

S T A M M A T M U N G D I C K E N W A C H S T U M U N D
P H O T O S Y N T H E S E E I N E R Z I R B E
(P I N U S C E M B R A L) A N D E R
W A L D G R E N Z E

Wilhelm M. Havranek

Forstliche Bundesversuchsanstalt, Wien
Außenstelle für subalpine Waldforschung, Innsbruck

A B S T R A C T

Stem respiration, radial growth and photosynthesis of a cembra pine tree (*Pinus cembra* L.) at the timberline:

The seasonal course of photosynthesis and stem respiration of a 50-year-old *Pinus cembra* tree were measured at the upper forest limit on Mt. Patscherkofel near Innsbruck (1930 m a.s.l.), and compared to the annual ring growth. As soon as the ground thawed and the tree became water saturated, radial growth started and photosynthesis and stem respiration increased rapidly. Maximum stem respiration and maximum photosynthetic production occurred in July, whereas the radial growth rate reached a maximum in June already. In autumn, gas exchange decreased step by step until dormancy was reached in November as a result of strong frosts.

At a given temperature stem respiration was not constant throughout the season. It increased quickly in May, reached a maximum in July and then decreased progressively towards winter dormancy. Stem respiration intensity changed day by day or even within one day, but also remained constant for

several days. Regression analysis showed that stem respiration intensity was best correlated to the actual number of living xylem cells, and only slightly to the growth rate of the stem radius.

Depending on the intensity of wood formation, respiration of the xylem derivatives of the cambium was 0-70 per cent of total stem respiration, the remaining respiration coming from the phloem and other living tissues of the stem.

1 E I N L E I T U N G

Im Rahmen eines Programmes der Forstlichen Bundesversuchsanstalt zur Erstellung einer CO₂- und Wasserbilanz für eine Zirbe im subalpinen Wald (Patscherkofel, Tirol) wurde auch der Jahresgang der Stammatmung im Freiland gemessen. Dank der Zusammenarbeit mit Dr. K. Loris vom Botanischen Institut der Universität Stuttgart-Hohenheim konnte gleichzeitig an mehreren Bäumen die Radiusänderung der Stämme mit empfindlichen Dendrometern registriert werden, sowie der Holzzuwachs durch regelmäßige Bohrkern-Analysen bestimmt werden. Für die Überlassung dieser Daten sei ihm an dieser Stelle herzlich gedankt. Sie ermöglichten es, die Abhängigkeit des Dickenzuwachses (Radiusänderung und Holzbildung im Jahresring) vom Gaswechsel des Baumes unter den natürlichen Klimaverhältnissen am Standort zu untersuchen.

Eine Zusammenstellung der die Stamm- und Rindenatmung einschließenden Literatur bis zum Jahr 1977 publizierte Linder (1979). Stammatmungsmessungen in Verbindung mit Zuwachsmessungen wurden demnach im Freiland bisher nur selten durchgeführt, z.B. von Johansson (1933), Oohata & Shidei (1972), Linder & Troeng (in diesem Band); diesbezügliche Daten von der Waldgrenze fehlen vollständig.

In diesem Zusammenhang war vor allen die Frage von Interesse, wie die Stoffproduktion in der relativ kurzen Vegetationszeit an der Waldgrenze abläuft, bzw. wieweit extreme Klimabedingungen die Stoffproduktion und die Ausbildung des Jahresringes

beeinflussen. Weiters die grundsätzliche Frage, ob die Stammatmung als indirektes Maß für die Holzbildung verwendbar ist.

2 M A T E R I A L U N D M E T H O D E N

Für die Messungen des Gaswechsels und des Dickenwachstums wurde aus einem Zirben-Fichten-Lärchen Mischbestand in 1930 m Seehöhe auf dem Patscherkofel (Tirol, Österreich) eine etwas freistehendere Zirbe ausgewählt. (Baumhöhe 9 m, DBH 27 cm, Grundfläche 11,5 m², Alter ca. 50 Jahre, Boden: 20 - 30 cm Podsol auf Lehm)

Alle Gaswechsellmessungen erfolgten im offenen System, wobei Meß- und Vergleichsluft gemeinsam im jeweiligen Kronenteil angesaugt und über eine 70 m lange geheizte Schlauchleitung ins Labor im Klimahaus gepumpt wurden, wo ihre CO₂-Differenz mit einem Infrarot-Gasanalysator (UNOR 4, MAIHAK, Hamburg) gemessen wurde. Zur Darstellung des Jahresganges der Netto-Photosynthese wurden die Daten von Zweigen mit den 2 jüngsten Nadeljahrgängen aus der Sonnenkrone (S-Seite) verwendet, die in temperatur- und feuchtegeregelten Kammern (WALZ, Meß- und Regeltechnik, Effeltrich, BRD) gemessen wurden.

Um eine gasdichte Anbringung der Stammatmungs-Küvetten zu erreichen, mußte die äußere, rissige tote Borke abgeraspelt werden, ohne dabei die lebende Rinde zu verletzen. Auf solcherart geglätteten nordseitigen Stammflächen (ca. 20 x 20 cm) wurden die Plexiglasküvetten mit einer dauerplastischen Dichtmasse (Terostat) in 1,8 m, 2,5 m, bzw. 3,6 m Höhe gas- und wasserdicht befestigt. Durch das Absaugen der Meßluft entstand in der Küvette je nach Durchströmung (100 - 450 l/h) ein Unterdruck, von 40 - 400 Pa (0,4 - 4 mbar), der sich möglicherweise auf die CO₂-Abgabe des Stammes geringfügig auswirkte, jedoch bei der Datenauswertung unberücksichtigt blieb.

Zur Messung der mittleren Temperatur von Rinde und ca. zwei Xylem-Jahrringen wurde in- und außerhalb der Küvette je ein 1 cm langes dünnes Platinwiderstands-Thermometer senkrecht in den Stamm eingeführt. Große und rasche Änderungen der Luft-

temperatur führten im Stamm nur zu geringen und verzögerten Temperaturänderungen. Die Stammtemperatur in der stets beschatteten Küvette änderte sich kaum langsamer und lag im Durchschnitt nur um wenige Zehntelgrade über der Temperatur des Stammes außerhalb der Küvette. Während die Gaswechselformen nur etwa 2 Wochen pro Monat durchliefen, erfolgte die Registrierung der Stammradius-Änderungen mit elektrischen Dendrometern kontinuierlich (siehe Beitrag von Dr. Loris in diesem Band).

Die jahreszeitlichen Änderungen des Kambiumzustandes, der Zahl und des Verholzungsgrades der im Meßjahr 1979 gebildeten Xylemzellen konnte durch eine regelmäßige Entnahme von Mini-Bohrkernen und deren mikrophotographische Auswertung wenigstens grob definiert werden (vgl. Loris). Soferne nicht schon aus dem mikroskopischen Bild die Zahl der unverholzten Zellen klar ersichtlich war, wie z.B. im Mai und Juni, wurde angenommen, daß ähnlich wie bei Fichten in höheren Lagen (Mork, 1960, Žumer, 1969) die Verholzung etwa 2 Wochen nach der Zellstreckung abgeschlossen war. Das ergab das Verhältnis verholzter zu unverholzten Zellen in Tab. 2.

Zur Bestimmung des Längenwachstums der Seitentriebe wurde der Zuwachs von 45 markierten, über den ganzen Baum verteilten Trieben gemittelt.

Tabelle 1

	Jän.	Feb.	März	Apr.	Mai	Juni				
1978	-5.4	-6.0	-3.5	-2.8	0.9	6.0				
1979	-7.3	-3.9	-2.3	-2.5	3.8	7.5				
10 j. Mittel	-6.4	-5.0	-4.0	-0.8	3.1	7.1				
		Juli	Aug.	Sep.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr		
		7.6	8.1	6.8	4.3	1.4	-1.9	1.3		
		7.9	8.0	6.8	4.7	-2.1	-2.6	1.5		
		8.8	8.4	7.2	3.4	-1.7	-4.8	1.3		

3 E R G E B N I S S E

3. 1. A l l g e m e i n e s z u m W e t t e r a b l a u f
u n d z u m V e r l a u f v o n N e t t o p h o t o -
s y n t h e s e S t a m m a t m u n g u n d R a -
d i a l w a c h s t u m i m M e ß j a h r 1 9 7 9

Verglichen mit den zehnjährigen Monatsmitteln der Wetterstation Patscherkofel (2045 m SH) lagen die Temperaturmittel 1979 von Februar bis Mai mit Ausnahme des April etwa 1° C über den zehnjährigen Mittelwerten, wogegen sie nach einem Kälteeinbruch mit Schneefällen Mitte Juni bis gegen Ende September deutlich unter den zehnjährigen Monatsmitteln blieben. Oktober und Dezember waren wieder etwas wärmer (vgl. Tab. 1)

Trotz hoher Strahlungssummen im April und Mai erreicht die Photosynthese erst gegen Ende Mai, dann aber relativ rasch hohe Tagessummen (Abb. 1, unten). Die im weiteren Verlauf des Sommers unter günstigen Bedingungen erreichten höchsten Photosynthese-Tagessummen sind durch eine strichlierte Linie miteinander verbunden. Die an anderen Tagen erreichten Tagessummen liegen jedoch entsprechend den ungünstigeren Wetterbedingungen tiefer.

Einer ähnlichen potentiellen Jahreskurve folgt auch die Stammatmung (Abb. 1, Mitte), obwohl Photosynthese und Stammatmung sich an Einzeltagen wegen ihrer verschiedenen Abhängigkeit von Licht und Temperatur oft völlig konträr verhalten.

Anders als Photosynthese und Stammatmung verläuft die Jahreskurve des Dickenwachstums (Abb 1, oben). Diese Dendrometerkurve stellt die Verbindung der täglich erreichten maximalen Stammradien dar, die strichlierte Linie einen idealisierten Zuwachsverlauf, und zwar die Verbindungslinie von voller Aufsättigung zu voller Aufsättigung des Stammes. Sie wurde aus der Überlegung heraus verwendet, daß die aktuelle Dendrometerkurve dann keine Auskunft über den wahren Radialzuwachs geben kann, wenn sich der Baum z.B. durch niedrige Luftfeuchte in Föhn Nächten während einer Nacht oder auch über eine längere

Trockenperiode hindurch nicht voll aufsättigen kann. (Eine genauere Darstellung der Beziehungen zwischen Radiusschwankungen und Temperatur, bzw. Luftfeuchtigkeit gibt Loris in diesem Band).

Mittels idealisierter Kurve läßt sich der Radialzuwachsverlauf längerfristig recht gut bestimmen: Nach einer Anlaufphase im Mai tritt die höchste Zuwachsrate trotz eines schweren Kälterückschlages schon im Juni auf (vgl. Abb. 5) und fällt danach rasch ab. Die Verflachung der Zuwachskurve Mitte Juli stimmt mit dem Übergang von der Frühholz- zur Spätholzbildung gut überein. Für die Gaswechsel-Meßzirbe ist der zeitliche Ablauf der Xylemzellbildung, abgeleitet aus Bohrkernanalysen, in Tab. 2 dargestellt.

Tabelle 2

Datum	Summe der Xylemzellen	lebende Zellen (unverholzt und verholzend)	tote Zellen (verholzt)
18. Mai	0	0	0
31. Mai	8	8	0
29. Juni	20	14	6
25. Juli	34	14	20
26. August	41	8	33
29. September	43	2	41
31. Oktober	43	0	43

In den folgenden Abschnitten sollen nun einzelne charakteristische Phasen des Vegetationsablaufes detailliert behandelt werden.

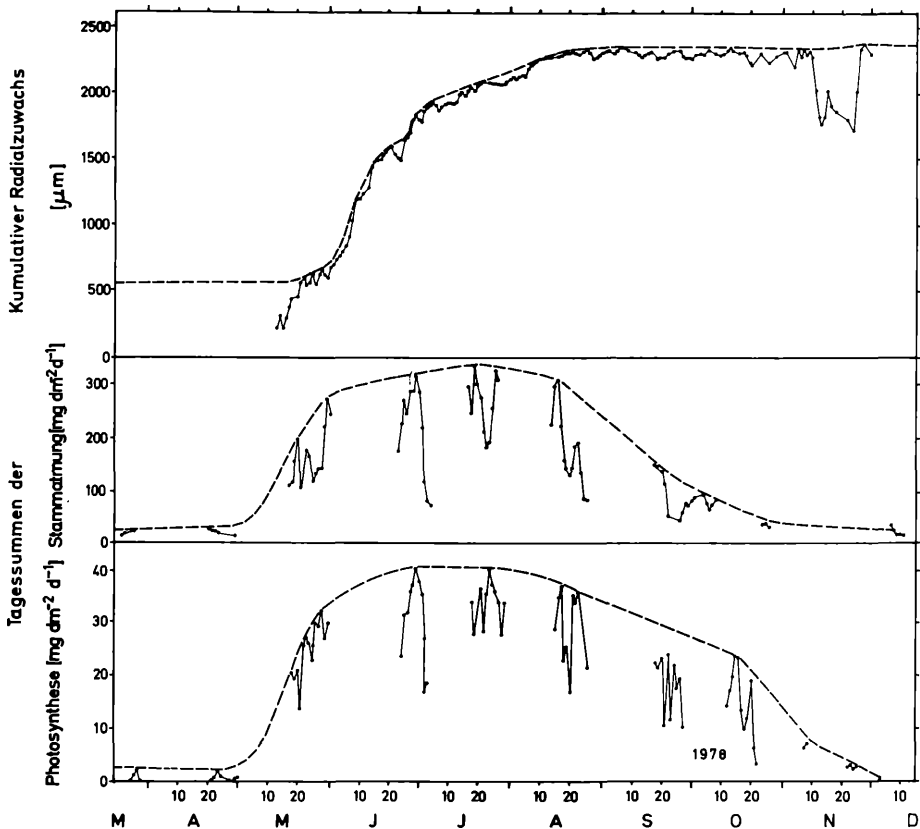


Abb. 1: Tagessummen der Photosynthese (unten) und der Stammatmung (Mitte), sowie Verlauf des Radialzuwachses (oben) einer Zirbe im Jahr 1979.

(Ausnahme: Photosynthese für September - November aus dem Jahr 1978). Die Radiusänderung des Stammes wurde entsprechend den Tagesmaxima der Dendrometerkurve als ausgezogene Linie dargestellt. Die strichlierte Linie drückt die interpolierte Radiuszunahme bei jeweils voller Wassersättigung des Stammes aus.

Fig. 1: Daily sums of net-photosynthesis (bottom) and of stem respiration (middle). On top the course of radial increment of a *Pinus cembra* tree in 1979.

(Photosynthesis for September to November from 1978). The actual change in stem radius is given by the solid line, connecting the daily radius maxima. The interrupted line is the interpolated course of the radial increment at water saturation of the stem.

3. 2. Die Aktivierungsphase im Frühjahr

Ausgiebige Schneefälle hatten im Frühjahr noch einmal eine dicke Schneedecke über dem gefrorenen Boden aufgebaut. Die ersten schneefreien Flecken um den Stamm der Meßzirbe traten erst am 17. Mai auf; nachfolgender Schneeregen verzögerte das Abschmelzen des restlichen Schnees bis zum vollständigen Auftauen des Bodens am 22. Mai. Gleichzeitig mit diesem fortschreitenden Auftauen des Wurzelraumes erfolgte eine Wasser-aufsättigung, die zum Anschwellen des Stammes etwa auf den vor-winterlichen Durchmesser führte. (Dendrometerkurve Abb. 1, oben). Kurz nach dieser Aufsättigung setzten die Kambiumtei-lungen ein - am 31. Mai waren schon 8, zwar sehr dünnwandige, sich jedoch deutlich streckende Xylemzellen vorhanden - und der Stammradius nahm trotz beträchtlichem Wasserstress Ende Mai ständig weiter zu.

Die Aktivierung der Photosynthese wird hier nur insoweit behandelt, als offenbar eine gewisse Parallelität zwischen ihr und der Kambiumaktivität, bzw. zwischen dem Einsetzen der Früh-holzbildung bei zunehmender Verbesserung der Wasserbilanz des Baumes besteht.

Ab dem 8. Mai blieben die Tagesmittel der Lufttemperatur über 0° C und die Tagesminima über -3° C, sodaß ab diesem Zeitpunkt die Tagessummen der Photosynthese bis zum Beginn der Meßperiode am 17. Mai mehr oder weniger kontinuierlich zuge-nommen haben dürften.

Nach Niederschlägen am 21. Mai sickerte Schmelzwasser in den Boden, der dann am 22./23. bereits völlig aufgetaut war. Die Folge der Verbesserung der Wasserbilanz war ein sprunghaf-ter Anstieg der Tagessummen der Photosynthese und der Blattleit-fähigkeit am 22. Mai (vgl. Abb. 1, unten).

Ansteigende Bodentemperaturen dürften hierbei die Wasser-aufnahme aus dem Boden (vgl. Havranek, 1972), höhere Lufttem-peraturen in ähnlicher Weise die Wasserleitung durch den Stamm erleichtert und dadurch eine rasche Verbesserung der Wasserbi-lanz herbeigeführt haben. Gute Wasserversorgung und hohe Luft-temperaturen zusammen ermöglichten eine von Tag zu Tag größere

Blattleitfähigkeit, vermutlich über immer größere Öffnungsweiten der Stomata. Erst als die Wasserverluste an Föhn Tagen (28. - 31. Mai) mit überoptimalen Temperaturen und niedriger relativer Luftfeuchtigkeit zu groß wurden, schlossen sich die Stomata, nahm der Diffusionswiderstand zu, was Transpirationseinschränkungen, bzw. auch Verminderungen der möglichen Tagessumme der Nettophotosynthese zur Folge hatte.

Auch bei der Stammatmung konnte gleichzeitig mit dem Auftauen des Bodens, bzw. mit der Wassersättigung des Stammes eine über die normale temperaturbedingte Zunahme hinausgehende Aktivierung festgestellt werden. In Abb. 2 sind die Tagesgänge der Stammatmung, bezogen auf die Stammtemperatur für die Zeit vom 18. - 20. Mai dargestellt:

Auf gleiche Temperatur bezogen kletterte die Stammatmung jeden Tag auf ein höheres Niveau, bis schließlich mit dem "Mai-Niveau" eine mehr oder weniger konstante Beziehung zwischen Stammatmung und Stammtemperatur für die restlichen Maitage erreicht wurde.

3. 3. Die sommerliche Hauptwachstumsphase

Eine an den warmen Mai anschließende 14-tägige warme Schönwetterperiode zeigte einen raschen Radialzuwachs, d.h. die Frühholzbildung war voll angelaufen. Photosynthese und Stammatmung wurden in dieser Zeit nicht gemessen, doch ist anzunehmen, daß sie sich ähnlich verhielten wie in der letzten Maiwoche, also noch eine leichte Aktivitätssteigerung mitmachten. Anfang Juni setzte auch das Wachstum der Neutriebe mit der Streckung der Achsen (der "Kerzen") voll ein.

Diese frühsommerliche intensive Wachstumsphase wurde Mitte Juni durch einen Kälteeinbruch unterbrochen, der für eine Woche eine bis zu 50 cm hohe Neuschneedecke und Tagesmitteltemperaturen um 0° C brachte. Direkt gemessen wurden während dieser Kälteperiode nur die Radiusschwankungen des Stammes. Die Dendrometerkurve verflachte, was auf eine verlangsamt Frühholzbildung hinweist.

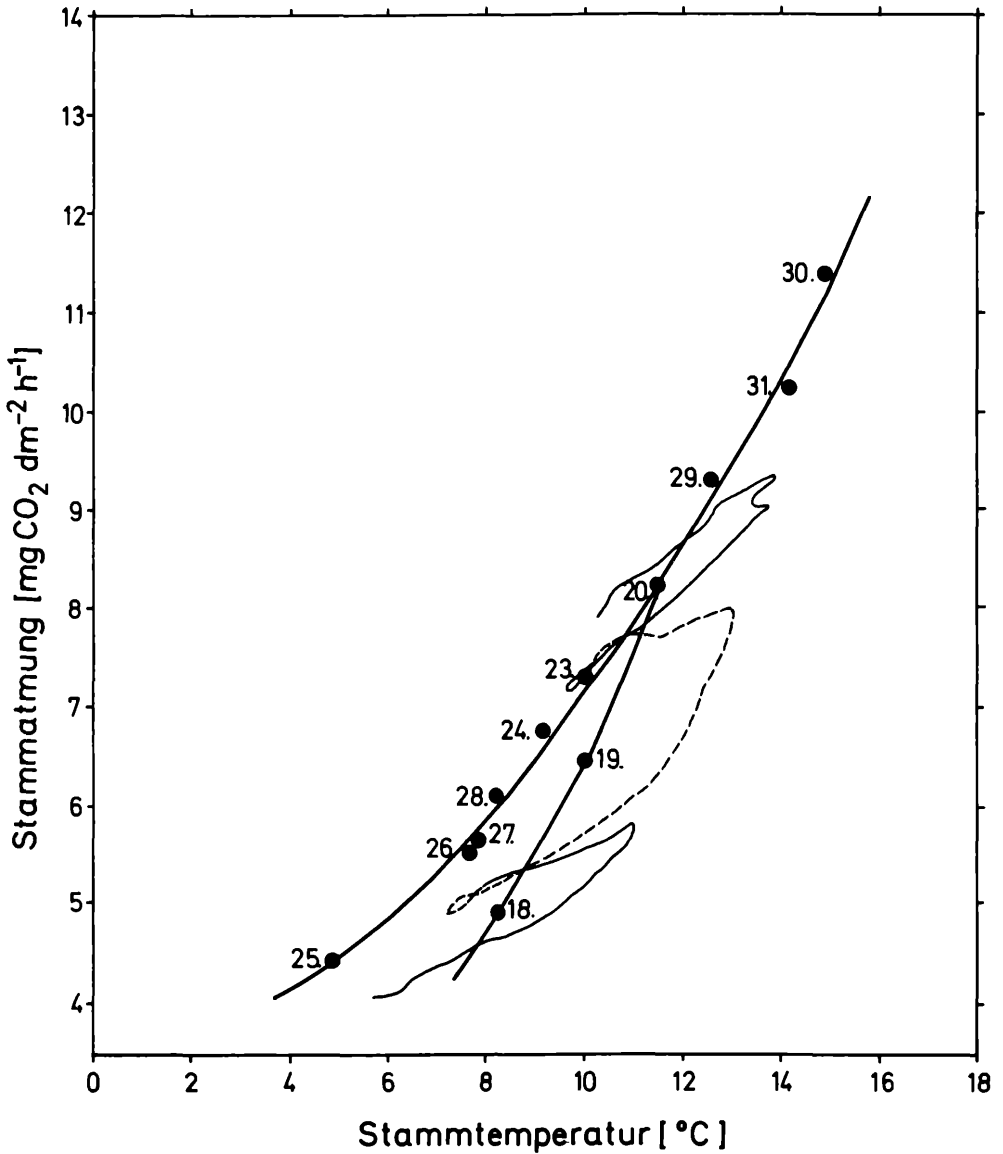


Abb. 2: Temperaturabhängigkeit der Stammatmung im Mai. Die Tagesgänge des 18., 19. und 20. Mai (dünne Linien) zeigen, wie die Intensität der Stammatmung von Tag zu Tag zunahm. Die Punkte geben die Tagesmittelwerte verschiedener Tage an.

Fig. 2: Stem respiration vs. stem temperature in May 1979. Daily courses of stem respiration (thin lines) show a steady increase in intensity from May 18 to 20. Dots represent daily means of various days.

Indirekt wird dies bestätigt durch eine für Juni niedrigere mittlere Xylem-Zellbildungsrate (0,41 Zellen/Tag) als für die zweite Maihälfte (0,61 Zellen/Tag) oder für Juli (0,54 Zellen/Tag), obwohl es während der ersten Junihälfte und in der letzten Juniwoche bei Tagesmitteln von über 10⁰ C ausgesprochen warm war.

Ein weiteres Indiz für die Verlangsamung der Frühholzbildung lieferte die anschließend an den Wettersturz gemessene Stamatmung. Ihre Temperaturabhängigkeit war noch immer, oder wieder als Folge des Kälteschockes, die gleiche wie im Mai (Abb. 3). Die Stamatmungswerte lagen am 23. und 24. Juni noch auf dem "Mai-Niveau" und stiegen erst im Laufe von ein paar warmen Tagen (25. - 27.) auf das höchste, das "Hochsommerniveau". Hier blieben sie auch während der nächsten Meßperiode von Mitte Juli bis Ende Juli.

Mitte Juli begann die aktuelle Dendrometerkurve jedoch bereits rasch zu verflachen, was zum Teil witterungsbedingt gewesen sein dürfte. Doch auch die "Idealkurve" verflachte zunehmend und zwar, wie die Bohrkernanalyse zeigte, gleichzeitig mit der Umstellung von der Frühholz- zur Spätholzbildung. Von Mitte Juli an wurden nur mehr 9 - 10 immer kleinlumigere Spätholzzellen gebildet.

Länger als der Dickenzuwachs hielt das intensive Wachstum der Neutriebe und Nadeln an, welches erst im Juli und August die höchsten Raten erreichte (Abb. 5). Die Umstellung von Früh- zu Spätholz erfolgte also in Brusthöhe des Stammes zu einem Zeitpunkt, zu dem sowohl das Triebwachstum als auch die Tagessumme der Photosynthese und der Stamatmung noch Jahreshöchstwerte erreichten. Erst im August blieben die Photosynthese- Tagessummen entsprechend der kürzeren Tageslänge unter den Juni-Juli-Maxima. In günstigen Jahren wie 1978 können die photosynthetischen C-Gewinne auch noch im September und Oktober beinahe gleich hoch sein wie z.B. im Mai 1979 (vgl. Abb. 1).

Die Stamatmungsintensität war Mitte August (Abb. 4) schon niedriger als im Juli und ging in der zweiten Augusthälfte schrittweise zurück: Vom höchsten Atmungsniveau, auf dem die Tagesmittel des 14. und 15. August lagen, auf ein

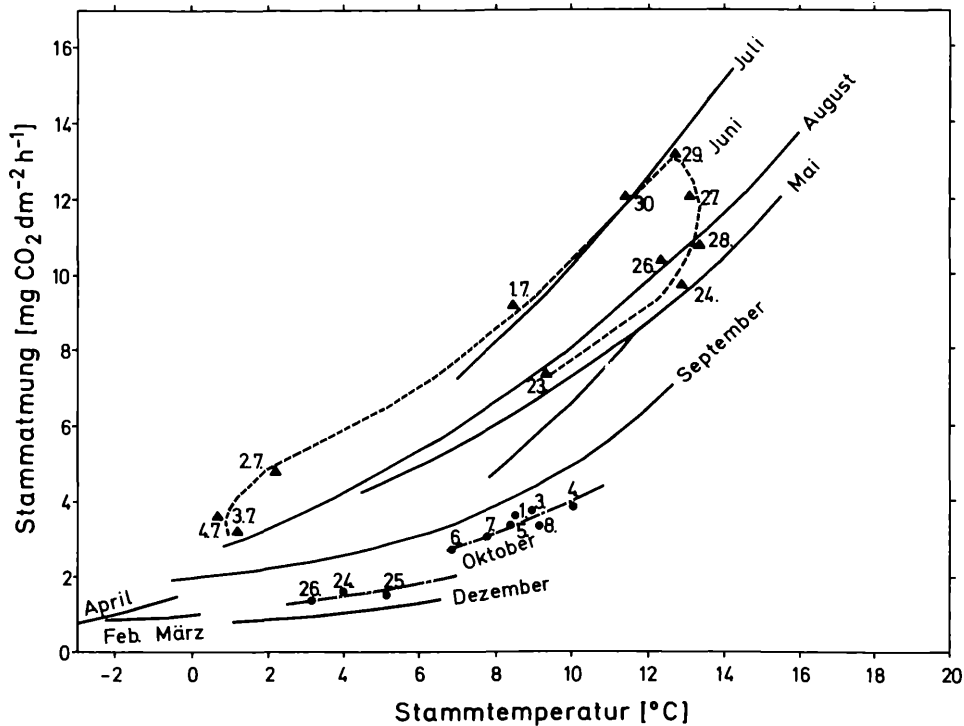


Abb. 3: Temperaturabhängigkeit der Stammatmung in verschiedenen Monaten des Jahres 1979. Die Zahlen geben das Datum einzelner Tagesmittelwerte an; die übrigen Einzeldaten wurden der Übersichtlichkeit wegen weggelassen. Im Juni nahm die Intensität der Atmung nach einer Kälteeinbruch besonders rasch zu und erreichte schon die höchste, auch im Juli beibehaltene Intensitätsstufe. Die Kurven für Februar, März und Dezember geben die Ruheatmung an.

Fig. 3: Relation between stem respiration and temperature of various months in 1979. Some daily means were dated, for clearness other single data were omitted.

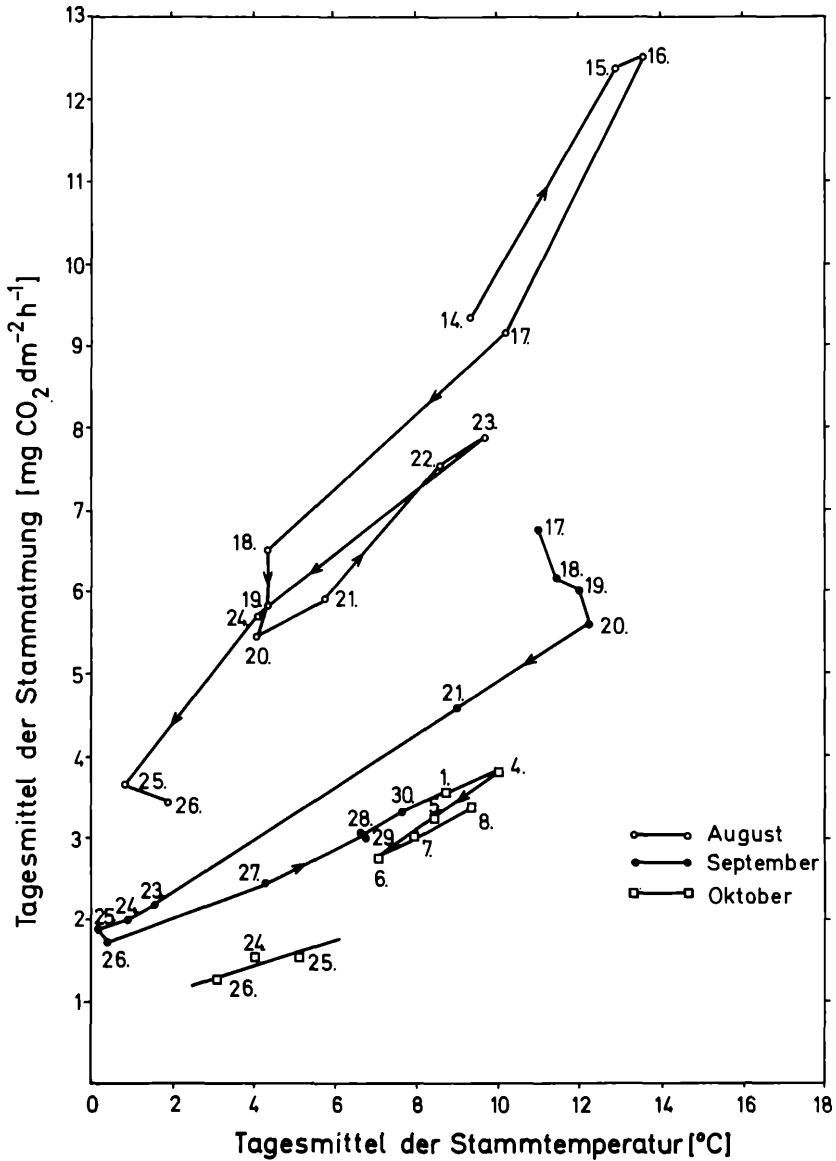


Abb. 4: Verlauf der schrittweisen Abnahme der Stammatmungsintensität von August bis Oktober. Besonders auffallend ist die rasche Abnahme vom 17. - 20. September.

Fig. 4: Stepwise decrease of stem respiration intensity from August to October. Note the quick decrease from 17. to 20. September.

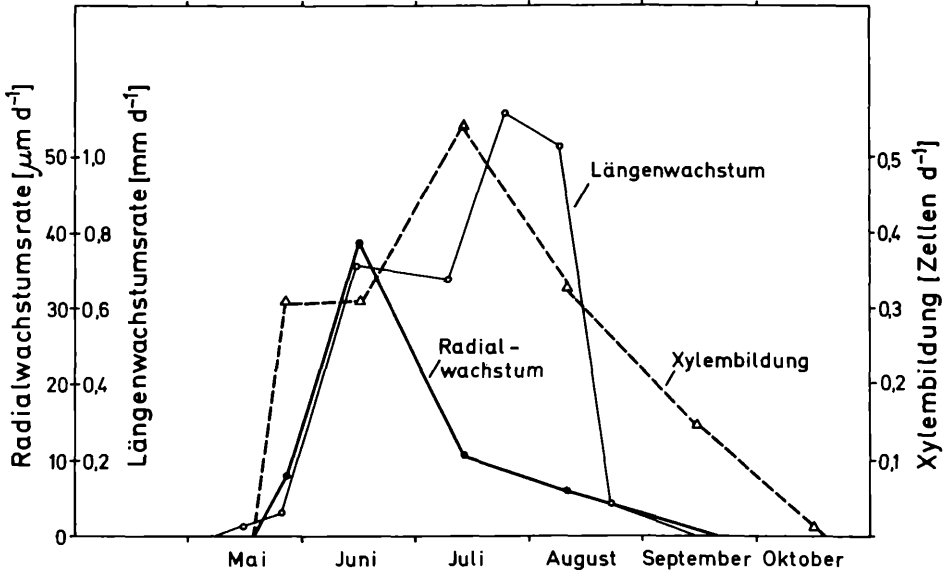


Abb. 5: Jahresverlauf der mittleren Tagesraten des Radialwachstums nach der Dendrometerkurve (●), des Längenwachstums von Seitentrieben (◦) und der Xylembildung (Δ), letztere ausgedrückt als Mittel aus täglich neu gebildeten und täglich fertig verholzten Xylemzellen.

Fig. 5: Seasonal course of the mean daily growth rates of radius (●), twigs (◦) and xylem (Δ). Xylem growth rate is defined as the mean number of daily newly formed and daily lignified xylem cells.

tieferes (16. - 18.) und am 19. nochmals auf ein tieferes Niveau, auf dem sie bis zum 24. blieb. Ein weiterer Rückgang erfolgte am 25. und 26. August.

3. 4. Herbstliche Ausreifungsphase und Winterruhe

Der Dendrometermessung nach fand ab Anfang September kein Radialwachstum mehr statt. Nach der Bohrkernanalyse bildeten sich von Ende August bis Ende September vermutlich noch 1 - 2 kleine Spätholzzellen. Ende September war bereits das Ruhekambium sichtbar.

Nach einer sehr warmen ersten Septemberhälfte mit vermutlich entsprechend hoher Stammatmung war die Ausreifungsphase in der zweiten Septemberhälfte durch eine sehr rasche Abnahme der Atmungsintensität charakterisiert, obwohl die Temperaturen zu Beginn der Meßperiode hoch blieben (Abb. 4): Vom 17. - 20. September nahmen die Tagesmittel der Stammatmung sogar ab, als die Mittel der Stammtemperatur noch zunahmen. Ein Temperatursturz am 22. brachte die Atmungsintensität auf ein noch niedrigeres Niveau (23. - 25.), von dem aus sie in der Folge, wie die Verbindungslinie der Tagesmittel in Abb. 4 unten zeigt, mehr oder weniger kontinuierlich bis zum 8. Oktober weiter abnahm. (Verglichen mit der in Abb. 4 nicht eingetragenen Stammatmungsintensität des Septembers des Vorjahres (1978) trat 1979 dieser rasche Abfall auf ein niedriges Niveau um 2 - 3 Wochen früher ein als im Jahr 1978). Ende September 1979 war die Stammatmungsintensität auf ein Niveau zurückgegangen, das sie 1978 erst Mitte Oktober erreicht hatte. Dieser zeitliche Vorsprung im Rückgang der Atmungsintensität blieb 1979 bis Anfang November erhalten, bzw. bis zu dem Zeitpunkt, als schwere Fröste und Schneefälle die Atmung der durchgefrorenen Stämme auf das "Ruheatmungs-Niveau" hinabdrückten. Auf diesem Ruheniveau blieb die Stammatmung, wie periodische Messungen in den Monaten Februar, März und April ergaben vermutlich bis zum Auftauen des Stammes in der 1. Maihälfte.

Das Trieb- und Nadelwachstum wurde bereits im August beendet; im September kam es neben einer weiteren Nadelausreifung nur mehr zu einer Vergrößerung der Knospen und zum Abwurf des ältesten Nadeljahrganges. Die tägliche Stoffproduktion kann aber in einem schönen Herbst (1978) bis gegen Ende Oktober noch mehr als die Hälfte der Juli-Maximaltagesleistung betragen (vgl. Abb. 1). Selbst in der zweiten Novemberhälfte erreichten die Photosynthese-Raten noch 15 % der sommerlichen Höchstwerte, wogegen die Tagessummen wegen der kurzen Tage nur mehr knapp 10 % der Julisumme ausmachten.

Mit dem Auftreten tiefer Temperaturen Ende November blieb die Photosynthese entsprechend dem weiteren Temperaturverlauf wohl für den größten Teil des Winters auf oder etwas unter dem Kompensationspunkt. Bereits im März konnten jedoch an 2 Tagen, an denen die nächtlichen Minima nicht unter -3°C gesunken waren, positive Photosynthese-Tagesbilanzen gemessen werden. Da sowohl im März als auch im April einige wärmere Tage vorkamen als es die Meßtage waren, muß damit gerechnet werden, daß auch an der Waldgrenze je nach Wetter schon im Vorfrühling tägliche C-Gewinne bis etwa 10 % der Juli-Tagessummen erreicht werden können.

3. 5. J a h r e s g a n g d e r S t a m m - a t m u n g s i n t e n s i t ä t

Für das Jahr 1979 wurden in Abb. 3 die Tagesmittel der Stammatmung gegen die Tagesmittel der Stammtemperatur aufgetragen und zu Monatskurven verbunden. Aus diesen Monatskurven wurden die jeweiligen Atmungswerte bei 0° , 5° , 10° , und 15° entnommen und in Abb. 6 für die Darstellung des Jahresganges der Atmung bei verschiedenen Temperaturstufen verwendet. Deutlich erkennbar ist die durch den Kälteeinbruch Mitte Juni hervorgerufene Verzögerung im Atmungsanstieg.

Die höchste Atmungsintensität wurde offenbar in der ersten Julihälfte erreicht. Danach nahm sie in der bereits beschriebenen Weise ab, bis sie Anfang November das Ruheniveau erreichte, auf dem sie bis Anfang Mai 1980 blieb.

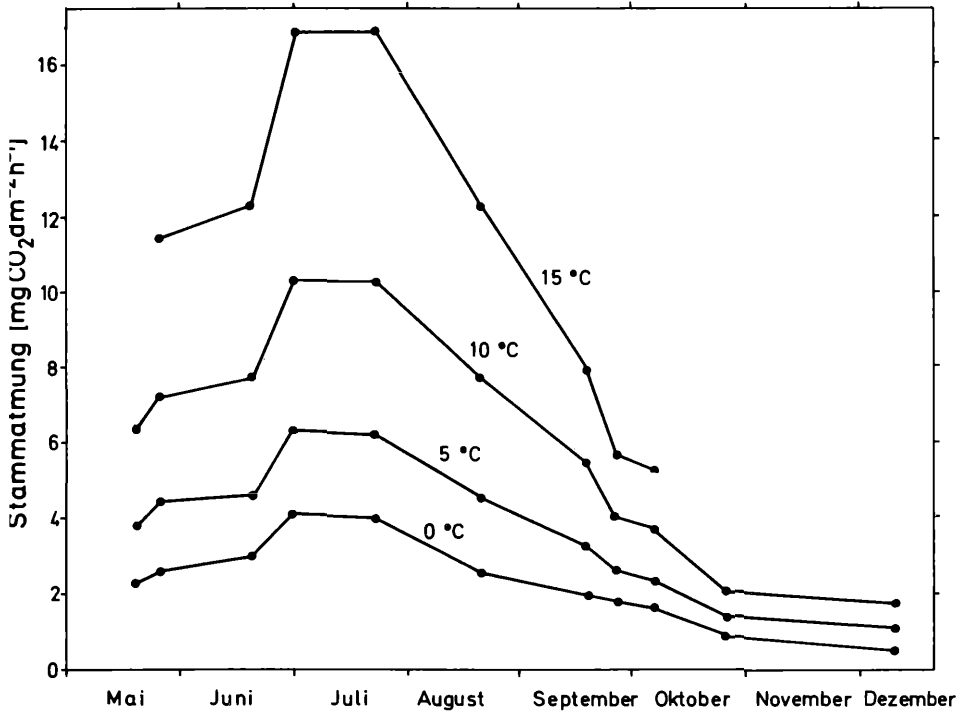


Abb. 6: Jahreszeitlicher Verlauf der mittleren Stammatmungsintensität bei verschiedenen Temperaturstufen.

Fig. 6: Seasonal course of the mean stem respiration intensity for various temperatures.

Berechnet man aus diesen Kurven die Q_{10} -Quotienten, so liegen diese von Mai bis Mitte September zwischen 2.6 und 2.8, wobei sie in den Monaten Mai, August und September zwischen 0° und 10° C etwas höher als zwischen 5° und 15° C waren, während im Juni und Juli das Umgekehrte der Fall war.

Geht man bei der Q_{10} -Berechnung jedoch von Tageskurven aus und mittelt die so erhaltenen Q_{10} -Werte, so erhält man durchwegs kleinere Q_{10} -Quotienten (Tab. 3).

Tabelle 3

Monat	Q_{10} , berechnet aus	
	Monatskurven	Tageskurven
Mai	2.7	2.2
August 1979	2.8	2.3
September 1979	2.8	2.2
Oktober 1978	2.8	1.8

Besonders groß ist der Unterschied beider Berechnungsarten für den Oktober 1978. Die Messungen im Oktober 1978 fielen in eine Schönwetterperiode mit von Tag zu Tag abnehmenden Temperaturen. Unter diesen übersichtlichen Wetterverhältnissen ließ sich das schrittweise "Abschalten" der Stammatmung besonders schön verfolgen: Die Atmungsintensität sank von Tag zu Tag auf ein niedrigeres Niveau. Die einzelnen Tageskurven waren relativ flach und ergaben im Durchschnitt nur einen Q_{10} -Quotienten von 1.8, während jener aus der Tagesmittel-Monatskurve 2.8 betrug.

Es zeigt sich, daß die Monatskurven wegen der Zu- und Abnahme der Atmungsintensitäts-Niveaus steiler als die einzelnen Tageskurven sind und daher überhöhte Q_{10} -Werte liefern. Die aus den einzelnen Tageskurven berechneten Q_{10} -Werte schwankten ziemlich, doch waren auch sie in der Regel um einiges größer als 2.0.

Auch nach Daten von Tranquillini & Schütz (1970) ergeben sich bei *Pinus cembra* zwischen 0° und 15° C Q_{10} -Quotienten von durchschnittlich 2.6 (Mai-Oktober). Demgegenüber schwankte bei Freilandmessungen an *P. sylvestris* in Schweden der Q_{10} -Wert nur wenig um 2.0 (Linder & Troeng, in diesem Band).

Vermutlich sind die hohen Q_{10} -Werte und die absolut wie relativ zu anderen Baumarten an der Waldgrenze (vgl. Tranquillini & Schütz, 1970) hohe Stamatmung von *P. cembra* ein Ausdruck dafür, daß *P. cembra* an die Verhältnisse nahe der Waldgrenze angepaßt ist und daher noch zu einer hohen Xylemwachstumsrate (Holzbildung) fähig ist.

4 D I S K U S S I O N

Ein Zusammenhang zwischen der erhöhten Stamatmung im Sommer und der Periode intensiver Holzbildung wurde schon früh erkannt (Johansson, 1933. Oohata & Shidei, 1972). Johansson unterschied bereits zwischen "dormancy" und "productive" respiration und Oohata & Shidei fanden, daß: "the patterns of the rate of respiration were different from the curves of the mean temperature of the month". Ferner, daß der jahreszeitliche Verlauf der Änderungen der Atmungsrate grob mit dem Verlauf des Wachstums des Stammvolumens übereinstimmte. Oohata & Shidei konnten außerdem bereits aus Analysen einer größeren Anzahl verschiedenartiger Stämme einen engen Zusammenhang zwischen der jährlichen Stamatmungssumme und dem jährlichen Stammvolums- bzw.-gewichtszuwachs nachweisen.

Aus den vorliegenden Untersuchungen an *Pinus cembra* ergab sich die Frage, ob sich aus der unterschiedlichen Atmungsintensität während eines Jahres nicht nur eine qualitative, sondern auch eine quantitative Beziehung zum Dickenwachstum, bzw. zur Holzbildung herstellen ließe. Von der Methode der

Dendrometermessung her schien es klar, daß wegen der Überlagerung der Radiusänderung durch den Wasserhaushalt kurzfristige Übereinstimmungen zwischen dem Radialzuwachs und der Atmung nicht zu erwarten waren.

Aber auch langfristig stimmten die Radialzuwachsraten und die Stammatmungsintensitäten schlecht miteinander überein (vgl. die Jahregänge in Abb. 5 und 6). Auch ein Vergleich der Bildungsrate neuer Xylemzellen mit der Stammatmungsintensität zeigte, daß sich beide Kurven nicht decken.

Worauf beruht aber dann z.B. die hohe Stammatmungsintensität nach dem starken Rückgang des Dickenwachstums ab Mitte Juli? Auf einer größeren Masse noch lebender Xylemzellen oder auf einer Steigerung der Atmungsintensität relativ weniger Zellen während der Spätholzbildung?

Da der Stoffwechsel und damit die Atmung frisch gebildeter Zellen besonders bei noch fortschreitender Zellwandverholzung nicht mit dem Zeitpunkt der Zellstreckung aufhört, wurde versucht, die Zahl der noch verholzenden Zellen zur Zahl der neuen, noch kaum verholzten Zellen hinzuzuzählen (vgl. Abschnitt Methoden). Dies ergab die Zahl der "lebenden Zellen" in Tab. 2. Diese Zahl der lebenden Holzzellen wurde nun mit der Atmungsintensität gleichen Datums (aus Abb. 6) korreliert. Läßt man den 18. Mai weg, an dem einerseits schon eine relativ hohe Atmungsintensität, andererseits jedoch noch kein Xylemwachstum festgestellt wurde, so ergibt die lineare Regression der übrigen Daten eine sehr enge Korrelation ($r^2 = 0,99$).

Wie Abb. 7 zeigt, nimmt die Atmungsintensität mit der Zahl der lebenden Xylemzellen linear ab, bis bei Null eine "Grundatmung" erreicht wird, die wohl von den restlichen lebenden Geweben (Rindenzellen, Phellogen, Markstrahlparenchym) des Stammes herrührt. Diese Grundatmung beträgt ca. 30 % der höchsten Gesamt-Atmungsintensität. Sie entspricht etwa der Atmung von 6,5 lebenden Xylemzellen.

Unter der Annahme, daß sich die Grundatmung im Verlauf der Vegetationsperiode nicht wesentlich ändert, kann man durch Abzug der Grundatmungs- von der Gesamtatmungsintensität grob die mit der Holzbildung verbundene Atmung berechnen. Letztere würde demnach je nach Holzbildungsintensität zwischen 0 % und

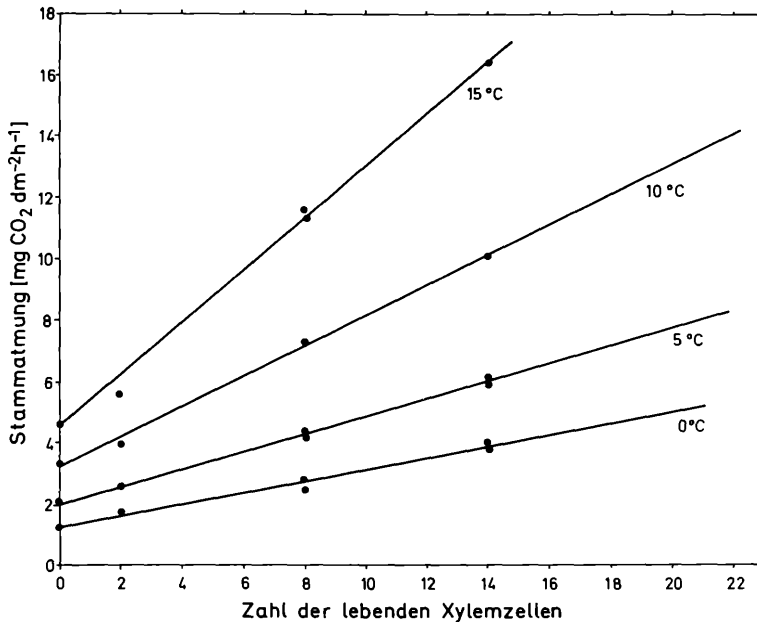


Abb. 7: Abhängigkeit der Stammatmung von der Zahl der lebenden Xylemzellen bei verschiedenen Stammtemperaturen. Die Berechnung der linearen Regression ergab für die einzelnen Teperaturstufen:

$$\begin{array}{ll}
 0^{\circ}\text{C} & y = 0.18x + 1.28 \\
 5^{\circ}\text{C} & y = 0.29x + 2.07 \\
 10^{\circ}\text{C} & y = 0.49x + 3.25 \\
 15^{\circ}\text{C} & y = 0.85x + 4.69
 \end{array}$$

Der Schnittpunkt der Geraden mit der Ordinate gibt die Höhe der "Grundatmung" der nicht direkt am Xylemwachstum beteiligten Stammgewebe an, die darüber hinausgehende Atmung stammt von den wachsenden Xylemzellen.

Fig. 7: Stem respiration vs. member of living xylem cells for various stem temperatures. For four temperature steps linear regression equations were:

$$\begin{array}{ll}
 0^{\circ}\text{C} & y = 0.18x + 1.28 \\
 5^{\circ}\text{C} & y = 0.29x + 2.07 \\
 10^{\circ}\text{C} & y = 0.49x + 3.25 \\
 15^{\circ}\text{C} & y = 0.85x + 4.69
 \end{array}$$

The interception of the regression line with the ordinate is an estimate of the amount of the maintenance respiration of stem tissues not directly involved in xylem growth. The difference between total respiration and maintenance respiration gives an estimate for the respiration of growing xylem cells.

70 % der Gesamt-Stammatmung schwanken.

Aus dem bisher gesagten geht hervor, daß die wechselnde Atmungsintensität im Jahresverlauf zu einem sehr hohen Grad durch die jeweilige Zahl der lebenden Holzzellen erklärt werden kann. Anstiege auf ein höheres Atmungsniveau dürften durch eine Vermehrung der Zahl der lebenden Zellen, das Absinken auf ein niedrigeres Niveau durch Ausreifen, bzw. Umwandlung zu totem Wasserleitungsgewebe hervorgerufen werden.

Daß Temperaturanpassungen vorkommen, kann jedoch nicht ausgeschlossen werden. Eine Adaptation der Atmung an die jeweils vorherrschenden Temperaturen im Sinne einer Homöostase (vgl. Rook 1969) würde allerdings entgegengesetzt zu den tatsächlich festgestellten Zu- bzw. Abnahmen der Atmungsintensität wirken, d.h. hohe Temperaturen würden die Atmungsintensität herabsetzen, niedere Temperaturen sie erhöhen. Vielleicht werden solche Adaptierungen der Stammatmung nur von der stark ins Gewicht fallenden Zahl der (möglicherweise auch unterschiedlich stark atmenden) lebenden Zellen verdeckt.

Relativ deutlich erkennbar ist jedoch eine andere Art von Anpassung des Zellstoffwechsels, nämlich die Umstellung von der sommerlichen Aktivität zur Winterruhe und umgekehrt (vgl. Pisek & Winkler, 1958). Vermutlich beruht die am 18. Mai bereits hohe Stammatmung, bzw. die von Oktober bis Dezember noch weiter abnehmende Stammatmung bei jeweils noch ruhendem Kambium auf solchen Inaktivierungs- bzw. Reaktivierungsprozessen in den lebend überwinternden Stammgeweben.

Einen Hinweis auf die Abhängigkeit der Stammatmungsintensität vom Wachstumsrhythmus liefert der unterschiedliche herbstliche Rückgang der Atmungsintensität in den Jahren 1978 und 1979. Offenbar verzögerte der verhältnismäßig kühle Sommer 1978 den Abschluß des Dickenwachstums, sodaß die Atmungsintensität trotz ähnlicher Septembertemperaturen in beiden Jahren 1978 erst um 2 - 3 Wochen später abnahm als 1979, als ein wärmerer Sommer einen früheren Wachstumsabschluß erlaubte. (vgl. Žumer, 1969 für Fichte.)

Die Tatsache, daß der Jahresgang der Stammatmungsintensität eng mit dem Xylemwachstum verknüpft und somit vom Wachstumsrhythmus abhängig ist, macht deutlich, mit welchen Inter-

pretationsschwierigkeiten man zu rechnen hat, wenn man z.B. Meßwerte von Bäumen aus verschiedener Seehöhe, oder mit verschiedenem Wachstumsrhythmus oder auch nur unterschiedlichen Holzbildungsraten an ein und demselben Stamm miteinander vergleichen will. (vgl. Negisi, 1977)

Die Beziehung zwischen dem Verbrauch der Assimilate beim Xylemwachstum durch Atmung des Stammes, und der photosynthetischen Stoffproduktion scheint nach vorläufigen Ergebnissen beim Vergleich etwa 14-tägiger Zeitabschnitte während der Vegetationsperiode ziemlich gut linear korreliert zu sein ($r^2 = 0.8$) Auf 1 dm² Oberfläche bezogen veratmet der Stamm 10 mal so viel als Nadeln von 1 dm² Oberfläche durch Photosynthese produzieren.

Die Hochrechnung der Achsenatmung und der Photosynthese auf den ganzen Baum sowie die Bestimmung der C-Bilanz kann erst nach der Biomassebestimmung und der vollständigen Datenauswertung zu einem späteren Zeitpunkt erfolgen.

Z U S A M M E N F A S S U N G

An einer 50-jährigen Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der oberen Waldgrenze am Patscherkofel bei Innsbruck (1930 m) wurden die Jahregänge der Stammatmung und der Photosynthese gemessen und mit dem Wachstum des Jahresringes verglichen.

Es zeigte sich, daß das Radialwachstum und der Anstieg zu hohen Photosynthese- und Stammatmungsraten erst nach dem Auftauen des Bodens, bzw. nach Wassersättigung des Baumes einsetzen.

Stammatmung und Photosynthese hatten ihre Maxima im Juli, während die höchste Radialzuwachsrate bereits im Juni auftrat. Nach schrittweiser Abnahme des Gaswechsels erzwangen starke Fröste im November den Eintritt in die Winterruhe.

Die Intensität der Stammatmung blieb jedoch auch bei einer bestimmten Stammtemperatur während des Jahres nicht konstant; sie stieg im Mai rasch an, erreichte im Juli ihr Maximum und nahm danach fortlaufend bis zur Winterruhe ab.

Sie änderte sich manchmal innerhalb eines Tages, oder von Tag zu Tag, konnte aber auch für mehrere Tage gleichbleiben. Die Zu- und Abnahme dieser Atmungsintensität kann nach einer Regressionsanalyse am besten mit der jeweils vorhandenen Zahl lebender Xylemzellen erklärt werden, jedoch nur schlecht mit der Radialwachstumsrate.

Je nach Intensität der Holzbildung im Jahresring entfielen von der Gesamt-Stammatmung 0-70 % auf die Atmung der lebenden Xylemderivate des Kambiums, der Rest auf Phloem und andere lebende Stammgewebe.

L I T E R A T U R

- Havranek, W.M., 1972: Über die Bedeutung der Bodentemperatur für die Photosynthese und Transpiration junger Forstpflanzen und für die Stoffproduktion an der Waldgrenze.-Angew. Bot. 46:101-116.
- Johansson, N., 1933: The relation between the tree-stem's respiration and its growth.-Svenska Skogsvårdsför.Tidskr. 31:53-134. (In Swedish, Engl. summary).
- Linder, S., 1979: Photosynthesis and respiration in conifers. A classified reference list 1891-1977.-Stud.For.Suec. 149, 71 pp.
- Linder, S. & Troeng, E., 1981: The seasonal variation in stem and coarse root respiration of a 20-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)-In diesem Band.
- Mork, E., 1960: On the relationship between temperature, leading shoot increment and the growth and lignification of the annual ring in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.).-Medd.Norske Skogforsøksves. 56:229-261. (In Norwegian, Engl. summary).

- Negesi, K., 1977: 'Respiration in forest trees.-In: Shidei, T. & Kira, T. (eds.): JIBP Synthesis Vol. 16, Primary productivity of Japanese forests, pp. 86-99.
- Oohata, S. & Shidei, T., 1972: Seasonal changes in respiratory rate of stems and their growth.-Bull.Kyoto Univ.Forests 43: 63-72.
- Pisek, A. & Winkler, E., 1958: Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link.) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze.-Planta 51:518-543.
- Rook, D.A., 1969: The influence of growing temperature on photosynthesis and respiration of *Pinus radiata* seedlings.-N.Z. J.Bot. 7:43-55.
- Tranquillini, W. & Schütz, W., 1970: Über die Rindenatmung einiger Bäume an der Waldgrenze.-Centralbl.ges.Forstwes. 87:42-60.
- Žumer, M., 1969: Annual ring formation on Norway spruce in mountain forest.-Medd.Norske Skogfors.Ves. 97:165-184. (In Norwegian, Engl. summary).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [142_2_1981](#)

Autor(en)/Author(s): Havranek Wilhelm M.

Artikel/Article: [Stammatmung, Dickenwachstum und Photosynthese einer Zirbe \(Pinus cembra L.\) an der Waldgrenze 443-467](#)