

Ber. nat.-med. Verein Innsbruck	Band 89	S. 99 - 110	Innsbruck, Okt. 2002
---------------------------------	---------	-------------	----------------------

Eine modifizierte Sperry-Apparatur zur Messung des Emboliegrades im Xylem von Bäumen

von

Stefan MAYR^{*)}

A Modified Sperry-Apparatus for Measuring Embolism in the Xylem of Trees

Synopsis: Plant water transport systems can be impaired by embolism, whereby gas bubbles reduce conductivity of xylem. Embolism is measured with a so-called Sperry-apparatus by comparison of flow rates through a xylem sample before and after removal of embolism (via high pressure flushing). In this study a modified Sperry-apparatus (MSA) was developed which enables efficient and routine measurements on ten parallel channels mounted on an acrylic glass construction and controlled via teflon valves. This apparatus was used for comparative measurements on twigs of beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) KARST).

Beech showed constant flow rates in not embolised twigs and complete removal of embolism by flushing. In spruce a significant decrease of maximal obtained specific conductivity from hardly ($7,9 \pm 0,3 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) to highly embolised twigs ($5,3 \pm 0,3 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) was observed. This is due to conductivity losses caused by blockages with resin and irreversibly closed conifer pits. Anatomical differences between deciduous trees and conifers therefore are responsible for the precision of embolism measurements.

Results and methodical developments of this study are the base for future investigations on conifers.

1. Einleitung:

Die Lebensform Baum verfügt über ein hochentwickeltes Transportsystem, das die effiziente Versorgung einer großen Blattmasse mit Wasser ermöglicht. Der Wassertransport erfolgt passiv, das zugrunde liegende Prinzip wird in der Kohäsionstheorie (BOEHM 1893, DIXON & JOLY 1894) formuliert: Die durch die Transpiration entstehende Saugspannung (negatives Wasserpotential) wird über eine kontinuierliche Wassersäule bis in den Boden übertragen und bewirkt ein Nachfließen des Wassers. Kohäsionskräfte der Wassermoleküle untereinander und Adhäsionskräfte zu den hydrophilen Zellwänden stabilisieren diese Wassersäule (RICHTER 1972, TYREE et al. 1994). Die dickwandigen, lignifizierten Zellwände des Xylems verhindern einen Kollaps der Leitungsbahnen und ermöglichen damit einen Transport von Wasser in Höhen von über 100 m (TYREE et al. 1994).

^{*)} Anschrift des Verfassers: Dr. Stefan Mayr, Institut für Botanik der Leopold-Franzens-Universität Innsbruck, Sternwartestr. 15, A-6020 Innsbruck

Bereits bei geringen Störungen kann es jedoch zu Unterbrechungen (Kavitation) der Wassersäule und daraus resultierenden Embolien (Blockaden durch Gasblasen im Flüssigkeitssystem) kommen. Ursachen dafür sind in der Regel Trockenstress (z.B. ZIMMERMANN 1983, SPERRY & TYREE 1988, SPERRY & SULLIVAN 1992, TYREE et al. 1994) oder Gefrier-Tau-Vorgänge (z.B. SUCOFF 1969, SPERRY & SULLIVAN 1992, TYREE et al. 1994, MAGNANI & BORGHETTI 1995, SPERRY & ROBSON 2001). Embolien verursachen stets eine Leitfähigkeitsverminderung des betroffenen Abschnittes im Xylem und beeinträchtigen damit die Wasserversorgung distal liegender Bereiche des Baumes. Gleichzeitig bedingt jeder Ausfall eines Teils des Leitsystems eine Vergrößerung der inneren Spannung in der verbleibenden Wassersäule, und erhöht damit das Risiko weiterer Kavitationen ("runaway embolism", TYREE & SPERRY 1989). Embolien können damit nicht nur die Vitalität eines Baumes beeinträchtigen sondern in extremen Situationen sogar dessen Überleben gefährden.

Die Messung von Embolien im Xylem von Bäumen ist mit der sogenannten Sperry-Apparatur (SPERRY et al. 1988) möglich. Dabei wird die Leitfähigkeit einer Xylemprobe mittels Durchflussmessung vor und nach dem Entfernen von Embolien (Ausspülen mittels Überdruck) verglichen. Dies ist die einzige Methode, die eine direkte Bestimmung der Leitfähigkeitsverminderung erlaubt, während anderen Untersuchungsmethoden, wie Färbetechniken (z.B. SPERRY et al. 1988, LO GULLO & SALLEO 1991), Cryo-Elektronenmikroskopie (z.B. UTSUMI et al. 1998, BERNDT et al. 1999), Time Domain Reflectometry (z.B. IRVINE & GRACE 1997), Magnetresonanz-Imaging (z.B. HOLBROOK et al. 2001) oder Ultraschalldetektion (z.B. MILBURN & JOHNSON 1966, SANDFORD & GRACE 1985, RITMAN & MILBURN 1988, LO GULLO & SALLEO 1991, JACKSON & GRACE 1996) indirekte Ansätze zugrunde liegen.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurde eine neue Version der Sperry-Apparatur in Anlehnung an Verbesserungen der Messanordnung von CHIU & EWERS (1993) und VOGT (2001) entwickelt, die ein routinemäßiges Messen ermöglichen soll. Mit diesem Messgerät wurden Untersuchungen an Zweigen von Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Fichte (*Picea abies* (L.) KARST) durchgeführt, um die Genauigkeit und Effizienz der Messungen zu überprüfen.

2. Methodik:

2.1. Messprinzip:

Das von SPERRY et al. (1988) entwickelte Messprinzip beruht auf der wiederholten Bestimmung der Leitfähigkeit eines Holzstückes. Dabei dichtet man Xylemproben in ein hydraulisches System ein und bestimmt bei konstantem Druck die Durchflussrate. Zwischen diesen Leitfähigkeitsmessungen werden die Xylemproben mit Überdruck gespült: Wenn Lufteinschlüsse im Xylem vorhanden sind (Embolien) werden diese ausgespült und die Leitfähigkeit erhöht. Dieses Spülen wird so lange wiederholt bis keine Verbesserung der Leitfähigkeit mehr erzielt wird. Aus dem Verhältnis der anfänglichen- zur maximalen Leitfähigkeit kann auf den Emboliegrad rückgeschlossen werden.

2.2. Modifizierte Sperry-Apparatur (MSA):

Die Methode von SPERRY et al. (1988) wurde von CHIU & EWERS (1993) weiterentwickelt, indem parallel angeordnete Messkanäle die gleichzeitige Analyse mehrerer Proben ermöglichten. Eine ähnliche Messanordnung mit einer verbesserten Druckvorrichtung für die Überdruckspülungen beschreibt VOGT (2001). Aufbauend auf diesen Gerätevarianten wurde die Apparatur weiter modifiziert, um die Handhabung zu vereinfachen und ein routinemäßiges Arbeiten zu ermöglichen. Diese modifizierte Sperry-Apparatur (MSA) weist folgende wesentliche Merkmale auf (Abb. 1):

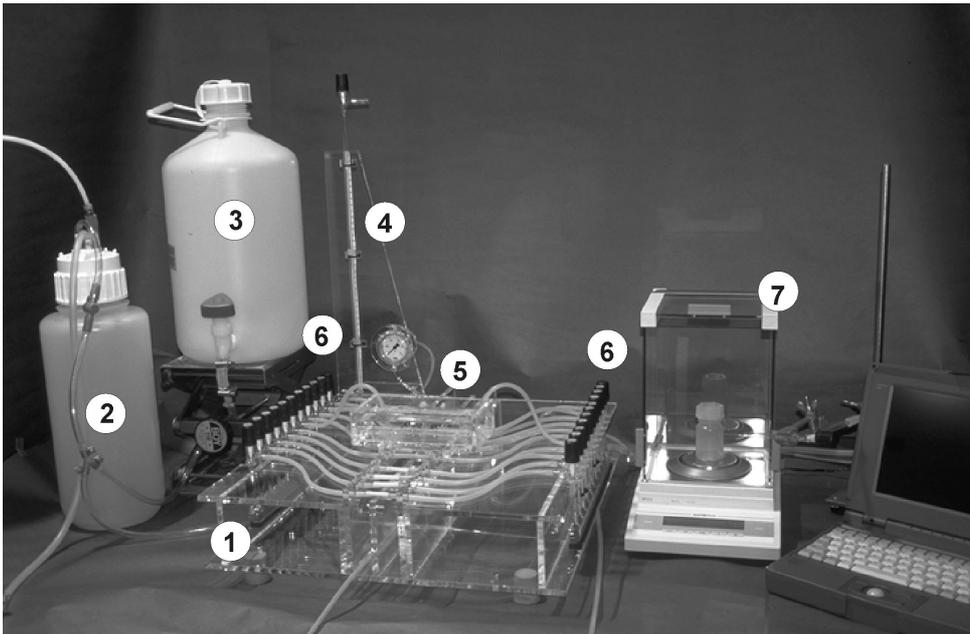


Abb. 1: Foto der modifizierten Sperry-Apparatur (MSA). Die Apparatur basiert auf einer Acrylglaskonstruktion (1). Die Überdruckspülungen erfolgen mittels druckfestem Kunststoffbehälter (2), der destilliertes, gefiltertes und entgastes Wasser und einen unter Überdruck stehenden Ballon enthält. Die Leitfähigkeitsmessungen werden bei einem Druck von 0,004 MPa (Vorratsbehälter (3), Kontrolle des Druckes mittels Glaskapillare (4) an der Rückwand der Apparatur) durchgeführt. Zehn Xylemproben werden in parallel angeordnete Silikonschläuche mit Hilfe einer beweglichen Wanne (5) luftblasenfrei eingedichtet, das hydraulische System wird über Teflon- Zweiweghähne gesteuert und entlüftet (6). Die Ermittlung der Durchflussrate erfolgt gravimetrisch mittels PC - gekoppelter Waage (7).

- Die Messung erfolgt auf zehn parallelen, auf einer Acrylglasplattform übersichtlich angeordneten Messkanälen.
- Mit einer auf Schienen über den Messkanälen beweglichen Wanne werden die Proben in das hydraulische System luftblasenfrei eingedichtet.
- Das hydraulische System wird über 22 Teflonhähne gesteuert und entlüftet.
- Die Überdruckspülungen erfolgen mit Hilfe eines Druckbehälters, in dem in Anlehnung an VOGT (2001) ein Gummiballon die angelegte Druckluft von der Spülflüssigkeit trennt (kein Lösen von

Luft in der Flüssigkeit).

- Die Durchflussraten werden mit einer computergesteuerten Waage gemessen, die übertragenen Daten werden automatisch verrechnet.

Für die Messungen wurden seitenastfreie Zweigabschnitte mit einem Xylemdurchmesser von 5 bis 8 mm unter Wasser (a.d.) entrindet und mehrfach - bis auf eine Länge von etwa 2,5 cm - zurückgeschnitten. Die letzten Schnitte erfolgten mit einem jeweils frisch geschliffenen Schnitzmesser, um ein Quetschen des Xylems bzw. von Harzkanälen zu vermeiden (bei Verwendung einer Gartenschere wurden bei Fichtenzweigen Verstopfungen der Leitbahnen durch ausgetretenes Harz beobachtet). Obwohl mehrere Autoren bei Angiospermen längere Xylemproben verwenden (z.B. MAGNANI & BORGHETTI 1995, ZWIENIECKI & HOLBROOK 1998, VOGT 2001) um ein vorzeitiges Ausschwemmen von Lufteinschlüssen aus angeschnittenen Leitelementen zu verhindern, konnte bei vergleichenden Voruntersuchungen kein derartiger Effekt bei kürzeren Proben beobachtet werden. Auch SPERRY et

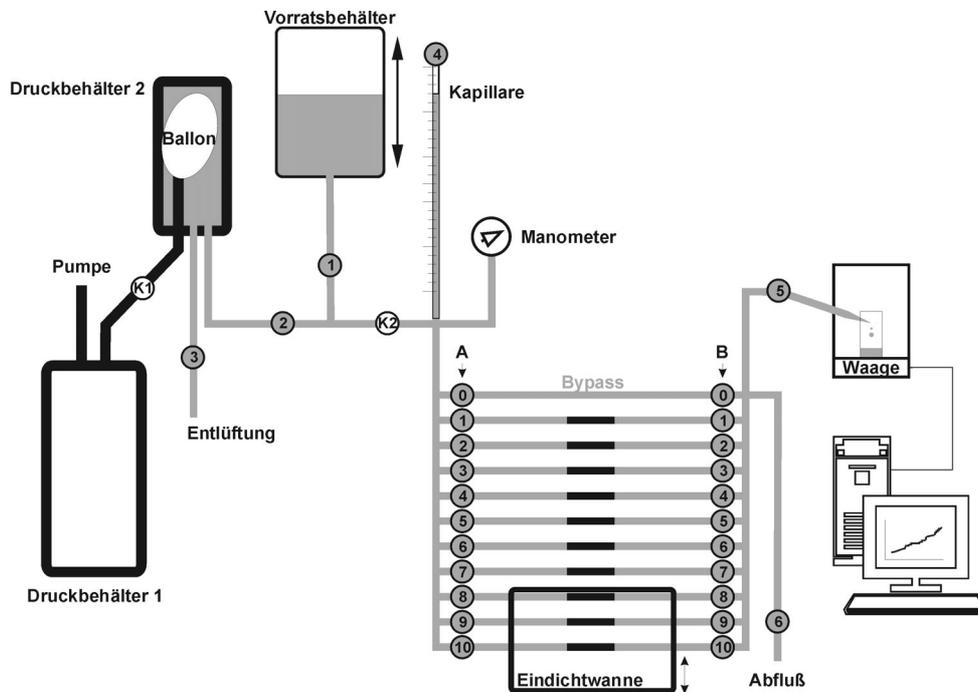


Abb. 2: Modifizierte Sperry-Apparatur (MSA) - Schematische Darstellung des hydraulischen Systems. Die Ansteuerung der parallel angeordneten Messkanäle erfolgt mittels Teflonhähnen (A0-A10 und B0-B10). Der Kanal 0 (Bypass) wird beim Eindichten der Proben und für das luftblasenfreie Befüllen des Systems benötigt. Für die Überdruckspülungen wird mit den Hähnen 1 und 2 die Verbindung zum Druckbehälter 2 hergestellt, die Druckkonstanz wird durch den Druckbehälter 1 gewährleistet. Die Ableitung der Spülflüssigkeit erfolgt über Hahn 6. Für die Leitfähigkeitsmessungen wird die Verbindung zum Vorratsbehälter hergestellt und die Durchflussrate mittels Waage ermittelt (Hahn 5). Die Schlauchkupplungen K1 und K2 dienen zur Befüllung und Entleerung des Systems.

al. (1994) beschreiben, dass Messungen an kürzeren Proben möglich sind. Die präparierten Holzstücke wurden in der Folge unter Wasser in die Silikonschläuche des hydraulischen Systems der MSA eingedichtet. Um ein Abrutschen der Schlauchenden bei den Überdruckspülungen zu verhindern, wurden diese mit Kunststoff-Schlauchklemmen (Herbie Clip, HCL Fasteners Ltd., Bath, UK bzw. Kunststoff-Schlauchschellen weiß, Cole-Parmer Instrument Company, Vernon Hills, USA) fixiert. Das hydraulische System enthielt destilliertes, entgastes und filtriertes (Porengröße 0,22 μm) Wasser. Das System wurde mindestens einmal wöchentlich mit 70% Ethanol gereinigt und desinfiziert.

Die Messungen der hydraulischen Leitfähigkeit erfolgten bei einem Druck von 0,004 MPa, wobei das Niveau des Vorratsgefäßes mittels kommunizierender Glaskapillare auf 0,4 m Wassersäule reguliert wurde (Abb. 2). Die Daten der alle 10 s erfolgenden gravimetrischen Messung (Sartorius BP61S, 0,0001g Präzision, Sartorius AG, Göttingen, Deutschland) wurden über eine Schnittstelle auf einen PC übertragen (Software Wedge for Windows v1.2., TAL Technologies Inc., Philadelphia, USA). Die Berechnung der Flussrate erfolgte durch lineare Regression über jeweils 200 s in einem für die MSA programmierten Worksheet (MSA.xls) in MS Excel 97 (Microsoft Corporation).

Die Überdruckspülungen wurden für alle Proben gleichzeitig bei einem Druck von 0,08 MPa (Buche) bzw. 0,13 MPa (Fichte) für die Dauer von jeweils 30 min durchgeführt, wobei im Druckbehälter (Heavy Duty Bottle 2l, Nalge Nunc International Corporation, New York, USA) ein Gummiballon auf den entsprechenden Druck aufgeblasen wurde. Ein zweiter, mit dem Ballon in Verbindung stehender Druckbehälter (5l) gewährleistete einen gleichmäßigen Druck während des gesamten Spülvorganges (Abb. 2). Die Überdruckspülungen wurden für alle Proben so oft wiederholt, bis keine Steigerung der Durchflussrate mehr erzielt werden konnte.

Aus dem Verhältnis der anfänglichen- (F_{\min}) zur maximalen Durchflussrate (F_{\max}) wurde entsprechend SPERRY et al. (1988) die Leitfähigkeit (LF) bzw. der Emboliegrad (100-LF) errechnet:

$$LF [\%] = \frac{F_{\min}}{F_{\max}} \cdot 100 \quad (1)$$

Nach Abschluss der Messungen wurde die Länge und der Außendurchmesser sowie der Durchmesser des Markes bestimmt und daraus die leitende Fläche errechnet. Entsprechend Gleichung 2 (TYREE & EWERS 1991) wurde unter Berücksichtigung der leitenden Xylemfläche (A_x), der Länge der Probe (l) und des Druckes ($p = 0,004$ MPa) aus der Flussrate (F) die jeweilige spezifische Leitfähigkeit (k_s) berechnet:

$$k_s [\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}] = \frac{F \cdot l}{p \cdot A_x} \quad (2)$$

2.3. Material:

Die Messungen wurden an Zweigen von Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Fichte (*Picea abies* (L.) KARST) durchgeführt. Dazu wurden am 5.12., 7.12.1999, 25.1. und 14.2.2000 etwa 1,5 m lange, sonnenexponierte Zweige von Fichten von drei Standorten (850 m, 1315 m, 1660 m) im Bereich des nordexponierten Hanges unterhalb des Birgitz Köpfl, Axams, Tirol in Brusthöhe abgeschnitten und in gefrorenem Zustand ins Labor transportiert. Die Zweige wurden dort unter Wasser nachgeschnitten, für 24 h aufgesättigt und anschließend für die Messungen vorbereitet (siehe Pkt. 2.2.). Am 25.7.2000 wurden sonnenexponierte, etwa 2 m lange Zweige von Buchen in der Nähe der Hinterhornalm, Absam, Tirol (1490 m) geerntet und sofort unter Wasser mindestens 20 cm nachgeschnitten. Die Zweige wurden ins Labor transportiert und dort für die folgenden Messungen ebenfalls 24 h aufgesättigt.

Die Messungen erfolgten an voll aufgesättigten (nicht embolierten) Zweigen und an Zweigen, die nach der Aufsättigung unterschiedlich lange ausgetrocknet wurden (unterschiedlich stark embolisiert).

2.4. Probenanzahl, Statistik:

Für die Darstellung repräsentativer Messverläufe wurden je eine aufgesättigte und zwei embolierte Proben verwendet (Emboliegrade: Buche 5,4%, 47,87% und 78,3%; Fichte 0%, 48,6% und 86,5%). Die Veränderung der Leitfähigkeit durch die Überdruckspülungen wurden an je 10 aufgesättigten Zweigen untersucht. Die Korrelationsanalysen zur Wiederherstellung der maximalen Leitfähigkeit wurden an 44 (Buche) und 116 (Fichte) Xylemproben unterschiedlichen Emboliegrades durchgeführt. Alle Werte werden als Mittelwert \pm Standardfehler (MW \pm SE) angegeben. Unterschiede wurden mittels Student's t-test auf Signifikanz ($P \leq 0.05$) geprüft, bei Korrelationen erfolgte die Signifikanzprüfung ($P \leq 0.05$) mittels Pearson's linearem Korrelationskoeffizienten r .

3. Ergebnisse:

Mit der modifizierten Sperry-Apparatur (MSA) war es möglich, eine große Anzahl von Proben routinemäßig zu analysieren. Mit der über den Messbahnen angeordneten Wanne konnte das schwierige Eindichten der Xylemproben unter Wasser zeitsparend durchgeführt werden. Als wesentliche Neuerung erwies sich der Glasverteiler mit den aufgesetzten Teflonhähnen: Durch die Anordnung des Glasverteilers sammeln sich im hydraulischen System vorhandene Luftblasen automatisch im Bereich der Hähne, wo ein Entfernen der Luft jederzeit (auch nach Eindichten der Proben) möglich ist. Der Reinheitsgrad der Spül- bzw. Messflüssigkeit war bei den Messungen mit der Fichte von besonderer Bedeutung: Verunreinigungen (z.B. mikrobielles Wachstum, SPERRY et al. 1988) führten unmittelbar zu Verstopfungen der Leitelemente und damit zu stark abfallenden Leitfähigkeiten nach den durchgeführten Überdruckspülungen. Durch regelmäßiges Reinigen der Apparatur mit 70%igem Alkohol und sauberes Arbeiten während der Xylempräparation bzw. Probeneindichtung konnten derartige Artefakte jedoch vermieden werden.

Bei den durchgeführten Messungen an Buche und Fichte wurden deutliche Unterschiede in der Messgenauigkeit festgestellt: Abb. 3 zeigt typische Messverläufe von voll aufgesättigten, mittel- und hochgradig embolierten Xylemproben von Buche und Fichte. Zum Erreichen der maximalen Leitfähigkeit wurden bei der Fichte jeweils mehr Überdruckspülungen benötigt als bei der Buche, obwohl bei dieser ein geringerer Spüldruck angewendet wurde (siehe Pkt. 2.2.). Bei der Fichte trat nach weiteren Spülungen in der Regel ein Abfall der Leitfähigkeiten auf. Dieser Leitfähigkeitsverlust zeigte sich auch bei voll aufgesättigten Xylemproben und betrug durchschnittlich etwa 2% pro Spülung (Tab. 1). Dabei war die Streuung der Leitfähigkeitsänderung bei der Fichte deutlich größer als bei der Buche (Tab. 1, SE). Bei voll aufgesättigten Proben der Buche wurde hingegen ein geringfügiger Anstieg der Leitfähigkeiten (Tab. 1) vor allem durch die erste Überdruckspülung beobachtet. Dies ist auf natürliche und während der Aufsättigung erhalten geblie-

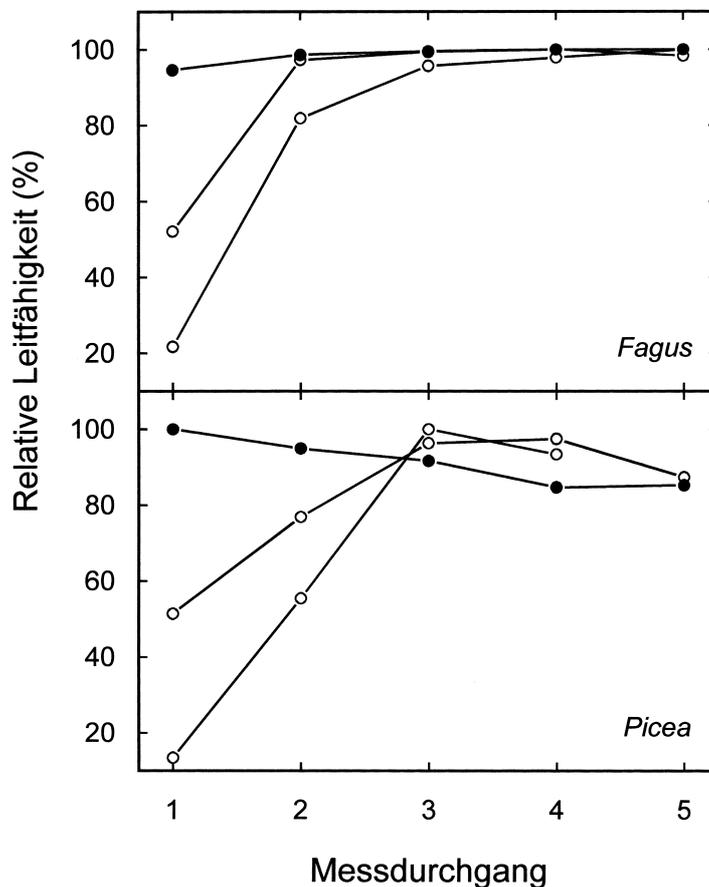


Abb. 3: Repräsentative Messungen mit der modifizierten Sperry-Apparatur (MSA) von *Fagus* und *Picea* an gering-, mittel- und stark embolierten Xylemproben. Zwischen den Leitfähigkeitsmessungen wurden jeweils Überdruckspülungen (*Fagus* 0,08 MPa, *Picea* 0,13 MPa) von 30 Minuten durchgeführt. Für jede Xylemprobe wurden die ermittelten Werte relativ zur maximal erzielten Leitfähigkeit (100%) berechnet.

Tab. 1: Veränderung der Leitfähigkeit durch Überdruckspülungen in voll aufgesättigten Xylemproben. Für je zehn Proben von *Fagus* und *Picea* wurden vier Leitfähigkeitsmessungen und dazwischen drei Überdruckspülungen durchgeführt und die jeweilige relative Zu- bzw. Abnahme der Leitfähigkeit berechnet. MW \pm SE.

	Spülung 1	Spülung 2	Spülung 3	Durchschnitt
<i>Fagus</i>	2,41 \pm 0,58%	1,24 \pm 0,63%	0,03 \pm 0,23%	1,23 \pm 0,34%
<i>Picea</i>	-1,55 \pm 4,46%	0,216 \pm 1,89%	-4,78 \pm 2,00%	-2,04 \pm 1,72%

bene Embolien im Buchenholz zurückzuführen.

Aus den relativen Leitfähigkeiten ist nicht ersichtlich, ob bei Erreichen der maximalen Leitfähigkeit (100%) tatsächlich alle Embolien ausgespült wurden. Deshalb wurde für eine große Anzahl von Proben unterschiedlichen Emboliegrades die spezifische Leitfähigkeit für die durch Überdruckspülungen maximal erzielte Durchflussrate errechnet. Für die Fichte konnte dabei ein Abfall der maximal erzielten spezifischen Leitfähigkeiten mit zunehmendem Emboliegrad nachgewiesen werden (Abb. 4); die maximale Leitfähigkeit bei stark embolierten Ästen (>75%) war mit $5,3 \pm 0,3 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ signifikant niedriger als bei gering embolierten (<25%) Ästen ($7,9 \pm 0,3 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$). Bei der Buche konnte keine Korrelation zwischen Emboliegrad und maximal erzielter spezifischer Leitfähigkeit beobachtet werden. So beträgt die durch Spülungen erzielte maximale spezifische Leitfähigkeit von Ästen mit geringem Emboliegrad (<25%) $30,9 \pm 1,3 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$, in Ästen mit hohem (>75%) Emboliegrad $27,7 \pm 1,8 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ (kein signifikanter Unterschied).

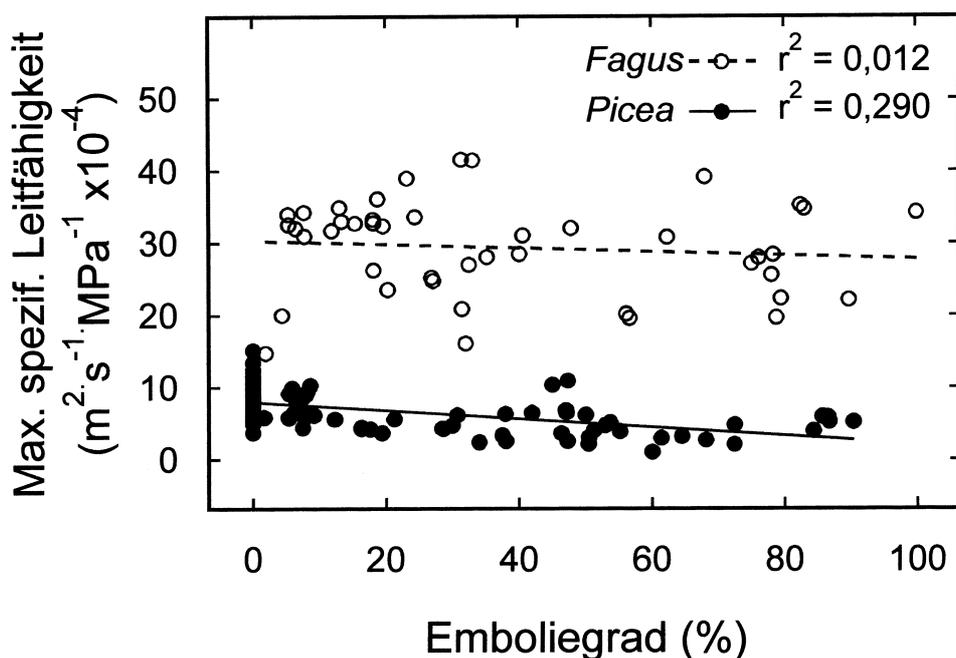


Abb. 4: Korrelation von Emboliegrad und Wiederherstellung der Leitfähigkeit. Die maximal gemessene spezifische Leitfähigkeit nach bis zu 5 Überdruckspülungen wurde gegen den ermittelten Emboliegrad für *Fagus* (n=44, n.s.) und *Picea* (n=116, s.) aufgetragen.

4. Diskussion:

Die gravierenden anatomischen Differenzen im Bau des Xylems der untersuchten Baumarten bedingen deutliche Unterschiede in der Messgenauigkeit. Die Buche weist bei insgesamt höheren spezifischen Leitfähigkeiten (Abb. 4) wesentlich konstantere Durchflussraten bei der Messung nicht embolierter Zweige (Tab. 1) und eine vollständige und effiziente Entfernung von Embolien im Zuge der Überdruckspülungen (Abb. 3) auf. Dies ist auf die größeren Durchmesser der im Laubholz enthaltenen Leitelemente und die geringere Anzahl zu überwindender Verbindungen (Tüpfel) zwischen den Leitelementen zurückzuführen. Ebenfalls anatomisch bedingt ist die größere Streuung der spezifischen Leitfähigkeiten (Abb. 4): Die komplexe Zusammensetzung des Leitsystems (Tracheen und Tracheiden) ermöglicht dem Baum die Ausbildung besonders variabler Leitfähigkeiten ("Hydraulische Architektur", ZIMMERMANN 1978, TYREE & EWERS 1991, RUST & HÜTTL 1999) in unterschiedlichen Ästen und Astabschnitten zur Steuerung der Wasserverteilung.

Bei der Fichte entsprechen die spezifischen Leitfähigkeiten aufgesättigter Äste jenen etwa aus COCHARD (1992) errechneten Leitfähigkeiten (ca. $6 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$). Diese Leitfähigkeiten konnten allerdings bei embolierten Ästen durch Überdruckspülungen nicht mehr vollständig wiederhergestellt werden (Abb. 4), was zu einer Unterschätzung des Emboliegrades führt. Folgende Ursachen für den aufgetretenen Abfall bei der Fichte sind zu nennen: (1) Quetschungen während des Zurückschneidens der Probe können ein Austreten von Harz verursachen, das bei der Überdruckspülung in die Tracheiden geschwemmt wird und diese verstopft. Bei voll aufgesättigten Proben verursachten diese Verstopfungen Leitfähigkeitsverluste von etwa 2% pro Überdruckspülung (Abb. 3, Tab. 1). Auch bei der Verwendung eines extrem scharfen Messers (siehe Pkt. 2.2.) ist dieser Effekt nicht vollständig zu vermeiden. (2) Wesentlich ist jedoch ein von SPERRY & TYREE (1990) bei *Abies balsamea*, *Picea rubens* und *Juniperus virginiana* beschriebenes Phänomen. Auch bei diesen Arten konnte in stark embolierten Zweigen die Leitfähigkeit nicht mehr vollständig wiederhergestellt werden. Die Autoren nehmen an, dass es bei hohen Emboliegraden im Koniferenholz zu einer irreversiblen Blockade von Tüpfeln kommt, die auch durch wiederholte Überdruckspülungen nicht vollständig überwunden werden kann. Koniferen weisen einen speziellen Schließmechanismus auf, wobei der sogenannte Torus gegen die Innenseite des Tüpfelporus gedrückt und ein emboliertes Element verschlossen werden kann (SPERRY & TYREE 1990). Die Anatomie des Koniferenholzes bedingt somit eine verringerte Messgenauigkeit bzw. einen systematischen Fehler bei der Messung stark embolierter Proben.

Für die vorgestellten Untersuchungen wurde erstmals die - aufbauend auf dem von SPERRY et al. (1988) vorgestellten und von CHIU & EWERS (1993) und VOGT (2001) weiterentwickelten Messprinzip - modifizierte Sperry-Apparatur MSA routinemäßig eingesetzt. Mit dieser Apparatur sind unter anderem Untersuchungen über Embolien in Zirben und Latschen an der alpinen Waldgrenze geplant, die sich aufgrund des hohen Harzgehaltes als messtechnisch besonders schwierige Objekte erweisen. Die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung gewonnenen Erkenntnisse hinsichtlich Methodik und deren Anwendung

bei Koniferen bilden die Grundlagen für diese zukünftigen Forschungsvorhaben.

5. Zusammenfassung:

Das pflanzliche Wassertransportsystem kann durch Embolien beeinträchtigt werden, wobei Teile des Leitsystems durch Gasblasen blockiert und die Leitfähigkeit des Xylems herabgesetzt ist. Die Messung des Emboliegrades erfolgt mit der sogenannten Sperry-Apparatur, indem die Leitfähigkeit einer Xylemprobe mittels Durchflussmessung vor und nach dem Entfernen von Embolien (Ausspülen mittels Überdruck) verglichen wird.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurde diese Methodik weiterentwickelt: Die modifizierte Sperry-Apparatur (MSA) ermöglicht die effiziente und routinemäßige Messung an zehn, parallel auf einer Acrylgaskonstruktion angeordneten und über Teflonhähne gesteuerte Kanäle. Die Apparatur wurde für vergleichende Messungen an Zweigen von Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Fichte (*Picea abies* (L.) KARST) eingesetzt.

Die Buche wies konstante Durchflussraten bei der Messung nicht embolierter Zweige und eine vollständige Entfernung von Embolien im Zuge der Überdruckspülungen auf. Bei der Fichte wurde ein signifikanter Abfall der durch Überdruckspülungen erzielten maximalen spezifischen Leitfähigkeit von $7,9 \pm 0,3 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ bei gering embolierten auf $5,3 \pm 0,3 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ bei stark embolierten Zweigen festgestellt. Dies ist auf Leitfähigkeitsverluste durch Verstopfungen mit Harz (ca. 2% pro Spülvorgang) und irreversible Blockaden der Koniferentüpfel zurückzuführen. Diese Differenzen in der Messgenauigkeit sind durch die anatomischen Unterschiede von Laub- und Koniferenholz bedingt.

Die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung gewonnenen methodischen Erkenntnisse bilden die Grundlagen für zukünftigen Untersuchungen an Koniferen.

Dank: Ich bedanke mich bei Marion Wolfschwenger, Mag. Fransika Schvienbacher und Ing. Birgit Dämon für die Hilfe bei der Durchführung der Messungen, bei Prof. Dr. Rainer Lösch und Dr. Ute Vogt für die Unterstützung bei der Entwicklung der Apparatur sowie bei Dr. Helmut Bauer für die hilfreiche Diskussion und Korrektur des Manuskripts. Diese Untersuchung wurde im Rahmen des vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanzierten Projektes „Ecological significance of winter - embolism in conifers (*Picea abies* L. Kaust, *Pinus cembra* L.) at the alpine timberline“ durchgeführt.

6. Literatur:

- BOEHM, H. (1893): Capillarität und Saftsteigen. – Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **11**: 203 - 12.
- BERNDT M.-L., M.E. MC CULLY & M.J. CANNY (1999): Is xylem embolism and refilling involved in the rapid wilting and recovery of plants following root cooling and rewarming? – Botanica Acta **112**: 506 - 515.
- CHIU, S. & F.W. EWERS (1993): The effect of segment length on conductance measurements in *Lonicera fragrantissima*. - Journal of Experimental Botany **44**: 175 - 181.
- COCHARD, H. (1992): Vulnerability of several conifers to air embolism. - Tree Physiology **11**: 73 - 83.

- DIXON, H.H. & J. JOLY (1894): On the ascent of sap. – Proceedings of the Royal Society London **57**: 3 - 5.
- HOLBROOK, N.M., E.T. AHRENS, M.J. BURNS & M.A. ZWIENICKI (2001) In vivo observation of cavitation and embolism repair using magnetic resonance imaging. – Plant Physiology **126**: 27 - 31.
- IRVINE, J. & J. GRACE (1997) Non-destructive measurement of stem water content by time domain reflectometry using short probes. - Journal of Experimental Botany **48**: 813 - 818.
- JACKSON, G.E. & J. GRACE (1996) Field measurements of xylem cavitation: are acoustic emissions useful? - Journal of Experimental Botany **47**: 1643 - 1650.
- LO GULLO, M.A. & S. SALLEO (1991): Three different methods for measuring xylem cavitation and embolism: A comparison. – Annals of Botany **67**: 417 - 424.
- MAGNANI, F. & M. BORGHETTI (1995): Interpretation of seasonal changes of xylem embolism and plant hydraulic resistance in *Fagus sylvatica*. – Plant, Cell and Environment **18**: 689 - 696.
- MILBURN, J.A. & R.P.C. JOHNSON (1966) The conduction of sap II. Detection of vibrations produced by sap cavitation in *Ricinus xylem*. – Planta **69**: 43 - 52.
- RICHTER, H. (1972): Wie entstehen Saugspannungsgradienten in Bäumen ? – Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft **85**: 341 - 351.
- RITMAN, K.T. & J.A. MILBURN (1988) Acoustic emissions from plants: ultrasonic and audible compared. – Journal of Experimental Botany **39**: 1237 - 1248.
- RUST, S. & R.F. HÜTTL (1999) The effect of shoot architecture on hydraulic conductance in beech (*Fagus sylvatica* L.). – Trees **14**: 39 - 42.
- SANDFORD, A.P. & J. GRACE (1985) The measurement and interpretation of ultrasound from woody stems. - Journal of Experimental Botany **36**: 298 - 311.
- SPERRY, J.S., J.R. DONNELLY & M.T. TYREE (1988): A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. – Plant, Cell and Environment **11**: 35 - 40.
- SPERRY, J.S. & M.T. TYREE (1988): Mechanism of water stress-induced xylem embolism. - Plant Physiology **88**: 581 - 587.
- SPERRY, J.S. & M.T. TYREE (1990): Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. – Plant, Cell and Environment **13**: 427 - 436.
- SPERRY, J.S. & J.E.M. SULLIVAN (1992): Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous and conifer species. - Plant Physiology **100**: 605 - 613.
- SPERRY, J.S., K.L. NICHOLS, J.E.M. SULLIVAN & S.E. EASTLACK (1994): Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. - Ecology **75**: 1736 - 1752.
- SPERRY, J.S. & D.J. ROBSON (2001): Xylem cavitation and freezing in conifers. - In: BIGRAS, F.J. & S.J. COLOMBO (Hrsg.) Conifer cold hardiness. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 121 - 136.
- SUCOFF, E. (1969): Freezing of conifer xylem and the cohesion-tension theory. - Physiologia Plantarum **22**: 424 - 431.
- TYREE, M.T. & J.S. SPERRY (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. - Annual Review in Plant Physiology and Molecular Biology **40**: 19 - 38.
- TYREE, M.T. & F.W. EWERS (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. - New Phytologist **119**: 345 - 360.
- TYREE, M.T., S.D. DAVIS & H. COCHARD (1994): Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction ? - IAWA Journal **15**: 335 - 360.
- VOGT, U.K. (2001): Hydraulic vulnerability, vessel refilling, and seasonal courses of stem water potential of *Sorbus aucuparia* L. and *Sambucus nigra* L. – Journal of Experimental Botany **52**:

1527 - 1536.

- UTSUMI, Y., Y. SANO, S. FUJIKAWA, R. FUNADA & J. OHTANI (1998): Visualization of cavitated vessels in winter and refilled vessels in spring in diffuse-porous trees by cryo-scanning electron microscopy. – *Plant Physiology* **117**: 1463 - 1471.
- ZIMMERMANN, M.H. (1978): Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. - *Canadian Journal of Botany* **56**: 2286 - 2295.
- ZIMMERMANN, M.H. (1983): Xylem structure and the ascent of sap. - Springer Verlag, Berlin.
- ZWIENICKI, M.A. & N.M. HOLBROOK (1998): Diurnal variation in xylem hydraulic conductivity in white ash (*Fraxinus americana* L.), red maple (*Acer rubrum* L.) and red spruce (*Picea rubens* Sarg.). – *Plant, Cell and Environment* **21**: 1173 - 1180.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [89](#)

Autor(en)/Author(s): Mayr Stefan

Artikel/Article: [Eine modifizierte Sperry-Apparatur zur Messung des Emboliegrades im Xylem von Bäumen 99-110](#)