Klimabedingte Variationen anatomischer Holzeigenschaften der Waldkiefer (*Pinus sylvestris* L.) unter Berücksichtigung eines Anstiegs der atmosphärischen CO₂ – Konzentration

vorgelegt von Diplom-Biologe Daniel Ziche

aus Potsdam

an der Fakultät VI – Planen, Bauen, Umwelt der Technischen Universität Berlin zur Erlangung des akademischen Grades

> Doktor der Naturwissenschaften - Dr. rer. nat. -

genehmigte Dissertation

Promotionsausschuss:

Vorsitzender: Prof. Dr. B.-M. Wilke Berichter: Prof. Dr. D. Overdieck Berichter: Prof. Dr. D. Scherer Berichter: Prof. Dr. D. Eckstein

Tag der wissenschaftlichen Aussprache: 25. Juli 2008

Berlin 2008 D83

Danksagung

Zunächst danke ich meiner Frau, der Dipl.-Biologin Jeanette Bohnke. Sie war mir die ganze Zeit über eine große Stütze. Durch ihre kritische und zeitintensive Durchsicht meines Manuskripts lieferte sie mir wertvolle Anregungen für die Arbeit.

Weiterhin möchte ich mich besonders bei Prof. Dr. Dieter Overdieck bedanken, in dessen Fachgebiet ich Gelegenheit hatte, diese Dissertation zu verfassen. Von ihm bekam ich stets engagierte Unterstützung bei meiner Forschungsarbeit und er war mir bei allen Fragen und Problemen ein hilfreicher Ansprechpartner.

Bedanken möchte ich mich auch bei allen Projektpartnern des EU-Projektes "MEFYQUE" (QLKS-CT-2001-2004) und dabei besonders bei dem Projektkoordinator Prof. Dr. Sam Evans von der Forestry Comission in Großbritannien. Durch meine Mitarbeit in diesem Projekt bekam ich sehr viele wertvolle Anregungen, die mir bei der Konzeption der Dissertation eine wichtige Hilfe waren. Weiterhin konnte ich Daten, die ich mit Mitteln dieses Projektes erhoben hatte, für meine Dissertation nutzen.

Besonders bedanken möchte ich mich auch bei Dr. Uwe Heussner, dem Leiter des dendrochronologischen Labors des Deutschen Archäologischen Instituts, für seine dauerhafte Bereitschaft mich in allen Fragen zur Jahrringkunde mit seinem Fachwissen zu unterstützen und mir, wenn nötig, seine Messeinrichtung zur Verfügung zu stellen.

Dank gebührt den Mitarbeitern des Instituts für Holzbiologie der ehemaligen Bundesanstalt für Forst- und Holzwirtschaft in Hamburg unter der damaligen Leitung von Prof. Dr. Dieter Eckstein für die freundliche Aufnahme in ihren Laboren und den Schnellkurs in Präparationstechniken für die Holzanatomie.

Im Rahmen des "MEFYQUE"-Projektes folgte ich der freundlichen Einladung von Prof. Dr. Joris van Acker in das "Department of Forest and Water Management" der Universität Gent / Belgien. Während des dortigen Aufenthaltes bekam ich wertvolle Anregungen für meine Arbeit.

Den Mitarbeitern der Abt. Forstliche Umweltkontrolle der Landesforstanstalt Eberswalde sei gedankt für die freundliche Bereitstellung der Grunewald - Daten aus dem UN/ECE ICP Forests Level II Forest Health Monitoring Network.

Des Weiteren sei den Mitarbeitern der Abt. Waldwachstum der Landesforstanstalt Eberswalde für ihre Unterstützung bei der Bestandsaufnahme und insbesondere Annett Degenhardt für die freundliche Bereitstellung des Auswertungsprogammes "Bestand" im Grunewald gedankt.

Bedanken möchte ich mich auch bei Prof. Dr. Joachim Erber vom Fachgebiet Neurobiologie des Instituts für Ökologie der TU Berlin sowie seinem Mitarbeiter Dr. Stephan Haupt für die freundliche Bereitstellung des Arbeitsplatzes am Rotationsmikrotom.

Ein besonderer Dank geht auch an Prof. Dr. Dieter Scherer und seinen Mitarbeitern vom Fachgebiet Klimatologie des Instituts für Ökologie der TU Berlin, insbesondere an Hartmut Küster, für die freundliche Bereitstellung der meteorologischen Daten aus dem Grunewald.

Bei Ingo Sucheland, Karin Fenselau und Anita Kirchner möchte ich mich für die vielseitige technische Unterstützung bedanken.

Von Dr. Joern Strassemeyer erhielt ich eine funktionsfähige IT-Umgebung und große Unterstützung bei dem Erlernen des Statistikprogramms SAS.

Für ihre stets gewissenhafte und zuverlässige Mitarbeit bei den Bestandsaufnahmen im Grunewald, bei der Probennahme, bei den Präparations- und Messarbeiten und bei der Literaturrecherche möchte ich mich besonders bei den studentischen Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen Nathalie Fremont, Stefanie Krohn und Hauke Schmitt sowie den wissenschaftlichen Mitarbeiterinnen Ina Säumel und Sandra Fimpel bedanken.

Schließlich möchte ich mich an dieser Stelle bei den Mitgliedern des Promotionsausschusses, den Professoren Dieter Overdieck, Dieter Scherer, Dieter Eckstein und Bernd-Michael Wilke, für ihre Bereitschaft, sich mit meiner Arbeit zu befassen, bedanken.

Zusammenfassung

Vor dem Hintergrund des Klimawandels war es das Ziel der Arbeit den Einfluss des Klimas auf den Holzzuwachs und anatomische Holzeigenschaften intraanuell zu untersuchen. Die Untersuchungen wurden an Waldkiefern (Pinus sylvestris) im Berliner Grunewald während drei Vegetationsperioden durchgeführt. Dabei wurden in 14-tägigen Intervallen der Zuwachs von Probebäumen gemessen und Gewebeproben entnommen, an denen der Zellzuwachs gemessen wurde. Der intraanuelle Zuwachsverlauf wurde mittels der Gompertz-Funktion dargestellt und der Einfluss meteorologischer Variablen auf den Holzzuwachs und die anatomischen Holzeigenschaften mittels partieller Regression untersucht. Die Zuwachsrate war vom Niederschlag und von der klimatischen Wasserbilanz beeinflusst. Auf die Zellbildungsrate übten Temperatur und Tageslänge sowie die klimatische Wasserbilanz einen positiven Einfluss aus. Die verschiedenen Baumindividuen erreichten jährlich innerhalb eines engen Zeitraums maximale Zuwachsraten. Zwischen den Jahren wichen die Zeiten der maximalen Zuwachsraten aber voneinander ab. Die Konkurrenzkraft eines Baumes hatte keinen Einfluss auf den Zeitpunkt der maximalen Zuwachsraten. Die Zell- und Lumendurchmesser nahmen mit steigender Temperatur ab und zeigten eine positive Reaktion auf Tageslänge, Niederschlag, bzw. klimatische Wasserbilanz. Zellwanddicke und Wandigkeit stiegen mit steigender Temperatur und abnehmender Tageslänge. Wurde der Zusammenhang zwischen den histometrischen zu den meteorologischen Messgrößen ausschließlich für das Spätholz untersucht, so unterschieden sich die Ergebnisse dahingehend, dass sich kein signifikanter Zusammenhang mehr zwischen dem radialen Zelldurchmesser und der Temperatur ergab. Die ersten Spätholzzellen traten in zwei Jahren in der zweiten Junihälfte und im dritten Jahr in der ersten Julihälfte in die Zellreifungszone ein. In allen drei Jahren sank der Durchmesser der Zellen in der Zellreifungszone bereits in der zweiten Junihälfte unter 30 µm. Die Zellen waren damit deutlich schmaler als zu Beginn der Vegetationsperiode.

Die Freilanduntersuchungen wurden mit einem Experiment unter kontrollierten Bedingungen kombiniert. Dies war notwendig, um den Einfluss erhöhter atmosphärischer CO_2 – Konzentrationen und ihre Wechselwirkung mit der Temperatur untersuchen zu können. Dafür wurden junge Waldkiefern drei Jahre lang in zehn Phytotron - Kammern angezogen. In fünf der Kammern wurde von April bis Oktober die CO_2 - Konzentration auf ~700 µmol mol⁻¹ angehoben. Die Temperaturniveaus wurden auf fünf Stufen von -4 °C bis +4 °C relativ zum monatlichen Langzeitmittelwert in Berlin-Dahlem eingeregelt. Die zusätzliche CO_2 – Zufuhr erhöhte die Biomasse um 23%. Diese Erhöhung war hauptsächlich auf eine Erhöhung der Nadelbiomasse des jüngsten Jahrganges und einem Anstieg der Zweigbiomasse zurückzuführen. Die unterschiedlichen Temperaturbehandlungsstufen hatten keinen Effekt

auf das Allokationsmuster und die Biomasse. Die Jahrringe des dritten Versuchsjahres waren bei erhöhter CO₂ - Konzentration breiter. Die Behandlungsstufen hatten keinen Effekt auf die Holzdichte. Auf die histometrischen Messgrößen war kein CO2 - Effekt zu verzeichnen. Eine höhere Temperatur hatte kleinere Spätholzzellen und dünnere Zellwände zur Folge. Der Zellwandflächenanteil im Spätholz wurde nicht von der Temperatur beeinflusst, im Frühholz war eine leicht abnehmende Tendenz erkennbar. Der Temperatureffekt auf die histometrischen Messgrößen war unabhängig von der Wachstumsrate und dem Zeiteffekt. Die Harzkanaldichte nahm mit steigender Temperatur zu. Die Markstrahldichte wurde von den unterschiedlichen Behandlungsstufen nicht beeinflusst. Auf alle Holzeigenschaften war ein deutlicher Zeiteffekt festzustellen, d.h. die Merkmale unterschieden sich zwischen den beiden untersuchten Jahren signifikant. Die Ergebnisse zeigen, dass die in der Region Nordostdeutschlands durch den Klimawandel bedingte Häufung extremer Hitze und Trockenperioden zu einer Abnahme der Zell- und Lumendurchmesser führen wird. Ein Anstieg der atmosphärischen CO₂ – Konzentration hat keinen direkten Effekt auf die anatomischen Holzeigenschaften juveniler Waldkiefern.

Schlüsselwörter: Waldkiefer, *Pinus sylvestris* L., Wachstum, Biomasse, Holzanatomie, Xylem, Tracheiden, Histometrie, anatomische Holzeigenschaften, quantitative Gewebemerkmale, digitale Bildanalyse, intraanueller Zuwachs, Holzbildung, Spätholz, CO₂, Klimawandel, Temperatur, Klimatische Wasserbilanz

Extended summary

It is necessary to know the climatic impact on wood formation and wood anatomy for predicting the effects of global change on wood properties. Wood formation is affected by environmental factors. This is well known by studies on the response of tree ring growth to climate. Nevertheless, these studies have a low intra-annual time resolution. For predicting micro-allocation patterns within a tree ring, information about wood formation throughout the vegetation period is needed. Therefore the climate impact on wood formation and wood anatomy of Scots pine on an intra-annual timescale in the years 2002, 2003 and 2005 was studied. Wood was sampled from selected trees in a 55 - year - old Scots pine plantation in North East Germany. The sampling was done in 14 – day intervals by an intact tissue sampling method. Furthermore, the increment was measured by banddendrometers. The samples, which were 2 mm in diameter, were embedded in glycolmethacrylat, cut with a rotation microtome in 6 – 8 µm thick sections and stained with Giemsa solution. For the current year growth ring the radial diameter of lumen and total cell of cells in three radial rows per sample were measured. The cell wall thickness of the tangential cell walls and the Mork's index was calculated. The measurements were restricted to fully enlarged cells. Furthermore, the cells were distinguished between fully enlarged and fully maturated cells. The radial increment and the increment of cells throughout each vegetation period were calculated using the Gompertz – function. With this data newly enlarged and maturated cells were identified for each sampling interval. Meteorological data were derived from a nearby weather station. The mean and sum soil temperature, precipitation, radiation, vapour pressure deficit of the air, day length and climatic water balance was calculated for each sampling interval and standardised. A partial regression was applied to study the impact of each meteorological variable on the wood anatomical features and increment independently of the other variables. The data of diameter and cell increment fitted well to the Gompertz function. The cell increment was positively affected by temperature (partial coefficient (β_c) = 0.050 ± 0.013 cells d⁻¹, r = 0.52, p < 0.01), day length ($\beta_c = 0.043 \pm 0.011$ cells d⁻¹, r = 0.48, p < 0.01) and climatic water balance (β_c = 0.046 ± 0.011 cells d⁻¹, r = 0.62, p < 0.01). The increment measured by banddendrometers responded positively to precipitation ($\beta_c = 1.3 \pm$ 0.3 mm d⁻¹10⁻³, r = 0.75, p < 0.001), climatic water balance ($\beta_c = 0.4 \pm 0.2$ mm d⁻¹10⁻³, r = 0.57, p < 0.01) and day length ($\beta_c = 0.4 \pm 0.2$ mm d⁻¹10⁻³, r = 0.61, p < 0.001). The time of maximum growth estimated by the banddenrometer differed between the years. Cell diameter ($\beta_c = -5.4 \pm 0.9 \mu m$, r = -0.76, p < 0.001) and lumen diameter ($\beta_c = -6.7 \pm 0.7$ μ m, r = -0.92, p < 0.001) responded negatively to temperature, while cell wall thickness (β_c =

1.5 ± 0.2 µm, r = 0.86, p < 0.001) and Mork's index ($\beta_c = 0.15 \pm 0.02 \mu m \mu m^{-1}$, r = 0.84, p < 0.001) were positively affected. Day length had a positive impact on cell diameter ($\beta_c = 2.8 \pm$

0.8 µm, r = 0.58, p < 0.001) and lumen diameter ($\beta_c = 6.6 \pm 0.6 \mu$ m, r = 0.86, p < 0.001) and a negative impact on cell wall thickness ($\beta_c = -1.4 \pm 0.2 \mu$ m, r = -0.85, p < 0.001) and Mork's index ($\beta_c = -0.23 \pm 0.02 \mu$ m µm⁻¹, r = -0.92, p < 0.001). Precipitation had only a positive impact on lumen diameter ($\beta_c = 1.8 \pm 0.6 \mu$ m, r = 0.52, p < 0.01) while climatic water balance had a positive impact on cell diameter ($\beta_c = 1.8 \pm 0.7 \mu$ m, r = 0.42, p < 0.05) and lumen diameter ($\beta_c = 1.2 \pm 0.6 \mu$ m, r = 0.36, p < 0.05). The restriction of the partial regression on latewood caused less change in the outcome: in latewood cell diameter did not respond to soil temperature. In earlywood alone wood anatomical properties were not significantly affected by climate. Each year the radial cell diameter decreased significantly below the diameter of earlywood cells during the second half of June.

To study the temperature effect on tree growth, mass allocation and wood anatomical properties along a long term temperature gradient and in combination with increased atmospheric CO₂-concentration young *Pinus sylvestris* saplings were grown for three years in ten phytotron chambers and in the field (control). Five of ten chambers were supplied with additional CO₂, maintaining a concentration of ~ 700 µmol mol⁻¹ CO₂. Temperature levels in the chambers ranged in steps of 2 °C from -4 °C to +4 °C relative to the long-term monthly (day and night) air temperature mean levels in Berlin-Dahlem. Substrate was medium fertile and soil moisture and air humidity was kept constant. After three years the plants were harvested and the dry mass of their compartments were estimated. From a stem section 2 cm above ground 20 µm thick cross sections of wood were cut by a sliding microtome. The sections were stained with safranin and astrablue and mounted in Euparal. For measuring wood anatomical properties automatical procedures for digital image analysis were developed. Wood anatomical properties were measured along radial transects of the last two growth rings of each tree.

After three years above-ground biomass was increased by 23% at elevated CO₂ (ANCOVA, p < 0.05). The increase of biomass resulted from an increase of current year needle biomass of 23% and branch biomass of 32%. Stem and root biomass was not significantly affected by CO₂ and temperature. The CO₂ effect on biomass was independent from initial tree size. Temperature had no effect on biomass. The allocation pattern parameters root / shoot-ratio, LWR and twig / stem ratio were not affected by the temperature and CO₂ treatment, but compared to the field control the LWR was 20% higher in the phytotron chambers. Wood density was not changed by the treatments but was 13% lower in the field control than in the chambers. In the second year of the experiment there was no effect on tree ring width, but in the third year the rings were 10% wider at elevated CO₂.

Wood anatomical properties were not affected by CO_2 but by temperature. In the last two years of the experiment the thickness of latewood cell walls declined by 11% and of earlywood cell walls by 13% with increasing temperature. Furthermore, comparing the lowest

temperature treatment with the highest, the plants responded to increasing temperature with a decrease of latewood cell area of 8% in the 2nd year and 16% in the 3rd year. In the 3rd year the ratio of cell wall area/total cell area in earlywood was 10% smaller at the highest temperature treatment compared to the lowest. The theoretical conductivity was not affected by the treatments. The resin canal density was at the highest temperature treatment 29% higher in the 2nd year and 16% in the 3rd year compared to the lowest temperature treatment. Wood ray density was neither affected by temperature, nor by CO₂. Between the 2nd year and the 3rd year of the experiment all wood anatomical properties changed significantly. The temperature effect on wood anatomical properties was statistically independent from initial tree diameter and from the time effect.

The results of both parts of the work show that climate has an impact on wood anatomical properties. Temperature increase and water shortage lead to smaller cells and cell lumina. This will have an impact on the density and hydraulic conductivity of the wood. The effect of enhanced atmospheric CO_2 - concentrations on wood anatomical properties of softwoods seems to be an indirect effect. An acceleration of growth rate due to CO_2 enhancement causes differences in wood anatomical properties.

Keywords: Scots pine, *Pinus sylvestris* L., growth, biomass, wood anatomy, xylem, tracheids, wood anatomical properties, quantitative wood anatomy, digital image analysis, wood formation, latewood, global change, climate, atmospheric CO₂ concentration, temperature, precipitation, climatic water balance.

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	2
Zusammenfassung	4
Extended summary	6
Inhaltsverzeichnis	9
1. Einleitung	12
2. Material & Methoden	18
2.1 Intraanuelle Dynamik der Holzbildung	18
2.1.1 Untersuchungsgebiet	18
2.1.2 Bestandscharakteristika	20
2.1.3 Entnahme der Holzproben	21
2.1.4 Präparation	22
2.1.5 Messungen von quantitativen Gewebemerkmalen	23
2.1.6 Auswertung	23
2.1.6.1 Mathematische Darstellung des intraanuellen Zuwachsverlaufs	23
2.1.6.2 Zuwachsraten	25
2.1.6.3 Berechnung histometrischer Messgrößen neugebildeter Zellen	25
2.1.6.4 Beginn der Spätholzbildung	26
2.1.6.5 Aufbereitung der meteorologischen Messgrößen	27
2.1.6.6 Regression zwischen dem intraanuellen Zuwachs und den Zelleigenschafte	n
mit den meteorologischen Variablen	29
2.2 CO ₂ x Temperatur Experiment	30
2.2.1 Herkunft des Pflanzenmaterials	30
2.2.2 Versuchsaufbau	31
2.2.2.1 Aufbau der Versuchsanlage	31
2.2.2.2 Experimentelles Design	31
2.2.2.3 Versuchsdauer	32
2.2.3 Messung der Jahrringbreite und Holzdichte	34
2.2.4 Präparationsmethoden	34
2.2.5 Geräte und Aufbau	34
2.2.6 Digitale Bildanalyse	35
2.2.6.1 Graubildbearbeitung	35
2.2.6.2 Segmentierung	35

2.2.6.3 Binärbildbearbeitung	. 36
2.2.6.4 Messungen	. 37
2.2.6.5 Automatisierung des Programmablaufs	. 38
2.2.6.6 Messung radialer Profile	. 39
2.2.6.7 Datenverarbeitung	. 41
2.2.6.8 Qualitätsbestimmung der Segmentierungsmethoden	. 41
2.2.6.8.1 Methode	. 41
2.2.6.8.2 Messgenauigkeit der Methode	. 42
2.2.6.8.3 Ergebnisse der Fehlerbetrachtung	. 42
2.2.7 Bestimmung der Holzstrahl- und Harzkanaldichte	. 45
2.2.8 Statistische Auswertungen	. 45
3. Ergebnisse	. 46
3.1 Untersuchungen zu Wachstum und Holzbildung 55 - jähriger Kiefern	. 46
3.1.1 Bestandesstruktur und –entwicklung	. 46
3.1.2 Untersuchungen zur intraanuellen Dynamik der Holzbildung	. 50
3.1.2.1 Verlauf des Stammdickenwachstums	. 50
3.1.2.1.1 Zuwachsmessungen mit den Dendrometern an 38 Probebäumen	. 51
3.1.2.1.2 Zuwachsmessungen an den Holzproben	. 53
3.1.2.2 Multikollinearität zwischen den meteorologischen Variablen	. 58
3.1.2.3 Abhängigkeit der Stammzuwachsrate von den meteorologischen Variablen	61
3.1.2.3.1 Bestimmung der Abhängigkeit der Stammzuwachsrate von den	
meteorologischen Variablen anhand der Ablesungen der Banddendrometer	61
3.1.2.3.2 Bestimmung der Abhängigkeit der Stammzuwachsrate von den	
meteorologischen Variablen anhand der Messungen an den Holzproben	. 62
3.1.2.4 Variationen quantitativer Gewebemerkmale im Jahresverlauf	. 64
3.1.2.4.1 Der Beginn der Spätholzbildung	. 64
3.1.2.4.2 Werte für Frühholz und Spätholz	. 66
3.1.2.4.3 Abhängigkeit der quantitativer Gewebemerkmale von den	
meteorologischen Variablen	. 68
3.1.3 Zusammenfassung	. 73
3.2 CO ₂ x Temperatur - Experiment	. 75
3.2.1 Biomasse	. 75
3.2.2 Jahrringbreite und Holzdichte	. 77
3.2.3 Anatomie	. 78
3.2.3.1 Unterschiede zwischen den Versuchsjahren	. 87
3.2.3.2 Einfluss von CO ₂	. 89
3.2.3.3 Einfluss der Temperatur	. 89

3.2.3.4 CO ₂ x Temperatur - Effekte	91
3.2.3.5 Unterschiede zu der Feldkontrolle	91
3.2.4 Zusammenfassung	95
4. Diskussion	
4.1 Diskussion der Methoden	
4.1.1 Probenentnahme und Präparation zur intraanuellen Analyse	
4.1.2 Mathematische Darstellung des intraanuellen Zuwachses	
4.1.3 Einsatz der digitalen Bildanalyse	97
4.2 Diskussion der Ergebnisse der intraanuellen Wachstumsanalysen	
4.2.1 Zuwachs	99
4.2.2 Beginn der Spätholzbildung	102
4.2.3 Anatomische Holzeigenschaften	104
4.3 Diskussion der Ergebnisse aus dem CO ₂ x Temperatur - Experiment	108
4.3.1 Wachstum und Biomasseallokation	108
4.3.2 Anatomische Holzeigenschaften	109
4.3.2.1 Zelleigenschaften	109
4.3.2.2 Harzkanal- und Holzstrahldichte	112
4.4 Synthese und Ausblicke	113
Abbildungsverzeichnis	116
Tabellenverzeichnis	118
Verzeichnis der im Text verwendeten Abkürzungen	119
Literaturverzeichnis	120

1. Einleitung

Die umweltbedingte Variabilität von Holzeigenschaften rückt bei Forstplanern angesichts einer weltweit steigenden Nachfrage nach Nutzholz und angesichts des Klimawandels immer mehr in den Vordergrund. Die Vorhersage der standortbedingten Holzeigenschaften kann die Effizienz der Holzproduktion zu verbessern. Um Änderungen der helfen, Holzeigenschaften vor dem Hintergrund des Klimawandels vorhersagen zu können, muss deren klimabedingte Variabilität erforscht werden. Eine grundlegende Holzeigenschaft ist die räumliche Verteilung des Zellwandmaterials im Holzkörper. Daher soll die vorliegende Arbeit das Augenmerk auf die Abhängigkeit von anatomischen Holzeigenschaften vom Witterungsverlauf richten. Obwohl in den letzten zwei Dekaden der Einfluss des "Global Change" auf das Wachstum und die Physiologie von Gehölzen in den Brennpunkt der Forschung gerückt ist, wurden Fragen zur Auswirkung des Klimawandels speziell auf Holzeigenschaften nur am Rande untersucht. Insbesondere wurde vernachlässigt, die kombinierte Wirkung von Temperaturänderung und CO₂ - Erhöhung auf die Holzeigenschaften zu untersuchen, was ebenfalls Gegenstand der in dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen ist.

Für die Untersuchung der klimabedingten Variabilität der Holzeigenschaften wurde die Waldkiefer (Pinus sylvestris L.) ausgewählt. Sie ist nicht nur in der Region Nordostdeutschland eine wichtige Forstbaumart, sondern einer der am weitesten verbreiteten Bäume in Eurasien und einer der bedeutendsten Forstbäume. Ihr Verbreitungsgebiet reicht von der Sierra Nevada in Spanien bis nach Jakutien. Sie gehört damit zu den Bäumen mit der weltweit größten Verbreitung (KINDEL 1995). Selbst kleine Änderungen der Holzeigenschaften dieser Baumart hätten daher ökonomisch wie auch ökologisch das Potenzial, große Wirkungen zu entfalten. In Zukunft wird auch die Waldkiefer in ihrem Verbreitungsgebiet veränderten klimatischen Bedingungen ausgesetzt sein. Der vierte Sachstandsbericht des "Intergovernmental Panel of Climate Change" der Vereinten Nationen geht bis zum Jahre 2100 im A1B - CO₂ - Emissionsszenarium von einem globalen Temperaturanstieg von 1,7 – 4,4°C aus (IPCC 2007). Für die Region Berlin-Brandenburg wurde ein wahrscheinliches Zukunftsszenarium mit einem vorgegebenen Temperaturtrend von ca. +1,4°C für den Zeitraum 2001-2055 entwickelt (GERSTENGRABE et al. 2003). Dieser Trend wurde anhand der Ergebnisdaten eines auf dem A1B - CO₂ - Emissionsszenarium (IPCC 2001) begründeten Laufs des Klimamodells ECHAM4 des MPI für Meteorologie in Hamburg bestimmt (GERSTENGRABE et al. 2003). Die Klimaänderung wird einen Einfluss auf Für Klimaänderungsszenarien die Waldkiefer haben. verschiedene und Managementstrategien wurden der Wasserhaushalt und die Produktivität von Brandenburger Waldbeständen modelliert. Es konnte gezeigt werden, dass aufgrund steigender Trockenheit die Produktivität der Kiefernwälder in Brandenburg unter den gegebenen Vorraussagen sinken wird (LASCH et al. 2002a, GERSTENGRABE et al. 2003). Diese Einschränkung der Produktivität wird im Wesentlichen von der regionalen Verteilung des Niederschlags abhängen (LASCH et al. 2002b). Aber nicht nur Modellprognosen zeigen einen Einfluss des Klimawandels auf die Waldkiefer, auch anhand von vorliegenden Daten aus Dauermonitoringprogrammen lässt sich eine Wirkung des Klimawandels ableiten. So hatte der Sommer 2003, dessen Hitzeperiode eine wahrscheinliche Folge menschlichen Handelns ist (STOTT et al. 2004), in allen Beständen in den Brandenburger Monitoringflächen eine deutliche Zuwachsreduktion zur Folge (HEINITZ et al. 2004). Zwar wiesen die Waldkieferbestände im darauffolgenden Jahr im Gegensatz zu den Laubbaumbeständen einen geringeren Anstieg der Schadsymptome auf, allerdings zeigte sich am Beispiel des Trockenjahres 1976, dass Trockenjahre bei der Waldkiefer langfristige Änderungen von Zuwachstrends zur Folge haben können (ANDERS et al. 2002, HEINITZ et al. 2004).

Der Zusammenhang zwischen Zuwachs und der Witterung ist dendrochronologisch gut untersucht worden (FRITTS 1976). Vor allem bei Bäumen an montanen oder borealen Standorten besteht ein enger Zusammenhang zwischen dem jährlichen Zuwachs und der Temperatur während der Vegetationsperiode (BRIFFA et al. 1990, BRIFFA et al. 1998). Der Einfluss der Witterung auf den jährlichen Zuwachs wird dabei nicht nur durch die Bedingungen während der Vegetationsperiode, sondern auch durch deren Länge, insbesondere deren Beginn (VAGANOV et al. 1999, JARVIS und LINDER 2000), wie auch den Bedingungen im Vorjahr mitbestimmt. Untersuchungen auf Jahresebene stehen vor der Schwierigkeit, die zeitlich verschiedenen Effekte zu trennen. Um den direkten Einfluss der Witterung während der Vegetationsperiode untersuchen zu können, sind intraanuelle Zuwachsmessungen notwendig. Dabei sind aber nicht nur die durch den Klimawandel hervorgerufenen Änderungen im Zuwachs von Interesse, sondern auch der Einfluss auf die Holzeigenschaften selbst. Nur dadurch kann beurteilt werden, ob sich langfristig die Qualität des Holzes ändert.

Als ein schnell zu bestimmenden Parameter zur Beurteilung des Holzes hat sich die Holzdichte etabliert, da sie mit zahlreichen technologischen Holzeigenschaften korreliert (ZOBEL und VAN BUIJTENEN 1989). Auf Jahrringebene ist der Zusammenhang zwischen Temperatur und maximaler Spätholzdichte vor allem für Bäume an montanen oder borealen Standorten mit Hilfe der Radiodensitometrie gut untersucht (BRIFFA et al. 1998). Um einen genaueren Einblick in die die Spätholzdichte beeinflussenden Umweltfaktoren zu erhalten, sind aber zeitlich höher aufgelöste Untersuchungen notwendig.

Die Holzdichte wird im Wesentlichen durch die Verteilung von Zellwand- zu Lumenvolumen bestimmt (DECOUX et al. 2004). Zellwand- und Lumenvolumen werden durch die voneinander unabhängigen Prozesse der Zellstreckung und des sekundäre Dickenwachstums der Wände

bestimmt. Beide Prozesse weisen eine unterschiedliche Sensitivität gegenüber Umweltfaktoren auf (ANTONOVA und STASOVA 1993, 1997). In Untersuchungen an montanen und borealen Standorten zeigte sich dazu, dass Temperatur und Niederschlag einen Einfluss auf die quantitativen Gewebemerkmale der Holzes haben (ANTONOVA und STASOVA 1993, 1997, ANTONOVA et al. 1995, HORACEK et al. 1999). Das transversale Verhältnis von Lumenfläche zur Gesamtfläche ist mit der Holzdichte korreliert. Weiterhin ist die Anatomie des Holzes durch seine Funktion als Wasserleitungsgewebe mit der Physiologie der Pflanze gekoppelt. RODERICK und BERRY (2001) konnten in einem theoretischen Ansatz über die Größe und Häufigkeit der Gefäße oder Tracheiden die Holzdichte mit der hydraulischen Leitfähigkeit des Stammes verknüpfen. Die hydraulische Leitfähigkeit steht mit der Wasserabgabe der Blätter in Verbindung. Diese Beziehung kann langfristig sowohl durch das Verhältnis von Blatt- zu Splintholzfläche als auch durch Änderungen der spezifischen hydraulischen Leitfähigkeit des Splintholzes reguliert werden. Folglich kann das Verhältnis von Lumenfläche zur Splintholzfläche als eine Funktion angesehen werden, die langfristig die hydraulische Leitfähigkeit des Stammes an die Transpiration der Krone unter dem standortspezifischen Wasserhaushalt anpasst. Die hierbei zugrunde liegende Beziehung zwischen Blattfläche und hydraulischer Leitfähigkeit impliziert, dass auch Allokationsmuster und die Produktivität der Bäume mit der hydraulischen Leitfähigkeit korrespondieren (TYREE 2003). Diese Information wird im Holz gespeichert, daher bietet die Anatomie des Wasserleitungsgewebes ein großes Potential für die Rekonstruktion des Klimas mit Hilfe von Zeitserienanalysen (ECKSTEIN 2004, VERHEYDEN et al. 2005).

Aus den geschilderten Zusammenhängen lässt sich folgende Hypothese ableiten:

Hypothese 1: Standortspezifische Umweltfaktoren, insbesondere die Temperatur und die Wasserversorgung, beeinflussen die Zellgröße und Zellwanddicke der Waldkiefer.

Der Einfluss der standortspezifischen Umweltfaktoren auf die Zellgröße soll in der vorliegenden Arbeit mit Hilfe von Probennahmen in kurzen Zeitintervallen während der Vegetationsperiode untersucht werden.

Zur Vorhersage der Entwicklung von Wäldern vor dem Hintergrund eines globalen Klimawandels muss eine steigende atmosphärische CO_2 – Konzentration mit berücksichtigt werden (CRAMER et al. 2001). Es kann angenommen werden, dass der Anstieg der atmosphärischen CO_2 – Konzentration auch anatomische Holzeigenschaften beeinflusst. Mögliche Ursachen für Änderungen liegen in einer Einschränkung der stomatären Leitfähigkeit infolge einer CO_2 – Erhöhung (MEDLYN et al. 2002, LEUZINGER und KÖRNER 2007) begründet. Dieses könnte eine Einschränkung des Wasserverbrauchs und dadurch

strukturelle Änderungen im Holz bewirken (RODERICK und BERRY 2001). Daraus ergibt sich die folgende Hypothese:

Hypothese 2: Eine Erhöhung der atmosphärischen CO_2 - Konzentration bewirkt eine Verringerung der Lumenquerschnittsfläche.

Um den Einfluss des Faktors CO₂ untersuchen zu können, bedarf es experimenteller Untersuchungen.

Über die Wechselwirkungen von erhöhter CO₂ - Konzentration und Temperatur auf das Wachstum und die Partitionierung der Biomasse von Bäumen ist relativ wenig bekannt (OVERDIECK et al. 1998). Eine Übersicht über Studien, die hauptsächlich krautige Pflanzen behandelten, zeigte, dass die Initialisierung und Ausdehnung von Meristemen und Organen und das Gleichgewicht zwischen den Aktivitäten von Quellen und Senken in der Pflanze auf einen Temperaturanstieg und eine erhöhte CO₂ - Konzentrationen reagiert (MORISON und LAWLOR 1999). BRUHN et al. (2000) stellten fest, dass der positive Effekt von CO₂ - Erhöhung auf die relative Wachstumsrate bei Fagus sylvatica bei geringfügig erniedrigten oder erhöhten Temperaturstufen zunahm. DELUCIA et al. (1994) folgerten aus Versuchen mit Wachstumskammern und Freilandexperimenten mit Pinus ponderosa, dass ein Temperaturanstieg und erhöhte CO₂ - Konzentrationen das Wachstum und die Produktivität dieser Art nicht stimulieren, wohingegen PELTOLA et al. (2002) aus ihren Experiment mit Pinus sylvestris schlossen, dass beide Faktoren das Wachstum fördern. OLSZYK et al. (2005) stellten wiederum fest, dass bei der Douglasie eine Temperaturerhöhung zu einer Zunahme der Xeromorphie führte, der Faktor CO₂ aber kaum Auswirkungen auf Wachstum und Partitionierung der Biomasse hatte. Aufgrund dieser teilweise widersprüchlichen Ergebnisse bedarf es weiterer Untersuchungen, um die Wechselwirkungen von CO₂ - Erhöhung und Temperaturanstieg bestimmen zu können.

Weiterhin werden Erkenntnisse über den Einfluss von beiden Faktoren auf die Allokation zu der Pflanzen benötigt. Die Aktivität der verschiedenen den holzigen Teilen Kohlenstoffsenken in der Pflanze hängt stark von der Temperatur ab und beeinflusst die Assimilation über Quelle-Senke Beziehungen. Daher muss die Balance zwischen Kohlenstoffgewinnen und -verlusten unter einer Kombination von beiden Einflussgrößen betrachtet werden (OVERDIECK et al. 1998). Der CO₂ - und der Temperatureffekt auf die Holzbildung und die Mikro-Allokation sind nicht notwendigerweise synchron. Wenn dem Stamm durch ein Anstieg der CO₂ - Konzentration mehr Assimilate zur Verfügung ständen, sollte so eine bessere Substratversorgung des Kambiums zu einer höheren Produktion von Zellen und einer höheren Kohlenstoffallokation in die Zellwände führen. Dagegen könnte ein Temperaturanstieg einerseits zwar zu höheren Zellteilungs-, Zellstreckungs- und

Zellreifungsraten führen, andererseits aber die Zeitdauer verkürzen in der die Assimilate von den einzelnen Zellen genutzt werden können (MORISON und LAWLOR 1999). Da der radiale Zelldurchmesser und die Zellwanddicke ein Produkt aus der Wachstumsrate und der Zeitdauer des Entstehungsprozesses sind, könnte eine Verkürzung von letzterem zu schmaleren Zellen, bzw. dünneren Zellwänden führen. Es ergibt sich somit die folgende Hypothese:

Hypothese 3: Die Zellwanddicke nimmt bei steigender Temperatur ab und bei erhöhtem CO₂ – Gehalt zu und der Zelldurchmesser nimmt bei steigender Temperatur ab.

Eine Reihe von Experimenten wurde bereits durchgeführt, um den Einfluss der CO_2 -Erhöhung auf das Wachstum juveniler Nadelhölzer zu untersuchen. Allerdings wurden nur an einem kleinen Teil des sich daraus ergebenden Pflanzenmaterials die anatomischen Holzeigenschaften untersucht. Wegen ihrer großen Bedeutung für die Holzindustrie sind Vertreter der Gattung *Pinus* bei diesen Studien gut vertreten (DONALDSON et al. 1987, TELEWSKI et al. 1987, CONROY et al. 1990, TELEWSKI et al. 1999, *Pinus sylvestris*: CEULEMANS et al. 2002, KILPELÄINEN et al. 2003). Die Anzahl der Studien, die die Faktoren CO_2 - Erhöhung und Temperaturerhöhung auf die Holzeigenschaften gemeinsam untersuchte, ist gering (KILPELAINEN et al. 2003, 2005, 2007, OLSZYK et al. 2005). Auch der Zusammenhang von Wachstum und Partitionierung der Biomasse zum Zellwachstum und der Zellwandbildung wurde nicht ausreichend beschrieben.

Im Zusammenhang mit dem CO_2 - Effekt stellt sich auch die Frage nach einer Zunahme an Speichergewebe im Holz. Eine einfache Annahme ist, dass der Anteil des Holzparenchyms den Bedarf der Speicherkapazität widerspiegelt. Eine Reihe von Experimenten konnte einen positiven CO_2 - Effekt auf die Konzentration an nicht - gebundenen Kohlenhydraten nachweisen (SAXE et al. 1998). Weiterhin zeigte sich, dass juvenile Bäume auf eine Erhöhung der Temperatur und der CO_2 - Konzentration mit Änderungen ihres Allokationsmusters reagieren. Bei steigender Temperatur sinkt das Verhältnis der Blattbiomasse zur Gesamtbiomasse (LWR), da mehr Biomasse in den Stamm verlagert wird (DELUCIA et al. 1994). Wenn nun aber das LWR bei Temperaturanstieg abnimmt, dann sollte unter der Annahme, dass die Speicherkapazität an die Kapazitäten zur Assimilation angepasst wird, auch der Anteil an Parenchym abnehmen. Es ergibt sich also die folgende Hypothese:

Hypothese 4: Der Parenchymgehalt des Holzes nimmt mit steigender Temperatur ab und steigt bei höheren CO_2 – Konzentrationen.

Die dem experimentellen Teil der Arbeit zugrunde liegende Absicht war es, den Zusammenhang zwischen den anatomischen Holzeigenschaften und verschiedenen Temperaturstufen und CO₂ - Konzentrationen unter der Berücksichtigung des Wachstums und der Biomasseallokation zu untersuchen.

Untersuchungen an Bäumen sind naturgemäß wegen ihrer Größe und ihrer langen Lebensdauer schwierig. Experimente an adulten Bäumen können nur unter großem Aufwand durchgeführt werden (BERGH und LINDER 1999, DELUCIA et al. 2005, KÖRNER et al. 2005, MEDHURST et al. 2006). Die Regel sind Experimente mit juvenilen Bäumen, deren Ergebnisse sich nicht unbedingt auf adulte Bäume übertragen lassen (JASIENSKI et al. 1998). Bei Freilanduntersuchungen an adulten Bäumen tritt wiederum die Schwierigkeit auf, die Wirkung einer Vielzahl von Umweltvariablen und Probleme der Multikollinearität zwischen den Variablen berücksichtigen zu müssen. In der vorliegenden Arbeit sollte versucht werden diese Problematik zu berücksichtigen, indem Freilanduntersuchungen an adulten Bäumen mit Experimenten mit jungen Bäumen unter definierten Bedingungen kombiniert wurden.

2. Material & Methoden

2.1 Intraanuelle Dynamik der Holzbildung

2.1.1 Untersuchungsgebiet

Untersuchungen zur intraanuellen Dynamik der Holzbildung wurden in einem 1951 nach Vollumbruch begründeten Kiefernbestand (FAENSEN-THIEBES et al. 1996) in Nordostdeutschland (Berliner Grunewald, Jagen 63, 52°28' N, 13°18'E) durchgeführt. Der Bestand stockt nach dem Klassifizierungsschema der FAO auf Ferric Cambisolen. Dabei handelt es sich um schwach podsolierte Braunerden. Der pH-Wert des Bodens schwankt zwischen 3.0 – 4.8. Die Bodenbildung erfolgte auf alluvialen Sanden (RIEK et al. 1995). Das Gelände ist flach und befindet sich in einer Höhe von 50 m ü. NN. Das Waldgebiet Grunewald ist insgesamt 3500 ha groß und zeichnet sich allgemein dadurch aus, dass der Wald als Erholungswald fungiert und die Holzproduktion dementsprechend eine zweitrangige Rolle spielt. Der jährliche Niederschlag beträgt gemittelt über eine Zeitspanne von 60 Jahren 596.3 mm a⁻¹. Die durchschnittliche Jahrestemperatur liegt über einen Zeitraum von 80 Jahren betrachtet bei + 8.8°C, mit maximalen Jahresdurchschnittswerten von +12.9°C und minimalen Werten von + 4.8°C. Die absoluten Temperaturextreme liegen bei + 37.8°C und -26°C.



Abb. 2.1: Freilandniederschlag und Lufttemperatur im Untersuchungsgebiet. Der Bestandsniederschlag wurde auf einer 500 m entfernten Freifläche gemessen. Dargestellt sind die monatlichen Mittel der Jahre 1999-2003.

Der Bestand wurde 1986 als Daueruntersuchungsfläche im Rahmen des BALLWÖS-Projekts ("Ballungsraumnahe Waldökosysteme", Teil des UNESCO Programms MAB, BORNKAMM et al. 1987) ausgewiesen und eingezäunt und ist gegenwärtig Teil des UN/ECE ICP Forests Level II Forest Health Monitoring Network (Bestandsnummer 1102). Direkt angrenzend befindet sich ein Kiefern-Eichen Bestand mit derselben Forschungshistorie (Bestandsnummer 1101 im ICP Forest Level II Programm). Die dominierende Kiefernschicht hat in dem Bestand ein Alter von ~140 Jahren.

Tab. 2.1: Übersicht über zur Verfügung stehende klimatologische und bodenkundliche Daten, mit Urheber: 1 = FG Klimatologie - Institut für Ökologie - TU-Berlin, 2 = Abt. Forstliche Umweltkontrolle - Landesforstanstalt Eberswalde; Alle Jahre = 1999 – 2005.

Daten	Urheber	Bestand	Alle Jahre	Nur 2005
Temperatur – im Bestand	1	1101	x	
Temperatur – außerhalb Bestand	1		х	
Relative Luftfeuchte – im Bestand	1	1101	х	
Relative Luftfeuchte – außerhalb Bestand	1		х	
Niederschlag – im Bestand	2	1101 + 1102		х
Niederschlag – außerhalb Bestand	1		х	
Strahlung	1		х	
Tageslänge	1		х	
Bodenfeuchte – in Tiefen 10 / 20 / 30 / 40 / 60 / 100 cm	2	1101 + 1102		х
Bodenfeuchte – in Tiefen 150 / 300 cm	2	1101		х
Bodentemperatur - in Tiefen 5 / 10 / 20 cm	1 + 2	1101 + 1102	х	
Bodentemperatur - in Tiefen 30 / 40 / 60 / 100cm	2	1101 + 1102		х
Bodentemperatur – in Tiefen 150 / 300 cm	2	1101		х

Im Bestand 1101 befindet sich ein Messturm mit einer Wetterstation des FG Klimatologie des Instituts für Ökologie der TU-Berlin. Hier werden zusammen mit einer weiteren Wetterstation im 500m entfernten Dahlemer Feld, einer größeren Freifläche innerhalb des Grunewalds, seit 1998 kontinuierlich meteorologische Daten aufgezeichnet (Abb. 2.1). Im Rahmen des ICP Forest Level II Programms wird darüber hinaus von der Abt. Forstliche Umweltkontrolle der Landesforstanstalt Eberswalde im Bestand 1101 seit 2005 ebenfalls eine Wetterstation

betrieben und es wurden in verschiedenen Tiefen in beiden Beständen Bodenfeuchtefühler (PR1-Profilsonde und ThetaProbe Typ ML2, Fa. delta-T) sowie Bodentemperatursonden (Pt-100, Fa. UGT) eingebracht. Die erhobenen Daten wurden vom Fachgebiet Klimatologie des Instituts für Ökologie der TU-Berlin als Aufzeichnungen im fünf Minuten Takt und von der Abt. Forstliche Umweltkontrolle der Landesforstanstalt Eberswalde als Tageswerte zur Verfügung gestellt und bei der Auswertung genutzt.

2.1.2 Bestandscharakteristika

Als Bestandskennwerte wurden auf einer 1400 m² großen Teilfläche Anzahl und Durchmesser der Bäume sowie ihre Kraft'sche Klasse bestimmt. Weiterhin wurde die räumliche Verteilung der Bäume in einem Koordinatensystem mithilfe einer Totalstation (elektronisches Tachymeter 5a, Fa. Sokkia) eingemessen. Außerdem wurden Oberhöhe und Mittelhöhe bestimmt. Die Messung der Baumhöhen erfolgte mit einem Laserdendrometer (LedhaGeo, Fa. JenOptik). Die Bestandskennwerte wurden mit Erhebungen aus dem Jahr 1986 verglichen (FAENSEN-THIEBES et al. 1996). Aus der Baumhöhe und dem Stammdurchmesser wurde mit Hilfe von Regressionsfunktionen das Derbholzvolumen für Kiefer und Eiche ermittelt (DEGENHARDT 2001) und mit Hilfe einer Dichte von 0,43 t m⁻³ für Kiefer und 0,56 t m⁻³ für Eiche die Derbholzbiomasse berechnet.

Der Konkurrenzindex CI für jeden Baum wurde nach HEGYI (1974) berechnet. Die Auswahl der Probebäume erfolgte unabhängig von der Festlegung eines Konkurrenzradius durch den Operator. Dazu wurden zunächst pauschal die beiden am nächsten stehenden Nachbarbäume pro 90° Segment ausgewählt (Abb. 2.2, Baum-Nr.1). Bäume, deren Stamm durch die Stämme anderer Bäume ganz oder auch nur teilweise verdeckt wurde, wurden nicht berücksichtigt. Zusätzlich zu den acht Konkurrenten (Abb. 2.2, Nr.1) wurden weitere Nachbarbäume ausgewählt, die mit den beiden benachbarten Konkurrenzbäumen ein Dreieck bildeten, dessen Fläche kleiner oder gleich der Fläche des Dreiecks war, welches der zu untersuchende Baum mit den beiden anderen Konkurrenzbäumen formte (Abb. 2.2, Baum-Nr.2). Bäume, auf die dieses nicht zutraf, wurden nicht berücksichtigt (Abb. 2.2, Baum-Nr.3). Bäume, deren Stamm von anderen Stämmen auch nur teilweise verdeckt wurde, wurden unabhängig von einem Operator auf Grundlage der Baumkoordinaten mit der SQL-Prozedur des Softwarepakets SAS 8.02 (Fa. SAS Institute) durchgeführt.

38 Bäume wurden in Brusthöhe mit Permanent-Baummessbändern (D1, Fa. UMS) ausgestattet.



Abb. 2.2: Auswahl der Konkurrenzbäume für den Baum O, mit \blacklozenge = Konkurrenzbaum und \bigcirc = kein Konkurrenzbaum. Weitere Erläuterungen im Text.

2.1.3 Entnahme der Holzproben

Anhand der Häufigkeitsverteilung der Baumdurchmesser des Bestands wurden acht Bäume ausgewählt. Davon gehörten drei Bäume nach der Kraftschen Baumklasseneinteilung der Dominanzklasse "vorherrschend", vier der Klasse "herrschend" und einer der Klasse "gering mitherrschend" an.

In den Jahren 2002, 2003 und 2005 wurden die Bäume beprobt. Die Anzahl der beprobten Bäume war in den Jahren 2002 acht, in 2003 drei und in 2005 acht Bäume.

An den Bäumen wurden in einem 14-tägigen Zeitintervall während der Vegetationsperiode mit einem Zuwachsstecher (Increment puncher, WSL Zürich, FORSTER et al. 2000) Holzproben entnommen. Die Probenentnahme erfolgte an der Südseite (± ~45°) der Stämme. Benachbarte Proben waren voneinander vertikal mindestens um 0,5 cm und horizontal mindestens um 2 cm versetzt. Dieser Abstand ist ausreichend, um die Beeinflussung der Probe durch Wundholzbildung von vorherigen Probenentnahmestellen zu vermeiden (FORSTER et al. 2000). Es wurden jeweils zwei Proben pro Zeitpunkt und Stamm entnommen. Vor der Beprobung wurde zunächst vorsichtig, ohne den Bast zu beschädigen, die äußere Rinde entfernt. Die Proben wurden sofort in Fixierlösung (Formalin-Eisessig-Alkohol (FAA)) gebracht und darin bis zur weiteren Bearbeitung aufbewahrt.

Parallel zur Probenentnahme wurden auch die Durchmesser der 38 mit Permanent-Baummessbändern ausgestatteten Bäumen abgelesen.



Abb. 2.3: Holzquerschnitte von *Pinus sylvestris*. a) Kambium und Zellstreckungszone, b) reifendes Frühholz und ausdifferenziertes Spätholz aus dem Vorjahr, c) reifendes Holz beim Frühholz / Spätholzübergang und d) reifendes Spätholz. Das reifende Holz durch das Vorhandensein von Cytoplasmaresten vom ausdifferenzierten Holz unterschieden werden.

2.1.4 Präparation

Die fixierten Proben wurden in Ethanol überführt und in Glykolmethacrylat (Technovit 7100, Fa. Kulzer) eingebettet. Für die Einbettung wurden die Proben einen Monat in einer Präinfiltrationslösung bestehend aus Technovit-Stammlösung aufbewahrt. Die Stammlösung wurde dabei mehrmals ausgetauscht, um ein vorzeitiges Aushärten zu verhindern. Anschließend wurden die Proben mit einer Dicke von 6 - 8 µm an Rotationsmikrotomen geschnitten. Zur Verwendung kamen ein motorisiertes Mikrotom (Fa. Mikrom), ein halbautomatisches Mikrotom (Fa. Leica) sowie ein handbetriebenes Mikrotom (Fa. Leitz). Die Schnitte wurden auf einer Wasseroberfläche gestreckt und auf Objektträger aufgezogen. Anschließend wurden sie mit 20%-GIEMSA-Lösung (Fa. Roth) gefärbt (Abb. 2.3). Dazu wurde auf die Proben für eine ½ h frisch angesetzte Färbelösung aufgebracht und

anschließend in Leitungswasser gespült. Als Ergebnis der Färbung waren lignifizierte Zellwände hellblau, Cytoplasma und nicht lignifizierte Zellwände dunkelblau bis violett gefärbt. Die Proben wurden dann mit Kunstharz (Euparal, Fa. Roth) auf Objektträgern eingeschlossen.

2.1.5 Messungen von quantitativen Gewebemerkmalen

Bei jeder Probe wurden im jüngsten Jahrring für drei Zellreihen die Anzahl der Zellen bestimmt und die radialen Zell- und Lumendurchmesser gemessen. Es wurden nur Zellen mit einbezogen, bei denen eine Sekundär-Zellwandschicht durch die türkise Färbung erkennbar war, also Zellen, die ihre endgültige Größe erreicht hatten. Weiterhin wurde anhand des Vorkommens von Cytoplasma zwischen noch lebenden und bereits fertig ausdifferenzierten Zellen unterschieden. Die Messungen erfolgten mit der digitalen Bildanalyse (QWin, Fa. Leica) als manuelle Distanzmessung (siehe 2.2.5). Bei der dabei gewählten Vergrößerung entsprach 1 Pixel = $0,34 \mu m$.

2.1.6 Auswertung

Die Messwerte wurden von dem Bildanalyseprogramm via dynamischen Datenaustausch in Excel übertragen und dann mit SAS-Prozeduren (SAS 8.02, Fa. SAS Institute) weiterverarbeitet. Die doppelte Zellwanddicke der tangentialen Zellwände und die Wandigkeit wurden berechnet. Die Wandigkeit wurde dabei als der Quotient aus doppelter Zellwanddicke zum Lumendurchmesser berechnet (MORK 1928).

2.1.6.1 Mathematische Darstellung des intraanuellen Zuwachsverlaufs

Der intraanuelle Wachstumsverlauf wurde zum einen anhand der radialen Anzahl der Zellen und des aus ihren Durchmessern berechneten radialen Zuwachses bestimmt, sowie zum anderen anhand des an den 38 Banddendrometern abgelesen DBH untersucht. Für den intraanuellen Wachstumsverlauf wurden für jeden Baum und jeden Jahresgang sowohl eine Gompertz-Funktion (Gl. 1) als auch eine polynomischen Funktion dritten Grades an die Messwerte angepasst (Gl. 4).

Die Gompertz-Funktion wurde als eine Asymmetrie zulassende Sigmoidalfunktion bereits für gleiche Anwendungen genutzt (ROSSI et al. 2003, MÄKINEN et al. 2003, ROSSI et al. 2006).

GI. 1
$$y(t) = A \cdot \exp(-e^{\beta - K \cdot t})$$

у	=	Kumulierte Anzahl der Zellen
t	=	Zeit (Tage im Jahr)
А	=	obere Asymptote
β	=	Parameter zur Positionierung auf der x-Achse
K	=	Formänderungsrate.

Im einzigen Wendepunkt hat die Funktion ihre größte Steigung. Die Wachstumsrate ist hier am größten und die erste Ableitung der Funktion hat hier ihr Maximum. Der Zeitwert des Wendepunktes kann mit Hilfe der zweiten Ableitung bestimmt werden:

GI. 2
$$y'' = y' \cdot K(-e^{\beta - K \cdot t} - 1) = 0$$
.

Aus Gleichung 2 geht hervor, dass die Zeit des Wendepunkts nach

GI. 3
$$t = \frac{\beta}{K}$$

berechnet werden kann.

Die Parameter der Funktion wurden iterativ nach der Methode von MARQUARDT bestimmt. Als Startwerte für die Parameter gingen die von ROSSI et al. (2006) veröffentlichten Werte ein.

Die polynomische Funktion dritten Grades verfügt unter Annahme des y-Achsenabschnitts = 0 über drei Parameter:

Gl. 4 $y(t) = a \cdot t + b \cdot t^{2} + c \cdot t^{3}$

у	=	Kumulierte Anzahl der Zellen
t	=	Zeit (Tage im Jahr)
a, b, c	=	Parameter.

Auch hier lässt sich der Zeitpunkt der maximalen Wachstumsrate über die zweite Ableitung bestimmen:

GI. 5
$$y''(t) = 2 \cdot b + 6 \cdot c \cdot t = 0.$$

Der Zeitpunkt der maximalen Wachstumsrate berechnet sich dann nach

Gl. 6
$$t = \frac{-2 \cdot b}{6 \cdot c}$$

Die beiden Funktionen wurden an die originalen Messwerte angepasst. Insgesamt fünf Messreihen standen zur Verfügung: Die Dendrometerablesungen, der Zuwachs an ausdifferenzierten Zellen gemessen als Anzahl der Zellen und gemessen als Distanz, sowie der Zuwachs an fertig gestreckten Zellen ebenfalls gemessen als Anzahl der Zellen und gemessen als Distanz. Bei der Gompertz - Funktion gelangte die NLIN - Prozedur des Softwarepakets SAS 8.02 (Fa. SAS Institute) zur Anwendung, bei dem Polynom die GLM - Prozedur. Für die Anpassung der Funktion wurde die Methode der kleinsten Quadrate nach MARQUARDT gewählt.

2.1.6.2 Zuwachsraten

Mit den zum jeweiligen Zeitpunkt aus der Gompertz - Funktion hervorgegangenen Schätzwerten für die Anzahl der Zellen wurde die Anzahl der im jeweiligen Zeitintervall neu in die Zellreifungszone eingetretenen und ausgetretenen Zellen nach

Gl. 7
$$N_{neu} = f(t_i) - f(t_{i-1})$$

N _{neu}	=	Anzahl der im Zeitintervall i neu hinzugekommenen Zellen
$f(t_i)$	=	Anzahl der Zellen zum Zeitpunkt t_i
f(t _{i-1})	=	Anzahl der Zellen zum Zeitpunkt t_{i-1}

berechnet. Danach konnte die Rate der Zellbildung für jedes Zeitintervall berechnet werden:

GI. 8
$$rate = N_{neu} dt^{-1}$$

2.1.6.3 Berechnung histometrischer Messgrößen neugebildeter Zellen

Anschließend wurden die Zelleigenschaften Zelldurchmesser, Lumendurchmesser, Zellwanddicke und Wandigkeit für Zellen bestimmt, die in dem jeweiligen Zeitintervall die Zellreifungszone erreichten bzw. verließen. Dazu wurde für jeden Zeitpunkt zunächst das Verhältnis aus den in die Zellreifungszone bzw. in die Zone der ausdifferenzierten Zellen neu eingetretenen und bereits bestehenden Zellen gebildet. Dies wurde mit den aus der Gompertz-Funktion (Gl. 1) hervorgehenden Werten berechnet

GI. 9
$$ratio_{ti} = \frac{f(t_{i-1})}{f(t_i)} .$$

Für die in dem jeweiligen Zeitintervall neu gebildeten Zellen galt dann

GI. 10
$$N > ZNR_{max} \cdot ratio_{ti}$$
.

ratio_{ti}=mittleres Verhältnis zwischen der Anzahl der Zellen
zum Zeitpunkt
$$t_{i-1}$$
 und zum Zeitpunkt t_i $f(t_i)$ =Anzahl der Zellen zum Zeitpunkt t_i $f(t_{i-1})$ =Anzahl der Zellen zum Zeitpunkt t_{i-1} N =Platzierung der individuellen Zelle in der Zellreihe zum
Zeitpunkt t_i ZNR_{max} =maximale Anzahl der Zellen in der betreffenden
Zellreihe zum Zeitpunkt t_i .

Anhand der Ungleichung wurden die Zellen jeder Zellreihe als bereits bestehend oder als in dem vorangegangenen Zeitintervall gebildet klassifiziert. Die als neugebildet klassifizierte Zellen gingen dann in die Mittelwertsberechnungen der histometrischen Messgrößen mit ein.

2.1.6.4 Beginn der Spätholzbildung

Als Beginn der Spätholzbildung wurde eine deutliche Abnahme des radialen Durchmessers von Zellen. deren Streckungswachstum abgeschlossen war, gegenüber des Frühholzzelldurchmessers gewertet. Als weiteres Kriterium der Spätholzbildung wurde die Wandigkeit der vollständig ausdifferenzierten Zellen herangezogen. Ein Wert von einer Wandigkeit > 0.5 gilt nach der Definition von MORK (1928) als Spätholz. Als Beginn der Spätholzbildung wurde dann das Zeitintervall gewertet, bei dem Zellen, die sich in der Zellreifungszone befanden, einen radialen Durchmesser erreichten, der mit dem Durchmesser der ersten ausdifferenzierten Spätholzzellen nach der Definition von MORK (1928) übereinstimmte.

Unterschiede in den beiden Variablen zwischen aufeinanderfolgenden Zeitintervallen wurden mit einer einfaktoriellen Varianzanalyse nach vorangegangener Prüfung auf Normalverteilung und Varianzhomogenität getestet. Dabei gingen die Werte der Bäume als Wiederholungen und die Zeitintervalle als Faktoren ein. Unterschiede zwischen einzelnen Zeitintervallen wurden nach positiver ANOVA mit einem BONFERRONI T-Test getestet. Die statistische Auswertung wurde mit der GLM-Prozedur des Programmpakets SAS 8.02 (Fa. SAS Institute) durchgeführt.

2.1.6.5 Aufbereitung der meteorologischen Messgrößen

Um die Dynamik der Zellbildung mit Umwelteinflüssen korrelieren zu können, wurden Mittelwerte, bzw. Summen der meteorologischen Variablen für die Probenintervalle berechnet. Das Dampfdruckdefizit der Luft wurde mit der Temperatur und der relativen Luftfeuchte als Eingangsgrößen mit der GOFF-CRATCH Gleichungen berechnet (LIST 1984).



Abb. 2.4: Verlauf der klimatischen Wasserbilanz (KWB) von Anfang Mai bis Ende Oktober im Jahr 2005. Die Tageswerte wurden vom 30. April an aufsummiert.

Insgesamt stand eine große Zahl an klimatischen Variablen zu Verfügung. Da diese jedoch zum einen miteinander korrelierten und zum anderen die Zahl der Regressanden in der statistischen Auswertung nicht die Anzahl der durch die Anzahl der Probezeitpunkte bedingten Freiheitsgrade überschreiten kann, war es nötig eine Vorauswahl zu treffen. Diese orientierte sich nach inhaltlichen Kriterien. Ausgewählt wurden die mittlere Tagestemperatur, der Bestandsniederschlag, die tägliche Strahlungssumme, die Tageslänge und das Dampfdruckdefizit der Luft. Die Auswahl basierte auf folgende Überlegungen: Der Bestandsniederschlag und die Strahlungs geben das Angebot wichtiger Ressourcen wieder, nämlich Wasser und Strahlung. Das Dampfdruckdefizit der Luft gibt Auskunft, inwieweit der Rückgang der einen Ressource (Wasser) die Nutzung der anderen Ressource (Strahlung) behindert. Die Tageslänge steuert über das Phytochromsystem der Pflanzen deren Hormonhaushalt und kann dadurch Wachstumsprozesse maßgeblich beeinflussen. Der Temperatur kommt eine grundlegende Bedeutung bei Wachstumsvorgängen zu, da sie alle Stoffwechselprozesse beeinflusst.

In einem alternativen Ansatz wurden die Variablen Strahlung, VPD und Niederschlag durch die klimatische Wasserbilanz (KWB) ersetzt. Die KWB ergab sich auf täglicher Basis durch

die Subtraktion der potentiellen Evapotranspiration vom Niederschlag. In die Auswertung gingen die von Ende April an aufsummierten Tageswerte der KWB ein (Abb. 2.4).

Die potentielle Evapotranspiration wurde tagesweise mit der Penman-Monteith-Gleichung berechnet:

GI. 11

$$\lambda ET = \frac{\Delta(R_n - G) + \rho_a c_p \frac{(e_s - e_a)}{r_a}}{\Delta + \gamma (1 + \frac{r_s}{r_a})}.$$

ΕT	=	Evapotranspiration
λ	=	spezifische Verdunstungswärme für 1 mm
		Verdunstungshöhe
Δ	=	Steigung der Sättigungsdampfdruckkurve
R_n	=	Nettostrahlung
G	=	Bodenwärmestrom
$ ho_a$	=	Dichte von trockener Luft
$c_{ ho}$	=	spezifische Wärme der Luft
Y	=	Psychrometerkonstante
e _s -e _a	=	Sättigungsdefizit (VPD)
rs	=	Widerstand der Blattoberfläche
r _a	=	aerodynamischer Widerstand.

Die Berechnung der einzelnen Parameter erfolgte nach ALLEN et al. (1999). In die Gleichung gehen die gemessenen meteorologischen Variablen Globalstrahlung, Temperatur, Windgeschwindigkeit und relative Luftfeuchte ein. Die potentielle Evapotranspiration wurde für eine von der FAO vorgeschlagene Referenzgrasfläche nach ALLEN et al. (1999) berechnet. Das bedeutete, dass die Berechnung für den aerodynamischen und den Grenzflächen-Widerstand für eine 12 cm hohe Grasfläche erfolgte. Zwischen der potentiellen Evapotranspiration des Kiefernwaldes und der der Referenzgrasfläche kann ein linearer Zusammenhang angenommen werden.

In allen drei Vegetationsperioden traten kleinere Lücken in den Datensätzen auf. Da in den Jahren 2002 und 2003 Datensätze aus zwei, im Jahre 2005 Datensätze sogar aus drei Klimastationen vorlagen, zwei Stationen im Eichen-Kiefernbestand und eine Station auf der nahegelegenen Freifläche, konnten die Lücken durch das Aufstellen einer linearen Regressionsgleichung zwischen Teildatensätzen nach der Anleitung von ALLEN et al. (1998) geschlossen werden. Fehlende Werte für die Strahlung konnten nicht auf diese Weise ersetzt werden, sie wurden nach ALLEN et al. (1998) berechnet.

2.1.6.6 Regression zwischen dem intraanuellen Zuwachs und den Zelleigenschaften mit den meteorologischen Variablen

Zunächst wurden die meteorologischen Variablen mit ihrem Mittelwert als Lage- und die Standardabweichung als Skalierungsmaß standardisiert.

wurde eine multiple Regression durchgeführt. Anschließend Dabei ainaen die meteorologischen Variablen als Regressoren ein. Als Regressanden wurden die radialen Zuwachsraten gemessen an den Dendrometerbändern und den Holzproben sowie die Zellzuwachsrate ausgewählt. Weitere Regressanden waren der radiale Durchmesser der Zellen in der Zellreifungszone und der Lumendurchmesser, die Zellwanddicke und die Wandigkeit der ausdifferenzierten Zellen. Die multiple Regression wurde für jeden Regressanden einzeln durchgeführt. Die gesamte multiple Regression wurde mit der F-Statistik geprüft, sowie das multiple Bestimmtheitsmaß berechnet. Dies geschah mit der Prozedur REG der Software SAS 8.02 (Fa. SAS Institute). Bei einer multiplen Regression kann es dazu kommen, dass die Regressoren miteinander korrelieren. Dieser als Multikollinearität bezeichnete Effekt führt dazu, dass die Methode der kleinsten Quadrate kein eindeutiges Ergebnis liefert. Um eine Kontrolle über das Problem der Multikollinearität zu erlangen, erfolgte eine Kollinearitätsdiagnose mit Hilfe des Varianzinflationierungsfaktors (VIF). Es gibt keine formalen Kriterien, um zu entscheiden, ob ein VIF groß genug ist, um die Ergebnisse zu beeinflussen. Allerdings gelten VIF > 10 als kritisch (FICKEL 2000). Daher erfolgte weiterhin eine partielle Regression, bei der die Effekte der anderen Regressoren auf den jeweiligen Regressor und den Regressanden herausgerechnet wurden. Die partiellen Korrelationskoeffizienten wurden berechnet und mit Hilfe der t-Statistik geprüft. Dazu wurde die Prozedur CANCORR der Software SAS 8.02 (Fa. SAS Institute) verwandt.

Um einen Einfluss des Frühholz / Spätholzüberganges auf die Ergebnisse ausschließen zu können, wurde die Regressionsanalyse auch getrennt für Frühholz und Spätholz durchgeführt.

2.2 CO₂ x Temperatur Experiment

2.2.1 Herkunft des Pflanzenmaterials

Samen der Waldkiefer (*Pinus sylvestris* L.) der Provenience '*Mittel- und Ostdeutsches Tiefland*', Deutschland (85104) wurden in humusreichem Sand zur Keimung gebracht. Zu Beginn der zweiten Vegetationsperiode wurden von 270 Setzlingen die Stammhöhe und der Stammdurchmesser gemessen. Die Messung des Stammdurchmessers erfolgte mit einer digitalen Schieblehre 2 cm über dem Wurzelansatz. Insgesamt wurden 70 Pflanzen ausgewählt, deren Stammhöhe und Stammdurchmesser den geringsten Abstand zu den Mittelwerten der Messungen aufwiesen. 60 Kiefern wurden in 7-Liter-Töpfe in homogenisierte Erde gesetzt. Die übrigen zufällig ausgewählten zehn Pflanzen wurden in ein Feld auf dem Institutsgelände gepflanzt. Der Abstand zwischen den Setzlingen betrug 30 cm.

Für die Erde in den Töpfen wurden physikalische und chemische Eigenschaften an der Landwirtschaftliche Forschungs- und Untersuchungsanstalt in Potsdam bestimmt (Tab. 2.2).

Variable	Einheit		
Dichte	g cm⁻³	0.9	
рН		5.9 ± 0.2	
Anteil der Trockenmasse	%	73 ± 6	
Anteil an organischer Substanz	%	10 ± 4	
Gehalt im unveränderten Substrat (n=4)			
[NH₄ ⁺]-Stickstoff	mg kg⁻¹	< 5	
[NO ₃ ⁻]-Stickstoff	mg kg⁻¹	31.5	
Gehalt im luftgetrockneten Substrat (n=6)			
gesamt [P]	mg 100 g⁻¹	28 ± 5	
[K]	mg 100 g⁻¹	18.5 ± 6	
[Mg]	mg 100 g⁻¹	16.4 ± 6	

Tab. 2.2: Physikalische und chemische Eigenschaften der im Versuch verwendeten Erde.

Zu allen Töpfen wurde am Anfang des Experiments per Gewichtsbestimmung die gleiche Menge an Substrat zugegeben.

2.2.2 Versuchsaufbau

2.2.2.1 Aufbau der Versuchsanlage

Zehn ins Feld gesetzte Pflanzen dienten als Freilandkontrolle. 60 Topfpflanzen wurden nach Zufallsprinzip zu sechst auf zehn Gruppen aufgeteilt. Jede Gruppe kam in eine "Phytotron"-Glaskammer. Diese hatten ein Volumen von ~2.5 m³ und befanden sich im Freien unter einem Acryl-Dach.

Die Lufttemperatur und -feuchte in den Kammern wurde durch ein Kühlaggregat, eine Heizanlage und eine Befeuchtung geregelt (Fa. Honeywell). Die Regelung erfolgte über Temperatur- (Pt-100) und kapazitive Feuchtesensoren (163, Fa. Testotherm), deren Messwerte online auf einem PC mit der Software XBS (Fa. Honeywell) verarbeitet und an die Regelungseinheiten weitergegeben wurden.

Der Bodenwassergehalt in den Töpfen wurde durch manuelle Bewässerung mit Leitungswasser nahe der Feldkapazität gehalten. Eine Düngung erfolgte nicht.

Die Lichtverhältnisse in den Kammern wurden mit einem Quantensensor (LiCor-quantumsensor, Fa. LiCor) als Photonenflussdichte der photosynthetisch aktiven Strahlung ermittelt. Die Lichtintensität in den Kammern variierte im Tagesgang in Abhängigkeit vom Sonnenstand zwischen 42% und 23% relativ zu den Außenverhältnissen.

2.2.2.2 Experimentelles Design

Die Lufttemperatur in zwei der Kammern wurde anhand der gemittelten Messungen der Wetterstation Berlin-Dahlem, (52°28' N, 13°18'E, 60m ü.N.N.) aus den Jahren 1909-1969 auf monatlich variierende Tag – und Nachttemperaturen eingestellt (Tab. 2.3). Dabei wurde der Tag-/ Nachttemperaturverlauf mit einer Tagesdauer von 13 h und einer Nachtdauer von 11 h simuliert.

	Nachttemperatur	Tagtemperatur		
April	4	13.5		
Mai	8	19		
Juni	11	22		
Juli	13	24		
August	12.5	23		
September	9	19		
Oktober	5	13		

Tab. 2.3: Monatliche Tag- und Nachtrichtwerte für die Temperatureinstellungen in den Phytotronkammern.

Relativ zu den Temperaturen in diesen Kammern wurde von April bis Oktober die Temperatur in zwei Kammern um 2°C und in zwei weiteren Kammern um 4°C erhöht sowie

in zwei Kammern um 2°C und in zwei Kammern um 4°C gesenkt. Insgesamt ergaben sich so fünf Temperaturstufen, die jeweils in zwei Kammern angelegt wurden. Eine der Kammern wurde dabei mit Umgebungsluft versorgt und die andere erhielt zusätzlich CO₂.

Für die Luftzufuhr in den Kammern wurde Außenluft angesaugt und auf zwei Kreisläufe verteilt. Die CO₂-Konzentration der Luft wurde durch einen IRGA kontrolliert. Ein PC verarbeitete online deren Messwerte und regelte die CO₂-Zufuhr des einen Luftstroms auf 699 ± 1 µmol mol⁻¹ CO₂. Die CO₂-Konzentration des anderen Luftkreislaufs wurde aufgezeichnet, blieb aber unverändert auf 406 ± 6 µmol mol⁻¹ CO₂.

In den Monaten November bis März wurde die Klimatisierung der Kammern unterbrochen und die Pflanzen wurden den Umgebungsbedingungen ausgesetzt. Im Jahresmittel reduzierte sich dadurch die Differenz zwischen den beiden Temperaturextremen im Versuch von 8°C auf 4.7°C.

Die Temperaturen wichen bei der niedrigsten Temperaturstufe um +0.54 \pm 0.04°C von den Sollwerten ab, bei der höchsten Temperaturstufe wichen die Temperaturen um -0.46 \pm 0°C. ab (Abb. 2.5). Die anderen Temperaturstufen zeigten Abweichungen zu den Sollwerten von < 0.2°C.

Das Dampfdruckdefizit der Luft erreichte tagsüber in den wärmsten Kammern im Schnitt 0.83 \pm 0.01 kPa bei maximalen Werten von 1,6 kPa und minimalen Werten von 0,3 kPa. Nachts fiel es auf 0 kPa ab (Abb. 2.6). Zwischen den wärmsten Kammern und den kältesten Kammern variierte das Dampfdruckdefizit der Luft tagsüber um 0.31 \pm 0.01 kPa.

2.2.2.3 Versuchsdauer

Die Pflanzen befanden sich drei Jahre in den Versuchskammern. Im dritten Jahr wurden Ende September alle Pflanzenteile geerntet, bei 85°C getrocknet und gewogen. Ein Stück des untersten Internodiums wurde vor dem Trocknen abgetrennt und zur weiteren Analyse gekühlt bei 4°C aufbewahrt.



Abb. 2.5: Jahresgang der Messwerte der durchschnittlichen Tagestemperatur der Temperaturstufen $-4^{\circ}C(\bullet)$, $0^{\circ}C(\bullet)$ und $+4^{\circ}C(\bullet)$ und der Außentemperatur (-).



Abb. 2.6: Differenzen der Temperatur (T, linke Achse, -) und des Wasserdampfdruckdefizits der Luft (VPD, rechte Achse, \blacktriangle) zwischen der wärmsten und kältesten Kammer in den Tagesstunden. Tagesmittel mit Standardfehler.

2.2.3 Messung der Jahrringbreite und Holzdichte

Ein in der Dendrochronologie übliches Meßsystem (Fa. FRANK RINN Engeneering) wurde benutzt um die Jahresringbreiten zu messen. Die Breite der Jahresringe wurde auf vier im rechten Winkel zueinander stehenden Radien gemessen und damit die Querschnittsfläche jedes Jahresrings berechnet. Anschließend erfolgte die Berechnung der relativen Zuwachsrate der Querschnittsfläche nach Gleichung 12:

GI.12

$$RGR = (\ln x_2 - \ln x_1) \cdot (t_2 - t_1)^{-1}$$

$$RGR = \text{relative Wachstumsrate}$$

$$x_2 = \text{Wert der Variable zum Zeitpunkt 2 (t_2)}$$

$$x_1 = \text{Wert der Variable zum Zeitpunkt 1 (t_1).}$$

Die Holzdichte wurde als Verhältnis des Trockengewichts (85°C) zum Volumen von entrindeten, 1 cm breiten Stammabschnitten des untersten Internodiums bestimmt. Dabei wurde das Volumen aus Längen- und Durchmessermessungen dieser Stammabschnitte berechnet.

2.2.4 Präparationsmethoden

Vor dem Anfertigen Dünnschnitten wurden die Proben, die auch für von Jahresringmessungen genutzt wurden, mit PEG 1500 infiltriert. Damit sollte beim Schneiden mehr Stabilität erreicht werden (SAB und ECKSTEIN 1994). Die Infiltration bestand aus einer dreitägigen Präinfiltration bei 60°C mit einer Lösung, die aus 20% PEG 1500 und 80% Wasser bestand. Anschließend kamen die Proben für einen Tag in 100% PEG 1500. Dann wurden mit einem Schlittenmikrotom (SM2000R, Fa. Leica) 20 µm dicke Schnitte hergestellt. Die Schnitte wurden einen Tag in alkoholischer Safranin-Lösung und anschließend eine Minute in alkoholischer Astrablau-Lösung gefärbt und danach mit Euparal auf Objektträgern eingeschlossen.

2.2.5 Geräte und Aufbau

Um an den Holzzellen histometrische Messungen durchzuführen, wurde ein Durchlichtmikroskop bei einer 400-fachen Vergrößerung genutzt. Das Mikroskop war mit einer Videokamera ausgestattet (15/3, Fa. Kappa), die über ein Image Capture Board (Meteor II, Fa. Matrox) mit einem PC verbunden war. 8-bit Bilder wurden mit der Software

QWin 2.8 (Fa. Leica Microsystems) aufgenommen. Die Kombination von Mikroskop und digitales Bildanalysesystem ergab eine Auflösung von 0,34 µm pro Pixel.

2.2.6 Digitale Bildanalyse

2.2.6.1 Graubildbearbeitung

Auf jeweils zwei gegenüberliegenden Radien einer Probe wurde von den letzten beiden Jahresringen in radialer Richtung alle 200 µm ein Graustufenbild aufgenommen. Die 8-bit Bilder ergaben 256 Graustufen. Die Bilder deckten eine Fläche von 254 x 195 µm ab (Abb. 2.7). Bei der Aufnahme wurden fünf Frames gemittelt, um das Hintergrundrauschen zu glätten. Anschließend wurde der Graustufenwert für jedes Pixel mit einer logarithmischen Look-Up Tabelle neu berechnet.

2.2.6.2 Segmentierung

Bei der Bildanalyse ist die Segmentierung ein kritischer Schritt. Für die Arbeit wurden die von MÖELL UND DONALDSON (2001) für Anwendungen in der Holzanatomie getesteten automatischen Segmentierungsmethoden übernommen, für das Bildanalysesystem entsprechend eingearbeitet und modifiziert und auf ihre Eignung hin überprüft. Die Methoden waren eine Histogramm - basierte Segmentierung, die bereits von LEE und ROSEN (1985) in der Holzanatomie verwendet wurde, eine Form - basierte Methode ("p2a", RANEFALL et al. 1998) sowie zwei Textur - basierte Methoden, die "L-Methode" und die "H-Methode" (PANDA und ROSENFELDT 1978). Dabei stand die "L-Methode" für eine niedrige Textur und die "H-Methode" für eine hohe Textur, wobei als Textur für jedes Pixel die Grauwertdifferenz innerhalb eines 3x3 Kernels berechnet wurde. In die anschließende Auswertung der Häufigkeitsverteilung gingen nur die Pixel mit ein, deren Textur-Werte zu den 20% niedrigsten ("L-Methode"), bzw. den 20% höchsten ("H-Methode") Werten gehörten. Bei der "p2a"–Methode wurden zunächst für jeden Grauwert die Anzahl der Pixel ermittelt und anschließend die Anzahl aller der Nachbarpixel ermittelt, deren Grauwert kleiner oder gleich dem betreffenden Grauwert waren. Dann wurde der Quotient aus der guadrierten Anzahl der Nachbarpixel und der Anzahl der Pixel mit dem jeweiligen Grauwert gebildet. Dabei wurden die Nachbarpixel auf die vier Nachbarn über die Ecken beschränkt. Bei der Histogrammbasierten Methode wurde lediglich die Grauwerteverteilung des Ausgangsbildes ausgewertet.

Die Parameter der Algorithmen mussten den Ansprüchen dieser Arbeit angepasst werden. Bei allen automatischen Segmentierungsmethoden wurde dabei für jedes Pixel mit Hilfe des jeweiligen Algorithmus zunächst ein Wert berechnet und anschließend die Häufigkeitsverteilung der Werte für jeden Grauwert des Ausgangsbildes bestimmt. Diese Verteilung war je nach Methode bimodal oder unimodal und die Berechnung des Schwellenwertes erfolgte nach Glättung der Verteilungskurve mit einem gleitenden Mittel anhand des Minimums zwischen den beiden Maxima bei einer bimodalen Verteilung oder anhand des Maximas bei einer unimodalen Verteilung. Die Schwellenwertberechnungen mit den verschiedenen Methoden erfolgten mit Hilfen von Visual Basic Makros in Excel (Fa. Microsoft) über den dynamischen Datenaustausch mit QWin (Fa. Leica Microsystems, Abb. 2.9). Neben den bereits erwähnten Methoden wurde der Schwellenwert manuell durch den Operator und auch mit der automatischen Methode gesetzt, die die Anwendung QWin zur Verfügung stellte. Insgesamt wurden so sechs Methoden auf ihre Eignung für die Messungen hin getestet. Unter den verschiedenen Methoden wurde die beste Methode ausgewählt (siehe 2.2.6.8).

2.2.6.3 Binärbildbearbeitung

Mit dem Schwellenwert wurde ein Binärbild erzeugt, mit weißen Lumen-Pixel und schwarzen Zellwandpixel. Um innerhalb des Zellwandbereichs kleine Gruppen von falsch klassifizierten Pixel zu entfernen, wurden das Binärbild gereinigt, indem vom Rand jeder Gruppe von Pixel zwei Schichten entfernt und danach wieder zugefügt wurden (Öffnung des Bildes). Gruppen von falsch klassifizierten Pixeln innerhalb des Lumenbereichs wurden mit einer geodätischen Dilatation verbessert.

Anschließend wurden die einzelnen Zellen getrennt, indem mit einem "entbarteten Skelett" (SOILLE 1998) des Zellwandbereichs eine künstliche Mittellamelle gesetzt wurde. Dieses Verfahren setzte eine ein Pixel breite Mittellamelle auf die halbe Distanz zwischen zwei Lumengrenzen (Abb. 2.7).

Das Hauptproblem stellte der Schattenwurf der Zellwände in den Zelllumen dar. Dieses führte zu einer einseitigen graduellen Abnahme des Grauwertes vom Lumen hin zur Zellwand. Um dem entgegen zu wirken wurde eine empirische Funktion eingeführt, bei der im Binärbild eine Dilatation mit zwei Zyklen durchgeführt wurde. Die Dilatation war beschränkt auf Pixel mit dem Grauwert Ts - 5 im Graustufenbild, wobei Ts der Schwellenwert war, der für die Segmentation berechnet wurde.

Im Ergebnis wurden in Flächen mit einem graduellen Grauwerteverlauf zwei Reihen mit Pixel zu jedem Lumen hinzuaddiert. Der Erfolg der Segmentierung von Lumen und Zellwandpixel wurde manuell kontrolliert und die Bilder wurden gelöscht, in denen die Segmentierung zu unzureichenden Ergebnissen führte.


Abb. 2.7: A) Originalbild B) bearbeitetes Bild mit einer Binärebene (254 x 195 μ m) von juvenilem Kiefernholz.

2.2.6.4 Messungen

Von jeder einzelnen Zelle wurde die Zell-, die Lumen- und die Zellwandfläche gemessen (Abb. 2.8). Weiterhin wurden der Durchmesser der Zelle und des Lumens sowie die Zellwanddicke gemessen. Außerdem wurde aus dem Verhältnis der summierten Dicke der beiden tangentialen Zellwände und dem radialen Lumendurchmesser die Wandigkeit berechnet und der Quotient aus der Zellwandfläche zur totalen Zellfläche als Zellwandflächenanteil bestimmt. Bei den Messungen wurden nur Zellen innerhalb einer 130 x 98 µm großen Fläche im Zentrum des Bildes berücksichtigt. Weiterhin wurde die spezifische theoretische Leitfähigkeit der einzelnen Tracheiden nach dem Gesetz von Hagen-Poiseuille berechnet und für alle Zellen in einem Bild summiert. Die spezifische theoretische Leitfähigkeit dann als theoretische Leitfähigkeit geteilt durch die Querschnittsfläche des Holzes:

Gl. 13
$$k_s theor. = \frac{\sum_{i=1}^{i} TA_i^2}{8 \cdot \pi \cdot \eta \cdot WA}.$$

k₅theor	=	theoretische Leitfähigkeit
WA	=	Querschnittsfläche
TA_i	=	Lumenfläche der Tracheide <i>i</i>
η	=	Viskosität des Wassers bei 20°C.

Diese Variabel berücksichtigt, dass die Leitfähigkeit einer Kapillare mit der vierten Potenz seines Durchmessers ansteigt. Das Hagen-Poiseuillesche Gesetz geht allerdings von kreisrunden Gefäßen aus, was bei Tracheiden nicht der Fall ist. Dies hat zur Folge, dass die theoretische Leitfähigkeit die tatsächliche Leitfähigkeit überschätzt (LÖSCH 2001).



Abb. 2.8: Auf zellulärer Ebene gemessene und berechnete Variablen.

2.2.6.5 Automatisierung des Programmablaufs

Um den Ablauf der Bildbearbeitung und Datenverarbeitung zu verkürzen, wurde die Programmierungsanwendung Quips der Software QWin genutzt. Mit Hilfe dieser Anwendung war es möglich Abläufe zu programmieren, die bis auf die Bildaufnahme alle Schritte der Bildbearbeitung automatisch durchführten. Die Messergebnisse wurden über den dynamischen Datenaustausch auf Exceltabellen übertragen und mit Visual Basic Macros weiterverarbeitet und abgespeichert. Die Automatisierung hatte den Vorteil, dass die Bilder, die tagsüber manuell aufgenommen wurden, über Nacht bearbeitet werden konnten.

Der zweite Schritt der Datenverarbeitung erfolgte mit Makros, die für SAS 8.02 (Fa. SAS Institute) programmiert wurden und die die Daten für die weitere statistische Bearbeitung aufbereiteten (Abb. 2.9).

Insgesamt wurde durch die Automatisierung die Bearbeitungszeit pro Bild für den Bearbeiter von zehn auf eine Minute reduziert.



Abb. 2.9: Datenfluss in der automatisierten Bildanalyse, mit "Excel" = Excel-Tabellen und VBA-Routinen, "Leica QWin" = QWin-Routinen und "SAS" = SAS-Routinen.

2.2.6.6 Messung radialer Profile

Innerhalb des Jahrrings wurde die Position jedes Bildes bestimmt. Für die Zellen an jeder Position wurden die Populationskenngrößen für die gemessenen Variablen berechnet. Dabei wurden Ausreißer gelöscht. Als Ausreißer galten Zellen deren Zellwanddicke nach

GI. 14

$$ZBR > < 3 \cdot s \pm \underline{ZBR}_{Bild}$$

 $ZBR = Zellwanddicke einer Zelle im Bildausschnitt
 \underline{ZBR}_{Bild} = Mittelwert der Zellwanddicke aller vermessenen Zellen
im Bildausschnitt
 $s = Standardabweichung.$$

vom Bildmittelwert abwichen. In der nachfolgenden Auswertung wurden für jede Position die Mittelwerte der verbliebenen Zellen genutzt (Abb. 2.10).





2.2.6.7 Datenverarbeitung

Die Wandigkeit wurde genutzt, um zwischen Frühholz und Spätholz zu unterscheiden. In Fällen wo die Erkennung von Spätholz durch die Wandigkeit fehlschlug, wurden Messungen innerhalb der letzten zehn Prozent des Jahresringes als Spätholz definiert. Anschließend wurden gewichtete Mittelwerte jeweils für Früh- und Spätholz in jeden Jahrring berechnet. Dabei wurde der relative Abstand jeder Messung zu den benachbarten Messungen als Faktor zur Gewichtung benutzt.

2.2.6.8 Qualitätsbestimmung der Segmentierungsmethoden

2.2.6.8.1 Methode

Um den Einfluss der Qualität des Ausgangsbildes auf die Messungen zu bestimmen, wurde die Bildqualität in vier Klassen eingeteilt.

- Qualitätsklasse I: Gute Schnitte und Bilder mit einem hohen Kontrast zwischen Lumen und Zellwand sowie unbeschädigten Zellwände;
- Qualitätsklasse II: Ausreichende Bildqualität mit teilweise graduellen Graustufenübergang aber unbeschädigten Zellwänden;
- Qualitätsklasse III: Hauptbestandteile des Bildes mit Qualitätsklasse II, aber einige Bereiche mit Qualitätsklasse IV;
- Qualitätsklasse IV: Eine schlechte Bildqualität mit schwachen Kontrasten zwischen Lumen und Zellwänden führte zu großen Gruppen von falsch klassifizierten Pixeln. Schnitte mit beschädigten Zellwänden wurden ebenfalls dieser Klasse zugerechnet.

Ein Set von je 12 Bildern der Qualitätsklasse I-III wurde ausgewählt. Bilder der Qualitätsklasse IV wurden generell gelöscht. In jeder Qualitätsklasse befanden sich vier Bilder mit Frühholz, vier Bilder mit Spätholz und vier Bilder mit juvenilem Holz. An jedem der Bilder wurden die Messungen sechsmal wiederholt, wobei jeweils die Methode der Schwellenwertsetzung variiert wurde.

Anschließend wurden Lumina in den Bildern mit dem digitalen Bildanalysesystem und einem Graphiktablett (SummaSketch III, Fa. GTCO CalComp) manuell markiert. Die Grauwerte in den Lumen wurden auf den Wert 255 (= Weiß) gesetzt. Pro Bild wurden in etwa 30 Minuten benötigt. Danach wurden die Bilder nach der oben geschilderten Methode bearbeitet und vermessen. Die Ergebnisse wurden als die "wahren" Werte angesehen und als Kontrolle beim Testen der Genauigkeit der verschiedenen Segmentierungsmethoden benutzt.

2.2.6.8.2 Messgenauigkeit der Methode

Bei der Fehlerbetrachtung einer Methode ist zwischen einer systematischen Verzerrung (Bias) und einem zufälligen Fehler (Präzision) zu differenzieren. Die Summe beider Fehler bildet dann den Gesamtfehler oder die Treffgenauigkeit der Methode. Die systematische Verzerrung, die durch die unterschiedlichen Segmentierungsmethoden verursacht wurde, wurde nach Gleichung 15 berechnet und als Ausgleichsgerade visualisiert (Abb. 2.11). Die Präzision der Methode ergab sich als Standardabweichung der Differenzen zwischen der jeweiligen Segmentierungsmethode und der Kontrolle abzüglich des Bias (Gl. 16) und der Gesamtfehler als Standardabweichung der Differenz (Gl. 17).

GI. 15
$$\bar{e} = \frac{\sum_{i=1}^{n} (x_i - y_i)}{n}$$

Gl. 16
$$s_e = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (x_i - e - y_i)^2}{n-1}}$$

GI. 17
$$m_x = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (x_i - y_i)^2}{n-1}}.$$

2.2.6.8.3 Ergebnisse der Fehlerbetrachtung

Alle Segmentierungsmethoden hatten gemein, dass der Anteil der als Lumen klassifizierten Pixel unterschätzt wurde (Abb. 2.11, Tab. 2.4). Die systematische Abweichung (Bias) lag bei allen Methoden bei Bildern der Qualitätsklasse I unter 5%. Am besten schnitt das manuelle Setzen des Schwellenwertes mit 0.9% ab (Tab. 2.4). Auch bei Berücksichtigung des zufälligen Fehlers (Präzision) erhöhte sich der Gesamtfehler nur bei der form-basierten Methode (p2a) auf über 5%. Bei Bildern aus den Qualitätsklassen I und II erzielten nur die manuelle und die Methode von Leica QWin einen Gesamtfehler von unter 5%.

Der systematische Fehler stieg stärker an als der zufällige Fehler. Beim Einbeziehen der Qualitätsklassen I-III hatten alle Segmentierungsmethoden einen Gesamtfehler zwischen 5% und 10 %. Am besten fiel wiederum die Segmentierung mit dem manuellen Setzen des Schwellenwertes und die Leica QWin Methode, beide mit einem Gesamtfehler von < 6%, aus. Am größten war der Fehler bei der Form-basierten und der Histogramm-basierten

Methode. Er lag bei beiden Methoden zwischen 8% und 9%. Die zufälligen Schwankungen lagen außer bei der Form-basierten Methode bei unter 5%.

Methode	Qualitätsklasse	Bias	Präzision	Gesamtfehler
L oiooOW/in		-2.2	2.4	3.3
	I-II	-3.6	2.6	4.5
(automour)	-	-4.6	3.5	5.8
Toytur booiort		-2.4	2.6	3.5
h mothodo	I-II	-3.1	4.5	5.5
II_IIIeIII0de	-	-4.5	4.9	6.7
		-3.9	3.0	5.0
Histogramm	I-II	-5.7	4.5	7.3
	-	-6.9	4.7	8.4
Toytur booiort		-3.3	2.9	4.5
(L mothodo)	I-II	-4.6	2.8	5.4
(i_methode)	-	-5.8	3.6	6.9
		-0.9	2.1	2.3
manuell	I-II	-2.0	2.5	3.2
	-	-3.7	3.8	5.3
Form basiert		-3.0	4.6	5.6
	-	-5.0	4.5	6.8
(pza)	-	-6.4	5.8	8.7

Tab. 2.4: Ergebnisse der Fehlerbetrachtung der verschiedenen Segmentierungsmethoden. Die Fehlergrößen geben den prozentualen Anteil der falsch detektierten Pixel an.

Die Ergebnisse zeigen, dass der Einfluss der Bildqualität stärker war als der Einfluss der Segmentierungsmethode. Die sechs Segmentierungsmethoden wichen nur geringfügig in ihrer Genauigkeit voneinander ab und allen ist ein negativer systematischer Fehler gemein. Bei Messungen, die an guten Bildern durchgeführt wurden (Qualitätsklasse I), hatte nur die Form-basierte Methode einen Messfehler > 5%. Allerdings muss bedacht werden, dass für die Messgröße doppelte Zellwanddicke die Auflösung des Bildanalysesystems bereits zu einem Fehler von ~5% bei einer Dicke von 6 µm führte.

Automatisierte digitale Bildanalyse ist eine zufrieden stellende Methode für histometrische Messungen in der Holzanatomie. Für genaue Messungen sind eine hohe Auflösung und eine gute Bildqualität notwendig. Beides hat einen signifikanten Einfluss auf die Genauigkeit der Messungen. Das zeigt, dass ein großes Potential in der Entwicklung neuer Präparationsmethoden und Methoden in der Mikroskopie liegt.

Der Vorteil der Automatisierung liegt in der Einsparung an Arbeitszeit durch die Beschleunigung des gesamten Prozess um das Fünffache. Da die Hauptschritte der Bildbearbeitung über Nacht durchgeführt werden konnten, verkürzte sich die Arbeitszeit des Bearbeiters von ungefähr zehn auf zwei Minuten. Darin enthalten war die Bildakquisition.



Abb. 2.11: Korrelation zwischen dem Anteil an detektierten Lumenpixel nach den verschiedenen Segmentierungsmethoden (y-Achse) und nach der Kontrolle (x-Achse). Dargestellt sind die Messungen der Qualitätsklasse I (a) und an 24 Bildern der Qualitätsklassen I-II (b).

2.2.7 Bestimmung der Holzstrahl- und Harzkanaldichte

Die Bestimmung der Holzstrahlendichte und der Harzkanaldichte wurde an denselben Präparaten vorgenommen, an denen auch die histometrischen Messungen vorgenommen wurden. Die Holzstrahlen wurden am Ende des Jahresrings bei einer 200-fachen Vergrößerung gezählt. Ihre Anzahl wurde durch den Stammumfang am Ende dieses Jahresringes geteilt. Weiterhin wurden bei einer 40-fachen Vergrößerung in jedem Jahresring die Harzkanäle gezählt und ihre Anzahl durch die Fläche geteilt.

2.2.8 Statistische Auswertungen

Sämtliche statistischen Analysen wurden mit dem Softwarepaket SAS 8.02 (Fa. SAS Institute) durchgeführt. Unterschiede zwischen den CO₂-Konzentrationen, den Temperaturstufen und ihren kombinierten Effekten wurden mit einer Varianzanalyse auf Signifikanz getestet. Dabei wurden der Faktor CO₂ als fester Effekt und der Faktor Temperatur als Kovariable eingesetzt (ANCOVA). Die Kammermittelwerte wurden als Wiederholungen genutzt.

Bei den histometrischen Variablen wurden die einzelnen Jahre als Faktoren innerhalb der Objekte eingesetzt und die Unterschiede zwischen den Behandlungsstufen und Jahren wurden mit einer Varianzanalyse für wiederholte Messungen getestet (rANCOVA). Als Wiederholungen wurden jeweils die Werte der letzten beiden Jahresringe angesehen. Anschließend wurde der Stammdurchmesser als Kovariable im Model eingesetzt und die rANCOVA wurde wiederholt, um zu klären, ob die Effekte unabhängig von der individuellen Wachstumsrate waren.

Die Vorrausetzungen für eine Varianzanalyse wurden mit einem F-Test für Varianzhomogenität und einem SHAPIRO WILK – Test auf Normalverteilung getestet.

Für Unterschiede zwischen der Freilandkontrolle und den Faktorstufen wurde der DUNNETT's Test für unbalancierte Populationsgrößen verwendet.

3. Ergebnisse

3.1 Untersuchungen zu Wachstum und Holzbildung 55 - jähriger Kiefern

3.1.1 Bestandesstruktur und –entwicklung

Die Grundfläche im 55 – jährigen Kiefernbestand (Grunewald 1102) stieg in 15 Jahren um über 50% an. Er befand sich damit noch in einer Phase schnellen Wachstums und trat als Stangenholz auf (Abb. 3.1). Das schnelle Wachstum ging mit einer hohen Sterberate bei den Kiefern einher. Die Stammzahl sank von 1889 auf 993 Stämme pro ha und damit um fast 50% (Tab. 3.1). Der mittlere Durchmesser stieg von 11,6 auf 20,1 cm (Abb. 3.2), was einem jährlichen Zuwachs von 0,6 cm entsprach. Eine Messung drei Jahre später ergab eine weitere Zunahme des Durchmessers um 0,7 cm und somit eine Abnahme des jährlichen Zuwachses auf ~0,2 cm pro Jahr. Die Mittelhöhe stieg in den 15 Jahren von 13,9 m auf 19,7 m. Die Höhenverteilung der Kiefern zeigt, dass der Grossteil des Bestandes relativ gleichförmig eine Höhenklasse von 20 – 24 m erreicht hat (Abb. 3.3). Diese Gleichförmigkeit findet sich auch bei der Schätzung der Dominanzklassen wieder. Demnach wurden 78% der Bäume den Klassen vorherrschend und herrschend zugeordnet. 20% der Bäume waren gering mitherrschenden oder beherrschten und bei 2% handelte es sich um stehendes Totholz. In dem Zeitraum 2002 – 2005 fielen in der Probefläche sieben weitere Kiefern aus. Davon gehörten zwei zur vorherrschenden, bzw. herrschenden und fünf zur gering mitherrschenden oder beherrschten Baumklasse. Der Höhen- und Durchmesserzuwachs führte in den 15 Jahren zu einer geschätzten Zunahme der Derbholzbiomasse von 32 auf 145 kg pro Baum, was auf Bestandesebene einer Zunahme von 68 t auf 145 t pro ha entsprach (Tab. 3.1). Der radiale Stammzuwachs in dem Dreijahresintervall korrelierte mit dem jeweiligen Stammdurchmesser ($r^2 = 0,29$, p < 0,001). Es war durchschnittlich ein Zuwachs von 3% des Stammdurchmessers zu verzeichnen. Zwischen dem Konkurrenzindex und dem radialen Stammzuwachs war dagegen kein Zusammenhang feststellbar.

Eine hohe Sterberate führte zum Absinken von Stammzahl und Grundfläche der Eiche. Die Stammzahl wurde mit 222 zu 96 Stämmen pro ha mehr als halbiert (Tab. 3.1). Damit sank auch die Grundfläche von 4,2 auf 2,0 m². Der Bestand kann damit aus forstwirtschaftlicher Sicht als Kiefer-Reinbestand klassifiziert werden. Neben Kiefer und Eiche kommen an Gehölzen mit einen Stammdurchmesser > 7 cm noch *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia* und *Quercus rubra* vor. Diese Gehölze haben zusammen eine Grundfläche von 1,3 m². Auffällig ist eine Zunahme von *Quercus rubra*. Diese Art wurde 1986 nicht verzeichnet und hat

inzwischen bei einem mittleren Durchmesser von 11,2 cm und bei 71 Stämmen pro ha eine Grundfläche von 0,7 m² pro ha.



Abb. 3.1: Aufriss der Probefläche im 55 - jährigen Kiefernbestand (Grunewald 1102) und der benachbarten Fläche im Eichen – Kiefernbestand (Grunewald 1101).

Im Vergleich dazu haben im Altbestand (Grunewald 1101) die 140 - jährigen Kiefern mit ihren schirmförmigen Kronen bei einer Höhe von durchschnittlich knapp 22 m das

Höhenwachstum eingestellt (Tab. 3.1). Der Stammdurchmesser nahm nur geringfügig zu. Er stieg von 38,2 cm auf 39,8 cm. Weitere drei Jahre später war er um 0,4 cm auf 40,2 cm gestiegen. Es war ein starker Rückgang bei der Stammzahl der Eichen zu verzeichnen. Die Anzahl der Eichen pro ha sank von 973 auf 275 (Tab. 3.1). Die verbliebenen Eichen zeigten einen vergleichsweise hohen Zuwachs. Ihr Stammdurchmesser stieg von 11,5 cm auf 18,8 cm. Dennoch konnte die Eiche ihre Stellung gegenüber der Kiefer nicht ausbauen. Die Grundfläche nahm mit 8,5 m² gegenüber 10,1 m² ab. Im Altbestand stagnierte daher die Gesamt-Grundfläche. Die Derbholzbiomasse von Eiche und Kiefer zusammen war mit 150,1t vergleichbar mit der im Jungbestand. Als weitere Gehölzart erreichte hier einzig *Prunus serotina* Stammdurchmesser > 7 cm.

Tab. 3.1: Vergleich der Bestandsdaten von 1986 und 2001 im 55 – jährigen Kiefernbestand und im Eichen-Kiefern-Altbestand.

Kiefern- jungbestand	19	86	2001		
	Kiefer	Eiche	Kiefer	Eiche	
Stammzahl [n]	1889	222	993	93	
Grundfläche [m ²]	20	4,2	33,9	2,0	
Mittlerer DBH [cm]	11,6	15,6	20,1	16,5	
Mittlere Höhe [m]	13,9	12,8	19,7	13,3	
Derbholzbiomasse (Einzelbaum) [kg]	32	60	145	70	
Derbholzbiomasse (Bestand) [t ha ⁻¹]	68,7	18,7	146,2	9,1	
Eichen-Kiefern- Altbestand	19	86	2001		
	Kiefer	Eiche	Kiefer	Eiche	
Stammzahl [n]	196	973	181	275	
Grundfläche [m ²]	22,5	10,1	22,7	8,5	
Mittlerer DBH [cm]	38,2	11,5	39,8	18,8	
Mittlere Höhe [m]	21,9	10,5	21,5	14,2	
Derbholzbiomasse (Einzelbaum) [kg]	575	25	624	99	
Derbholzbiomasse (Bestand) [t ha ⁻¹]	112,6	37,4	113,0	37,1	



Abb. 3.2: Durchmesserentwicklung der Kiefern im 55 – jährigen Kiefernbestand. Einzelne Überständer, die 1986 in den Daten enthalten waren, wurden 2001 ausgeschlossen. Daten von 1986 aus BORNKAMM et al. (1987).



Abb. 3.3: Höhenentwicklung der Kiefern im 55 – jährigen Kiefernbestand. Die Daten von 1986 wurden von FAENSEN-THIEBES et al. (1996) übernommen.

3.1.2 Untersuchungen zur intraanuellen Dynamik der Holzbildung



3.1.2.1 Verlauf des Stammdickenwachstums

Abb. 3.4: Jährlicher Zuwachsverlauf des Stammdurchmessers in Brusthöhe. a – c: — = Gompertz – Funktion, … = Polynomfunktion, \blacklozenge = Messwerte (Mittelwerte); d – f: • = Residuen der Gompertz – Funktion, Δ = Residuen der Polynomfunktion, — = Basis-Linie für die Residuen beider Funktionen.

3.1.2.1.1 Zuwachsmessungen mit den Dendrometern an 38 Probebäumen

Sowohl die Gompertzfunktion als auch die kubische Polynomfunktion ließen sich gut an die gemittelten Messwerte anpassen (Abb. 3.4, Tab. 3.2) und konnten einen signifikanten Anteil an der Gesamtvarianz erklären ($r^2 > 0.9$, p < 0.001). Beim Auftragen der Residuen von den Funktionswerten zeigten beide Funktionen ein ähnliches Muster (Abb. 3.4 d-f). Die Parameter der Gompertz-Funktion gingen allerdings mit geringeren Standardfehlern einher (Tab. 3.3). Bedingt durch Stammschrumpfungen bei Trockenheit, besonders ausgeprägt im Jahr 2003, trat "negativer" Zuwachs auf (Abb. 3.4 a-c). Hier zeigten die beiden Kurvenverläufe auch die stärksten Abweichungen (Abb. 3.4 b).



Abb. 3.5: Absolute Zuwachsrate der Stammdurchmesser während den Vegetationsperioden der Jahre 2002, 2003 und 2005, mit ● = Einzelmesswerte, — = Mittelkurve.

Der mittlere Zuwachs war im Jahr 2002 am gleichmäßigsten verteilt. Besonders im August und September erreichten die Bäume im Vergleich zu den anderen beiden Jahren einen hohen Zuwachs (Abb. 3.5). Im Trockenjahr 2003 zeigten die Bäume im späten Frühling einen hohen Zuwachs. Dieser fiel aber bereits im Juni wieder ab und sank kontinuierlich bis zum Ende der Vegetationsperiode. Im Jahr 2005 legten die Bäume im Juli am meisten zu. Hier war der Zuwachs stärker als in den beiden anderen untersuchten Jahren. Nach Juli sank die Zuwachsrate und erreichte im September nur noch sehr niedrige Werte. Tab. 3.2: Parameter für die nichtlineare Regression mit dem Durchmesserzuwachs in Brusthöhe als Regressanden gegen die Zeit als Regressor in den drei verschiedenen Probejahren. Die Regression wurde a) mit der Gompertzfunktion und b) mit einer kubischen Polynomfunktion durchgeführt. Werte in Klammern = Standardfehler, t_{gr_max} = Zeitpunkt der maximalen Wachstumsrate.

a) Gompertzfunktion y= A*exp(e ^{b+kx})										
Jahr	А	b	К	t _{gr_max}						
2002	0,406 (0,111)	2,68 (0,48)	0,0120 (0,0034)	223						
2003	0,231 (0,024)	3,33 (1,32)	0,0236 (0,0092)	141						
2005	0,258 (0,011)	7,22 (1,08)	0,0378 (0,0058)	191						
	b) Pe	olynomfunktion y=a*	$x + b^{*}x^{2} + c^{*}x^{3}$							
Jahr	а	b	С	t _{gr_max}						
2002	-1,16 (0,60) *10 ⁻³	12,0 (5,5) *10 ⁻⁶	-1,6 (1,2) *10 ⁻⁸	247						
2003	-0,25 (0,88) *10 ⁻³	9,3 (8,4) *10 ⁻⁶	-1,9 (1,9) *10 ⁻⁸	162						
2005	-5,19 (0, <mark>90) *10⁻³</mark>	4,7 (7,8) *10 ⁻⁶	-9,1 (1,6) *10 ⁻⁸	173						

Die Passung der Messwerte mit der Gompertzfunktion ergab im Jahre 2002 einen Wendepunkt am 223. Tag, im Jahre 2003 am 141. Tag und im Jahre 2005 am 191. Tag (Tab. 3.2). Die Zuwachsrate erreichte somit im Jahr 2002 mit der 32 ± 1 . Woche in der ersten Augusthälfte ihr Maximum. Im Jahr 2003 erreichte die Zuwachsrate mit der 21 ± 1 . Woche Anfang Juni und im Jahr 2005 mit der 28 ± 1 . Woche Mitte Juli ihren Höhepunkt (Abb. 3.6). Die Standardfehler wurden dabei aus der Varianz der Ergebnisse der einzelnen Bäume berechnet. Die Unterschiede zwischen den Jahren waren signifikant (ANOVA, p < 0,05).



Abb. 3.6: Korrelation des Zeitpunktes der maximalen Wachstumsrate des Stammdurchmessers mit dem Konkurrenzindex nach HEGYI (1974) in den Jahren 2002, 2003 und 2005.

Ein Zusammenhang zwischen dem Konkurrenzindex des Baumes und des Zeitpunktes der maximalen Wachstumsrate ließ sich nicht feststellen. Die Unterschiede zwischen den Jahren waren deutlich größer als innerhalb der Jahre (Abb. 3.6). Ein ähnlicher Zusammenhang

ergab sich zwischen Stammdurchmesser in Brusthöhe und dem Zeitpunkt der maximalen Wachstumsrate.



3.1.2.1.2 Zuwachsmessungen an den Holzproben

Abb. 3.7: Zeitlicher Verlauf des radialen Zuwachses der Probebäume gemessen an den Holzproben. a – c: — = Gompertz – Funktion, … = Polynomfunktion, \blacklozenge = Messwerte (Mittelwerte); d – f: • = Residuen der Gompertz – Funktion, \triangle = Residuen der Polynomfunktion, — = Basis-Linie für die Residuen beider Funktionen. a) Radialer Zuwachs

Auch bei dem an den Holzproben gemessenen radialen Zuwachs ließen sich beide Methoden, die Gompertzfunktion und die kubische Polynomfunktion, gut an die Messwerte anpassen (Abb. 3.7, $r^2 < 0.9$, p < 0.001). Die Werte wiesen im Jahr 2003 höhere Residuen auf, als in den beiden anderen Jahren (Abb. 3.7, d – f). Zu beachten ist hierbei, dass die Zahl der Probebäume mit drei kleiner war als in den beiden anderen Jahren mit acht. Beim Vergleich der Standardfehler der Funktionsparameter beider Methoden zeigte sich, dass die Gompertzfunktion trotz vergleichbarer Verteilung der Residuen (Abb. 3.7, d – f) besser abschnitt, als das Polynom dritter Ordnung (Tab. 3.3). Bei Anwendung der Gompertzfunktion nahmen die Standardfehler der Funktionsparameter Werte zwischen 10 und 20% an (Tab. 3.3). Die Jahrringbreite ergab nach diesen Zuwachsmessungen für 2002 1,3 ± 0,1 mm, für 2003 0,8 ± 0,3 mm und für 2005 1,1 ± 0,2 mm. Wurden für 2002 und 2005 nur die Bäume betrachtet, die auch 2003 mit eingingen, ergab sich für 2002 1,3 ± 0,3 mm und für 2005 1,0 ± 0,3 mm.

Tab. 3.3: Parameter für die Regression mit dem radialen Zuwachs als Regressanden gegen die Zeit als Regressor in den drei verschiedenen Probejahren. Die Regression wurde a) mit der Gompertzfunktion und b) mit einer kubischen Polynomfunktion durchgeführt. Werte in Klammern = Standardfehler, $t_{gr max}$ = Zeitpunkt der maximalen Wachstumsrate.

a) Gompertzfunktion y= A*exp(e ^{b+kx})										
Jahr	В	k	A	t _{gr_max}						
2002	2,94 (0,37)	0,0172 (0,0026)	1550 (119)	171						
2003	5,74 (2,65)	0,0385 (0,0169)	851 (67)	149						
2005	3,07 (0,37)	1328 (104)	177							
	b) P	olynomfunktion y=a*	$x + b^{*}x^{2} + c^{*}x^{3}$							
Jahr	A	b	С	t _{gr max}						
2002	-7,4 (1,3)	0,094 (0,013)	-17,9 (3,0) *10-5	174						
2003	-8,2 (2,7)	0,110 (0,026)	-25,1 (6,1) *10-5	145						
2005	-6,2 (1,2)	0,075 (0,011)	-13,7 (2,7) *10-5	182						

Die maximale Zuwachsrate, gemessen an den Holzproben und bestimmt mit der Gompertzfunktion, erreichte im Jahren 2002 am 171. Tag, im Jahre 2003 am 149. Tag und im Jahre 2005 am 177. Tag ihr Maximum (Tab. 3.3). Die Ergebnisse der Polynomfunktion wichen nur geringfügig davon ab. Auf Wochen gerundet lag der Zeitpunkt der maximalen radialen Zuwachsrate in den Jahren 2002 und 2005 mit der 24. \pm 2. Woche bzw. der 25. \pm 1. Woche relativ eng beieinander. Im Jahr 2003 erreichte die Zuwachsrate mit der 21. \pm 1. Woche um die drei bis vier Wochen früher ihr Maximum. Die Berechnung der Standardfehler erfolgte dabei aus den Ergebnissen der einzelnen Bäume. Im Jahr 2002 wiesen die Maxima eine hohe Variabilität auf (Abb. 3.8). Die Unterschiede zwischen den Jahren waren nicht signifikant (ANOVA, p > 0,05).

Verglichen mit den Dendrometerablesungen ergab diese Methode, dass der radiale Zuwachs in den Jahren 2002 und 2005 früher sein Maximum erreichte. Außerdem war die Streuung sehr viel höher (vergl. Abb. 3.6 und Abb. 3.8).

Bei einer Korrelation der Ergebnisse der beiden Methoden ergab sich ein Zusammenhang (r² = 0,41) von:

Zuwachs Dendrometer = 2 ^x radialer Zuwachs Holzschnitte + 50 [µm].



Abb. 3.8: Zeitpunkt der max. Zuwachsrate während der Vegetationsperioden der Jahre 2002, 2003 und 2005, die unterschiedlichen Farben kennzeichnen die verschiedenen Probebäume.

b) Zellbildung

Auch beim Zellzuwachs zeigte sich, dass beide Funktionen einen signifikanten Anteil der Gesamtvarianz erklären konnten. Dabei fielen in den einzelnen Jahren die Unterschiede zwischen Gompertzfunktion ($r^2 = 0.83 - 0.99$) und der Polynomfunktion ($r^2 = 0.81 - 0.99$) gering aus. Allerdings waren auch bei der Zellbildung die Parameter der Polynomfunktion mit höheren Standardfehlern behaftet als die Parameter der Gompertzfunktion. Außerdem war im Jahr 2003 die Varianz wesentlich höher als in den beiden anderen Jahren. Die Residuen streuten weiter als in den beiden anderen Untersuchungszeiträumen (Abb. 3.9).



Abb. 3.9: Zeitlicher Verlauf des Zellzuwachses. a – c: — = Gompertz – Funktion, … = Polynomfunktion, \blacklozenge = Messwerte (Mittelwerte); d – f: \bullet = Residuen der Gompertz – Funktion, Δ = Residuen der Polynomfunktion, — = Basis-Linie für die Residuen beider Funktionen.

Als Wendepunkt der Gompertzfunktion ergab sich im Jahr 2002 der 190. Tag, im Jahr 2003 der 158. Tag und im Jahr 2005 der 202. Tag (Tab. 3.4). Die Zeit der maximalen Zellbildung

lag somit im Jahre 2003 ebenso wie der radiale Zuwachs mit der 23 \pm 1. Woche vor den Jahren 2002 mit der 28 \pm 2. Woche und 2005 mit der 29 \pm 1. Woche. Die Unterschiede zwischen den Jahren waren nicht signifikant (ANOVA, p > 0,05, Abb. 3.10). Die Ergebnisse der Polynomfunktion wichen von den genannten Werten ab (Tab. 3.4). Im Jahr 2002 lagen sie zwei Wochen, im Jahr 2005 drei Wochen hinter den Ergebnissen der Gompertz - Funktion.

Tab. 3.4: Parameter für die Regression mit der radialen Anzahl an Tracheiden als Regressanden gegen die Zeit als Regressor in den drei verschiedenen Probejahren. Die Regression wurde a) mit der Gompertzfunktion und b) mit einer kubischen Polynomfunktion durchgeführt. Werte in Klammern = Standardfehler, t_{gr_max} = Zeitpunkt der maximalen Wachstumsrate.

a) Gompertzfunktion y= A*exp(e ^{b+kx})									
Jahr	b	k	А	t _{gr_max}					
2002	3,09 (0,37)	0,0162 (0,0025)	61,0 (6,2)	190					
2003	5,51 (2,25)	0,0348 (0,0140)	30,9 (3,0)	158					
2005	2,89 (0,29)	0,0143 (0,0020)	56,2 (6,2)	202					
	b) P	olynomfunktion y=a*:	$x + b^{*}x^{2} + c^{*}x^{3}$						
Jahr	а	b	С	t _{gr max}					
2002	-0,249 (0,059)	0,00283(0,00058)	-4,6 (1,4) * 10-6	203					
2003	-0,283 (0,112)	0,00353(0,00108)	-7,7 (2,5) * 10-6	154					
2005	-0,169 (0,039)	0,00187(0,00038)	-2,6 (0,9) * 10-6	237					



Abb. 3.10: Zeitpunkt der max. Zellzuwachsrate während den Vegetationsperioden der Jahre 2002, 2003 und 2005. Die unterschiedlichen Farben kennzeichnen die verschiedenen Probebäume.

Die Zuwachsrate gemessen als Anzahl der Zellen erreichte später ihr Maximum als die Zuwachsraten gemessen als radialer Zuwachs.

3.1.2.2 Multikollinearität zwischen den meteorologischen Variablen

Für das Regressionsmodell wurden zunächst von den Klimavariablen die Tageslänge, der Niederschlag über dem Bestand, die Strahlungssumme, das Wasserdampfdruckdefizit der Luft (VPD) und die Bodentemperatur, gemessen in einer Tiefe von 10 cm, ausgewählt.

Die Bodentemperatur betrug in den drei Untersuchungszeiträumen durchschnittlich 14,3 °C bei einem Niederschlag von 30 mm pro Probeintervall und einer durchschnittlichen Tageslänge von 859 min (Tab. 3.5). Die Strahlung lieferte in den Probeintervallen aufsummiert eine Energie von 235,5 MJ m⁻². Die VPD betrug durchschnittlich 0,7 hPa. In den Probeintervallen, in denen Spätholzbildung festgestellt wurde (siehe 3.1.2.4.1), betrug die Bodentemperatur im Mittel 15,6 °C und es fielen durchschnittliche 35 mm Niederschlag. Die durchschnittliche Strahlungsenergie lag bei 219,5 MJ m⁻², die durchschnittliche VPD bei 0,7 hPa und die klimatische Wasserbilanz bei -118 mm.



Abb. 3.11: Niederschlag (N) und Temperatur (T) während den Untersuchungsperioden. Die Werte wurden mit dem Mittelwert als Lagemaß und der Standardabweichung als Skalierungsfaktor standardisiert.

Tab.	3.5:	Witterung	g in	den	Prob	eintervallen	währe	end	der	drei	untersuc	hten
Veget	ationsp	perioden.	Darge	estellt	sind	Mittelwerte	(und	Sta	ndard	abweid	chungen)	der
metec	rologis	schen Varia	ablen.									

	Boden-	Tageslänge	Nieder-	Strahlung	VPD	KWB
	temperatur		schlag			
	°C	min	mm	MJ m⁻²	hPa	mm
Gesamt	14,3 (2,3)	859 (99)	30 (23)	235,5 (54,6)	0,7 (0,4)	-86 (119)
Spätholz	15,6 (1,5)	830 (97)	35 (22)	219,5 (47,7)	0,7 (0,4)	-118 (138)

Beim Vergleich von Temperatur und Niederschlag trat die Trockenheit im August 2003 deutlich hervor (Abb. 3.11). Die Strahlungsumme und die VPD zeigten einen sehr ähnlichen Verlauf (Abb. 3.12). Dabei waren am engsten die Strahlungssumme und die VPD miteinander korreliert. Ihr partieller Korrelationskoeffizient betrug nach vorhergehender beta - Standardisierung 0,79 (Tab. 3.6 a). Weiterhin war die Strahlungssumme mit einem partiellen Regressionkoeffizient von 0,71 mit der Temperatur korreliert.



Abb. 3.12: Strahlungssumme (S) und Wasserdampfdruckdefizit der Luft (V) während den Untersuchungsperioden. Die Werte wurden mit dem Mittelwert als Lagemaß und der Standardabweichung als Skalierungsfaktor standardisiert.

Der Varianzinflationierungsfaktor (VIF) erreichte bei der Strahlungssumme mit 5,3 den größten Wert. Damit war für alle Variablen der VIF deutlich unter 10 (Tab. 3.6 a) und die

Abhängigkeit der Regressoren untereinander kann als nicht kritisch gewertet werden (FICKEL 2000).

In einem zweiten Ansatz wurden für eine Regression die Variablen Tageslänge, Bodentemperatur und klimatische Wasserbilanz ausgewählt. Letztere ersetzte somit die Variablen Niederschlag, Strahlungssumme und VPD. Die klimatische Wasserbilanz erreichte in den Untersuchungszeiträumen einen Mittelwert von -86 mm (Tab. 3.5). Während der Spätholzbildung (siehe 3.1.2.4.1) lag die klimatische Wasserbilanz bei -118 mm. Bei einer partiellen Regression der meteorologischen Variablen untereinander zeigte sich, dass die Variablen weniger miteinander korrelierten (Tab. 3.6 b), als bei der zuerst durchgeführten Regression mit fünf meteorologischen Variablen (Tab. 3.6 a). Der engste Zusammenhang bestand zwischen der Bodentemperatur und der Tageslänge mit einem partiellen Korrelationskoeffizienten von lediglich 0,25. Weiterhin stieg der Varianzinflationierungsfaktor nur geringfügig über den Wert 1 an (Tab. 3.6 b).

Tab. 3.6: Korrelationskoeffizienten zwisc	hen den	standardisierten	Klimavariablen	sowie	der
Varianzinflationierungsfaktor (VIF) der pa	rtiellen F	Regression.			

a) partielle Regression mit fünf Variablen									
	Tageslänge	Boden- temperatur	Nieder- schlag	Strahlungs- summe	VPD				
Tageslänge	1,00	0,16	-0,17	0,71	0,50				
Bodentemperatur	0,16	1,00	0,09	0,27	0,56				
Niederschlag	-0,17	0,09	1,00	-0,38	-0,41				
Strahlungssumme	0,71	0,27	-0,38	1,00	0,79				
VPD	0,50	0,56	-0,41	0,79	1,00				
VIF	2,4	1,9	1,6	5,3	4,3				
b) partielle Regressi	ion mit drei Va	riablen							
	Tageslänge	Boden- temperatur	KWB						
Tageslänge	1,00	0,25	0,11						
Bodentemperatur	0,25	1,00	-0,09						
KWB	0,11	-0,09	1,00]					
VIF	1,1	1,1	1,1						

3.1.2.3 Abhängigkeit der Stammzuwachsrate von den meteorologischen Variablen

3.1.2.3.1 Bestimmung der Abhängigkeit der Stammzuwachsrate von den meteorologischen Variablen anhand der Ablesungen der Banddendrometer

Die Zuwachsrate war nach den Ergebnis einer partiellen Regression mit den standardisierten meteorologischen Variablen positiv mit dem Niederschlag korreliert (r = 0,75, p < 0,001, Tab. 3.7 a). Dieser Zusammenhang wurde besonders deutlich beim Vergleich des Niederschlags mit den absoluten Zuwachsraten berechnet aus den Originalmesswerten (Abb. 3.13). Ein Zusammenhang mit anderen Umweltvariablen ergab sich nicht. Der partielle Koeffizient des Niederschlags betrug 1,3 ± 0,3 mm d⁻¹10⁻³. Dies entsprach einer Steigerung der Zuwachsrate von 0,6 ± 0,1 mm d⁻¹10⁻³ bei einer Erhöhung des Niederschlags von 10 mm.

Bei Verwendung der durch die Gompertzfunktion gepassten Werte trat ebenfalls zu der Zuwachsrate nur zum Niederschlag (r= 0,54, p < 0,01) ein Zusammenhang auf. Der partielle Koeffizient betrug dabei 0,4 \pm 0,2 mm d⁻¹10⁻³. Dies entsprach einer Änderung von 0,2 \pm 0,1 mm d⁻¹10⁻³ bei einer Änderung der Niederschlagsmenge von 10 mm.



Abb. 3.13: Vergleich von Niederschlag (ND) und täglichem radialen Zuwachs (ZW) des mittleren Stammdurchmessers während den Vegetationsperioden der Jahre 2002, 2003 und 2005. Die Niederschlagswerte wurden mit dem Mittelwert und der Standardabweichung standardisiert. Der Mittelwert der standardisierten Werte des Niederschlags wurde für die graphische Darstellung auf den Wert 4 verschoben.

Wurden in dem Regressionsmodell die Regressoren Niederschlag, Strahlungssumme und VPD durch die klimatische Wasserbilanz ersetzt, so ergab sich eine Abhängigkeit des Zuwachses von der Tageslänge (r= 0,61, p < 0,001, Tab. 3.7 b) und der klimatischen Wasserbilanz (r= 0,57, p < 0,01). Dies galt nur bei der Verwendung der Werte der Gompertz-Funktion. Bei der Verwendung der Originalmesswerte in der Regression ergab sich kein signifikanter Zusammenhang zu den Regressoren. Die Höhe der partiellen Koeffizienten lag sowohl bei der Tageslänge als auch bei der klimatischen Wasserbilanz bei 0,4 ± 0,2 mm d⁻¹10⁻³. Dabei bewirkte eine Änderung der Tageslänge um 60 min eine Änderung der Zuwachsrate von 0,2 ± 0,1 mm d⁻¹10⁻³. Zu einer gleichgroßen Erhöhung der Zuwachsrate führte eine Erhöhung der klimatischen Wasserbilanz um 50 mm.

Tab. 3.7: Partielle Regressionskoeffizienten zwischen standardisierten Klimavariablen und der Zuwachsrate des DBH sowie Gesamt – Bestimmtheitsmaß der Regression, mit - = nicht signifikant (p > 0.05).

a) partielle Regression mit fünf Variablen									
	Boden- temperatur	Tageslänge	Nieder- schlag	Strahlungs- summe	VPD	r²			
Originalwerte	-	-	0,75	-	-	0,64			
gepasste Werte	-	-	0,53	-	-	0,63			
b) partielle Re	gression mit o	lrei Variablen							
	Boden- temperatur	Tageslänge	KWB			r²			
Originalwerte	-	-	-			-			
gepasste Werte	-	0,61	0,57			0,59			

3.1.2.3.2 Bestimmung der Abhängigkeit der Stammzuwachsrate von den meteorologischen Variablen anhand der Messungen an den Holzproben

Die radiale Zuwachsrate war positiv mit der Tageslänge korreliert (r = 0,57, p < 0,01) und wies keinen Zusammenhang zu den anderen klimatischen Messgrößen auf (Tab. 3.8 a). Auch der Niederschlag hatte im Gegensatz zu den Zuwachsmessungen mit den Dendrometerbändern keinen signifikanten Einfluss. Der partielle Koeffizient der Tageslänge betrug 1,7 ± 0,5 µm d⁻¹. Dies entsprach einer Änderung der radialen Zuwachsrate in Höhe von 1,0 ± 0,3 µm d⁻¹ bei einer Änderung der Tageslänge von 60 min.

Bei einer Änderung des Regressionsmodells durch den Ersatz der Regressoren Niederschlag, Strahlungssumme und VPD durch die klimatische Wasserbilanz zeigte sich, dass letztere neben der Tageslänge (r = 0,76, p < 0,001) ebenfalls eine positive Wirkung auf

die radiale Zuwachsrate hatte (r = 0,62, p < 0,001). Die partiellen Koeffizienten betrugen bei der Tageslänge 1,7 ± 0,3 µm d⁻¹ und bei der klimatischen Wasserbilanz 1,2 ± 0,3 µm d⁻¹. Entsprechend stieg die radiale Zuwachsrate bei einer Zunahme der Tageslänge von 60 min um 1,0 ± 0,2 µm d⁻¹ und bei einer Zunahme der klimatischen Wasserbilanz von 50 µm um 0,5 ± 0,1 µm d⁻¹.

Tab. 3.8: Partielle Regressionskoeffizienten zwischen standardisierten Klimavariablen und den Zuwachsraten an radialem Zuwachs und der radialen Anzahl an Zellen sowie Gesamt – Bestimmtheitsmaß der Regression, mit - = nicht signifikant (p > 0.05).

a) partielle Regression mit fünf Regressoren									
	Boden- temperatur	Tageslänge	Nieder- schlag	Strahlungs- summe	VPD	r²			
Radialer Zuwachs	-	0,57	-	-	-	0,61			
Zunahme Tracheiden	0,52	0,48	-	-	-	0,51			
b) partielle Re	egression mit	drei Regresso	oren						
	Boden- temperatur	Tageslänge	KWB			۲²			
Radialer Zuwachs	-	0,76	0,62			0,71			
Zunahme Tracheiden	0,60	0,59	0,62			0,64			

Auf die Zellbildungsrate übte neben der Tageslänge (r = 0,48, p < 0,01) auch die Temperatur (r = 0,52, p < 0,01) einen positiven Einfluss aus (Tab. 3.8 a). Die partiellen Koeffizienten betrugen bei der Tageslänge 0,052 ± 0,019 Zellen pro Tag und bei der Temperatur 0,057 ± 0,018 Zellen pro Tag. Dies entsprach bei einem Temperaturanstieg von 1°C einer Erhöhung der Zellbildungsrate um 0,025 ± 0,008 Zellen pro Tag. Eine Erhöhung der Tageslänge um 60 min hatte eine Erhöhung der Zellbildungsrate um 0,032 ± 0,012 Zellen pro Tag zur Folge.

Wurden in dem Regressionsmodell die Regressoren Niederschlag, Strahlungssumme und VPD durch die klimatische Wasserbilanz ersetzt (Tab. 3.8 b), übten sowohl die Bodentemperatur (r = 0,60, p < 0,001) und die Tageslänge (r = 0,59, p < 0,001) als auch die klimatische Wasserbilanz (r = 0,62, p < 0,001) einen positiven Einfluss auf die Zellbildungsrate aus. Der Ersatz der drei Regressoren durch die klimatische Wasserbilanz führte zu einer Erhöhung des Gesamt - Bestimmtheitsmaß der Regression von r² = 0,51 auf r² = 0,64. Die partiellen Korrelationskoeffizienten betrugen bei der Bodentemperatur 0,050 ± 0,013 Zellen pro Tag, bei der Tageslänge 0,043 ± 0,011 Zellen pro Tag und bei der klimatischen Wasserbilanz 0,046 ± 0,011 Zellen pro Tag. Dementsprechend führte eine Temperaturerhöhung von 1°C zu einer Erhöhung der Zellbildungsrate um 0,021 ± 0,006 Zellen pro Tag. Eine Änderung der Tageslänge um 60 min führte zu einer Änderung der

Zellbildungsrate um 0,026 \pm 0,007 Zellen pro Tag. Eine Änderung der klimatischen Wasserbilanz um 50 mm hatte eine Änderung der Zellbildungsrate um 0,019 \pm 0,005 Zellen pro Tag zur Folge.

3.1.2.4 Variationen quantitativer Gewebemerkmale im Jahresverlauf

3.1.2.4.1 Der Beginn der Spätholzbildung

Der Beginn des Spätholzes wurde zunächst mit der Wandigkeit von fertig ausdifferenzierten Zellen festgelegt. Zellen mit einer Wandigkeit > 0,5 galten als Spätholzzellen. Ausdifferenzierte Zellen mit einer Wandigkeit von > 0,5 traten ab August auf (Abb. 3.14). In den Jahren 2002 und 2003 erreichte die mittlere Wandigkeit Anfang August Werte > 0,5. Im Jahre 2005 war dies erst Ende August der Fall.



Abb. 3.14: Wandigkeit ausdifferenzierter Zellen während den Vegetationsperioden der Jahre 2002, 2003 und 2005, mit • = Mittelwerte der einzelnen Bäume, — = Mittelkurve.

Der Zeitpunkt des Eintritts der ersten Spätholzzellen in die Zellreifungszone wurde graphisch anhand des Verlaufs des Zelldurchmessers der fertig gestreckten Zellen festgestellt (Abb. 3.15). Einen übereinstimmenden Durchmesser der fertig gestreckten Zellen zu den ersten ausdifferenzierten Spätholzzellen mit einer Wandigkeit > 0,5 ergab sich 2002 und 2003 in der zweiten Junihälfte und 2005 in der ersten Julihälfte. Somit war zu diesen Zeitpunkten die Zellstreckung der ersten Spätholzzellen bereits abgeschlossen. Weiterhin war in allen drei Jahren bereits vor dem 180. Tag ein signifikanter Abfall des Zelldurchmessers unter 30 μ m feststellbar (Abb. 3.15). Im Jahr 2002 waren die in der zweiten Junihälfte gebildeten Zellen mit einem Zelldurchmesser von 25 μ m signifikant kleiner als die vorher gebildeten Zellen (ANOVA, p < 0,001). Konkret wurden diese Zellen zwischen dem 14. Juni und dem 28. Juni gebildet (Abb. 3.15 und Abb. 3.16). Deren Durchmesser korrespondierte mit dem Durchmesser der ersten ausdifferenzierten Spätholzzellen. Allerdings war auch schon vorher, in der ersten Junihälfte, mit einem Wert von 32 μ m ein signifikanter Abfall des Durchmessers gegenüber den im Mai gebildeten Zellen feststellbar. Diese Zellen hatten einen Durchmesser von 41 μ m.



Abb. 3.15: Radialer Zelldurchmesser fertig gestreckter und ausdifferenzierter Zellen während den Vegetationsperioden der Jahre 2002, 2003 und 2005, mit ▲ = fertig gestreckte Zellen, ∘ = ausdifferenzierte Spätholzzellen, • = ausdifferenzierte Zellen mit einer Wandigkeit < 0,5, ···· = Verbindungslinie zwischen den ersten Spätholzzellen und mit Zellen eines entsprechenden Durchmessers nach Abschluss der Zellstreckung.

Im Jahr 2003 waren die zwischen dem 11. Juni und 25. Juni gebildeten Zellen mit einem Durchmesser von 24 μ m signifikant kleiner als die in der zweiten Maihälfte gebildeten Zellen (ANOVA, p < 0,001). Diese hatten einen Durchmesser von 36 μ m. Es bestanden keine signifikanten Unterschiede zu den in der ersten Junihälfte gebildeten Zellen. Der

Durchmesser der zwischen dem 11. Juni und 25. Juni gebildeten Zellen korrespondierte ebenfalls mit dem Durchmesser der ersten ausdifferenzierten Spätholzzellen.

Im Jahre 2005 waren in der zweiten Junihälfte, d.h. zwischen dem 16. Juni und dem 30. Juni, die Zellen mit 28 µm signifikant kleiner als die im Mai und Anfang Juni gebildeten Zellen, welche eine Zelldurchmesser von 35 µm bis 39 µm aufwiesen (ANOVA, p < 0,001). Hier wiesen allerdings erst die in der folgenden Periode fertig gestreckten Zellen einen zu den ersten ausdifferenzierten Spätholzzellen übereinstimmenden Durchmesser auf.

In allen drei Vegetationsperioden traten die ersten Harzkanäle in der zweiten Junihälfte auf (Abb. 3.16).



Abb. 3.16: Holzbildung in der zweiten Junihälfte. a) 28.06.02, reifende Zellen, deren radialer Zelldurchmesser bereits deutlich gegenüber dem des Frühholzes verkürzt ist. b) 28.06.02, Kambium und Harzkanalgewebe.

3.1.2.4.2 Werte für Frühholz und Spätholz

Insgesamt erreichten die Zellen einen mittleren radialen Zelldurchmesser von 29,3 ± 1,3 µm. Der mittlere radiale Lumendurchmesser betrug 22,6 ± 1,7 µm bei einer mittleren Zellwanddicke der tangentialen Zellwände von 6,7 ± 0,3 µm. Die Wandigkeit betrug durchschnittlich 0,41 ± 0,25 µm µm⁻¹ (Tab. 3.9).

Beim Berechnen der gemittelten Werte für das Spätholz gingen alle Zellen mit ein, deren Wandigkeit > 0,5 betrug. Im Spätholz hatten die Zellen einen radialen Durchmesser von 22,6 \pm 0,5 µm. Auch hier zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Jahren (ANOVA, p > 0,1). Der durchschnittliche Lumendurchmesser nahm einen Wert von 13,9 \pm 0,5 µm an und die Zellwanddicke betrug 8,7 \pm 0,2 µm (Abb. 3.18). Auch hierbei waren zwischen den drei Jahren keine signifikanten Unterschiede festzustellen (ANOVA, p > 0,1). Die Wandigkeit betrug im Spätholz 0,68 \pm 0,03 µm µm⁻¹. Beim alleinigen Vergleich der drei über alle drei Jahre untersuchten Bäume waren zwischen den Jahren Unterschiede zu erkennen. (ANOVA, p < 0,1). Im Jahr 2002 war die Wandigkeit deutlich höher als in den beiden anderen Jahren.

	Zell- durchmesser [µm]	Lumen- durchmesser [µm]	Zellwand- dicke [µm]	Wandigkeit [µm µm⁻¹]
gesamt	29,3 ± 1,3	22,6 ± 1,7	$6,7 \pm 0,3$	0,41 ± 0,25
FH	38,6 ± 1,2	34,1 ± 1,3	$4,5 \pm 0,2$	0,14 ± 0,01
Übergang	28,2 ± 0,5	22,2 ± 0,7	6,0 ± 0,2	0,30 ± 0,02
SH	22,6 ± 0,5	13,9 ± 0,5	8,7 ± 0,2	0,68 ± 0,03

Tab. 3.9: Mittelwerte und Standardfehler der histometrischen Messgrößen, mit FH = Frühholz und SH = Spätholz.

Wurde das Frühholz in eigentliches Frühholz und Übergangsholz, bei dem der Zelldurchmesser bereits deutlich unter dem des eigentlichen Frühholzes liegt (siehe 3.1.2.4.1), differenziert, so ergab sich ein durchschnittlicher Frühholzzelldurchmesser von 38,6 ± 1,2 µm (Tab. 3.9). Unterschiede zwischen den Jahren waren nicht festzustellen (ANOVA, p > 0,1). Der radiale Lumendurchmesser betrug im Frühholz 34,1 ± 1,3 µm und die Zellwanddicke 4,5 ± 0,2 µm (Tab. 3.9). Unterschiede zwischen den Jahren waren dabei nicht signifikant (ANOVA, p > 0,1). Die Wandigkeit nahm im Frühholz Werte von 0,14 ± 0,01 µm µm⁻¹ an und zeigte ebenfalls keine signifikanten Unterschiede zwischen den Jahren



Abb. 3.17: Zusammenhang zwischen Stammdurchmesser und Zelldurchmesser.

Die als Übergangsholz definierten Zellen hatten einen Zelldurchmesser von 28,2 ± 0,5 µm und einen Lumendurchmesser von 22,2 ± 0,7 µm. Die Zellwanddicke betrug 6,0 ± 0,2 µm und die Wandigkeit 0,30 ± 0,02 µm µm⁻¹. Beim radialen Zelldurchmesser zeigte sich im Spätholz ein Zusammenhang zum Stammdurchmesser (Abb. 3.17). Die Anpassung an eine

logarithmische Funktion erzielte dabei die besten Ergebnisse ($r^2 = 0.83$, p < 0.001). Der Zusammenhang zwischen dem Frühholzzelldurchmesser und dem Stammdurchmesser fiel weniger deutlich aus ($r^2 = 0.50$, p < 0.1).

3.1.2.4.3 Abhängigkeit der quantitativer Gewebemerkmale von den meteorologischen Variablen

Zu beachten ist, dass die im Anschluss dargestellten Zusammenhänge nur für durchschnittliche Änderungen der meteorologischen Variablen für die Dauer von mindestens einen Probeintervall (14 Tage) gelten.

a) Zell- und Lumendurchmesser

Auf den radialen Zelldurchmesser hatte die Temperatur (r = -0,76, p < 0,001) einen negativen Effekt (Tab. 3.10 a). Der partielle Koeffizient betrug -6,5 ± 1,1 µm. Damit hatte ein Temperaturanstieg von 1°C bei jeweils konstanten Werten der übrigen Klimavariablen eine Abnahme des Zelldurchmessers um 2,8 ± 0,5 µm zur Folge.

Nach dem Ersetzen der Variablen Niederschlag, Strahlungssumme und VPD durch die klimatische Wasserbilanz zeigten neben der Temperatur (r = -0,76, p < 0,001) auch die Tageslänge (r = 0,58, p < 0,001) und die klimatische Wasserbilanz (r = 0,42, p < 0,05) eine Wirkung auf den Zelldurchmesser (Tab. 3.10 b). Die partiellen Koeffizienten betrugen bei der Bodentemperatur -5,4 ± 0,9 µm, bei der Tageslänge 2,8 ± 0,8 µm und bei der klimatischen Wasserbilanz 1,8 ± 0,7 µm. Dabei entsprach ein Temperaturanstieg von 1°C einer Abnahme des Zelldurchmessers von 2,3 ± 0,4 µm. Eine Erhöhung der Tageslänge von 60 min hatte eine Erhöhung des Zelldurchmessers von 1,7 ± 0,5 µm zur Folge. Eine Erhöhung der klimatischen Wasserbilanz um 50 mm bewirkte eine Erhöhung des Zelldurchmessers von 0,7 ± 0,2 µm.

Wurde der Zusammenhang nur für Spätholzzellen untersucht, so ergab sich keine signifikante Beziehung der Zelldurchmessers zu den meteorologischen Variablen bei einer Regression mit fünf Variablen (Tab. 3.11 a).

Bei einer Regression des Zelldurchmessers gegen die Bodentemperatur, die Tageslänge und die klimatische Wasserbilanz zeigte sich eine Abhängigkeit der Zelldurchmessers von der Tageslänge (r = 0,49, p < 0,05) sowie der klimatischen Wasserbilanz (r = 0,72, p < 0,001; Tab. 3.11 b). Der partielle Korrelationskoeffizient betrug für die Tageslänge 0,7 ± 0,3 µm und für die klimatischen Wasserbilanz 1,2 ± 0,3 µm. Das bedeutete, dass der Durchmesser der Spätholzzellen bei einer Verkürzung der Tageslänge um 60 min um 0,4 ± 0,2 µm abnahm. Bei einer Erhöhung der klimatischen Wasserbilanz um 50 mm nahm der Zelldurchmesser um 0,4 ± 0,1 µm zu.

Der radiale Lumendurchmesser wurde von der Temperatur ebenfalls negativ beeinflusst (r= -0,92, p < 0,001). Dagegen übten die Tageslänge (r = 0,86, p < 0,001) und der Niederschlag (r = 0,52, p < 0,01) einen positiven Einfluss aus (Abb. 3.10 a). Die partiellen Koeffizienten der entsprechenden Variablen lagen bei der Bodentemperatur bei -7,6 ± 0,8 µm, bei der Tageslänge bei 5,8 ± 0,8 µm und bei dem Niederschlag bei 1,8 ± 0,6 µm. Das bedeutete, dass bei einem Temperaturanstieg von 1°C der Lumendurchmesser um 3,3 ± 0,3 µm sank. Der Lumendurchmesser stieg bei einem Anstieg der Tageslänge von 60 min um 2,2 ± 0,2 µm und bei einem Anstieg der Niederschlagsmenge von 10 mm um 0,8 ± 0,3 µm.

Tab. 3.10: Partielle Regressionskoeffizienten zwischen standardisierten Klimavariablen und den histometrischen Messgrößen sowie Bestimmtheitsmaß der Regression (r^2), mit KWB = klimatische Wasserbilanz, VPD = Dampfdruckdefizit der Luft und - = nicht signifikant (p > 0.05).

a) partielle Regression mit fünf Regressoren								
Gesamt	Boden- temperatur	Tages- länge	Nieder- schlag	Strahlungs- summe	VPD	r²		
Zelldurch- messer	-0,76	-	-	-	-	0.71		
Lumendurch- messer	-0,92	0,86	0,52	-	-	0,92		
Wandigkeit	0,84	-0,92	-	-	-	0,94		
Zellwand- dicke	0,86	-0,85	-	-	-	0,91		
b) Partielle Regression mit drei Regressoren								
Gesamt	Boden- temperatur	Tages- länge	KWB			r²		
Zelldurch- messer	-0,76	0,58	0,42			0,73		
Lumendurch- messer	-0,88	0,90	0,36			0,90		
Wandigkeit	0,85	-0,95	-			0,93		
Zellwand- dicke	0,85	-0,91	-			0,89		

Wird bei der multiplen Regression die klimatische Wasserbilanz anstelle von Niederschlag, Strahlungssumme und VPD eingesetzt, ergibt sich ein ähnliches Bild: sowohl die Bodentemperatur (r = -0,88, p < 0,001) als auch die Tageslänge (r = 0,90, p < 0,001) und die klimatische Wasserbilanz (r = 0,36, p < 0,05) übten einen Einfluss auf den Lumendurchmesser aus (Tab. 3.10 b). Der partielle Koeffizient betrug bei der Bodentemperatur -6,7 ± 0,7 µm, bei der Tageslänge 6,6 ± 0,6 µm und bei der klimatischen Wasserbilanz 1,2 ± 0,6 µm. Damit sank der Lumendurchmesser bei einem Temperaturanstieg von 1°C um 2,9 ± 0,3 µm. Ein Anstieg der Tageslänge von 60 min führte zu einem Anstieg des Lumendurchmessers von 4,0 \pm 0,4 μ m und ein Anstieg der klimatischen Wasserbilanz von 50 mm zu einem Anstieg von 0,5 \pm 0,1 μ m.

Bei einer Regression des Lumendurchmessers mit den meteorologischen Variablen während der Spätholzbildung allein zeigte sich bei einer Regression mit fünf Variablen eine Abhängigkeit des Lumendurchmessers von der Bodentemperatur (r = -0,76, p < 0,001) und der Tageslänge (r = 0,98, p < 0,001; Tab. 3.11 a). Der partielle Koeffizient lag bei der Bodentemperatur bei -1,3 ± 0,3 µm und bei der Tageslänge bei 5,1 ± 0,3 µm. Somit sank der Lumendurchmesser der Spätholzzellen bei einem Temperaturanstieg von 1°C um 0,9 ± 0,2 µm und bei einer Abnahme der Tageslänge von 60 min um 3,1 ± 0,2 µm.

Mit allen drei Variablen ergab sich ein Zusammenhang bei einer Regression des Lumendurchmessers mit den Variablen Bodentemperatur (r = -0,83, p < 0,001), Tageslänge (r = 0,97, p < 0,001) und klimatische Wasserbilanz (r = 0,57, p < 0,05; Tab. 3.11 b). Der partielle Koeffizient lag bei der Bodentemperatur bei -1,8 ± 0,3 µm, bei der Tageslänge bei 4,8 ± 0,3 µm und bei der klimatischen Wasserbilanz bei 0,7 ± 0,3 µm. Dies führte bei einer Änderung der Temperatur um 1°C zu einer Änderung des Lumendurchmessers von -1,2 ± 0,2 µm und bei einer Abnahme der Tageslänge von 60 mm zu einer Abnahme des Lumendurchmessers von 2,9 ± 0,2 µm. Bei einem Anstieg der klimatischen Wasserbilanz von 50 mm stieg der Lumendurchmesser 0,3 ± 0,1 µm an.

Bei einer Regression des Lumendurchmessers und der Zelldurchmessers mit den meteorologischen Variablen während der Frühholzbildung allein ergaben sich keine signifikanten Ergebnisse.

b) Zellwanddicke und Wandigkeit

Die Ergebnisse der partiellen Regression zeigten, dass die Bodentemperatur einen positiven Einfluss auf die Dicke der tangentialen Zellwände (r = 0,86, p < 0,001; Tab. 3.10 a) hatte. Die Tageslänge übte einen negativen Einfluss auf die Zellwanddicke aus (r = -0,85, p < 0,001). Der partielle Koeffizient lag bei der Bodentemperatur bei 1,5 \pm 0,2 µm und bei der Tageslänge bei -1,4 \pm 0,2 µm. Damit bewirkte eine Steigerung der Temperatur um 1°C eine Zunahme der Zellwanddicke um 0,6 \pm 0,1 µm und ein Anstieg der Tageslänge um 60 min hatte eine Abnahme der Zellwanddicke von 0,9 \pm 0,1 µm zur Folge.

Beim Ersatz von Niederschlag, Strahlung und VPD durch die klimatische Wasserbilanz ergab sich durch die Regression ein ähnliches Bild (Tab. 3.10 b). Sowohl die Bodentemperatur (r = 0,85, p < 0,001) als auch die Tageslänge (r = -0,91, p < 0,001) übten einen signifikanten Einfluss auf die Zellwanddicke aus. Der partielle Koeffizient lag bei der Bodentemperatur bei 1,3 ± 0,2 µm und bei der Tageslänge bei -1,6 ± 0,1 µm. Dies bedeutete bei einem Temperaturanstieg von 1°C ebenfalls eine Zunahme der Zellwanddicke von 0,6 ± 0,1 μ m und bei einem Anstieg der Tageslänge von 60 min eine Abnahme der Zellwanddicke in Höhe von 1,0 ± 0,1 μ m.



Abb. 3.18: Wanddicke (tangentiale Zellwände) ausdifferenzierter Zellen während den Vegetationsperioden der Jahre 2002, 2003 und 2005, mit • = Mittelwerte der verschiedenen Bäume, — = Mittelkurve.

Auch bei einer Regression der Zellwanddicke ausschließlich der Spätholzzellen mit den meteorologischen Variablen zeigte sich eine Abhängigkeit von der Bodentemperatur (r = 0,72, p < 0,001; Tab. 3.11 a) und der Tageslänge (r = -0,88, p < 0,001). Der partielle Koeffizient lag bei der Bodentemperatur bei 0,9 ± 0,2 µm und bei der Tageslänge bei -1,4 ± 0,2 µm. Damit bewirkte ein Temperaturanstieg von 1°C eine Zunahme der Zellwanddicke von 0,6 ± 0,1 µm. Eine Abnahme der Tageslänge von 60 min führte zu einer Zunahme der Zellwanddicke von 0,9 ± 0,1 µm.

Nach dem Ersetzen der Variablen Niederschlag, Strahlung und VPD durch die klimatische Wasserbilanz ergab sich auch bei den Spätholzzellen eine Abhängigkeit der Zellwanddicke von der Bodentemperatur (r = 0,72, p < 0,001) und der Tageslänge (r = -0,90, p < 0,001; Abb. 3.11 b). Der partielle Koeffizient der Bodentemperatur betrug 0,7 ± 0,2 µm, bei der Tageslänge erreichte er einen Wert von -1,5 ± 0,2 µm. Dies bedeutete bei einem Temperaturanstieg von 1°C eine Zunahme der Zellwanddicke von 0,5 ± 0,1 µm und bei der Abnahme der Tageslänge von 60 min eine Zunahme der Zellwanddicke von 0,9 ± 0,1 µm.

Auf die Wandigkeit hatte die Bodentemperatur während der gesamten Vegetationsperiode eine positive Wirkung (r = 0,84, p < 0,001; Tab. 3.10). Zur Tageslänge bestand ein negativer Zusammenhang (r = -0,92, p < 0,001). Der partielle Koeffizient der Temperatur betrug 0,15 ± 0,02 µm µm⁻¹. Der partielle Koeffizient der Tagelänge betrug -0,23 ± 0,02 µm µm⁻¹. Damit hatte eine Temperaturänderung von 1°C eine Änderung der Wandigkeit von 0,06 ± 0,01 µm µm⁻¹ zur Folge. Bei einer Erhöhung der Tageslänge sank die Wandigkeit um -0,14 ± 0,01 µm µm⁻¹. Auch nachdem in der Regression Niederschlag, Strahlungssumme und VPD durch die klimatische Wasserbilanz ersetzt wurden, ergaben sich ebenfalls ein positiver Zusammenhang zwischen der Wandigkeit und der Bodentemperatur (r = 0,85, p < 0,001; Tab. 3.10 b) sowie ein negativer Zusammenhang zwischen der Wandigkeit und der Tageslänge (r = -0,95, p < 0,001). Der partielle Koeffizient erreichte bei der Bodentemperatur einen Wert von 0,13 ± 0,02 µm µm⁻¹ und bei der Tageslänge einen Wert von -0,22 ± 0,01 µm µm⁻¹.

Tab. 3.11: Partielle Regressionskoeffizienten zwischen standardisierten Klimavariablen und den histometrischen Messgrößen der Spätholzzellen sowie Bestimmtheitsmaß der Regression (r^2), mit KWB = klimatische Wasserbilanz, VPD = Dampfdruckdefizit der Luft und - = nicht signifikant (p > 0.05).

a) partielle Regression mit fünf Regressoren								
	Boden- temperatur	Tages- länge	Nieder- schlag	Strahlungs- summe	VPD	r²		
Zelldurch- messer	-	-	-	-	-	-		
Lumendurch- messer	-0,76	0,98	-	-	-	0,97		
Wandigkeit	0,60	-0,95	-	-	-	0,93		
Zellwand- dicke	0,72	-0,88	-	-	-	0,83		
b) partielle Regression mit drei Regressoren								
	Boden- temperatur	Tages- länge	KWB			r²		
Zelldurch- messer	-	0,49	0,72			0,64		
Lumendurch- messer	-0,83	0,97	0,57			0,95		
Wandigkeit	0,70	-0,94	-		0,90			
Zellwand- dicke	0.72	-0.90	-			0,92		

Wurde die Abhängigkeit der Wandigkeit von den meteorologischen Variablen ausschließlich während der Spätholzbildung untersucht, ergab sich das gleiche Bild. Bei dem Regressionsmodell mit fünf Variablen hatten die Bodentemperatur (r = 0,60, p < 0,001; Tab.
3.11 a) und die Tageslänge (r = -0,95, p < 0,001) im Gegensatz zu den anderen Variablen einen signifikanten Einfluss auf die Wandigkeit. Die Höhe der Koeffizienten lag bei der Bodentemperatur bei 0,06 ± 0,02 µm µm⁻¹ und bei der Tageslänge bei -0,23 ± 0,02 µm µm⁻¹. Eine Temperaturerhöhung von 1°C hatte somit einen Anstieg der Wandigkeit von 0,04 ± 0,01 µm µm⁻¹ zur Folge und eine Verkürzung der Tageslänge um 60 min führte zu einem Anstieg der Wandigkeit um 0,14 ± 0,01 µm µm⁻¹. Bei einem Regressionsmodell mit den Variablen Bodentemperatur, Tageslänge und klimatische Wasserbilanz fiel die Abhängigkeit der Wandigkeit gegenüber der Bodentemperatur (r = 0,70, p < 0,001, Tab. 3.11 b) und der Tageslänge (r = -0,94, p < 0,001) mit Koeffizienten von 0,07 ± 0,02 µm µm⁻¹ bei der Temperatur und 0,22 ± 0,02 µm µm⁻¹ bei der Tageslänge aus.

Bei einer Regression der Zellwandbreite und der Wandigkeit mit den meteorologischen Variablen während der Frühholzbildung allein ergaben sich keine signifikanten Ergebnisse.

3.1.3 Zusammenfassung

Die verschiedenen Baumindividuen erreichten maximale Zuwachsraten jährlich innerhalb eines engen Zeitraums. Zwischen den Jahren wichen die Zeiten der maximalen Zuwachsraten aber voneinander ab. Die Konkurrenzkraft eines Baumes hatte keinen Einfluss auf den Zeitpunkt der maximalen Wachstumsrate.

Die Abhängigkeit der Zuwachsraten und der quantitativen Gewebemerkmale von den meteorologischen Variablen konnte herausgearbeitet werden. Die Zuwachsrate war im Fall der Zuwachsmessungen mit den Banddendrometern vom Niederschlag und von der klimatischen Wasserbilanz beeinflusst. Auf die an den Holzproben gemessene Zuwachsrate hatten die klimatische Wasserbilanz und die Tageslänge einen positiven Einfluss. Auf die Zellbildungsrate übten Temperatur und Tageslänge einen Einfluss aus. Je höher die Temperatur und je länger die Tage, desto höher waren die Zellbildungsraten. Im Falle des Einsatzes der klimatischen Wasserbilanz im Regressionsmodell übte diese ebenfalls einen positiven Einfluss auf die Zellbildungsrate aus.

Die ersten Spätholzzellen traten in zwei Jahren in der zweiten Junihälfte und im dritten Jahr in der ersten Julihälfte in die Zellreifungszone ein. In allen drei Jahren sank der Durchmesser der Zellen in der Zellreifungszone bereits in der zweiten Junihälfte unter 30 µm ab. Die Zellen waren damit deutlich schmaler als zu Beginn der Vegetationsperiode gebildete Zellen.

Zwischen der Zellwandbreite und der Temperatur gab es einen positiven Zusammenhang und zwischen Zelldurchmesser und Temperatur einen negativen. Folglich konnte auch zwischen der Wandigkeit und der Temperatur ein positiver Zusammenhang festgestellt werden. Auf den Lumendurchmesser ergab sich wiederum ein negativer Temperatureinfluss. Dagegen hatte die Tageslänge einen positiven Einfluss auf den Lumendurchmesser und einen negativen auf die Zellwanddicke und die Wandigkeit. Weiterhin fanden sich ein positiver Zusammenhang zwischen dem Lumendurchmesser und dem Niederschlag und eine positive Wirkung der klimatischen Wasserbilanz auf die Zell- und Lumendurchmesser.

Wurde der Zusammenhang zwischen den histometrischen zu den meteorologischen Messgrößen ausschließlich für das Spätholz untersucht, so ergaben sich qualitativ mit der Ausnahme, dass kein signifikanter Einfluss von der Temperatur auf den Zelldurchmesser festgestellt werden konnte, keine Unterschiede. Bei der Untersuchung der Frühholzzellen allein ergab sich kein signifikanter Zusammenhang zwischen den anatomischen Holzeigenschaften und den meteorologischen Messgrößen.

Der Einfluss der meteorologischen Variablen auf die Zuwachsraten und Zelleigenschaften galt dabei nur für Zeiträume von der Länge mindestens eines Probeintervalls (14 Tage).

3.2 CO₂ x Temperatur - Experiment

3.2.1 Biomasse

Die CO₂ - Erhöhung hatte einen positiven Effekt auf die Biomasse (ANCOVA, p < 0,1, Tab. 3.12). Die oberirdische Biomasse war bei Pflanzen, die unter erhöhter CO₂ - Konzentration in der Umgebungsluft angezogen wurden, mit einem Trockengewicht von 93,3 ± 6,9 g gegenüber 75,8 ± 3,9 g 23% höher (Abb. 3.19). Ursache dafür war vor allem ein Anstieg der Nadelbiomasse. Dabei wies die Biomasse des jüngsten Nadeljahrganges die stärksten Unterschiede auf (ANCOVA, p < 0,05, Tab. 3.12). Diese war unter erhöhter CO₂-Konzentration mit einem Trockengewicht von 33,7 ± 1,9 g gegenüber 27,4 ± 1,4 g um 23% erhöht. Ebenfalls erhöht war die Zweigbiomasse (ANCOVA, p < 0,1, Tab. 3.12) mit einer Steigerung von 10.5 ± 0.6 g auf 13.9 ± 1.4 g, was einer Steigerung von 32% entsprach. Die Stammbiomasse wies keine signifikanten Unterschiede auf (ANCOVA, p > 0,1, Tab. 3.12) und betrug durchschnittlich 20,1 ± 1,2 g. Der relative Anteil der Nadelbiomasse des jüngsten Jahrgangs an der oberirdischen Biomasse wies keine Unterschiede zwischen den Versuchsstufen auf und betrug 36,1%. Auch die prozentualen Anteile der übrigen Pflanzenorgane wiesen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Versuchsstufen auf. Die Stammbiomasse hatte bei einem Trockengewicht von 20,1 g einen Anteil von 23,7% und die Zweigbiomasse bei einem Trockengewicht von 12,2 g einen Anteil von 14,4% an der oberirdischen Biomasse.

Ein Temperatureffekt auf die Biomasse war nicht festzustellen (ANCOVA, p > 0,1, Tab. 3.12).

Tab. 3.12: Effekte von Temperatur, CO_2 und Ausgangsdurchmesser auf die Biomasse sowie Vergleich zwischen Behandlungsstufen und Feldkontrolle. Wahrscheinlichkeit der Ergebnisse der ANCOVA und des Dunnett's T-Test, mit Zahl: p <0,1, *: p < 0,05, - : p > 0,1, COV: Ergebnisse nach dem Einsetzen des Stammdurchmessers zu Beginn des Experiments als Kovariable.

	CO ₂		Temperatur		CO ₂ x Temperatur		Kontrolle (DUNNETT'S – test)	
		COV		COV		COV		
Biomasse	*	0,06	-	-	-	-	-	
Nadeln	*	*	-	-	-	-	-	
Zweige	0,07	0,07	-	-	-	-	*	
Stamm	-	-	-	-	-	-	-	
Wurzel	-	-	-	-	-	-	-	

Im Vergleich zu den Kontrollen wiesen die Pflanzen in den Versuchsstufen keine Unterschiede in der oberirdischen Biomasse auf. Allerdings war die Zweigbiomasse in der Feldkontrolle mit 16,0 g gegenüber $12,2 \pm 1,0$ g höher und die Biomasse der älteren Nadeljahrgänge mit 16,8 gegenüber $21,8 \pm 1,3$ geringer als bei den Pflanzen in den Versuchsstufen.

Die Pflanzenhöhe unterschied sich bei 72,8 \pm 2,8 cm ohne CO₂ - Zusatz gegenüber 79,0 \pm 3,1 cm bei CO₂ - Zusatz mit einer Differenz von 8% nicht signifikant zwischen den Versuchsgruppen (ANCOVA, p > 0,1, Tab. 3.12).



Abb. 3.19: Oberirdische Trockenmassen in den Versuchsstufen nach dem dritten Versuchsjahr, a) ohne CO_2 -Zusatz und b) mit CO_2 -Zusatz.

3.2.2 Jahrringbreite und Holzdichte

Die Jahresringbreite nahm im dritten Jahr mit 1,68 mm gegenüber 1,37 mm im zweiten Jahr um 26% zu (Abb. 3.20). Die CO₂-Konzentration hatte keinen zeitlich unabhängigen Effekt auf die Jahrringbreite. Während die Differenz im zweiten Jahr des Experiments < 5% und somit nicht signifikant war, waren die Jahrringe im dritten Jahr des Experiments unter erhöhter CO₂-Konzentration mit 1,77 ± 0,06 mm gegenüber 1,59 ± 0,07 mm 11% breiter. Über beide Jahre betrachtet war dieser Effekt allerdings nicht signifikant (rANCOVA, p > 0,1). Die Temperaturdifferenz hatte keinen Effekt auf die Jahrringbreite. Unterschiede in der Jahrringbreite zwischen den Versuchsstufen und der Feldkontrolle bestanden nicht.



Abb. 3.20: Jahrringbreite (a. & c.) und Spätholzanteil (b. & d.) in Abhängigkeit von den Temperaturstufen. a. und b. zeigen die Werte für das dritte Versuchsjahr, c. und d. die Werte für das zweite Versuchsjahr, mit • = 700 μ mol mol⁻¹ CO₂ sowie \circ = 400 μ mol mol⁻¹ CO₂, sowie \cdots = Kontrolle.

Die relative Wachstumsrate berechnet auf Basis des jährlichen Zuwachses an der Stammquerschnittsfläche wies im zweiten Versuchsjahr keine signifikanten Unterschiede

zwischen den Versuchsgruppen auf. Im dritten Versuchsjahr war dagegen sowohl gegenüber der CO_2 -Konzentration als auch den Temperaturstufen ein Zusammenhang feststellbar. Die unter erhöhtem CO_2 angezogenen Pflanzen hatten eine 10% höhere relative Zuwachsrate und mit steigender Temperatur nahm die relative Wachstumsrate um 25% ab ($r^2 = 0.97$). Weiterhin war im dritten Versuchsjahr eine Abnahme der Wachstumsrate gegenüber dem zweiten Versuchsjahr zu verzeichnen.

Zwischen den Versuchsgruppen gab es keine Unterschiede in der Holzdichte. Allerdings war die Holzdichte in den Kontrollpflanzen mit 28 g cm⁻³ 13% geringer als in den Versuchspflanzen mit 32 ± 1 g cm⁻³.

3.2.3 Anatomie

Insgesamt wurden 43 524 Zellen in 1511 Aufnahmen von 70 Schnitten, bzw. Pflanzen vermessen. 5% der Werte wurden per Filter gelöscht (siehe Gl. 14), da die Kriterien für fehlerbehaftete Messungen erfüllt waren.

Zur Veranschaulichung der Daten wurden zunächst die Messwerte der einzelnen Pflanzen dargestellt (Abb. 3.21 - 3.28). Pro Pflanze wurden jeweils die Ergebnisse beider gegenüberliegender Radien zusammengefasst. Jeder Datenpunkt repräsentierte dabei einen Bildausschnitt von durchschnittlich 27 Zellen und einer konstanten Fläche von 1,27 x 10⁻² mm². Es wurden durchschnittlich 10 Aufnahmen pro Jahrring aufgenommen, was 0,4% der Jahrringfläche entsprach.

Beim Betrachten der radialen Profile (Abb. 3.21 - 3.28) histometrischer Eigenschaften der juvenilen Pflanzen fielen zunächst die geringen Differenzen zwischen Frühholz und Spätholz auf. So betrug der radiale Frühholzzelldurchmesser im dritten Versuchsjahr 29 µm und der radiale Spätholzzelldurchmesser 21 µm. Im Vergleich zu älteren Bäumen war der Frühholzzelldurchmesser deutlich geringer (siehe 3.1.2.4.2). Auch der Quotient aus den Zellwanddicken im Spätholz und Frühholz war bei einer Zellwanddicke von 6,0 µm im Frühholz und 8,0 µm im Spätholz mit 0,75 wesentlich größer als bei älteren Bäumen. Die Wandigkeit lag im Spätholz mit durchschnittlich 0,62 unter und im Frühholz mit 29% über der von älteren Bäumen. Es konnte beobachtet werden, dass Reaktionsholz relativ häufig auftrat. Deshalb wurde bereits bei der Auswahl der zu messenden Radien darauf geachtet, Reaktionsholz auszuschließen. Weiterhin konnten Messungen, die dennoch Reaktionsholz beinhalteten mit Hilfe des Filters gelöscht werden. Bei Betrachtung der radialen Profile der Zellwanddicke (Abb. 3.25) und der Wandigkeit (Abb. 3.26) scheint es, dass bei einer Temperaturstufe von 0°C und keiner zusätzlichen CO_2 - Zufuhr bei einer Pflanze (Nr. 5) dennoch Reaktionsholz mitgemessen wurde. Hier stiegen sowohl die Zellwanddicke als auch Wandigkeit vergleichsweise früh innerhalb des Jahrrings an.



Abb. 3.21: Radiale Profile der Zellfläche im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen. Pro Pflanze sind jeweils die Ergebnisse beider gegenüberliegender Radien zusammengefasst. Zur Veranschaulichung wurde für jede Pflanze ebenso wie für die Kammermittelkurven (f und i) ein Polynom dritter Ordnung geplottet, mit a) – e) CO₂ nicht erhöht (A), g) – k) CO₂ erhöht (E). Die Zahlen (1 - 6) und Farben in den Abbildungen zeigen die Zugehörigkeit der Datenpunkte zu einem der sechs Bäume pro Kammer an. f) und i) Kammermittelkurven, mit — = -4°C, — = -2°C, — = 0°C, — = 2°C, — = 4°C.



Abb. 3.22: Radiale Profile der Lumenfläche im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen. Pro Pflanze sind jeweils die Ergebnisse beider gegenüberliegender Radien zusammengefasst. Zur Veranschaulichung wurde für jede Pflanze ebenso wie für die Kammermittelkurven (f und i) ein Polynom dritter Ordnung geplottet, mit a) – e) CO₂ nicht erhöht (A), g) – k) CO₂ erhöht (E). Die Zahlen (1 - 6) und Farben in den Abbildungen zeigen die Zugehörigkeit der Datenpunkte zu einem der sechs Bäume pro Kammer an. f) und i) Kammermittelkurven, mit — = -4°C, — = -2°C, — = 0°C, — = 2°C, — = 4°C.



Abb. 3.23: Radiale Profile des Zelldurchmessers (radial) im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen. Pro Pflanze sind jeweils die Ergebnisse beider gegenüberliegender Radien zusammengefasst. Zur Veranschaulichung wurde für jede Pflanze ebenso wie für die Kammermittelkurven (f und i) ein Polynom dritter Ordnung geplottet, mit a) – e) CO₂ nicht erhöht (A), g) – k) CO₂ erhöht (E). Die Zahlen (1 - 6) und Farben in den Abbildungen zeigen die Zugehörigkeit der Datenpunkte zu einem der sechs Bäume pro Kammer an. f) und i) Kammermittelkurven, mit — = -4° C, — = -2° C, — = 0° C, — = 2° C, — = 4° C.



Abb. 3.24: Radiale Profile des Lumendurchmessers (radial) im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen. Pro Pflanze sind jeweils die Ergebnisse beider gegenüberliegender Radien zusammengefasst. Zur Veranschaulichung wurde für jede Pflanze ebenso wie für die Kammermittelkurven (f und i) ein Polynom dritter Ordnung geplottet, mit a) – e) CO₂ nicht erhöht (A), g) – k) CO₂ erhöht (E). Die Zahlen (1 - 6) und Farben in den Abbildungen zeigen die Zugehörigkeit der Datenpunkte zu einem der sechs Bäume pro Kammer an. f) und i) Kammermittelkurven, mit — = -4° C, — = -2° C, — = 0° C, — = 2° C, — = 4° C.



Abb. 3.25: Radiale Profile der Dicke der tangentialen Zellwände im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen. Pro Pflanze sind jeweils die Ergebnisse beider gegenüberliegender Radien zusammengefasst. Zur Veranschaulichung wurde für jede Pflanze ebenso wie für die Kammermittelkurven (f und i) ein Polynom dritter Ordnung geplottet, mit a) – e) CO₂ nicht erhöht (A), g) – k) CO₂ erhöht (E). Die Zahlen (1 - 6) und Farben in den Abbildungen zeigen die Zugehörigkeit der Datenpunkte zu einem der sechs Bäume pro Kammer an. f) und i) Kammermittelkurven, mit — = -4° C, — = -2° C, — = 0° C, — = 2° C, — = 4° C.



Abb. 3.26: Radiale Profile der Wandigkeit im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen. Pro Pflanze sind jeweils die Ergebnisse beider gegenüberliegender Radien zusammengefasst. Zur Veranschaulichung wurde für jede Pflanze ebenso wie für die Kammermittelkurven (f und i) ein Polynom dritter Ordnung geplottet, mit a) – e) CO₂ nicht erhöht (A), g) – k) CO₂ erhöht (E). Die Zahlen (1 - 6) und Farben in den Abbildungen zeigen die Zugehörigkeit der Datenpunkte zu einem der sechs Bäume pro Kammer an. f) und i) Kammermittelkurven, mit — = -4°C, — = -2°C, — = 0°C, — = 2°C, — = 4°C.



Abb. 3.27: Radiale Profile des Zellwandflächenanteils im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen. Pro Pflanze sind jeweils die Ergebnisse beider gegenüberliegender Radien zusammengefasst. Zur Veranschaulichung wurde für jede Pflanze ebenso wie für die Kammermittelkurven (f und i) ein Polynom dritter Ordnung geplottet, mit a) – e) CO₂ nicht erhöht (A), g) – k) CO₂ erhöht (E). Die Zahlen (1 - 6) und Farben in den Abbildungen zeigen die Zugehörigkeit der Datenpunkte zu einem der sechs Bäume pro Kammer an. f) und i) Kammermittelkurven, mit — = -4°C, — = -2°C, — = 0°C, — = 2°C, — = 4°C.



Abb. 3.28: Radiale Profile der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen. Pro Pflanze sind jeweils die Ergebnisse beider gegenüberliegender Radien zusammengefasst. Zur Veranschaulichung wurde für jede Pflanze ebenso wie für die Kammermittelkurven (f und i) ein Polynom dritter Ordnung geplottet, mit a) – e) CO₂ nicht erhöht (A), g) – k) CO₂ erhöht (E). Die Zahlen (1 - 6) und Farben in den Abbildungen zeigen die Zugehörigkeit der Datenpunkte zu einem der sechs Bäume pro Kammer an. f) und i) Kammermittelkurven, mit — = -4°C, — = -2°C, — = 0°C, — = 2°C, — = 4°C.



Abb. 3.29: Lumenfläche (a & c) und Zellfläche (b & d) in Abhängigkeit von den Temperaturstufen. a) und b) zeigen die Werte für das dritte Versuchsjahr, c) und d) die Werte für das zweite Versuchsjahr, mit \blacktriangle , \blacklozenge = 700 µmol mol⁻¹ CO₂ und \triangle , \Diamond = 400 µmol mol⁻¹ CO₂, sowie \blacktriangle , \triangle = Spätholz und \blacklozenge , \Diamond = Frühholz. — = Frühholz der Kontrolle und = Spätholz der Kontrolle.

3.2.3.1 Unterschiede zwischen den Versuchsjahren

Beim Vergleich der Daten der beiden untersuchten Jahre, das zweite und dritte Jahr des Versuchs, ergab sich ein deutlicher Zeiteffekt. Die Frühholzzellfläche nahm um 27% von 397 \pm 10 µm² auf 494 \pm 16 µm² zu (Abb. 3.29, b und d). Die Lumenfläche im Frühholz war im dritten Versuchsjahr mit 274 \pm 10 µm² gegenüber dem zweiten Versuchsjahr mit 223 \pm 6 µm² um die 19% größer (Abb. 3.29, a und c). Die Zellwanddicke stieg von 5,2 \pm 0,1 µm auf 6,1 \pm 0,2 µm um 9% (Abb. 3.30, b und d). Der Zellwandflächenanteil und die Wandigkeit im Frühholz wiesen dagegen keine Unterschiede zwischen den Jahren auf. Im Durchschnitt betrug der Zellwandflächenanteil 45,9 \pm 0,5 % und die Wandigkeit 0,28 \pm 0,01 µm µm⁻¹ (Abb. 3.31).



Abb. 3.30: Zelldurchmesser (a & c) und Zellwanddicke (tangentiale Zellwände) (b & d) in Abhängigkeit von den Temperaturstufen. a) und b) zeigen die Werte für das dritte Versuchsjahr, c) und d) die Werte für das zweite Versuchsjahr, mit \blacktriangle , \blacklozenge = 700 µmol mol⁻¹ CO₂ und \triangle , \Diamond = 400 µmol mol⁻¹ CO₂, sowie \blacktriangle , \triangle = Spätholz und \blacklozenge , \Diamond = Frühholz. — = Frühholz der Kontrolle und····= Spätholz der Kontrolle.

Im Spätholz ergab sich bei der Zellfläche ein Anstieg um 11% von 309,3 ± 6,5 μ m² auf 346,4 ± 8,0 μ m² und bei der Zellwanddicke um 16% von 6,8 ± 0,2 μ m auf 8,0 ± 0,2 μ m. Bei der Lumenfläche war bei einer Änderung von 126 ± 3 μ m² auf 128 ± 3 μ m² kein signifikanter Unterschied festzustellen. Der Zellwandflächenanteil stieg im Spätholz um 7% an. Im zweiten Versuchsjahr betrug er 59,6 ± 0,3%. Im dritten Versuchsjahr erreichte er 63,8 ± 0,2%. Die Wandigkeit im Spätholz stieg von 0,55 ± 0,02 μ m μ m⁻¹ im zweiten Jahr auf 0,65 ± 0,04 μ m μ m⁻¹ im dritten Jahr.

Die k_s theor stieg vom zweiten zum dritten Versuchsjahr mit über den gesamten Jahrring gemittelten 4,06 ± 0,17 m² s⁻¹ MPa⁻¹ 10⁻³ gegenüber 3,48 ± 0,12 m² s⁻¹ MPa⁻¹ 10⁻³ ebenfalls signifikant an (ANCOVA, p < 0,001; Tab. 3.13). Dies war auf eine Änderung der k_s theor im

Frühholz zurückzuführen, während im Spätholz keine Unterschiede zwischen den Versuchsjahren messbar waren.

Dagegen sank die Harzkanaldichte um 29% von im zweiten Versuchsjahr durchschnittlich 1,91 ± 0,03 Harzkanäle pro mm² auf 1,32 ± 0,02 Harzkanäle pro mm² im dritten Versuchsjahr (Abb. 3.32). Die Holzstrahldichte sank um 9% von 6,21 ± 0,04 Holzstrahlen pro mm im zweiten Versuchsjahr auf 5,61 ± 0,04 Holzstrahlen pro mm im dritten Versuchsjahr. Der Spätholzanteil sank von 26,9% im zweiten Versuchsjahr auf 23,1% im dritten Versuchsjahr (p < 0,05). Zwischen der Anzahl der Harzkanäle im Jahresring und der Jahrringbreite bestand ein linearer positiver Zusammenhang (r² = 0,39, p < 0,001, n =140). Zwischen der Jahrringbreite bestand ein linearer negativer Zusammenhang (r² = 0,25, p < 0,001, n =140).

Nach der Einführung der Kovariablen Stammdurchmesser verschwand der Zeiteffekt bei allen Variablen mit Ausnahme der Zellwanddicke und des Wandflächenanteils im Frühholz (Tab. 3.13).

3.2.3.2 Einfluss von CO₂

Generell hatte der Faktor CO₂ keinen Einfluss auf die Werte der Tracheidenabmessungen (Tab. 3.13). Im zweiten Jahr des Experiments war der Unterschied bei allen Variablen kleiner als 5%. Im dritten Jahr zeigte sich mit einer Vergrößerung der Zellfläche um 5% im Frühholz und 6% im Spätholz eine statistisch nicht signifikante Tendenz (ANCOVA, p > 0,1).

Dagegen war die Harzkanaldichte im dritten Jahr bei 1,43 \pm 0,08 Harzkanäle pro mm² ohne CO₂ – Zusatz gegenüber 1,20 \pm 0,06 Harzkanäle pro mm² bei CO₂ - Zusatz um 16% verringert (ANCOVA, p < 0,1). Über beide Jahre gesamt betrachtet war dieser Effekt allerdings nicht signifikant (ANCOVA, p > 0,1). Die Holzstrahldichte war ebenso wie der Spätholzanteil nicht durch den Faktor CO₂ beeinflusst.

3.2.3.3 Einfluss der Temperatur

Steigende Temperatur wirkte auf einige Zelleigenschaften negativ. Dieser Effekt war im Spätholz deutlicher ausgebildet. Die Zellfläche wurde im Spätholz durch die Temperatur beeinflusst (ANCOVA, p < 0,05). Die Zellfläche war im zweiten Jahr des Experiments bei der niedrigsten Temperatur mit 327 ± 1 μ m² gegenüber 303 ± 11 μ m² 8% und im dritten Jahr des Experiments mit 378 ± 1 μ m² gegenüber 327 ± 6 μ m² 16% größer als bei der höchsten Temperaturstufe (Abb. 3.29, b und d). Der Zusammenhang zwischen Zellfläche und Temperatur war dabei im dritten Jahr mit r² = 0,93 enger als im zweiten Jahr mit r² = 0,85.

Auch der radiale Zelldurchmesser war von steigender Temperatur mit $r^2 = 0.87$ im zweiten Jahr und mit $r^2 = 0.94$ im dritten Jahr negativ beeinflusst (ANCOVA, p < 0.01). Sie war im zweiten Jahr bei der höchsten Temperaturstufe mit 19,0 ± 0.6 µm gegenüber 20,7 ± 0.4 µm 8% und im dritten Jahr mit 19,6 ± 0.3 µm gegenüber 22,4 ± 0.6 µm 5% niedriger als bei der niedrigsten Temperaturstufe (Abb. 3.30, b und d). Die Lumenfläche wies nur im dritten Versuchsjahr mit $r^2 = 0.69$ eine Abhängigkeit gegenüber der Temperatur auf (Abb. 3.30, a und c). Sie war bei der niedrigsten Temperaturstufe mit 135 ± 5 µm² gegenüber 112 ± 1 µm² bei der wärmsten Temperaturstufe 21% größer. In beiden Jahren fiel die Zellwanddicke bei der höchsten Temperaturstufe um 11% unter den Wert der niedrigsten Temperaturstufe (ANCOVA, p < 0,1). Im zweiten Jahr betrug sie bei der niedrigsten Temperaturstufe 7,3 ± 0,3 µm und bei der höchsten Temperaturstufe 6,6 ± 0,3 µm, im dritten Jahr erreichte sie 8,7 ± 0,3 µm bei der niedrigsten Temperaturstufe gegenüber 7,9 ± 0,3 µm bei der höchsten Temperaturstufe um tr² = 0,40 (Abb. 3.30, b und d). Der Zellwandflächenanteil und die Wandigkeit wurden im Spätholz nicht von der Temperatur beeinflusst.

Die Frühholzzellfläche war nicht signifikant von der Temperatur beeinflusst (ANCOVA, p > 0,1). Auch Zelldurchmesser, Lumenfläche und theoretische Leitfähigkeit waren unbeeinflusst. In beiden Jahren hatten die im Frühholz gebildeten Tracheiden bei hohen Temperaturen 13% dünnere Zellwände als bei niedrigen Temperaturen (ANCOVA, p < 0,05). Die Zellwanddicke betrug im zweiten Jahr bei der niedrigsten Temperaturstufe 5,3 ± 0,3 µm und bei der höchsten Temperaturstufe 4,9 ± 0,3 µm, im dritten Versuchsjahr waren es 6,7 ± 0,3 µm bei der niedrigsten Temperaturstufe und 5,5 ± 0,3 µm bei der höchsten Temperaturstufe. Die Stärke des Zusammenhangs betrug im zweiten Versuchsjahr $r^2 = 0,70$ und im dritten Versuchsjahr $r^2 = 0.72$. Im dritten Versuchsjahr waren der Zellwandflächenanteil und die Wandigkeit bei der höchsten Temperaturstufe 10% bzw. 15% niedriger als bei der niedrigsten Temperaturstufe (Abb. 3.31). Der Zellwandflächenanteil betrug 0,49 \pm 0,02 μ m² μ m⁻² bei der niedrigsten Temperaturstufe und 0,45 \pm 0,02 μ m² μ m⁻² bei der höchsten Temperaturstufe. Die Wandigkeit erreichte Werte von 0,31 ± 0,03 µm µm⁻¹ gegenüber $0.27 \pm 0.01 \ \mu m \ \mu m^{-1}$. Im zweiten Jahr ergaben sich dagegen keine signifikanten Unterschiede, so dass der Temperatureffekt auf beide Messgrößen schwach ausfiel (ANCOVA, p < 0, 1).

Die Harzkanaldichte erhöhte sich von der niedrigsten mit 1,28 \pm 0,07 Harzkanälen pro mm² zur höchsten Temperaturstufe mit 1,51 \pm 0,13 Harzkanälen pro mm² signifikant um 16% im dritten Jahr (ANCOVA, p < 0,05; Abb. 3.32). Im zweiten Jahr war die Harzkanaldichte mit 2,29 \pm 0,16 Harzkanälen pro mm² in der höchsten Temperaturstufe 29% höher als in der niedrigsten mit 1,62 \pm 0,02 Harzkanälen pro mm². Es gab keine statistisch signifikanten

Unterschiede in der Holzstrahldichte. Der Spätholzanteil zeigte eine inkonsistente Reaktion auf die Temperatur (Abb. 3.20). Im zweiten Versuchsjahr fiel der Spätholzanteil mit steigender Temperatur ($r^2 = 0,71$, ANCOVA, p < 0,1). Im dritten Versuchsjahr war dagegen ein Anstieg zu verzeichnen ($r^2 = 0,80$, ANCOVA, p < 0,1), so dass insgesamt kein signifikanter Temperatureffekt festzustellen war.

Der Stammdurchmesser als Kovariable hatte in dem statistischen Modell keinen Einfluss auf die Wirkung der Temperatur (Tab. 3.13).

3.2.3.4 CO₂ x Temperatur - Effekte

Die Kombination von Temperatur und CO_2 beeinflusste den Zellwandflächenanteil der Frühholzzellen (Tab. 3.13). Unter erhöhter CO_2 – Konzentration war der Temperatureffekt auf den Zellwandflächenanteil weniger stark ausgeprägt. So war im zweiten Versuchsjahr unter erhöhter CO_2 – Konzentration keine fallende Tendenz bei steigender Temperatur festzustellen (Abb. 3.31).

3.2.3.5 Unterschiede zu der Feldkontrolle

Im zweiten Jahr des Experiments war die Zellfläche im Spätholz in der Feldkontrolle mit 271 μ m² gegenüber 313 μ m² in den Versuchsstufen 13% kleiner (Abb. 3.29). Die Zellwände waren im Spätholz mit 6,1 μ m in der Feldkontrolle gegenüber 6,9 μ m in den Versuchsstufen um 12% dünner (Abb. 3.30). Im Spätholz waren die Unterschiede im Zellwandflächenanteil mit 3% und in der Wandigkeit mit 7% zu vernachlässigen (Dunnett's T-Test, p > 0,05; Tab. 3.13).

Im Frühholz ergaben sich im zweiten Jahr des Experiments sowohl bei der Zellfläche als auch bei der Lumenfläche keine Unterschiede zwischen der Feldkontrolle und den Versuchsstufen (Dunnett's T-Test, p > 0,05; Tab. 3.13). Die Zellwände waren dagegen im Frühholz mit 4,4 µm in der Feldkontrolle gegenüber 5,2 µm in den Versuchsstufen 16% dünner (Abb. 3.30). Der Zellwandflächenanteil war im Frühholz der Feldkontrolle 9% niedriger.



Abb. 3.31: Zellwandflächenanteil (a & c) und Wandigkeit (b & d) in Abhängigkeit von den Temperaturstufen. a) und b) zeigen die Werte für das dritte Versuchsjahr, c) und d) die Werte für das zweite Versuchsjahr, mit \blacktriangle , \blacklozenge = 700 µmol mol⁻¹ CO₂ und \triangle , \Diamond = 400 µmol mol⁻¹ CO₂, sowie \blacktriangle , \triangle = Spätholz und \blacklozenge , \Diamond = Frühholz, — = Frühholz der Kontrolle, — Spätholz der Kontrolle.

Im dritten Jahr des Experiments waren im Frühholz der Feldkontrolle die Zellfläche mit 402 μ m² gegenüber 504 μ m² 20% und der Zelldurchmesser mit 26 μ m gegenüber 29 μ m 12% kleiner. Die Lumina der Zellen nahmen in der Feldkontrolle gegenüber den Versuchsstufen mit durchschnittlich 226 μ m² gegenüber 279 μ m² 19% weniger Fläche ein. Die Zellwanddicke war in der Feldkontrolle im Frühholz mit 5,5 μ m gegenüber 6,2 μ m 11% niedriger.

Im Spätholz fiel der Unterschied in der Zellfläche mit 328 μ m² in der Feldkontrolle gegenüber 348 μ m² in den Versuchsstufen geringer aus (Abb. 3.29, b und d). Beim Zelldurchmesser waren ebenso wie bei der Lumenfläche keine signifikanten Unterschiede festzustellen. Die Zellwanddicke war im Spätholz mit 7,4 μ m 8% niedriger als in den Versuchsstufen mit 8 μ m (Abb. 3.30, b und d). Beim Zellwandflächenanteil waren mit 2% ebenso wie bei der Wandigkeit mit 6% keine signifikanten Unterschiede feststellbar (Dunnett's T-Test, p > 0,05). Die über den gesamten Jahrring gemittelte k_s theor wies nur im dritten Jahr mit 4,37 m² s⁻¹ MPa⁻¹ 10⁻³ in den Versuchsstufen und 4,06 m² s⁻¹ MPa⁻¹ 10⁻³ in der Feldkontrolle Unterschiede auf (Tab. 3.13).



Abb. 3.32: Holzstrahl- (a & c) und Harzkanaldichte (b & d) in Abhängigkeit von den Temperaturstufen. a) und b) zeigen die Werte für das dritte Versuchsjahr, c) und d) die Werte für das zweite Versuchsjahr, mit • = 700 μ mol mol⁻¹ CO₂ und \circ = 400 μ mol mol⁻¹ CO₂, sowie ····= Kontrolle.

Weiterhin waren in der Feldkontrolle die Harzkanaldichte im zweiten Jahr mit 2,3 gegenüber 1,9 Harzkanälen pro mm² um 25% und die Holzstrahldichte mit 6,8 gegenüber 6,2 Holzstrahlen pro mm um 10% erhöht. Im dritten Versuchsjahr ergaben sich keine signifikanten Unterschiede (Dunnett's T-Test, p > 0,05; Tab. 3.13).

Es gab beim Spätholzanteil keine Unterschiede zwischen der Feldkontrolle und den Versuchsstufen.

Tab. 3.13: Effekte von Temperatur, CO_2 , Zeit und Ausgangsdurchmesser auf Holzeigenschaften sowie Vergleich zwischen Behandlungsstufen und der Feldkontrolle. Wahrscheinlichkeit der Ergebnisse der rANCOVA und des Dunnett's T-Test, mit Zahl: p <0,1, *: p < 0,05, **: p < 0,01, ***: p < 0,001, -: p > 0,1, X: nicht untersucht, COV: Ergebnisse nach dem Einsetzen des Stammdurchmessers zu Beginn des Experiments als Kovariable, FH: Frühholz, SH: Spätholz, RGR_{CSA}=relative Wachstumsrate der Querschnittsfläche der Jahrringe.

	CO ₂		Temperatur		CO ₂ x Temperatur		Zeit		Kontrolle (DUNNETT'S T– Test)	
		COV		COV		COV		COV	2.J	3.J
FH. Zellfläche	-	-	-	-	-	-	***	-	-	*
FH. Zelldurch- messer	-	-	-	-	-	-	***	-	-	*
FH. Lumenfläche	-	-	-	-	-	-	***	-	-	*
FH. Lumendurch- messer	-	-	-	-	-	-	***	-	-	*
FH. Zellwanddicke	-	-	*	*	-	-	***	*	*	*
FH. Wandigkeit	-	-	-	0,08	-	-	-	-	-	*
FH. Zellwand- flächeanteil	-	-	0,06	0,09	0,08	-	-	*	*	-
SH. Zellfläche	-	-	*	*	-	-	***	-	*	-
SH. Zelldurch- messer	-	-	**	**	-	-	***	-	*	-
SH. Lumenfläche	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SH. Lumendurch- messer	-	-	*	0,06	-	-	-	-	-	-
SH. Zellwanddicke	-	-	0,06	0,08	-	-	***	-	*	-
SH. Wandigkeit	-	-	-	-	-	-	***	-	-	-
SH. Zellwand- flächenanteil	-	-	-	-	-	-	***	-	-	-
theor. Leitfähigkeit	-	-	-	-	-	-	**	-	-	-
Holzstrahldichte	-	-	-	-	-	-	***	-	*	-
Harzkanaldichte	-	-	*	0,05	-	-	***	-	*	-
Jahrringbreite	-	Х	-	Х	-	Х	***	Х	-	-
RGR _{CSA}	-	Х	0,07	Х	-	Х	***	Х	-	-
Spätholzanteil	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-

3.2.4 Zusammenfassung

Die zusätzliche CO₂ – Zufuhr erhöhte die Biomasse um 19%. Diese Erhöhung war hauptsächlich auf eine Erhöhung der Nadelbiomasse des jüngsten Jahrganges und einem Anstieg der Zweigbiomasse zurückzuführen. In der Stammbiomasse gab es dagegen keinen signifikanten Unterschied zwischen den Behandlungsstufen. Der relative Anteil der Nadelbiomasse (LWR) an der Gesamtbiomasse änderte sich nicht. Die unterschiedlichen Temperaturbehandlungsstufen hatten keinen Effekt.

Die im zweiten Versuchsjahr gebildeten Jahresringe wiesen keine Unterschiede in der Jahrringbreite auf. Im Gegensatz dazu waren die Jahrringe des dritten Versuchsjahres bei erhöhter CO_2 - Konzentration breiter. Insgesamt war der Effekt über beide Jahre berechnet aber nicht signifikant. Die Behandlungsstufen hatten keinen Effekt auf die Holzdichte, diese war allerdings in den Freilandpflanzen niedriger.

Auf die histometrischen Messgrößen war ein Temperatureffekt aber kein CO₂ – Effekt zu verzeichnen. Eine höhere Temperatur hatte kleinere Spätholzzellen zur Folge. Weiterhin nahm die Zellwanddicke mit steigender Temperatur ab, wobei diese Tendenz im Frühholz deutlicher ausgeprägt war. Der Zellwandflächenanteil im Spätholz wurde nicht von der Temperatur beeinflusst, im Frühholz war eine leicht abnehmende Tendenz erkennbar. Der Temperatureffekt auf die histometrischen Messgrößen war unabhängig von der Wachstumsrate, d.h. das Einfügen der Wachstumsrate als Kovariable veränderte das Ergebnis nicht.

Die Harzkanaldichte nahm mit steigender Temperatur zu. Die Markstrahldichte wurde von den unterschiedlichen Behandlungsstufen nicht beeinflusst.

Auf alle Holzeigenschaften war ein deutlicher Zeiteffekt festzustellen, d.h. die Merkmale unterschieden sich zwischen den beiden untersuchten Jahren signifikant.

4. Diskussion

4.1 Diskussion der Methoden

4.1.1 Probenentnahme und Präparation zur intraanuellen Analyse

Ein Problem intraanueller Untersuchungen zur Holzbildung ist der hohe Arbeitsaufwand, der durch die Anzahl und durch die Präparationsmethode der Proben bestimmt wird. Alternative Ansätze zur Reduzierung der Probenanzahl liegen vor. Eine Methode ist es, Holzproben nur am Ende der Wachstumsperiode zu entnehmen und an ihnen die Zellen zu vermessen, wobei zuvor während der Vegetationsperiode mit Dendrometern der Zuwachs des Stammes gemessen und mit der Kombination aus beiden Messreihen die Zellentwicklung rückwirkend berechnet wird (DESLAURIERS et al. 2003). Es treten dabei allerdings methodische Probleme auf. Die Dendrometermessungen werden durch tägliche Änderungen im Stammdurchmesser gestört, so dass die zeitliche Zuordnung der Zellen fehlerbehaftet ist. Alternativ zu den Dendrometern werden auch Holzproben entnommen, diese dann sehr einfach präpariert und an ihnen nur die Zellen gezählt (MÄKINEN et al. 2003). Die Methode nach MÄKINEN et al. (2003) hat den Nachteil, dass die Variabilität des Zellzuwachses innerhalb eines Jahrrings zu einer relativ großen Unsicherheit bei der zeitlichen Zuordnung der Zellen bei ihrer Vermessung am Ende des Jahres führt. Diesem Problem begegnen die in der vorliegenden Arbeit verwendete Methode der Entnahme von intakter Gewebeproben und die "Pinning" -Methode (SCHMITT et al. 2004, GRICAR et al. 2007b), indem histometrische Messungen zu jedem Probezeitpunkt ermöglicht werden. Die "Pinning" - Methode und die Methode der Entnahme intakter Gewebeproben unterscheiden sich in der Intensität des Eingriffs. Bei der "Pinning" – Methode wird das Kambium während der Vegetationsperiode nur durch eine Insektennadel verletzt. Allerdings sind nach der Vegetationsperiode zum Auffinden der verletzten Stellen größere Proben notwendig, so dass die "Pinning" - Methode insgesamt einen größeren Eingriff darstellt als die Entnahme intakter Gewebeproben. Dies sollte bedacht werden, wenn mehrere Jahre in Folge Proben von denselben Bäumen genommen werden sollen. Die in der vorliegenden Arbeit gewählte zeitintensive Methode zur Probenentnahme, die Entnahme von intaktem Gewebe, ist also gerechtfertigt.

Auch die Einbettung der Proben kann unter Umständen, wie in der vorliegenden Arbeit, sehr arbeits- und zeitaufwendig sein. Generell ist zu bemerken, dass für die Qualität der Schnitte, insbesondere für die Darstellung des Kambiums, der Zellstreckungszone und der Zellreifungszone eine stabile Einbettung notwendig ist. Dies gilt vor allem dann, wenn nicht nur die Anzahl der Zellen in den einzelnen Entwicklungszonen, sondern auch deren

Abmessungen bestimmt werden sollen. Daher war die gewählte Form der Einbettung in Glykolmethacrylat notwendig. Neben Methacrylat (SKENE 1969, FORD et al. 1978, SCHMITT et al. 2004, die vorliegende Arbeit) kam in anderen Studien auch Parafin (DESLAURIERS und MORIN 2005, ROSSI et al. 2006) zur Verwendung. Eine stabile Einbettung ermöglicht den Einsatz eines Rotationsmikrotoms und damit eine dünne Schnittdicke. In einer Reihe anderer Untersuchungen wurde mit Schnittdicken von 20 µm und mehr gearbeitet. Hierbei konnte mit Schlittenmikrotomen gearbeitet werden und auf Einbettungen wurde teilweise verzichtet (ANTONOVA und STASOVA 1993, HORACEK et al. 1999, GRICAR et al. 2005) oder es wurde in Celloidin eingebettet (WHITMORE und ZAHNER 1966). Bemerkenswert ist die Arbeit von WODZICKI (1971), in der die Proben mit Rasierklingen geschnitten wurden. Bei einer großen Schnittdicke besteht aber immer die Gefahr, dass die Zellentwicklungsstadien nicht gut dargestellt werden können. Histometrische Messungen sind dann auf die ausdifferenzierten Zellen beschränkt.

4.1.2 Mathematische Darstellung des intraanuellen Zuwachses

Obwohl die Gompertz – Funktion eine relativ gute Anpassung an die Messwerte aufwies, ergaben sich Probleme bezüglich der Schärfe der Ergebnisse. Wurden die Schätzwerte der Gompertz – Funktion zur Berechnung weitergehender Größen genutzt, ergaben sich nach den Gesetzen der Fehlerfortpflanzung hohe Standardfehler der neuen Messgrößen.

Allerdings konnten auch ein größerer Probenumfang und eine häufigere Probenentnahme die Genauigkeit der Schätzung der Gompertz – Funktion nicht wesentlich verbessern. Dies zeigte sich bei einer Auswertung vergleichbarer Arbeiten, wo ein größerer Stichprobenumfang und ein kürzeres Probeintervall die Standardfehler der Parameter der Gompertz - Funktion nicht wesentlich senken konnte (Rossi et al. 2006).

In der vorliegenden Arbeit wurden die mit der Gompertz - Funktion erzielten Ergebnisse mit denen der kubischen Polynomfunktion verglichen. Beim Vergleich der Standardfehler der Parameter zeigte sich, dass die Gompertz - Funktion dieser überlegen war. Da sie auch den theoretischen Verlauf biologischer Wachstumsprozesse widerspiegelt, ist ihre Verwendung angemessen.

4.1.3 Einsatz der digitalen Bildanalyse

Eine Intention der vorliegenden Arbeit war es, detaillierte Daten zur Zellstruktur zu ermitteln. Die histometrischen Messungen dafür wurden mit konventioneller Durchlichtmikroskopie und hoher Auflösung (1 Pixel = $0,34 \mu m$) durchgeführt und mit Hilfe der digitalen Bildanalyse bearbeitet.

Traditionell wurden histometrische Messungen zur Holzanatomie manuell durchgeführt. Dazu wurden histologische Schnitte mit einem Mikrotom angefertigt und unter einem Durchlichtmikroskop untersucht. Diese Analysen waren arbeitsintensiv, da sowohl die Präparation als auch die Messungen zeitaufwendig waren. Um den Zeitaufwand für die Probenpräparation zu verkürzen, begann man histometrische Messungen an Holzoberflächen mit Hilfe der Auflichtmikroskopie durchzuführen (SCHNELL und SELL 1989, EVANS 1994, SAB und ECKSTEIN 1994). Die Genauigkeit dieser Methode ist allerdings durch die Auflösung und die Oberflächenbeschaffenheit der Proben limitiert (EVANS 1994, SAß und ECKSTEIN 1994, SPIECKER et al. 2000). Daher wurden in der vorliegenden Arbeit die Messungen mit konventioneller Durchlichtmikroskopie durchgeführt, da sie eine höhere Auflösung ermöglichte.

In den letzten Jahren entstanden durch die digitale Bildanalyse neue Möglichkeiten zu Ergebnissen zu kommen. Durch automatisierte Messmethoden wurde die Arbeitszeit reduziert und die Möglichkeit geschaffen, Messfehler zu kontrollieren und von der Messperson unabhängig zu machen (PARK und TELEWSKI 1993). Bei der digitalen Bildanalyse ist der wichtigste Schritt, das Bild in zu messende Objekte und den Hintergrund zu segmentieren. Im Fall histometrischer Messungen in der Holzanatomie bedeutet dies, das Bild in Zellwand- und Lumenbestandteile zu trennen. In einer gründlichen Analyse wurden von MÖELL und DONALDSON (2001) verschiedene Segmentierungsmethoden auf ihre Brauchbarkeit für die Holzanatomie getestet. Eine Absicht der vorliegenden Arbeit war es, eine dieser Methoden für die automatisierte Bildanalyse von anatomischen Holzproben zu etablieren und die Qualität dieser Methode zu bestimmen. Es konnte gezeigt werden, dass die Zellen mit einer hinreichend hohen Genauigkeit gemessen werden konnten. Bei qualitativ guten Bildern lag der Fehler bei der Klassifikation der Pixel unter 5%. Angesichts der großen Zeitersparnis von ca. 20 min gegenüber dem freihändigen Nachzeichnen der Lumengrenzen und ca. 8 min gegenüber dem manuellen Setzen eines Schwellenwertes, ist dies ein zufriedenstellendes Ergebnis. Der Fehler ist unabhängig vom Operator und die Methode kann modifiziert auch auf andere Gehölzarten angewandt werden (OVERDIECK et al. 2007) Weiterhin führt die Automatisierung bei 1500 Aufnahmen zu einer Zeitersparnis von ungefähr 200 Arbeitstunden.

4.2 Diskussion der Ergebnisse der intraanuellen Wachstumsanalysen

4.2.1 Zuwachs

Der Kiefernbestand, in dem die Untersuchungen durchgeführt wurden, zeichnete sich durch eine hohe intraspezifische Konkurrenz aus. In dem 15 - jährigen Intervall ergab sich eine hohe Sterberate und ein vergleichsweise geringer individueller Stammzuwachs der Kiefern. Die Holzbiomasse und Grundfläche sind niedrig aber typisch für Kiefernwälder in der Region (ANDERS et al. 2002). Die mit dem Eichen – Kiefernaltbestand vergleichbare Derbholzbiomasse zeigt an, dass der Kiefernjungbestand die Phase des schnellen Wachstums verlassen hat und künftig nur noch geringen Zuwachs erzielen wird. Dadurch wird auch verständlich, dass der durchschnittliche Durchmesserzuwachs in der Periode 2002 - 2005 deutlich niedriger ausfiel als in dem Zeitraum 1986 – 2001.

Aufgrund der hohen intraspezifischen Konkurrenz konnte erwartet werden, dass diese einen Einfluss auf den Verlauf der Holzbildung hatte. Der jährliche Zuwachs hatte einen sigmoidalen Verlauf. Charakteristisch sind für eine sigmoidale Kurve ein stetiges Wachstum und ein Wendepunkt, der gleichzeitig das Maximum der Zuwachsrate bzw. das einzige Maximum der ersten Ableitung darstellt. Die Ergebnisse zeigten, dass der Zeitpunkt der maximalen Zuwachsrate von der Konkurrenzkraft des Baumes unabhängig war. Die Zeitpunkte, zu der die Bäume maximale Zuwachsraten erzielten, lagen bei allen Bäumen innerhalb eines Jahres auffallend dicht beieinander, zwischen den Jahren fanden sich aber bei den Messungen mit den Banddendrometern deutliche Unterschiede. Die geringen Unterschiede im Zeitpunkt der maximalen Wachstumsrate zwischen den Baumindividuen innerhalb eines Jahres weisen auf einen externen Einfluss hin. Bei externen Mechanismen zur Wachstumsregulation gelten Photomorphismen als wahrscheinlich. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit deuten allerdings nicht auf einen Tageslicht - gesteuerten Mechanismus zur Regulation der Zuwachsrate hin. Es zeigte sich zwar einerseits ein starker Einfluss der Tageslänge auf den Zuwachs. Andererseits fanden sich aber deutliche Unterschiede in dem Zeitpunkt der maximalen Wachstumsrate zwischen den Jahren, so dass es unwahrscheinlich erscheint, dass dieser Zeitpunkt von der Tageslänge abhängt. ROSSI et al. (2006) schlossen aus ihren mehrere Nadelholzarten vergleichenden Untersuchungen, dass der Zeitpunkt des maximalen Zuwachs photoperiodisch gesteuert wird und mit der Sommersonnenwende ihr Maximum erreicht. In ihrer Arbeit fanden die Autoren allerdings auch Anzeichen, dass die Periodizität des Zuwachses der Waldkiefer vom Verhalten der übrigen untersuchten Nadelbäume abweicht und ihr Zuwachs früher im Jahr das Maximum erreicht. Somit stehen deren Ergebnisse mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit nicht im Widerspruch. In anderen Studien erreichte die Wachstumsrate bei der Waldkiefer erst Anfang bzw. Mitte Juli ihr Maximum (MÄKINEN et al. 2003, SCHMITT et al. 2004).

Wahrscheinlicher als eine photomorphische Determination des Zeitpunkts der maximalen Zuwachsrate erscheint es, dass die Witterung für die unterschiedlichen Zeitpunkte des Zuwachsmaximums verantwortlich ist oder zumindest einen erheblichen Einfluss ausübt. So lag der Zeitpunkt des maximalen Zuwachses im Jahre 2003 zu Beginn der Trockenperiode. Die Zuwachsrate zeigte dementsprechend auch für alle drei Jahre einen Zusammenhang mit der klimatischen Wasserbilanz. Ein Einfluss des Niederschlags auf den Stammzuwachs konnte bei den Dendrometermessungen festgestellt werden. Untersuchungen zum Einfluss des Niederschlags auf die Holzbildung lieferten in anderen Arbeiten widersprüchliche Ergebnisse. Während einerseits kein Einfluss des Niederschlags auf den Zuwachs bzw. die Zellproduktion bei der Waldkiefer, bzw. der Balsam - Tanne festgestellt wurde (WODZICKI 1971 DESLAURIERS und MORIN 2005), fanden andere bei Waldkiefern einen Einfluss im Spätholz (ANTONOVA und STASOVA 1993). Außerdem zeigten Berliner Kiefern im Trockenjahr 1976 eine signifikante Zuwachsreduktion im Spätholz (VON LÜHRTE 1991). Ursache für die widersprüchlichen Ergebnisse können Unterschiede in der Wasserversorgung der Bäume während der Vegetationsperiode sein, die nicht allein durch den Niederschlag erklärt werden können. So beeinflussen die Verdunstungskraft der Atmosphäre und das Speichervermögen des Bodens die Wasserversorgung. Dementsprechend konnte die vorliegende Arbeit auch zeigen, dass die klimatische Wasserbilanz im Gegensatz zum Niederschlag die Zellzuwachsrate positiv beeinflusste. Es wäre interessant zu wissen, ob andere Kenngrößen des Wasserhaushalts in den zitierten Arbeiten dieselben Trends ergeben hätten. Mit diesen Überlegungen korrespondieren auch Ergebnisse, die bei Untersuchungen an Jahrringchronologien erzielt wurden. Auf trockenen Standorten wurde ein starker Einfluss des Niederschlags vor allem zu Beginn der Vegetationsperiode auf die Jahrringbreite festgestellt (OBERHUBER et al. 1998, RIGLING et al. 2001, 2003). Bei einer besseren Wasserversorgung der Bäume durch Bewässerungsmaßnahmen sank dagegen der Einfluss des Niederschlags auf den Zuwachs (RIGLING et al. 2003). Dies zeigt, dass die Wirkung des Niederschlags auf den Zuwachs vom gesamten Wasserhaushalt des Standortes abhängt.

Zwischen der Temperatur und der Zellproduktion ergab sich ein positiver Zusammenhang. Ein positiver Temperatureinfluss auf den Stammzuwachs war aufgrund der allgemeinen Temperaturwirkung auf Stoffwechselprozesse zu erwarten. Auch andere Arbeiten konnten einen positiven Zusammenhang zwischen Temperatur und Zellproduktion nachweisen (ANTONOVA und STASOVA 1993, HORACEK et al. 1999, MÄKINEN et al. 2003, DESLAURIERS und MORIN 2005). Experimente, bei denen Teile von Fichtenstämmen erwärmt bzw. gekühlt wurden, zeigten ebenfalls eine positive Temperaturabhängigkeit der Zellproduktion vor allem im Frühholz (GRICAR et al. 2007a). Im Gegensatz zu der vorliegenden Arbeit wurden diese Untersuchungen aber an borealen oder montanen Standorten durchgeführt. Die Abhängigkeit des jährlichen Zuwachses von Nadelhölzern waldgrenznaher Standorte von der Temperatur ist lange bekannt und wird zur Klimarekonstruktion verwendet (FRITTS 1976, BRIFFA et al 1998, GRUDD et al. 2002). Versuche den Zusammenhang zeitlich höher aufzulösen, kamen zu dem Ergebnis, dass der Zuwachs mit der Temperatur zu Beginn der Vegetationsperiode korreliert (BUNTGEN et al. 2007, KIRDYANOV et al. 2007). Die vorliegende Arbeit konnte dagegen einen positiven Temperatureinfluss auf die Zellproduktionsrate über die gesamte Vegetationsperiode hinweg feststellen. Es ist zu beachten, dass das Ausmaß der Temperatursensitivität und die Wirkungsrichtung mit den Standortbedingungen zusammen hängen. So zeigten Kiefern in trockenen montanen Lagen eine negative Korrelation des jährlichen Zuwachses gegenüber den Temperaturen zu Beginn (OBERHUBER et al. 1998) oder in der Mitte der Vegetationsperiode (RIGLING et al. 2003). Bei Studien im mitteleuropäischen Tiefland ergab sich bei der Untersuchung von Jahrringchronologien von Waldkiefern eine negative Korrelation zwischen Sommertemperatur und Dickenzuwachs (VON DER KALL 1978, VON LÜHRTE 1991, ANDERS et al. 2002). Diese negative Temperaturwirkung lässt sich durch eine gleichzeitige Verschlechterung der Wasserversorgung erklären. Damit wird die Notwendigkeit der Berücksichtigung der Kovarianz zwischen den verschiedenen meteorologischen Variablen aufgezeigt. Außerdem ist es notwendig, die Wasserversorgung genauer zu charakterisieren, als es durch Niederschlagswerte alleine möglich ist. Beides konnte in der vorliegenden Arbeit berücksichtigt werden.

Sowohl die Strahlung als auch die VPD hatten keine signifikante Wirkung auf die Holzzuwachsrate. Beide Variablen haben einen großen Einfluss auf die stomatäre Leitfähigkeit und die CO₂-Aufnahme. Somit deuten die Ergebnisse an, dass eine Steigerung der Assimilation nicht direkt zu einer Steigerung der Holzzuwachsrate führt.

Die vorliegende Arbeit ergab, dass die klimatische Wasserbilanz deutlicher als der Niederschlag die Abhängigkeit des Zuwachses von der Wasserversorgung aufzeigt. Da sie auch theoretisch einen besseren Indikator der standortbedingten Wasserversorgung darstellt, sollte sie in entsprechenden Arbeiten und bei Vorhandensein der notwendigen Daten genutzt werden. Die klimatische Wasserbilanz ist eine leicht zu ermittelnde Größe, mit der sich durch die Einbeziehung der potentiellen Evapotranspiration der Bodenwasservorrat abschätzen lässt. Die in dieser Arbeit verwendete Referenzevapotranspiration der FAO (ALLEN et al. 1999) stimmt nicht mit der potentiellen Verdunstung eines Kiefernwaldes überein, sollte sich zu dieser aber mehr oder weniger linear verhalten (ALLEN et al. 1999). Daher konnte sie genutzt werden. Ein weiterer Vorteil der Berechnung der klimatischen Wasserbilanz war, dass diese die Variablen Niederschlag, Strahlung, VPD und Temperatur

mit einbezog. Dadurch konnte die multiple Regression vereinfacht werden. Neben der klimatischen Wasserbilanz kann auch die Evapotranspiration als Quotient zwischen der aktuellen und der potentiellen Evapotranspiration Aussagen zur Wasserversorgung der Pflanzen treffen. Waldkiefern im Berliner Raum korrelierten in ihrem Jahreszuwachs mit dem Quotienten aus realer zu potentieller Evapotranspiration (RIEK et al. 1995).

Zwischen den verschiedenen Messreihen, Zuwachsmessungen an Banddendrometer und Holzproben, trat ein Widerspruch bezüglich der Wirkung des Niederschlags auf. Intraanuelle Zuwachsmessungen, die mit Dendrometern durchgeführt werden, werden durch das Phänomen von Stammschrumpfungen und –quellungen, die von der Boden- und Luftfeuchte abhängig sind, gestört (MÄKINEN et al. 2003, DESLAURIERS et al. 2003). Die Korrelation von Niederschlag und Stammzuwachs wird so verstärkt. Die unterschiedlichen Ergebnisse der beiden Messreihen können so erklärt werden.

Weiterhin variierte der Zeitpunkt des maximalen Zuwachses zwischen den Methoden, d.h. die Zellproduktionsrate und die radiale Zuwachsrate erreichten nicht zur selben Zeit ihr Maximum. Dazu ist zu bemerken, dass aufgrund des Frühholz / Spätholzüberganges der radiale Zuwachs und der Zuwachs an Zellen nicht notwendigerweise synchron laufen müssen. Dementsprechend erreichte in einer anderen Untersuchung die Wachstumsrate der Waldkiefer bei Messungen der Zellproduktion Anfang Juli, bei Dendrometermesssungen an denselben Bäumen bereits Mitte Juni ihr Maximum (MÄKINEN et al. 2003). Bei anderen Nadelgehölzen wurde dagegen eine Gleichzeitigkeit festgestellt (Rossi et al. 2006). Es ist zu bedenken, dass die beiden hier zitierten Arbeiten Bäume des borealen Nadelwaldes untersuchten. Da dort die Vegetationsperiode wesentlich kürzer ist, sind auch zwischen den Methoden geringere Abweichungen als in der vorliegenden Arbeit zu erwarten.

4.2.2 Beginn der Spätholzbildung

Der Anteil von Frühholz und Spätholz beeinflusst maßgeblich die Holzdichte und andere physikalische Eigenschaften des Holzes. Die genauen Ursachen, die den Beginn der Spätholzbildung bei Nadelgehölzen beeinflussen, sind unklar. Die gängige Theorie besagt, dass die Holzbildung phytohormonell von den aktiven Meristemen in den Blättern und Sprossen gesteuert wird (ALONI 1995); die entstehenden Blätter somit die Bildung der benötigten Transportwege bewirken (SAVIDGE 1996). Als mögliche Ursachen für die Induktion des Übergangs von Frühholz zu Spätholz werden die Photoperiode und klimatische Faktoren genannt (RENNINGER et al. 2006).

Mit der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass in allen drei untersuchten Jahren bereits vor der Sommersonnenwende eine deutliche Verringerung des Durchmessers der Zellen in der Reifungszone gegenüber den früher im Jahr gebildeten Zellen zu erkennen war.

Dabei sank der Zelldurchmesser in zwei Jahren bereits in der zweiten Junihälfte und im dritten Jahr in der ersten Julihälfte auf die Werte des Durchmessers der Spätholzzellen. Der gleichmäßige Verlauf der Entwicklung des Zelldurchmessers deutet auf einen Periodismus hin. Als Signalgeber für eine periodische Steuerung des Beginns der Spätholzbildung wird in der Regel die Tageslänge angenommen (LARSON 1960, 1962). Dem widersprechen Ergebnisse, die einen Einfluss der Witterung auf den Beginn der Spätholzbildung feststellten (BRIX 1972, CREGG 1988). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen aber, dass der Einfluss der Witterung in der Regel nicht stark genug ist, um den Beginn der Spätholzbildung beeinflussen zu können (siehe 4.2.3). Es kann angenommen werden, dass lediglich Extremereignisse wie eine heiße und trockene Periode im Frühsommer Spätholzzellen hervorbringen können.

Vorangegangene Untersuchungen ergaben, dass die Spätholzbildung bei der Waldkiefer im Juli beginnt (SCHOBER 1951, WHITMORE und ZAHNER 1966, VON DER KALL 1978, UGGLA et al. 2001, SCHMITT et al. 2004). Dabei machten auch UGGLA et al. (2001) den Beginn der Spätholzbildung, wie in der vorliegenden Arbeit, an einem abnehmenden Durchmesser der Zellen in der Zellreifungszone fest. Ausdifferenzierte Zellen mit deutlich dickeren Zellwänden traten in deren Untersuchung ebenfalls erst im August auf. Bei der Methode der Entnahme von intaktem Gewebe ist es zur genauen Datierung eines Signals zur Spätholzbildung notwendig, den Durchmesser nicht ausdifferenzierter Zellen mit zu untersuchen. Die Dauer der Zellreifung kann dabei berücksichtigt werden und die Ergebnisse sind mit Untersuchungen, die die "pinning" - Methode nutzen (SCHMITT et al. 2004), vergleichbar. Weiterhin ist zu beachten, dass die Definition für Spätholz nach MORK (1928), wie auch ähnliche Definitionen, lediglich eine künstliche Grenze zieht. Diese ist für die Quantifizierung von Spätholz von Vorteil. Die der Spätholzbildung zugrunde liegenden physiologischen Prozesse sind davon allerdings unabhängig und können Zellen mit einer Wandigkeit < 0,5 hervorbringen. Die Wandigkeit wird von zwei unterschiedlichen und unabhängigen Prozessen bestimmt: der Zellstreckung und dem sekundären Zellwanddickenwachstum. Die Prozesse folgen für die einzelne Zelle zum größten Teil zeitlich aufeinander, über die gesamte Wachstumszone gesehen, laufen sie aber nebeneinander ab. Sollte also ein hypothetisches Signal zur Spätholzbildung beide Prozesse gleichzeitig erreichen, könnten dementsprechend ausdifferenzierte Zellen mit großen Durchmessern und verdickten Wänden aber einer Wandigkeit < 0,5 neben Zellen mit kleinen radialen Durchmessern, die neu in die Zellreifungszone eintreten, entstehen. Für die Datierung des Beginns der Spätholzbildung ist es also wichtig, den Zelldurchmesser und die Zellwanddicke mit zu berücksichtigten.

4.2.3 Anatomische Holzeigenschaften

Die anatomischen Holzeigenschaften wurden stark von der Witterung beeinflusst. Am stärksten war der Einfluss der Temperatur. Der Zelldurchmesser nahm mit steigender Temperatur ab. Im Gegensatz dazu ergab sich ein positiver Zusammenhang zwischen der Temperatur und der Zellwanddicke. Die Kombination aus einem abnehmenden Durchmesser der Zellen und einer zunehmenden Wanddicke bei steigender Temperatur bedingte eine deutlich ausgeprägte negative Abhängigkeit des Lumendurchmessers und eine positive Abhängigkeit der Wandigkeit von der Temperatur. Im Spätholz war der Temperatureinfluss schwächer. Hier sank zwar der Lumendurchmesser bei steigender Temperatur und die Zellwanddicke und Wandigkeit nahmen zu, der Zelldurchmesser blieb aber unbeeinflusst.

Ein mit steigender Temperatur abnehmender Zelldurchmesser konnte auch experimentell an jungen Waldkiefern (DENNE 1971 und siehe den experimentellen Teil der vorliegenden Arbeit) und an adulten Waldkiefern gemessen werden (WODZICKI 1971). Ursache dafür war eine bei höherer Temperatur kürzere Dauer der Zellstreckung (DENNE 1971, WODZICKI 1971). Änderungen des Zelldurchmessers haben durch die damit verbundenen Änderungen des Lumendurchmessers Relevanz für die Physiologie der Bäume. Der Lumendurchmesser beeinflusst die Wasserleitfähigkeit der Zelle. Die Leitfähigkeit einer Kapillare sinkt proportional zur vierten Potenz ihres Radius. Der negativen Wirkung der Temperatur auf die Wasserleitfähigkeit durch einen abnehmenden Lumendurchmesser steht eine durch eine abnehmende Viskosität des Wassers positive Wirkung der Temperatur auf die Wasserleitfähigkeit entgegen (RODERICK und BERRY 2001). Somit ist anzunehmen, dass die Wasserleitfähigkeit der Zellen nicht in dem Umfang eingeschränkt wird, wie es zunächst den Anschein hat. Wenn aber einmal Zellen mit einem geringeren Lumendurchmesser angelegt werden, hat dies Konsequenzen für die Leitfähigkeit in den darauffolgenden Vegetationsperioden, da sich der Wassertransport bei der Kiefer über mehrere Jahresringe verteilt. Änderungen der Leitfähigkeit können somit die Produktivität beeinflussen. Die hydraulische Leitfähigkeit in Nadelgehölzen kann auch limitierend auf die stomatäre Leitfähigkeit wirken (HUBBARD et al. 1999).

Weiterhin wurde bei Waldkiefern zwar ein positiver Zusammenhang zwischen der Temperatur und der Zellwandwachstumsrate festgestellt, insgesamt ergab sich allerdings ein negativer Zusammenhang zu der endgültigen Zellwanddicke (DENNE 1971, ANTONOVA und STASOVA 1993). Dies konnte auf eine bei höherer Temperatur kürzere Dauer der Zellreifung zurückgeführt werden (WODZICKI 1971, ANTONOVA und STASOVA 1993). Die vorliegende Arbeit konnte wie auch KILPELÄINEN et al. (2007) im Gegensatz zu den genannten Arbeiten eine positive Wirkung der Temperatur auf die Zellwanddicke feststellen. Offensichtlich kann die Temperaturabhängigkeit des Zelldurchmessers nicht alleine auf eine Temperaturabhängigkeit der Dauer der Zellreifung zurückgeführt werden. Vielmehr scheint

sich das Zusammenspiel aus Zellwandwachstumsrate und Dauer der Zellreifung bei den verschiedenen Untersuchungen zu unterscheiden.

Änderungen der Wandigkeit lassen auf eine veränderte Holzdichte schließen. Eine mit der Temperatur steigende Wandigkeit lässt eine Zunahme der Holzdichte vermuten. Experimentell konnte an jungen Pflanzen des Laubgehölzes Eucalyptus camaldulensis eine positive Wirkung ansteigender Temperatur auf die Holzdichte nachgewiesen werden (THOMAS et al. 2004). Zur Interpretation der Reaktion von Wandigkeit und Zellwanddicke ist es in dem Zusammenhang interessant, sich Ergebnisse von Zeitreihenuntersuchungen zur Spätholzdichte mit heran zuziehen. Beim Vergleich von Ergebnissen anatomischer Untersuchungen mit Messungen zur Holzdichte ist zu beachten, dass die Holzdichte zum größten Teil durch das Verhältnis von Zellwand zu Zelllumenvolumen bestimmt wird. Daneben spielen aber auch noch andere Faktoren eine Rolle. Änderungen der Dichte des Zellwandmaterials durch Variationen der chemischer Zusammensetzung und der Packungsdichte der Mikrofibrillen bestimmen die Holzdichte mit. Es zeigte sich, dass die Zellwanddichte während der Vegetationsperiode erheblichen schwanken kann (DECOUX et al. 2004). Dennoch lassen sich Messwerte der Holzdichte mit anatomischen Daten korrelieren (SCHNELL und SELL 1989). Vergleichende Analysen nordhemisphärischer Jahrringchronologien zeigten einen positiven Zusammenhang von maximaler Spätholzdichte zu den gemittelten Sommertemperaturen (BRIFFA et al 1998). Die maximale Spätholzdichte korrelierte dabei mit nahezu allen monatlichen Temperaturmitteln während der Vegetationsperiode. Interessanterweise fanden **K**IRDYANOV et al. (2007)bei Berücksichtigung der Kovarianz zwischen Jahrringbreite und maximaler Spätholzdichte eine positive Korrelation der maximalen Spätholzdichte mit der Temperatur im Spätsommer. Eine auf den Zeitraum der Zellreifung des Spätholzes beschränkte Temperaturwirkung zeigt, dass die Temperatur während der Zellreifung einen Einfluss auf die Holzdichte hat. Dieses stimmt mit den Untersuchungen der vorliegenden Arbeit zum intraanuellen Verlauf der Holzbildung überein. Offenbar hängen Mikro-Allokationsmuster im Holz von der Temperatur ab. Allgemein wird angenommen, dass die Zellwanddicke im Spätholz von der Versorgungen der Zellreifungszone mit Photosyntheseprodukten abhängt. Da die Photosynthese temperaturabhängig ist, könnte so eine Temperaturabhängigkeit der Wandigkeit und Zellwanddicke erklärt werden. Es gibt allerdings eine Reihe von Argumenten, die dem widersprechen. Zum einen konnten verschiedene Studien eine negative Abhängigkeit der Zellwanddicke von der Temperatur feststellen (siehe oben und 4.3.2), zum anderen zeigten Umweltvariablen, die ebenfalls einen Einfluss auf die Photosyntheserate haben, wie Strahlung, VPD sowie atmosphärische CO_2 – Konzentration (siehe 4.3.2), keine Wirkung auf die Zellwanddicke und Wandigkeit. Weiterhin erwies sich die Kohlenhydratkonzentration im Kambium und dem angrenzenden Gewebe während des Frühholz / Spätholzüberganges als

relativ konstant (UGGLA et al. 2001). An dieser Stelle ist es interessant, die Diskussion der Ergebnisse aus dem experimentellen Teil der Arbeit zu betrachten (siehe 4.3.2).

In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass neben der Temperatur auch die Wasserversorgung anatomische Holzeigenschaften beeinflusste. Der Niederschlag übte einen, allerdings schwachen, positiven Einfluss auf den Lumendurchmesser aus. Außerdem ergab sich ein positiver Zusammenhang des Zell- und Lumendurchmessers zur klimatischen Wasserbilanz. Dieser Zusammenhang konnte auch festgestellt werden, wenn die Regression ausschließlich für Spätholzzellen durchgeführt wurde. Wirkungen des Niederschlags auf den Zelldurchmesser und die Zellwanddicke wurden in anderen Untersuchungen zum intraanuellen Verlauf der Xylogenese nicht gefunden (WODZICKI 1971, ANTONOVA und STASOVA 1993). In diesen älteren Untersuchungen blieb allerdings eine mögliche Kovarianz zwischen der Temperatur und dem Niederschlag unberücksichtigt, so dass die Wirkung des Niederschlags möglicherweise vom Temperatureinfluss verdeckt wurde. Demgegenüber stehen Befunde einer früheren Spätholzbildung bei Trockenheit (BRIX 1972, CREGG 1988), einer Ausbildung falscher Ringe bei Trockenheit unter mediterranen Bedingungen (CHERUBINI et al. 2003) sowie einer Ausbildung von Frühholz ähnlichen Zellen im Spätholz bei einem Ende der Trockenheit und relativ kühlen Bedingungen (RIGLING et al. 2003). Mit der vorliegenden Arbeit ist es nun möglich das Auftreten falscher Jahresringe vorherzusagen. Diese werden mit Trockenperioden in Verbindung gebracht. Nach den vorliegenden Ergebnissen bedarf es einer 7°C wärmeren Periode von mindestens 14 Tagen oder einer Senkung der klimatischen Wasserbilanz um 1150 mm um den Zelldurchmesser im Frühholz auf die Größe der Spätholzzellen zu senken (siehe 3.1.2.4.3 und Tab. 3.9). Neben dem Niederschlag bestimmt der Bodenwassergehalt die Wasserversorgung entscheidend. Untersuchungen zum Einfluss des Bodenwassergehalts auf den Holzzuwachs bei montanen Fichten ergaben einen positiven Zusammenhang über die gesamte Vegetationsperiode hinweg (HORACEK et al. 1999). Es bestand dabei eine enge Beziehung zwischen der Dauer der Zellstreckungsphase sowie der Zellreifungsphasen und dem Bodenwassergehalt (HORACEK et al. 1999). In der genannten Untersuchung blieb allerdings eine Kovarianz zwischen dem Bodenwassergehalt und der Temperatur unberücksichtigt. Diese sollte relativ ausgeprägt sein, da der Bodenwassergehalt eng mit der Evapotranspiration der Pflanzendecke korreliert, welche wiederum von der Temperatur abhängt. Zu diesem Ergebnis passen auch radiodensitometrische Befunde, die bei unter temperaten Bedingungen wachsenden Fichten eine mit sinkendem Bodenwassergehalt zunehmende Spätholzdichte feststellten (BOURIAUD et al. 2005). Bei steigender Trockenheit sinkt das Wasserpotential im Gewebe. Es kann angenommen werden, dass dies die Zellstreckung erschwert und daher für eine Abnahme des Zell- und Lumendurchmessers ursächlich ist.

Die Strahlung und die VPD haben einen großen Einfluss auf die stomatäre Leitfähigkeit und damit auf die CO₂-Assimilation. Beide Variablen hatten keinen Einfluss auf die histometrischen Eigenschaften der neu gebildeten Zellen. Vorangegangene Untersuchungen zum Einfluss der Strahlung ergaben widersprüchliche Ergebnisse. Während in einem Experiment mit juvenilen Kiefern kein Zusammenhang der Strahlung zu den Tracheidendimensionen festgestellt wurde (DENNE 1976), waren beide Variablen in einer anderen Untersuchung positiv miteinander korreliert (FORD et al. 1978). Die erstgenannte Arbeit berücksichtigte die Tageslänge und konnte den Einfluss der Strahlung unabhängig von der Tageslänge untersuchen. Dies ist notwendig, da die Tageslänge, wie in der hier vorliegenden Arbeit gezeigt wurde, eine deutliche Wirkung auf die Holzstruktur hat. Die Zellumina erweiterten sich mit zunehmender Tageslänge. Die Zellwanddicke und die Wandigkeit waren dagegen negativ mit der Tageslänge korreliert. In einem anderen Experiment mit juvenilen Waldkiefern zeigte sich ebenfalls ein Effekt der Tageslänge auf die Tracheidendimensionen (DENNE 1974). Die Tageslänge kann weniger als Umweltfaktor sondern vielmehr als Signalgeber für interne Regulationsmechanismen der Holzbildung verstanden werden, die durch die Umweltsignale mitgesteuert werden. Dieses hat die Funktion einer Dämpfung der Umweltwirkung und dient dem Schutz der Pflanzen. Im Gegensatz zu anderen Untersuchungen konnte die Wirkung der Tageslänge getrennt von anderen Umweltvariablen untersucht werden.

Das Ausmaß des negativen Temperatureffekts auf den Zelldurchmesser war bei der intraanuallen Wachstumsanalyse sehr viel höher als bei dem CO₂ x Temperaturexperiment. Während bei einem permanenten Temperaturgradient ein Temperaturunterschied von 1°C eine Abnahme den Zelldurchmesser von 0,2 - 0,4 µm hervorrief, führten mittelfristige Temperaturänderungen im Freiland von durchschnittlich 1°C über 14 Tage zu einer Abnahme des Zelldurchmessers um 2,8 ± 0,5 µm. Weiterhin war kein Temperatureffekt auf die Spätholzzellen oder Frühholzzellen alleine festzustellen. Der fehlende Temperatureffekt auf den Zelldurchmesser bei einer Regression des Spätholzes deutet an, dass bei einer die gesamte Vegetationsperiode umfassenden Regression der Übergang von Frühholz zu Spätholz, welcher offenbar nur gering vom Klima beeinflusst wird, die Ergebnisse beeinflusst. Um dieses zu kontrollieren, wurde die Regression nach Frühholz und Spätholz getrennt durchgeführt. Die Aufteilung der Regressionsanalyse nach Frühholz und Spätholz ist aber nicht unproblematisch, da mit der Verringerung der Probenzahl die Testschärfe sinkt. Eine alternative Methode um die Wirkung des Frühholz / Spätholzübergangs auf die Ergebnisse zu eliminieren, wäre es die Verläufe aller drei Jahre zu mitteln, z. B. mit einer kubischen Polynomfunktion, und die Regressionsanalyse mit den Residuen durchzuführen. Diese Form der Auswertung wäre aber, da nur drei Jahre untersucht wurden, mit einer relativ hohen Unsicherheit behaftet und wurde daher nicht angewendet.

4.3 Diskussion der Ergebnisse aus dem CO₂ x Temperatur - Experiment

4.3.1 Wachstum und Biomasseallokation

Insgesamt wurde das Nadelwachstum durch die Erhöhung der atmosphärischen CO₂ -Konzentration deutlicher stimuliert als die Holzbildung. In anderen Untersuchungen wurde eine Zunahme des jährlichen Holzzuwachses pro Einheit Blattfläche festgestellt (NORBY et al. 1999). Das wurde hauptsächlich an Laubbäumen untersucht, trat aber auch bei Nadelbäumen auf (TISSUE et al. 1997). Die vorliegende Arbeit konnte dies nicht bestätigen, da hauptsächlich die Nadelbiomasse durch die CO₂ – Anreicherung gesteigert wurde. Die Holzbildung wurde demgegenüber quantitativ nur gering durch die CO₂-Erhöhung beeinflusst. Die Jahresringe waren nur im dritten Jahr des Versuchs deutlich breiter. In anderen Studien an juvenilen Bäumen konnte dagegen ein deutlicher positiver CO₂-Effekt auf die Biomasse, den Stammdurchmesser oder die Jahrringbreiten gefunden werden (NORBY et al. 1999), darunter auch bei Pinus sylvestris sowohl unter temperaten als auch unter borealen Bedingungen (CEULEMANS et al. 2002, PELTOLA et al. 2002). Bei den beiden letzteren Arbeiten wurde mit Pflanzen im Freiland gearbeitet, die im Gegensatz zu den Pflanzen in der hier vorliegenden Arbeit nicht auf ein beschränktes Bodenvolumen stießen. Dieser sogenannte Topfeffekt kann bei länger dauernden Versuchen zu einer Nährstofflimitierung führen und so das Pflanzenwachstum einschränken. Die Wirkung der Untersuchungsfaktoren Temperatur und CO₂ könnte daher eingeschränkt worden sein. So stellte sich bei einem Experiment mit juvenilen Larix sibirica – Pflanzen ein CO₂-Effekt nur in Kombination mit einer Stickstoffdüngung ein (YAZAKI et al. 2001).

Der Temperatureffekt auf die Quantität der Holzbildung verlief nicht linear sondern unimodal, wobei aufgrund der hohen Streuung keine signifikanten Unterschiede festzustellen waren. Die Stammbiomasse war bei niedrigsten Temperaturen am niedrigsten und erreichte ihr Maximum bei der Temperaturstufe -2°C. Eine Untersuchung von Kiefernwäldern entlang eines klimatischen Gradienten von 9°C der mittleren Jahrestemperatur und 300 mm Niederschlag durch Finnland, dem Baltikum und Polen ergab dagegen, dass die Baumhöhe und Gesamtbiomasse mit der Temperatur stiegen, während der Niederschlag keinen Einfluss hatte (NAGEL et al. 2003). Das radiale Wachstum nahm dabei um 2,4% pro 1°C zu (PÄRN et al. 2003). Diese im Freiland beobachtete Temperaturwirkung lässt sich aber schwer mit den Ergebnissen des Experiments vergleichen, da entlang des Temperaturgradienten im Freiland eine Vielzahl von Standortfaktoren, wie z.B. Wasser- und Nährstoffhaushalt, nicht konstant sind und daher die Ergebnisse beeinflussen können. So konnte nachgewiesen werden, dass die Temperatur auf den Zuwachs im borealen Nadelwald indirekt wirkt. Wesentlich für den jährlichen Zuwachs ist dort die Stickstoffversorgung während der
Vegetationsperiode und der Beginn der CO₂-Assimilation im Frühjahr (JARVIS und LINDER 2000). Auf der Basis von physiologischen Kenntnissen zum Verhältnis von Respiration und Assimilation wird davon ausgegangen, dass die Produktivität von Wäldern außerhalb der borealen Nadelwaldzone bei einem Temperaturanstieg sinken wird (CRAMER et al. 2001). In den nördlicheren Breitengraden kann eine durch den Temperaturanstieg verlängerte Vegetationsperiode, besonders ein früherer Beginn, zu einem stärkeren Zuwachs auf der Baum- und Bestandsebene führen (VAGANOV et al. 1999, JARVIS und LINDER 2000, CRAMER et al. 2001). Der experimentelle Aufbau der vorliegenden Arbeit lässt vermuten, dass das Temperaturregime in den Kammern kaum einen Effekt auf den Beginn der Vegetationsperiode hatte. Zum jährlichen Beginn des Experiments hatten die Kammern mit der niedrigsten Temperaturstufe eine Tagestemperatur von 6,1°C. Diese Temperatur liegt in einem Temperaturbereich, in dem die Photosynthese bei der Kiefer nach der Winterpause einsetzt. So wurde bei Eddy – Flux – Kovarianz - Messungen in borealen Kiefernwäldern ein Wiedereinsetzen der Photosynthese zwischen 3,3 und 6,5°C gemessen (TANJA et al. 2003). Fehlende Unterschiede in der Länge der Vegetationsperiode können folglich dazu geführt haben, dass es keinen Temperatureffekt auf das Wachstum der Pflanzen gab

Die Temperatur hatte keine Wirkung auf das Allokationsmuster. Im Gegensatz dazu ergab ein Kurzzeitexperiment mit *Pinus ponderosa*, dass bei einer um 15°C erhöhten Temperaturstufe mehr Biomasse in den Stamm verlagert wurde als bei der niedrigen Temperaturstufe (CALLAWAY et al. 1994). Bei der Douglasie bewirkte eine Temperaturerhöhung eine Zunahme der Xeromorphie (OLSZYK et al. 2005). Es kann angenommen werden, dass in der vorliegenden Arbeit kein Temperatureffekt auf das Allokationsmuster auftrat, weil kein großer Gradient in der Wasserversorgung vorhanden war.

4.3.2 Anatomische Holzeigenschaften

4.3.2.1 Zelleigenschaften

Die untersuchte Holzstruktur wurde durch die atmosphärische CO_2 -Konzentration nicht beeinflusst, reagierte allerdings auf Temperaturänderungen. Es zeigte sich, dass entgegen den Erwartungen kein CO_2 - Effekt auf die Lumenfläche feststellbar war. Damit unterschied sich die Waldkiefer gegenüber der Buche, bei der die Gefäßfläche unter gleichartigen Bedingungen abnahm (OVERDIECK et al. 2007). In einem weiteren Experiment mit *Pinus radiata* nahm der Anteil der Lumenfläche an der Splintholzfläche bei erhöhter CO_2 – Konzentration ebenfalls ab (ATWELL et al. 2003). Frühere Studien zum CO_2 -Effekt auf die Anatomie von Nadelgehölzen können in zwei Gruppen eingeteilt werden: Zum einen solche,

in denen die Anatomie klar durch einen CO_2 -Anstieg beeinflusst wurde (CONROY et al. 1990, CEULEMANS et al. 2002, KILPELÄINEN et al. 2007) und zum anderen solche ohne Effekt (DONALDSON et al. 1987, TELEWSKI et al. 1999). Die untersuchten Variablen unterschieden sich dabei zwischen den Studien. In einer Studie zur Waldkiefer konnte ein positiver CO2-Effekt auf den Tracheidendurchmesser festgestellt werden (CEULEMANS et al. 2002). Bei Pinus radiata zeigte sich, dass die Wanddicke bei erhöhter CO₂-Konzentration zunahm (CONROY et al. 1990). Da es sich bei allen Untersuchungen um juvenile Pflanzen handelte, müssen bei der Interpretation der Unterschiede die Wachstumsraten miteinbezogen werden. Höhere Wachstumsraten führen unter den juvenilen Pflanzen zu einer schnelleren Alterung der Kambialinitialen. Die Zelllänge und der tangentiale Durchmesser der Tracheiden werden maßgeblich durch die Größe der Kambialinitialen bestimmt. Diese nimmt in den ersten 20 -30 Jahren im Leben eines Baumes schnell zu. Auch die vorliegende Arbeit konnte einen signifikanten Anstieg der Zellgröße mit der Zeit feststellen. Dieser Anstieg wird durch die Wachstumsrate modifiziert. Eine höhere Wachstumsrate bewirkt einen steileren Anstieg. Mit den Freilanduntersuchungen konnte gezeigt werden, dass der Baumdurchmesser gleichaltriger Bäume einen Einfluss auf die Zellgröße hat (siehe 3.1.2.4.2). Es wurde bereits darauf hingewiesen, dass unterschiedliche Wachstumsraten zu unterschiedlichen Entwicklungsstadien bei variierenden CO₂-Behandlungsstufen führen können (BRUHN et al. 2000). Werden verschiedene Studien innerhalb der Gattung Pinus hinsichtlich des Ausmaßes ihrer Reaktion auf eine CO₂-Erhöhung sortiert, so wird diese Aussage unterstützt (Tab. 4.1). Das Ausmaß der CO₂-Wirkung (E/A-Verhältnis) wurde dabei am Verhältnis der Jahrringbreiten, die die Pflanzen unter erhöhten und nicht erhöhten CO₂-Konzentrationen erreichten, gemessen. In Experimenten, in denen große Unterschiede im Wachstum der juvenilen Pflanzen durch eine CO₂-Erhöhung verursacht wurden, konnten auch signifikante Unterschiede in den histometrischen Eigenschaften des Holzes festgestellt werden. Daraus lässt sich schließen, dass es keinen direkten CO₂ – Effekt auf die Zellstruktur der Kiefer gibt, sondern dass Unterschiede in der Zellstruktur durch unterschiedliche Wachstumsraten hervorgerufen werden.

Der Verlauf der Frühholzzellbildung wird häufig als stark von der Temperatur beeinflussbar interpretiert, während die Spätholzzellbildung als Ergebnis der Assimilatversorgung angesehen wird. Die hier vorliegenden Ergebnisse widersprechen dieser Ansicht aufgrund des fehlenden CO₂-Effekts auf das Spätholz. UGGLA et al. (2001) stellten konstante Kohlenhydratkonzentrationen im Kambium während der Periode des Übergangs von Frühholz zu Spätholz fest und konnten so zeigen, dass Änderungen der Zell- und Zellwanddicke unabhängig vom Substratangebot im Bildungsgewebe sind. Das Fehlen eines CO₂-Effekts auf die Zellwanddicke stimmt damit überein, sofern davon ausgegangen wird,

dass eine Erhöhung der atmosphärischen CO₂ - Konzentration des Substratangebots in der Pflanze erhöht.

Tab. 4.1: Vergleich des CO_2 – Effekts auf die Jahrringbreite mit dem CO_2 – Effekt auf die histometrischen Eigenschaften bei verschiedenen CO_2 – Experimenten mit juvenilen Bäumen aus der Gattung *Pinus*. Das Ausmaß des CO_2 – Effekts wurde als das Verhältnis der Jahrringbreiten zwischen unter erhöhter und unter nicht – erhöhter atmosphärischer CO_2 – Konzentration wachsenden Bäumen gemessen (E/A – Verhältnis) und aus veröffentlichten Daten bestimmt, mit ZB: Zelldurchmesser, TL: Tracheidenlänge, LB: Lumendurchmesser, WB: Zellwanddicke, ZA: Zellfläche, ZWA/ZA (oder LA): Zellwandflächenanteil (oder Lumenflächenanteil), *: signifikanter CO_2 – Effekt bei mindestens einer Variabel, n.s.: nicht signifikant; ¹ hier wurde das E/A-Verhältnis mit dem Stammdurchmesser berechnet.

	Zelleigenschaft	Arten	E/A	Wirkung auf Anatomie
KILPELÄINEN et al. 2007	ZB, LB, WB, TL, WD	Pinus sylvestris	1.7	*
CEULEMANS et al. 2002	ZB	Pinus sylvestris	1.4	*
CONROY et al. 1990 ¹	LB, WB , TL	Pinus radiata	1.2	*
Telewsкi et al. 1999	ZWA/ZL	Pinus taeda	1.2	n.s.
DIESE ARBEIT	ZWA/ZA, CA, WB, ZB, LB	Pinus sylvestris	1.1	n.s.

Bei der Holzbildung können drei Stadien unterschieden werden: Zellteilung, Zellstreckung und Zellreifung (WILSON et al. 1966). Allgemein ist bei höheren Temperaturen die Dauer der Organentwicklung kürzer. Daher kann bei höheren Temperaturen eine kürzere Zellteilungs-, Zellreifungs- und Zellstreckungsphase der Kambialinitialen und ihrer Abkömmlinge erwartet werden (BANNAN 1962, WHITMORE und ZAHNER 1966, SKENE 1969, WODZICKI 1971, HORACEK et al. 1999). Für die einzelne Zelle kann ein schnelleres Durchlaufen der drei Reifungsstadien einen gegenläufigen Trend zum angenommenen Effekt einer besseren Substratversorgung des Kambiums bei erhöhten CO₂-Konzentrationen oder auch bei erhöhter Temperatur haben. Wenn bei höherer Temperatur die Dauer der Zellstreckung und Zellreifung kürzer wird, wird damit auch die Zeit verkürzt, in der die Assimilate von der Zelle genutzt werden können. Dies würde erklären, warum die Zellwände dazu tendieren, bei höheren Temperaturen dünner zu werden und der Zelldurchmesser abnimmt. Auch DENNE (1971) kam bei einem dreistufigen Temperaturexperiment mit juvenilen Waldkiefern zu dem Ergebnis, dass der Zelldurchmesser und die Zellwanddicke mit der Temperatur abnehmen. Bei 20 - jährigen Kiefern zeigte sich nach einer sechs Jahre andauernden Temperaturerhöhung, dass der Lumendurchmesser im Frühholz abnahm (KILPELÄINEN et al. 2007). Allerdings stieg in deren Experiment die Zellwanddicke ebenso wie der

Zelldurchmesser an. Auch bei den Freilanduntersuchungen ergab sich eine positive Wirkung der Temperatur auf die Zellwanddicke (siehe 4.2.3). Daraus kann gefolgert werden, dass ein negativer Zusammenhang zwischen Temperatur und Zellwanddicke nicht universell besteht. Im Spätholz reagierten der radiale Zelldurchmesser und die Zellwanddicke mit einer gleichen Tendenz auf die Faktoren Temperatur und CO₂. Daher sind sowohl die Wandigkeit als auch der Zellwandflächenanteil als Quotient aus Zellwandfläche zu Zellfläche nicht durch die Unterschiede in den Behandlungsstufen betroffen. Im Frühholz nahmen Wandigkeit und Zellwandflächenanteil nur im dritten Jahr des Experiments entlang des Temperaturgradienten ab. Da der Zellwandflächenanteil maßgeblich die Holzdichte beeinflusst, wies die Holzdichte entsprechend der geringen Unterschiede des Zellwandflächenanteils auch keine Unterschiede zwischen den Behandlungsstufen auf. Weiterhin wird die Holzdichte durch die Anteile von Frühholz und Spätholz beeinflusst. Auch hierbei war kein signifikanter Unterschied zwischen den Behandlungsstufen feststellbar. waren in der Feldkontrolle sowohl Holzdichte Dagegen die als auch der Zellwandflächenanteil niedriger. Dies ging einher mit einer Abnahme der Zellfläche im Frühholz. Da der radiale Zelldurchmesser durch die Wasserversorgung im Frühholz während der Phase der Zellstreckung beeinflusst wird (ANTONOVA et al. 1995, HORACEK et al. 1999), kann angenommen werden, dass diese in den freiwurzelnden Kontrollpflanzen schlechter war als in den Behandlungsstufen und dass dies ursächlich für die Unterschiede in der vorliegenden Arbeit war.

4.3.2.2 Harzkanal- und Holzstrahldichte

Es konnte kein signifikanter CO_2 - Effekt auf die Harzkanaldichte der Waldkiefer festgestellt werden. In einem anderen Experiment zeigte auch die Kiefernart *Pinus taeda* keine Reaktion bei der Harzkanaldichte auf erhöhte CO_2 - Konzentrationen (TELEWSKI et al. 1999). Bei zwei Experimenten mit der Waldkiefer konnte dagegen auf die Harzkanaldichte ein negativer Effekt von erhöhten CO_2 - Konzentrationen festgestellt werden (CEULEMANS et al. 2002, KILPELÄINEN et al. 2007). Dieser ging dabei mit einem stärkeren CO_2 - Effekt auf das Wachstum einher. Allgemein können Variationen bei der Harzkanaldichte auf zweierlei Weise interpretiert werden: zum einen als eine Funktion der Wachstumsrate und zum anderen als eine Reaktion auf physiologischem Stress (LARSON 1994). Die Anzahl der Harzkanäle war positiv und linear mit der Jahrringbreite korreliert. Dies ist auch aus Studien mit adulten Waldkiefern bekannt (STEPHAN 1967, RIGLING et al. 2003). Die Harzkanaldichte nahm dagegen mit der Jahrringbreite ab. Wenn eine Zunahme der Wachstumsrate allgemein einen negativen Effekt auf die Harzkanaldichte hat, kann dies auch für eine durch den CO_2 -Anstieg ausgelöste Zunahme der Wachstumsrate gelten. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit konnte ein positiver Effekt eines Temperaturanstiegs auf die Harzkanaldichte verschiedener Nadelgehölze sowohl bei adulten (WIMMER et al. 1999, RIGLING et al. 2003) als auch bei juvenilen Gehölzen aufgezeigt (ZAMSKI1972, KILPELÄINEN et al. 2007) werden. Offensichtlich ist der Effekt unabhängig von der Wachstumsrate. Eine Erhöhung der Harzkanaldichte mit der Temperatur wird als eine Reaktion auf Trockenstress diskutiert (RIGLING et al. 2003). Unter den gegebenen Bedingungen in der vorliegenden Arbeit erscheint eine Erhöhung des Trockenstress für die Pflanzen als unwahrscheinlich. Es kann vielmehr angenommen werden, dass eine Temperaturerhöhung direkt die vermehrte Bildung von Harzkanälen induziert. Bei den Freilanduntersuchungen zeigte es sich, dass die Harzkanalbildung nach dem Ende der Frühholzbildung erfolgte, also zu einem Zeitpunkt, an dem nach dem Ende des Blattwachstums dem Stamm sehr viel mehr Assimilate zur Verfügung stehen.

Der Gehalt an löslichen Kohlenhydraten und Lipiden von Nadelgehölzen im Freiland steigt mit abnehmender Jahrestemperatur (HOCH und KÖRNER 2003) oder nach länger andauernder Kälteperiode im Experiment (KONTUNEN-SOPPELA et al. 2002). Unter der Vorraussetzung, dass der Parenchymgehalt den Speicherbedarf für lösliche Kohlenhydrate und Lipide widerspiegelt, ist eine Zunahme des Parnchymgehaltes bei einer geringeren mittleren Umgebungstemperatur zu erwarten. Sowohl die Temperatur als auch die CO₂-Konzentration erzielten jedoch keinen Effekt auf die Markstrahldichte. Es konnte allerdings festgestellt werden, dass das LWR mit steigender Temperatur ebenfalls keine signifikante Änderung aufwies und daher keine entsprechende Abnahme des Parenchymgehalts erwartet werden konnte. Insgesamt ist die Markstrahldichte mit 6 mm⁻¹ vergleichbar mit der Markstrahldichte adulter Bäume. Für adulte Bäume werden Werte von 4 - 7 mm⁻¹ angegeben (WAGENFÜHR 1996).

4.4 Synthese und Ausblicke

Durch die vorliegende Arbeit konnte gezeigt werden, dass die Temperatur und Wasserversorgung einen deutlichen Einfluss auf anatomische Holzeigenschaften der Waldkiefer haben. Sowohl bei den Felduntersuchungen als auch im Experiment ergab sich ein negativer Temperatureffekt auf den Zelldurchmesser. Weiterhin zeigte sich bei den Freilanduntersuchungen, dass sich eine Verschlechterung der Wasserversorgung ebenfalls negativ auf den Zell- und Lumendurchmesser auswirkt. Da in Zukunft das Klima Nordostdeutschlands häufiger Hitze- und Trockenperioden mit sich bringen wird, weisen die Ergebnisse daraufhin, dass die Holzdichte infolge des Klimawandels steigen wird. Ob sie tatsächlich steigen wird, hängt aber auch stark vom Anteil des Spätholzes ab, da das Verhältnis von Frühholz zu Spätholz die Dichte beeinflusst. Die vorliegende Arbeit konnte

wie auch andere Arbeiten zeigen, dass der Zuwachs durch Trockenheit eingeschränkt wird. Im Frühsommer wirkt sich eine warme niederschlagsarme Periode, solange der Wasserspeicher des Bodens noch gefüllt ist, weniger stark aus als später in der Vegetationsperiode. Somit wäre es wahrscheinlicher, dass Trockenperioden häufiger den Zuwachs im Spätholz betreffen und ein geringerer Spätholzanteil den positiven Auswirkungen des Klimawandels auf die Holzdichte entgegensteht.

Die Abnahme des Zelldurchmessers mit der Temperatur stimmt mit theoretischen Überlegungen (RODERICK und BERRY 2001) und mit älteren Untersuchungen (DENNE 1971, WODZICKI 1971) überein. Auch der positive Zusammenhang zwischen steigender Temperatur und maximaler Spätholzdichte (BRIFFA et al. 1998) kann unter anderem durch eine Abnahme der Zellgröße verursacht worden sein. Die Abnahme des Zelldurchmessers kann zu einer geringeren hydraulischen Leitfähigkeit der Tracheiden führen. Dieser Effekt könnte aber durch eine steigende Wasserleitfähigkeit infolge einer abnehmenden Viskosität des Wassers kompensiert werden (RODERICK und BERRY 2001, THOMAS et al. 2004). Somit kann sich der Stabilität und hydraulischer Leitfähigkeit, "Trade-off" zwischen unter dem die Wasserleitungsbahnen stehen (PITTERMANN und SPERRY 2003), zugunsten einer höheren Stabilität bei kleineren Gefäßen oder Tracheiden verschieben. Die Stabilität nimmt mit abnehmender Querschnittsfläche zu, da die Gefahr von Gasembolien sinkt.

In beiden Teilen der Arbeit ergab sich zwar ein negativer Temperatureffekt auf den Zelldurchmesser, das Ausmaß des Effekts war aber verschieden (siehe 4.2.3). Grund für die verschiedenen Ausmaße der temperaturbedingten Änderungen des Durchmessers könnten neben methodischen Problemen, die der Frühholz / Spätholz - Übergang mit sich bringt, in dem Anpassungsvermögen der Pflanzen liegen. Im experimentellen Teil konnten sich die Pflanzen an das gleichförmige Temperaturregime anpassen. Die Freilandkiefern dagegen waren den Schwankungen des Standortklimas ausgesetzt. Letzteres bedeutet nach entsprechenden Modellen mehr Stress für die Pflanzen.

Zur Temperaturabhängigkeit der Zellwanddicke ergaben sich aus beiden Teilen der vorliegenden Arbeit widersprüchliche Ergebnisse. Zwar ergab sich jeweils ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Temperatur und der Zellwanddicke, diese wiesen allerdings gegensätzliche Vorzeichen auf. Dieser Widerspruch findet sich auch bei den Ergebnissen anderer Studien, die zu dieser Thematik durchgeführt wurden (DENNE 1971, ANTONOVA und STASOVA 1993, KILPELÄINEN et al. 2007).

Umweltfaktoren, die die Assimilation anregen, erzielten keine Wirkung auf die Zellwanddicke. Sowohl das Fehlen eines CO₂ - Effekts auf die Zellwanddicke im experimentellen Teil als auch ein fehlender Zusammenhang zwischen Strahlung und Zellwanddicke bei den Freilanduntersuchungen lassen vermuten, dass Änderungen der Kohlenhydratversorgung infolge einer gesteigerten Assimilation keinen wesentlichen Einfluss auf die Zellwandbildung haben. Dementsprechend zeigte es sich, dass der Kohlenhydratgehalt im Kambium und dem angrenzenden Gewebe während der Zeit des Frühholz /Spätholzüberganges konstant ist (UGGLA et al. 2001).

Mit der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass anatomische Holzeigenschaften der Kiefer durch Umweltfaktoren wie die Temperatur und die Wasserversorgung beeinflusst werden. Diese Wirkung ist auch im mitteleuropäischen Flachland feststellbar. Vor dem Hintergrund des Klimawandels kann mit einer Zunahme der Holzdichte und einer Abnahme der Jahrringbreite gerechnet werden. Die atmosphärische CO_2 – Anreicherung wirkt bei juvenilen Bäumen nur indirekt über einen Anstieg der radialen Wachstumsrate.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit machen es möglich, die Verteilung von Zellwandmaterial zu Zellumina und somit auch von intraanuellen Dichteschwankungen innerhalb der Jahrringe vorherzusagen. Bei einer zukünftigen Forschungsarbeit sollte zunächst die Vorhersagekraft der ermittelten partiellen Koeffizienten der Klimavariablen für den Bestand getestet werden, in dem die Untersuchungen durchgeführt wurden. Dies kann geschehen, indem der radiale Verlauf quantitativer Gewebemerkmale anhand von Wetterdaten hochauflösend vorhergesagt und mit Messwerten verglichen wird. Für die Messung radialer Profile von Zelleigenschaften stellt die vorliegende Arbeit eine Methode für die Auswertung digitaler Bilder von Gewebeschnitten zur Verfügung, die die Durchführung der Messungen erheblich vereinfachen wird. Sollten sich die histometrischen Eigenschaften für den Bestand gut prognostizieren lassen, kann dies auch auf andere Bestände angewandt werden. Hierbei muss allerdings berücksichtigt werden, dass das Baumalter und die Wachstumsrate einen Einfluss auf die histometrischen Eigenschaften haben. Eine weitere Möglichkeit, die die erhobenen Daten bieten, ist ihre Nutzung für die Validierung von Modellen zur Holzbildung.

Mit der vorliegenden Arbeit wurde die berechtigte Frage aufgeworfen, ob es sich bei CO_{2} -Effekten auf die anatomische Holzstruktur von Nadelgehölzen um einen indirekten Effekt einer gesteigerten Wachstumsrate infolge der CO_2 – Erhöhung handelt. Dieser Frage sollte intensiver in Form einer Meta-Analyse nachgegangen werden. In der vorliegenden Arbeit konnten die Ergebnisse von Kollegen nur anhand deren veröffentlichter Daten beurteilt werden. Es sind aber weiterführenden Angaben notwendig, um eine bessere Vergleichbarkeit der Ergebnisse gewährleisten zu können.

Abbildungsverzeichnis

Abb. 2.1:	Freilandniederschlag und Lufttemperatur im Untersuchungsgebiet.	18
Abb. 2.2:	Auswahl der Konkurrenzbäume.	21
Abb. 2.3:	Holzquerschnitte von Pinus sylvestris.	22
Abb. 2.4:	Verlauf der klimatischen Wasserbilanz von Anfang Mai bis Ende Oktober im Jahr 2005.	27
Abb. 2.5:	Jahresgang der Messwerte der durchschnittlichen Tagestemperatur.	33
Abb. 2.6:	Differenzen der Temperatur und des Wasserdampfdruckdefizits der Luft zwischen der wärmsten und kältesten Kammer in den Tagesstunden.	33
Abb. 2.7:	Originalbild und bearbeitetes Bild mit einer Binärebene von juvenilem Kiefernholz.	37
Abb. 2.8:	Auf zellulärer Ebene gemessene und berechnete Variablen.	38
Abb. 2.9:	Datenfluss in der automatisierten Bildanalyse.	39
Abb. 2.10:	Beispiel für die Messung radialer Profile histometrischer Variablen im Jahrring.	40
Abb. 2.11:	Korrelation zwischen dem Anteil an detektierten Lumenpixel nach den verschiedenen Segmentierungsmethoden und nach der Kontrolle	44
Abb. 3.1:	Aufriss der Probefläche im 55 - jährigen Kiefernbestand und der benachbarten Fläche im Eichen – Kiefernbestand.	47
Abb. 3.2:	Durchmesserentwicklung der Kiefern im 55 – jährigen Kiefernbestand.	49
Abb. 3.3:	Höhenentwicklung der Kiefern im 55 – jährigen Kiefernbestand.	49
Abb. 3.4:	Jährlicher Zuwachsverlauf des Stammdurchmessers in Brusthöhe.	50
Abb. 3.5:	Absolute Zuwachsrate der Stammdurchmesser.	51
Abb. 3.6:	Korrelation des Zeitpunktes der maximalen Wachstumsrate des Stammdurchmessers mit dem Konkurrenzindex nach HEGYI.	52
Abb. 3.7:	Zeitlicher Verlauf des radialen Zuwachses der Probebäume gemessen an den Holzproben.	53
Abb. 3.8:	Zeitpunkt der max. Zuwachsrate.	55
Abb. 3.9:	Zeitlicher Verlauf des Zellzuwachses.	56
Abb. 3.10:	Zeitpunkt der max. Zellzuwachsrate.	57
Abb. 3.11:	Niederschlag und Temperatur während den Untersuchungsperioden.	58

Abb.	3.12:	Strahlungssumme und Wasserdampfdruckdefizit der Luft während den Untersuchungsperioden.	59
Abb.	3.13:	Vergleich von Niederschlag und täglichem radialen Zuwachs des mittleren Stammdurchmessers.	61
Abb.	3.14:	Wandigkeit ausdifferenzierter Zellen.	64
Abb.	3.15:	Radialer Zelldurchmesser fertig gestreckter und ausdifferenzierter Zellen.	65
Abb.	3.16:	Holzbildung in der zweiten Junihälfte.	66
Abb.	3.17:	Zusammenhang zwischen Stammdurchmesser und Zelldurchmesser	67
Abb.	3.18:	Wanddicke ausdifferenzierter Zellen.	71
Abb.	3.19:	Oberirdische Trockenmassen in den Versuchsstufen nach dem dritten Versuchsjahr.	76
Abb.	3.20:	Jahrringbreite und Spätholzanteil in Abhängigkeit von den Temperaturstufen.	77
Abb.	3.21:	Radiale Profile der Zellfläche im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen.	79
Abb.	3.22:	Radiale Profile der Lumenfläche im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen.	80
Abb.	3.23:	Radiale Profile des Zelldurchmessers im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen.	81
Abb.	3.24:	Radiale Profile des radialen Lumendurchmessers im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen.	82
Abb.	3.25:	Radiale Profile der Dicke der tangentialen Zellwände im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen.	83
Abb.	3.26:	Radiale Profile der Wandigkeit im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen.	84
Abb.	3.27:	Radiale Profile des Zellwandflächenanteils im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen.	85
Abb.	3.28:	Radiale Profile der theoretischen hydraulischen Leitfähigkeit im dritten Versuchsjahr in den einzelnen Versuchsstufen.	86
Abb.	3.29:	Lumenfläche und Zellfläche in Abhängigkeit von den Temperaturstufen.	87
Abb.	3.30:	Zelldurchmesser und Zellwanddicke in Abhängigkeit von den Temperaturstufen.	88
Abb.	3.31:	Zellwandflächenanteil und Wandigkeit in Abhängigkeit von den Temperaturstufen.	92
Abb.	3.32:	Holzstrahl- und Harzkanaldichte in Abhängigkeit von den Temperaturstufen.	93

Tabellenverzeichnis

Tab. 2.1:	Übersicht über zur Verfügung stehende klimatologische und bodenkundliche Daten.	19
Tab. 2.2:	Physikalische und chemische Eigenschaften der im Versuch verwendeten Erde.	30
Tab. 2.3:	Monatliche Tag- und Nachtrichtwerte für die Temperatureinstellungen in den Phytotronkammern.	31
Tab. 2.4:	Ergebnisse der Fehlerbetrachtung der verschiedenen Segmentierungsmethoden.	43
Tab. 3.1:	Vergleich der Bestandsdaten von 1986 und 2001 im 55 – jährigen Kiefernbestand und im Eichen-Kiefern-Altbestand.	48
Tab. 3.2:	Parameter für die nichtlineare Regression vom Durchmesserzuwachs in Brusthöhe als Regressanden gegen die Zeit als Regressor in den drei verschiedenen Probejahren.	52
Tab. 3.3:	Parameter für die Regression mit dem radialen Zuwachs als Regressanden gegen die Zeit als Regressor in den drei verschiedenen Probejahren.	54
Tab. 3.4:	Parameter für die Regression mit der radialen Anzahl an Tracheiden als Regressanden gegen die Zeit als Regressor in den drei verschiedenen Probejahren.	57
Tab. 3.5:	Witterung in den Probeintervallen während der drei untersuchten Vegetationsperioden.	59
Tab. 3.6:	Korrelationskoeffizienten zwischen den standardisierten Klimavariablen sowie der Varianzinflationierungsfaktor der partiellen Regression.	60
Tab. 3.7:	Partielle Regressionskoeffizienten zwischen standardisierten Klimavariablen und der Zuwachsrate des DBH sowie Gesamt – Bestimmtheitsmaß der Regression.	62
Tab. 3.8:	Partielle Regressionskoeffizienten zwischen standardisierten Klimavariablen und den Zuwachsraten an radialem Zuwachs und der radialen Anzahl an Zellen sowie Gesamt – Bestimmtheitsmaß der Regression.	63
Tab. 3.9:	Mittelwerte und Standardfehler der histometrischen Messgrößen	67
Tab. 3.10:	Partielle Regressionskoeffizienten zwischen standardisierten Klimavariablen und den histometrischen Messgrößen sowie Bestimmtheitsmaß der Regression.	69
Tab. 3.11:	Partielle Regressionskoeffizienten zwischen standardisierten Klimavariablen und den histometrischen Messgrößen der Spätholzzellen sowie Bestimmtheitsmaß der Regression.	72
Tab. 3.12:	Effekte von Temperatur, CO_2 und Ausgangsdurchmesser auf die Biomasse sowie Vergleich zwischen Behandlungsstufen und Feldkontrolle.	75

94

- Tab. 3.13: Effekte von Temperatur, CO₂, Zeit und Ausgangsdurchmesser auf Holzeigenschaften sowie Vergleich zwischen Behandlungsstufen und Feldkontrolle.
- Tab. 4.1: Vergleich des CO₂ Effekts auf die Jahrringbreite mit dem CO₂ Effekt auf 111 die histometrischen Eigenschaften bei verschiedenen CO₂ Experimenten mit juvenilen Bäumen aus der Gattung *Pinus*.

Verzeichnis der im Text verwendeten Abkürzungen

-	Verhältnis Blattmasse zur Gesamrbiomasse
-	Wasserdampfdruckdefizit der Luft
-	Klimatische Wasserbilanz
-	theoretische Leitfähigkeit
-	relative Wachstumsrate

Literaturverzeichnis

ALLEN GR, PEREIRA LS, RAES D, SMITH M. 1998. Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements - FAO Irrigation and drainage paper 56. FAO - Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome.

ALONI R. 1995. The induction of vascular tissues by auxin and cytokinin. In DAVIS PJ. (Hrsg). Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology. Kluwer Academic Publ., Dordrecht: 531-546.

ANDERS S, BECK W, BOLTE A, HOFMANN G, JENSSEN M, KRAKAU U, MÜLLER J. 2002. Ökologie und Vegetation der Wälder Nordostdeutschlands. Verlag Dr. Kessler, Oberwinter.

ANTONOVA G, CHERKASSIN VP, STASOVA VV, VARKASINA TN. 1995. Daily dynamics in xylem cell radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Trees 10: 24-30.

ANTONOVA GF, STASOVA VV. 1993. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. Trees 7: 214–219.

ANTONOVA GF, STASOVA VV. 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. Trees 11: 462–468.

ATWELL BJ, HENERY ML, WHITEHEAD D. 2003. Sapwood development in *Pinus radiata* trees grown for three years at ambient and elevated carbon dioxide partial pressures. Tree Physiology 23: 13-2.

BANNAN MW. 1962. The vascular cambium and tree ring development. In: KOSZLOWKI TT. (Hrsg). Tree Growth. Ronald Press, New York: 3-21.

BERGH J, LINDER S. 1999. Effects of soil warming during spring on photosynthetic recovery in boreal Norway spruce stands. Global Change Biology 5: 245-253.

BORNKAMM R, CORNELIUS R, FAENSEN-THIEBES A. 1987. Photosyntheseleistung, Wasserhaushalt, Biomassenproduktion und Pflanzeninhaltsstoffe. In: UMWELTBUNDESAMT (Hrsg). Ballungsraumnahe Waldökosysteme, 2. Halbjahresbericht. Eigenverlag, Berlin: 29-130. BOURIAUD O, LEBAN JM, BERT D, DELEUZE C. 2005. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. Tree Physiology 25: 651-660.

BRIFFA KR, BARTHOLIN TS, ECKSTEIN D, JONES PD, KARLEN W, SCHWEINGRUBER FH, ZETTERBERG P. 1990. A 1.400-year tree-ring record of summer temperatures in Fennoscandia. Nature 346: 434-439.

BRIFFA KR, SCHWEINGRUBER FH, JONES PD, OSBORN TJ, SHIYATOV SG, VAGANOV EA. 1998. Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. Nature 391: 678-682.

BRIX H. 1972. Nitrogen fertilization and water effects on photosynthesis and earlywoodlatewood production in Douglas-fir. Canadian Journal of Forest Research 2: 467–478.

BRUHN D, LEVERENZ JW, SAXE H. 2000. Effects of tree size and temperature on relative growth rate and its components of *Fagus sylvatica* seedlings exposed to two partial pressures of atmospheric [CO₂]. New Phytologist 146: 415-425.

BUNTGEN U, FRANK DC, KACZKA RJ, VERSTEGE A, ZWIJACZ-KOZICA T, ESPER J. 2007. Growth responses to climate in a multi-species tree-ring network in the Western Carpathian Tatra Mountains, Poland and Slovakia. Tree Physiology 27: 689-702.

CALLAWAY RM, DE LUCIA EH, THOMAS EM. 1994. Compensatory responses of CO_2 exchange and biomass allocation and their effects on the relative growth rate of ponderosa pine in different CO_2 and temperature regimes. Oecologia 98: 159-166.

CEULEMANS R, JACH ME, VAN DE VELDE R, LIN JX, STEVENS M. 2002. Elevated atmospheric CO₂ alters wood production, wood quality and wood strength of Scots pine (*Pinus sylvestris* L). Global Change Biology 8: 153-162.

CHERUBINI P, GARTNER BL, TOGNETTI R, BRAKER OU, SCHOCH W, INNES JL. 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. Biological Reviews 78: 119-148.

CONROY JP, MILHAM PJ, MAZUR M, BARLOW EWR. 1990. Growth, dry weight partitioning and wood properties of *Pinus radiata* D. DON after 2 years of CO₂ enrichment. Plant, Cell and Environment 13: 329-337.

CRAMER W, BONDEAU A, WOODWARD FI, PRENTICE IC, BETTS RA, BROVKIN V, COX PM, FISHER V, FOLEY JA, FRIEND AD, KUCHARIK C, LOMAS MR, RAMANKUTTY N, SITCH S, SMITH B, WHITE A, YOUNG-MOLLING C. 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. Global Change Biology 7: 357-373.

CREGG BM, DOUGHERTY PM, HENNESSEY TC. 1988. Growth and wood quality of young loblolly pine trees in relation to stand density and climatic factors. Canadian Journal of Forest Research 18: 851–858.

DECOUX V, VARCIN E, LEBAN JM. 2004. Relationships between the intra-ring wood density assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. Consequences for the cell wall apparent density determination. Annals of Forest Science 61: 251-262.

DEGENHARDT, A. 2001. Algorithmen und Programme zur waldwachstumskundlichen Auswertung von Versuchs- und Probeflächen. Landesforstanstalt Eberswalde, Eberswalde. unveröffentlichter Bericht.

DELUCIA EH, CALLAWAY RM, SCHLESINGER WH. 1994. Offsetting changes in biomass allocation and photosynthesis in ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) in response to climate change. Tree Physiology 14: 669-677.

DELUCIA EH, MOORE DJ, NORBY RJ. 2005. Contrasting responses of forest ecosystems to rising atmospheric CO₂: Implications for the global C cycle. Global Biogeochemical Cycles 19: GB3006, DOI: 10.1029/ 2004GB002346.

DENNE MP. 1971. Temperature and tracheid development in *Pinus sylvestris* seedlings. Journal of Experimental Botany 22: 362–370.

DENNE MP. 1974. Effects of light intensity on tracheid dimensions in *Picea sitchensis*. Annals of Botany 38: 337-45.

DENNE MP. 1976. Effects of environmental change on wood production and wood structure in *Picea sitchensis* seedlings. Annals of Botany 40: 1017–1028.

DESLAURIERS A, MORIN H, URBINATI C, CARRER M. 2003. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). Trees 17: 477–484.

DESLAURIERS A, MORIN H. 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. Trees 19: 402–408.

DONALDSON LA, HOLLINGER D, MIDDLETON TM, SOUTER ED. 1987. Effect of CO₂ enrichment on wood structure in *Pinus radiata* D. DON. IAWA Bulletin 8: 285-295.

ECKSTEIN D. 2004. Change in the past environments – secrets of the tree hydrosystems. New Phytologist 163: 1-4.

EVANS R. 1994. Rapid measurement of the transverse dimensions of tracheids in radial wood sections from *Pinus radiata*. Holzforschung 48: 168-172.

FAENSEN-THIEBES A, SCHENK B, MARKAN K, CORNELIUS R, 1996. Mineral- und Biomassen in zwei Kiefern-Eichenbeständen und ihre zukünftige Entwicklung. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 17: 105-114.

FORD ED, ROBARDS AW, PINEY MD. 1978. Influence of environmental factors on cell production and differentiation in the earlywood of *Picea sitchensis*. Annals of Botany 42: 683–692.

FICKEL N. 2000. Multiple Regression und Korrelation. In: VOß W. (Hrsg). Taschenbuch der Statistik. Fachbuchverlag, Leipzig: 511 – 530.

FORSTER T, SCHWEINGRUBER FH, DENNELER B. 2000. Increment puncher: a tool for extracting small cores of wood and bark from living trees. IAWA Journal 21: 169–180.

FRITTS HC. 1976. Tree rings and climate. Academic press, London.

GERSTENGRABE FW, BADECK FW, HATTERMANN F, KRYSANOVA V, LAHMER W, LASCH P, STOCK M, SUCKOW F, WECHSUNG F, WERNER PC. 2003. Studie zur klimatischen Entwicklung im Land Brandenburg bis 2055 und deren Auswirkungen auf den Wasserhaushalt, die Forstund Landwirtschaft sowie die Ableitung erster Perspektiven. PIK-Report 83. PIK, Potsdam. GRICAR J, CUFAR K, OVEN P, SCHMITT U. 2005. Differentiation of terminal latewood tracheids in Silver fir trees during autumn. Annals of Botany 95: 959–965.

GRICAR J, ZUPANCIC M, CUFAR K, OVEN P. 2007a. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce. Wood Science and Technology 41: 463-475.

GRICAR J, ZUPANCIC M, CUFAR K, OVEN P. 2007b. Wood formation in Norway spruce (*Picea abies*) studied by pinning and intact tissue sampling method. Wood Research 52: 1-9.

GRUDD H, BRIFFA KR, KARLEN W, BARTHOLIN TS, JONES PD, KROMER B. 2002. A 7400-year tree-ring chronology in northern Swedish Lapland: natural climatic variability expressed on annual to millennial timescales. Holocene 12: 657-665.

HEGYI F. 1974. A simulation model for managing jack-pine stands. In: FRIES J. (Hrsg). Growth models for tree and stand simulation. Royal College of Forestry, Stockholm: 74–90.

HEINITZ M, KALLWEIT R, FUNK C, BECK W, MERTEN O, KÜHNE M. 2004. WALDZUSTANDSBERICHT 2004 der Länder Brandenburg und Berlin. LFE, Eberswalde.

HOCH G, KÖRNER C. 2003. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison. Oecologia 135: 10-21.

HORACEK P, SLEZINGEROVA J, GANDELOVA L. 1999. Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.). In: WIMMER R, VETTER R. (Hrsg). Tree-ring analysis: biology, methodological and environmental aspects. CAB International, Wallingford: 33–53.

HUBBARD RM, BOND BJ, RYAN MG. 1999. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. Tree Physiology 19:165-172.

IPCC. 2001. Climate Change: The scientific basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the International Panel on Climate Change. ((Hrsg) Houghton J.T et al.). Cambridge Univ. Press, Cambridge.

IPCC. 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. ((Hrsg) Solomon S, Qin D, Manning M et al.). Cambridge University Press, Cambridge.

JARVIS PG, LINDER S. 2000. Constraints to growth of boreal forests. Nature 405: 904-905.

JASIENSKI M, THOMAS SC, BAZZAZ FA . 1998. Blaming the trees: a critique of research on forest responses to high CO₂. Trends in Ecology and Evolution 13: 427-427.

KILPELÄINEN A, PELTOLA H, RYYPPO A, SAUVALA K, LAITINEN K, KELLOMÄKI S. 2003. Wood properties of Scots pines (*Pinus sylvestris*) grown at elevated temperature and carbon dioxide concentration. Tree Physiology 23: 889-897.

KILPELAINEN A, PELTOLA H, RYYPPO A, KELLOMAKI S. 2005. Scots pine responses to elevated temperature and carbon dioxide concentration: growth and wood properties. Tree Physiology 25: 75-83.

KILPELÄINEN A, ZUBIZARRETA GERENDIAIN A, LUOSTARINEN K, PELTOLA H, KELLOMÄKI S. 2007 Elevated temperature and CO₂ concentration effects on xylem anatomy of Scots pine. Tree Physiology 27: 1329–1338.

KINDEL KH. 1995. Kiefern in Europa. Fischer Verlag, Stuttgart.

KONTUNEN-SOPPELA S, LANKILA J, LÄHDESMÄKI P, LAINE K. 2002. Response of protein and carbohydrate metabolism of Scots pine seedlings to low temperature. Journal of Plant Physiology 159: 175–180.

KÖRNER C, ASSHOFF R, BIGNUCOLO O, HATTENSCHWILER S, KEEL SG, PELAEZ-RIEDL S, PEPIN S, SIEGWOLF RTW, ZOTZ G. 2005. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. Science 309: 1360-1362.

KIRDYANOV, AV; VAGANOV, EA; HUGHES, MK. 2007 Separating the climatic signal from treering width and maximum latewood density records. Trees 21: 37-44.

LARSON PR. 1960. A physiological consideration of the springwood summerwood transition in red pine. Forest Science 6: 110–122.

LARSON PR. 1962. The indirect effect of photoperiod on tracheid diameter in *Pinus resinosa*. American Journal of Botany. 49: 132–137.

LARSON PR. 1994. The vascular cambium. Development and structure. Springer-Verlag, Berlin.

LASCH P, LINDNER M, ERHARD M, SUCKOW F, WENZEL A. 2002a. Regional impact assessment on forest structure and functions under climate change - the Brandenburg case study. Forest Ecology and Management 162: 73-86.

LASCH P, BADECK FW, LINDNER M, SUCKOW F. 2002b. Sensitivity of simulated forest growth to changes in climate and atmospheric CO₂. Forstwissenschaftliches Centralblatt 121: 155-171. Suppl.1.

LEE J, ROSEN D. 1985. On the use of automated microscopy in wood research. Holzforschung 39: 1-6.

LEUZINGER S, KÖRNER C. 2007. Water savings in mature deciduous forest trees under elevated CO₂. Global Change Biology 13: 2498-2508.

LIST RJ. 1984. Smithsonian meteorological tables. 5. Nachdruck der 6. Auflage. Smithsonian Institution, Washington DC.

LÖSCH R. 2001. Wasserhaushalt der Pflanzen. Quelle und Mayer Verlag, Wiebelsheim.

MÄKINEN H, NÖJD P, SARANPÄÄ P. 2003. Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. Tree Physiology 23: 959–968.

MEDHURST J, PARSBY J, LINDER S, WALLIN G, CESCHIA E, SLANEY M. 2006. A whole-tree chamber system for examining tree-level physiological responses of field-grown trees to environmental variation and climate change. Plant, Cell and Environment 29:1853-1869.

MEDLYN BE, BARTON CVM, BROADMEADOW MSJ, CEULEMANS R, DE ANGELIS P, FORSTREUTER M, FREEMAN M, JACKSON SB, KELLOMÄKI S, LAITAT E, REY A, ROBERNTZ P, SIGURDSSON B, STRASSEMEYER J, WANG K, CURTIS PS, JARVIS PG. 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis of experimental data. New Phytologist 149: 247-264. MÖELL MK, DONALDSON LA. 2001. Comparison of segmentation methods for digital image analysis of confocal microscope images to measure tracheid cell dimensions. IAWA Journal 22: 267-288.

MORK E. 1928. Der Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schiefund Papierholz. Papierfabrikant 26: 741-777.

MORISON JIL, LAWLOR DW. 1999. Interactions between increasing CO₂ concentration and plant growth. Plant, Cell and Environment 22: 659-682.

NAGEL LM, VUCETICH JA, REED DD, MROZ GD, PÄRN H. 2003. Woody biomass and annual production across a latitudinal gradient in northern Scots pine (*Pinus sylvestris*) forests. Polish Journal of Ecology 51: 471-479.

NORBY RJ, WULLSCHLEGER D, GUNDERSON CA, JOHNSON DW, CEULEMANS R. 1999. Tree responses to rising CO_2 in field experiments: implications for the future forest. Plant, Cell and Environment 22: 683-714.

OBERHUBER W, STUMMBÖCK M, KOFLER W. 1998. Climate-tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. Trees 13: 19-27.

OLSZYK D, APPLE M, GARTNER B, SPICER R, WISE C, BUCKNER E, BENSON-SCOTT A, TINGEY D. 2005. Xeromorphy increases in shoots of *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco seedlings with exposure to elevated temperature but not elevated CO₂. Trees 19: 522-563.

OVERDIECK D, KELLOMÄKI S, WANG KY. 1998. Do effects of temperature and CO₂ interact? In JARVIS PG. (Hrsg). European forests and global change, the likely impacts of rising CO₂ and temperature. Cambridge University Press, Cambridge: 236-273.

OVERDIECK D, ZICHE D, BÖTTCHER-JUNGCLAUS K. 2007. Temperature responses of growth and wood anatomy in European beech saplings grown in different carbon dioxide concentration. Tree Physiology 27: 261-268.

PANDA DP, ROSENFELDT A. 1978. Image segmentation by pixel classification in (gray level, edge value) space. IEEE transactions on computers 27: 875-879.

PARK WK, TELEWSKI FW. 1993. Measuring maximum latewood density by image analysis at the cellular level. Wood and Fibre Science 25: 326-332.

PÄRN H. 2003. The rate of changes in the radial growth of pine trees along the latitudinal transect between 50-70 degrees N. Polish Journal of Ecology 51: 557-559.

PELTOLA H, KILPELÄINEN A, KELLOMÄKI S. 2002. Diameter growth of Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees grown at elevated temperature and carbon dioxide concentration under boreal conditions. Tree Physiology 22: 963-972.

PITTERMANN J, SPERRY J. 2003. Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing induced embolism in conifers. Tree Physiology 23: 907–914.

RANEFALL PK, WESTER K, BENGTSSON E. 1998. Automatic quantification of immunohistochemically stained cell nuclei using unsupervised image analysis. Analytical Cellular Pathology 16: 29-43.

RENNINGER HJ, GARTNER BL, GROTTA AT. 2006. No correlation between latewood formation and leader growth in Douglas-fir saplings. IAWA Journal 27: 183–191.

RIEK W, WESSOLEK G, VON LÜHRTE A. 1995. Wasserhaushalt und Dickenwachstum von Kiefern (*Pinus sylvestris*) im Raum Berlin. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 166: 138-144.

RIGLING A, WALDNER PO, FORSTER T, BRÄKER OU, POUTTU A. 2001. Ecological interpretation of tree-ring width and intraannual density fluctuations in *Pinus sylvestris* on dry sites in the central Alps and Sibiria. Canadian Journal of Forest Research 31: 18-31.

RIGLING A, BRUHLHART H, BRÄKER OU, FORSTER T, SCHWEINGRUBER FH. 2003. Effects of irrigation on diameter growth and vertical resin duct production in *Pinus sylvestris* L. on dry sites in the central Alps, Switzerland. Forest Ecology and Managment 175: 285-296.

RODERICK ML, BERRY S. 2001. Linking wood density with tree growth and environment: a theoretical analysis based on the motion of water. New Phytologist 149: 473–485.

ROSSI S, DESLAURIERS A, MORIN H. 2003. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. Dendrochronologia 21: 33–39.

ROSSI S, DESLAURIERS A, ANFODILLO T, MORIN H, SARACINO A, MOTTA R, BORGHETTI M. 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. New Phytologist 170: 301–310.

SA& U, ECKSTEIN D. 1994. Preparation of large thin sections and surfaces of wood for automatic image analysis. Holzforschung 48: 117-118.

SAVIDGE RA. 1996. Xylogenesis, genetic and environmental regulation, a review. IAWA Journal 17: 269–310.

SAXE H, ELLSWORTH DS, HEATH J. 1998. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. New Phytologist. 139: 395-436.

SCHMITT U, JALKANEN R, ECKSTEIN D. 2004. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland. Silva Fennica 38: 167–178.

SCHNELL GR, SELL J. 1989. Bildanalytische Messungen des Zellwandanteils bzw. der Dichte von Holz – Präparationsmethode, Messtechnik. Holz als Roh- und Werkstoff 47: 351-354.

SCHOBER R. 1951. Zum jahreszeitlichen Ablauf des sekundären Dickenwachstums. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung. 122: 81-96.

SKENE DS. 1969. The period of time taken by cambial derivates to grow and differentiate into tracheids in *Pinus radiata*. Annales of Botany 33: 253-262.

SPIECKER H, SCHINKER MG, HANSEN J, PARK YI, EBDING T, DÖLL W. 2000. Cell structure in tree rings: novel methods for preparation and image analysis of large cross sections. IAWA Journal 21: 361-373.

SOILLE P. 1998. Morphologische Bildverarbeitung: Grundlagen, Methoden, Anwendungen. Springer-Verlag, Berlin.

STEPHAN G. 1967. Untersuchungen über die Anzahl der Harzkanäle in Kiefern (*Pinus sylvestris* L.). Archiv Forstwesen 16: 461-470.

STOTT PA, STONE DA, ALLEN MR. 2004. Human contribution to the European heatwave of 2003. Nature 432: 610 – 614.

TANJA S, BERNINGER F, VESALA T, MARKANEN T, HARI P, MÄKELÄ A, ILVESNIEMI H, HÄNNINEN H, NIKINMAA E, HUTTULA T, LAURILA T, AURELA M, GRELLE A, LINDROTH A, ARNETH A, SHIBISTOVA O, LLOYD J. 2003. Air temperature triggers the recovery of evergreen boreal forest photosynthesis in spring. Global Change Biology 9: 1410-1426.

TELEWSKI FW, STRAIN BR. 1987. Densitometric and ring width analysis of 3-year-old *Pinus taeda* L. & *Liquidambar styraciflua* L. grown under three levels of CO₂ and two water regimes. In JACOBY GC, HORNBECK JW. (Hrsg). Proceedings of the International Symposium on Ecological Aspects of Tree Ring Analysis. Nat Tech Inf Ser, Springfield: 726-732

TELEWSKI FW, SWANSON RT, STRAIN BR, BURNS JM. 1999. Wood properties and ring width responses to long-term atmospheric CO₂ enrichment in field-grown loblolly pine (*Pinus taeda* L.). Plant, Cell and Environment 22: 213-219.

THOMAS DS, MONTAGU KD, CONROY JP. 2004. Changes in wood density of *Eucalyptus camaldulensis* due to temperature – the physiological link between water viscosity and wood anatomy. Forest Ecology and Management 193: 157-165.

TISSUE DT, THOMAS RB, STRAIN BR. 1997. Atmospheric CO₂ enrichment increases plant growth and photosynthesis in *Pinus taeda*: a 4 year experiment in the field. Plant, Cell and Environment 20: 1123-1134.

TYREE MT. 2003. Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. Trees 17: 95-100.

UGGLA C, MAGEL E, MORITZ T, SUNDBERG B. 2001. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood / latewood transition in Scots pine. Plant Physiology 125: 2029-2039.

VAGANOV EA, HUGHES MK, KIRDYANOV AV, SCHWEINGRUBER FH, SILKIN PP. 1999. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. Nature 400: 149–151.

VERHEYDEN A,. DE RIDDER F, SCHMITZ N, BEECKMAN H, KOEDAM N. 2005. High-resolution time series of vessel density in Kenyan Mangrove trees reveal a link with climate. New Phytologist. 167: 425-435.

VON DER KALL T. 1978. Der Jahrringaufbau der Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und seine jährlichen Variationen. Mitt. Forstl. Versuchs- u. Forschungsanstalt Baden-Württemberg 89. FVA-BW, Freiburg.

VON LÜHRTE A. 1991. Dendroökologische Untersuchungen an Kiefern und Eichen in den stadtnahen Berliner Forsten. Landschaftsentwicklung und Umweltforschung – Schriftenreihe des Fachbereichs Landschaftsentwicklung an der TU Berlin, Berlin.

WAGENFÜHR R. 1996. Holzatlas. 4. Aufl. Fachbuchverlag, Leipzig.

WHITMORE FW, ZAHNER R. 1966. Development of the xylem ring in stems of young red pine trees. Forest Science 12: 198-210.

WILSON BF, WODZICKI TJ, ZAHNER R. 1966. Differentiation of cambial derivatives: Proposed terminology. Forest Science 12: 438-440.

WIMMER R, GRABNER M, STRUMIA G, SHEPPARD PR. 1999. Significance of vertical resin ducts in tree rings of spruce. In: WIMMER R, VETTER RE (Hrsg). Tree-ring analysis. Biological, methodological and environmental aspects. CABI Publishing, Oxon: 33-54.

WODZICKI TJ. 1971. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L. Journal of Experimental Botany 22: 670-687.

YAZAKI K, FUNADA R, MORI S, MARUYAMA Y, ABAIMOV AP, KAYAMA M, KOIKE T. 2001. Growth and annual ring structure of *Larix sibirica* grown at different carbon dioxide concentrations and nutrient supply rates. Tree Physiology 21: 1223-1229.

ZAMSKI E. 1972: Temperature and photoperiodic effects on xylem and vertical resin duct formation in *Pinus halepensis* Mill. Israel Journal of Botany 21: 99-107.

ZOBEL BJ, VAN BUIJTENEN JP. 1989. Wood variation. Its causes and control. Springer-Verlag, Berlin.

Berlin, den 18.03.2008

Erklärung nach §5 Abs.1 Nr.5 der Promotionsordnung zum Doktor der Naturwissenschaften

Hiermit erkläre ich eidesstattlich, dass ich die Dissertation selbstständig verfasst und nur die in der Dissertation aufgeführten Hilfsmittel und Quellen genutzt habe

Daniel Ziche

Daniel Ziche