DIE TRANSPIRATION VON *PHRAGMITES COMMUNIS* TRIN. IM GESCHLOSSENEN BESTAND DES NEUSIEDLER SEES

(Untersuchungen während der Vegetationsperioden 1966 und 1967)

Peter Tuschl
Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Wien

Mit 40 Abbildungen und 2 Tabellen im Text

Veröffentlichung Nr. 6 des Österreichischen Nationalkomitees für das Internationale Biologische Programm, Abteilung: Produktionsbiologie des Festlandes
Arbeitsgruppe des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien, unter der Leitung von Univ.-Professor Dr. Richard Biebl

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung
2. Methodik
3. Ergebnisse
3. 1. Transpirationsverlauf in der Vegetationszeit 1966
3. 1. 1. Transpirationsverlauf während verschiedener typischer Wetterlagen
3. 1. 2. Die monatlichen Transpirationsmittel der Vegetationsperiode 1966
3. 2. Der Transpirationsverlauf in der Vegetationszeit 1967
3. 2. 1. Der Transpirationsverlauf während verschiedener typischer Wetterlagen
3. 2. 2. Die monatlichen Transpirationsmittel der Vegetationsperiode 1967
3. 3. Die Transpiration während der Nachtstunden
3. 4. Transpiration und Blattemperatur
3. 5. Wasserhaushalt und Trockengewicht
3. 6. Saugkraftmessungen

3. 7. Der Wasserverbrauch durch den geschlossenen Schilfbestand
3. 7. 1. Hochrechnung. Vergleich errechneter und gemessener Tagessummen
3. 7. 2. Monatssummen des Wasserverbrauches im geschlossenen Schilfbestand
3. 7. 3. Der Gesamtwasserverbrauch
4. Diskussion
5. Zusammenfassung
6. Literaturverzeichnis

1. Einleitung

„Transpirationsuntersuchungen im Freiland sind beinahe schon nicht mehr modern". Man ist einigermaßen überrascht, diese Worte bereits in einer Arbeit aus dem Jahre 1938 zu finden, die in der Feststellung gipfelt, daß die grundsätzlichen Probleme der Transpirationsökologie als gelöst bezeichnet werden können (FILZER 1938). Beschäftigt man sich mit jüngerer Literatur, so ist die Zahl der Transpirationsarbeiten keineswegs geringer geworden. Die Erkenntnisse und Methoden der modernen Pflanzenphysiologie mußten ihre Auswirkung in der kritischen Beurteilung alter Lehrmeinungen finden. Wurde in älteren Arbeiten auf Grund von Meßergebnissen eines einzigen Faktors verallgemeinert, so ist man heute bestrebt, die Komplexität des Zusammenspiels der exogenen (= Umwelt) und endogenen (= Stoffwechsel) Faktoren zu erfassen. Nur so ist eine endgültige Lösung des Problemes der Transpiration möglich.

Die nachfolgenden Untersuchungen erstreckten sich über die Vegetationsperioden 1966 und 1967 und fanden im Rahmen des „International Biological Program (I.B.P.), Section PT", statt. Ziel der IBP-Arbeitsgruppe des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien ist es, die Primärproduktion des *Phragmites*-Bestandes weitgehend zu erfassen. Transpirations-, Gaswechsel-, Stoffproduktions- und Resistenzmessungen sollen dieses Ziel zu erreichen helfen.

Für Transpirationsmessungen ist der weite Schilfgürtel des Neusiedler Sees als geradezu ideal zu bezeichnen. Material ist reichlich vorhanden, so daß umfangreiche Messungen möglich waren. Die großen Schwankungen des Bodenwassergehaltes, wie sie z. B. ein Wiesenboden in Abhängigkeit von der jeweils vorhandenen Wassermenge und des jeweiligen Niederschlags zeigt, sind hier vollkommen ausgeschaltet, da das Substrat, in dem das Schilf wächst, ständig von Wasser bedeckt ist. Dieser Faktor kann daher völlig außer Acht gelassen werden. Der Schilfbestand des Versuchsortes bei Rust am See (Westufer des Neusiedler Sees) liegt fast zur Gänze als Monokultur vor. Soziologisch ist über den Bestand nicht

viel zu sagen. *Phragmites communis* dominiert. Der Konkurrenzkampf ist minimal. Nur vereinzelt tritt *Typha angustifolia* (4 Exemplare am Versuchsort) auf, *Utricularia vulgaris* hingegen kommt reichlich submers vor. Nach TÓTH und SZABÓ (1961) kommt diesem Bestandstyp die Bezeichnung *Scirpeto-Phragmitetum utriculariosum* zu.

Die im Schilfgürtel liegende Biologische Station der Burgenländischen Landesregierung bot mir Arbeitsplatz und Unterkunft. Die Untersuchungen wurden direkt im geschlossenen Schilfbestand von einem Steg aus durchgeführt (siehe Abb. 1).

In der Literatur findet man die verschiedensten Methoden zur Bestimmung der Transpirationsrate. Obwohl keine scharfe Trennlinie gezogen werden kann, lassen sich zwei große Gruppen der Methoden zur Bestimmung der Transpiration unterscheiden:

a) Labormethoden („theoretische Methoden"):
   u. a. gasometrische Methode — *a. e.* ARLAND 1929, SCHRATZ 1931; PISEK u. TRANQUILLINI 1951
   Coronahygrometer Methode — *a. e.* FALK 1966
   klimatisierte Küvette — *a. e.* BOSIAN 1965

b) Freilandmethoden („praktische Methoden"):
   u. a. Anwelkmethode —*a. e.* ARLAND 1929, REISS 1930/31
   Potometermethode — *a. e.* KOZINKA 1967
   Schnellwägemethode — *a. e.* IWANOFF 1918, HUBER 1927, STOCKER 1929

Welche Methode auch immer im Freiland zum Einsatz gebracht wird, es dürfen die natürlichen Bedingungen des Standortes so wenig wie nur möglich verändert werden. Die Anforderungen, denen eine solche Methode genügen muß, sind Schnelligkeit, Einfachheit und doch größtmögliche Genauigkeit. Letztlich entscheiden auch die Eigenschaften des zu untersuchenden Objektes über die Anwendbarkeit der Methode. Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, wählte ich die Schnellwägemethode, da der Einsatz klimatisierter Küvetten zu aufwendig gewesen wäre.

2. Methodik

Die Schnellwägemethode („Momentanmethode") erfaßt die Wasserabgabe abgeschnittener Pflanzenteile. Bei meinen Messungen wurden die Blätter ohne die den Halm umschließende Blattscheide gewogen. Die Wundstelle wurde mit Paraffinöl abgedichtet. Die Wägungen erfolgten mit einer Balkentorsionswaage (vgl. HUBER 1927) der Fa. Hartmann & Braun. Der Wägebereich erstreckte sich von 0 bis 500 mg, 1 Teilstrich = 1 mg, Zehntelmilligramm wurden geschätzt. Die Maximalbelastung des Gerätes betrug 5 g. Die an den beiden Enden des Waagbalkens ange-

brachten Windschutzkästchen ermöglichten im Freiland ein störungsfreies Arbeiten. Um auch bei extremen Windstärken messen zu können, wurden die Windschutzkästchen zusätzlich mit Tesamoll abgedichtet. Da bei großen Blättern ein Arbeiten mit den kleinen Windschutzvorrichtungen nicht tragbar war, da sonst die Blätter hätten geknickt werden müssen, um sie darin wägen zu können, verwendete ich auch einen großen Windschutzkasten, in den die Waage gestellt wurde. Das Blatt wurde U-förmig gebogen, mit beiden Enden in eine Kunststoffklammer geheftet und am Waagbalken aufgehängt (Abb. 2). Auf diese Weise ging ich einer zusätzlichen Verwundung des Blattes durch einen Aufhängehaken aus dem Wege. Exponiert wurde das Blatt entsprechend der Witterung 2 bis 6 (nachts) Minuten. Bei der Exponierung wurde darauf geachtet, daß das Blatt möglichst die gleiche Lage einnahm wie vor dem Abtrennen. Zu diesem Zweck wurde das zu untersuchende Blatt am darunter inserierenden mit einer Kunststoffklammer befestigt (Abb. 3). Unmittelbar nach der zweiten Wägung wurde die Fläche des Blattes durch einfaches Umfahren des Blattrandes mit einem Bleistift festgehalten. Die Fläche wurde später mit einem Kompensationsplanimeter bestimmt. Da es sich bei *Phragmites communis* um ein amphistomatisches Blatt handelt, wurde die Fläche mit 2 multipliziert. Das Trockengewicht der Blätter wurde durch Trocknen im Trockenschrank bei 105° C durch 24 Stunden hindurch bestimmt.

Um der Gefahr, immer mehr von immer weniger auszusagen (vgl. ARLAND 1929), zu entgehen, teilte ich den beblätterten Halm in 3 Regionen ein, eine Spitzen-, mittlere und untere Zone. Die Spitzenregion stellt die Randzone des Bestandes nach oben hin dar und soll die Reaktionen des Blattes als äußerstes Organ des Halmes gegen die freie Luftschicht wiedergeben. Die mittlere Zone repräsentiert die Region der größten Blätter (Ausnahme: Beginn und Ende der Vegetationsperiode), während die untere als der Wasseroberfläche am nächsten gelegene Region besonders interessant ist. Diese drei Zonen erfassen die verschiedenen Aktivitätszustände ein und derselben Pflanze. Auf Grund dieser Werte ist es berechtigt, von einem Verhalten der Pflanze als ganzer zu sprechen. Die Bedeutung der Insertionshöhe der Blätter und ihr Einfluß auf die Transpiration wurde schon von HUBER (1923, 1925), sowie von PISEK und CARTELLIERI (1939) unter anderem ausdrücklich betont. Um ein deutliches Bild über die Abhängigkeit der Transpiration von den einzelnen klimatischen Faktoren zu erhalten, habe ich mich bemüht, das Kleinklima (vgl. WILLER 1949) so genau wie nur möglich zu erfassen. Daher wurde dieses auch in den vorhin besprochenen Zonen gemessen. Parallel zu den Transpirationsmessungen wurden folgende meteorologische Faktoren erfaßt: relative Luftfeuchtigkeit und Lufttemperatur mit einem

Assmann-Psychrometer, die Einstrahlung mit einem Sternpyranometer nach DIRMHIRN (1958; „kleines Modell") in Kombination mit einem Weston-Galvanometer, bisweilen mit Hilfe eines Luxmeters. Die Einstrahlung wurde, um die Abstufung innerhalb des Bestandes bis zur Wasseroberfläche hin zu zeigen, in vier verschiedenen Höhen gemessen. Um die Verdunstung eines lebenden Systems, wie es die Pflanze verkörpert, mit der eines toten vergleichen zu können, wurde die Evaporation mit einem Evaporimeter nach PICHE mit einer grünen Löschpapierscheibe von 3 cm Durchmesser gemessen. Die Bewölkung wurde in Zehnteln geschätzt. Zusätzlich standen mir die Daten der meteorologischen Station Rust, welche in meinem Versuchsgebiet liegt, über relative Luftfeuchtigkeit, Lufttemperatur, Globalstrahlung, Albedo, Schilfstrahlung, Wassertemperatur, Windgeschwindigkeit und Niederschlag zur Verfügung. Aus den Einstrahlungswerten berechnete ich die Lichtabsorption nach der Formel:

$$LA = GS - (AL + SS)$$

LA = Lichtabsorption, GS = Globalstrahlung,
AL = Albedo, SS = Schilfstrahlung

Im Versuchsjahr 1967 und in den Nachversuchen des Jahres 1968 wurde zusätzlich die Saugkraft der Pflanze mit einem neuartigen Gerät, der sogenannten „Scholander-Bombe", gemessen (vgl. SCHOLANDER *e. al.* 1964, 1965, 1966 und TÜRK (in Vorbereitung)).

In den Nachversuchen des Jahres 1968 wurde auch ein Blattemperaturmeßgerät nach LANGE (1959) zum Einsatz gebracht.

Mit Hilfe der Infiltrationsmethode (MOLISCH 1912) sollte eine Beziehung zwischen Stomatabewegung und Transpirationshöhe aufgezeigt werden. Mit den Grenzen der Anwendbarkeit dieser Methode setzen sich eine Reihe Autoren auseinander (*a. e.* NEGER 1912, STALFELT 1916, URSPRUNG 1925, LEICK 1928, KERL 1930 und HÜBL 1963). Die in den methodischen Vorversuchen des Jahres 1965 nach dieser Methode gewonnenen Werte ließen beim Wasserschilf keine Beziehung zwischen der Öffnungsweite der Stomata und der Transpirationsrate erkennen. Da außerdem diese Methode kein Maß für die absolute Stomataweite vermitteln kann, sondern nur die Geschwindigkeit des Eindringens, bzw. das Nichteindringen verschiedener Flüssigkeiten in das Interzellularsystem des Blattes wiedergibt, wurde auf ihre Anwendung verzichtet.

Da die Pflanzen ständig im Wasser stehen, kann die Anspannung des Wasserhaushaltes während des Tages nicht allzu groß sein. Dies geht schon aus der Literatur hervor, der Transpirationsverlauf bei *Phragmites communis* ist immer eingipfelig, das heißt, es erfolgt keinerlei Einschränkung der Transpiration im Laufe des Tages (vgl. KIENDL 1952, 1953). Die Darstellung, Trockengewicht in Prozenten des Frischgewichtes, ist

daher ausreichend, um Aussagen über den Wasserhaushalt des Blattes machen zu können. Gleichzeitig läßt diese Art der Berechnung die Einlagerung mineralischer Substanzen im Blatt mit fortschreitender Dauer der Vegetationsperiode verfolgen.

Die Frage des Bezugssystems wurden von den Klassikern der Transpirationsforschung eingehend diskutiert (HUBER 1924 und 1925, STOCKER 1929, SEYBOLD 1929 und 1930, FIRBAS 1931 und WALTER 1960). Da das Schilfblatt ein geometrisch ideales Blatt mit geradlinigen Rändern und ebener Blattfläche darstellt, weist die Bezugnahme auf die Blattfläche die geringsten Fehler auf. Die stark streuenden Variablen Frischgewicht und Trockengewicht sind somit ausgeschaltet. Die Gesamtjahrestranspiration des Bestandes wurde an Hand einer Hochrechnung ermittelt. Der Berechnung wurde die Beziehung zwischen Transpiration, Lufttemperatur und relativer Luftfeuchtigkeit zugrunde gelegt, wie sie sich durch ein Mittelungsverfahren aller Einzelmessungen beider Versuchsjahre unter Annahme 10 %iger Fehlerwahrscheinlichkeit ergab (siehe Abb. 4).

Berechnet wurde die Transpiration sowohl pro dm^2 Blattfläche als auch pro m^2 Bodenfläche, wobei zur Berechnung letzterer die Daten der Blattflächenentwicklung von GEISSLHOFER (1970) — gemessen am selben Versuchsort (Standort 1) — übernommen wurden.

3. Ergebnisse

3. 1. Transpirationsverlauf in der Vegetationszeit 1966

STOCKER (1956) gibt ein anschauliches Bild über die Vielfalt des Zusammenspiels der verschiedenen, die Transpiration bestimmenden Faktoren und wie die Pflanze sich an die ständig wechselnden Umweltbedingungen anpaßt. An Hand einiger Tagesgänge möchte ich dieses Wechselspiel von Pflanze und Umwelt darstellen. Dabei handelt es sich keineswegs um Zufallstreffer, denn die statistische Auswertung berechtigt, diese Tagesgänge als besonders charakteristisch anzusprechen. Insgesamt wurden in diesem Jahr 46 Tagesgänge mit einer durchschnittlichen Tageslänge von 12 Stunden gemessen. Zu jeder Stunde wurden drei Messungen durchgeführt. Das ergibt 1.656 Einzelmessungen, wodurch den Ergebnissen hohe statistische Signifikanz zukommt.

3. 1. 1. Transpirationsverlauf während verschiedener typischer Wetterlagen

An den Beginn der Ausführungen soll der Transpirationstyp einer Westwetterlage gestellt werden. An solchen Tagen sind Temperatur

und Einstrahlung geringer als an denen einer Schönwetterperiode. Die relative Luftfeuchtigkeit erreicht auch tagsüber sehr hohe Werte, die Bereitschaft zu Niederschlägen ist sehr groß.

Der 22. Juli 1966 (Abb. 5) ist ein typischer Tag einer Westwetterlage. Die gemessenen Werte entsprechen dem vorher Gesagten. Die Niederschlagsbereitschaft ist besonders groß, ab 10 Uhr hat es zu jeder Stunde ein wenig genieselt. Dies hatte jedoch auf die Genauigkeit der Messungen vorerst keinen Einfluß, da zum Zeitpunkt der Gewichtsbestimmung die Blätter wieder vollkommen trocken waren. Erst um 17 Uhr mußten die Messungen auf Grund stark einsetzenden Regens abgebrochen werden. Die Windrichtung ist NW, der Himmel von Wolken des Typs Cumulonimbus, Stratocumulus und Altostratus bedeckt. Bis 6 Uhr verhindert starker Tau eine exakte Bestimmung der Transpirationsrate.

Betrachtet man die Transpirationskurven zunächst als Einheit, so wird der Zusammenhang zwischen dem Verhalten der Pflanze als ganzer und ihrer Umwelt deutlich. Sie liegen in ihrer Höhe ungefähr bei 50 Prozent der beobachteten maximalen Transpiration an Schönwettertagen, die bis über 28 $mg \cdot dm^{-2} \cdot min^{-1}$ erreichen kann. Auf einen leichten morgendlichen Anstieg, der mit Ausnahme der oberen Region kontinuierlich verläuft, folgt um 10 Uhr eine Einschränkung, dann ein weiterer Anstieg gegen das Maximum, das um 13 Uhr erreicht wird. Danach nimmt die Transpiration stetig ab.

Wie beeinflussen die Umweltfaktoren diesen Verlauf der Transpiration? Dieser Tagesgang bestätigt, was schon lange bekannt ist: Die Standortbedingungen prägen den Transpirationsverlauf sehr stark. Besonders der Einfluß der Lufttemperatur und der Luftfeuchtigkeit ist aus dieser Darstellung ersichtlich. Ein Sinken der Temperatur, was immer auch ein Ansteigen der relativen Feuchte über der Wasserfläche bewirkt, setzt meist die Transpiration herab. Der morgendliche Anstieg ist weniger interessant, das Augenmerk soll auf die Einschränkung der Transpiration um 10 Uhr gerichtet werden. Bis 9 Uhr ist die Einstrahlung hauptsächlich von Altostratus translucidus und Stratocumulus bestimmt. Ab 9 Uhr sinkt die Einstrahlung, bedingt durch die Entwicklung einer dichten Cumulonimbus-Fractonimbus-Wolkendecke. Dadurch sinkt die Temperatur, während die relative Luftfeuchtigkeit ansteigt. Diese allgemeine „Verschlechterung" spiegelt sich deutlich in der Lichtabsorptionskurve wider. Die Pflanze paßt sich den neuen Verhältnissen an, die Transpiration sinkt. Die Evaporation hingegen steigt an, was auf den stark böigen Wind zurückzuführen ist. Allgemein ist zur Evaporation noch zu sagen, daß stark böiger Wind die Genauigkeit der Piche-Evaporimeter sehr stark herabsetzt. Die Ursache ist in einer verstärkten mechanischen Beanspruchung der Löschpapierscheibe, in deren Folge sich größere Mengen Wassers

auf derselben ansammeln, zu suchen. Nach dieser kurzen Periode der Einschränkung folgt ein neuerlicher Anstieg, da das Wolkenbild nun wieder mehr Altostratus translucidus zeigt und um 13 Uhr fast ausschließlich aus diesem Wolkentyp besteht und die Sonne hindurchscheinen kann. Naturgemäß steigen Temperatur, Einstrahlung und Evaporation, die Luftfeuchtigkeit sinkt. Die Folge davon ist eine verstärkte Transpiration. Ab 15 Uhr wird die Wolkendecke wieder dichter, was den nahenden Regen bereits ankündigt.

Wurde zunächst der erste Eindruck dieser Kurven in ihrer Gesamtheit vermittelt, so soll nun eine Besprechung der einzelnen Zonen im Detail erfolgen. Die schöne Schichtung der Evaporation findet sich bei den meisten Tagesgängen. Sie zeigt die Abhängigkeit der Verdunstung eines toten Körpers von den exogenen, rein physikalischen Faktoren; die Transpiration der Pflanze als lebendes System hingegen wird zusätzlich durch endogene physiologische Faktoren bestimmt.

Ungleich interessanter ist der Verlauf der relativen Luftfeuchtigkeit. Hier reichen die Erscheinungsbilder von einer der Evaporation entsprechenden Schichtung der einzelnen Zonen bis zu einem sprunghaften, unruhigen Verlauf, wobei sich die einzelnen Zonenwerte stark überschneiden können. Die unterste, der Wasseroberfläche am nächsten gelegene Zone zeigt in der Regel die höchsten Werte und berührt in ihrem Verlauf fast nie die anderen Zonen. Anders jedoch verhalten sich die obere und mittlere Region zueinander. Rein theoretisch ist man geneigt, die mittlere Region zwischen den beiden anderen zu vermuten, doch ist dies nicht immer der Fall. Es zeigt sich auf Grund der großen Zahl von Messungen, daß gerade die mittlere Zone oft über längere Zeitintervalle hinweg unter der oberen Region liegt, also eine geringere Luftfeuchtigkeit aufweist als die unmittelbar über dem Bestand liegenden Luftschichten.

Besonders aus den Temperaturwerten geht die Sonderstellung der mittleren Region hervor, denn hier wird es zur Regel, daß das Maximum der Temperatur in der mittleren Zone zu finden ist. Die Einstrahlung hingegen zeigt einen kontinuierlichen Abfall von der Spitze des Halmes zur Wasseroberfläche hin. Die Lichtabsorption verläuft parallel zur Einstrahlung.

Die Transpirationskurven zeigen deutlich, daß bei der Messung der Bestandstranspiration nach der Schnellwägemethode die Insertionshöhe der Blätter beachtet werden muß (vgl. HUBER 1923, PISEK und CARTELLIERI 1932). Die Transpiration verläuft in der oberen Region viel unruhiger als in den beiden anderen, was auch verständlich ist, da diese Zone die Abgrenzung des Bestandes nach oben hin darstellt und durch die wechselnden Witterungsbedingungen ungleich mehr beeinflußt wird

als die beiden anderen im Bestandesinneren liegenden Zonen (vgl. FILZER 1938, GEIGER 1942). Die Blätter der Basisregion zeigen die geringste Transpiration. Die Ursache dafür liegt sowohl in dem geringen Lichtgenuß und der hohen Luftfeuchtigkeit, im Alter der Blätter (physiologischer Aktivitätszustand), als auch in der hohen CO_2-Konzentration der Luft (siehe BURIAN 1969) in den über der Wasseroberfläche gelegenen Schichten. Um 8 Uhr früh jedoch übersteigt die Transpiration dieser Zone die der oberen Region, was auf kurzfristige Temperaturstauungen — in der Temperaturmessung nicht erfaßt — zurückzuführen ist (vgl. KIENDL 1953). KIENDLs (1953) Darstellung der Transpiration der Spitzen- und Basisregion verleitet gerade dazu, in dem relativ großen Zwischenraum innerhalb der beiden Zonen den Transpirationsverlauf der mittleren Region zu suchen. Die vorliegenden Untersuchungen erbrachten jedoch das überraschende Ergebnis, daß die mittlere Zone die am stärksten transpirierende des Schilfhalmes ist, wie aus dem dargestellten Tagesgang sehr schön hervorgeht. Die Erklärung hiefür liegt nicht nur in den besonderen Umweltbedingungen, sondern auch in den inneren, physiologischen Faktoren, wie in der Diskussion noch näher beleuchtet wird.

Zum Abschluß bleiben nur noch die Werte des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes zu interpretieren. Sie weisen auf einen äußerst stabilen Wasserhaushalt bei *Phragmites communis* hin. Die größte Anspannung in der Wasserversorgung zeigen die Blätter der Mittelregion (vgl. RYCHNOVSKA 1967). Zusätzlich wird die Verlaufshöhe der Kurven durch verschieden starke Einlagerung von Mineralsubstanzen — allen voran SiO_2 (HÜRLIMANN 1951) — entsprechend dem Alter der Blätter bestimmt.

Der 4. Juni und 5. Oktober 1966 stellen typische Schönwettertage dar (Abb. 6, Abb. 7).

Allgemein ist zu sagen, daß der Sommer des Jahres 1966 nicht sehr schön, der Herbst hingegen wettermäßig äußerst günstig war, trotz bedeutend geringerer Einstrahlung. Der 4. Juni erfaßt die Transpiration von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang, am 5. Oktober konnten jedoch wegen Taubildung die Messungen erst um 7 Uhr aufgenommen werden. Das besondere Interesse gilt wieder der mittleren Zone. Das jeweilige Maximum der Temperatur findet sich an beiden Tagen in der mittleren Region, deutlich abgesetzt von den beiden anderen Zonierungsstufen. Die zonalen Unterschiede der relativen Luftfeuchtigkeit zwischen mittlerer und oberer Region sind sehr gering, wozu noch allgemein festzuhalten wäre, daß die Spitzen- und Mittelregion enger beisammen liegen als die Mittel- und Basisregion. Betrachtet man den Verlauf der Kurven, so liegt

die mittlere Region über der Spitzenregion. In dem Bestand bilden sich jedoch immer wieder Stauungen, die längere Zeit bestehen bleiben können und dann die Umkehr der Zonen bewirken, da die Luftzu- und -abfuhr sehr gering ist, wobei das Minimumphänomen in der mittleren Zone auftritt. Der 4. Juni zeigt einen viel unruhigeren Verlauf der Kurven als der Herbsttag. Neben dem Zusammenhang von Transpiration, relativer Luftfeuchtigkeit und Lufttemperatur soll auf die Abhängigkeit der Transpiration vom Licht (vgl. RASCHKE 1956, 1967) hingewiesen werden. Alle Transpirationskurven folgen in ihrer Tendenz dem unruhigen Verlauf der Lichtabsorption. Die geringfügige zeitliche Verschiebung des Transpirationsmaximums gegenüber dem Maximum der Lichtabsorption erklärt sich daraus, daß die Ergebnisse der Transpirationsmessungen Momentanwerte darstellen, die der Lichtabsorption dagegen aus Stundenwerten (Dauerregistrierung) ermittelt wurden. Die Transpiration liegt in ihrer Höhe unter der des Herbsttages. Die herbstlichen Spitzenwerte der Temperatur, die auch minimale Feuchtigkeit bedeuten, sind die Ursache des hohen Transpirationsanstieges. Während der 5. Oktober die Sonderstellung der mittleren Region hinsichtlich der Transpiration deutlich zum Ausdruck bringt, ist dies am 4. Juni nicht der Fall. Wohl liegt ab und zu die Transpiration der mittleren Region über der der oberen, das Maximum ist diesmal jedoch in der Randzone nach oben hin zu finden. Das ist einmal mehr der Beweis, daß man bei der Beurteilung des Verhaltens von Pflanzen nicht auf Grund weniger Messungen generalisieren darf. Erst die statistische Auswertung vieler Messungen erlaubt Aussagen über das tatsächliche Verhalten der Pflanze. Die Werte des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes bestätigen das oben gesagte. Deutlich zeigt sich die jahreszeitlich bedingte Differenz (ca. 8%) in der Verlaufshöhe der Kurven beider Tage.

Wie verhält sich nun die Pflanze bei starker Bewölkung, wie bei dichtem Nebel bzw. Hochnebel — wobei die Lichtintensität sehr gering ist — und wie reagiert die Pflanze auf plötzlich auftretenden Regen? Auf diese drei Fragen sollen die nächsten Tagesgänge Antwort geben.

Der 12. Juni 1966 (Abb. 8) ist ein Tag mit sehr starker Bewölkung (7/10 bis 10/10). Auf den ersten Blick ist zu erkennen, daß der Verlauf der Kurven viel unruhiger ist als an ausgesprochenen Schön- bzw. Schlechtwettertagen. Durch den steten Wechsel der Lichtintensität unterliegen die Lufttemperatur und die relative Feuchtigkeit stärkeren Schwankungen, die sich auch in den Transpirationskurven wiederfinden. Die Übereinstimmung der einzelnen Kurven ist recht gut. Wieder ist die Dominanz der Mittelregion zu erkennen, vor allem in der Temperatur und ganz deutlich in der Transpiration; nicht so in der Luftfeuchtigkeit, deren Kurven in der oberen und mittleren Zone sehr eng übereinander-

liegen, zeitweise sogar in ihrer Höhe gleichlaufend sind. Die Luftfeuchtigkeit ist etwas höher als an den gezeigten Schönwettertagen, jedoch geringer als bei ausgesprochenem Schlechtwetter. Die Evaporation wird vor allem vom Wind bestimmt, der eine Durchschnittsgeschwindigkeit von ca. 45 kmh aufweist. Wieder wird die Transpiration von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang verfolgt. In den frühen Vormittagsstunden ist ein steiles Ansteigen der Transpiration zu bemerken, besonders in der Mittelregion. Zu dieser Zeit läßt die Wolkendecke noch relativ viel Licht hindurch. Ab 9 Uhr ist die Einstrahlung sehr sprunghaft, geprägt durch das sich immer wieder ändernde Wolkenbild. Die Transpiration macht diesen unruhigen Verlauf mit. Ab 15 Uhr ist der Himmel bedeckt, die Kurven verlaufen nun ruhiger. Die Transpiration sinkt in den Abendstunden sehr stark, bedingt durch den um 20 Uhr auftretenden Tau. Die mittlere Region des Bestandes zeigt den ruhigsten Kurvenverlauf, während die beiden anderen Zonen, vor allem die obere Region, den Umwelteinflüssen viel stärker ausgesetzt sind.

Der 29. September 1966 (Abb. 9) ist ein typischer Herbsttag mit niedrigen Temperaturen und hoher Luftfeuchtigkeit. Der Himmel ist den ganzen Tag über durch mehr oder minder dichten Hochnebel, beziehungsweise Nebel (vor allem in den Vormittags- und späten Nachmittagsstunden) bedeckt. Die Sicht beträgt nie mehr als 6 km. Zu Beginn der Messungen ist noch ein wenig Tau vorhanden, der aber die Genauigkeit der Messungen nicht beeinflussen konnte, da nur bereits trockene Blätter gewogen wurden. Entsprechend der Umweltfaktoren ist die Transpirationsrate sehr niedrig und steigt nie über 10 $mg \cdot dm^{-2} \cdot min^{-1}$ an. Auch die Lichtintensität ist minimal, bedingt durch die geringe Einstrahlungsintensität. Da die Schwankungen der relativen Luftfeuchtigkeit und der Lufttemperatur in der mittleren Region am größten sind, verläuft auch die Transpirationskurve dieser Zone am unruhigsten.

Der 2. Juni 1966 (Abb. 10) ist wohl einer der interessantesten Tage. Es bedarf kaum einer Erklärung, so deutlich sind die Verhältnisse durch den Kurvenverlauf aufgezeigt. Die Werte des Vormittages entsprechen durchaus denen eines Schönwettertages. Die Temperatur liegt relativ hoch, die relative Luftfeuchtigkeit niedrig. Ein kurzdauernder Regen, der um 12,40 Uhr einsetzt und die 13-Uhr-Messung verhindert, macht diesen Tagesgang so interessant. Bevor der Regen einsetzt, sinkt die Transpiration sehr stark, da sich die Wolken verdichten und dadurch die Einstrahlung herabgesetzt wird, was ein Sinken der Lufttemperatur und ein Steigen der relativen Luftfeuchtigkeit nach sich zieht. Die Lichtabsorption macht die starke wettermäßige Verschlechterung deutlich sichtbar. Nach dem Regen ist ein starkes Ansteigen der Transpiration zu erkennen, das aber nur kurz andauert, da um 17 Uhr länger andauernder Regen

einsetzt, so daß die Messungen abgebrochen werden mußten. Auch die vormittägige Einschränkung der Transpiration ist auf stärkere Bewölkung zurückzuführen. Das Ansteigen der Evaporation, die die Einschränkung der übrigen Kurven nicht mitmacht, wird durch den Wind hervorgerufen, der mit starken Böen die Regenwolken heranführt.

3. 1. 2. Die monatlichen Transpirationsmittel der Vegetationsperiode 1966.

Die bisherigen Ergebnisse zeigen, daß sich die Pflanze den gegebenen Standortbedingungen sehr gut anpaßt und nie Schwierigkeiten in der Wasserversorgung auftreten. Die Gültigkeit dieser Aussagen kann nur durch eine statistische Auswertung untermauert werden. Daher wurde die große Zahl von Messungen einer Mittelung unterzogen, um so die bisweilen sehr starke Streuung weitgehend auszuschalten. Es wurde dabei bewußt auf die Berücksichtigung der Zonierung verzichtet, da sich nur dann das Verhalten der gesamten Pflanze erfassen läßt, und davon ausgehend die Gesamttranspiration des Bestandes. Dementsprechend kommt für jeden Faktor nur eine Kurve zur Darstellung, die sich aus der Mittelung des Tripels ergeben hat. Die so erhaltenen Darstellungen kommen Modelltagen gleich.

Mit den Messungen der Vegetationszeit 1966 wurde im April (Abb. 11) begonnen. Meßtage waren der 16., 22., 29. und 30. d. M. Die Monatsmitteltemperaturen der zweiten, wettermäßig milden Hälfte des Monats liegen ca. 2°C über dem langjährigen Durchschnitt. In die Darstellung dieses Monats fanden nur die während der einzelnen Messungen aufgezeichneten mikroklimatischen Daten Eingang. Die Transpiration stimmt mit den mikroklimatischen Faktoren sehr gut überein und läßt auf eine ausgezeichnete und rasche Anpassung der Pflanze an die Umwelt und ihre steten Veränderungen schließen. Auf Grund des milden Klimas der Meßtage liegt die Transpirationsrate relativ hoch.

Obwohl eine zusammenfassende Darstellung der Werte des Trokkengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes im Anschluß an die Darstellung der monatlichen Transpirationsmittel gegeben wird, soll schon jetzt auf die jeweilige Verlaufshöhe dieser Kurven hingewiesen werden. Zu Beginn der Vegetationsperiode liegen die Werte um 21 %.

Der Monat Mai (Abb. 12) (Meßtage: 3., 5., 19. und 20.) ist an Niederschlägen reicher als der April, trotzdem ist die Wetterlage sehr ruhig. Die Sonnenscheindauer hat um ca. 52 Stunden gegenüber dem Vormonat zugenommen und beträgt jetzt 243 Stunden. Die Temperaturen liegen allerdings etwas unter dem langjährigen Durchschnitt. Die Transpiration übersteigt die des April. Allgemein ist zu sagen, daß die höchsten Transpi-

rationswerte im Experiment in den Monaten Mai und Juni verzeichnet wurden (bei Bezug auf die Blattfläche und nicht auf die Einheit der Bodenfläche, wo die Verhältnisse etwas anders liegen). Einstrahlung, Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit sind die die Transpiration im wesentlichen bestimmenden Faktoren. Die Verlaufshöhe des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes liegt jetzt bereits bei 27 %, was gegenüber dem Vormonat eine Steigerung um 6 % ausmacht.

In kurzer Darstellung sollen die folgenden Monate wiedergegeben werden.

Der Juni (Abb. 13) (Meßtage: 2., 3., 4., 7., 11., 12. und 26.) zeigt relativ hohe Temperaturen mit Maximalwerten um 28° C. Die Sonnenscheindauer ist interessanterweise um 4 % gesunken, was auf stärkere Bewölkung zurückzuführen ist. Die Höhe der Transpirationsrate ist für diesen Monat nicht singnifikant, da die Messungen eine längere Schönwetterperiode nicht erfaßten und die Werte daher etwas zu niedrig liegen. Die Werte des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes haben im Durchschnitt bereits 34 % erreicht.

Trotz extremer Temperaturen bis über 30° C wird der Juli (Abb. 14) (Meßtage: 10., 11., 16., 21., 22. und 30.) gekennzeichnet durch relativ kühles (Minimumtemperatur bei 8,8° C), niederschlagsreiches Nord- bzw. Westwetter. Die Transpiration bezogen auf die Blattfläche hat das jährliche Maximum bereits überschritten, hingegen erreicht sie dieses bei Bezug auf die Bodenfläche erst in diesem Monat.

Im August (Abb. 15) (Meßtage: 7., 10., 11., 21., 22., 24., 25., 27., 28. und 29.) folgen hochsommerliche Abschnitte und sehr kühle Witterungslagen rasch aufeinander. Die Temperaturen liegen unter dem langjährigen Durchschnitt, trotzdem ist in diesem Monat das jährliche Maximum von etwas über 32° C zu verzeichnen; das Minimum liegt bei 9° C. Die Sonnenscheindauer ist nun schon deutlich gesunken, die Luftfeuchtigkeit ist gegenüber dem Vormonat deutlich angestiegen, die Transpiration entsprechend gesunken.

Der September (Abb. 16) (Meßtage: 2., 3., 5., 10., 11., 18., 20., 21., 23., 27. und 29.) zeigt einen ruhigen Wetterverlauf, die Temperaturen steigen im Vergleich mit den letzten Augusttagen stark an. Das monatliche Maximum erreicht noch einen Wert von 27° C, obwohl das Temperaturminimum nun schon sehr niedrig, bei 4,5° C, liegt. Das Minimum der Niederschlagstätigkeit für die Vegetationsperiode 1966 wird in diesem Monat registriert. Das schöne herbstliche Wetter bedingt relativ hohe Transpirationswerte, die Monatssumme liegt nur etwas unter der des Vormonates. Die starken Schwankungen der Lichtabsorption werden von der Transpiration nicht mitgemacht. Bei einem Vergleich der Werte der Licht-

absorption mit denen der Globalstrahlung fällt sofort die schlechte Übereinstimmung auf, so daß angenommen werden muß, daß ein Gerätefehler die Werte der Schilfstrahlung beziehungsweise der Albedo verzerrt hat.

Der Oktober (Abb. 17) (Meßtage: 5., 8., 15. und 22.) ist sehr trocken und unterscheidet sich nur wenig von dem schönen Herbstwetter des Septembers. Ein starker Kaltlufteinbruch, in dessen Verlauf es sogar etwas schneit, beendet am 28. die Vegetationsperiode bei *Phragmites communis*. Am Festland treten kurzweilig Temperaturen bis zu —0,5° C auf. Der Einfluß des Bestandes und des Seewassers schwächen diese auf 0,8° C ab. Auffallend ist die hohe Transpiration, die streckenweise der des Frühsommers sehr nahe kommt. Die Erklärung dafür liegt einerseits in der Entwicklung einer neuen Halmgeneration durch eine zweite sommerliche Wachstumsperiode, andererseits in der Tatsache, daß nun eine neue Halmzone zur Basisregion wird. Nach vorliegenden Beobachtungen kann man wenigstens zwei Wachstumsperioden während der Vegetationszeit erkennen, nämlich im Frühjahr („Frühpflanzen") und im Sommer („Spätpflanzen"). Da immer darauf geachtet wurde, nur die gesündesten Pflanzen für die Messungen heranzuziehen, wurden gegen Ende der Vegetationsperiode (15. und 22. Okt.) die Blätter der Spätpflanzen gewogen. Der physiologische Aktivitätszustand dieser Pflanzen ist mit dem der Frühpflanzen im Monat Juni zu vergleichen. Die Pflanzen der ersten Wachstumsperiode sind zu dieser Zeit extrem starken Abbauprozessen (verstärkte Assimilatleitung in das Rhizomsystem) unterworfen. Dadurch kommt die Mittelregion des Sommers an die Basis zu liegen, das heißt, die größten und schwersten Blätter liegen nun in der der Wasseroberfläche am nächsten gelegenen Zone. Durch den intensiven Abbau ist die Zahl der Blätter am Halm gegenüber der Vormonate geringer, die Streckendifferenz zwischen Basis und Spitze kleiner. Die kleinklimatischen Verhältnisse der einzelnen Zonen dieser Halme sind daher nicht mehr so großen Unterschieden unterworfen, was sich natürlich auch auf die Transpirationshöhe in den einzelnen Regionen auswirken muß. Der Unterschied in der Höhe der unteren Region von April bis Oktober ist gewaltig und beträgt maximal über 200 cm (von 20 cm bis 250 cm über der Wasseroberfläche). Die Streckendifferenz zwischen der Spitzen- und Basisregion im Laufe der Vegetationsperiode ist sehr interessant. Während Ende April der Unterschied ca. 30 bis 35 cm, Mitte Mai schon bis 50 cm beträgt, weist er im Juni und Juli schon 75 bis 80 cm (maximal bis über einen Meter) auf. Im August verringert sich die Differenz schon sehr stark und liegt bei 65 bis 70 cm, im September bei 40 bis 50 cm und schließlich im Oktober nun mehr bei 15 bis 20 cm, so daß am 22. Oktober nur eine Zonierung in zwei Stufen möglich war. Dagegen ist die Differenz der Halmlänge zwischen der oberen und unteren Zone gegen Ende der Ve-

getationszeit bei den Pflanzen der zweiten Wachstumsperiode um mehr als 100 Prozent größer.

3. 2. Der Transpirationsverlauf in der Vegetationszeit 1967

Nachdem die Messungen des Jahres 1966 eine deutliche Abhängigkeit der Transpiration von den jeweiligen Standortbedingungen und eine Sonderstellung der mittleren beblätterten Halmregion gegenüber den beiden anderen Zonen (Spitze und Basis) ergeben hatten, diente die zweite Meßserie, diese Ergebnisse zu bestätigen, beziehungsweise zu korrigieren.

Nach anfänglichen organisatorischen Schwierigkeiten (Unterkunft) konnten die Messungen leider erst Anfang Juli in vollem Umfang wieder aufgenommen werden.

3. 2. 1. Der Transpirationsverlauf während verschiedener typischer Wetterlagen

Der 14. Juli 1967 (Abb. 18) ist ein ausgesprochen schöner Sommertag einer sehr lang andauernden Schönwetterperiode mit sehr hohen Temperatur- und Einstrahlungswerten, sowie geringer Luftfeuchtigkeit. Zu Beginn der Messungen herrscht starker Tau, was sich in den extrem hohen Werten der relativen Luftfeuchtigkeit widerspiegelt. Um überhaupt messen zu können, wurden die Blätter eine halbe Stunde vor Beginn der ersten Wägung mit Zellstoff abgetrocknet.

Die Transpiration der frühen Morgenstunden ist entsprechend der hohen Luftfeuchtigkeit sehr niedrig. Der Vormittag ist gekennzeichnet durch ein steiles Ansteigen der Transpirationsrate, die das Maximum um 11 Uhr erreicht, das mit den Spitzenwerten der Evaporation und der mittleren Windgeschwindigkeit zusammenfällt. Auf Grund der meteorologischen Daten müßte sich die hohe Transpiration wenigstens noch über zwei Stunden erstrecken. Es ist jedoch ein deutliches Sinken der Transpiration zu bemerken, was KIENDL (1965) als „Überanstrengung" interpretiert, auf Grund deren die Pflanze nach dem Erreichen des Transpirationsmaximums (11 Uhr) nicht mehr in der Lage ist, eine derart hohe Transpiration aufrecht zu erhalten. Dem möchte ich nur teilweie zustimmen, denn bei Kenntnis der CO_2-Assimilation (Abb. 19) ist eine andere Interpretation wahrscheinlicher. Das Maximum der CO_2-Assimilation ist um 9 Uhr schon sehr früh erreicht. Hierauf sinkt die Kurve ständig bis 16 Uhr, steigt dann wieder etwas an, um neuerlich gegen den Kompensationspunkt (dieser ist durch einen Querstrich gekennzeichnet) abzufallen. Die Transpiration ist die Voraussetzung des für die Photosynthese notwendigen Gasaustausches mit der Atmosphäre (WALTER 1960). Hohe photosynthetische Aktivität bedeutet gleichzeitig hohe Transpiration und umgekehrt. Für das Sinken der Transpiration ist nun nicht

eine „Überanstrengung" im Sinne KIENDLs (1953), sondern die verringerte Photosynthese verantwortlich. Der Einfluß der CO_2-Assimilation (gemessen in der Spitzenregion — BURIAN 1969) auf die Transpiration ist aus einem Vergleich beider Kurven deutlich ersichtlich (vgl. HEATH *e. al.* 1950, 1954; HEATH 1959; RASCHKE 1966, 1967 u. v. a., siehe auch Diskussion). Die Transpiration erreicht das Maximum zwei Stunden später als die CO_2-Assimilation, sinkt aber dann stark ab, zeigt eine Zeit lang plateauartigen Verlauf, um in den späten Nachmittagsstunden gegen das Nachtniveau hin abzusinken, bedingt durch die Tagesrhythmik der mikroklimatischen Faktoren. Die Dominanz der mittleren Region ist auch hier wieder zu sehen. Deutlich liegt die Transpiration über der der beiden anderen Zonen, ebenso die Lufttemperatur. Zwischen den einzelnen Regionen gibt es diesmal hinsichtlich der relativen Luftfeuchtigkeit keine so großen Unterschiede, besonders klein sind sie zwischen der oberen und mittleren Zone. Trotzdem fällt auch hier die mittlere Region auf, indem sie stellenweise unter der oberen verläuft.

Zur Transpirationshöhe ist noch zu bemerken, daß sie im Vergleich mit anderen Tagen mit weniger schönem Wetter (vgl. 10. und 17. Aug. 1967) gleich hoch, beziehungsweise etwas niedriger liegt, was auf eine allgemeine Einschränkung der Wasserabgabe schließen läßt. Die Werte des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes bestätigen die Ergebnisse des Vorjahres.

Schlechtwettertage stellen der 20. September 1967 (Abb. 20 und 21) und der 10. August 1967 (Abb. 22) dar. Zwischen beiden Tagen besteht ein interessanter Unterschied. Während der 20. September einen typischen Tag einer Westwetterlage darstellt — niedrige Temperaturen, hohe Luftfeuchtigkeit und geringe Einstrahlung — repräsentiert der 10. August einen feucht-schwülen Sommertag, der in den späten Nachmittagsstunden durch Gewitter und Regen eine Abkühlung erfährt.

Der 20. September zeigt im Verlauf der Transpirationskurven einmal nicht die hervorgehobene Sonderstellung der Mittelregion. Nur um 10 Uhr überragt die Transpirationsrate der Mittelregion die der beiden anderen Zonen. Aussagen allein auf Grund dieses Transpirationsverlaufes könnten die Dominanz der Mittelregion nicht erbringen. Zieht man jedoch mehrere Meßserien zur Auswertung heran, wie dies bei der monatlichen Mittelung geschieht, so wird die Dominanz der mittleren Zone bestätigt (siehe Abb. 25, 26 und 28).

Der unruhige Verlauf der Kurven wird durch das sich ständig ändernde Wolkenbild (Cuni, Acu, Nistr) verursacht. Das Maximum der Transpiration fällt diesmal mit dem Minimum der relativen Luftfeuchtigkeit und dem Maximum der Evaporation sowie der Einstrahlung zusammen. Sehr abweichend verläuft die Lichtabsorption. Dies dürfte unter an-

deren daran liegen, daß es sich, wie schon erwähnt, bei den Werten der Lichtabsorption um Dauerregistrierung und nicht, wie bei den vorliegenden Einstrahlungsmessungen, um Momentanwerte handelt. Äußerst interessant ist der Vergleich von Transpiration und CO_2-Assimilation. Eine überraschende Parallelität zeigt sich zwischen beiden Darstellungen. Die Maxima liegen nur um eine Stunde auseinander, so daß man berechtigt ist zu sagen, daß das Maximum der Transpiration und das der CO_2-Assimilation zusammenfallen, da es sich auch hier um Dauerregistrierung handelt. Die vormittägige Einschränkung findet sich bei beiden Kurven. Das Sinken der Transpiration in den Nachmittags- und Abendstunden ist um vieles steiler als das der CO_2-Assimilation. Hier übt das Standortklima größeren Einfluß auf die Transpiration aus als die CO_2-Konzentration. An diesem Tag wurde auch die Saugkraft von *Phragmites communis* gemessen, auf die in einem eigenen Kapitel dieser Arbeit eingegangen wird.

Das Wolkenbild des 10. August 1967 (Abb. 22) wird gesprägt von Acu, Strcu, Cuni und Nistr. Die Einstrahlung ist trotz des Wolkenschleiers mitunter sehr hoch, denn die Sonne scheint immer wieder durch die Wolkendecke hindurch, besonders stark um die Mittagsstunden. Um 16 Uhr allerdings ist die Einstrahlung minimal, verursacht durch die den Himmel zur Hälfte bedeckenden Gewitterwolken. Die Schwüle des Tages wird zusätzlich durch Windstille während der Mittagsstunden verstärkt. Die Transpiration liegt trotz der relativ hohen Luftfeuchtigkeit sehr hoch im Vergleich mit der Transpirationsrate einer West- bzw. Nordwetterlage. Die Sonderstellung der mittleren Zone kommt wieder deutlich zum Ausdruck. Leider existieren von diesem Tag keine CO_2-Assimilationswerte. Der starke Transpirationsabfall in den Nachmittagsstunden ist hervorzuheben, durch den sich das kommende Gewitter ankündigt, das um 17 Uhr jede Messung unmöglich macht. Die Werte des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes beider Tage zeigen wieder den jahreszeitlich bedingten Unterschied.

Auf Grund der Parallelität mit dem Tagesgang vom 2. Juni 1966 ist der 17. August 1967 (Abb. 23) zu erwähnen. Auch hier kommt es zu einer Unterbrechung der Messungen durch Regen. Wieder zeigt sich die starke Einschränkung der Transpiration vor dem Regen. Die Luftfeuchtigkeit steigt sehr steil an, während die Temperaturen stark fallen. Der nachlassende Wind, der die Störung heranführt, verstärkt das Sinken der Transpiration. Mit dem Aufhören des Regens setzt vorübergehend ein Anstieg der Transpiration ein, worauf sich jene in den Abendstunden auf das Nachtniveau einpendelt. Der Vormittag ist wie 1966 charakterisiert durch ein extrem starkes Ansteigen der Transpiration. Dies wird durch die geringe Bewölkung bedingt, welche hohe Einstrahlungsintensität und Lufttemperatur sowie geringe relative Luftfeuchtigkeit mit sich bringt.

Die Evaporation zeigt diesmal einen mit den anderen Faktoren gut übereinstimmenden Verlauf.

© Landesverein Sächsischer Heimatschutz und Naturschutz, Dresden, download unter www.biologiezentrum.at

3. 2. 2. Die monatlichen Transpirationsmittel der Vegetationsperiode 1967

Die Kurven der monatlichen Transpirationsmittel des Jahres 1967 bestätigen voll und ganz die des Vorjahres. Bei dem Mittelungsverfahren wurde diesmal auf die Zonierung nicht verzichtet und beide Ergebnisse — das eine mit Zonierung, das andere ohne zonale Gliederung — einander gegenübergestellt. Die Dominanz der mittleren Region ist dabei erhalten geblieben, was wohl als der beste Beweis für die Annahme einer Sonderstellung dieser Zone anzusehen ist.

Der Juli (Abb. 24 und 25) (Meßtage: 3., 6., 11., 14., 17., 18., 20. und 31.) ist ein heißer, trockener Monat. Die Temperaturen steigen bis 34°C an, die tiefsten Temperaturen treten in der ersten Dekade um 12° C auf. Die maximalen Transpirationswerte des Jahres werden in diesem Monat gemessen. Besonders bei der Darstellung, in der auf die Zonierung nicht verzichtet wurde, ist der sehr erhebliche Einfluß der Einstrahlung auf die Transpiration zu erkennen. Das Maximum der Transpiration fällt mit dem der Einstrahlung und der Lichtabsorption zusammen. Die Werte des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes liegen zu dieser Zeit bereits bei 40 %. Der Wasserhaushalt ist in der mittleren Zone am angespanntesten.

Die Temperaturen des August (Abb. 26 und 27) (Meßtage: 2., 10., 16., 17., 19., 20. und 23.) entsprechen dem langjährigen Durchschnitt. Die Niederschlagstätigkeit ist sehr gering. Die Temperaturen steigen im ersten Drittel noch bis 32° C an. Die Transpirationshöhe unterscheidet sich kaum von der des Juli, trotz geringerer Temperaturen, höherer Luftfeuchtigkeit sowie geringerer Einstrahlung. Das bestätigt die Beobachtung aus dem Jahre 1966, daß bei extrem heißen und trockenen Witterungslagen die Transpiration allgemein etwas eingeschränkt wird. Die Kurven sind aber nach wie vor eingipfelig. Die Transpiration erreicht um die Mittagsstunden sehr rasch das Tagesmaximum, obwohl die Lufttemperatur zu dieser Zeit ihren höchsten Wert noch nicht erreicht hat. Die Extremwerte der Lufttemperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit, die sich über die frühen Nachmittagsstunden erstrecken, würden ein längeres Transpirationsplateau fordern, jedoch üben in diesem Falle, wie die vorhergehenden Tagesgänge des Jahres 1967 zeigten, Einstrahlung und CO_2-Assimilation einen nicht unerheblichen Einfluß auf die Transpiration aus. Die Werte des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes sind bereits auf durchschnittlich 43 Prozent angestiegen.

Im September (Abb. 28 und 29) (Meßtage: 4., 6., 13., 18. und 20.) liegen die Monatsmitteltemperaturen und die Niederschlagssumme etwas

über dem Normalwert, das monatliche Maximum der Temperatur bei 30° C, das Minimum bei 8° C. In diesem Monat fällt das Transpirationsmaximum genau mit dem der Einstrahlung, Lichtabsorption, Temperatur und Evaporation und mit dem Minimum der Luftfeuchtigkeit zusammen — wie es die Theorie fordert. Das Trockengewicht in Prozenten des Frischgewichtes verläuft nun schon bei 46 %.

Ein Vergleich der Monate zeigt, daß das Maximum der tatsächlich gemessenen Transpiration im Juli liegt. Von da an sinkt die Transpiration mit ihrem monatlichen Maximum kontinuierlich ab. Das kann man aus der Darstellung, die die Zonierung beinhaltet, schön erkennen. Wie verläuft das monatliche Maximum bei einer totalen Mittelung? Der Transpirationsverlauf ist überraschenderweise sehr gleichmäßig und zeigt nur wenig Unterschiede. Die starke Streuung, die bei den Einzeldarstellungen den Kurven häufig einen einer Fieberkurve ähnlichen Verlauf verleiht, ist hier praktisch ausgeschaltet.

Auf Grund des Verlaufsbildes muß man also annehmen, daß *Phragmites communis* eine Pflanze mit sehr gleichmäßiger Transpiration ist.

3. 3. Die Transpiration während der Nachtstunden

Um die Nachttranspiration von *Phragmites communis* zu erfassen, wurden auch Messungen während der Nachtstunden durchgeführt. Wie die Tagesgänge zeigen, sinkt in den Abendstunden die Transpiration mit abnehmender Lufttemperatur und Einstrahlung sowie steigender Luftfeuchtigkeit stark ab. Es erhebt sich nun die Frage, wie sich die Pflanze bei völliger Dunkelheit verhält, ob sie überhaupt transpiriert. Außerdem liegen auch die Werte der CO_2-Assimilation für die Nachtstunden vor, so daß der sehr interessante und wichtige Vergleich von Nachttranspiration und Atmung möglich ist.

Zu Beginn der Nacht (Abb. 30) herrscht starker Tau, der jedoch durch den aufkommenden Wind um 21 Uhr wieder verschwindet. Damit eine Messung während dieser Zeit überhaupt möglich war, wurden die Halme unter die Wetterhütte gebogen, um so eine Taubildung zu verhindern, denn die Transpiration einer taubedeckten Pflanze ist mit der „Stocker-Methode" nicht zu erfassen. Die Evaporation spiegelt die Windverhältnisse der Meßperiode sehr gut wider. In der Zeit der größten relativen Luftfeuchtigkeit (20 Uhr) sinkt die Transpiration sehr stark ab. Sofort nach Verschwinden des Taues steigt die Transpirationsrate und bleibt auf dem Niveau von ca. 1,3 $mg \cdot dm^{-2} \cdot min^{-1}$ bis in die frühen Morgenstunden. Mit der Morgendämmerung (3 Uhr) steigt die Transpiration sofort an, auch die Temperaturen steigen, während die relative Luftfeuchtigkeit sinkt. Vergleicht man nun den Verlauf der Nachttranspiration mit den URAS-Werten, so zeigt sich eine schöne Übereinstimmung. Die Atmung

verläuft parallel zur Nullinie, hält also ebenso einen Plateauverlauf ein wie die Transpiration.

Wie die Darstellungen vom Trockengewicht in Prozenten des Frischgewichtes und vom Wasergehalt in Prozenten des Frischgewichtes zeigen, ist der Wasserhaushalt von *Phragmites comm.* sehr ausgeglichen. Die Streuung kann mit entsprechender Erfahrung in der Auswahl der zu wägenden Blätter relativ niedrig gehalten werden. Sie ist mit senkrechten Srichen im Verlauf der Transpiration festgehalten. Errechnet wurde die Streuung nach HÖLZL (1955) aus der Transpiration dreier gleichzeitig gemessener Blätter der gleichen Halmregion (obere Zone). Der schwarze Balken unter der Zeitangabe kennzeichnet die Länge der Nacht.

3. 4. Transpiration und Blattemperatur

Nicht weniger interessant ist die Beziehung zwischen Blattemperatur und Transpiration. Am 8. September 1968 (Abb. 31) erfolgte eine der komplettesten Untersuchungen der Schilfpflanze. Es wurde diesmal neben der Blattemperatur und Saugkraft auch noch die Transpiration nach verschiedenen Bezugssystemen dargestellt. Die Übereinstimmung der Transpirationskurven ist sehr gut.

Eine derart enge Beziehung von Transpiration und Blattemperatur, wie GATES (1968) fand, kann aus den vorliegenden Ergebnissen nicht ganz erhalten werden, jedoch stimmt der Verlauf der Kurven beider Faktoren in seiner Tendenz sehr gut überein; Transpiration und Blattemperatur erreichen ihr Maximum zur selben Zeit. GATES fand diese enge Beziehung von Blattemperatur und Transpiration in erster Linie durch Untersuchungen im Labor. Im Freiland dagegen bleibt nie auch nur ein Faktor annähernd konstant, so daß diese Beziehung etwas verwischt wird. An Hand der wenigen vorliegenden (4 Tagesgänge) Untersuchungen läßt sich das Schilf nicht eindeutig in eine der beiden großen Gruppen von Pflanzen mit über- bzw. untertemperierten Blättern (vgl. LANGE 1959, 1963) einordnen.

3. 5. Wasserhaushalt und Trockengewicht

Das Charakteristikum des Wasserhaushaltes bei *Phragmites communis* besteht in der Stabilität der Wasserversorgung. In den vorliegenden Untersuchungen konnten bei gleichmäßigem, ungestörtem Wetterverlauf immer nur eingipfelige Transpirationskurven beobachtet werden, das heißt, tagsüber tritt keine nennenswerte Einschränkung der Transpiration auf. Wohl aber kann eine allgemeine Einschränkung der Wasserabgabe auftreten (siehe 3. 2. 1. und 3. 2. 2.), wobei die Kurven ihren eingipfeligen Verlauf beibehalten, in ihrer Verlaufshöhe aber Unterschiede zeigen. In

den Kurven des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes ist während der Mittagsstunden eine äußerst leichte Anspannung des Wasserhaushaltes zu bemerken, die aber noch lange keine Zweigipfeligkeit der Kurven bewirkt. Große Unterschiede bestehen jedoch hinsichtlich der Insertionshöhe. Die mittlere Region, die am stärksten transpirierende Zone, weist das größte Wassersättigungsdefizit auf (Abb. 32; vgl. RYCHNOVSKA). Die Wasserversorgung des unteren Blattes ist am besten, während das oberste Blatt als Randorgan des Halmes schon wieder größeren Anspannungen ausgesetzt ist. Die eben dargestellten Verhältnisse sind für die Monate Juni, Juli und August gültig. Aussagen über den Wasserhaushalt zu Beginn und Ende der Vegetationszeit sind mit Hilfe des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes sehr vorsichtig zu treffen, da das Trockengewicht als variable Komponente die tatsächlichen Verhältnisse der Wasserversorgung überdecken kann. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß sich die Anspannung im Wasserhaushalt der Pflanze im Laufe der Vegetationsperiode von der oberen Region über die mittlere zur unteren hin verschiebt (siehe untenstehende Tabelle).

Insertionshöhe	Monatsmittel des TG in % FG		
	April	Juli	Oktober
ob. Reg.	**19,4**	40,8	41,8
mit. Reg.	17,7	**42,1**	41,4
unt. Reg.	15,8	39,2	**44,3**

Tab. 1: Die Anspannung des Wasserhaushaltes im Laufe der Vegetationszeit unter besonderer Berücksichtigung der Insertionshöhe der Blätter.

Die Darstellung des Trockengewichtes in Prozenten des Frischgewichtes bringt als großen Vorteil mit sich, neben dem Wasserhaushalt auch die Einlagerung mineralischer Substanzen im Laufe der Vegetationsperiode verfolgen zu können. Außerdem ergibt sich durch diese Berechnung die Möglichkeit eines Vergleiches mit den Ergebnissen von GEISSLHOFER & BURIAN (1970), welche den gesamten oberirdischen Pflanzenteil berücksichtigen.

In Tabelle 2 sind die Meßergebnisse einander gegenübergestellt. Im April, zu Beginn der Vegetationsperiode, sind die Blätter noch sehr leicht, die Pflanze hat noch nicht viel mineralische Substanz eingelagert. Dies ändert sich jedoch mit fortschreitender Dauer der Vegetationszeit, das Trockengewicht des Blattes nimmt stets zu (beachte die in Klammer gesetzten Maximalwerte). Die beiden Darstellungen bestätigen einander. Die Blattwerte liegen naturgemäß niedriger als die des gesamten oberirdischen Pflanzenteiles. Auffällig ist die scheinbare Übereinstimmung im Oktober, denn hier müßte eine Divergenz auftreten. Während nämlich das Absinken

des Trockengewichtes in der Darstellung von GEISSLHOFER & BURIAN den Erwartungen entspricht — verursacht durch das verstärkte Abwerfen von bereits abgestorbenen Blättern — müßte bei den Blattwerten ein kontinuierliches Ansteigen zu verzeichnen sein. Diese Verfälschung des Wertes liegt in dem Bestreben, zu den Messungen die gesündesten Pflanzen heranzuziehen. Daher wurden gegen Ende der Vegetationszeit nur mehr die Blätter von „Spätpflanzen" (siehe 3. 1. 2.) gewogen. Die Pflanzen der zweiten Wachstumsperiode — die sehr rasch die nötige Höhe gewinnen, jedoch nie die der „Frühpflanzen" erreichen, und bei denen es auch nie zur Blütenbildung kommt — zeigen viel geringeres Trockengewicht. Ihre Produktionsperiode ist entsprechend kürzer, demzufolge sie weniger an Mineralsubstanzen einlagern können, obwohl die Blätter dieser Pflanzen durchaus die Größe der „Frühpflanzen" erreichen. Außerdem halten die „Spätpflanzen" ihre Produktion unter viel ungünstigeren Bedingungen aufrecht als die „Frühpflanzen" auf dem gleichen Entwicklungsstadium.

3. 6. Saugkraftmessungen

Neben der Abhängigkeit der Transpiration von Standortfaktoren und endogenen physiologischen Faktoren soll auch der Zusammenhang von Transpiration und „Saugkraft" untersucht werden. Wie schon eingangs erwähnt, wurde die Saugkraft mit der „SCHOLANDER-Bombe" gemessen. Nirgends in der Literatur findet sich der Versuch, genau zu präzisieren, was nach dieser Methode gemessen wird. Vielleicht läßt sich eine Definition durch folgende Gleichung wiedergeben, die damit zur Diskussion gestellt werden soll (vgl. TÜRK, in Vorb.):

Saugkraft = Bodensaugkraft + Saugkraft der Zellen + Transpirationsstrom

Die Bodensaugkraft wird in der Hauptsache durch das Festhaltevermögen des Bodens für Wasser — bedingt durch seine Struktur — bestimmt. Die Saugkraft der Zellen spiegelt all die osmotischen Verhältnisse von der äußersten Wurzelzelle bis zur Spitzenzelle des obersten Blattes wider. Alle anatomischen Fakten (Membrandurchlässigkeit, Gefäßdurchmesser u. v. m.) müssen in diese Gleichung ebenfalls Eingang finden. Als dritter Faktor dieser Gleichung bleibt noch der Transpirationsstrom zu berücksichtigen, der wiederum von den mikroklimatischen Faktoren des Standortes, sowie den physiologischen im Inneren der Pflanze (Diffusionswiderstände, Reibung, physiologische Aktivitäten — Photosynthese, etc.) bestimmt wird. Wendet man die Gleichung auf *Phragmites communis* an, so kann man die Bodensaugkraft eliminieren, da die Wurzeln dieser Pflanzen in einem wasserdurchtränkten Substrat (Schlamm), man kann ohne weiteres sagen, im Wasser wachsen. Bevor auf den täglichen Verlauf der

Saugkraft näher eingegangen wird, sollen die Unterschiede nach der Insertionshöhe der Blätter dargestellt werden (Abb. 33 und 34). Zuvor muß noch erwähnt werden, daß nur die Saugkraft der Blätter nach dieser Methode zu messen war. Ein Erfassen der Saugkraft eines ganzen oberirdischen Halmes ist nicht möglich, da das Diaphragma in den einzelnen Nodien derartigen Drucken nicht standhält, die notwendig sind, um die Wassersäule in die Höhe der Schnittebene zu heben. Da bisweilen sehr große Unterschiede im physiologischen Verhalten der einzelnen Blätter je nach Insertionshöhe (vgl. RYCHNOVSKA 1967) bestehen, konnten auch Unterschiede in der Saugkraft der Blätter vermutet werden. Diese Vermutungen wurden durch die Meßergebnisse bestätigt. Die Untersuchungen in Rust/See wurden an einem schönen Herbsttag mit geringer Luftfeuchtigkeit und relativ hohen Temperatur- und Einstrahlungswerten durchgeführt. Die maximale Differenz zwischen den Blättern beträgt 8 kp . cm^{-2}. Die Einschränkung im zweiten Blatt dürfte auf die großen mechanischen Einflüsse des Windes und der Nachbarpflanzen zurückzuführen sein (50 % zerschlitzt). Demnach würde die Saugkraft kontinuierlich bis zum 5. Blatt ansteigen. Nach RYCHNOVSKA (1967) ist die Region dieses Blattes für das höchste Trocken- und Frischgewicht charakteristisch. Hierauf sinkt die Saugkraft bis zum 7. Blatt. Es mag dies eine Erklärung für das Sinken der Werte des Wassergehaltes bei RYCHNOVSKA sein, das ebenfalls in diese Blattzone fällt. Ab dem 8. Blatt steigt die Saugkraft wieder stark an, erreicht das Maximum beim 11. Blatt, sinkt erneut, um im obersten voll entwickelten Blatt wieder den Maximalwert zu erreichen.

Vergleicht man nun diese Werte mit den Ergebnissen von Wien (Abb. 34), so läßt sich ein sehr großer Unterschied feststellen. Die Saugkraft bietet hier ein völlig anderes Bild. Sie liegt wesentlich niedriger, die maximale Differenz beträgt nur 3 kp . cm^{-2}. Bis zum 8. Blatt ist ein kontinuierlicher Anstieg zu beobachten, das oberste Blatt hingegen weist einen geringeren Wert auf. Die Werte beider Tage lassen sich nur schlecht vergleichen, da einerseits ein jahreszeitlicher und andererseits ein wetterbedingter Unterschied besteht. Hinzu kommt noch, daß die Pflanzen in Rust dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt sind, in Wien jedoch im Schatten einer großen, am Rande eines Weihers stehenden Weide wachsen. Außerdem sind in Rust die Pflanzen um vieles höher als in Wien, was schon aus der unterschiedlichen Blattzahl zu erkennen ist.

Der Verlauf der Saugkraft in den einzelnen Tagesgängen (siehe Abb. 20 und 31) läßt mit dem der Transpiration recht gute Übereinstimmung erkennen. Das tägliche Maximum der Saugkraft fällt mit dem der Transpiration zusammen. Die zur Untersuchung gelangten Blätter stammen aus der Zone des größten Blattes. Dem steilen Anstieg der Transpiration in den frühen Vormittags- und dem raschen Absinken in den Abendstunden

folgt auch die Saugkraft. Die durchschnittlichen Maximalwerte (aus 6 Tagesgängen ermittelt) liegen bei 36,5 kp . cm^{-2}. Der höchste, je gemessene Wert wurde an einem Schönwettertag registriert und beträgt 43,0 kp . cm^{-2}, das niedrigste Maximum an einem Regentag 20,0 kp . cm^{-2}.

3. 7. Der Wasserverbrauch durch den geschlossenen Schilfbestand

3. 7. 1. Hochrechnung. Vergleich errechneter und gemessener Tagessummen.

Um Kenntnis über den täglichen und jährlichen Wasserverbrauch des Bestandes zu erhalten, wurde eine Hochrechnung durchgeführt, der die Ergebnisse von 66 Tagesgängen (rund 2400 Einzelmessungen) beider Jahre zugrunde gelegt wurden. (siehe Abb. 4).

Der Vergleich zwischen errechneten und tatsächlichen Tagessummen der Transpiration zeigt zu einem großen Teil völlige Übereinstimmung, in einem Fall jedoch eine Abweichung von 50 Prozent. Die durchschnittliche Abweichung der Ergebnisse liegt bei 9,3 Prozent. Das ist ein Beweis für die Gültigkeit des theoretisch ermittelten Verlaufes der Transpiration.

3. 7. 2. Monatssummen des Wasserverbrauches im geschlossenen Schilfbestand

In der Darstellung des monatlichen Wasserverbrauches (Abb. 35) wurden die monatlichen Niederschlagssummen, die mittlere monatliche relative Luftfeuchtigkeit und Lufttemperatur berücksichtigt, um die Abhängigkeit der Pflanze von ihrer Umwelt zu zeigen. Für die Zeit des Jahres 1966, in der die meteorologischen Daten der Versuchsstation Rust/See fehlen, wurde der Wasserverbrauch aus den gemessenen Transpirationswerten und den gemittelten meteorologischen Daten (punktiert dargestellt) von Neusiedl am See und Eisenstadt berechnet. In dieser Darstellung wurde auch die Transpiration der Nachtstunden berücksichtigt. Die mittlere Nachttranspiration wurde mit 1,3 mg . dm^{-2}. min^{-1} angenommen. In den Stunden, in denen Tau die Blätter bedeckte, wurde die Transpiration gleich Null gesetzt. Die Nachttranspiration beträgt 3,1 Prozent der Tagestranspiration und beeinflußt somit den Wasserverbrauch nur wenig.

Der wettermäßig günstigere April des Jahres 1967 weist eine höhere Transpiration auf als der des Jahres 1966, ebenso der Monat Mai. Im Juni 1967 macht sich der deutliche Einfluß des Lichtes auf die Transpiration bemerkbar, obwohl die relative Luftfeuchtigkeit höher und die Lufttemperatur niedriger ist, übertrifft die Transpiration im Juni 1967 die des Vorjahres. Im Juli ist für beide Jahre das Maximum der Transpiration zu verzeichnen. Die Transpiration im Juli 1967 liegt auf Grund

der höheren Temperatur und Einstrahlung über der des Vorjahres. Im August ist die Transpiration schon merklich gesunken, die Unterschiede beider Vegetationsperioden sind in diesem Monat sehr gering. Im letzten Drittel der Vegetationszeit 1967 erreicht die Transpiration entsprechend ungünstiger Umweltbedingungen nicht die Werte von 1966.

Sehr deutlich zeigt diese Darstellung, daß die Transpiration ungleich höher als der einfallende Niederschlag liegt.

3. 7. 3. Der Gesamtwasserverbrauch

Die Transpirationswerte wurden von dem schon bekannten Diagramm (siehe Abb. 4) abgelesen in $mg \cdot dm^{-2} \cdot min^{-1}$, mit 60 multipliziert, um die Stundenwerte zu erhalten, die dann summiert und auf den Quadratmeter Bodenfläche bezogen wurden. Die Werte für die Berechnung pro Quadratmeter Bodenfläche stammen von GEISSLHOFER (1970), die für das Versuchsgebiet eine mittlere Halmzahl von 74 pro m^2 angibt. Die mittlere Blattfläche beträgt nach GEISSLHOFER für:

April	1,51 dm^2	August	8,02 dm^2
Mai	5,50 dm^2	September	7,58 dm^2
Juni	10,81 dm^2	Oktober	4,90 dm^2
Juli	12,41 dm^2		

Die Abbildungen 36 und 37 geben eine Übersicht über die Transpiration und die klimatischen Verhältnisse des Schilfbestandes am Versuchsort Rust/See (siehe auch 3. 1. 2. und 3. 2. 2.). Der Unterschied zwischen der Transpiration bezogen auf die Boden- bzw. Blattfläche ist klar ersichtlich. Während sich die Zeit stärkster transpiratorischer Aktivität, auf die Bodenfläche bezogen, über die Monate Juni, Juli erstreckt, mit dem Maximum der jährlichen Transpiration im Juli, ist sie bei Bezug auf die Blattfläche von Mitte Mai bis Ende Juli, Anfang August anzuberaumen, mit Spitzenwerten im Mai und Juni. Die Höchstwerte der Transpiration pro Quadratmeter Bodenfläche fallen mit dem Maximum der Massenentwicklung zusammen, die pro Quadratdezimeter Blattfläche mit dem Maximum der Produktivität des Schilfes (vgl. GEISSLHOFER & BURIAN 1970).

Das Tagesmaximum der Transpiration pro m^2 Bodenfläche findet sich 1966 am 3. Juli mit 12,2 l H_2O, 1967 am 31. Juli mit 13,7 l H_2O; das der Transpiration pro Blattflächeneinheit wird 1966 am 5. Juni (da die Berechnung erst ab Juni möglich war) mit 13 866 mg H_2O, 1967 am 15. Mai mit 15 480 mg H_2O erreicht. Da die Hochrechnung des Jahres 1966 über die beiden ersten Monate nicht durchgeführt werden konnte, ist das Maximum eher wie im Jahre 1967 im Mai zu vermuten. Die für die Pflanzen günstigere Wetterlage des Jahres 1967 kommt in den Jahres-

summen des Wasserverbrauches deutlich zum Ausdruck: 1966 verbraucht der Bestand, der in seiner Dichte und Massenentwicklung dem des folgenden Jahres entspricht, 943,9 Liter pro Quadratmeter Bodenfläche. Dem Wasserverbrauch durch die Pflanze (= 943,9 mm) steht die Niederschlagssumme von 402,9 mm (Mitte April bis Ende Oktober) gegenüber. 1967 werden dem See durchschnittlich durch die Transpiration 1095,1 Liter Wasser pro Einheit Bodenfläche entzogen. Dem steht eine Niederschlagssumme von 410,6 mm gegenüber. 1967 werden durch den Schilfbestand pro m^2 Bodenfläche 152,2 Liter Wasser mehr verbraucht. KIENDL (1953 errechnete auf ähnlichem Weg für zwei Schilfbestände (Berlin und Altenhof) den jährlichen Wasserverbrauch. Leider gibt sie nur ungenaue Angaben über die Massenentwicklung und Halmdichte, so daß ein Vergleich nichts über eventuelle geographisch bedingte Unterschiede hinsichtlich der Transpiration aussagt. Die Massenentwicklung des Berliner Bestandes war größer als die von Altenhof, was in den Jahressummen der Transpiration zum Ausdruck kommt: 1305 kg/m^2 gegenüber 462 kg/m^2. Damit liegt die Transpiration des Berliner Bestandes über der des Versuchsortes am Neusiedler See, sieht man beide Angaben als Mittelwerte an. Bei den Angaben von KIENDL dürfte es sich aber kaum um solche handeln, so daß ein Bestand mittlerer Halmdichte von *Phragmites communis* am Neusiedler See auf Grund des wärmeren Klimas mehr transpiriert als in Berlin.

Stellt man den Werten der Transpiration die der apparenten Photosynthese (Abb. 38) gegenüber, so sieht man die enge Beziehung zwischen den beiden Prozessen. Auffällig ist die Diskrepanz bei Wetterlagen mit hohen Lufttemperaturen und geringer Luftfeuchtigkeit, wo die Transpiration zwar noch steigt, die Photosynthese jedoch diesem Anstieg nicht mehr folgt. Das weist darauf hin, daß die Produktion auf gleicher Höhe gehalten oder sogar eingeschränkt wird. Die verstärkte Transpiration kann als Schutzeinrichtung gegen eine eventuelle Überhitzung der Blätter angesehen werden.

4. Diskussion

Das markanteste Ergebnis der vorliegenden Untersuchungen ist die Dominanz der mittleren Zone und die enge Beziehung von Transpiration zu exogenen (meteorologischen) und endogenen (stoffwechselphysiologischen) Faktoren. Zur Erklärung dieser Tatsachen ist es notwendig, auf die physikalisch-physiologischen Wechselbeziehungen der Transpiration und oben genannter Faktoren einzugehen.

Wie schon aus der älteren Literatur hervorgeht und auch die vorliegenden Ergebnisse zeigen, sind unter den ersten, die Transpiration be-

stimmenden Faktoren die meteorologischen Daten zu nennen. Welche jedoch beeinflussen die Transpiration mehr, welche weniger stark? Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, daß der Lufttemperatur und der Luftfeuchtigkeit besondere Bedeutung beizumessen ist, aber auch die Lichtintensität und die Luftbewegung eine nicht unerhebliche Rolle spielen. Eine exakte und zufriedenstellende Antwort darauf können nur Versuche im Labor oder mit klimatisierten Küvetten erbringen, wo unter konstanten Bedingungen gearbeitet werden kann und immer nur ein Faktor variiert wird.

Zwei Sätze aus der Arbeit von GATES (1968) sind charakteristisch für dessen Untersuchungen, sowie für die jüngste Transpirationsforschung: „Transpiration rate and leaf temperature are the result of the interaction of several simultaneous environmental factors interacting with a leaf to a degree determined by several plant properties. Hence the dependent variables, transpiration rate and leaf temperature, depend upon many independent variables of climate and plant acting in various combinations at any single moment."

Im komplizierten Wechselspiel der einzelnen Faktoren (Luft- und Blattemperatur, absorbierte Lichtenergie, Luftfeuchtigkeit, Windgeschwindigkeit, u. v. a., die den inneren Diffusionswiderstand (vgl. auch KLEMM 1956) beeinflussen und damit auch die Transpiration) setzt GATES die Blattemperatur an die erste Stelle. Dies ergab sich aus den vorliegenden Untersuchungen nicht so eindeutig, da zu wenig Messungen durchgeführt werden konnten. Die Transpiration ist bekanntlich ein Diffusionsprozeß. Der Weg der Wasserdampfmoleküle geht aus von Orten höherer Wasserdampfkonzentration zu solchen niedriger Konzentration; also primär ausgehend von den Mesophyllzellen, die die Atemhöhle umgeben, durch die Stomata und anschließend durch die Grenzschichte (unmittelbar der Blattfläche anliegende Luftschichte) in die freie Luft jenseits derselben. Damit wird die große Bedeutung des Wechselspiels der einzelnen Faktoren, aber auch die unzähligen Möglichkeiten des Zusammenspiels klar. Ein paralleler Weg führt durch die Kutikula. Damit erklärt sich der gesamte, der Transpiration entgegenwirkende Diffusionswiderstand (vgl. RASCHKE 1958).

HEATH (1950, 1959), HEATH and RUSSELL (1954) und HEATH and MILTHORPE (1950) sehen in der CO_2-Konzentration und dem Licht die das Bewegungsspiel der Stomata beeinflussenden Faktoren. Zunächst fand HEATH eine Abhängigkeit der Stomatabewegung von der CO_2-Konzentration der Luft im Verlauf von Diffusionsporometeruntersuchungen. Die Ursache der Spaltenöffnung lag in einer Reduktion des CO_2-Gehaltes der eingeschlossenen Luft unter die normalen 0,03 % durch die Photosynthese. Damit ist der Zusammenhang von Transpiration und CO_2-Assimilation

gegeben. WALTER (1951) führt unter anderem an, „daß die Transpiration ein notwendiges Übel, d. h. eine physikalische Folgeerscheinung des für die Photosynthese notwendigen Gasaustausches mit der Atmosphäre, ist.“ HEATH *et al.* (1950, 1954) konnten zwei direkte Lichteffekte auf die Schließzellen nachweisen:

a) bei einer Konzentration von 0 bis 0,01 % CO_2 ist die Öffnungsbewegung nur von der Lichtintensität abhängig;

b) bei einer Konzentration über 0,01 % CO_2 von der Lichtintensität und der CO_2-Konzentration.

Ein indirekter Lichteffekt ist durch die Wirkung des Lichtes auf die Epidermis-, besonders aber auf die Mesophyllzellen gegeben. Dadurch wird die Photosynthese in Gang gebracht, wie auch andere Stoffwechselvorgänge beeinflußt, was sich wieder auf die Transpiration auswirken muß.

Da alle diese eben beschriebenen Stoffwechselvorgänge in ihrer Funktion voneinander abhängen, ist sehr bald die Vermutung nach einer bestimmten Rhythmik und einem Regelkreis geäußert worden, durch den das Zusammenspiel gesteuert wird.

ANDERSON, HERTZ und RUFELT (1954) konnten ein durch die photoaktive Öffnungsbewegung verursachtes starkes Ansteigen der Transpirationsrate nachweisen, das seinerseits wieder ein stärkeres Wasserdefizit bedingt, welches die Pflanze mit einer hydroaktiven Schließbewegung beantwortet. Hernach erholt sich der Wasserhaushalt, die Spalten werden geöffnet, ... usw. Nach den Arbeiten von HEATH *et al.* (1950, 1954) und MANSFIELD (1965) wäre auch ein anderer Weg möglich, daß es nämlich durch die Photosynthese zu einer Verarmung an CO_2 im Mesophyll kommt, die Spalten zu einer Öffnungsbewegung veranlaßt werden, eine Anreicherung von CO_2 erfolgt und die Spalten mit einer Verengung reagieren ... usw.

Die rhythmischen Schwingungen der Spaltenbewegung können nach APEL (1967) auch induziert werden durch Wechsel der Lichtintensität und -qualität, durch kurzfristige Änderungen des CO_2-Gehaltes oder durch Abschneiden des Blattes. MAERKER (1964) spricht von einem Regelkreis zwischen der CO_2- und H_2O-Versorgung der Blätter. APEL (1967) sieht darin das Vorhandensein einer Rückkoppelungsbeziehung über die Transpiration und das Wasserdefizit als Ausdruck einer Regelung des Wasserhaushaltes.

Auch EHRLER *et al.* (1965) nehmen einen Regelkreis im Falle der rhythmischen Änderung des Wassergehaltes, der Blattemperatur, des Diffusionswiderstandes und der Transpiration an.

RASCHKE (1965, 1966) entwickelt das Modell eines CO_2-Reglers in den Schließzellen. Die Steuerung erfolgt durch die Photosynthese. Die Stomata passen sich mit einer entsprechenden Bewegung an die jeweils zur Assimilation erforderliche CO_2-Konzentration an. Aus den zitierten Arbeiten geht die überragende Bedeutung der Stomata hervor. BOSIAN (1965) hingegen negiert eine „gravierende Bedeutung der Stomata", widerspricht sich jedoch selbst, indem er feststellt, daß die Transpiration bei Vorhandensein der Stomata sehr wohl größer ist als bei deren Fehlen. Er bietet für den Gasaustausch ein völlig neues Modell: ein nach dem GAY—LUSSACschen Gesetz funktionierendes Pumpensystem. LANGE (1963) konnte Blattemperaturen von maximal 18,4° C, bzw. eine Temperaturverminderung durch Transpirationskühlung bis zu 15° C feststellen. Diese Temperaturdifferenzen führen nach dem GAY—LUSSACschen Gesetz zu erheblichen Volumsänderungen und lassen das BOSIANsche Modell des Gasaustausches wahrscheinlich werden.

Da die Stomata am Beginn des Interzellularsystems liegen und als einzige Epidermiszellen Chloroplasten aufweisen,ist die große Bedeutung dieser von der Pflanze schon sehr früh erworbenen Einrichtung von Natur aus hervorgehoben.

BOSIANs Fehler liegt im Verneinen der überragenden Bedeutung der Stomata, denn auch sein Modell allein ist nicht imstande, den Gasaustauschprozeß zwischen der Pflanze und ihrer Umwelt und der Pflanzenzellen untereinander zur Gänze zu klären. Es muß vielmehr zu einer Verbindung von dem klassischen Modell des Diffusionsvorganges und diesem neuen Modell kommen, das physikalisch und biologisch gesehen durchaus richtig ist.

RASCHKE (1967) tritt der extremen Interpretation BOSIANs entgegen. Er widerlegt sie durch die Feststellung, daß die Schließzellen als Regulatoren des Waserhaushaltes anzusehen sind. Durch die Steuerung der Spaltenweite nach dem jeweiligen CO_2-Bedarf (Photosynthese) erzielt die Pflanze eine Wasserersparnis im Gegensatz zu einer Modellpflanze mit reaktionslosen Schließzellen.

ZELITCH & WALKER (1964) zeigen einen Zusammenhang zwischen der Öffnungsbewegung der Schließzellen und dem enzymatischen Abbau der Glycolsäure in denselben auf. Bei Konzentrationen über 0,03 % CO_2 (normale Luft) setzt eine Hemmung der Öffnungsbewegung der Stomata ein, bei Konzentrationen über 1,8 % CO_2 wird die Öffnungsbewegung verhindert, bedingt durch die mit dem Ansteigen der CO_2-Tension progressiv gehemmte Glycolsäuresynthese. Die zwei früher vertretenen Ansichten, daß entweder ein Wechsel im pH-Wert (und damit ein Wechsel zwischen Stärkesynthese und Stärkehydrolyse) bzw. ein aktiver Was-

sertransport die Spaltenöffnung betreiben sollten, kann wohl nicht gehalten werden. Die Glycolatoxidasereaktion (Literatur bei LÖTSCH 1969 und ZELITCH 1969) bietet der Pflanze jedenfalls die Möglichkeit, durch ein „Wegschaffen" überflüssiger Reduktionskraft die nichtzyklische Photophosphorylierung der photosynthetischen Lichtreaktion anzukurbeln. Verschiedene Ergebnisse der letzten Jahre (vgl. Sammelreferat ZELITCH 1969) deuten darauf hin, daß das zusätzlich gewonnene ATP für den Betrieb einer Ionenpumpe in die Schließzellen eingesetzt wird. Möglicherweise sind es K^+-Ionen, die in größerer Menge in die Schließzellen eingepumpt werden und dort den osmotischen Wert erhöhen. Für die Öffnungsbewegung ist dann nur noch die passive Permeation von Wasser entsprechend dem Diffusionsgefälle nötig. Das Offenhalten der Spalten könnte allerdings auf einer zusätzlichen Stärkehydrolyse beruhen.

Diese ausführliche Besprechung der Literatur war erforderlich, um die vielgestaltigen Wechselbeziehungen von Transpiration und Temperatur, Luftfeuchtigkeit, CO_2-Konzentration, Licht und Stomataweite, etc. zu analysieren und die Sonderstellung der Transpiration in der Mittelregion im folgenden erklären zu können:

BURIAN (1967, 1969) fand im Schilfbestand eine maximale CO_2-Verarmung in eben dieser Zone. Diese Werte gewinnen für die vorliegende Arbeit ganz besondere Bedeutung, da BURIAN seine Untersuchungen zur gleichen Zeit im selben Versuchsgebiet durchführte. Erinnern wir uns also:

1. Die Lufttemperatur erreicht in der mittleren Zone fast immer das Maximum,
2. die relative Luftfeuchtigkeit ist meist geringer als in den beiden anderen Bestandsregionen,
3. die Verarmung an CO_2 ist hier am höchsten.
4. Nach GEISSLHOFER (1970) ist in ebendieser Zone das Maximum der Massenentwicklung zu finden.
5. Die Anspannung des Wasserhaushaltes der Blätter der mittleren Halmregion ist die meiste Zeit der Vegetationsperiode am größten.
6. Nach RYCHNOVSKA (1967) liegt die maximale photosynthetische Kapazität in der Mittelregion (Abb. 39).
7. Auf Grund der hohen stoffwechselphysiologischen Aktivität dieser Zone ist auch die Transpiration in der Regel am stärksten.

Die mittlere Region des Bestandes von *Phragmites communis* ist demnach die stoffwechselphysiologisch aktivste Zone, was sich in einer verstärkten Transpiration äußert.

Nichts charakterisiert diese Verhältnisse besser als ein Satz von WALTER (1960): „Die Transpiration ist notwendig, damit die Pflanze assimilieren kann."

Wie aufregend die Wechselwirkung der einzelnen Faktoren zueinander ist, geht aus einem erweiterten Blockschema von APEL (1966) hervor (Abb. 40).

Faßt man das Ergebnis der Saugkraftmessungen zusammen, so läßt sich mit Sicherheit sagen, daß die Saugkraft mit steigender Transpirationsrate zunimmt. Ein Problem stellt zweifelsohne die Höhe der gemessenen Werte dar, entsprechen sie der Wirklichkeit? Für eine Pflanze, die mit ihrem Wurzelsystem im Wasser steht, sind diese Werte äußerst hoch. Denkt man daran, daß *Phragmites comm.* auch auf Extremstandorten (Wüstenrändern, Salzböden) zu wachsen imstande ist, dann rückt die Höhe der Werte in den Bereich des Wahrscheinlichen. Dabei werden meterlange Rhizome gebildet, um die Wasserversorgung gewährleisten zu können.

Nur bei Xerophyten treten so hohe Saugkräfte auf. Anatomisch gesehen ist aber die Schilfpflanze als Xerophyt anzusprechen — leicht eingesenkte Spaltöffnungen, die extrem klein sind, ihre Zahl jedoch sehr groß, dicke Kutikula mit Wachsüberzug, starkes umfangreiches Festigungsgewebe. GÜNTZ (1886) neigt dazu, das Schilf zu den Savannen- oder Steppengräsern zu stellen.

Interessant ist in diesem Zusammenhang ein Vergleich der Saugkraft mit den osmotischen Werten von Preßsäften. Nach MÜLLER—STOLL (1938) zeigt sich ein kontinuierlicher Anstieg von 12 bis 24 atm in der Zeit von Mai bis September. *Phragmites comm.* liegt damit weit über den osmotischen Werten der übrigen Wasserpflanzen. Die Tagesschwankungen betragen nach MÜLLER—STOLL über 2 atm, nach BJÖRK (1967) bis zu 7,4 atm.

Bei so hohen Werten (im Durchschnitt liegt das Maximum bei 36 kp-cm^{-2}) — mit der SCHOLANDER-Bombe gemessen — drängt sich der Verdacht auf eine Quetschung des Blattes während der Messung auf, vor allem bei den Extremwerten. Wäre dies der Fall gewesen, so hätte als Ergebnis kein kurvenartiger Verlauf der Werte auftreten dürfen.

Es ist daher anzunehmen, daß das Schilf keine Wasserpflanze ist, daß die Werte der Wirklichkeit entsprechen. Die Pflanze hat ihre „Land-Eigenschaften", die Lebensprozesse selbst unter ungünstigsten Bedingungen aufrecht zu erhalten, auch bei bester Wasserversorgung beibehalten. Nach einer mündlichen Mitteilung von Dr. BURIAN liegen die Maximalwerte des „Salzschilfs" bei Oggau (nördlich von Rust) bei ca. 45 kp-cm^{-2}, also nur etwas über denen des „Wasserschilfs". Das bestätigt den vorigen Satz.

5. Zusammenfassung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1. Gute Übereinstimmung der Transpiration mit den Standortfaktoren (Mikroklima), aber ebenso mit inneren physiologischen Faktoren (z. B. Photosynthese).
2. Von den Standortfaktoren sind es vor allem die Lufttemperatur, die Einstrahlung und die relative Luftfeuchtigkeit, die das Transpirationsbild des Bestandes prägen.
3. Die Maxima der Transpiration liegen je nach der Bezugsgröße zeitlich verschieden. Das Maximum der Bestandstranspiration (bezogen auf die Bestandseinheit, 1 m^2 Bodenfläche) wird in der zweiten Juni- und der ersten Julihälfte erreicht. Bezieht man die Transpirationsrate auf die Bezugsgröße der Einzelpflanze, d. h. auf 1 dm^2 Blattfläche, ist ein zeitlich weitgestreckter hoher Transpirationsbereich von Mitte Mai bis Anfang August festzustellen, mit einem Peak im Mai und Juni. Das Maximum der Bestandstranspiration wird also dank des starken Blattzuwachses zu einer Zeit erreicht, in der die maximale Transpirationstätigkeit der Einzelpflanze bereits vorbei ist.
4. Die gemessene maximale Transpiration der Einzelpflanze betrug 28,1 $mg \cdot dm^{-2} \cdot min^{-1}$. Die maximale Monatssumme des Bestandes pro Quadratmeter lag in der Höhe von 316,3 Liter (Juli 1967). Die Gesamtwasserabgabe eines 1 m^2-Schilfbestandes während der Vegetationszeit von Mai bis Oktober bzw. November schwankt um 1000 Liter. Für 1966 wurden 943,9 l/m^2, für 1967 1095,1 l/m^2 im Durchschnitt errechnet. Diese Werte geben allein den Wasserverlust des Sees durch die Aktivität des Schilfbestandes an. Die Gesamtverdunstung des Schilfgürtels beinhaltet zusätzlich noch die Evaporation der Wasserfläche zwischen den Schilfhalmen (vgl. MOTSCHKA & MAHRINGER 1967, DARNHOFER in Vorbereitung).
5. Es bestehen große Unterschiede im Transpirationsverhalten je nach Insertionshöhe der Blätter. Die Blätter der mittleren Zone weisen die stärkste Transpiration auf.
6. Die physiologisch aktivste Zone des Schilfhalmes und damit des Bestandes ist in der mittleren Zone zu sehen (vgl. GEISSLHOFER & BURIAN 1970, BURIAN 1967, 1969 und RYCHNOVSKA 1967).
7. Die Spalten bei *Phragmites communis* sind während der Nachtstunden nicht völlig geschlossen (vgl. KERL 1930). Die Nachttranspiration beträgt 3,1 Prozent der Tagestranspiration.
8. Der Wasserhaushalt ist in Übereinstimmung mit dem von STOCKER (1967) auf Grund des empfindlich regulierten Spaltenspiels beschriebenen Gramineen-Typ sehr ausgeglichen und unterliegt keinen großen

Anspannungen. Es wurde daher nie eine zweigipfelige Transpirationskurve beobachtet (vgl. KIENDL 1953).

9. Die Saugkraft der Blätter (sap pressure nach SCHOLANDER *e. al.* 1964, 1965 und TÜRK, in Vorbereitung) erreicht für eine „Wasserpflanze" sehr hohe Werte. Dies kann die Überlegungen GÜNTZs (1886) nur erhärten, daß *Phragmites communis* in engste Verwandtschaft mit Savannen- oder Steppengräsern zu stellen ist. Die mit der Existenz in extrem trockenen Gebieten verbundenen Eingenschaften werden auch bei bester Wasserversorgung beibehalten.

10. Die Anspannung in der Wasserbilanz der Einzelpflanze im Laufe der Vegetationszeit verschiebt sich von der oberen Region über die mittlere zur unteren hin.

6. Literatur

ANDERSON. N. E., C. H. HERTZ, H. RUFELT, 1954: A new fast recording hygrometer for plant transpiration measurements.
Physiol. Plant. 7, 753—767.

APEL, P., 1966: Rhythmische Änderungen der Stomataapertur und der CO_2-Aufnahme bei Keimblättern von Gerste.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 79, 279—288.

— 1967: Rhythmisch verlaufende Änderungen in der CO_2-Aufnahme von Blättern.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 80, 3—9.

ARLAND, A., 1929: Das Problem des Wasserhaushaltes bei landwirtschaftlichen Kulturpflanzen in kritisch experimenteller Betrachtung I und II.
Wiss. Archiv f. Landwirtsch., Abt. A 1, 1—160.

— 1929: Zur Methodik der Transpirationsforschung am Standort.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 47, 474—479.

BASSHAM, J. A., & KIRK, M., 1962: zit. nach ZELITSCH & WALKER.

BJÖRK, S., 1967: Ecologic investigations of Phragmites comm.
Folia Limnologica Scandinavica, 14.

BURIAN, K., 1967: Herbstliche Gaswechselbilanz im Schilfbestand des Neusiedlersees.
Anz. math. nat. Kl. Öst. Akad. Wiss. 1966/14.

— 1969: Die photosynthetische Aktivität eines Phragmites-communis-Bestandes am Neusiedler See.
S. Ber. Öst. Akad. Wiss., math. nat. Kl. Abt. II, 1969.

EHRLER, W. L., F. S. NAKAYAMA and van BAVEL, C. H. M., 1965: Cyclic changes in water balance and transpiration of cotton leaves in a steady environment,
Physiol. Pl. 18, 766—775.

— 1965: Transpiration, water absorption and internal water balance of cotton plants as affected by light and changes in saturation deficit.
Pl. Physiol. 41, 71—74

FALK, S. O., 1966: Quantitative determinations of the effect of excision on transpiration. Physiol. Plant XIX, 493—522.

FILZER, P., 1938: Das Mikroklima von Bestandsrändern und Baumkronen und seine physiologischen Rückwirkungen.
Jahrb. wiss. Bot. 86, 228—312.

FIRBAS, F., 1931: Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen.
Jahrb. wiss. Bot. 74, 459—696.

GATES, D. M., 1968: Transpiration and leaf temperature.
Ann. Rev. of Pl. Phys., 19, 211—238.

GEIGER, R., 1942: Das Klima der bodennahen Luftschicht.
Die Wissenschaft, Bd. 73, Braunschweig.

GEISSLHOFER, M. und K. BURIAN, 1970, im Druck

GEISSLHOFER, M., 1970: Biometrische Untersuchungen an Phragmites communis während einer Produktionsperiode.
Diss. Wien.

GÜNTZ, H. E. M., 1886: Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter in ihrem Verhältnis zu Standort und Klima.
Diss. Leipzig.

HEATH, O. S., 1950: Studies in stomatal behaviour V. The role of carbon dioxyde in the light response of stomata. Part I.
J. Expt. Bot. 1, 29—62.

— , F. L. MILTHORPE, 1950: Studies in stomatal behaviour V. The role of carbon dioxide in the light response of stomata. Part II.
J. Expt. Bot. 1, 227—243.

— , J. RUSSEL, 1954: Studies in stomatal behaviour VI. An investigation of the light responses of wheat stomata with attempted elimination of control by mesophyll. Part 2.
J. Expt. Bot. 5, 269—292.

HÖLZL, J., 1955: Über Streuung der Transpirationswerte bei verschiedenen Blättern einer Pflanze und bei artgleichen Planzen eines Bestandes.
S. Öst. Akad. Wiss., math. nat. Kl., Abt. I., 164, 9. Heft.

HUBER, B., 1923: Transpiration in verschiedener Stammhöhe.
Zeitschr. f. Bot. 15, 465—501.

— 1924: Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanzen.
Jahrb. wiss. Bot. 64, 1—120.

— 1927: Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 45, 611—618.

HÜBL, E., 1963: Über das stomatäre Verhalten von Pflanzen verschiedener Standorte im Alpengebiet und auf den Sumpfwiesen der Ebene.
S. Öst. Akad. Wiss., math. nat. Kl., Abt. I., 1. und 2. Heft.

HÜRLIMANN, H., 1951: Zur Lebensgeschichte des Schilfs an den Ufern der Schweizer Seen.
Beitr. z. geobot. Landsaufn. d. Schweiz, Heft 30, Bern.

IWANOFF, L., 1918: Zur Untersuchungsmethode der Transpiration am natürlichen Standorte.
Lesny Journal (russ.)

— 1928: Zur Methodik der Transpirationsmessung am Standort.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 47, 306—310.

KERL, H. W., 1930: Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegung.
Planta 9, 407—463 (Berlin).

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

KIENDL, J., 1952: Beiträge zum Wasserhaushalt von Pflanzenbeständen.
Diss. Berlin.

— 1953: Zum Wasserhaushalt des Phragmitetum communis und des Glycerietum aquaticae.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 66, 246—262.

— 1954: Zur Transpirationsmessung an Sumpf- und Wasserpflanzen.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 67, 243—248.

KLEMM, G., 1956: Untersuchungen über den Transpirationswiderstand der Mesophyllmembranen und seine Bedeutung als Regulator für eine stomatäre Transpiration.
Planta 47, 547—587.

LANGE, O. L., 1959: Untersuchungen über den Wärmehaushalt und Hitzeresitenz mauretanischer Wüsten- und Savannenpflanzen.
Flora 147, 595—651.

— 1963: Untersuchungen über Blattemperaturen, Transpiration und Hitzeresistenz an Pflanzen mediterraner Standorte (Costa brava, Spanien).
Flora 153. 387—425.

LEICK, E., 1928: Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Öffnungsweite unterseitiger und oberseitiger Stomata desselben Blattes.
Jahrb. wiss. Bot. 67, 771—848.

LÖTSCH, B., 1969: Untersuchungen zum pflanzlichen Oxal- und Mineralstoffwechsel.
Diss. Wien, Verlag Notring, Wien

MAERKER, U., 1964: zit. n. APEL 1967

MANSFIELD, T. A., 1965: Responses of stomata to short duration increases in carbon dioxide concentration.
Phys. Plant., 18, 79—84.

MOLISCH, H., 1912: Das Öffnen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode).
Zeitschr. f. Bot. 4, 106—122.

MÜLLER-STOLL, W. R., 1938: Wasserhaushaltsfragen bei Sumpf- und emersen Wasserpflanzen.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 56, 355—367.

NEGER, F. W., 1912: Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 30, 179—194.

PISEK, A., & E. CARTELLIERI, 1939: Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen IV. Bäume und Sträucher.
Jahrb. wiss. Bot. 75, 195—251.

PISEK, A. und W. TRANQUILLINI, 1951: Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte *(Picea excelsa)* bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit.
Physiol. Pl. 4, 1—27.

RASCHKE, K., 1965: Physikalische Beziehungen zwischen Wärmeübergangszahl, Strahlungsaustausch, Temperatur und Transpiration eines Blattes.
Planta 48, 200—238.

— 1958: Über den Einfluß der Diffusionswiderstände auf die Transpiration und die Temperatur des Blattes.
Flora 146, 546—578.

— 1966: Die Reaktionen des CO_2-Regelsystems in den Schließzellen von *Zea mays* auf weißes Licht.
Planta 68, 111—140.

— 1967: Zur Steuerung der Transpiration durch die Photosynthese.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 80, 138—144.

REISS, G., 1930/31: Die Weiterentwicklung der Anwelkmethode zur Beantwortung von Sorten- und Düngungsfragen.
Wiss. Arch. Landw., Abt. A., 5, 247

RYCHNOVSKA, M., 1967: A contribution to the autecology of *Phragmites communis* TRIN. I. Physiological heterogenity of leaves.
Folia Geobot. Phytotax. 2, 179—188 (Praha).

SCHOLANDER, P. F., 1966: The role of solvent pressure in osmotic systems.
Proc. N. A. S., 55, 1407—1414.

— H. T. HAMMEL, E. A. HEMMINGSEN, E. D. BRADSTREET, 1964: Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants.
Proc. N. A. S., 52, 119—125.

— H. T. HAMMEL, E. D. BRADSTREET, E. A. HEMMINGSEN, 1965: Sap pressure in vascular plants.
Science 148, 339—346.

SCHRATZ, E., 1931: Vergleichende Unteruchungen über den Wasserhaushalt von Pflanzen im Trockengebiete des südlichen Arizona.
Jahrb. wiss. Bot. 74, 154—290.

SEYBOLD, A., 1929 und 1930: Die pflanzliche Transpiration I und II.
Ergebnisse d. Biol. 5 und 6, Berlin.

STOCKER, O., 1929: Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgröße.
Ber. dtsch. Bot. Ges. 47, 129—136.

— 1956: Meßmethoden der Transpiration.
Handbuch d. Pflanzenphysiol. Bd. III, 293—309 und 436—484.

— 1967: Der Wasser- und Photosynthesehaushalt mitteleuropäischer Gräser, ein Beitrag zum allgemeinen Konstitutionsproblem des Grastyps.
Flora, Abt. B, 157, 56—96.

TOTH, L. und SZABO, E., 1961: Zönologische und ökologische Untersuchungen in den Röhrichten des Neusiedlersees.
Ann. inst. biol. (Tihany) hung. acad. scient., 28, 151—168.

TÜRK, R., 1970: In Vorbereitung. Diss. Wien

URSPRUNG, A., 1925: Über das Eindringen von Wasser und anderen Flüssigkeiten in Interzellularen.
Beih. z. Bot. Zentrbl., 41, 15—40.

WALTER, H., 1960: Grundlagen der Phytologie III.
1. Standortlehre. Stuttgart

WILLER, A., 1949: Kleinklimatische Untersuchungen im Phragmites-Gelege.
Int. Verein. f. theor. u. angew. Limnol. IV., 189, 566—574.

ZELITCH, J. and WALKER, D. S., 1964: Role of glycolic acid metabolism in opening of leaf stomata.
Plant Physiol. 39, 856—861.

ZELITCH, I., 1969: Stomatal control. Ann. Rev. Plant. Physiol., 20, 329—350.

© Landesmuseum für Burgenland, download unter www.biologiezentrum.at

Dank

Herrn Prof. Dr. Richard BIEBL, Vorstand des Pflanzenphysiologischen Institutes der Universität Wien, gilt mein besonderer Dank für Themenstellung dieser Arbeit und für die Überlassung eines Arbeitsplatzes am oben genannten Institut.

Herrn Univ. Doz. Dr. Karl BURIAN möchte ich meinen aufrichtigen Dank für die zahlreichen, immer gern gewährten Hinweise und Ratschläge, sowie für die freundliche Überlassung der Werte der CO_2-Assimilation aussprechen.

Herrn Prof. Dr. Ferdinand STEINHAUSER, Direktor der Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik, Wien, danke ich für die Überlassung der meteorologischen Daten, ebenso den Herren Dr. W. MAHRINGER und Dr. Otto MOTSCHKA für ihre Ratschläge hinsichtlich der Messung des Mikroklimas.

Nicht zuletzt bin ich den Herren Hofrat Dr. A. OHRENBERGER, Direktor des Burgenländischen Landesmuseums, und Herrn Dr. Franz SAUERZOPF für Unterkunft und Arbeitsplatz in der Biologischen Station Rust zu Dank verpflichtet.

Der Burgenländischen Landesregierung schulde ich Dank für die gewährte finanzielle Unterstützung.

Ergänzung: in allen Abbildungen über Verlauf der Evaporation hat es zu heißen ccm/100.

© Landesmuseum für Burgenland, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

	TROCKENGEWICHT IN PROZENT DES FRISCHGEWICHTES											
MONAT	APRIL		MAI		JUNI		JULI		AUGUST	SEPT.	OKT.	
I.	24,3	29,7	34,3	36,8	38,2	39,1	44,8	46,1	49,4	51,2	53,7	45,7
II.	20,4 (21,7)		27,6 (29,4)		34,3 (35,4)		39,7 (42,4)		41,7 (43,5)	47,4 (47,9)	42,4 (52,7)	

I. nach GEISSLHOFER (1970) - (Werte d. oberird. Pflanze)

II. Werte d Blätter

Tab. 2: der jährliche Verlauf des Trockengew. in % Frischgew.

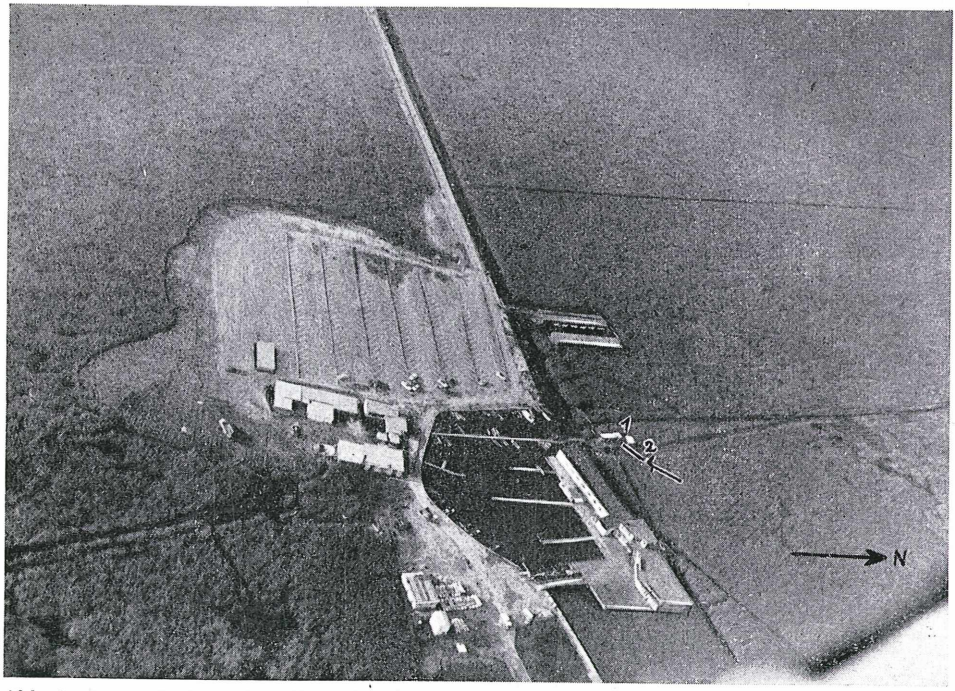


Abb. 1: Luftaufnahme des Versuchsortes Rust/See
1 = Biologische Station
2 = Steg + Wetterhütte

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

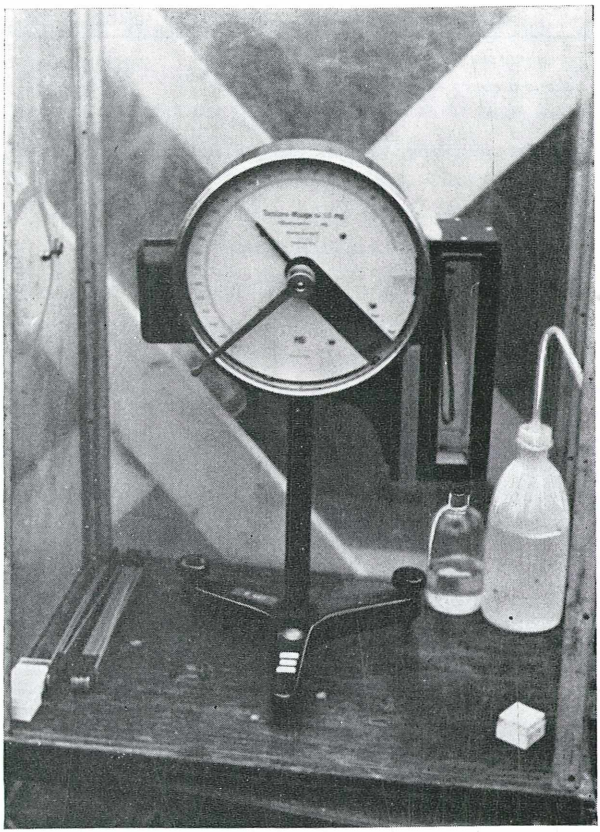


Abb. 2: Die Balkentorsionswaage im Einsatz

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 3: Exponierung des Blattes

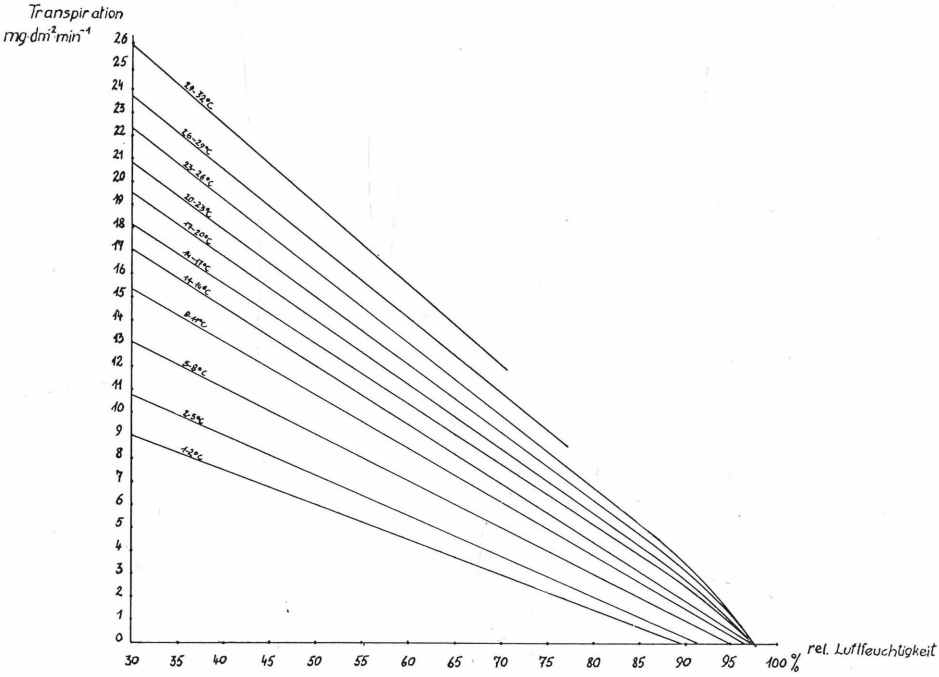


Abb. 4: Hochrechnung — Diagramm zum Ablesen der Transpiration

© Landesmuseum für Bürgenland, download unter www.biologiezentrum.at

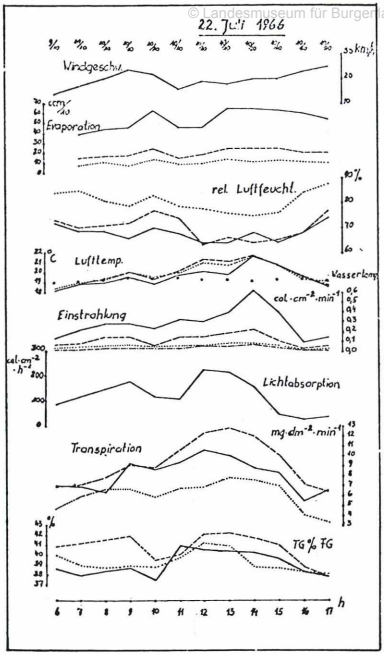


Abb. 5: Tagesverlaus der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — Westwetterlage

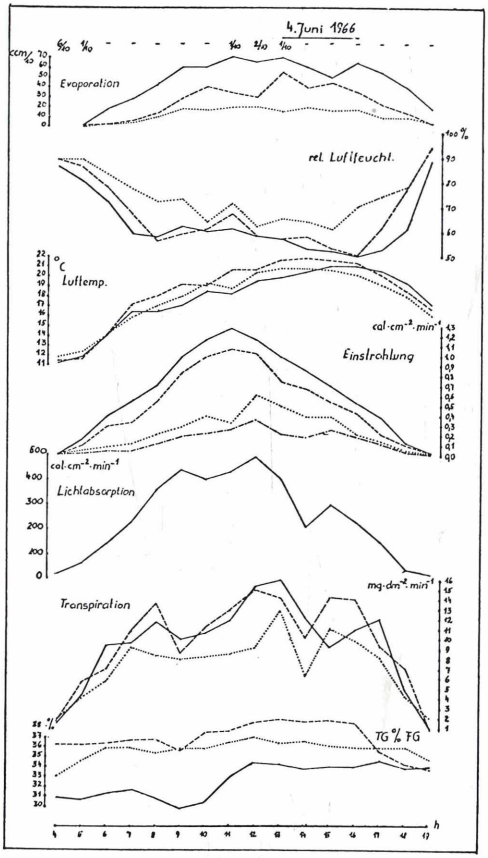


Abb. 6: Tagesverlauf der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — Schönwetterlage (Sommer)

© Landesmuseum für Burgenland, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

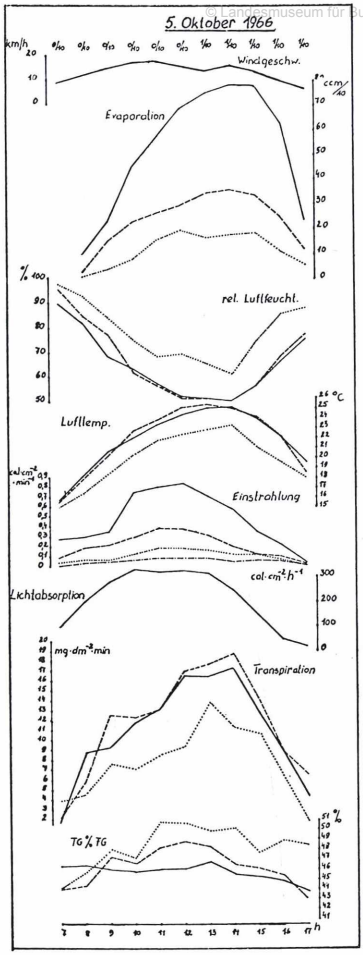


Abb. 7: Tagesverlauf der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — Schönwetterlage (Herbst)

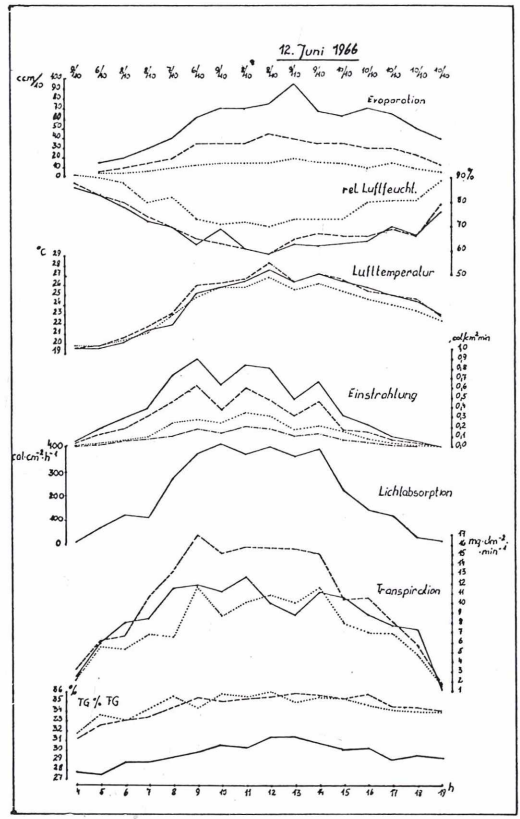


Abb. 8: Tagesverlauf der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — starke Bewölkung

© Landesmuseum für Bergbau, Geologie und Geodäsie, Linz; download unter www.biologiezentrum.at

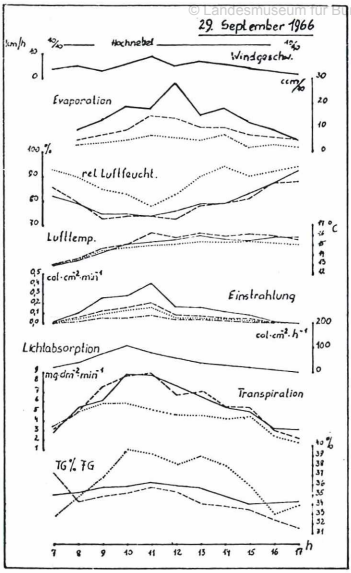


Abb. 9: Tagesverlauf der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — Hochnebel

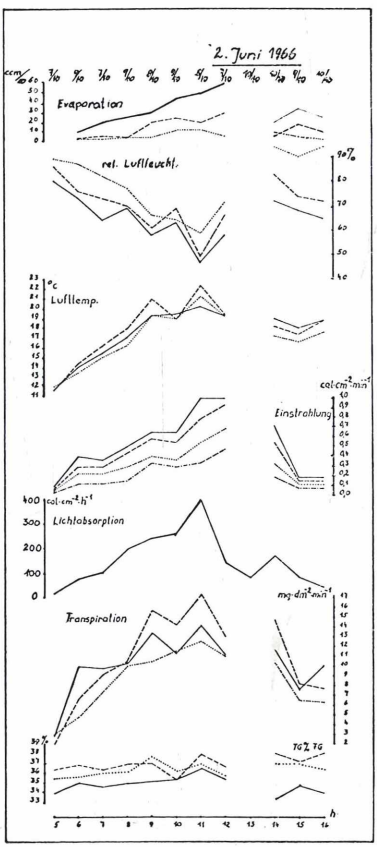


Abb. 10: Tagesverlauf der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — plötzlich einsetzender Regen

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

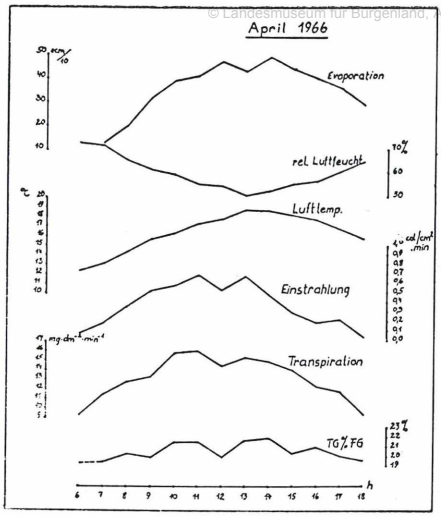


Abb. 11: die gemesenen Transpirationsmittel, April 1966

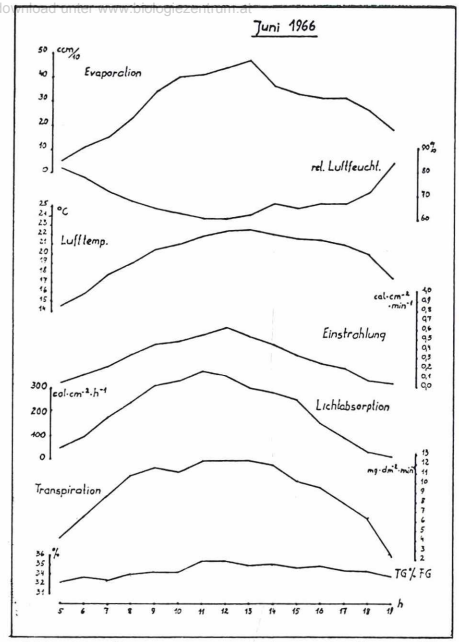


Abb. 13: die gemesenen Transpirationsmittel, Juni 1966

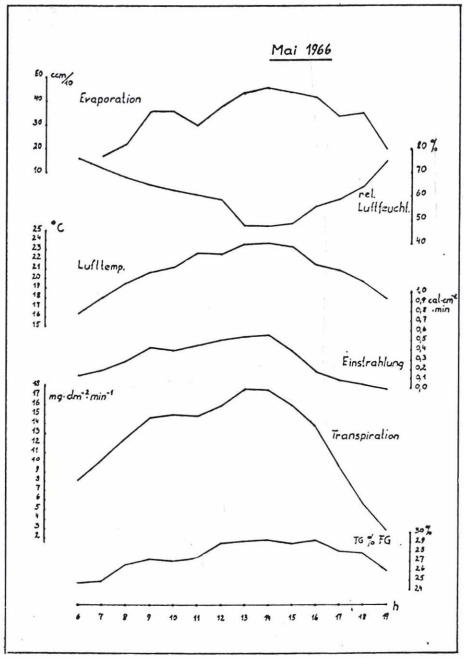


Abb. 12: die gemesenen Transpirationsmittel, Mai 1966

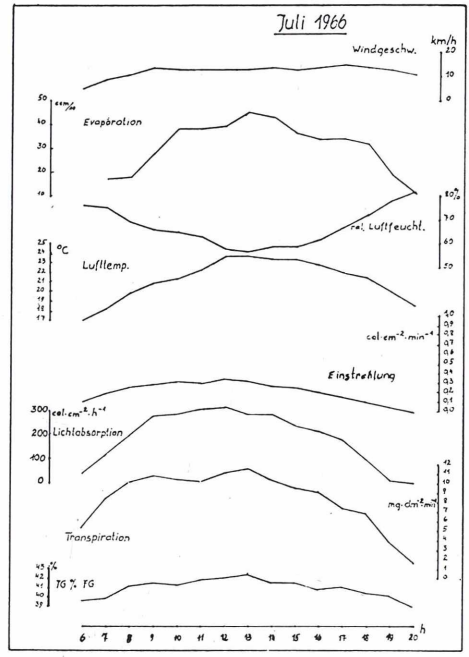


Abb. 14: die gemesenen Transpirationsmittel, Juli 1966

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

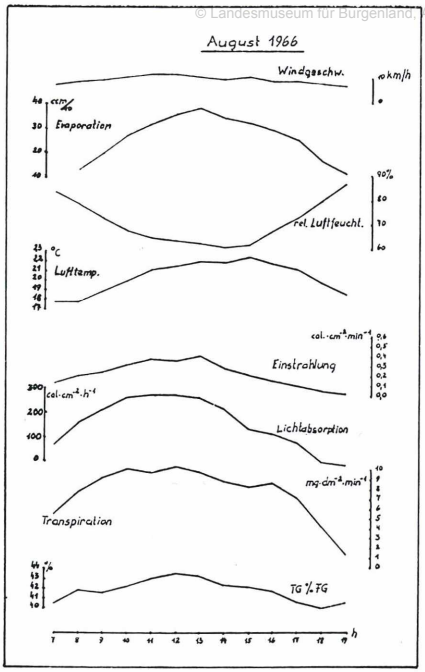


Abb. 15: die gemessenen Transpirationsmittel, August 1966

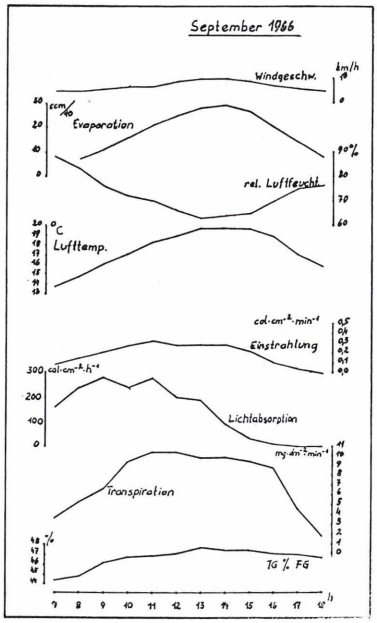


Abb. 16: die gemessenen Transpirationsmittel, September 1966

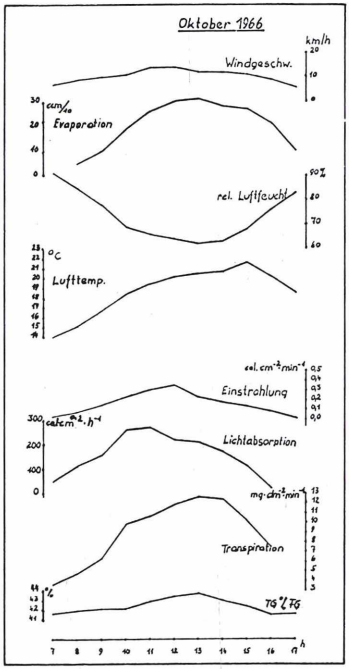


Abb. 17: die gemessenen Transpirationsmittel, Oktober 1966

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

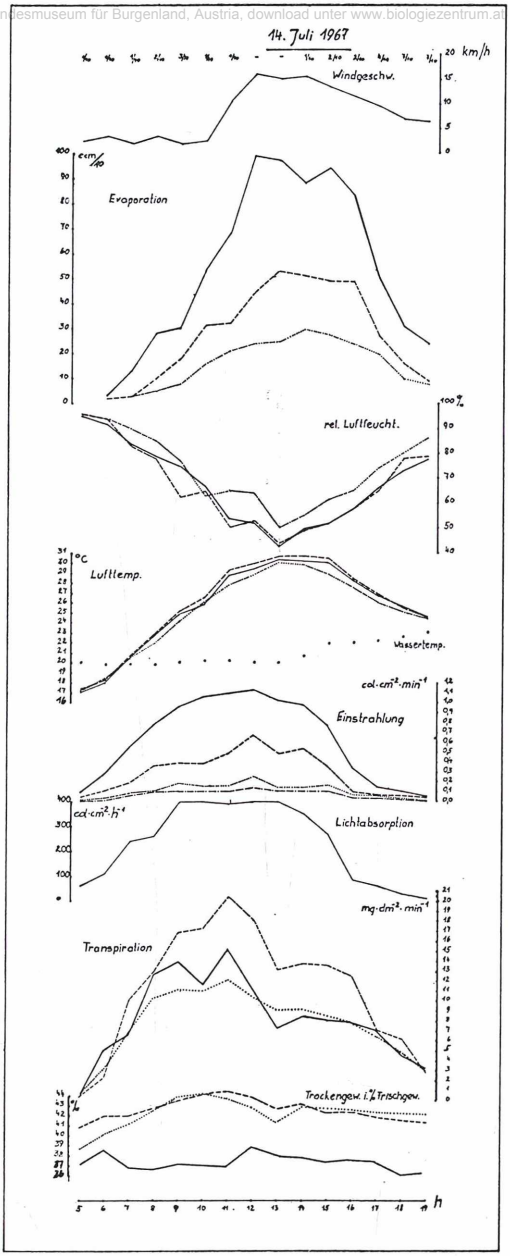


Abb. 18: Tagesverlauf der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — Schönwetterlage

© Landesmuseum für Burgenland, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

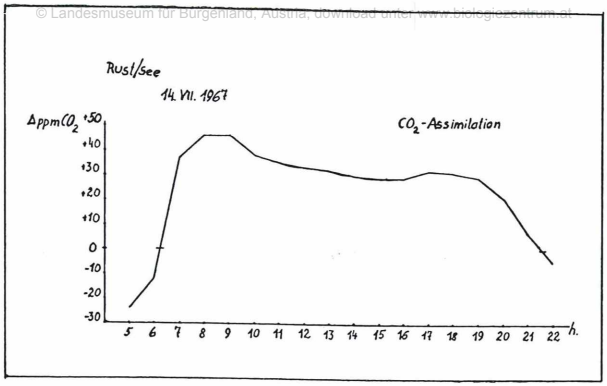


Abb. 19: Verlauf der CO_2-Assimilation

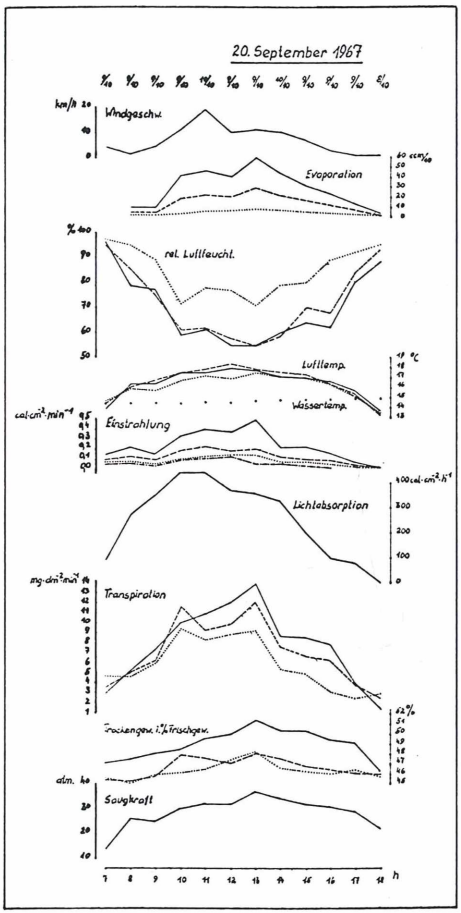


Abb. 20: Tagesverlauf der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — Westwetterlage

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

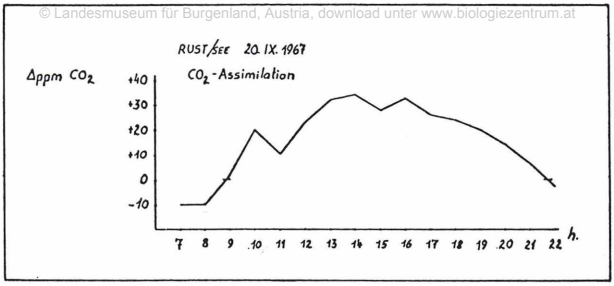


Abb. 21: Verlauf der CO_2-Assimilation

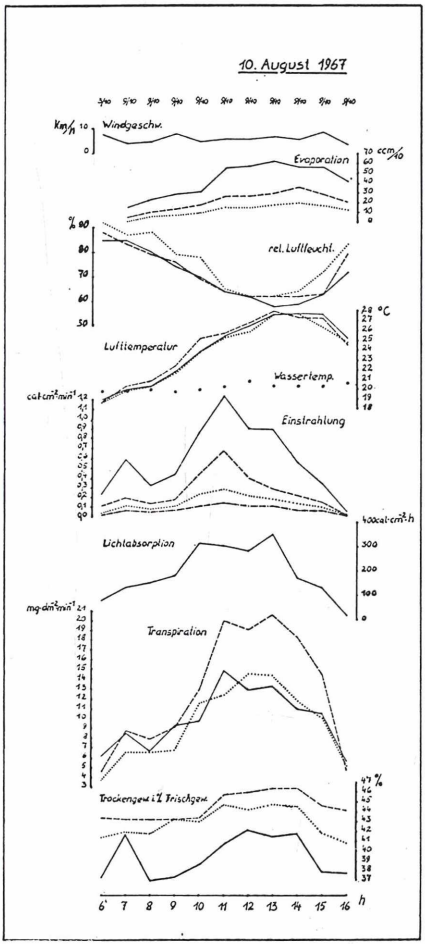


Abb. 22: Tagesverlauf der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — Gewitter

© Landesmuseum für Burgenland, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

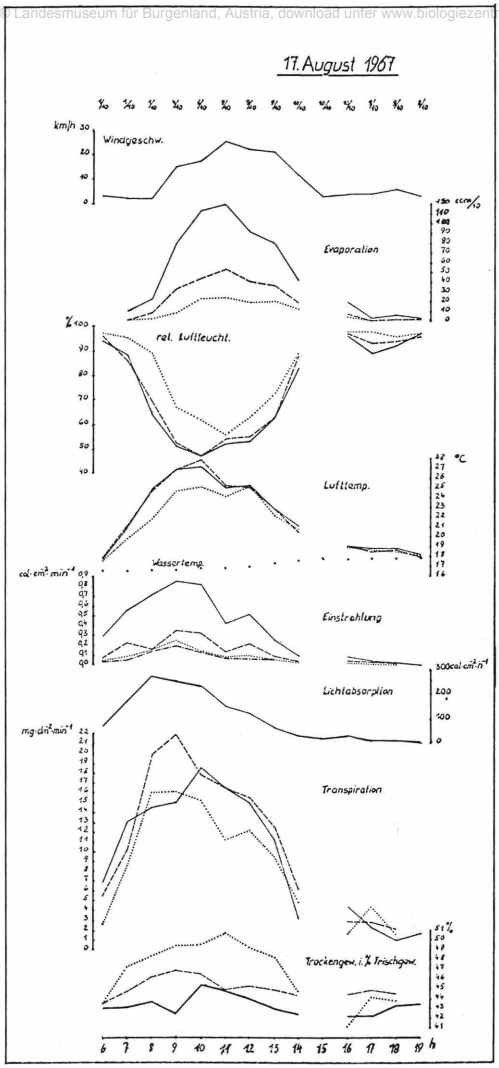


Abb. 23: Tagesverlauf der Transpiration in verschiedenen Höhen des Schilfbestandes — plötzlich einsetzender Regen

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

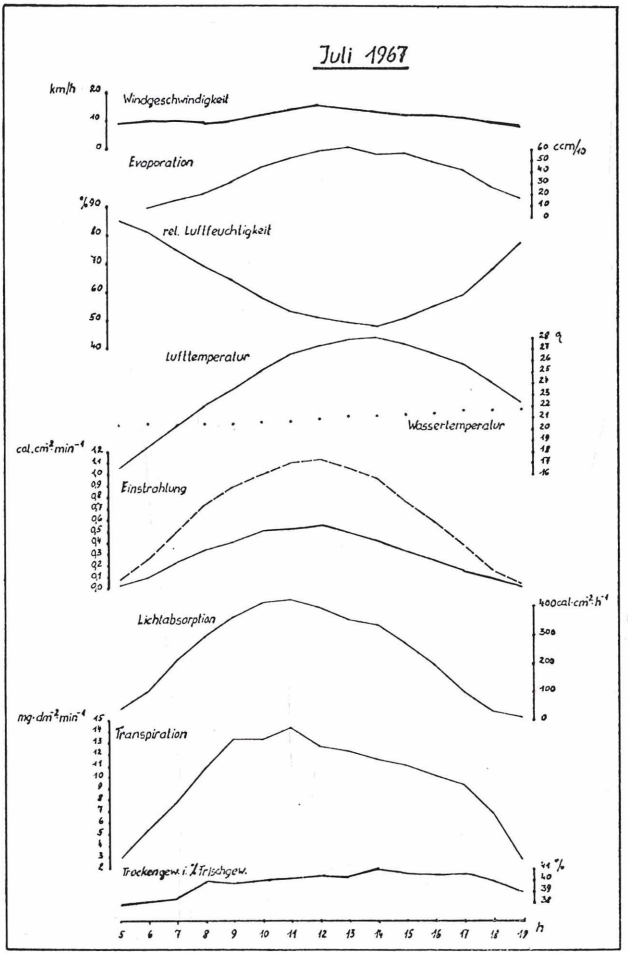


Abb. 24: die gemessenen Transpirationsmittel, Juli 1967

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

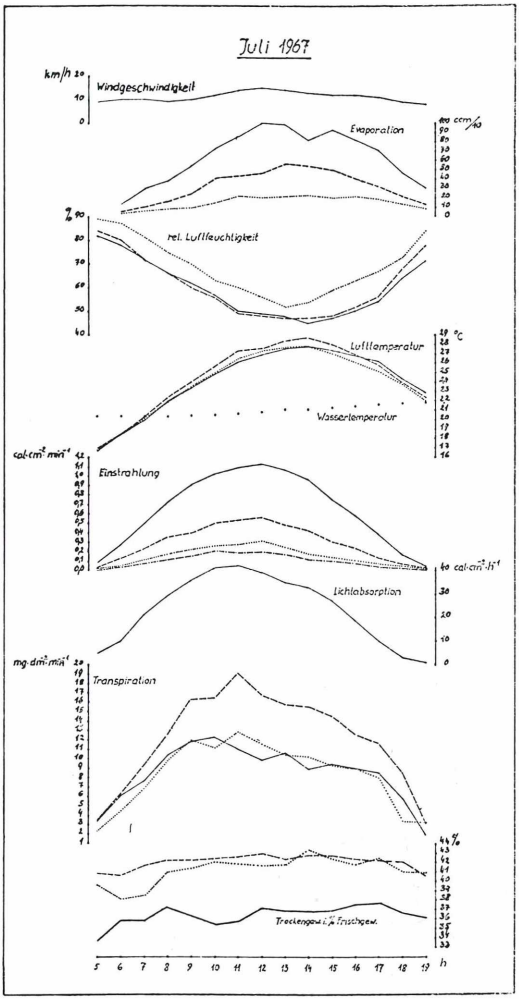


Abb. 25: die gemessenen Transpirationsmittel unter Berücksichtigung der Zonierung; Juli 1967

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

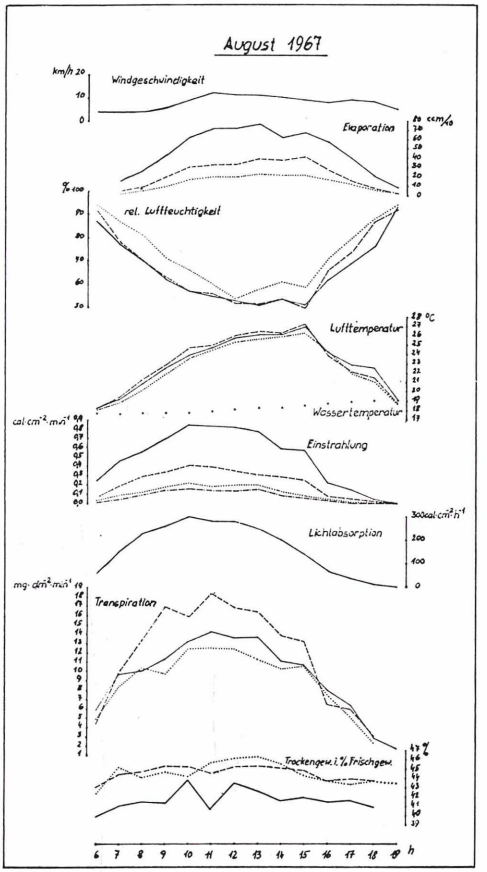


Abb. 26: die gemessenen Transpirationsmittel unter Berücksichtigung der Zonierung; August 1967

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

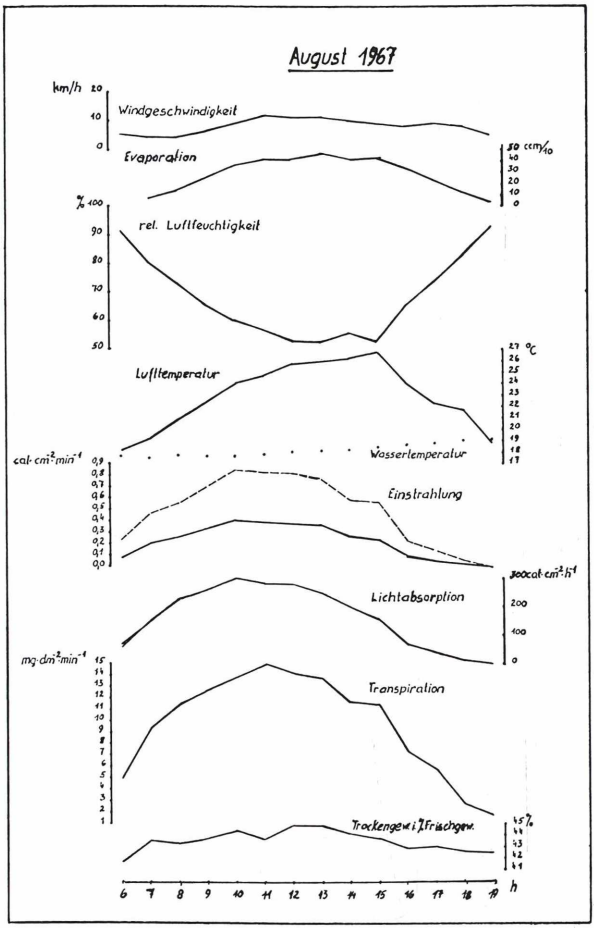


Abb. 27: die gemessenen Transpirationsmittel, August 1967

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

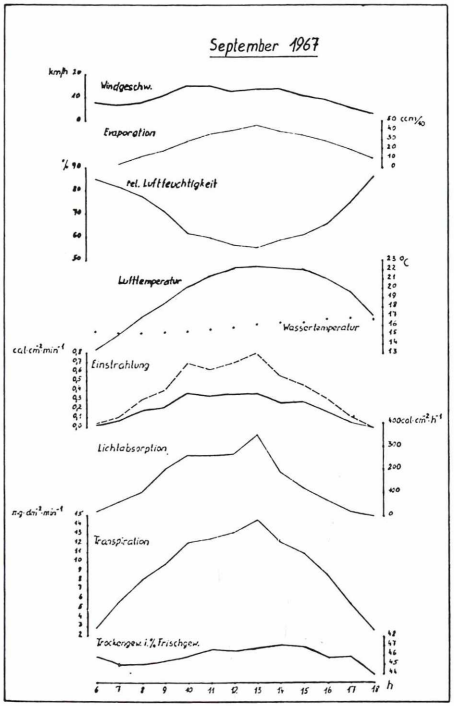


Abb. 28: die gemessenen Transpirationsmittel unter Berücksichtigung der Zonierung; September 1967

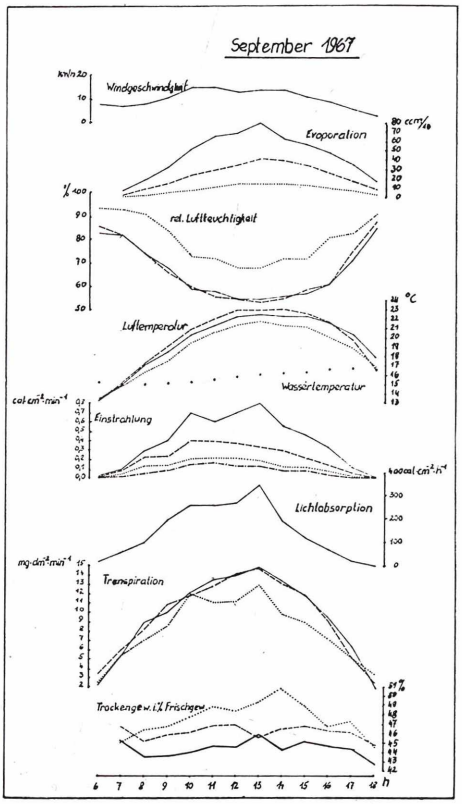


Abb. 29: die gemessenen Transpirationsmittel, September 1967

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

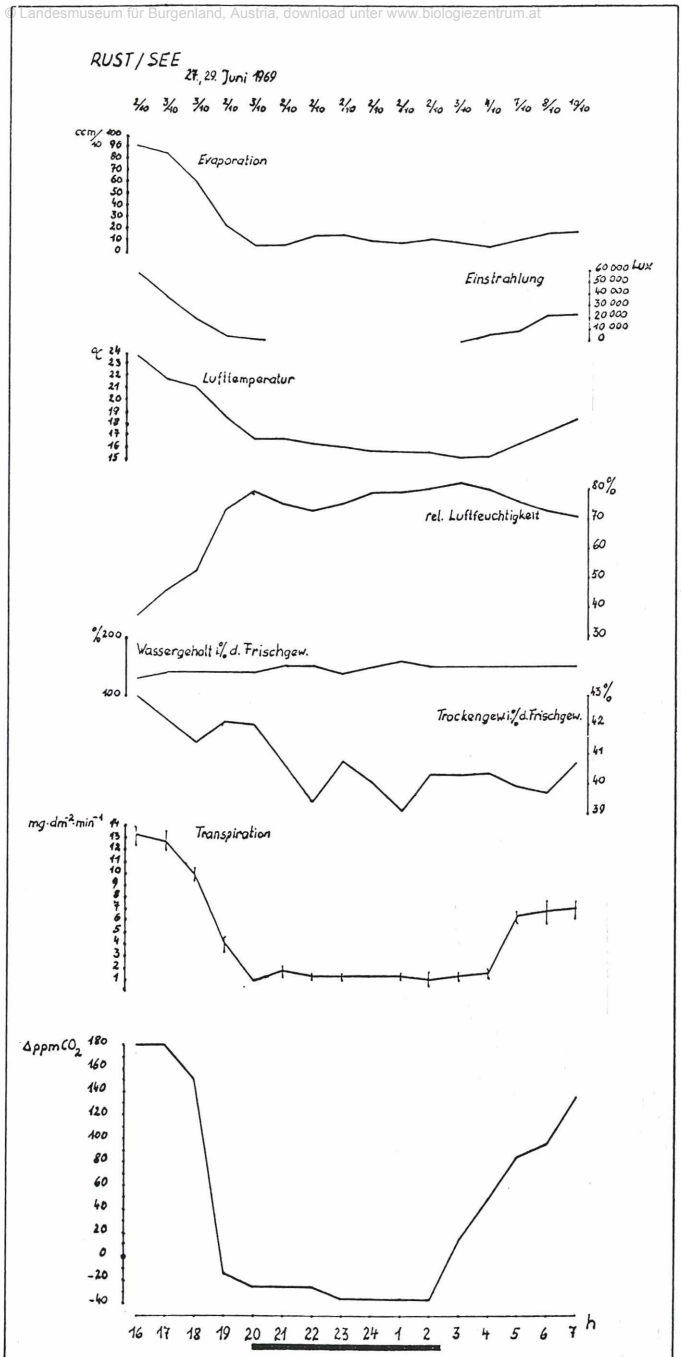


Abb. 30: die Transpiration während der Nachtstunden

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

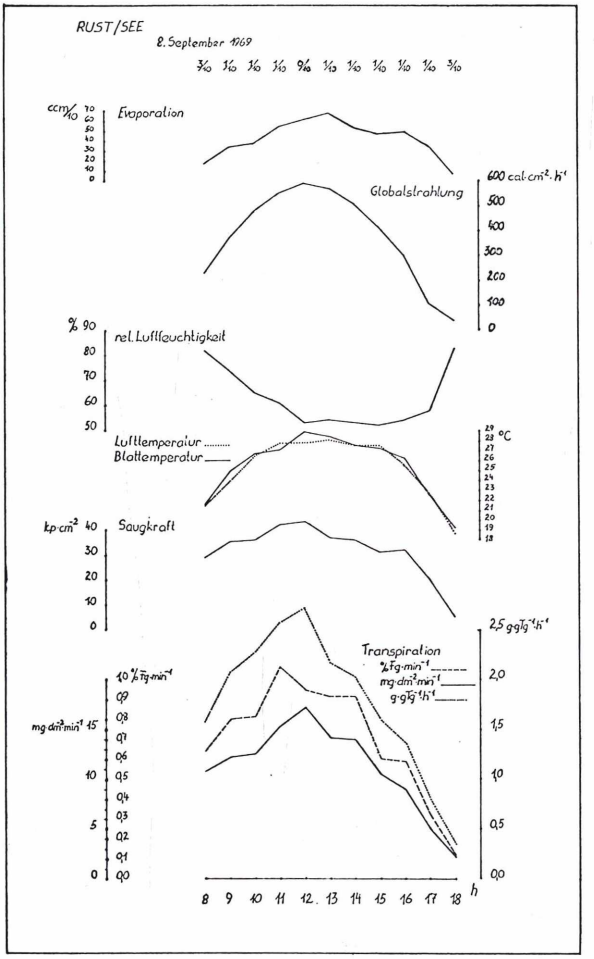


Abb. 31: Transpiration und Blattemperatur

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

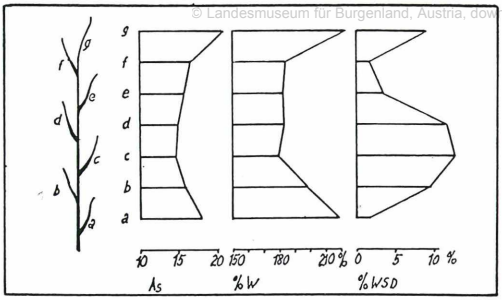


Abb. 32: Wassersättigungsdefizit in verschiedener Höhe an ein und derselben Pflanze (RYCHNOVSKA 1967)

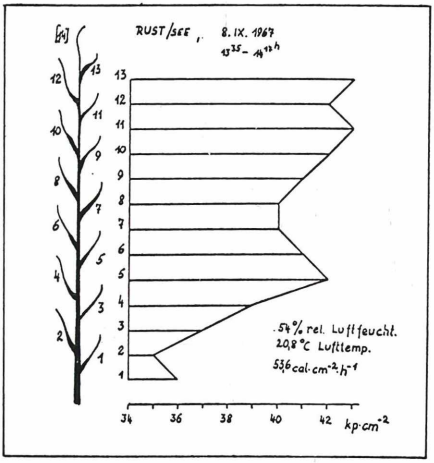


Abb. 33: Tagesverlauf der Saugkraft, Rust/See

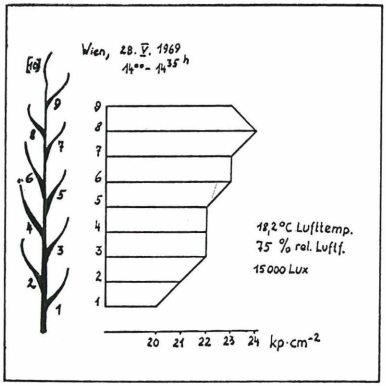


Abb. 34: Tagesverlauf der Saugkraft, Wien

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

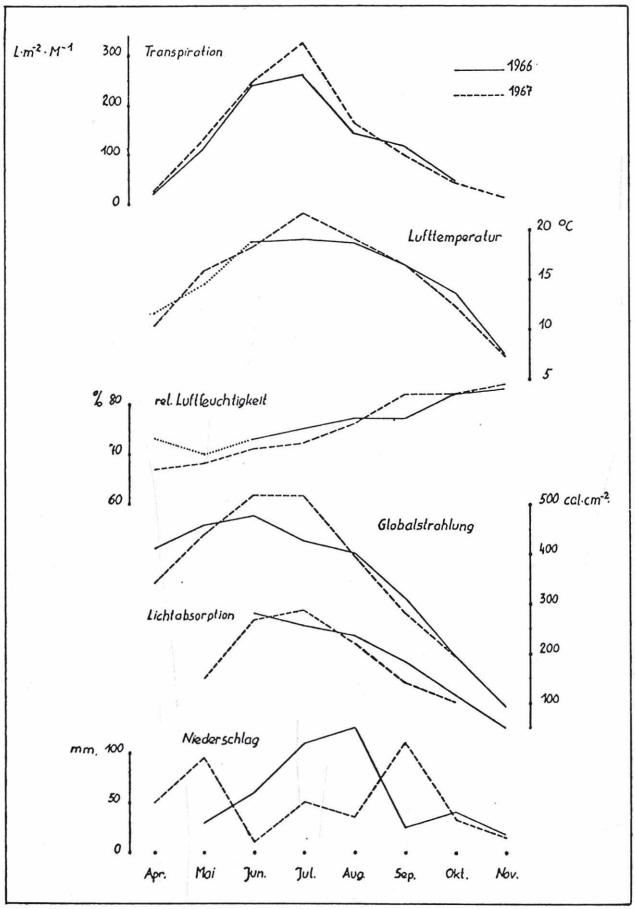


Abb. 35: der monatliche Wasserverbrauch des geschlossenen Schilfbestandes

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

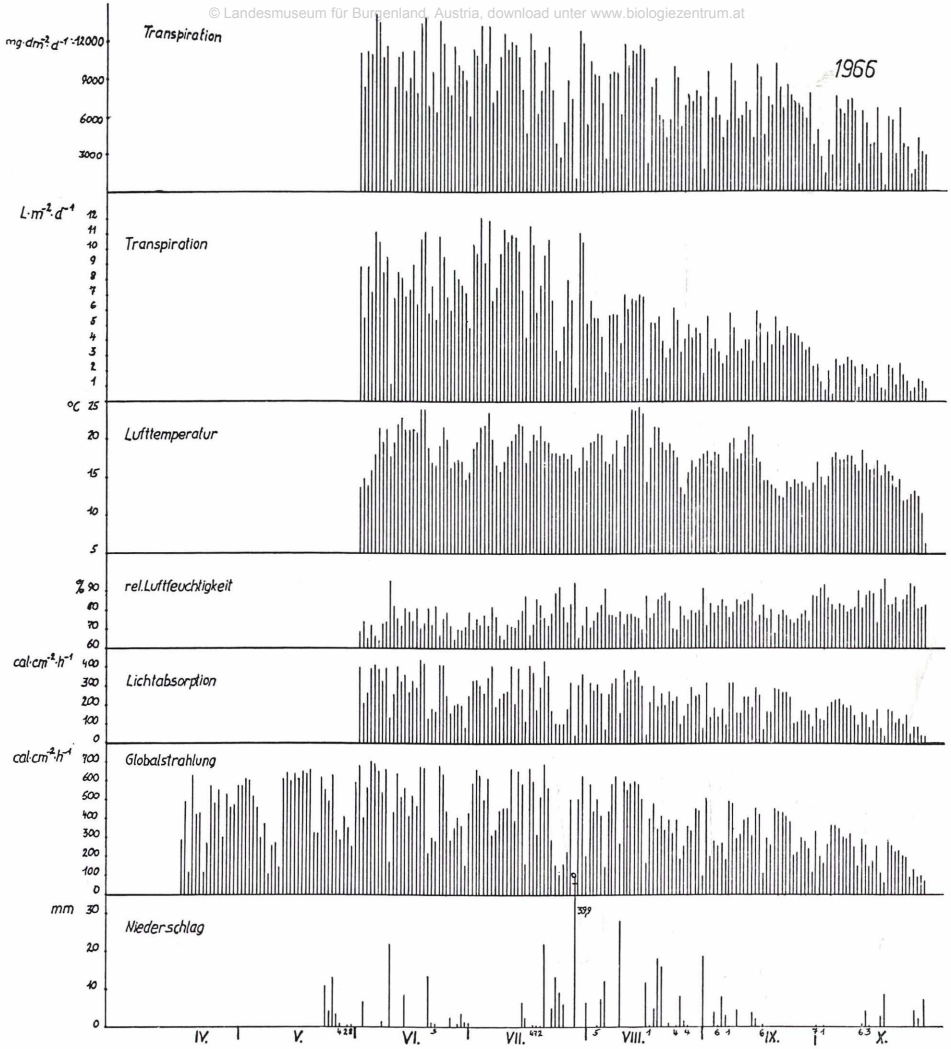


Abb. 36: der jährliche Verlauf der Transpiration der Vegetationsperiode 1966

© Landesmuseum für Burgenland, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

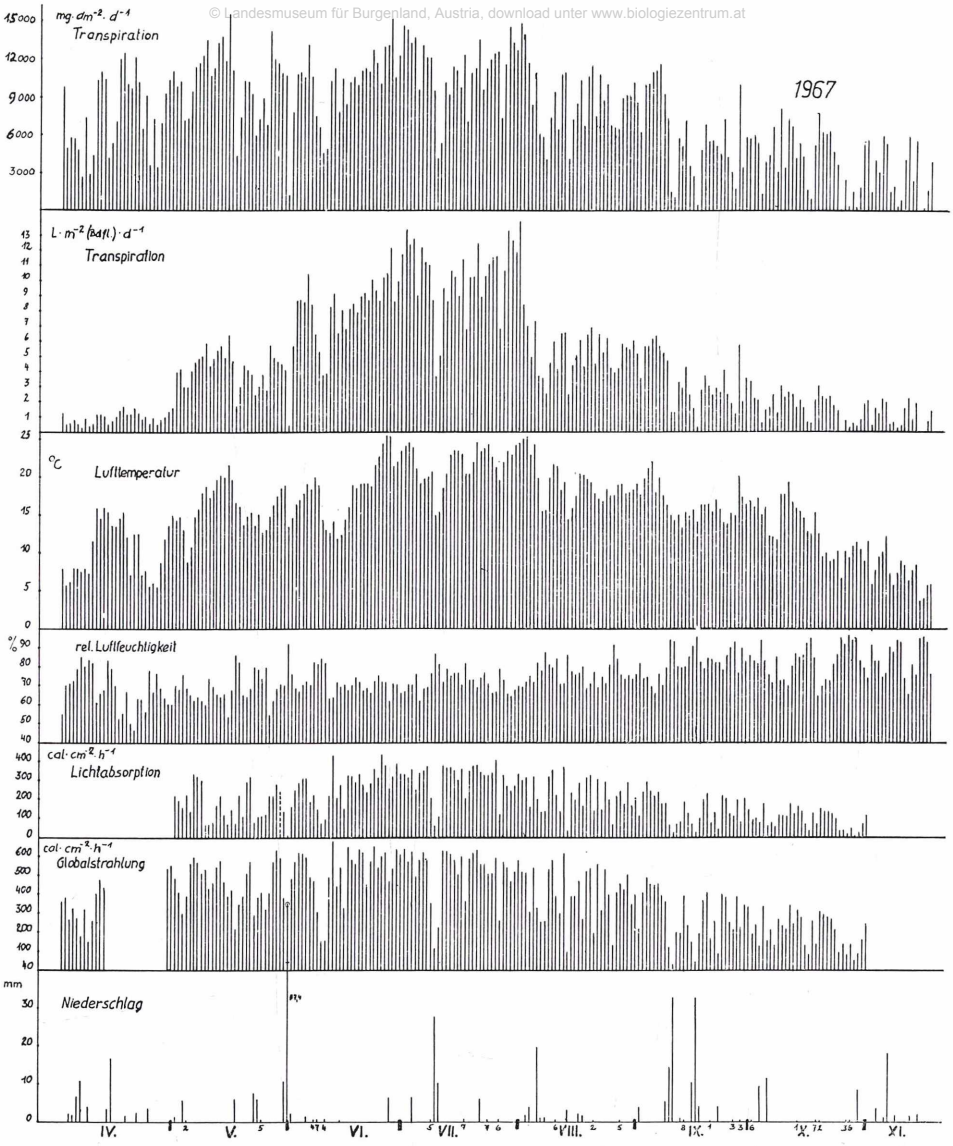


Abb. 37: der jährliche Verlauf der Transpiration der Vegetationsperiode 1967

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

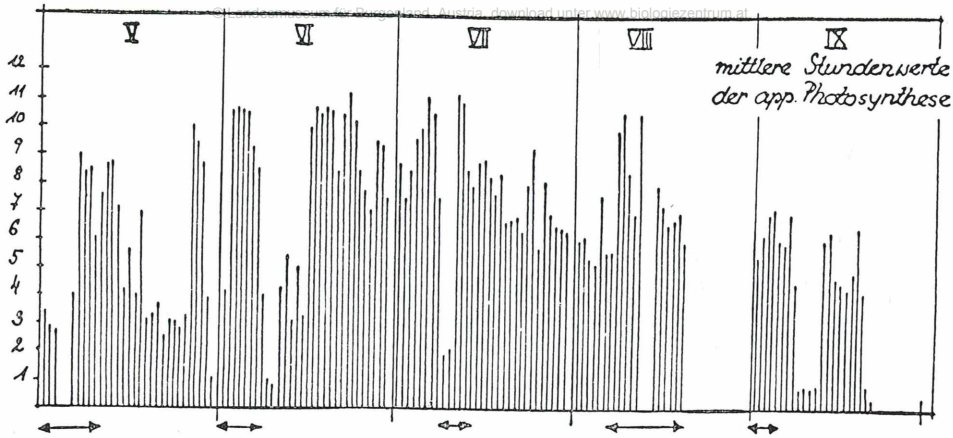
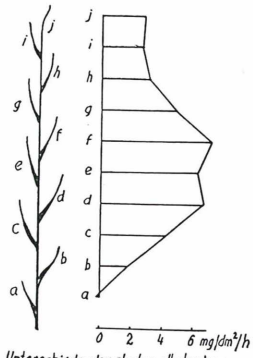


Abb. 38: der jährliche Verlauf der apparenten Photosynthese (BURIAN 1969)



Unterschiede der photosynthetischen Kapazität der Blätter entsprechend der Insertionshöhe

Abb. 39: die photosynthetische Kapazität bei Phragmites comm. (RYCHNOVSKA 1967)

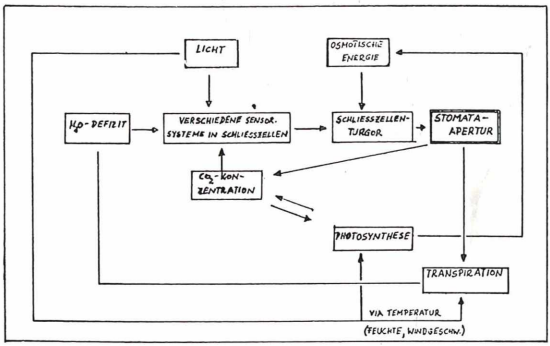


Abb. 40: erweitertes Blockschema für an den Spaltöffnungen beteiligte Faktoren und ihre Wechselwirkung (nach APEL 1966)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Wissenschaftliche Arbeiten aus dem Burgenland

Jahr/Year: 1970

Band/Volume: 044

Autor(en)/Author(s): Tuschl Peter, Biebl Richard

Artikel/Article: Die Transpiration von Phragmites communis Trin. im geschlossenen Bestand des Neusiedler Sees. 126-186