, H. G. (1983). Plants and microclimate. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 323.
- Kučera, J., Čermák, J., Penka, M. (1977). Improved thermal method of continual recording the transpiration flow rate dynamics. *Biologia Plantarum* 19: 413–420.
- Larcher, W. (1976). Ökologie der Pflanzen. UTB Ulmer-Verlag, pp. 320.
- Linder, S., Axelsson, B. (1982). Changes in carbon uptake and allocation patterns as a result of irrigation and fertilization in a young *Pinus sylvestris* stand. In: Waring, R.H. (ed.): Carbon uptake and allocation in subalpine ecosystems as a key to management. Forest Research Laboratory, Oregon State University, Corvallis, pp. 38–44.
- Mooney, H. A., Winner, W. E. (1988). Carbon gain, allocation, and growth as affected by atmospheric pollutants. In: Schulte-Hostede, S., Darral, N. M., Blank, L. W., Wellburn, A. R. (eds.): Air pollution and plant metabolism. Elsevier, London, New York, pp. 272–287.
- Richard, F., Lüscher, P., Strobel, T. (1978–87). Physikalische Eigenschaften von Böden der Schweiz. 4 Bände «Lokalformen». Spezialreihe der EAFV Birmensdorf.
- Scheffer-Schachtschabel (1976). Lehrbuch der Bodenkunde. Enke-Verlag, Stuttgart, pp. 394.
- Schulze, E.-D., Čermák, J., Matyssek, R., Penka, M., Zimmermann, R., Vasiček, F., Gries, W., Kučera, 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* (Berlin) 66: 475–483.
- Schulze, E.-D., Chapin, F. S. III. (1987). Plant specialization to environments of different source availability. In: Schulze E.-D., Zwölfer, H. (eds.). *Ecological Studies* 61: 120–148.

Verfasser: Dr. Rainer Matyssek, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), CH-8903 Birmensdorf; Dr. Jan Čermák und Dr. Jiří Kučera, Institute of Forest Ecology, Forest Faculty of the Agricultural University Brno, 64400 Brno Soběšice, ČSFR.