

**Berichte**  
des  
**Deutschen Wetterdienstes**

Nr. 172

**Der Jahresring der Kiefer als  
klimatologische Datenquelle**

von  
H. Merkel

(mit 24 Abbildungen und 4 Tabellen im Text)

Offenbach am Main 1987  
Im Selbstverlag des Deutschen Wetterdienstes

ISSN 0072-4130  
ISBN 3-88148-230-X

---

Herausgeber und Verlag:  
Deutscher Wetterdienst, Zentralamt, Frankfurter Straße 135, D-6050 Offenbach a. M.

Mit der Annahme des Manuskripts und seiner Veröffentlichung durch den Deutschen Wetterdienst geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechtes der photomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Deutschen Wetterdienst über; für den Inhalt ist der Autor verantwortlich.

---

Anschrift des Autors:  
Dipl.-Forstwirt Dr. Hubert Merkel  
Meteorol. Institut d. Universität Freiburg i. Br.  
Werderring 10  
D-7800 Freiburg

---

Abbildung 2 auf S. 16 ist aus Grosser, D.: Die Hölzer Mitteleuropas.  
Berlin, Heidelberg: Springer 1977, S. 13 entnommen. Eine Nachdruckgenehmigung lag vor.

# I N H A L T

Vorwort .....		4
Zusammenfassung .....		5
Abstract .....		5
1	EINLEITUNG .....	6
2	ZIELSETZUNG .....	7
3	DIE BEDEUTUNG DER JAHRINGFORSCHUNG FÜR DIE KLIMATOLOGIE .....	7
3.1	Historische Klimaforschung und deren Methoden .....	7
3.2	Dendroklimatologie als Methode der historischen Klimaforschung .....	9
3.2.1	Ursprung der Dendroklimatologie .....	9
3.2.2	Kurzer geschichtlicher Abriss .....	9
3.2.3	Gegenwärtiger Stand und Methoden .....	10
3.3	Kritik und Probleme der Dendroklimatologie .....	11
3.3.1	Statistische, physikalische und biologische Signifikanz .....	11
3.3.2	Mikroklimatische Kopplung und physiologische Prozesse .....	12
3.3.3	Die Kopplung von mikro-, meso- und makroklimatischen Phänomenen .....	13
3.3.4	Standortauswahl und räumlicher Geltungsbereich .....	13
4	DIE BETRACHTUNGSWEISE DES 'KLIMA-WACHSTUM-SYSTEMS' .....	13
4.1	Die Notwendigkeit der Betrachtungsweise .....	13
4.2	Ein einfaches Klima-Wachstum-Modell .....	14
4.3	Die Entstehung und Struktur der Nadelholzjahrringe .....	15
4.4	Das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren .....	16
5	DIE STRUKTUR DER JAHRESRINGE .....	17
	(Material und Methode I)	
5.1	Probeentnahme und Untersuchungsmaterial .....	17
5.1.1	Auswahl und Entnahme der Probebäume .....	17
5.1.2	Herstellung der Präparate .....	18
5.1.3	Die Proben der Kernuntersuchung .....	18
5.2	Die röntgendensitometrische Analyse .....	19
5.3	Die mikroskopische Analyse .....	21
5.4	Der Vergleich der Analyseergebnisse .....	24
5.4.1	Korrelation der Einzelproben .....	24
5.4.2	Korrelation der Mittelkurven .....	24
5.5	Die Auswertung der globalen Jahrringparameter .....	25
5.5.1	Interkorrelation jahrringbeschreibender Parameter .....	25
5.5.2	Varianzanalytische Auswertung jahrringbeschreibender Parameter .....	26
6	DIE DENDROKLIMATOLOGISCHE INTERPRETATION DER JAHRINGSTRUKTUR .....	28
	(Material und Methode II)	
6.1	Das Verbreitungsgebiet der Gemeinen Kiefer .....	28
6.2	Der Standort .....	28
6.2.1	Geographische Lage .....	28
6.2.2	Das Klima .....	29
6.2.3	Boden und standörtliche Besonderheiten .....	29
6.3	Die Klimadaten .....	30
6.3.1	Meßwertgeber und Datenaufbereitung .....	30
6.3.2	Das Schließen der Datenlücken .....	32
6.4	Der augenscheinliche Vergleich .....	33
6.5	Das Problem des zeitlichen Verlaufs des sekundären Dickenwachstums ...	33
6.6	Einfache lineare und nicht-lineare Regression .....	36
6.6.1	Das radiale Zellumen .....	36
6.6.2	Die Doppelzellwandstärken .....	39
6.7	Physiologische Erklärung und Diskussion .....	40
7	DISKUSSION UND AUSBLICK .....	42
Danksagung .....		44
Literatur .....		45

## Vorwort

Seit 1974 führt das Meteorologische Institut der Universität Freiburg kontinuierlich Messungen zum Strahlungs-, Wärme- und Wasserhaushalt eines Kiefernwaldes im Trockengebiet der südlichen Oberrheinebene durch. Diese langjährigen Erhebungen bilden die Basis für die Behandlung der Dynamik des Boden-Pflanze-Atmosphäre-Systems. Die vorliegende Studie setzt die Reihe der monographischen Darstellungen über das Ökosystem "Hartheimer Kiefernwald" fort (vergl. u.a. SCHOTT, Berichte des Deutschen Wetterdienstes, Nr. 153, 1980), indem die Langzeitmessungen für eine dendroklimatologische Fragestellung ausgewertet werden.

A. Kessler

## ZUSAMMENFASSUNG

Dendroklimatologie befaßt sich mit den Zusammenhängen zwischen Jahrringmerkmalen und Klimaparametern zum Zwecke der Rekonstruktion vergangener Klimate. Derartige Rekonstruktionen basieren weitestgehend auf stochastischen Beziehungen. Diese Modelle bedürfen der Prüfung und Ergänzung durch Kausalitäts- und Plausibilitätsüberlegungen.

Im Umkreis der Meßstation des Meteorologischen Instituts der Universität Freiburg wurde die Jahrringstruktur von absolut vorherrschenden Bäumen für die Jahre 1974 bis 1981 untersucht. Die untersuchten Jahresringe weisen allesamt Unregelmäßigkeiten in ihrer Struktur auf, die sich im mikroskopischen Bild leicht nachweisen lassen. Die Unterschiede in der Struktur der einzelnen Jahresringe, insbesondere die intraannuellen Schwankungen, lassen sich klimatologisch interpretieren.

Ein augenscheinlicher Vergleich der Jahrringstrukturkurven mit den Jahresgängen der Klimaparameter Bodenfeuchte, Temperatur und Globalstrahlung läßt deutliche Gleichläufigkeiten zwischen der Entwicklung des radialen Zelldurchmessers innerhalb eines Jahrrings und dem Gang der Bodenfeuchte während der Vegetationsperiode zu Tage treten. Im Mittel der bearbeiteten Jahre ergibt sich bei einer Regressionsrechnung eine straffe, nicht-lineare Beziehung zwischen diesen beiden Größen. Unter den gegebenen Umständen zeigen sich die Zelldimensionen jedoch unbeeinflußt von Temperatur und Strahlung.

Es konnte nur ein Einfluß des absoluten Minimumfaktors auf die Jahrringstruktur nachgewiesen werden. Ähnliche Untersuchungen auf verschiedenen Standorten sind notwendig, um ein vollständiges Bild der allgemeinen Reaktionsweise einer Baumart zu entwerfen.

## ABSTRACT

Dendroclimatology deals with the relationships between tree ring parameters and climatic elements in order to reconstruct past climates. Those reconstructions are based mostly on stochastic relations. It is necessary to check and complete those models by reflections on causality and plausability.

In the area around the climatic research station of the Department of Meteorology, University of Freiburg i.Br., the tree ring structure of young SCOTS PINES was examined for the period from 1974 to 1981. All tree rings show typical irregularities easily to be demonstrated by microscopic analysis. The structural differences of tree rings compared over several years, especially the intraannual variations, allow for a climatological interpretation.

An ordinary comparison between the curves of tree ring structure and the annual development of climatic elements, i.e. soil moisture, temperature and radiation, shows an obvious parallel between the development of the radial cell diameter within a tree ring and that of soil moisture during the vegetation period. A regression analysis demonstrates a strong non-linear relation between those two variables for the average of the years examined. Similar analyses show that temperature and radiation are irrelevant for the development of cell dimensions under the given circumstances.

Only the influence of the absolute limiting factor on tree rings could be demonstrated. It is to be suggested that similar ecophysiological research should be carried out in order to get a more complete idea of the general responses of various species on different kinds of sites.

## 1 EINLEITUNG

Nicht nur im Zusammenhang der Abschätzung möglicher anthropogener Klimaänderungen gewinnt die historische Klimaforschung im System der allgemeinen Klimatologie zunehmend an Bedeutung. Auch das Bestreben, längerfristige atmosphärische Phänomene durch Modelle anzunähern und darzustellen, verlangt unter anderem nach präziseren Informationen über die Variationen und die Variabilität des Klimas.

Für die Zeit vor dem - in diesem Rahmen vergleichsweise kurzen - Zeitraum der Instrumentenbeobachtung ist man dazu auf die Interpretation von Klimazeugen angewiesen.

Innerhalb dieses Gebietes hat sich - neben anderen - der Wissenszweig der Dendroklimatologie herausgebildet. Dessen Forschungsgegenstand sind die Zusammenhänge zwischen Klimaelementen einerseits und der Ausbildung der Jahresringe von Bäumen andererseits. Das Ziel ist, aufgrund von Jahrringreihen den zeitlichen Verlauf einzelner Klimaelemente zu rekonstruieren. Nunmehr gebietsweise mehrere tausend Jahre zurückreichende Jahrringchronologien lassen nicht nur eine sehr präzise Datierung weit zurückliegender Ereignisse zu; bei genauer Kenntnis der Wirkungsmechanismen der Umwelteinflüsse für die Jahrringbildung geben sie auch Anlaß zur Hoffnung, im Umkehrschluß einzelne Klimaelemente für vergangene Zeitabschnitte innerhalb angegebener Fehlergrenzen zu rekonstruieren.

Dendroklimatologische Untersuchungen dieser Art beruhen in aller Regel auf stochastischen Beziehungen zwischen jahrringbeschreibenden Parametern und den Ausprägungen von Klimaelementen. In der Regel sind das auf der einen Seite die Jahrringbreite und die maximale Dichte, auf der anderen Seite die durchschnittlichen Temperaturen und Niederschläge einzelner Monate oder eines Jahres.

Diese Betrachtungsweise der Zusammenhänge läßt allerdings Wirkungsmechanismen im Dunkeln und sollte deshalb durch den Versuch kausaler Erklärungen und - dort wo dies nicht möglich ist - weitestgehender Überprüfung der

Plausibilität ergänzt werden.

Wenn man sich die unendlichen Beziehungen und Verknüpfungen in einem Netzwerk, wie es jedes Ökosystem letztlich darstellt, vor Augen hält, ist dies zunächst ein uferloses Unterfangen. Trotzdem muß der Versuch unternommen werden, diese Beziehungen auf immer niedrigerem Abstraktionsniveau zu klären, denn das ist die einzige Möglichkeit, vor allem statistische Artefakte auszuschließen und so die Validität derartiger Rekonstruktionen zu erhöhen. Darüberhinaus könnte eine detaillierte Analyse des Klima-Wachstum-Systems unter Umständen Hinweise auch für die Rekonstruktion intraannueller Gegebenheiten erbringen.

Ein derartiger Ansatz läßt sich allerdings nur dort durchführen, wo ein großer Teil der Umwelt- und Wachstumsbedingungen von Einzelbäumen oder besser von ganzen Beständen über einen längeren Zeitraum kontrolliert ist. Das Meteorologische Institut der Universität Freiburg unterhält seit 1974 eine klimatologische Meßstation in der südlichen Oberrheinebene. Primäres Forschungsziel dieser Einrichtung ist die Klärung der Energieumsätze über einer natürlichen Oberfläche - in diesem Falle eines gleichaltrigen Nadelholzbestandes - und die Bereitstellung von langjährigen Meßreihen auf Stundenbasis aller für die Wärmehaushaltsklimatologie relevanten Größen sowie der trivialen Klimaparameter.

Diese Daten repräsentieren auf der anderen Seite einen großen Teil der Umwelteinflüsse, die das Wachstum von Einzelbaum und Bestand - oder besser die jährlichen Variationen des Wachstums - mitbestimmen.

Diese günstige Datenlage und die Tatsache, daß es sich um einen Extremstandort handelt, der zudem noch sowohl aus boden- wie auch ertragskundlicher Sicht gut untersucht ist, lassen dendroklimatologische Untersuchungen im oben beschriebenen Sinne zu.

Oberziel dieser Betrachtungsweise ist es, das Wirkungsgefüge der Einflußfaktoren auf die Jahrringbildung zu klären und so die spezifischen Ursachen für die Variation der verschied-

denen Jahrringparameter festzustellen.

Der experimentelle Teil dieser Arbeit wird sich allerdings nur mit einem kleinen Ausschnitt aus diesem Komplex befassen können. Die gewichtigste Einschränkung ergibt sich notwendigerweise aus der Komplexität des Wirkungsgefüges.

Die Tatsache, daß es sich um einen Extremstandort handelt, vereinfacht die Beziehungen im Klima-Wachstum-System derart, daß ein erster Zugang überhaupt möglich ist. Dendroklimatologisch ist diese Vorgehensweise durchaus sinnvoll, jedoch sind umgekehrt die Ergebnisse nur beschränkt verallgemeinerbar.

Erst ähnliche Untersuchungen auf Extremstandorten verschiedener Art können ein vollständiges Bild der allgemeinen Reaktionsweise einer Baumart auf alle klimatischen Vegetationsfaktoren entwerfen.

## 2 ZIELSETZUNG

Ausgangspunkt ist die Tatsache, daß es Rekonstruktionen vergangener Klimate mittels Jahrringdaten aufgrund stochastisch ermittelter Beziehungen zwischen Baumwachstum und Klimaeinfluß gibt. Die Frage der Kausalität und zum Teil auch der Plausibilität ist in vielen Fällen jedoch noch ungeklärt.

Deshalb soll versucht werden, ein detaillierteres Bild der Mechanismen, wie Klimaelemente über das sekundäre Dickenwachstum auf die Jahrringstruktur einwirken, zu entwerfen, und - soweit das möglich ist - einzelne Beziehungen auch quantitativ zu beschreiben.

Dazu ist zunächst die Jahrringstruktur darzustellen. Dies soll auf zwei Arten geschehen: Zum einen durch die räumliche Verteilung der für einen Nadelholzjahrring im wesentlichen konstitutiven Größen Zelldurchmesser, Zellwandstärke und Zellzahl, zum anderen mit Hilfe der in der Dendroklimatologie üblichen Röntgendensitometrie in der Form von Dichteprofilen. Diese Dichteprofile lassen sich als Funktion der Variationen der oben genannten Größen Zelldurchmesser, Zellwandstärke und Zellzahl sowie der Zellwanddicke erklären.

Bei Kenntnis des Klimaeinflusses auf wiederum diese Parameter sollte es durch Zuordnung entsprechender Kombinationen von Zelldurchmesser und Zellwandstärke zu bestimmten Dichtewerten möglich sein, Interpretationshilfen für die klimatologische Auswertung röntgendensitometrisch gewonnener Jahrringkurven zu formulieren.

Grundlage für einen Vergleich der Jahrringstruktur mit dem Klimageschehen eines Jahres sind Tageswerte, die aus den routinemäßig erhobenen Stundenwerten der Meßstation Hartheim berechnet wurden. Im einzelnen sind es folgende klimatologische Parameter: Niederschlag, Bodenfeuchte, Lufttemperatur und Globalstrahlung. Darüberhinaus stehen die Datensätze von Strahlungsbilanz, Relativer Feuchte und Windgeschwindigkeit zur Verfügung.

Zunächst ist augenscheinlich zu prüfen, ob in den Jahresgängen der einzelnen Klimaparameter und den mikroskopischen Jahrringstrukturkurven Gleichläufigkeiten zu finden sind.

Bestehen derartige Parallelitäten, so können nach entsprechender Synchronisation Regressionsrechnungen durchgeführt werden.

Die Ergebnisse sind von einem physiologischen Standpunkt aus zu bewerten, und Schlußfolgerungen für die allgemeine Dendroklimatologie sind darzustellen.

## 3 DIE BEDEUTUNG DER JAHRRINGFORSCHUNG FÜR DIE KLIMATOLOGIE

### 3.1 Historische Klimaforschung und deren Methoden

"Unter Klima verstehen wir den mittleren Zustand der Atmosphäre über einem bestimmten Erdort, bezogen auf eine bestimmte Zeitepoche, mit Rücksicht auf die mittleren und extremen Veränderungen, denen die zeitlich und örtlich definierten atmosphärischen Zustände unterworfen sind." (CONRAD 1936, S. 1)

Während es über lange Zeit das fast ausschließliche Interesse der Klimatologie war, den "mittleren Zustand der Atmosphäre über einem bestimmten Erdort" zu beschreiben, zieht in jüngster Zeit gerade die Veränderlichkeit

dieses mittleren Zustandes verstärkt die Aufmerksamkeit auf sich (BERGER 1980; LAMB 1977, 1982; ÜSCHGER, MESSERLI, SVILAR 1980; SCHÖN-WIESE 1979).

Ursächlich dafür ist sicherlich an erster Stelle die Erkenntnis zu nennen, daß der Mensch nicht nur in der Vergangenheit durch die Umgestaltung der Erdoberfläche, wie etwa Waldrodungen, intensive landwirtschaftliche Nutzungen, Städte- und Stauwerksbau etc., klimatische Änderungen im lokalen und regionalen Bereich bewirkt hat, sondern daß seine Tätigkeit auch die Ursache für möglicherweise großräumige und tiefgreifende Veränderungen des Klimas sein könnte (FLOHN 1978; KELLOGG 1980 a+b). Eine Abschätzung der Größenordnung des menschlichen Einflusses scheint immer notwendiger zu werden. Dies ist jedoch umso schwieriger, wenn man bedenkt, "wie unsicher unsere Vorstellungen besonders dann sind, wenn es sich darum handelt, exakte Angaben über Alter und Stärke ehemaliger Klimaschwankungen zu machen" (FRENZEL 1980, S. 43).

Darüber hinaus ist Klima als ein gewichtiger Umweltfaktor konstitutiv für jedwede Entwicklung im Bereich der Lebewesen; bestehende und vergangene Ökosysteme und deren Übergang ineinander sind letztlich nicht zu verstehen ohne Kenntnis der jeweilig vorherrschenden Klimaverhältnisse. Dabei nimmt der soziale und wirtschaftliche Impact über z.B. Bodennutzung, Landwirtschaft und Energieverbrauch in vielen Teilen der Welt mit wachsender Bevölkerung zu.

Schließlich sei als weiteres Motiv für das Bestreben nach umfangreichem quantitativem Wissen zur Klimageschichte und zu Klimaänderungen die zunehmende Beschäftigung mit Modellen genannt, die auch längerfristige atmosphärische Phänomene anzunähern und zu simulieren suchen, wenn auch deren Ergebnisse aus begrifflichen Gründen bisher nur höchst unbefriedigend sind.

Sowohl zur Validierung als auch zur Eichung dieser Modelle sind jedoch präzise Daten über die vergangene Klimaentwicklung notwendig.

"Es gibt nur eine Möglichkeit, die Eignung eines Modells zur Klimavorhersage zu erproben: Die Simulation der Klimate der Vergangenheit und deren zeitliche Entwicklung." (FLOHN 1978, S. 12)

Innerhalb der historischen Klimaforschung findet die Beschäftigung mit Zeiträumen unterschiedlichster Größenordnungen statt. Sie reichen von dem Zeitabschnitt der Instrumentenbeobachtung (VON RUDLOFF 1967) über die postglaziale Periode (FRENZEL 1977) und die Eiszeitalter (FRENZEL 1967) bis zu Betrachtungen seit dem Präkambrium (SCHWARZBACH 1974).

Entsprechend weit gefächert und mit sehr unterschiedlichen Auflösungen ausgestattet ist demzufolge das Spektrum der Methoden. Grundsätzlich ist man vor dem Zeitalter der Instrumentenbeobachtung auf die Interpretation von 'Klimazeugen' angewiesen.

Für das Zeitalter der Instrumentenbeobachtung besitzen wir vergleichsweise genaue Daten. H. VON RUDLOFF gibt den Beginn dieser Periode mit dem Jahr 1670 an. Bis hierher reicht die absolut längste, ununterbrochene Reihe von Monatsmitteltemperaturen zurück, die G. MANLEY für Zentralengland zusammengestellt hat. Der Anfang der ältesten Niederschlagsreihe in Europa datiert im Jahre 1715. Sie wurde von H. LABRIJN für Hoofddorp-Zwanenberg in Holland erarbeitet.

Für manche Stationen (Basel, Hohenpeissenberg, Wien, z.T. Jena) existieren tägliche Aufzeichnungen der Messungen der Klima-Hauptelemente Luftdruck, Temperatur und Niederschlag bis in die zweite Hälfte des 18. Jahrhunderts zurück (VON RUDLOFF 1967). So beginnen die Beobachtungen auf dem Hohenpeissenberg im Jahre 1781. Dabei ist selbst der Umgang mit diesen Daten von relativ hoher Genauigkeit nicht unproblematisch (SCHUEPP 1980; WMO 1966). So gibt G. MANLEY den Fehler für die früheste Zeit der Temperaturreihe für Zentralengland mit  $\pm 1$  Grad Celsius an, einem Betrag, der durchaus in der Größenordnung dessen liegt, was man für diesen Zeitraum als Klimaschwan-

kung bezeichnet.

Darüber hinaus sind in jedem Falle Prüfungen auf Homogenität dieser Reihen und entsprechende Korrekturen notwendig.

Trotzdem sind diese Daten von unschätzbarem Wert, denn sie erlauben nicht nur einen 'direkten' Einblick in das vergangene Klimageschehen, sondern sind auch das einzige Material, das zur Kalibrierung der verschiedenen Rekonstruktionsmethoden zur Verfügung steht.

Jahresringen kommt in der historischen Klimaforschung in zweierlei Hinsicht Bedeutung zu: Wenn Jahrringmerkmale jährlichen Variationen unterliegen, und diese durch äußere Faktoren, wie z.B. auch die Witterung, bedingt sind, so entstehen typische Sequenzen, deren Wahrscheinlichkeit, ein zweites Mal in einer Zeitreihe aufzutreten, angebbar gering ist.

Existieren lange Zeitreihen von einzelnen Jahrringmerkmalen - sogenannte Chronologien -, so lassen sich Holzfunde, wenn sie nur eine genügend große Anzahl von Jahresringen beinhalten, eindeutig einer Stelle einer solchen Chronologie zuordnen, mithin exakt datieren. Diese Methode spielt nun in direkter Weise oder, über die Möglichkeit und auch Notwendigkeit  $^{14}\text{C}$ -Datierungen mit Hilfe von Chronologien zu eichen (FERGUSON 1968; WILLKOMM 1976), bei der Datierung von historischen Funden, eben auch von Klimazeugen, eine wesentliche Rolle.

Im Folgenden soll auf diese Problematik aber nicht näher eingegangen werden. Bezüglich der speziellen Methoden und des gegenwärtigen Standes der Chronologienbildung wird auf die Literatur verwiesen (HUGHES et al. 1982; SCHWEINGRUBER 1983).

Der zweite Anwendungsbereich besteht darin, diese jährlichen Variationen direkt zu deuten. Dieser Problembereich wird Gegenstand der weiteren Betrachtungen sein.

## 3.2 Dendroklimatologie als Methode der historischen Klimaforschung

### 3.2.1 Ursprung der Dendroklimatologie

Die Sproßachse eines Baumes, d.h. ein Stamm, zeichnet sich dadurch aus, daß sie im wesentlichen aus Dauergewebe, dem Holz besteht. Holz ist, sieht man einmal von Palmen und Bambusarten ab, das Produkt des sekundären Dickenwachstums. Das sekundäre Dickenwachstum findet in den gemäßigten Klimazonen nur während der Sommermonate in der Vegetationsperiode statt. So entstehen jährliche Zuwachszonen, die, je nach Baumart mehr oder weniger deutlich, als Jahrringe erkennbar sind. Man kann somit einen Jahrring als die Aufzeichnung des Wachstums während eines Jahres bzw. einer Vegetationsperiode auffassen. Es ist wahrscheinlich, daß diese natürlichen Dokumente die Bedingungen, die zur Zeit des Wachstums herrschten, in gewissem Maße widerspiegeln.

### 3.2.2 Kurzer geschichtlicher Abriss

Der Gedanke, daß in den jährlichen Zuwachszonen der Bäume Information über die Umweltbedingungen - mithin über das Wetter - während des Entstehungszeitraumes enthalten ist, ist nicht neu. Schon Leonardo da Vinci äußert im 'Buch von der Malerei' den Gedanken, daß die Breite von Jahresringen Feuchte oder Trockenheit anzeigen könne (HUBER 1951).

Der Beginn der Dendroklimatologie als eigenständiger Wissenszweig datiert allerdings später. Begründet wurde sie kurz nach der Jahrhundertwende in den Vereinigten Staaten von A. DOUGLAS, einem Physiker und Astronomen, dessen eigentliches Interesse den Sonnenfleckenzyklen galt. Im Gefolge seiner Arbeit, die zunächst ihren Schwerpunkt im Erstellen von Chronologien hatte, entstand das 'Laboratory of Tree Ring Research' in Tuscon, Arizona - das bisher einzige Institut, das sich ausschließlich mit Jahrringforschung befaßt. Von hier gingen und gehen wesentliche Impulse vor allem bezüglich des Einsatzes moderner statistischer Verfahren aus (FRITTS 1976).

In Mitteleuropa wurden erste Arbeiten in den vierziger Jahren von B. HUBER durchgeführt. Auch hier lag der Schwerpunkt zunächst auf der Bildung von Chronologien (HUBER 1951). Bis zum Beginn der sechziger Jahre war bis auf wenige Ausnahmen (GASSNER, CHRISTIANSEN-WENIGER 1942; MAMMEN 1952) einzig die Jahrringbreite Gegenstand der Untersuchungen. 1963 hat dann H. POLGE die röntgendensitometrische Jahrringanalyse vorgestellt (POLGE 1965, 1966). Mit dieser Methode ist es möglich, den Dichteverlauf einer Holzprobe aufzuzeichnen und so relativ einfach weitere Jahrringparameter, wie etwa die maximale oder minimale Dichte, zu gewinnen. Von ihm und anderen Autoren weiterentwickelt (LENZ et al. 1976; SCHWEINGRUBER et al. 1978), ist sie mittlerweile fester Bestandteil mitteleuropäischer Jahrringforschung.

### 3.2.3 Gegenwärtiger Stand und Methoden

Dendroklimatologische Forschung ist mittlerweile auf allen Kontinenten etabliert (HUGHES et al. 1982).

Die Jahrringmerkmale, die zur Untersuchung kommen, haben im Laufe der Zeit zugenommen. Neben den 'klassischen' Parametern, die genauer zu besprechen sein werden, finden in jüngster Zeit auch der Chemismus der Zellwand, insbesondere aber die Isotopenverhältnisse innerhalb eines Jahrrings Beachtung (LIBBY et al. 1976).

Dominierend in der gegenwärtigen Jahrringforschung sind die von H. FRITTS eingeführten und im Laufe der Zeit verfeinerten multivariaten statistischen Verfahren zur Rekonstruktion historischer Klimate mit Hilfe von Jahrringbreitenserien (FRITTS 1976, 1981). Faktisch alle Arbeiten im angelsächsischen Raum bedienen sich dieser Methode in ursprünglicher oder leicht abgewandelter Form (HUGHES et al. 1982).

In Deutschland wurden sie von E. FRISSE (1977) und B. SCHMIDT (1977) für Eichenchronologien auf nordwestdeutschen Standorten angewandt. Die Vorgehensweise ist folgende:

Zunächst werden Jahrringbreitenchronologien erstellt und die absoluten Werte mittels verschiedener Verfahren (FRITTS 1976; BRÄCKER 1981) in standardisierte Indexwerte transformiert, um so nichtklimatische Einflüsse wie z.B. den Alterstrend der Jahrringe weitgehend zu eliminieren.

Die Mittelbildung erfolgt je nach dem Zweck standortweise oder über größere räumliche Erstreckung.

Der nächste Schritt bildet die Berechnung einer sogenannten 'response function'. Über eine schrittweise multiple lineare Regression, in der die Jahrringe abhängige, verschiedene Klimawerte unabhängige Variable darstellen, werden die Gewichte des wahrscheinlichkeitstheoretischen Einflusses der einzelnen Monatswerte auf die Jahrringbreite bestimmt. Im FRITTS'schen Standardschema besteht das Kollektiv der unabhängigen Variablen aus den monatlichen Temperatur- und Niederschlagswerten vom Juni des Vorjahres bis zum Juli des Bildungsjahres und dem Einfluß des Vorjahreswachstums. Da die Prädiktorvariablen untereinander z.T. hoch korreliert sind, wird häufig schon bei der Erstellung der 'response function' nicht mit den Originalwerten, sondern mit deren Eigenvektoren, das sind nach der Hauptkomponentenmethode bestimmte orthogonale, d.h. nicht mehr miteinander korrelierte Funktionen derselben, gerechnet.

Die Transformation in Eigenvektoren ist aber auch an anderer Stelle des Verfahrens, etwa vor dem Bestimmen der 'transfer function' möglich und gebräuchlich.

Aufgrund der 'response function' lassen sich nun die unabhängigen Variablen, die den größten Teil der Jahrringvarianz erklären, aussondern - ein Kriterium für die Auswahl zu rekonstruierender Klimaparameter.

Umgekehrt verwendet man zur Rekonstruktion von Klimadaten eine sogenannte 'transfer function'. Auch hier liegt im Prinzip wieder eine multiple lineare Regression zu Grunde. Sollen mehrere abhängige Variable berechnet werden, so wird eine kanonische Analyse eingesetzt.

Die abhängigen Variablen sind nun die Klima-

werte, unabhängige Variable etwa die Jahrringbreiten verschiedener Standorte des Gebietes für das die Rekonstruktion erstellt werden soll.

Das Modell, d.h. im wesentlichen eine oder mehrere Regressionsgleichungen, wird nur mit einer Teilmenge der Zeitreihen, in denen sowohl Klima- als auch Jahrringwerte bekannt sind, bestimmt. Ein zweiter Abschnitt dieses Datenkollektivs dient zur Validierung. Die Übereinstimmung zwischen den Schätzwerten und den tatsächlichen Klimawerten in diesem Zeitraum - ausgedrückt als Korrelationskoeffizient oder als Anteil der durch die Schätzwerte erklärten Varianz - ist ebenso wie die erklärte Varianz innerhalb des Kalibrierungszeitraumes ein Gütemaß für das Modell.

Diese Varianzanteile lassen sich durch räumliche und zeitliche Mittelung, etwa durch die Behandlung der Daten mit einem Tiefpaßfilter, z.B. einem gewichteten gleitenden Mittelwert, erhöhen. Die Rekonstruktionen mit diesen Methoden sind nicht nur auf die Parameter Temperatur und Niederschlag beschränkt, sondern es wurden auch Versuche unternommen, Beziehungen zwischen dem Bodenluftdruck, Gletscherbewegungen, Abflusssmengen, Vulkaneruptionen einerseits und Jahrringmerkmalen andererseits herzuleiten (FRITTS 1976).

Der räumliche Geltungsbereich kann sehr verschieden sein. Die Varianz, die diese Modelle im Einzelnen erklären, bewegt sich zwischen 50 und 70% der Gesamtvarianz.

Die dendroklimatologischen Arbeiten aus der Schweiz werden, obwohl auch sie zunächst nach stochastischen Zusammenhängen zwischen Jahrringparametern und Witterungsgeschehen suchen und sich zum Teil auch der FRITTS'schen 'response' und 'transfer functions' bedienen oder doch an diese anlehnen, der geographischen Nähe und der radiodensitometrischen Methode wegen gesondert besprochen.

Diese Untersuchungen unterscheiden sich von den bisher besprochenen in der Weise, daß sie zur Analyse der Jahrringe das röntgendensitometrische Verfahren einsetzen. So lassen sich

sehr viel mehr Merkmale zur Beschreibung eines einzelnen Jahrrings angeben als nur die Breite.

Sowjetische Wissenschaftler begegnen dem dendroklimatologischen Problem ebenfalls mit mathematisch-statistischen Methoden. Allerdings setzen sie unter anderem die harmonische Analyse ein, um Zyklen innerhalb der Jahrringzeitreihen zu isolieren und diese mit periodischen Schwankungen in der oberen Atmosphäre zu vergleichen (KHRGIAN 1981).

Witterungseinflüsse sind nicht die einzigen externen Faktoren, die die Jahrringbildung beeinflussen. Vor allem im Zuge der sattsam bekannten Emissionsproblematik wurden und werden in zunehmendem Maße jahrringanalytische Studien vorgenommen - ein relativ junger Zweig der Jahrringforschung, der sich vielleicht am besten unter dem Begriff 'Dendroökologie' subsumieren läßt (ECKSTEIN et al. 1979).

Diese und andere nicht klimatische Effekte, etwa Anomalien in der Jahrringstruktur aufgrund periodischen Schädlingsbefalls (SCHWEINGRUBER 1979), sind darüber hinaus bedeutsam, denn vom Standpunkt des Dendroklimatologen stellen sie sich als massive Störfaktoren dar, die die Beziehungen zwischen Klimaelementen und Pflanzenwachstum überlagern und verschleiern. Sie werfen außerdem die Frage auf, ob denn die zur Kalibrierung dendroklimatologischer Modelle benutzten Jahrringsequenzen unter - in diesem Sinne - ungestörten Verhältnissen gebildet wurden.

### 3.3 Kritik und Probleme der Dendroklimatologie

#### 3.3.1 Statistische, physikalische und biologische Signifikanz

Die dominierenden gegenwärtigen dendroklimatologischen Verfahren basieren weitgehend auf wahrscheinlichkeitstheoretischer Grundlage. Dies ist verständlich und wird sich auch in absehbarer Zeit nicht ändern, denn kausale Modelle, die mehr als nur kleine Teilaspekte des überaus komplexen Wirkungsgefüges annä-

hern, existieren aus naheliegenden Gründen nicht.

Nichtsdestoweniger - oder gerade deshalb - müssen die Ergebnisse der stochastischen Modelle immer wieder Plausibilitätstests unterworfen werden.

Diese Kritik ist kein genereller Angriff auf die statistischen Verfahren, denn diese sind auf absehbare Zeit nicht zu ersetzen; vielmehr mahnt sie zur Vorsicht und ist im Sinne von A. PITTOCK (1982) zu verstehen, wenn er schreibt:

"Wenn Dendroklimatologen ihre Ergebnisse verbessern wollen, müssen sie mit Datenkombinationen zur Kalibrierung (ihrer Modelle) arbeiten, deren Grundlage eine bessere biologische und physikalische Einsicht in die Vorgänge, wie Bäume auf Klima reagieren, ist. ...

Wir können feststellen, daß die gegenwärtigen Methoden nicht ausgereift sind. Sie basieren auf einem nicht adäquaten Verständnis eines (äußerst) komplexen physikalisch-biologischen Systems und auf komplexen statistischen Ergebnissen, deren Aussagekraft nur unvollständig verstanden ist. Je mehr Dendroklimatologen von diesem biophysikalischen System und von den statistischen Modellen, die sie benutzen, verstehen, umso besser werden sie in der Lage sein, ihre Datensätze so aufzubereiten, daß ihre Ergebnisse besser, zuverlässiger und glaubwürdiger werden". (PITTOCK 1982, S.63 f.; übers.durch den Verf.)

Das statistische Signifikanzkriterium ist keineswegs ausreichend für die Beurteilung der gefundenen Beziehungen.

Abgesehen von dem Problem, daß die sachliche Deutung gefundener stochastischer Zusammenhänge außerhalb der statistischen Methodenlehre liegt (KOLLER 1963; SACHS 1972), und allein von daher Überlegungen aus anderen Bereichen zwingend notwendig werden, gilt grundsätzlich für die quantitative Behandlung biologischer Erscheinungen, daß die Frage, ob die mathematische Formulierung eines biologischen Phänomens ein Gesetz darstellt, nicht durch mathematische Erwägungen, "sondern nur phy-

siologisch bzw. biologisch beantwortet werden kann" (VON BERTALANFFY 1951, S. 273).

Schließlich konnte J. CROPPER (1982) mit Hilfe synthetischer Zeitreihen die Unzulänglichkeiten statistischer Bedeutsamkeit in diesem Zusammenhang nachweisen.

Berechnungen mit einer Pseudochronologie, die so konstruiert war, daß tatsächlich nur die Februartemperatur einen Einfluß auf die Jahringbreite hatte, ergaben eine response function, die 17 'signifikante' Effekte auswies. Der Vergleich einer, mittels Zufallszahlen erzeugten, von den Klimadaten unabhängigen Chronologie führte zu dem Ergebnis, daß sich durch 15 'signifikante' Klimavariablen 88% der Jahringvarianz erklären ließ (CROPPER 1982). Die Forderung nach biologischer und physikalischer Signifikanz, die auch von den Anwendern der statistischen Verfahren eingeräumt wird (HUGHES et al. 1982), ist deshalb berechtigt.

Dendroklimatologie als exaktes, quantitatives Verfahren der Paläoklimatologie und der historischen Klimaforschung muß versuchen, die Validität der verwendeten Rekonstruktionsmethoden zu erhöhen, zum einen durch den Vergleich der rekonstruierten mit anderen Proxydaten, zum anderen aber vor allem durch ein besseres Verständnis der biologischen und physikalischen Prozesse des Klimaeinflusses auf die Jahringbildung.

Ebenso ist es notwendig, nicht nur die Möglichkeiten, sondern auch die Grenzen der Methoden zu quantifizieren und anzugeben.

Aus dieser Kritik resultieren drei Problemkreise:

### 3.3.2 Mikroklimatische Kopplung und physiologische Prozesse

Jahringwachstum repräsentiert zunächst nur die Umweltbedingungen in unmittelbarer Umgebung des Standortes - mithin das Mikroklima. Es gilt, die Beziehungen in diesem Wirkungskomplex auf niedrigem Abstraktionsniveau, möglichst auf kausaler Ebene verstehbar zu machen. Dazu ist eine Zusammenschau der Ergebnis-

se von Mikrometeorologie, Ökologie und Pflanzenphysiologie notwendig.

### 3.3.3 Die Kopplung von mikro-, meso- und makroklimatischen Phänomenen

Dendroklimatologie kann sich aber nicht auf kleinräumige Gegebenheiten beschränken. Wenn historische Klimaforschung nicht Selbstzweck sein soll, ist die Frage, die es schließlich zu beantworten gilt, die nach der Veränderung atmosphärischer Zirkulationsmuster und deren Ursachen.

Daraus ergibt sich logisch die Frage nach der Repräsentativität mikroklimatischer Phänomene für großräumige atmosphärische Vorgänge, oder allgemeiner nach den Wechselwirkungen zwischen den einzelnen meteorologischen 'Scales'. Dies ist sowohl ein räumliches, wie auch ein zeitliches Problem, wobei Raum- und Zeitfunktion gekoppelt sind (MANLEY 1953; DAMMAN 1961; FORTAK 1971). Die Schwierigkeit ergibt sich vom Standpunkt der theoretischen Meteorologie dadurch, daß in einem Gleichungssystem, das ein Phänomen atmosphärischer Bewegung einer bestimmten Größenordnung beschreibt, zufolge der Nichtlinearität in dem Term  $\nabla \cdot \nabla \nabla$  die Bewegungen anderer Größenordnung mit enthalten sein müssen (PICHLER 1984).

### 3.3.4 Standortauswahl und räumlicher Geltungsbereich

Diese beiden großen Problemkreise sind auf das engste mit der von J. KUTZBACH und P. GUETTER (1982) aufgeworfenen Frage nach der Gestaltung paläoklimatischer Datennetze verknüpft.

Von Seiten der Jahrringforschung wurde diese Fragestellung bisher nur mit Hilfe des Kriteriums der Synchronisierbarkeit räumlich weit entfernter Holzproben bearbeitet (MOLLER-STOLL 1951). B. BECKER (1978) und F. SCHWEINGRUBER (1980) scheiden auf diese Weise dendroökologische bzw. dendrogeographische Regionen aus, in denen die Sequenzen von Jahrringbreite bzw. maximaler Spätholzdichte ähnlich sind. Diese Vorgehensweise

scheint aber eher der Dendrochronologie als der Dendroklimatologie angemessen.

Wie die Eingangsüberlegungen zeigen, sind zur Optimierung der klimatologischen Information in Jahresringen wahrscheinlich wesentlich mehr Kriterien relevant.

So erscheint es - um nur zwei Beispiele zu nennen - vom physiologischen Standpunkt aus sinnvoller, mehrere, durchaus miteinander synchronisierbare Mittelkurven streng nach standörtlichen Faktoren, z.B. selektiert auf den jeweiligen Minimumfaktor, zu bilden, als mit einer einzigen Masterchronologie, die ein größeres Gebiet abdeckt, zu arbeiten. Aus meteorologischer Sicht scheint die Lage dieser Standorte zu den Grenzen gegenwärtiger Klimazonen bedeutsam zu sein, wobei hier die Ergebnisse genetischer Klimaklassifikationen besonders zu berücksichtigen wären (FLOHN 1971b).

## 4 DIE BETRACHTUNGSWEISE DES 'KLIMAWACHSTUM-SYSTEMS'

### 4.1 Die Notwendigkeit der Betrachtungsweise

In dreierlei Hinsicht ist es notwendig, die statistischen Verfahren der Dendroklimatologie zu ergänzen:

Wie im Kapitel 3.3 ausführlich erläutert, sollten die stochastischen Beziehungen zur Rekonstruktion von Klimadaten aus Jahresringen durch Kausalitäts- und Plausibilitätsüberlegungen unterstützt oder auch in Frage gestellt werden.

Bei den gängigen jahrringbeschreibenden Parametern handelt es sich um mittelbare Größen; d.h. die Jahrringbreite etwa ist eine Funktion der Zellzahl und der radialen Zelldurchmesser, die maximale Spätholzdichte ergibt sich aus der Kombination von Zelldurchmesser, Zellwandstärke und Zellwanddichte an einer bestimmten Stelle des Jahrrings.

Die Kenntnis des Klimaeinflusses auf die unmittelbaren Größen Zellzahl, Zelldimensionen und Zellwanddichte könnten das Verständnis einzelner Beziehungen im Klima-Wachstum-System erleichtern und die Sicherheit dendro-

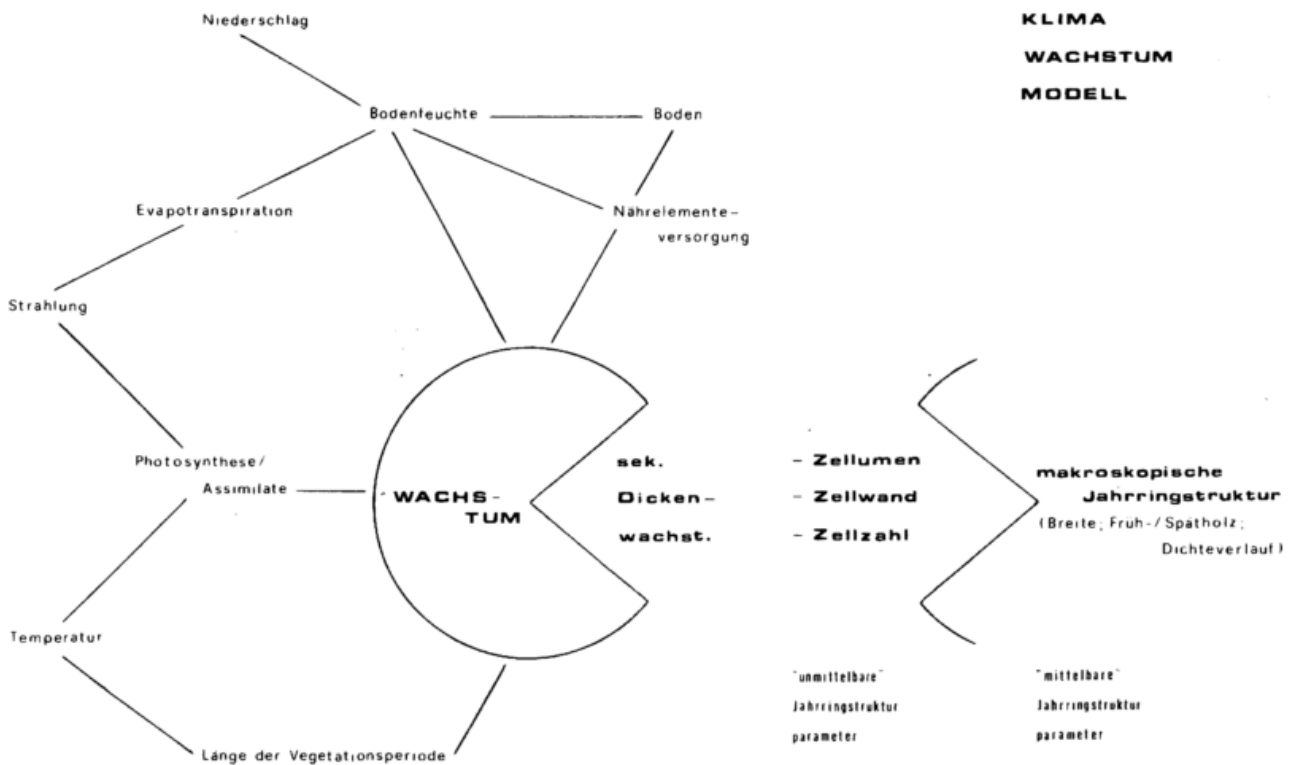


Abb. 1: Klima-Wachstum-Modell

klimatologischer Rekonstruktionen erhöhen, zumal man davon ausgehen muß, daß es verschiedene physiologische Prozesse sind, die diese Größen bestimmen.

Die Möglichkeit, daß ein Jahrring Informationen über die Variation eines Klimaparameters innerhalb eines Jahres enthält, sollte geprüft werden.

Diese drei Fragestellungen lassen sich nur bearbeiten, wenn man einen höheren Auflösungsgrad als den bisher benutzten wählt.

Hier ist das Ziel, die spezifischen Ursachen für die Variation der verschiedenen jahrringbeschreibenden Größen festzustellen und so das Wirkungsgefüge der Einflußfaktoren auf das sekundäre Dickenwachstum zu klären. Jahrringwachstum kann dann nicht mehr nur durch einen einzigen Parameter - etwa die Jahrringbreite - beschrieben werden; die zeit-

liche Zuordnung der Umgebungseinflüsse ist genauer zu spezifizieren.

#### 4.2 Ein einfaches Klima-Wachstum-Modell

Die obige Abbildung 1 versucht, die Gedankengänge, auf denen der empirische Teil dieser Arbeit beruht, in Form eines sehr einfachen Klima-Wachstum-Modells zu skizzieren.

Zunächst wird in 'mittelbare' versus 'unmittelbare' Jahrringstrukturparameter unterschieden. Unmittelbare Parameter sind zelluläre Größen, wie Anzahl und Dimensionen der Tracheiden, mittelbare Parameter lassen sich daraus ableiten, z.B. die Jahrringbreite oder verschiedene Dichtewerte. Diese Unterscheidung ist notwendig, denn Wachstum vollzieht sich letztlich nicht am Jahrring in seiner Gesamtheit, sondern auf zellulärer Ebene. Die Verknüpfung zwischen Klimaelementen und den in

der Dendroklimatologie gebräuchlichen jahringbeschreibenden Parametern ist insofern indirekt.

Die Beziehungen im Klima-Wachstum-System, die in dieser Arbeit betont werden, beruhen wesentlich auf dieser Unterscheidung.

Anzahl der Tracheiden, Zelldurchmesser, Doppelzellwandstärke und Zellwanddicke sind das Ergebnis sekundären Dickenwachstums. Das sekundäre Dickenwachstum ist aber nur ein Teil des gesamten Wachstumsgeschehens eines Baumes. Wurzelwachstum, Höhenwachstum, Ausbildung des Assimilationsapparates und reproduktives Wachstum sind ebenso von der Pflanze zu leisten und zwischen all diesen Wachstumsformen bestehen Interdependenzen (ZIMMERMANN, BROWN 1980).

Hier liegt möglicherweise eine Quelle, die bezüglich der Korrelationen zwischen Klimaelementen und Jahrringausbildung Fehlervarianz erzeugt, nämlich dann, wenn nicht nur die einzelnen Wachstumsfaktoren, sondern auch die Art ihrer Verknüpfungen umweltabhängig sind. Da sich aber die später zu beschreibenden Effekte zunächst unabhängig von diesen internen Verflechtungen beschreiben lassen, wird dieser Teil des Beziehungsgefüges im folgenden als 'black box' behandelt.

Die Umwelteinflüsse auf das Pflanzenwachstum und deren Beziehungen untereinander sind allenfalls angedeutet. Temperatur, Strahlung und Niederschlag sind die Klimaparameter, deren Einfluß auf das Pflanzenwachstum getestet werden soll.

Anders als in der Physik ist es in der Biologie nur unter Informationsverlust möglich, komplexe Strukturen in Subsysteme zu zerlegen, die eine geringere Anzahl von Variablen enthalten. Die Eigenschaften des isolierten Subsystems stimmen in der Regel nicht vollständig mit denen überein, die dem Subsystem innerhalb der vollständigen Struktur zukommen (BERTALANFFY et al. 1977).

Andererseits ist ohne eine entsprechende Komplexitätsreduktion kaum zu Aussagen zu gelangen, denen auch ein prognostischer Wert zu-

kommt. So ist nach Randbedingungen zu fragen, unter denen sich die Eigenschaften des isolierten Subsystems gegenüber dem in der Struktur eingebetteten möglichst wenig unterscheiden. Wie in Kapitel 4.4 zu zeigen sein wird, vereinfachen sich die Verhältnisse auf einem Standort an der Peripherie der ökologischen Amplitude einer Art, bei dem darüber hinaus ein klarer Minimumfaktor bestimmt werden kann, erheblich.

#### 4.3 Die Entstehung und Struktur der Nadelholzjahrringe

Im Wettbewerb der terrestrischen Pflanzen um ausreichenden Lichtgenuß kommt es im Laufe der Stammesgeschichte zur vertikalen Ausdehnung des Pflanzenkörpers verschiedenster Arten.

Diese 'Strategie im Kampf ums Dasein' wird zunächst durch die Einlagerung von Lignin in die Zellwände möglich. Das Höhenwachstum einer frei stehenden Gefäßpflanze ist aber dennoch durch die Festigkeit des primären vaskulären Gewebes begrenzt. Eine weitere Zunahme der Höhe zieht notwendigerweise eine Vergrößerung des Durchmessers der Sproßachse nach sich.

Als 'Antwort' auf diese biophysikalische Notwendigkeit tritt im mittleren Devon das vaskuläre Kambium auf (ZIMMERMANN, BROWN 1980), ein sekundäres - während der gesamten Lebensdauer der Pflanze meristematisches - Gewebe, das den Kormus zylinderförmig umschließt. Diese Gewebeschicht ermöglicht eine fortlaufende Verdickung der Sproßachse, das sekundäre Dickenwachstum.

Das Ergebnis des sekundären Dickenwachstums ist nach innen gerichtet das Xylem, nach außen das - volumenmäßig wenig bedeutsame - Phloem. Funktionell kommen dem Xylem drei Aufgaben zu: Wasser- und Nährstofftransport von den Wurzeln zu den Blättern (der Assimilatetransport in umgekehrter Richtung wird vom Phloem geleistet), Festigung und Speicherung von organischen Stoffen (BRAUN 1978); strukturell sind diese Aufgaben sehr verschiedenar-

tig gelöst (BRAUN 1963; CARLQUIST 1975).

Die phylogenetisch älteste und damit auch einfachste Lösungsmöglichkeit ist das Holz der Nadelbäume (Abb. 2).

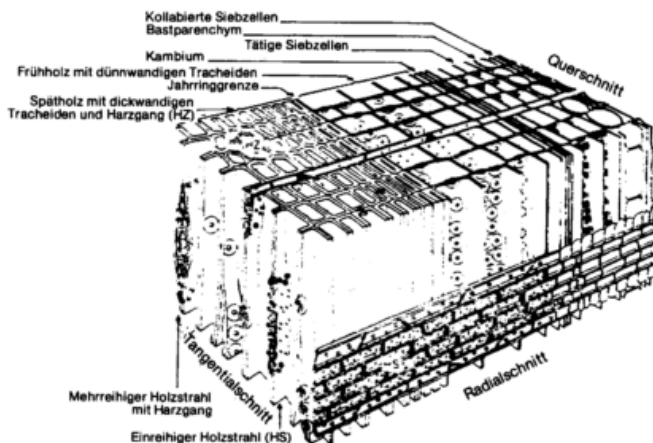


Abb. 2: Räumliche Darstellung von Holz und Bast eines Nadelbaumes (mit freundlicher Genehmigung des Springer-Verlages)

Abgesehen von den Epithel- und Parenchymzellen der Harzkanäle und der Holzstrahlen besteht Nadelholz zum überwiegenden Teil (90-95%) aus Tracheiden. Das sind tote, sehr langgestreckte Zellen, die über Hoftüpfel miteinander in Verbindung stehen. Ihre Wände sind relativ dick und verholzt. Dergestalt erfüllen sie die beiden ersten Funktionen, den Wassertransport und die Festigung. Die Speicherfunktion wird im wesentlichen von den Holzstrahlen übernommen.

Das sekundäre Dickenwachstum findet wie alle Wachstumsvorgänge in den gemäßigten Breiten nicht ganzjährig statt, sondern ist durch eine mehr oder minder lange Ruheperiode unterbrochen.

Während der Wachstumszeit variieren die Dimensionen der neu gebildeten Tracheiden systematisch in der Weise, daß zu Beginn der Vegetationsperiode weitlumige und dünnwandige, gegen Ende aber englumige Zellen gebildet werden, wobei sich im wesentlichen der radiale Durchmesser des nahezu viereckigen Zellquerschnittes verändert.

Diese Erscheinung tritt bei allen Arten in gleicher Weise auf und führt in jedem Fall zu einer scharfen Trennung der Jahrringe, nämlich dort, wo die letzte englumige Tracheide der vorausgegangenen Vegetationsperiode an die erste, in jedem Fall weitlumige Zelle der laufenden Wachstumszeit grenzt.

So erklärt sich das äußere Erscheinungsbild eines Jahrrings (vgl. auch die Abbildungen 6 und 7) durch die systematische Variation der Dimensionen der ihn bildenden Zellen, wobei sich jeder Jahresring in der Regel eindeutig einer Vegetationsperiode - mithin einem Jahr - zuordnen läßt.

#### 4.4 Das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren, die ökologische Amplitude einer Art und das Prinzip der Standortauswahl

Ein grundlegendes Konzept der Ökologie und Physiologie, dem auch in der Dendroklimatologie prinzipielle Bedeutung zukommt, ist das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren. Zwar trägt es in der Formulierung seines Entdeckers MITSCHERLICH der Möglichkeit einer Optimumfunktion, also der Tatsache, daß über einen bestimmten Punkt hinaus eine Reduktion des Ertrages eintritt, keine Rechnung, beschreibt aber das Zusammenwirken der Produktionsfaktoren unter Einschluß der Bedingung vom abnehmenden Grenzertrag für suboptimale und optimale Situationen angemessen.

"Der Pflanzenertrag steigt mit der Steigerung eines jeden Wachstumsfaktors mit einer dem betreffenden Faktor eigenen Intensität und zwar derart, daß die Ertragssteigerung mit der Zuführung dieses Wachstumsfaktors dem an einem Höchstertrag fehlenden Ertrag proportional ist.

In dem letzten Satz liegt enthalten, daß die Wirkung eines jeden Wachstumsfaktors eine umso größere ist, je geringere Mengen (im Verhältnis zu den für den Höchstertrag erforderlichen Mengen!) der Pflanze erst von diesem Wachstumsfaktor zur Verfügung stehen". (MITSCHERLICH 1921, S. 74)

Unter natürlichen Verhältnissen kann es oft-

mals der Fall sein, daß mehrere Faktoren weit vom Optimumpunkt entfernt sind, aber an einem bestimmten Ort nur sehr geringen Schwankungen unterliegen.

Dann wird sich ein Effekt gemäß dem Minimumgesetz feststellen lassen, das besagt, daß nur der am meisten unterdosierte Faktor physiologische Prozesse - mithin Wachstum und Ertrag - limitiert (STALFELT 1960), obwohl doch tatsächlich alle Faktoren wachstumsbegrenzend wirken.

Die spezifische Weise einer Pflanze, auf Umweltfaktoren zu reagieren, ist weitgehend erblich festgelegt. Diese Disposition oder Reaktionsnorm einer Art läßt sich beschreiben durch die Reaktionsbreite, die mittlere Reaktionslage und den Reaktionstyp.

Nach H. FRITTS (1976) kommt der ökologischen Amplitude für die Standortauswahl dendroklimatologischer Untersuchungen beträchtliche Bedeutung zu. Am Rande der geographischen Verbreitung einer Art würden häufig physiologische Prozesse am meisten durch klimatische Faktoren begrenzt.

Diese Aussage bedarf einer näheren Betrachtung:

Zwar bestimmt durchaus die spezielle Reaktionsnorm und damit die ökologische Amplitude das Verbreitungsgebiet und dessen Besiedlungsdichte, jedoch im Zusammenspiel mit anderen Arten. Dabei ist der Konkurrenzfaktor von größter Bedeutung (WALTER 1960).

Die direkte Begrenzung eines Areal durch Klimafaktoren kommt für die absoluten Vegetationsgrenzen gegen die Dürre- oder Kältewüsten in Betracht, ansonsten ist die Abhängigkeit aber in fast allen Fällen indirekt über den Wettbewerb (WALTER 1979).

Dieselbe Ursache ist dafür verantwortlich, daß sehr häufig das ökologische Optimum einer Art in einem ganz anderen Bereich liegt als das physiologische.

Damit sind aber immer auch Arealgrenzen gegeben, an denen die Pflanzen rein physiologisch bessere Bedingungen vorfinden als etwa am Ort ihres häufigsten Vorkommens.

Die Forderung, dendroklimatologische Untersuchungen am Rande des Verbreitungsgebietes einer Art durchzuführen, ist deshalb nicht falsch, greift aber entschieden zu kurz.

"Die physiologischen Ansprüche einer Art lassen sich aus ihrer natürlichen Verbreitung nur selten erkennen. .... Die ökologischen Ansprüche einer Art sind abhängig von den Mitbewerbern und ändern sich, wenn letztere verschieden sind". (WALTER 1960, S. 23)

Diese Quintessenz aus Versuchen und Überlegungen zur Bedeutung des Wettbewerbs für die Verbreitung der Arten unter natürlichen Bedingungen zwingt die Dendroklimatologie zu zweierlei Überlegungen: Wo immer es möglich ist, ist ein differenzierteres Verständnis der standörtlichen Gegebenheiten in Bezug zur Reaktionsnorm des untersuchten Kollektivs zu erarbeiten.

Dazu ist eine gute Kenntnis der tatsächlich physiologischen Ansprüche einer Art notwendig.

## 5 DIE STRUKTUR DER JAHRESRINGE (Material und Methode I)

### 5.1 Probeentnahme und Untersuchungsmaterial

#### 5.1.1 Auswahl und Entnahme der Probestämme

Der Schwerpunkt der Arbeit sollte auf der Strukturuntersuchung einzelner Jahrringe liegen. Die Erfassung derselben ist bei möglichst breiten Jahrringen am besten möglich. Die Auswahl wurde deshalb auf absolut vorherrschende Bäume beschränkt, da diese auch im sekundären Dickenwachstum dominieren.

Herrschende Bäume haben sich außerdem in ihrem Wachstum gegenüber den anderen Bestandesmitgliedern durchgesetzt und werden so von diesen nur noch wenig bedrängt; dementsprechend ist der Einfluß des umgebenden Bestandes auf ihren Zuwachs nur gering. Umso mehr repräsentieren eventuelle Schwankungen der Jahrringparameter die Klimaeinflüsse.

Insgesamt wurden 15 Gemeine Kiefern (*Pinus silvestris* L.) gefällt. Die Probestämme stammen aus der unmittelbaren Umgebung der meteorologischen Meßstation aus einem gleichaltri-

gen Bestand im Stangenholzalter. Dieser wurde im Rahmen der großangelegten Wiederaufforstungen der durch die Folgen der Tulla'schen Rheinkorrektur und den Bau des Rheinseitenkanals devastierten Flächen in der Rheinebene am Ende der fünfziger, Anfang der sechziger Jahre begründet. Die Flächen um den heutigen Standort der Meßstation wurden 1960 und 1961 nach Stockrodung und Vollumbruch mit zweijährigen Kiefernpflanzen bei 1.3 m Reihen- und 0.3 m Pflanzabstand kultiviert. Kleinbestandsweise wurde auch Schwarzkiefer (*Pinus nigra* ARNOLD) eingemischt. Im Jahr 1971 wurde als Pflegemaßnahme bei der Gemeinen Kiefer jede dritte Reihe entfernt und so die Stammzahl drastisch gesenkt. Sie lag danach bei 8700 Stück je Hektar (KONSTLE et al. 1979).

### 5.1.2 Herstellung der Präparate

Bei allen Probestämmen wurden aus drei Höhen (0.3 m, 1.3 m und im Internodium zwischen den Astquirlen von 1973 und 1974) Proben in Form von jeweils 2 Stammscheiben entnommen. Während jeweils eine der beiden Stammscheiben zur Kontrolle diente und zu diesem Zweck nur einfach überschliffen wurde, wurden aus den Gegenstücken in 0.3 m und 1.3 m Höhe im Abstand von jeweils 90° vier, in der oberen Probe jeweils zwei gegenüberliegende 1 cm breite Klötzchen herausgeschnitten.

Diese 210 Präparate wurden senkrecht zur Fasersrichtung noch in saftfrischem Zustand mit einem Schlittenmikrotom überschritten und später nach ausreichender Lufttrocknung mit einer Metallkreissäge planparallel auf eine gleichmäßige Stärke von 5 mm reduziert. Auf diese Art waren die Proben gleichermaßen sowohl für die radiographische als auch die mikroskopische Auswertung präpariert.

### 5.1.3 Die Proben der Kernuntersuchung

Da das Schwergewicht der späteren Auswertung auf der mikroskopischen Untersuchung liegen sollte, richtete sich der Stichprobenumfang in erster Linie danach, was an Großzahlmessungen von Zelldimensionen bei vertretbarem

Aufwand möglich ist, und erst in zweiter Hinsicht nach statistischen Kriterien.

Von den 150 Proben konnten 20 Präparate, das sind von 5 Bäumen die vier Radien des untersten Höhenniveaus, mikroskopisch ausgewertet werden. Der Vergleichbarkeit wegen wurden die hier dargestellten Ergebnisse der densitometrischen Analyse ebenfalls auf dieses Kollektiv beschränkt. In Tabelle 1 sind einige Kenndaten der Probestämme zusammengestellt.

Holzkundliche Untersuchungen mit der geringen Stichprobengröße von nur fünf Bäumen sind problematisch. Allerdings lassen sich histometrische Analysen kaum an Populationen, wie sie W. HAASEMANN (1964) etwa für den Vergleich der mittleren Holzdichte auf verschiedenen Standorten vorschlägt, durchführen. In der Literatur finden sich überwiegend Arbeiten mit 1, 2 oder 3 Exemplaren.

Tab. 1: Kenndaten der Bäume der Kernuntersuchung

Nr.	Höhe(m)/ d <sub>1,3</sub> (cm)	Jahrestrieb(cm)/Durchmesserzuwachs(mm)							
		74	75	76	77	78	79	80	81
1	8.80/	40./	34./	64./	57./	71./	59./	56./	48./
	10.88	1.8	2.5	2.2	2.4	2.4	2.8	2.8	2.5
2	9.50/	34./	49./	68./	58./	65./	79./	68./	41./
	11.35	2.0	2.3	2.9	2.5	2.2	2.2	2.1	1.7
3	9.51/	44./	36./	62./	51./	74./	73./	66./	58./
	11.18	1.6	2.4	2.3	2.0	2.1	2.4	2.6	2.2
4	9.26/	52./	45./	45./	59./	62./	64./	60./	60./
	12.23	2.2	2.4	2.7	2.4	3.2	3.2	3.3	3.0
5	8.80/	49./	45./	60./	52./	70./	72./	64./	51./
	10.16	1.8	1.9	2.1	2.5	2.1	1.9	2.0	1.7

Bei Vergleichen oder Verallgemeinerungen der gewonnenen Daten wird im folgenden immer eine Fehlerbetrachtung im Rahmen des speziellen Problems durchgeführt.

Grundsätzlich können die Daten jedoch nur für

- vorherrschende Bäume,
  - Bäume der untersuchten Altersklasse,
  - eine Entnahmehöhe,
  - einen einzigen Standorttyp
- gelten.

Durch die Zusammenstellung der Proben ausschließlich aus Radien einer Entnahmehöhe ist die Aufspaltung der Varianz begrenzt. Aussa-

gen darüber, wie sich die Jahrringstruktur in verschiedenen Höhen des Baumes bzw. bei unterschiedlichem Kambialalter verhält, können nur rein qualitativ getroffen werden.

Auf den 5 x 4 Präparaten sind jeweils 8 Jahresringe zu untersuchen, wobei an jeder der 160 Jahresproben 10 Zellreihen in radialer Richtung vermessen werden. Bei einer durchschnittlichen Anzahl von 75 Zellen je Zellreihe ergibt sich eine Gesamtzahl von 240 000 vermessenen Zelldimensionen. Diese Zahl ist es schließlich, die die Stichprobengröße beschränkt.

## 5.2 Die röntgendensitometrische Analyse

Die technologischen Holzigenschaften werden maßgeblich durch das Gefüge innerhalb der Jahresringe beeinflusst. Aus diesem Grund sind schon früh Methoden entwickelt worden, um den Jahrringaufbau auf rationellere und schnellere Weise zu erfassen (TRENDELENBURG, MAYERWEGELIN 1955) als mit den zeitlich aufwendigen Verfahren der mikroskopischen Gewebeanalyse. Das Prinzip dieser Methoden beruht darauf, Gefügeeigenschaften des Holzes zu erfassen, die mit dessen Rohdichte hoch korreliert sind.

Das am weitesten verbreitete und standardisierte Verfahren ist die Röntgendensitometrie. Detaillierte Beschreibungen der Methode finden sich bei H. POLGE (1965, 1966) sowie bei F. SCHWEINGRUBER et al. (1978) und bei O. LENZ et al. (1976).

Im folgenden werden deshalb nur Grundzüge und die Besonderheiten einer neuen Ausgabereinheit an der STATION DE RECHERCHES SUR LA QUALITE DES BOIS am CENTRE NATIONAL DE RECHERCHES FORESTIERES in Nancy besprochen, an der sämtliche Arbeiten dieser Untersuchung durchgeführt wurden.

Mit den oben beschriebenen Proben wurden zunächst Röntgennegative, im folgenden auch Radiographien genannt, angefertigt. Dazu wurden sie im Kontakt mit dem Röntgenfilm ca. 2 m unter einer Röntgenröhre exponiert. Bei die-

ser Entfernung kann man ausreichende Parallelität der Strahlung annehmen, so daß - soweit die Faserrichtung der Proben exakt senkrecht zur Filmoberfläche verläuft - die notwendige Schärfe der Aufnahmen gewährleistet ist.

Bei diesen Aufnahmen wurde jeweils ein Referenzkeil aus Kunststoff, dessen Dichtestufen sehr genau bekannt sind, mitgeröntgt, so daß eine spätere Kalibrierung des Mikrodensitometers für jede Radiographie getrennt möglich ist. Diese Maßnahme ist notwendig, da eventuelle feine Unterschiede in der Emulsion des Filmes oder bei der Entwicklung Dichteunterschiede zwischen Proben verschiedener Filme vortäuschen und damit zu einem systematischen Fehler führen können.

Die anschließende Auswertung der Radiographien erfolgte mit einem Mikrodensitometer der Firma Joyce-Loebl. Das Gerät basiert auf einem Doppel-Strahl-Lichtsystem, d.h. von einer einzigen Lichtquelle werden ein Meß- und ein Referenzstrahl gleicher Intensität erzeugt, die in einem sehr schnellen Wechsel von einem Photo-Multiplikator registriert werden. Sind die beiden Strahlen - aufgrund von Extinktion des Meßstrahls - von unterschiedlicher Intensität, wird ein Servomotor angesteuert, der einen Graukeil im Referenzstrahl bewegt, bis dieser den gleichen Wert wie der Meßstrahl besitzt. Auf diese Weise erreicht man einen kontinuierlichen Nullabgleich, bei dem die Position des Graukeils ein genaues Maß für die optische Dichte vs. die Lichtdurchlässigkeit der Probe darstellt.

Über eine Optik und ein Meßfenster wird der zu untersuchende Probenausschnitt bestimmt. In diesem Fall betrug dessen Ausdehnung 1 mm in tangentialer und 20 µm in radialer Richtung.

Die Messung erfolgte in der Weise, daß die Präparate in radialer Richtung diskret im Abstand von 25 µm über den Meßstrahl geführt wurden. Nach entsprechender Eichung wurden die absoluten Meßwerte auf zweierlei Weise aufgezeichnet: Zum einen analog mit Hilfe eines externen Linienschreibers (vgl. Abb. 3),

zum anderen digital mit Hilfe eines Fernschreibers, der sowohl einen Kontrollausdruck als auch Lochstreifen, also Daten in maschinenlesbarer Form, produziert. Nach Abschluß der Messung eines Jahresrings berechnet das Gerät außerdem minimale, maximale und mittlere Dichte einschließlich deren Standardabweichung sowie das Dichteintegral und die Jahrringbreite.

Abbildung 3 zeigt das vollständige Densitogramm einer Einzelprobe für alle untersuchten Jahre.

Deutlich sichtbar sind Unregelmäßigkeiten im Spätholzbereich einzelner Jahre. Besonders augenfällig sind sie in den Jahren 1976, 1977 und 1979. Wie später gezeigt wird (vgl. Abbildung 8 bis 11), haben diese Dichteunterschiede ihre Ursache in einer signifikanten Veränderung der entsprechenden Zellquerschnitte und sind auch einer dendroklimatologischen Interpretation zugänglich.

Abbildung 4 zeigt das mittlere Dichteprofil aus den 20 Proben der Kernuntersuchung für das Jahr 1976. Die Abszisse ist stark vergrößert und in relativen Einheiten angegeben. Diese Standardisierung ist notwendig, denn die einzelnen Proben unterscheiden sich in ihrer absoluten Jahrringbreite. Da die Unregelmäßigkeiten in den Einzelproben nicht exakt die gleiche relative Lage besitzen, kommt es für den Fall der hier betrachteten Dichte durch die Mittelbildung zu einer Verwischung des deutlichen Effektes, den die Einzelproben zeigen. (Nicht so, wie im folgenden Kapitel zu zeigen sein wird, wenn man die Zelldimensionen betrachtet.) Einzig im Jahrring 1976 ist das Dichteband auch in der Mittelkurve noch in Form eines echten 'Peaks' zu sehen.

Allerdings unterscheiden sich die mittleren Dichteprofile der einzelnen Jahre deutlich in ihrer Form. Die in Abbildung 4 und 5 dargestellten Unterschiede zwischen den einzelnen Jahresmittelkurven und der Gesamtmittelkurve lassen sich auf direktem Wege statistisch sichern (vgl. den an den entsprechenden Stellen

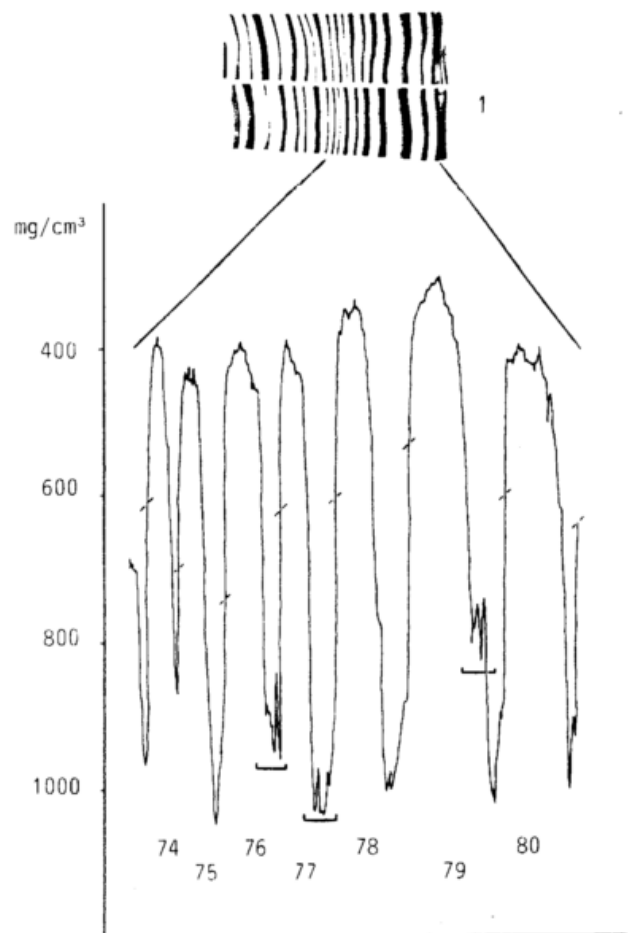


Abb. 3: Vollständiges Dichteprofil einer Einzelprobe  
 ( — Jahrringgrenze;  
 — Unregelmäßigkeiten in der jährlichen Dichtestruktur,  
 1 Kontaktkopie einer Radiographie)

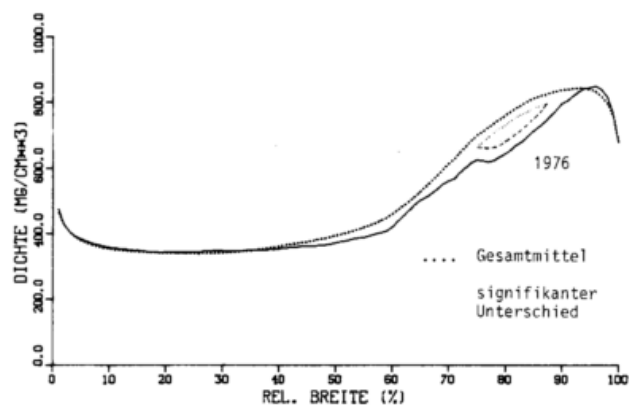


Abb. 4: Mittleres Dichteprofil für das Jahr 1976

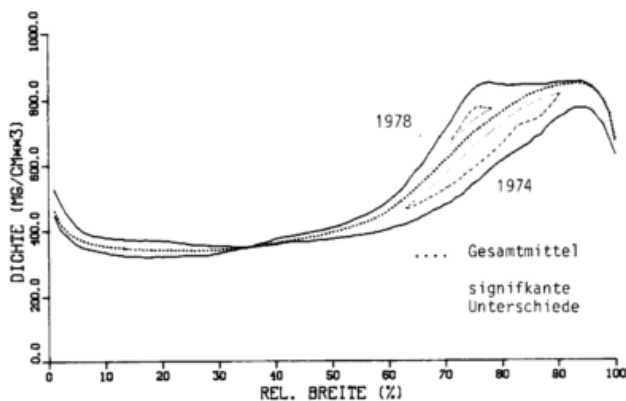


Abb. 5: Mittlere Dichteprofile für die Jahre 1974 und 1978

len im Abstand von je 3 Standardfehlern des Mittelwertes eingezeichneten Vertrauensbereich der Kurven), aber auch für die übrigen Jahre sind die Abweichungen, wie in den beiden folgenden Kapiteln gezeigt wird, bedeutsam.

### 5.3 Die mikroskopische Analyse

Im Mittelpunkt der Betrachtungsweise dieser Arbeit stehen die Dimensionen von Tracheiden. Diese sind letztlich konstitutiv für das äussere Erscheinungsbild eines Jahrrings, wie es z.B. auch in der Strukturanalyse mit Hilfe der röntgendensitometrischen Methode im vorangegangenen Kapitel zum Ausdruck kommt. Ziel ist es, die im vorigen Kapitel angedeuteten und in den folgenden zwei Mikrophotos sehr deutlich sichtbaren Unregelmäßigkeiten innerhalb einzelner Jahrringe zu quantifizieren, aber auch die mittleren Verhältnisse darzustellen.

Bei J. DIAZ-VAZ OLMEDO (1974; DIAZ-VAZ et al. 1975) finden sich erstmals Kurven, die die radiale und tangentielle Variation des Zellmens und der Doppelzellwandstärke quantitativ beschreiben und auf nennenswertem Stichprobenumfang beruhen.

Er verwendet einen, in Anlehnung an das Gerät des U.S. Forest Products Laboratory

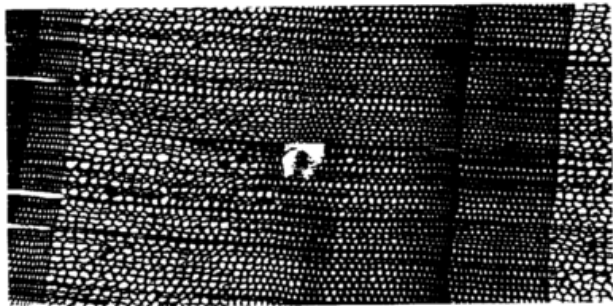


Abb. 6: Mikrophoto eines Jahrrings aus dem Jahre 1975

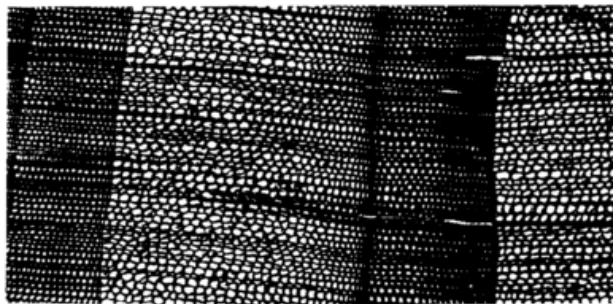


Abb. 7: Mikrophoto eines Jahrrings aus dem Jahre 1976

selbst entwickelten Linearmikrometer, der eine relativ schnelle Erfassung der Zelldimensionen erlaubt.

Die mikroskopische Analyse dieser Arbeit wurde mit demselben Gerät durchgeführt. Hier sei das Prinzip der Methode nur kurz angerissen; eine ausführliche Beschreibung findet sich bei J. DIAZ-VAZ OLMEDO (1974).

Bei dem Linearmikrometer handelt es sich um ein Auflichtmikroskop, von dem die Bewegung des Kreuztisches in X-Achsen-Richtung mit Hilfe eines Winkelcodierers registriert wird. Auf Knopfdruck läßt sich so dessen Position auf einem entsprechenden Ausgabegerät aufzeichnen. Die Messung erfolgt nun in der Weise, daß die Endpunkte des zu vermessenden Objektes - etwa die Aussenkanten einer Doppelzellwand - nacheinander mit einer Meßmarke, einem Fadenkreuz im Okular des Mikroskops, zur Deckung gebracht werden. In jedem Fall wird die Position des Kreuztisches registriert und aus der Differenz der beiden Werte läßt sich die vermesse-

ne Strecke bestimmen.

Zur Abschätzung des Meßfehlers wurden mehrere Meßserien an einer Strichplatte mit einer 10- $\mu\text{m}$  Teilung durchgeführt. Nach 100- bzw. 98maliger Messung ergab sich ein mittlerer Meßwert von 9.89 bzw. 9.95  $\mu\text{m}$  und eine Standardabweichung von 0.45 und 0.46  $\mu\text{m}$ . Die gemessenen Extremwerte waren 8.3 und 8.9 bzw. 10.8 und 11  $\mu\text{m}$ . Der mittlere Fehler einer Messung, der seine Ursachen sowohl im Gerät als auch im Beobachter hat, läßt sich also mit 0.5  $\mu\text{m}$  angeben.

Zur Auswertung kamen von 5 Bäumen jeweils die 4 Proben aus 0.3 m Höhe. Es wurden in jeder Probe jeweils 10 Zellreihen vermessen, bei 20 Präparaten und 8 Jahren also insgesamt 1600 Zellreihen.

Erhoben wurde für jede Zellreihe die Zellzahl sowie für jede Zelle entlang einer solchen Reihe das radiale Zellumen sowie die radiale Doppelzellwandstärke.

Die Messungen wurden bei 400facher Vergrößerung entlang der Mittelachse der Zellen durchgeführt. Bei der Bestimmung der Wandstärke wurde zugunsten des geringeren Meßaufwandes folgende Vereinfachung vorgenommen: gemessen wurde der Abstand zwischen zwei benachbarten Lumina und dieser Wert jeweils einer Zelle als Doppelzellwandstärke zugeordnet.

Der Fehler, den man dabei begeht, wurde nicht näher bestimmt, doch dürften seine Auswirkungen auf die später berechneten Ausgleichskurven minimal sein, zumal die Mittellamelle im Auflicht bei den ungefärbten Präparaten nur sehr schwer und besonders im Frühholz oft auch gar nicht zu erkennen ist.

Die zehn Zellreihen je Probe wurden zufällig über die volle Breite des Präparates (ca. 1 cm) verteilt. Ausgenommen von Messungen waren Tracheidenreihen, die durch Harzkanäle unterbrochen sind und solche, die unmittelbar an Holzstrahlen angrenzen, denn zumindest deren Zellwandentwicklung unterscheidet sich systematisch von 'ungestörten' Zellen.

Die Mittelung dieser Rohdaten erfolgte auf verschiedene Arten. Für den Einzelvergleich

der Proben mit den densitometrischen Kurven wurde auf die einfachste Art innerhalb der Probe über die Zellzahl gemittelt, d.h. es wurden Mittel aus den jeweils 10 Werten der ersten, der zweiten, der dritten usw. Zelle der einzelnen Zellreihen gebildet. Da aber selbst innerhalb einer Probe die Zellzahlen der einzelnen Reihen nicht absolut gleich sind, führt dies am Ende des Jahrrings zu einem - allerdings vertretbaren - Fehler. Einzelheiten zu diesem Problem finden sich im Abschnitt 5.4 bei der Besprechung der Korrelation von röntgendensitometrischen und mikroskopischen Einzelkurven.

Für die Bildung von Mittelkurven einzelner Bäume oder des ganzen Kollektivs ist diese Methode aber nicht mehr geeignet, da sowohl die Zellzahl als auch die Jahrringbreite sowohl zwischen den Bäumen als auch zwischen den einzelnen Radien innerhalb eines Baumes beträchtlich schwanken können.

Deshalb wurde für alle 1600 Zellreihen die Lage der einzelnen Zellen in relative Werte - sowohl bezüglich der Zellzahl als auch bezüglich der Jahrringbreite - umgerechnet. Das bedeutet: Die jeweilige Zellzahl oder Länge einer Reihe wurde gleich hundert gesetzt und die einzelne Zelle entweder absolut (bei der relativen Zellzahl) oder gewichtet mit ihrem Durchmesser (bei der relativen Jahrringbreite) als Teil vom Hundert ausgedrückt. Ober dieser Teilung lassen sich nun im Abstand von jeweils einem Prozent die entsprechenden Parameter, Zellumen und Doppelzellwandstärke, 'abgreifen'. Man erhält so für jede Zellreihe 100 Werte, die in ihrer relativen Lage innerhalb des Jahrrings vergleichbar sind. Damit lassen sich nun problemlos Mittelwerte zwischen verschiedenen Radien und auch zwischen verschiedenen Bäumen bilden.

In den folgenden Abbildungen sind die Mittelkurven und die Rohdaten einer Probe aus dem Jahre 1976 dargestellt.

Die Rohdaten einer einzelnen Probe bilden das Phänomen der Dichtebänder deutlich sichtbar ab und geben eine Vorstellung über die Streuung zwischen den einzelnen vermessenen Zell-

reihen. Auch der allgemeine Trend der radialen Entwicklung von Zellumen und Doppelzellwandstärke ist gut sichtbar.

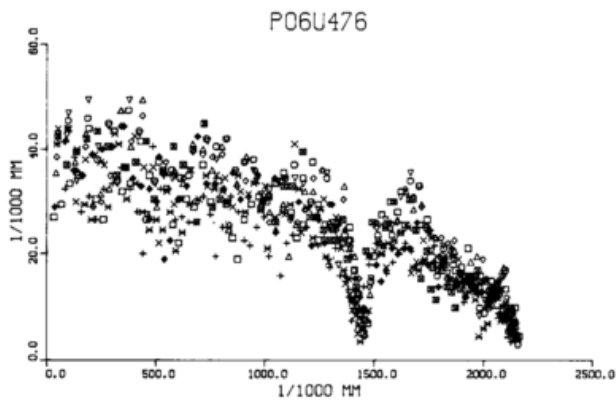


Abb. 8: Rohdaten der Zellumina einer Probe aus dem Jahre 1976

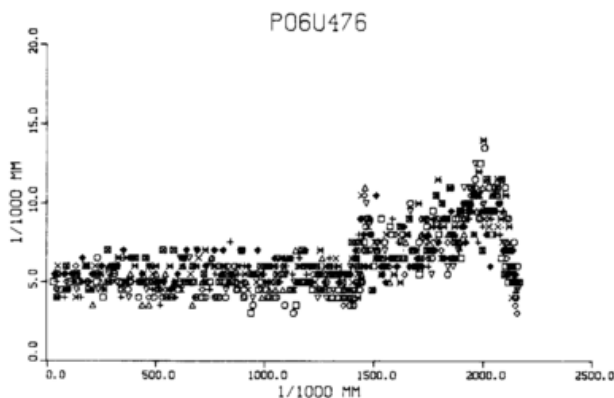


Abb. 9: Rohdaten der Doppelzellwandstärken einer Probe aus dem Jahre 1976

In allen Jahren (vgl. auch Abbildung 15) kommt es bei der radialen Entwicklung, insbesondere der Zellumina, zu klaren Abweichungen zwischen den Jahresmittelkurven und der Gesamtmittelkurve. Diese Unterschiede sind auf dem 1%-Niveau signifikant.

Während sich bei der Zellumenkurve wie in Abbildung 10 eigentlich immer mehrere Schnittpunkte zwischen den beiden Kurven ergeben, haben die Differenzen bei der Entwicklung der

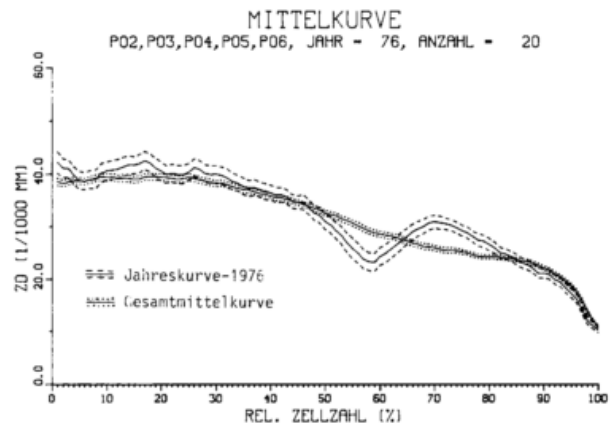


Abb. 10: Mittelkurven für die Entwicklung des Zelldurchmessers des Gesamtkollektivs

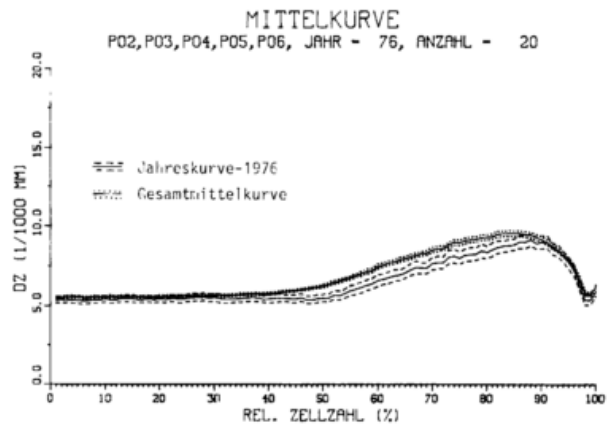


Abb. 11: Mittelkurven für die Entwicklung der Doppelzellwandstärken des Gesamtkollektivs

Doppelzellwandstärke einen anderen Charakter. Das Jahresmittel weicht i.d.R. gleichsinnig vom langjährigen Mittel ab. Die Doppelzellwandstärken im Jahr 1976 sind in der Zone zwischen 40 und 90 % der relativen Zellzahl signifikant kleiner als im langjährigen Mittel, ebenso im Jahr 1974. In umgekehrter Weise findet sich der Effekt in gleicher Deutlichkeit im Jahr 1981.

Die Abbildungen 10 und 11 zeigen, daß das Dichteband des Jahres 1976 ausschließlich durch eine Reduktion des Zellumens bedingt ist. Die Entwicklung der radialen Doppelzell-

wandstärke weist dagegen einen sehr ausgeglichenen Verlauf auf.

Die Gesamtmittelkurven der radialen Entwicklung für Zellumen und Doppelzellwandstärke zeigen einen sehr ausgeglichenen Verlauf. Offenbar genügt schon ein Zeitraum von 8 Jahren, daß sich die Unregelmäßigkeiten der einzelnen Jahre 'herausmitteln'.

Trotzdem dürfen die Kurven nicht über den Standort hinaus verallgemeinert werden. Für diesen sind sie allerdings durchaus repräsentativ, wie die Fehlergrenzen zeigen. Wie in Kapitel 6.6 zu zeigen sein wird, bestehen Abhängigkeiten zu äußeren Einflüssen, die auch im langjährigen Mittel einen standorttypischen Verlauf zeigen. Dieser wird sich auch in der Jahrringstruktur niederschlagen. Erst eine Mittelung solcher auf verschiedensten Standorten gewonnenen Daten kann die wirkliche arttypische Entwicklung der radialen Zellumina und Doppelzellwandstärken zeigen.

Diese Untersuchung zeigt umgekehrt, daß die Unregelmäßigkeiten in der Jahrringstruktur in der Nähe des Stammfußes noch deutlich ausgeprägt und statistisch signifikant sind. Man kann davon ausgehen, daß die beschriebenen Effekte mit wachsender Probehöhe am Stamm ausgeprägter und auch häufiger auftreten. Ein okularer Vergleich der Proben in den drei Stammhöhen bestätigt dies. Insbesondere die Jahrringe aus dem Internodium 1973/74 weisen z.T. ohne Mikroskop und Lupe deutlich sichtbare Dichtebänder auf. Auch die röntgendensitometrische Untersuchung dieser oberen Proben bildet das Phänomen unzweifelhaft ab.

## 5.4 Der Vergleich der Analyseergebnisse

### 5.4.1 Korrelation der Einzelproben

Verglichen wurden alle 140 Jahrringe, die sowohl mikroskopisch als auch röntgendensitometrisch untersucht wurden. Dazu wurden die mikroskopisch gemessenen Zellumina und Doppelzellwandstärken, wie in Kapitel 5.3 beschrieben, gemittelt und daraus in Anlehnung an J. DIAZ-VAZ OLMEDO (1974) der Zellwandante

teil berechnet.

Durch die unterschiedliche Anzahl der Zellen je Zellreihe und die Art der Mittelung ergibt sich ein geringfügiger Fehler am Ende eines jeden Jahrrings. Da aber mit der röntgendensitometrischen Methode eine exakte Bestimmung der Jahrringgrenze nicht möglich ist und damit zumindest der letzte Dichtewert ebenfalls mit einer nicht zu korrigierenden Abweichung behaftet ist, kann diese Ungenauigkeit hingenommen werden.

Das arithmetische Mittel aller 140 Korrelationskoeffizienten liegt bei  $r = 0.94$ . Auffällig ist, daß bei diesem Vergleich die Regressionskoeffizienten und die Verhältniszahlen von Dichte zu Zellwandanteil stark streuen. Dies ist ein Hinweis darauf, daß auch die Zellwanddichte zwischen den einzelnen Jahrringen deutlichen Schwankungen unterliegt. Ein direkter Nachweis für diesen Tatbestand wurde allerdings nicht geführt.

Im allgemeinen sind die Beziehungen zwischen Zellwandanteil und Dichte sehr straff. Niedrige Korrelationskoeffizienten ergeben sich dadurch, daß die 'röntgendensitometrische' von der 'mikroskopischen Jahrringbreite' in größerem Maße abweicht. Dies läßt sich in jedem Fall durch Unregelmäßigkeiten, wie etwa nicht senkrecht zur Jahrringgrenze verlaufende Fasern etc. erklären.

### 5.4.2 Korrelation der Mittelkurven

Ebenso wie für die Einzelproben wurde auch eine Korrelationsrechnung für die Jahresmittelkurven und das Gesamtmittel durchgeführt. Dazu wurde für die mikroskopische Seite die Lage der einzelnen Zellen, für die densitometrische Seite die Position der Meßpunkte in relative Werte bezüglich der Jahrringbreite umgerechnet. So ergeben sich jeweils 100 Werte für den Zellwandanteil und die Dichte. Diese sind gebildet für die Jahresmittelkurven aus jeweils 200 Zellreihen bzw. 20 Meßserien und für die Gesamtmittelkurve aus 1.400 Zellreihen respektive 140 Meßserien. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 dargestellt.

Mit Ausnahme des Jahres 1974 ergeben sich sehr gute Übereinstimmungen.

Tab. 2: Korrelations- und Regressionskoeffizienten zwischen den Mittelkurven des Zellwandanteils und der Dichte

Jahr	Korrelationskoeffizient	Regressionskoeffizient	y-Achsen-Abschnitt	Standardfehler des Regr. Koeffizienten
1974	0.946	1520.4	-56.5	52.8
1975	0.984	1718.7	131.3	31.5
1976	0.978	1611.7	-100.6	34.4
1977	0.992	1707.9	-144.4	22.4
1978	0.983	1772.1	-172.6	33.2
1979	0.987	1812.9	-203.3	30.7
1980	0.986	1739.2	-170.9	29.9
74-81	0.984	1701.2	-147.4	31.2

Dies zeigt, daß die in Kapitel 5.2 entwickelten Dichtekurven durchaus repräsentativ und die Unterschiede in ihrer Form in jedem Fall bedeutsam sind, denn diese resultieren aus den nachgewiesenermaßen signifikanten Abweichungen der Zelldimensionen.

Tab. 3: Matrix der einfachen Korrelationskoeffizienten zwischen den jahrringbeschreibenden Parametern

	Z	J	D	MZW	MZD	MDZ	ZWMIN	ZDMIN	DZMIN	ZWMAX	ZDMAX	DZMAX
Zellzahl												
Jahrringbreite	0.9193											
Doppelzellwandstärke	0.8826	0.8861										
Mittl. Zellwandanteil	0.0915	0.0811	0.4896									
Mittl. Zelldurchmesser	-0.0322	0.3735	0.1551	-0.0289								
Mittl. Doppelzellwandstärke	0.0745	0.2266	0.5188	0.9148	0.3717							
Min. Zellwandanteil	-0.1063	-0.0663	0.1669	0.5849	0.0539	0.5612						
Min. Zelldurchmesser	-0.0444	0.0440	0.1027	0.2443	0.1992	0.3073	0.2214					
Min. Doppelzellwandstärke	-0.0822	0.0513	0.2318	0.5809	0.2811	0.6484	0.8138	0.4060				
Max. Zellwandanteil	0.0451	0.0673	0.2860	0.5533	0.0693	0.5424	0.1364	-0.0487	0.1665			
Max. Zelldurchmesser	0.0600	0.3889	0.2326	0.0511	0.8159	0.3740	0.0616	0.1360	0.2829	0.1001		
Max. Doppelzellwandstärke	0.1594	0.2383	0.4508	0.6498	0.2345	0.6989	0.1155	0.1496	0.2141	0.6965	0.2072	

Umgekehrt kann man aus den hohen Korrelationskoeffizienten auf die Brauchbarkeit des Rechteckmodells zur Berechnung des Zellwandanteils schließen. Eine Fehlerrechnung für den Zellwandanteil nach dem Fehlerfortpflanzungsgesetz läßt sich nicht durchführen, denn die bestimmenden Größen sind nicht vollständig unab-

hängig voneinander (SACHS 1972).

## 5.5 Die Auswertung der globalen Jahrringparameter

### 5.5.1 Interkorrelation jahrringbeschreibender Parameter

Für die 1.600 analysierten Zellreihen wurden jeweils 12 jahrringbeschreibende Parameter gebildet und deren Interkorrelationen mit Hilfe einfacher Korrelationskoeffizienten untersucht.

Niedrige Koeffizienten geben Hinweise auf die Unabhängigkeit der einzelnen Jahrringparameter. Kann man Witterungseinflüsse auf mehrere dieser Größen nachweisen und beschreiben, so läßt sich die Sicherheit dendroklimatologischer Aussagen erhöhen.

Betrachtet man die Größen der Reihe nach, ergibt sich Tabelle 3.

Zellzahl, Jahrringbreite und Doppelzellwandstärke sind sehr hoch miteinander korreliert. Das bedeutet, daß die Jahrringbreite in erster Linie durch die Anzahl und nicht durch die Dimensionen der Zellen bestimmt wird. Desweiteren, daß eine Veränderung der Zellzahl eng mit einer Änderung der Doppelzellwand-

stärke gekoppelt ist, d.h. daß Variationen in der Jahrringbreite überwiegend im Spätholz bedingt sind. Hohe Korrelationen ergeben sich noch zwischen der mittleren Doppelzellwandstärke und dem mittleren Zellwandanteil, der minimalen Doppelzellwandstärke und dem minimalen Zellwandanteil und zwischen maximalem und mittlerem Zelldurchmesser.

Die ersten beiden Fälle zeigen, daß Variationen der Doppelzellwandstärke einen größeren Einfluß auf den mittleren und minimalen Zellwandanteil haben als der Zelldurchmesser. Nicht so straff ist die Beziehung, wenn es sich um den maximalen Wandanteil handelt. Die Korrelation zwischen maximalem und mittlerem Zelldurchmesser bestätigt lediglich die Eigenschaft des arithmetischen Mittels, sehr empfindlich auf Variationen der Extrema zu reagieren.

Straffe Zusammenhänge treten i.d.R. dort auf, wo funktionale Beziehungen bestehen und die Variation eines Faktors dominiert (z.B. Jahrringbreite = Zellzahl · Mittlerer Zelldurchmesser). Die Berechnung von multiplen und partiellen Korrelationskoeffizienten läßt dies klar zu Tage treten. Beispielhaft seien genannt der multiple Korrelationskoeffizient zwischen Jahrringbreite und Zellzahl mit mittlerem Zelldurchmesser  $r_{J,Z}^{MZD} = 0.98$ , die partiellen Koeffizienten zwischen Jahrringbreite und Zellzahl ohne mittleren Zelldurchmesser  $r_{J,Z}^{MZD} = 0.99$ , zwischen Jahrringbreite und mittlerem Zelldurchmesser ohne Zellzahl  $r_{J}^{MZD,Z} = 0.97$  und zwischen Zellwandanteil und mittlerer Doppelzellwandstärke ohne mittleren Zelldurchmesser  $r_{ZEWA}^{MDZ,MZD} = 0.99$ .

Interessanter für dendroklimatologische Überlegungen sind die Größen, die keinen Zusammenhang aufweisen. Das sind etwa die Zellzahl und der mittlere Zelldurchmesser ( $r = -0.03$ ) oder die Jahrringbreite und der maximale Zellwandanteil ( $r = 0.07$ ). Das bedeutet, daß sich bei Kenntnis der Witterungseinflüsse mehrere Größen desselben Jahrrings unabhängig voneinander für dendroklimatologische Rekon-

struktionen verwenden lassen.

#### 5.5.2 Varianzanalytische Auswertung jahrringbeschreibender Parameter

Die Variation bestimmter Parameter ist i.d.R. durch verschiedene Einflußfaktoren bestimmt. Das mathematische Verfahren, das Aussagen über die Signifikanz dieser Einflußfaktoren und auch über ihren Anteil an der Gesamtvarianz erlaubt, ist die Varianzanalyse. Grundlage für die Varianzanalyse ist ein lineares Modell. Das besagt, daß sich die Varianzen, die sich den einzelnen Faktoren und deren Wechselwirkungen zuordnen lassen, addieren. Direkt überprüfbar ist diese Annahme nicht.

Weitere Voraussetzungen sind die Normalverteilung und die Varianzhomogenität der zu vergleichenden Gruppen.

Die im vorausgehenden Kapitel beschriebenen Jahrringglobalparameter stammen aus verschiedenen Jahren, von verschiedenen Bäumen und innerhalb der Bäume aus verschiedenen Radien. Es liegt nahe, mit diesen Größen eine Varianzanalyse zu rechnen und zu versuchen, diesen drei kontrollierten Einflußfaktoren Varianzanteile zuzuordnen.

Eine solche Analyse der Daten wurde mit dem Programm P8V des Programmpakets BMDP (Biomedical Computer Programs) durchgeführt (BOLLINGER et al. 1983).

Gerechnet wurde ein Modell mit zufälligen Effekten. Abhängige Variable war der jeweilige Jahrringglobalparameter (Zellzahl, Jahrringbreite, ...), unabhängige Variable waren die verschiedenen Jahre (8 Merkmalsausprägungen), die Bäume (5 Merkmalsausprägungen), die Radien (4 Merkmalsausprägungen) und die jeweils 10 Messungen je Probe. So ergibt sich ein Kollektiv von jeweils 1600 Werten. Die einzelnen Zellen sind, wie es das Programm verlangt, mit gleichen Häufigkeiten besetzt.

Da die einzelnen Faktoren nicht als unabhängig voneinander angenommen werden können, müssen sie als verschiedene Stufen eines Meßwiederholungsfaktors angesehen werden. Bei der

Mehrfachmessung auf jeder Probe handelt es sich allerdings nicht um eine echte Meßwiederholung, denn die Merkmalsausprägungen auf dieser Stufe sind hoch miteinander korreliert. Dies wird in der Tabelle der relativen Varianzanteile deutlich, denn der Anteil dieses Faktors (Cases) ist sehr klein, in den meisten Fällen ist er null. Es ergibt sich ein (10x)8x5x4 Design, wobei der Faktor Radius in den Faktor Baum geschachtelt ('nested') ist.

Die Gesamtvarianz wird nun aufgespalten nach 4 Haupteffekten, 5 Interaktionen 1. Ordnung und zwei Interaktionen 2. Ordnung, wobei die zweite Interaktion 2. Ordnung die Rest- oder Fehlervarianz liefert. Aus den mittleren Quadratsummen dieser Quellen und einem dazugehörigen Gleichungssystem lassen sich die absoluten Schätzwerte der entsprechenden Varianzkomponenten berechnen. Konfidenzintervalle für diese Schätzwerte liefert das Programm nicht.

Negative Varianzkomponenten sind durch die Berechnungsart möglich, können hier aber nicht

näher erläutert werden. Bis auf eine Ausnahme sind sie aber sehr klein und damit bedeutungslos.

Dendroklimatologisch bedeutsam sind solche Parameter, die einen hohen Varianzanteil zwischen den Jahren aufweisen. Dies sind im wesentlichen der Zellwandanteil und die mittlere Doppelzellwandstärke. Bei beiden läßt sich mehr als 30% der Varianz durch die Unterschiede zwischen den Jahren erklären. Beim maximalen Zellwandanteil sind es dagegen nur 12%. Dies ist die Größe, die der maximalen Dichte, d.h. dem Parameter mit dem momentan in der Dendroklimatologie die besten Rekonstruktionen möglich sind, entspricht.

Da eine intensive kleinräumige standörtliche Differenzierung auszuschließen ist, geben hohe Varianzanteile zwischen den Bäumen Hinweise auf die erbliche Determination dieser Größen. Hier sind der mittlere und der maximale Zelldurchmesser und die eng damit verknüpften Zellumina zu nennen.

Parameter, bei denen der größte Varianzanteil

Tab. 4: Varianzanteile für 15 jahrringbeschreibende Parameter (Angaben in %)

	Cases	Jahr	Baum	Radius	CJ	CB	JB	CR	JR	CJB	CJR
Zellzahl	-0.0	6.3	11.4	42.8	0.1	0.0	14.8	-0.1	21.1	-0.1	3.7
Jahrringbreite	0.0	8.2	10.1	44.7	0.0	0.0	16.4	-0.0	19.5	0.0	1.1
Doppelzellwand	0.0	19.1	8.8	31.0	-0.1	0.1	15.5	-0.1	18.4	0.2	7.1
Zellwandanteil	0.0	35.6	-5.2	20.1	-0.0	0.0	3.6	-0.5	18.0	0.5	27.8
Mittlerer Zelldurchmesser	-0.0	3.3	71.8	2.8	0.3	-0.0	4.7	-0.4	5.5	-0.4	12.6
Minimaler Zelldurchmesser	0.2	9.6	3.7	8.1	-0.3	0.3	1.6	0.3	3.9	-2.4	75.0
Maximaler Zelldurchmesser	0.1	5.2	55.4	2.5	-0.4	-0.2	2.8	0.5	5.0	0.8	28.4
Mittlere Doppelzellwandstärke	0.2	31.2	10.4	16.9	-0.1	0.1	2.1	-0.5	14.6	0.2	24.9
Minimale Doppelzellwandstärke	0.4	8.5	-0.4	41.2	0.4	0.0	5.0	0.2	6.2	0.1	38.3
Maximale Doppelzellwandstärke	-0.1	22.0	7.9	6.0	0.3	0.2	5.5	-0.9	11.6	0.4	47.0
Mittleres Zellumen	-0.0	4.1	64.4	4.0	0.2	0.0	5.8	-0.4	7.6	-0.4	14.9
Minimales Zellumen	0.3	6.2	0.2	4.0	0.4	-0.5	0.3	1.5	3.2	0.7	83.6
Maximales Zellumen	0.1	5.1	53.0	2.5	-0.4	-0.2	3.1	0.6	4.9	0.9	30.5
Minimaler Zellwandanteil	1.5	3.7	-10.3	50.7	-0.7	-0.7	5.9	0.7	10.3	0.7	38.2
Maximaler Zellwandanteil	-0.2	12.3	3.0	6.8	1.4	-0.2	0.8	-1.0	13.1	3.0	61.0

zwischen den Rädien zu finden ist, weisen offenbar eine hohe Sensibilität gegenüber der Entnahmestelle im Baum auf.

Nach den Ergebnissen dieser Varianzanalyse müßten sich zumindest auf vergleichbaren Standorten für dendroklimatologische Rekonstruktionen mit den jahrringbeschreibenden Größen Zellwandanteil, mittlere und maximale Doppelzellwandstärke die besten Ergebnisse erzielen lassen.

Die Größen Zelldurchmesser (und Zellumen) sind als Jahrringglobalparameter nicht von Belang, denn nur der kleinste Teil der Variabilität wird durch die Unterschiede zwischen den Jahren hervorgerufen. (Daß man sie aber dennoch zur Rekonstruktion von intra-annuellen Witterungsschwankungen benutzen kann, wird in Kapitel 6 gezeigt).

Insbesondere Zellzahl und Jahrringbreite, aber auch noch weitere Größen, weisen offenbar eine hohe Sensibilität gegenüber der Entnahmestelle am Stamm auf. Wo immer möglich, sollte diese Tatsache bei der Probeentnahme berücksichtigt werden.

## 6 DIE DENDROKLIMATOLOGISCHE INTERPRETATION DER JAHRINGSTRUKTUR (Material und Methode II)

### 6.1 Das Verbreitungsgebiet der Gemeinen Kiefer

Die Gattung *Pinus* ist mit 105 beschriebenen Arten vom Äquator (Sumatra) bis zur polaren Waldgrenze auf der gesamten Nordhalbkugel zu finden (MIROV 1967).

Von allen europäischen Baumarten hat die Gemeine Kiefer (*Pinus silvestris* L.) das größte Areal und zugleich die weiteste Vertikalverbreitung (MAYER 1980). Sie besiedelt das weiteste Verbreitungsgebiet von allen Kiefernarten überhaupt (MIROV 1967).

Das natürliche Areal der Gemeinen Kiefer erstreckt sich über Regionen mit sehr verschiedenen klimatischen Bedingungen. Dies hat zu einer Vielzahl von Subspezies, Rassen und Ökotypen geführt.

Trotz des insgesamt sehr großen Verbreitungsgebietes ist die Kiefer oft nur auf extremen Standorten zu finden. Dies ist auf den Konkurrenzdruck anderer Baumarten (vgl. Kapitel 4.4), namentlich der Buche, zurückzuführen. Das als ausgeprägte Lichtbaumart äußerst geringe Durchsetzungsvermögen - selbst gegen andere Lichtbaumarten - in der Jugend führt dazu, daß die Gemeine Kiefer in der submontanen Stufe Mitteleuropas nur auf Standorten weit ab ihres eigenen physiologischen Optimums vorkommt.

Dies prädestiniert die Baumart für dendroklimatologische Untersuchungen, zumal sie auf sehr verschiedenen extremen Standorten siedelt.

### 6.2 Der Standort

Im 4. Kapitel wurde eine Betrachtungsweise vorgeschlagen, die eine möglichst weitreichende Kontrolle der Umwelteinflüsse auf das Wachstum von Baum und Bestand notwendig macht. Der Standort, auf dem das Meteorologische Institut Langzeitmessungen der verschiedensten Klimaparameter vornimmt (GARTHE 1985, GARTHE, JAEGER, KESSLER 1985; JAEGER 1978, 1984 a+b; JAEGER, KESSLER 1980; KESSLER 1985; KESSLER, JAEGER, SCHOTT 1979; SCHOTT 1980), ist sowohl aus ertragskundlicher (KÖNSTLE, ULLRICH 1976; KÖNSTLE et al. 1979) wie auch aus bodenkundlicher Sicht (SCHÄFER 1977; HÄDRICH 1979 a+b; TROBY 1983) sehr gut untersucht. Darüber hinaus muß er, wie im folgenden zu zeigen sein wird, als Extremstandort mit allen Vorteilen für dendroklimatologische Untersuchungen gelten (vgl. Kapitel 4.4 und 6.1).

#### 6.2.1 Geographische Lage

Die Versuchsstation Hartheim liegt etwa 20 km südwestlich von Freiburg in der Rheinebene. Der Bestand, in dem sich die Meßstellen befinden und aus dem auch die Probestämme entnommen wurden, ist ungefähr 1 km westlich von Hartheim im Gemeindewald gelegen. Die geo-

graphischen Koordinaten der Station sind 47°56' n.B. und 7°36' ö.L. (JAEGER 1978). Das Gelände gehört zur holozänen Rheinaue, die zusammen mit der höher liegenden pleistozänen Niederterrasse von Istein bis Sasbach das 'Trockengebiet Oberrhein' bildet. Es handelt sich um ehemaliges Überschwemmungsgebiet des Rheins und ist von flachen, langgestreckten Mulden, trockengefallenen Seitenarmen des Flusses, durchzogen. Das Relief ist nahezu eben; die Höhe über NN beträgt ca. 205 m. (SCHÄFER 1977)

### 6.2.2 Das Klima

Das Klima des südlichen Oberrheingebietes ist im wesentlichen durch hohe Temperaturen und geringe Niederschläge gekennzeichnet. Die Jahresmitteltemperatur liegt bei 10°C. Damit gehört das Gebiet zu den wärmsten in Deutschland.

Temperaturspitzen treten sowohl im Juli wie auch im August auf. Im langjährigen Mittel erweist sich der Juli als der heißeste Monat. Die kältesten Monate haben immer noch eine positive Durchschnittstemperatur. Das langjährige Mittel der jährlichen Niederschlagssummen in der Rheinaue beträgt, bedingt durch die Lage im Regenschatten der Vogesen, nur ca. 650 mm. Dabei fällt der größte Teil dieser Niederschläge mit etwa 400 mm innerhalb der Monate von April bis September, mit hin während der Vegetationsperiode. Sehr charakteristisch ist dabei ein Wechsel von Niederschlagsspitzen und Trockenphasen. Der Eindruck des langjährigen Mittels darf dabei allerdings nicht über die Variation des Zeitpunktes, wann diese eintreten, hinwegtäuschen.

### 6.2.3 Boden und standörtliche Besonderheiten

Die Boden und Standortverhältnisse sind durch die Rheinkorrektur von Tulla im letzten Jahrhundert geprägt. Die Begradigung und Eindeichung des Flußlaufes hatte eine erhebliche Absenkung des Grundwasserspiegels in der ehemals periodisch überfluteten Rheinaue zur

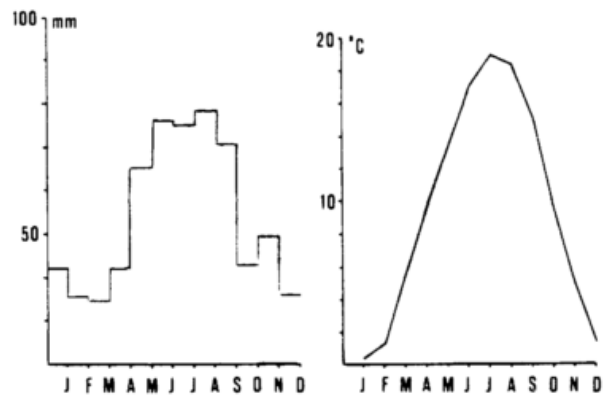


Abb. 12: Langjährige monatliche Mittelwerte für Niederschlag und Temperatur in Hartheim

Folge. Der Bau des Rheinseitenkanals verstärkte diesen Effekt noch, so daß heute erst 7 m unter Flur Grundwasser zu finden ist.

Dies hat den Bodenwasserhaushalt und die Bodenentwicklung entscheidend verändert. Ausgangsmaterial für die Bodenbildung sind fluviatile Sedimente aus dem Holozän, deren größter Anteil aus Quarz (60%) und Carbonaten (30%) besteht. Der Untergrund, ein Gemenge aus Geröll und Sand, ist von einer feinsandig-schluffigen Deckschicht wechselnder Mächtigkeit überlagert. (SCHÄFER 1977)

Nach Wegfall der Überschlückung und des Grundwassereinflusses findet heute eine rein terrestrische Entwicklung von einer Kalkpatermia zu einer Zweischicht-Pararendzina hin statt.

Durch Vollumbruch ist der Oberboden stark homogenisiert und mit humosen Bestandteilen vermischt.

Die Humusform unter Kiefer ist Mull bis mullartiger Moder. Der Standort ist als physiologisch flach- bis mittelgründig anzusprechen. Die Deckschicht ist sehr gut, der Kies nur mäßig durchwurzelbar.

Die Nährstoffversorgung ist einseitig: Ca und Mg sind sehr gut, N und P sind mäßig und K ist schlecht verfügbar.

Der Wasserhaushalt ist als 'trocken' einzustufen (HÄDRICH 1979a). Da ihm in zweifacher Hinsicht, nämlich sowohl bei der Wasser- als auch bei der Nährstoffversorgung (SCHÄFER 1977), besondere Bedeutung zukommt, seien

seine Grundzüge hier genauer beschrieben: "Trotz relativ geringer Niederschlagsmengen im Winter wird alljährlich der Bodenwasservorrat zwischen Oktober und März bis etwa Feldkapazität (31.4 Vol%) aufgefüllt. Das Auf und Ab der Kurven im Winter resultiert aus der nicht völlig eingestellten Evapotranspiration.

Trotz zunehmendem Niederschlag verstärkt sich gegen den Sommer hin durch zunehmende Erwärmung die Evapotranspiration, so daß der Bodenwasservorrat ab März deutlich abnimmt, immer unterbrochen durch kurzfristigen Anstieg nach Regenfällen. Im Durchschnitt der Meßjahre bewegen sich die Bodenwasservorräte der Deckschicht in den Monaten Juli bis September in der Nähe des permanenten Welkepunktes (11.7 Vol%). Es hat sich gezeigt, daß die Modifizierung dieser charakteristischen Vorratshaltung der Deckschicht nicht so sehr von der winterlichen Wiederaufsättigung abhängt - diese war in allen Jahren realisiert - sondern mehr vom sommerlichen Niederschlags- und Verdunstungsgeschehen." (HÄDRICH 1979b)

Zwei Komponenten sind es also, die im wesentlichen den Bodenwasserhaushalt bestimmen: Niederschlag und Verdunstung. Versickerung und kapillarer Aufstieg sowie horizontale Zu- oder Abflüsse spielen keine Rolle. Die Abschätzung der tatsächlichen Verdunstung über einer natürlichen Oberfläche ist problematisch und läßt sich nur mit hohem apparativem Aufwand bewerkstelligen. Das Meteorologische Institut nimmt Bestimmungen der Evapotranspiration nach der Wärmehaushaltsmethode vor.

R. SCHOTT (1980) bestimmte für die Meßkampagne 1974/1975 eine annähernd ausgeglichene Wasserbilanz für den Standort:

$$N + \Delta BW - V = 0$$

Noch verbleibende Diskrepanzen führt er auf die unzureichende Bestimmung der Bodenfeuchte(änderung) zurück.

Neuere Berechnungen mit einem wesentlich

größeren Datenkollektiv führen sogar zu einer negativen Wasserbilanz, d.h. es wird mehr verdunstet als fallender Niederschlag niedergeht (GARTHE 1985). Da ein Grundwasseranschluß der Vegetation ausgeschlossen ist, ist nach Erklärungsmöglichkeiten etwa bei anderen Formen des Niederschlags zu suchen. So weist die Klimastation des nahegelegenen Fliegerhorstes Bremgarten mehr Nebeltage auf als z.B. Hamburg. Eine endgültige Antwort auf diese Frage steht noch aus. Die Verdunstungsberechnungen sind jedoch als zuverlässig anzusehen.

So läßt sich aber in jedem Fall sagen, daß auf diesem Standort praktisch keine Versickerung vorkommt. Dies bestätigt die Beobachtungen von G. SCHÄFER (1977) und F. HÄDRICH (1979b), daß die gesamten Wasserumsätze in der Deckschicht oberhalb des Porensprungs stattfinden.

Die Folgen der Tulla'schen Rheinkorrektion hatten auch für die Entwicklung der Vegetation nachhaltige Konsequenzen.

Ein kurzzeitiger Aufschwung der Auewälder, bedingt durch die Möglichkeit einer geregelten Forstwirtschaft, wurde bald vom Absterben der Bestände abgelöst.

Nachdem das Grundwasser unerreichbar für die Wurzeln der Bäume abgesunken war, war Wasser zu einem Minimumfaktor geworden. In kürzester Zeit siedelte sich sukzessive eine den neuen Verhältnissen angepaßte Buschvegetation an. Die Forstwirtschaft reagierte auf diese einschneidende Standortveränderung mit einem radikalen Bestockungsumbau. In den fünfziger Jahren wurde begonnen, die devastierten Flächen hauptsächlich mit Gemeiner Kiefer (*Pinus silvestris* L.) aufzuforsten. Im Zuge dieser Aufforstungen wurden 1960 und 1961 auch die Bestände um den heutigen Standort der Versuchsstation begründet.

## 6.3 Die Klimadaten

### 6.3.1 Meßwertgeber und Datenaufbereitung

Die verwendeten Klimadaten stammen sämtlich

aus der Meteorologischen Meßstation des Instituts in Hartheim. Zur Ergänzung und zur Kontrolle wurden außerdem die Temperaturdaten des Wetteramtes Freiburg benutzt. Die Meßstation dient in erster Linie zur Bestimmung der Wärmehaushaltsgrößen mit Hilfe verschiedener Methoden. Gemessen werden Global- und Reflexstrahlung sowie die langwelligen Strahlungsströme aus dem oberen und unteren Halbraum.

Darüber hinaus werden in verschiedenen Höhen-niveaus die Windgeschwindigkeit und Trocken- und Feuchttemperatur eines Assmann'schen Aspirationspsychrometers bestimmt. Der Niederschlag wird auf einem separaten Meßturm über dem Kronendach des Bestandes registriert. Zur Anbindung an das Klimameßnetz des Deutschen Wetterdienstes existiert eine Standardwetterhütte im Baumbestand.

Eine ausführliche Beschreibung der Meßstation findet sich bei L. JAEGER (1978). Deshalb wird hier nur auf die für die Daten dieser Untersuchung relevanten Meßwertgeber und die weitere Datenaufbereitung eingegangen.

Die Werte für Globalstrahlung und Strahlungsbilanz stammen von einer Strahlungseinheit am Stahlrohrmeßturm. Die Meßhöhe betrug von 1974 bis zum Mai 1975 5.50 m, danach bis zum September 1977 6.30 m und ab dann 7.50 m. Der letzte Wechsel im Untersuchungszeitraum fand im Mai 1979 auf eine Höhe von 9.20 m statt.

Diese Einheit besteht aus jeweils einem nach oben bzw. nach unten exponierten Pyranometer (Solarimeter CM 5; Fa. Kipp und Zonen, Delft/Niederlande) zur Messung der Global- bzw. Reflexstrahlung (Spektralbereich 0.3 - 3.0  $\mu\text{m}$ ) und Pyrradiometer (nach Schulze und Daeke; Fa. Dr.Lange, Berlin) zur getrennten Erfassung der Gesamtstrahlung (Spektralbereich 0.3 - 60  $\mu\text{m}$ ) aus dem oberen und unteren Halbraum. Die Registrierung erfolgte bis 1977 analog. Auf eine direkte Messung der Strahlungsbilanz wird verzichtet.

Bei Temperatur- und Luftfeuchte handelt es sich um Werte eines Thermohygrographen (Fa.

Lambrecht, Göttingen), gemessen in 2 m Höhe in einer Standardwetterhütte, die auf einer kleinen Freifläche mitten im Bestand steht und der Anbindung der mikroklimatologischen Messungen des Instituts an das Klimameßnetz des Deutschen Wetterdienstes dient.

Die Niederschläge werden dagegen über dem Kronentrauf registriert. Dort sind auf einem hölzernen Meßturm in einer Höhe von 8.80 m (Höhe der Auffangfläche) zwei Ombrometer, ein Hellmann'scher Regenschreiber (Fa. Lambrecht, Göttingen) und ein Niederschlagsgeber HP (Fa. Thies, Göttingen) exponiert. Die Auffangfläche beträgt bei beiden Geräten 200  $\text{cm}^2$ . Der Niederschlagsschreiber arbeitet nach dem Schwimmerprinzip. Bei einer Meßgenauigkeit von  $\pm 1\%$  beträgt die kleinste auf dem Meßstreifen erkennbare Niederschlagsmenge 0.1 mm. Das Ombrometer HP basiert auf der Tropfenzählung. Die Meßgenauigkeit ist hier wesentlich höher, sie liegt bei 0.005 mm.

Die Erhebung der Bodenfeuchte auf dem Gelände der Klimameßstation wurde bis zum Jahresende von 1980 vom Institut für Bodenkunde und Waldernährungslehre durchgeführt. Gemessen wurde mit einer Neutronensonde (Tragbare Feuchte-sonde LB 6604 I; Fa. Professor Berthold, Wildbad) an 13 festen Meßpunkten in 30 cm Tiefe. Der weiteren Auswertung wurde das arithmetische Mittel dieser Werte zugrunde gelegt. Die Messungen erfolgten einmal wöchentlich. Die Tageswerte wurden durch lineares Interpolieren zwischen den Meßtagen gewonnen.

Die Umrechnung der Impulsraten der Sonde in Volumenprozent erfolgte mittels einer substratspezifischen, gravimetrisch ermittelten Kalibrierkurve (HÄDRICH 1979b).

Die Meßwerte der Station liegen in Form von Monatsmatrizen auf Stundenbasis vor. Diese wurden zunächst durch Aufsummierung (Globalstrahlung, Strahlungsbilanz, Niederschlag) und Mittelbildung (Temperatur) auf Tageswerte verdichtet.

Die Abbildungen 13, 14 und 15 zeigen beispielhaft die zur weiteren Auswertung verwendeten Jahressgänge.

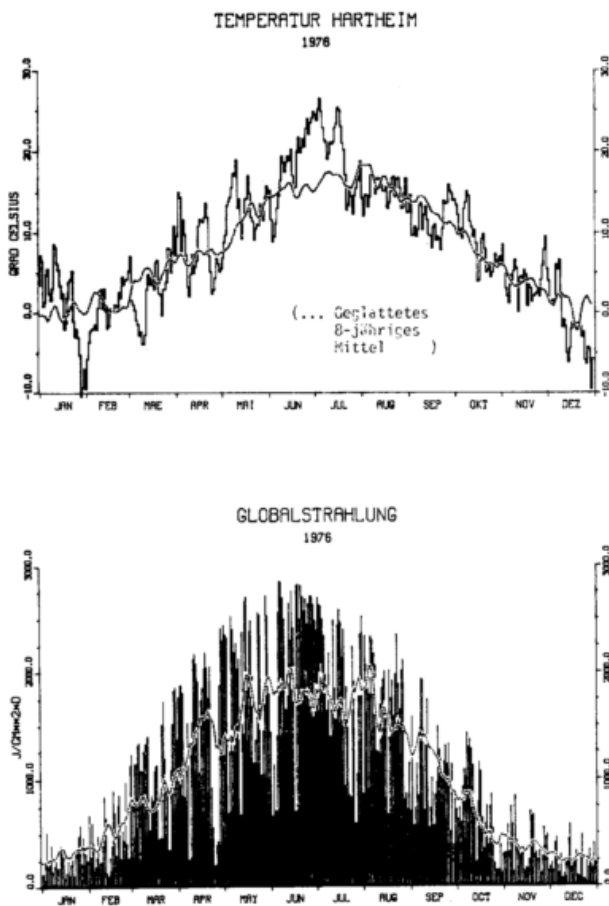


Abb. 13: Jahresgang von Temperatur und Strahlung für das Jahr 1976

Globalstrahlung und Strahlungsbilanz korrelieren derart hoch ( $r = 0.98$ ), daß nur mit einem der beiden Parameter, der Globalstrahlung, weitergerechnet wurde.

### 6.3.2 Das Schließen der Datenlücken

Die verwendeten Temperaturwerte stammen von einem Thermohygrographen aus der Standardwetterhütte im Baumbestand. Der erste Meßtag ist der 1. April 1974, so daß von diesem Jahr kein vollständiger Jahresgang vorliegt. Da aber ohnedies später nur noch die Werte während der Vegetationsperiode eine Rolle spielen, ist das tolerierbar.

Während des Untersuchungszeitraumes kam es an 49 Tagen zu Datenausfällen. Diese Lücken wurden auf Stundenbasis wie folgt geschlossen: Zunächst wurden monatsweise aus den Werten, die in beiden Matrizen gemeinsam vorhanden waren, eine lineare Regression zwi-

schen der Hüttentemperatur und der Turmtemperatur in 9.60 m Höhe (d.i. über dem Baumbestand) berechnet. Diese Werte korrelieren erwartungsgemäß hoch:  $r = 0.95$ . Mit Hilfe dieser Regressionsgleichungen wurden für die fehlenden Stunden des betreffenden Monats aus  $T_{9.60}$  die Hüttentemperaturen geschätzt und aus den nun 24 Werten das Tagesmittel gebildet. Diese Tagesmittelwerte sind später in den entsprechenden Dateien gekennzeichnet, so daß sie jederzeit als Schätzwerte erkannt werden können.

Bei der Globalstrahlung kam es an 52 Tagen zu Datenausfällen. Die Schließung der Lücken war auf die oben beschriebene Art und Weise nicht möglich, weil das entsprechende Korrelat fehlt. Deshalb wurde folgender Weg gewählt, um zu Schätzwerten für die einzelnen Stunden zu gelangen:

An der Geophysikalischen Beratungsstelle des nahegelegenen Fliegerhorstes Bremgarten wird von einem Wetterbeobachter ebenfalls stündlich der Bewölkungsgrad in 1/8 geschätzt. Mit diesen Werten wurden nun nach Monaten und Stunden differenziert aus den Jahren von 1974 bis 1982 die Mittelwerte der Globalstrahlung bei den verschiedenen Bewölkungsgraden berechnet. Die Datenlücken wurden dann stundenweise entsprechend der Bewölkung mit diesen Mittelwerten aufgefüllt und anschließend Tagessummen aus den 24 Stundenwerten berechnet. Die Werte sind ebenfalls wie oben gekennzeichnet.

Die Niederschlagswerte sind einzig im Jahre 1979 lückenhaft. Im Februar kam es zum Ausfall sowohl der digitalen als auch der analogen Meßwertregistrierung, so daß diese Lücke nicht zu schließen ist.

Im August bauten Flugameisen ein Nest in das Ombrometer mit analoger Aufzeichnung (eine Art von Problemen, die bei Freilandmessungen immer wieder auftauchen und auch nie ganz auszuschließen sind), so daß die Tageswerte der Niederschläge stark verfälscht wurden. Es ließen sich jedoch mittels Handmessung die Gesamtniederschläge der Periode zwischen zwei Routinekontrollen (5 Tage) bestimmen. Bei

gleichzeitigem Ausfall der digitalen Einrichtung wurde der Pentadenniederschlag zu gleichen Teilen auf die entsprechenden Tage verteilt. Dies war an zwanzig Tagen notwendig.

Die Bodenfeuchte wurde ohnehin nur an einem Tag der Woche gemessen und die restlichen Tageswerte durch lineare Interpolation gewonnen. An sieben Meßtagen kam es zu Sondenausfall. In diesen Fällen mußte dann über einen Zeitraum von 14 Tagen interpoliert werden.

Die Tageswerte der Temperatur, gemessen am Wetteramt Freiburg, wurden dem monatlichen Witterungsbericht des Deutschen Wetterdienstes entnommen. Das Problem der Datenlücken stellte sich hier nicht.

#### 6.4 Der augenscheinliche Vergleich

Der augenscheinliche Vergleich der Jahrringstrukturkurven mit den Jahresgängen von Temperatur, Strahlung, Niederschlag und Bodenfeuchte bestätigt die Vermutungen, die sich aus einer Voruntersuchung ergaben: Der Jahresgang der Bodenfeuchte - oder besser gesagt der Gang der Bodenfeuchte während der Vegetationsperiode - weist Ähnlichkeiten zur Entwicklung des radialen Zellumens innerhalb eines Jahrrings auf.

Die Abbildungen 14 und 15 belegen dies beispielhaft für die Jahre 1976 und 1974. Dargestellt sind sowohl für das Zellumen als auch für die Bodenfeuchte die Kurve des jeweiligen Jahres und die Kurve des 8-jährigen Mittels.

Wie in den meisten Jahren ist der Gang der Bodenfeuchte 1976 durch ein in diesem Fall besonders klares Sommermaximum gekennzeichnet. Von Mitte Mai bis Ende Juni bewegt sich der Bodenwassergehalt von der Feldkapazität (31,4 Vol %) bis zum permanenten Welkepunkt (11,7 Vol %). Der Juli bringt mit seinen Niederschlägen einen entsprechenden Anstieg mit sich. Nach erneutem Rückgang Ende August geht die Wiederaufsättigung nur sehr langsam vor sich.

Der Jahrring 1976 weist ein klares Dichteband auf, das das Ende des Frühholzes markiert. Es

liegt nahe, dies auf den absoluten Tiefstand der Bodenfeuchte Ende Juni zurückzuführen. Die danach einsetzenden doch recht kräftigen Niederschläge bewirken noch einmal die Bildung von nun wieder weitlumigen Zellen, ehe das Wachstum für dieses Jahr ganz eingestellt wird.

Der Jahresgang der Bodenfeuchte im Jahr 1974 ist insofern untypisch, als daß ein klares Sommermaximum fehlt. Dadurch, daß der Hauptteil der Sommerniederschläge schon in der zweiten Maihälfte und im Juni fällt, geht die Abnahme der Bodenfeuchte nur relativ langsam vor sich; der permanente Welkepunkt wird zum erstenmal erst Ende August erreicht. Ende September schließlich nimmt dann der Bodenwassergehalt dann ziemlich steil wieder zu.

Im Vergleich zum langjährigen Mittel ergeben sich für den Zeitraum von Ende März bis Anfang Juni niedrigere Werte. Im Juni und Juli ein Überschuß, gefolgt von wiederum einem Defizit im August und September.

Vergleicht man andererseits die Zellumenkurve des Jahres 1974 ebenfalls mit dem langjährigen Mittel, so ergibt sich auch hier eine Gliederung in drei Teile, wovon im ersten die Jahreskurve unter dem Mittel, im zweiten darüber und im dritten wieder darunter liegt. In allen drei Fällen sind die jeweiligen Unterschiede auf dem 1%-Niveau signifikant.

So lassen sich auch hier Parallelitäten in den Strukturen nachweisen, ohne daß wohldefinierte markante Punkte vorhanden sind.

Ein Vergleich mit den Jahresgängen der Temperatur und der Strahlung führen zu keinem Ergebnis. Auch die im Kapitel 6.6 beschriebenen Kurven der Abweichungen von bestimmten Standards weisen keine Parallelitäten zur Entwicklung der radialen Zellumina auf.

#### 6.5 Das Problem des zeitlichen Verlaufs des sekundären Dickenwachstums

Bis hierher ist es nur möglich, die Ähnlichkeiten zwischen der Entwicklung des radialen Zellumens und der Bodenfeuchte an einzelnen

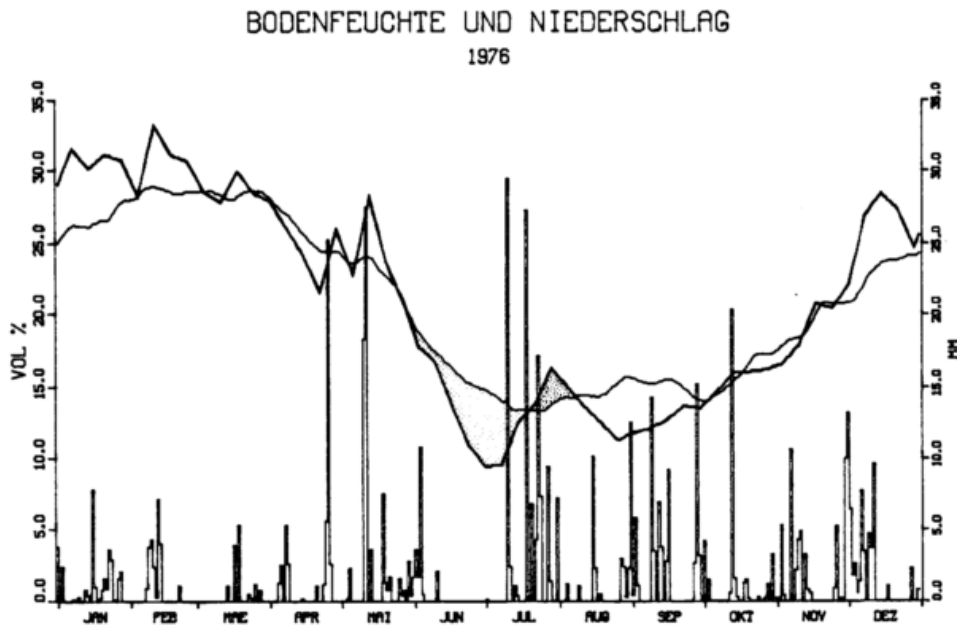
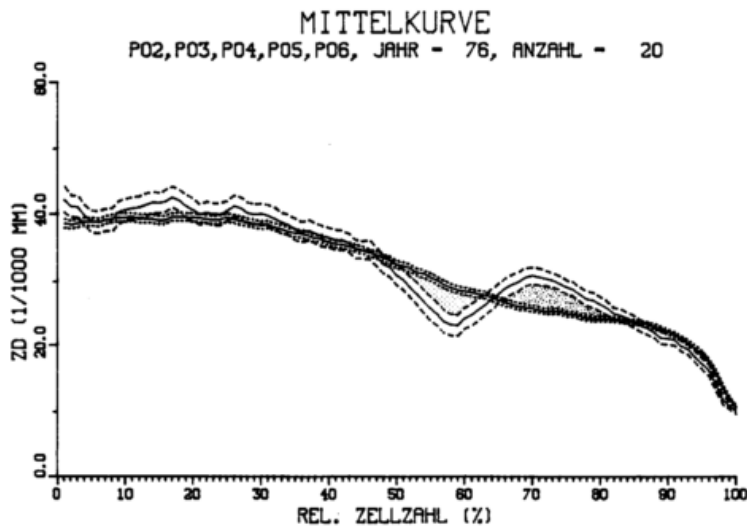


Abb. 14: Vergleich der Entwicklung des Zelldurchmessers mit dem Jahresgang der Bodenfeuchte für das Jahr 1976

markanten Punkten oder über den Vergleich der entsprechenden Jahreswerte mit denen des langjährigen Mittels festzumachen. Eine echte Zuordnung von Wertepaaren ist nicht möglich, deshalb nicht, weil zunächst nicht bekannt ist, wann die einzelnen Teile eines Jahrrings gebildet wurden.

Dabei ergeben sich zwei Probleme: Zum einen ist unklar, wann das sekundäre Dickenwachstum in dem einzelnen Jahr begonnen und geendet hat, zum anderen ist nichts über den

Verlauf der Wachstumsraten während dieses Zeitraumes bekannt.

Wie sämtliche Dendrometeruntersuchungen zeigen, weist auch das sekundäre Dickenwachstum der Bäume grundsätzlich einen sigmoiden Verlauf auf (MITSCHERLICH 1978). Dies gilt nicht nur für den radialen Zuwachs in Längeneinheiten, sondern auch für die Zunahme der Zellzahl (WODZICKI 1971). Grundsätzlich heißt hier, daß dieser Verlauf an einzelnen Stellen der Vegetationsperiode (durch Umweltein-

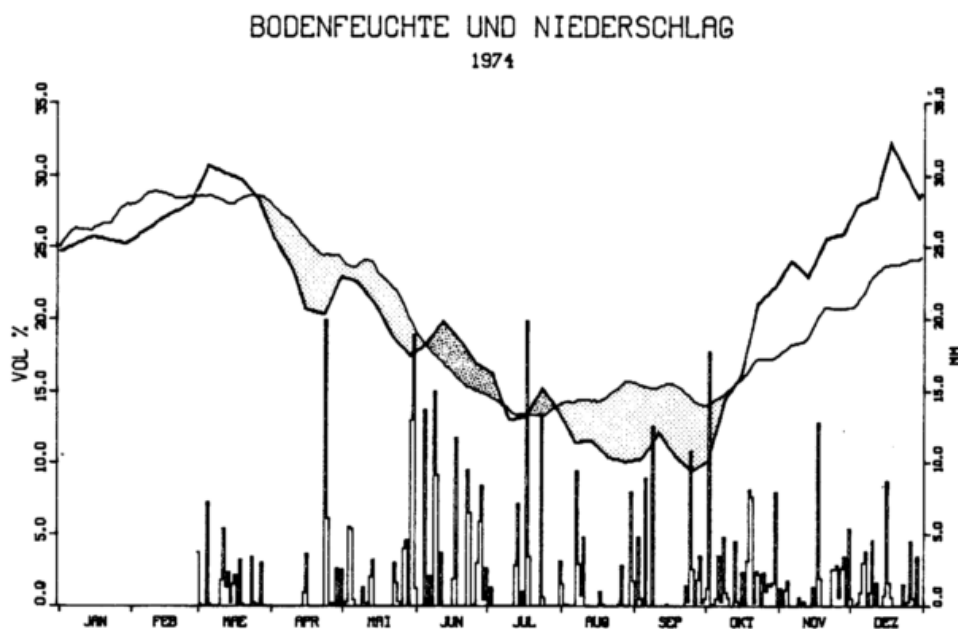
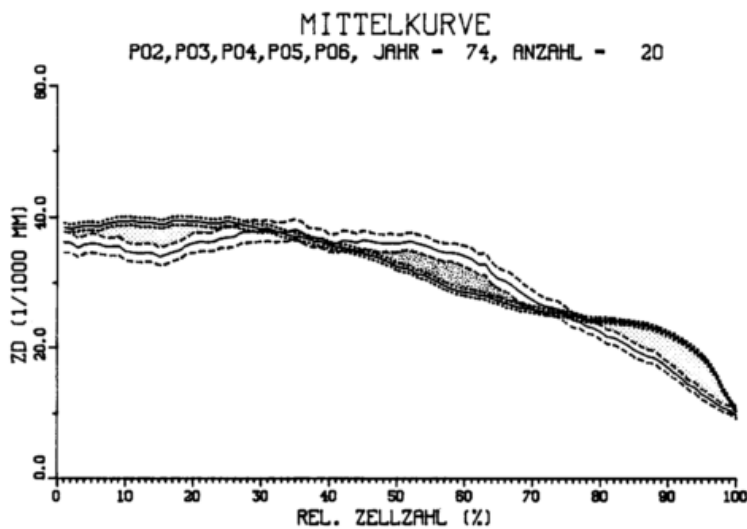


Abb. 15: Vergleich der Entwicklung des Zelldurchmessers mit dem Jahresgang der Bodenfeuchte für das Jahr 1974

flüsse) gestört sein kann.

Um Anhaltspunkte für die Verhältnisse in Hartheim zu gewinnen, wurde für die plausibelsten Fälle eine Zuordnung der markanten Punkte in der Jahrringstruktur zu dem Datum des entsprechenden Bodenfeuchtwertes vorgenommen. Ein solches Wertepaar ist z.B. im Jahr 1976 bestimmt durch das Zellumenminimum bei 59% der relativen Zellzahl und das Minimum der Bodenfeuchte Ende Juni, Anfang Juli (vgl. Abbildung 14).

Diese absoluten Daten wurden in relativen Anteilen der Vegetationsperiode ausgedrückt. Der Beginn und das Ende der Vegetationsperiode wurde dabei standardmäßig mit dem 1. März und dem 31. September angenommen; in Einzelfällen wurde davon geringfügig (bis zu 14 Tagen) abgewichen.

Trägt man nun die so gewonnenen prozentualen Anteile des Jahrrings über den prozentualen Anteilen der Vegetationsperiode auf, so erhält man die Punktwolke, die in Abbildung 16 dar-

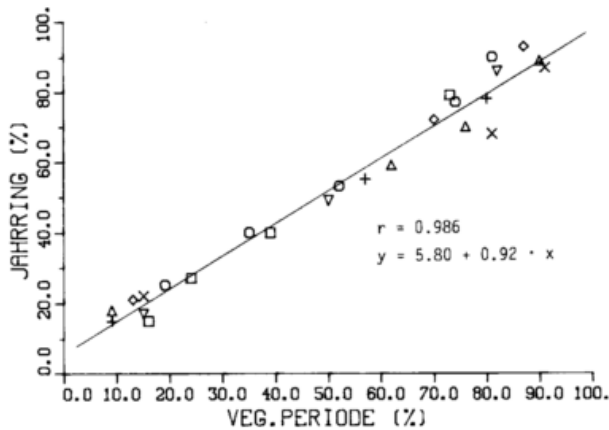


Abb. 16: Bestimmung des mittleren zeitlichen Verlaufs des sekundären Dickenwachstums mit Hilfe von Datierungen markanter Punkte.

gestellt ist. Diese Punktwolke läßt sich sehr gut ( $r = 0.986$ ) durch eine Gerade ( $y = 5.80 + 0.92 x$ ) ausgleichen.

Dies steht zunächst im Widerspruch zu dem oben beschriebenen sigmoiden Verlauf der Summenwachskurven. Dieser Widerspruch läßt sich aber insofern auflösen, als daß sich der bei weitem größte Mittelteil dieser Kurve gut durch eine Gerade annähern läßt (DENNE 1970).

Für die im folgenden beschriebenen Regressionsanalysen wurde deshalb ein linearer Wachstumsverlauf zwischen dem 1. März und dem 31. September unterstellt, wohl wissend, daß dies letztendlich der Wirklichkeit nicht entspricht, sie aber im Rahmen der ohnehin gegebenen Fehlermöglichkeiten (keine genaue Kenntnis des Beginns und des Endes des sekundären Dickenwachstums; die Datierung der markanten Punkte erfolgt an den Extremwerten der Bodenfeuchtekurven, die notwendigerweise auf den Meßtagen liegen etc.) gut annähert.

Sowohl eine systematische Variation des Beginns und des Endes der Zeit des sekundären Dickenwachstums als auch eine Verzerrung der prozentualen Anteile der Vegetationsperiode entsprechend verschiedener sigmoider Wachstumsverläufe (z.T. unter Einbeziehung von möglichen Störungen durch die Witterung), konnten keine Verbesserung der im folgenden

präsentierten Regressionen erbringen.

## 6.6 Einfach lineare und nichtlineare Regression

### 6.6.1 Das radiale Zelllumen

Trägt man gemäß der im vorangegangenen Kapitel beschriebenen linearen Teilung die Wertepaare von Bodenfeuchte und entsprechend zugeordnetem Zelldurchmesser in einem Koordinatensystem auf, so ergibt sich für den gesamten Untersuchungszeitraum Abbildung 17.

Für die beiden Achsen sind relative Einheiten gewählt, die sich wie folgt erklären: Es werden 'ideales' Wachstum und 'ideale' Wachstumsbedingungen beschrieben und die tatsächlich vorkommenden Verhältnisse als Abweichungen davon ausgedrückt.

Bei der Bodenfeuchte wurde die Feldkapazität - das entspricht auf diesem Standort einem Bodenwassergehalt von 31.4 Vol % - für die ganze Vegetationsperiode gleich 100 gesetzt und die vorkommenden Werte entsprechend umgerechnet.

Bei der Kurve des Zelldurchmessers sind die Verhältnisse nicht so einfach; der radiale Durchmesser der Zellen innerhalb eines Jahrrings wird in jedem Fall, auch unter optimalen Bedingungen, zum Jahresende hin abnehmen. In der Literatur existiert nach Kenntnis des Verfassers keine analytische Beschreibung der optimalen oder mittleren Entwicklung der Zelldurchmesser innerhalb eines Jahrrings. Deshalb wurde in Anlehnung an die von J. DIAZVAZ OLMEDO (1974) vorgestellten Kurven versucht, eine Funktion anzugeben, die die ideale Abnahme der Zelldurchmesser über der Zellzahl beschreibt. Sie hat die allgemeine Form

$$y = A \cdot \frac{\log(1-B) - \log(1-B \cdot x^n)}{\log(1-B)} \quad (0 \leq x \leq 1)$$

Der relative Zelldurchmesser in den folgenden Abbildungen gibt also immer den Anteil des tatsächlichen an diesem 'idealen' Zelldurchmesser an.

Um den in der Punktwolke der Abbildung 17 erkennbaren Trend zu extrahieren, wurde wie

### SCATTERGRAMM

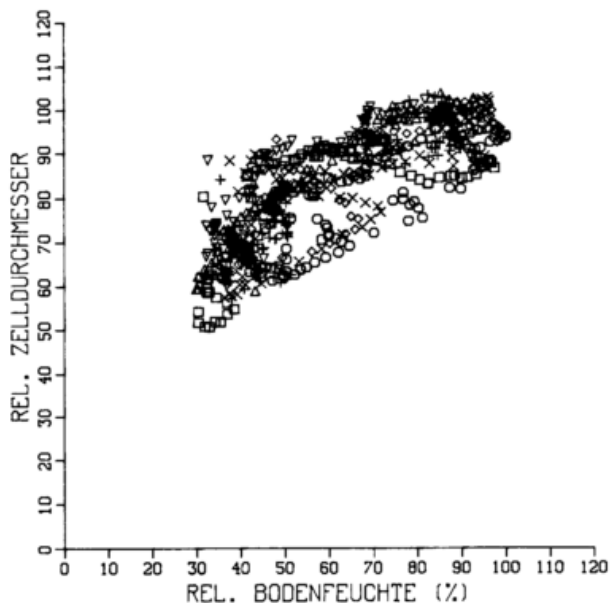


Abb. 17: Urwerte der relativen Zelldurchmesser über der relativen Bodenfeuchte

folgt verfahren: Es wurden in 1 %-Stufen der relativen Bodenfeuchte die arithmetischen Mittel der dazu vorkommenden Werte des relativen Zelldurchmessers gebildet. Das Ergebnis ist in Abbildung 18 dargestellt. Diese Punkteschar läßt sich sehr gut durch eine exponentielle Funktion

$$y = \alpha + \beta \cdot \gamma^x$$

ausgleichen, die in der Form

$$y = 102.86 - 99.84 \cdot 0.97^x$$

94.8 % der Varianz der mittleren relativen Zelldurchmesser erklärt. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt man, wenn man, wie in Abbildung 19 dargestellt, die Abweichungen der jeweiligen langjährigen Mittel von den Idealvorstellungen betrachtet. Die exponentielle Ausgleichskurve erklärt in diesem Fall 95.7 % der Varianz.

In der Beschreibung der als Referenz dienenden idealen Verhältnisse sind implizit Annahmen enthalten, die nicht direkt empirisch überprüft wurden. Deshalb wurden alle Regressionsanalysen mit den Abweichungen nicht nur von den Idealwerten, sondern auch von den mittleren Verhältnissen des Untersuchungszeitraums durchgeführt. Für die Beziehung zwischen Bo-

### EXP. REGRESSION

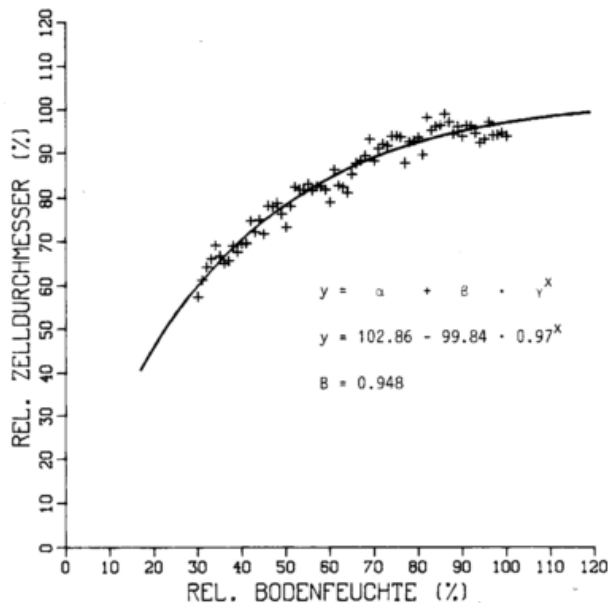


Abb. 18: Regression zwischen den Mittelwerten des relativen Zelldurchmessers und der relativen Bodenfeuchte

### EXP. REGRESSION

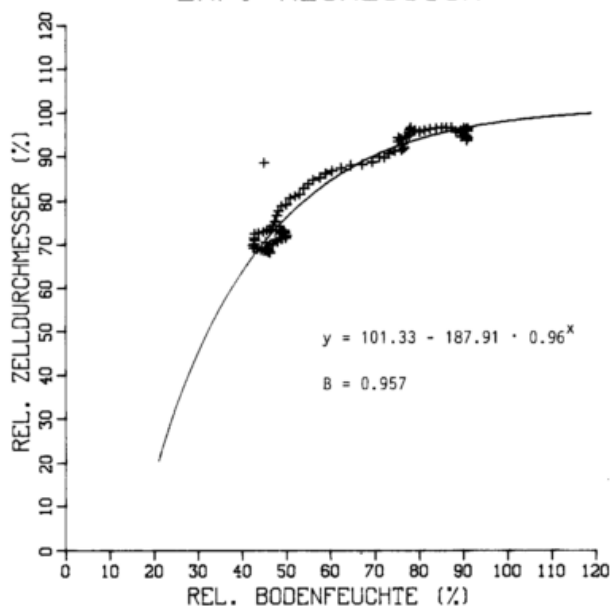


Abb. 19: Regression zwischen den langjährigen Mittelwerten von relativem Zelldurchmesser und relativer Bodenfeuchte

denfeuchte und Zelldurchmesser wurde auf eine Darstellung verzichtet (vgl. aber Abb. 20 und 21). Es ergibt sich eine Punkteschar ganz ähnlich der in Abbildung 17, allerdings mit einer geringfügig größeren Varianz.

Zwar ist in der Ursprungswolke in Abbildung 17 ein deutlicher Trend sichtbar, eine straffe

Beziehung ergibt sich aber nur für Mittelwerte. Die relativ breite Streuung der Ursprungswolke kann zweierlei Ursachen haben:

Zum einen kann sie Folge der im Einzelfall unzureichenden Zuordnung der Wertepaare sein, zum anderen sind ein oder mehrere andere Faktoren, die das Zellumen ebenfalls beeinflussen können, in Betracht zu ziehen. Mit hoher Wahrscheinlichkeit ist die Hauptursache in der unzureichenden Zuordnung der Wertepaare zu sehen. Wie in den folgenden beiden Abschnitten gezeigt wird, läßt sich keinerlei Beziehung zu den beiden anderen kontrollierten Faktoren nachweisen.

Wirkungsmechanismen noch anderer Klimaelemente sind im Grunde nur über Assimilation und Transpiration zu erwarten. Da aber der die Transpiration absolut dominant beeinflussende Faktor Strahlung keine Auswirkung auf Zelldimensionen zeigt, kann man davon ausgehen, daß nachgeordnete Einflußgrößen, wie Windgeschwindigkeit und relative Feuchte, ebenfalls keinen sichtbaren Einfluß haben. Dies ist auch der Grund, warum diese Parameter nicht mehr in die Analyse miteinbezogen wurden.

Das für die Bodenfeuchte beschriebene Verfahren wurde nun formal auch auf Globalstrahlung und Lufttemperatur angewandt.

Bei der Berechnung der relativen Bodenfeuchte wurde stillschweigend von der Annahme ausgegangen, daß die Wachstumsbedingungen zu jedem Zeitpunkt der Vegetationsperiode dann optimal sind, wenn der Boden bis zur Feldkapazität wassergesättigt ist. Diese Annahme ist plausibel.

Nicht so einfach sind die Verhältnisse bei der Betrachtung der Größen Strahlung und Temperatur. Beide weisen natürlich, bedingt durch die astronomischen Gegebenheiten, eine in jedem Fall dominante Grundschwingung in ihrem Jahresgang auf. Würde man hier ebenfalls zu jedem Zeitpunkt des Jahres den gleichen Optimalwert für ideales Wachstum ansetzen - solche Werte ließen sich z.B. aus den systematischen Untersuchungen zur Assimilationsleistung ableiten -, dann würde man z.B. feststellen, daß in je-

dem Frühjahr, wenn das sekundäre Dickenwachstum tatsächlich zumindest mit der gleichen Intensität stattfindet wie in den wärme- und strahlungsbegünstigteren Folgemonaten, eigentlich suboptimale Bedingungen herrschen. Da dies nicht der Fall ist, wurde stattdessen folgendermaßen verfahren:

Zunächst wurden die tatsächlich vorkommenden Werte auf zwei idealtypische sinusförmige Referenzkurven bezogen.

Trägt man gegen die an diesen Referenzkurven gewonnenen Werte der relativen Strahlung und der relativen Temperatur das Verhältnis von tatsächlichen zum 'idealen' Zelldurchmesser für alle untersuchten Jahre auf und mittelt, wie oben beschrieben, alle in einer Prozentstufe vorkommenden Werte, so erhält man zwei langgestreckte, diffuse Punktwolken ( $r_R = 0.59$ ;  $r_T = -0.55$ ), die sich durch Geraden mit nur sehr geringer Neigung ausgleichen lassen ( $y_R = 63.5 - 0.2x$ ;  $y_T = 89.9 - 0.2x$ ). Diese Bilder legen allenfalls eine sehr schwache Beziehung nahe. Diese wird nicht straffer, wenn man die Werte mit den entsprechenden Bodenfeuchtedaten wichtet, um so diesen Einfluß zu eliminieren.

Bezieht man die tatsächlich auftretenden Werte der Klima- und Jahrringparameter nicht auf konstruierte 'ideale' Bedingungen, dann allerdings läßt sich klar zeigen, daß Strahlung und Temperatur für die Größe der Zellen eines Jahrrings auf diesem Standort bedeutungslos sind. Dies zeigen die Abbildungen 20 und 21. Sowohl bei der Strahlung als auch bei der Temperatur ergibt sich nach oben beschriebenen Procedere eine Punkteschar, die parallel zur Abszisse verläuft, d.h. im Mittel des untersuchten Zeitraums stellt sich bei den unterschiedlichsten Temperatur- und Strahlungsverhältnissen immer der gleiche Zelldurchmesser ein.

Diese Regressionsanalysen zeigen also, daß zumindest auf diesem Standort das Zellumen, abgesehen von der systematischen Variation, ausschließlich durch das verfügbare Wasser bestimmt ist. Die dadurch auftretenden Unre-

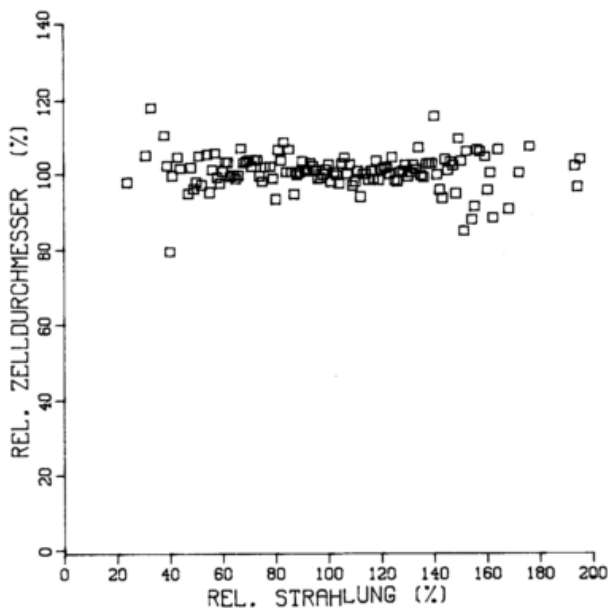


Abb. 20: Scatterdiagramm zwischen den mittleren Abweichungen vom langjährigen Mittel der Zelldurchmesser und der Strahlung

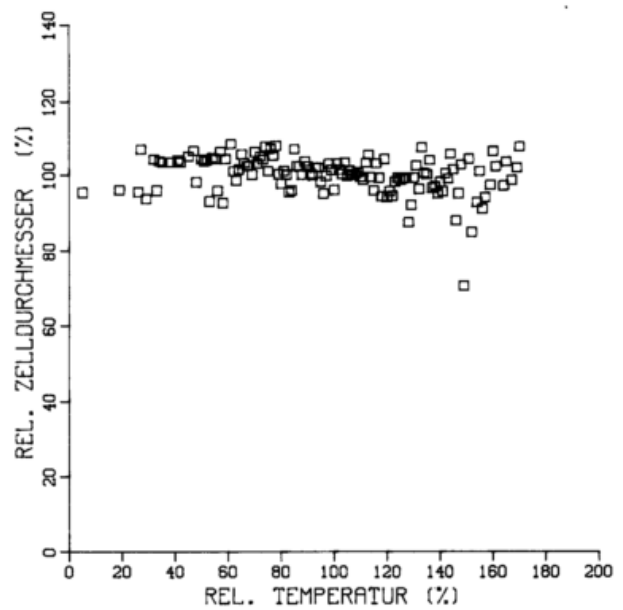


Abb. 21: Scatterdiagramm zwischen den mittleren Abweichungen vom langjährigen Mittel der Zelldurchmesser und der Temperatur

gelmäßigkeiten in der Jahrringstruktur sind so ausgeprägt, daß Anlaß zur Hoffnung besteht, diese zur Rekonstruktion des intraannuellen Wasserhaushalts von Trockenstandorten verwenden zu können. Dazu ist allerdings, wie in Kapitel 6.5 beschrieben, das Problem des zeitlichen Verlaufs des sekundären Dickenwachstums zu lösen.

Der Einfluß der Zelldurchmesser auf die Jahrringglobalparameter ist allerdings gering. Die Jahrringbreite zum Beispiel wird derart von der Zellzahl dominiert, daß ein Niederschlagseffekt über die Zelldurchmesser nicht zu beobachten ist.

#### 6.6.2 Die Doppelzellwandstärken

Mit Hilfe der Abweichungen vom langjährigen Mittel lassen sich auch die Beziehungen zu der Entwicklung der Doppelzellwandstärken analysieren. Die folgenden 3 Abbildungen zeigen die Verhältnisse analog zum vorangegangenen Kapitel: Die relativen Werte erklären sich derart, daß die Daten einer Vegetationsperiode bzw. eines Jahrrings zu den entsprechenden Werten des langjährigen Mittels ins Verhältnis gesetzt wurden.

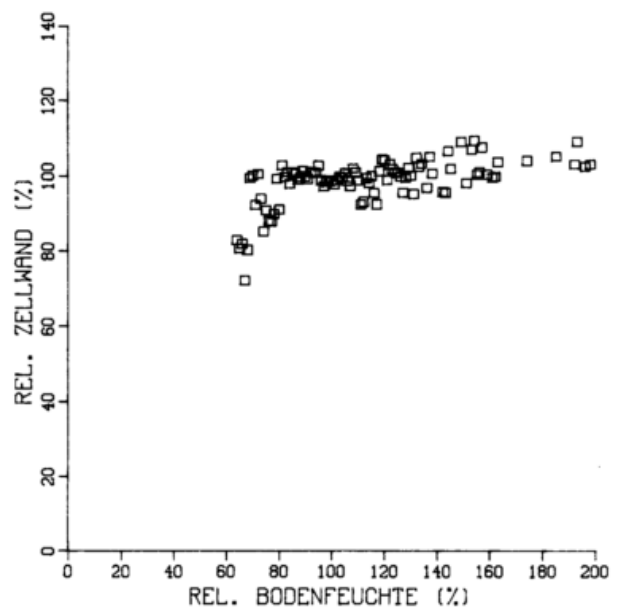


Abb. 22: Scatterdiagramm zwischen den mittleren Abweichungen vom langjährigen Mittel der Zellwandstärken und der Bodenfeuchte

Die abgebildete Punkteschar wurde wieder durch Mittelung aller bei einer Prozentstufe eines Klimaparameters auftretenden Werte der relativen Wandstärke erzeugt.

Wie bei der Analyse der Durchmesser, treten auch hier für alle Stufen der relativen Strah-

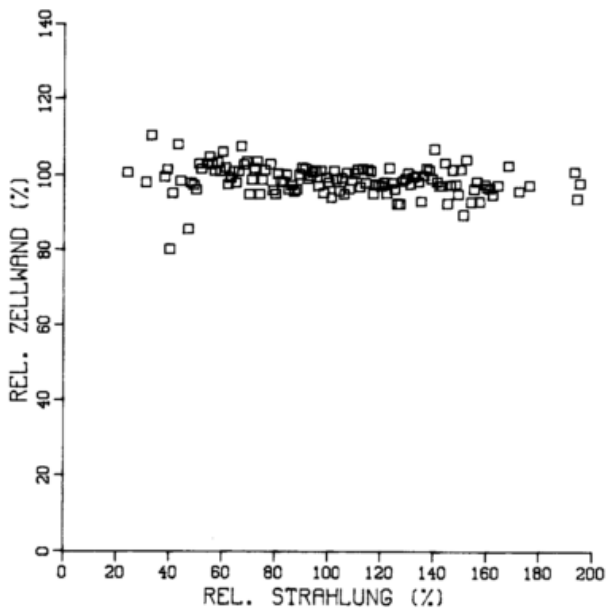


Abb. 23: Scatterdiagramm zwischen den mittleren Abweichungen vom langjährigen Mittel der Zellwandstärken und der Strahlung

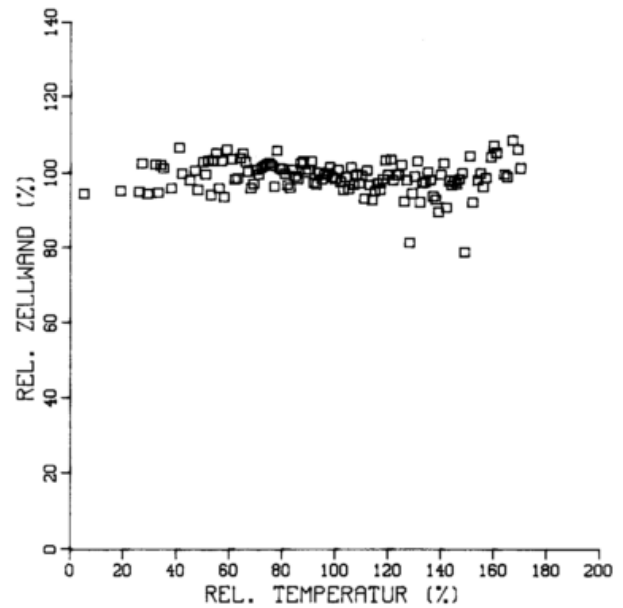


Abb. 24: Scatterdiagramm zwischen den mittleren Abweichungen vom langjährigen Mittel der Zellwandstärken und der Temperatur

lung und Temperatur im Mittel des untersuchten Zeitraumes die gleichen Werte der relativen Zellwand auf. Die (nicht abgebildeten) Ursprungswolken sind langgestreckte Ellipsen mit der Hauptachse parallel zur Abszisse. Die maximale Streuung liegt in beiden Fällen zwischen 75 und 105 % der relativen Zellwand.

Aus den beiden Darstellungen läßt sich folgern, daß Temperatur und Strahlung während der laufenden Vegetationsperiode keinen Einfluß auf die Wandstärken der zur entsprechenden Zeit gebildeten Zellen haben.

Für das Bodenwasser gilt im wesentlichen dasselbe. Nur im linken Teil der Punkteschar, zwischen 60 und 80 % der relativen Bodenfeuchte, treten verringerte Zellwandstärken auf. Man könnte daraus auf einen Einfluß der Wasserversorgung bei sehr starker Trockenheit schließen. Allerdings ist die Anzahl der insgesamt bei diesen Verhältnissen vorkommenden Wertepaare gering. Deshalb darf dieses Ergebnis nur als ein Hinweis auf einen möglichen Einfluß interpretiert werden. Aus diesem Grund wurde auch keine Ausgleichsrechnung durchgeführt.

#### 6.7 Physiologische Erklärung und Diskussion der Ergebnisse

Die Ergebnisse des Kapitels 6.6 lassen sich kurz zusammenfassen:

Zwischen dem Gang der Bodenfeuchte während der Vegetationsperiode und der Entwicklung der radialen Zelldurchmesser innerhalb eines Jahrrings konnte ein straffer, nicht linearer Zusammenhang nachgewiesen werden.

Die beiden anderen untersuchten Klimaparameter, Strahlung und Temperatur, sind offenbar ohne sichtbare Wirkung auf das Zellumen. Ebenso zeigt sich die radiale Entwicklung der Doppelzellwandstärken unbeeinflusst von diesen Größen.

Kein klares Bild ergibt der Vergleich zwischen Bodenfeuchte und Doppelzellwandstärke. In weitem Bereich ist offenbar ebenfalls Unabhängigkeit gegeben. Bei sehr starker Austrocknung führt dies möglicherweise aber auch zu einer Reduktion der Doppelzellwandstärke.

Dies Ergebnis nimmt nicht wunder, wenn man sich die Überlegungen zum Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren und zum Prinzip der Standortauswahl (vgl. Kapitel 4) ins Gedächtnis zurückruft. Wie in Kapitel 6.2 gezeigt wurde,

hat auf diesem Standort eindeutig und in grossem Abstand zu anderen Faktoren das Wasserregime den entscheidenden Einfluß auf das Pflanzenwachstum.

Die Relationen sind ganz offenbar so, daß sich Temperatur und Strahlung eigentlich immer in der Nähe der für den Pflanzenertrag günstigen Bedingungen befinden, während sich die Bodenfeuchte in großen Teilen der Vegetationsperiode sehr weit von den optimalen Bedingungen entfernt.

Es muß hier aber noch einmal betont werden, daß das Pflanzenwachstum immer durch das Zusammenspiel aller Ökofaktoren bestimmt ist; der beschriebene deutliche Effekt wird einzig durch die besondere Konstellation der Bedingungen dieses Standortes sichtbar.

Andere Wirkungskomplexe sind durch die Betrachtungsweise ausgeklammert. So konnte G. SCHÄFER (1977) einen Zusammenhang zwischen Wasserhaushalt und Nährstoffversorgung nachweisen, wie er von M. HEINZE und J. FIEDLER (1980) systematisch untersucht und beschrieben wurde. Da aber, wie noch zu zeigen sein wird, die physiologischen Grundlagen des beschriebenen Effektes weitestgehend direkter Natur sind, muß dieses Problem hier nicht näher diskutiert werden. Außerdem kann man davon ausgehen, daß die Wechselwirkungen während der gesamten Zeit in gleicher Weise ablaufen.

Bei Untersuchungen auf anderen Standorten oder bei Vergleich mit diesen sind solche Überlegungen allerdings miteinzubeziehen.

Zu prüfen sind die Ergebnisse auf Übereinstimmung mit den Befunden, die bezüglich der physiologischen Kontrolle der Xylembildung vorliegen. Dabei sind die Umwelteinflüsse auf das physiologische Geschehen des Kambiums in direkter und indirekter Weise (LARSON 1964) zu denken. Der indirekten Wirkungsweise der Umweltfaktoren liegt ganz allgemein der Gedanke zu Grunde, daß jeder Punkt der Pflanze durch Substanzen kontrolliert wird, die in den Blättern und Knospen produziert und durch das vaskuläre System des Sprosses zum vasku-

lären Kambium und den differenzierenden Xylemzellen transportiert werden (BERLYN 1979).

Die Ergebnisse über die einzelnen physiologischen Mechanismen sind bisher noch nicht vollständig widerspruchsfrei zusammengefaßt.

Als gesichert muß gelten, daß die Wirkungskomplexe, die die Ausbildung von Zelldurchmesser und Doppelzellwandstärken bedingen, verschieden und voneinander unabhängig sind (WODZICKI 1971; KOZLOWSKI 1971; LARSON 1973). Das heißt aber nicht, daß nicht partielle Gleichläufigkeiten beobachtet werden können. Dies wird immer dann der Fall sein, wenn die Wirkungskomplexe in gleicher Weise auf den gleichen Umweltfaktor reagieren.

Bisher konnte kein Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung des radialen Zelldurchmessers nachgewiesen werden (RICHARDSON 1964; DENNE 1971; WODZICKI 1971).

Dagegen finden sich in einer ganzen Reihe von Untersuchungen über die Rolle des Wassers bei der Xylembildung klare Hinweise auf die Bedeutung der Hydratur für die Ausdehnung einer Zelle.

R. ZAHNER (1963) macht sich in einem Sammelreferat ebenfalls die Unterscheidung in direkte und indirekte Effekte der Umwelteinflüsse auf die kambiale Tätigkeit zu eigen. Während die indirekten Effekte wegen der eigentlich dazu notwendigen Erfassung des Assimilationsgeschehens und der gesamten Verteilung von Baustoffen und Wachstumshormonen in der Pflanze sehr schwierig nachzuweisen sind und deshalb Aussagen darüber oft nur hypothetischen Charakter haben, besteht kein Zweifel über die direkte Wirkungsweise des Wassers bei der Ausdifferenzierung der Tracheiden.

An die Phase der Zellteilung schließt sich eine Phase der radialen Vergrößerung der neu gebildeten Tracheiden an, bevor in der Reifephase der Protoplast der Zelle abstirbt und die verholzte Zellwand aufgebaut wird. Die endgültige Größe des Zelldurchmessers wird also in der zweiten Phase festgelegt.

Es ist offenbar so, daß hierbei der Zellturgor

die Hauptrolle spielt. Verschiedentlich konnte nachgewiesen werden, daß trotz des Vorhandenseins von Auxin eine Reduktion des Turgors zu einer Verminderung der Zellausdehnung führt. Nur soweit dieser Druck ausreicht, den Protoplasten fest gegen die im Aufbau befindliche Zellwand zu pressen, wird die Vergrößerung des Zellumens andauern.

P. KRAMER (1964) kommt zu dem Schluß, daß Wasserstress das sekundäre Dickenwachstum auf diese Weise direkt über die Reduzierung des Turgors beeinflusst. Erst in zweiter Linie und sehr viel langsamer kann sich auch ein indirekter Effekt über die Beeinflussung der Assimilate und Phytohormone, wie er von P. LARSON (1973) behauptet wird, bemerkbar machen. Solche indirekten Effekte spielen wahrscheinlich bei der Ausbildung der Zellwand eine entscheidendere Rolle.

Zusammenfassend läßt sich sagen:

Das beschriebene Phänomen der Dichtebänder in Jahresringen von Bäumen auf Trockenstandorten läßt sich im wesentlichen durch die Veränderung des Zelldurchmessers erklären. Die endgültige Größe einer Zelle wird in direkter Weise durch die Wasserversorgung während einer Phase der Tracheidendifferenzierung bestimmt. Dies erklärt die Auswirkung von Sommertrockenheit auf die Jahrringbildung, wie sie auch von K. SHEPHERD (KOZLOWSKI 1968) und F. MCKINELL (1970) für australische Verhältnisse und von P. KRAMER (1964) und H. FRITTS (1976) für aride Gebiete der Vereinigten Staaten beschrieben wurden.

## 7 DISKUSSION UND AUSBLICK

Die Quintessenz dieser Untersuchung läßt sich vielleicht wie folgt beschreiben:

Witterungseinflüsse auf die Jahrringstruktur konnten nur bezüglich des Minimumfaktors Niederschlag / Bodenfeuchte nachgewiesen werden. Die gefundene Beziehung ist nicht linear. Es gibt deutliche Hinweise darauf, daß sich bei bestimmten Voraussetzungen in einem Jahrring auch Informationen über intraannuelle Schwankungen von Klimaparametern finden las-

sen.

Daß nur ein Einfluß des am meisten wachstumsbegrenzenden Faktors nachgewiesen werden konnte, bestätigt eine Grundregel der Dendroklimatologie, das Prinzip der Standortauswahl. Ob es sich hier um eine echte Grenze der Jahrringforschung handelt, ist aber immer noch offen.

Die Deutlichkeit, mit der die Unabhängigkeit der untersuchten Merkmalsausprägungen von den Nicht-Minimumfaktoren zu Tage tritt, läßt es allerdings angezeigt erscheinen, bis zur endgültigen Klärung des Problems dendroklimatologische Rekonstruktionen nur bezüglich standorttypischer Minimumfaktoren vorzunehmen und auf Modelle, die mehrere Klimaparameter zu erfassen suchen, zu verzichten.

Diese Folgerung bestätigt die Strategie, die sich auch aus den schweizerischen dendroklimatologischen Arbeiten herauschält:

"Die Probeentnahme sollte nach streng standortkundlichen Gesichtspunkten erfolgen, damit die Beziehungen zwischen Jahrring, Klima und Standort klarer werden. In ökophysiologischen Forschungsprogrammen sollte die Jahrringforschung ihren festen Platz haben." (SCHWEINGRUBER 1983, S. 14)

Aus diesem Blickwinkel erscheint es wünschenswert, Untersuchungen dieser Art auf den verschiedensten Standorten durchzuführen.

Dabei ist es durchaus sinnvoll, die Jahrringstruktur auf mikroskopischer Ebene zu bearbeiten. Zum einen besteht die Möglichkeit, intraannuelle Schwankungen deutlich nachzuweisen, zum anderen haben die Ergebnisse der Varianzanalyse gezeigt, daß durchaus andere Größen als der Zellwandanteil den größten Varianzanteil zwischen den Jahren aufweisen. Des weiteren sollten auch auf anderen Standorten die spezifischen zellulären Ursachen für Dichteunterschiede beschrieben werden.

Die Art der beschriebenen Beziehung zwischen Bodenfeuchte und Zelldurchmesser bestätigt für die Relationen im Klima-Wachstum-System, was aus der allgemeinen Biologie und Ertragsforschung hinlänglich bekannt ist: Die quan-

titative Beschreibung biologischer Phänomene, wie Dosis-Effekt-Beziehungen, Wachstumsvorgänge etc., bedarf eines nicht-linearen Ansatzes. Es ist gut möglich, daß sich bei den in Kapitel 3.2 beschriebenen dendroklimatologischen Modellen der Anteil der erklärten Varianz erhöhen läßt, wenn man nicht einen linearen Zusammenhang, der "nur für einen sehr engen Bereich der Faktorkombinationen befriedigend ausgleicht und weder ein Maximum noch eine gegenseitige Beeinflussung der Faktoren zu erfassen gestattet" (SCHNEIDER 1968, S. 287), sondern eine Funktion höherer Ordnung unterstellt.

Derartige Modelle, die auf G. BOX und K. WILSON (BOX 1954) zurückgehen, sind aus der landwirtschaftlichen Ertragsstatistik und der Agrarmeteorologie bekannt (SCHNEIDER 1968; CLAUS, UNGER 1968; VON HOYNINGEN-HUENE 1980).

Im Gegensatz zu der bisher in der Dendroklimatologie akzeptierten linearen Modellgleichung

$$\hat{Y}_t = b_0 + b_1 x_{1t} + b_2 x_{2t} + \dots + b_m x_{mt} \quad (\text{FRITTS 1976})$$

geht man hier von einer quadratischen Funktion als dem nächst komplizierteren Funktionstyp aus. Die allgemeine Modellgleichung lautet dann

$$\hat{Y} = b_0 + b_1 x_1 + \dots + b_n x_n + b_{11} x_1^2 + b_{12} x_1 x_2 + \dots + b_{22} x_2^2 + \dots + b_{nn} x_n^2 \quad (\text{SCHNEIDER 1968})$$

J.v.HOYNINGEN-HUENE (1980) konnte z.B. innerhalb einer agrarmeteorologischen Fragestellung mit diesem Ansatz gesicherte multiple Korrelationskoeffizienten zwischen 0.95 und 0.99 erzielen. Dies entspricht einer aufgeklärten Varianz zwischen 90 und 95 %.

Die Oberlegenheit dieses Ansatzes gegenüber dem linearen ist augenfällig, zumal man davon ausgehen kann, daß eine nicht-lineare Funktion Beziehungen innerhalb belebter Systeme aus obengenannten Gründen (z.B. Möglichkeit des Optimums, Erfassung von Wechselwirkungen) besser annähert.

Allgemein sind aber auch diesem Ansatz Grenzen gesetzt, nämlich in der Weise, "daß das Aus-

gangsmaterial für die biometrischen Untersuchungen selbst nur wenig über den komplizierten Prozeß der Ertragsbildung, d.h. über das zeitliche Entstehen, aussagt" (CLAUS, UNGER 1968, S. 286). Dies deckt sich mit der in Kapitel 3.3 vorgebrachten Kritik an stochastischen Modellen der Dendroklimatologie. Da diese aber, wie dort ebenfalls beschrieben, auf absehbare Zeit nicht zu ersetzen sind, sollte man bemüht sein, die zu Grunde liegenden Annahmen möglichst wirklichkeitsnah zu formulieren. Der Versuch, diese Methode der landwirtschaftlichen Forschung in der Dendroklimatologie anzuwenden, erscheint deshalb lohnend.

Den "komplizierten Prozeß der Ertragsbildung" aufzuschlüsseln und entsprechend die Effekte auf einer Ebene mit höherer Auflösung darzustellen, ist nur in Ausschnitten gelungen. Die engen Grenzen dieser Untersuchung wurden beschrieben und begründet. Ähnliche Analysen auf verschiedenen Standorten müssen das gewonnene Bild vervollständigen und können weiterreichende Schlüsse und Verallgemeinerungen zulassen.

Gefunden wurden deutliche Hinweise, daß sich zumindest in breiten Jahrringen Information über intraannuelle Witterungsschwankungen verbirgt. Ein wesentlicher Schritt, um diese Hinweise für dendroklimatologische Rekonstruktionen zu nutzen, wäre die Lösung des Problems des zeitlichen Ablaufs des sekundären Dickenwachstums.

Auch im allgemeinen Bemühen um mehr Klarheit im Klima-Wachstum-System erscheint diese noch bestehende Unsicherheit als Schlüsselproblem. Eine Lösung ist nur über Beobachtungen während laufender Vegetationsperioden zu erwarten. Daß Dendrometermessungen als alleinige Methode die Aufklärung dieses Phänomens leisten, ist fraglich. Wo immer es möglich ist, sollten solche Untersuchungen durch mikroskopische Analysen des radialen Zuwachses, wie sie von T.WODZICKI (1971) vorgenommen wurden, ergänzt werden.

Zusammenfassend läßt sich sagen:

Es wäre wünschenswert und lohnend, daß sich

Dendroklimatologen mit Untersuchungen, denen ein ökophysiologischer Ansatz zu Grunde liegt, befassen.

Diese wären auf den verschiedensten extremen Standorten durchzuführen, um so ein Gesamtbild der Reaktionsweise einer Baumart zu entwerfen. Bisher nicht ausreichend beschrieben und mithin ein Schlüsselproblem auf dieser Ebene ist der zeitliche Ablauf des sekundären Dickenwachstums und seine Umweltabhängigkeit.

Aufgrund der vermuteten und nachgewiesenen Nicht-Linearität der Relationen im Klima-Wachstum-System erscheint es angezeigt, die Annahmen der stochastischen Modelle zur Klimarekonstruktion zu modifizieren. Es existieren statistische Ansätze, die sich in der landwirtschaftlichen Ertragsforschung und der Agrarmeteorologie bewährt haben und diesem Problem gerecht werden.

#### DANKSAGUNG

Bei der vorliegenden Arbeit handelt es sich um die gekürzte Fassung meiner Dissertation, die ich am Meteorologischen Institut der Universität Freiburg anfertigen konnte. Sie wäre nicht ohne die tatkräftige Hilfe anderer zustande gekommen.

Ich danke deshalb meinem Doktorvater, Herrn Professor Dr. A. Kessler und allen Mitarbeitern des Meteorologischen Instituts, die mir diese Arbeit überhaupt erst ermöglicht haben, den Direktoren und Mitarbeitern des Instituts für Forstbenutzung der Universität Göttingen, der Station de la Recherches sur la Qualité des Bois in Nancy und der Institute für Forstbotanik und Holzbiologie sowie für Bodenkunde und Waldernährung der Universität Freiburg für ihre Unterstützung, der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die diese Arbeit im Jahre 1983 gefördert hat, und nicht zuletzt dem Präsidenten des Deutschen Wetterdienstes, Herrn Prof. Dr. H. Reiser, für die Aufnahme in die "Berichte".

## LITERATUR

- AHRENS, H.: Varianzanalyse. Berlin 1968
- BAAS, P., BOLTON, A., CATLING, D. (eds.): Wood Structure in Biological and Technological Research. Leiden 1976
- BECKER, B.: Dendroecological Zones of Central European Forest Communities, in: FLETCHER, J. (ed.): Dendrochronology in Europe, B.A.R. International Series 51, Oxford 1978, S. 101-113
- BERGER, A. (ed.): Climatic Variations and Variability: Facts and Theories. Dordrecht 1980
- BERLYN, G.: Physiological Control of Differentiation of Xylem Elements, in: Wood and Fiber 11, 1979, S. 109-126
- VON BERTALANFFY, L.: Theoretische Biologie, Bd. 2: Stoffwechsel, Wachstum. Bern 1951, 2. Aufl.
- BOLLINGER, G., HERRMANN, A., MONTMANN, V.: BMDP. Stuttgart 1983
- BOX, G.: The Exploration and Exploitation of Response Surface. Some General Considerations, in: Biometrics 10, 1954, S. 16-61
- BRÄKER, O.: Der Alterstrend bei Jahrringdichten und Jahrringbreiten von Nadelhölzern und sein Ausgleich, in: Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien 142, 1981, S. 75-102
- BRAUN, H.: Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern. Stuttgart 1963
- BRAUN, H.: Das Leben der Bäume. Freiburg 1978 (Institutsdruck), erschienen als: Bau und Leben der Bäume. Freiburg 1980
- CARLQUIST, S.: Ecological Strategies of Xylem Evolution. Berkeley 1975
- CLAUS, S., UNGER, K.: Biometrische Betrachtungen zur Analyse der witterungsbedingten Ertragsbildung, in: Wissenschaftliche Zeitschrift der Karl-Marx-Universität Leipzig 17, 1968, S. 283-286
- CONRAD, V.: Die klimatologischen Elemente und ihre Abhängigkeit von terrestrischen Einflüssen, in: KÖPPEN, W., GEIGER, R. (Hrsg.): Handbuch der Klimatologie, Bd. 1, Teil B, Berlin 1936 (reprint Nedeln 1972)
- CROPPER, J.: Comment, in: HUGHES, M. et al. (eds.): Climate from Tree Rings. Cambridge 1982, S. 47-50
- DAMMAN, W.: Beziehungen zwischen der Raum- und Zeitfunktion im Klima Westdeutschlands, ein Beitrag zum Problem der Klimaschwankungen, in: Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie, Serie B, 10, 1961, S. 289-310
- DENNE, M.: Xylem Development in Conifers, in: LUCKWILL, L., CUTTING, C. (eds.): Physiology of Tree Crops. London 1970, S. 83-97
- DENNE, M.: Temperature and Tracheid Development in *Pinus silvestris* Seedlings, in: Journal of Experimental Botany 22, 1971, S. 362-370
- DIAZ-VAZ OLMEDO, J.: Vergleichende Untersuchung der Schwankungen von Tracheidendimensionen und röntgenoptisch ermittelter Rohdichte innerhalb des Jahrrings. Dissertation Göttingen 1974
- DIAZ-VAZ, J., ECHOLS, R., KNIGGE, W.: Vergleichende Untersuchung der Schwankungen von Tracheidendimensionen und röntgenoptisch ermittelter Rohdichte innerhalb des Jahrrings, in: Forstwissenschaftliches Centralblatt 94, 1975, S. 161-175
- ECKSTEIN, D.; LIESE, W., SCHMIDT, B.: Dendroklimatologie und Dendroökologie, in: Allgemeine Forst Zeitschrift 34, 1979, S. 1364-1367
- FERGUSON, C.: Bristlecone Pine, Science and Esthetics, in: Science 159, 1968, S. 839-846
- FLETCHER, J. (ed.): Dendrochronology in Europe. B.A.R. International Series 51, Oxford 1978
- FLOHN, H.: Zur Frage der Einteilung der Klimazonen, in: FLOHN, H.: Arbeiten zur allgemeinen Klimatologie. Darmstadt 1971, S. 157-181
- FORTAK, H.: Meteorologie. Berlin 1971
- FRENZEL, B.: Die Klimaschwankungen der Eiszeitalter. Braunschweig 1967
- FRENZEL, B. (Hrsg.): Dendrochronologie und postglaziale Klimaschwankungen in Europa. Wiesbaden 1977
- FRENZEL, B. (Mitverf.): Klimaänderungen, Mensch und Lebensraum. Göttingen 1980
- FRISSE, E.: Xylometrische und dendroklimatologische Untersuchungen über den Einfluß von Temperatur und Niederschlag auf Eiche und Buche. Dissertation Hamburg 1977
- FRITTS, H.: Tree Rings and Climate. London 1976
- FRITTS, H.: Statistical Climatic Reconstructions from Tree-Ring Width, in: BERGER, A. (ed.): Climatic Variations and Variability: Facts and Theories. Dordrecht 1981, S. 135-153
- GARTHE, H.: Über das langjährige Verhalten der Energiehaushaltskomponenten eines mitteleuropäischen Kiefernwaldes. Dissertation Freiburg 1985
- GARTHE, H., JAEGER, L., KESSLER, A.: Langzeitmessungen zum Strahlungs- und Energiehaushalt eines Kiefernwaldes, in: 5. Tagungsbericht Nationalpark Bayerischer Wald-Wald und Wasser 1985, S. 31-41
- GASSNER, G., CHRISTIANSEN-WENIGER, F.: Dendroklimatologische Untersuchungen über die Jahrringentwicklung der Kiefer in Anatolien, in: Nova Acta Leopoldina 12, 1942

- GROSSER, D.: Die Hölzer Mitteleuropas. Berlin 1977
- HAASEMANN, W.: Methodische Fragen holzkundlicher Untersuchungen, in: Archiv für Forstwesen 13, 1964, S. 267-281
- HÄDRICH, F.: Landschaftsentwicklung, Bodenbildung, Wasser- und Nährstoffhaushalt in der Rheinaue bei Hartheim, in: Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft 28, 1979 (a), S. 255-262
- HÄDRICH, F.: Der Wasserhaushalt einer Zweischicht-Pararendzina unter Kiefernjungbeständen im Trockengebiet am südlichen Oberrhein, in: Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft 28, 1979 (b), S. 149-158
- HEINZE, M., FIEDLER, H.: Wasserverbrauch, Ernährung und Wachstum von Kiefern Sämlingen bei verschiedener Belichtung, Bewässerung und Düngung, in: Flora 169, 1980, S. 89-103
- VON HOYNINGEN-HUENE, J.: Mikrometeorologische Untersuchungen zur Evapotranspiration von bewässerten Pflanzenbeständen, in: Berichte des Instituts für Meteorologie und Klimatologie der Universität Hannover 19, 1980
- HUBER, B.: Mikroskopische Untersuchung von Hölzern, in: FREUND, H. (Hrsg.): Handbuch der Mikroskopie (Bd. V 1), Frankfurt 1951, S. 79-192
- HUBER, F.: Problemes d'Interdatation Chez Le Pin Sylvestre Et Influence Du Climat Sur La Structure De Ses Accroissements Annuels, in: Annales des Sciences forestières 33, 1976, S. 61-86
- HUGHES, M., KELLY, P., PILCHER, J., La Marche, V. (eds.): Climate from Tree Rings. Cambridge 1982
- JAEGER, L.: Die klimatologische Meßstation Hartheim des Meteorologischen Instituts der Universität Freiburg i.Br., in: Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg i.Br. 68, 1978, S. 47-73
- JAEGER, L.: Climatology of Wind Profile Parameter Estimates Above a Growing Pine Forest, in: Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie, Serie B, 1984 a, S.163-179
- JAEGER, L.: Zehn Jahre Niederschlagsmessungen über einem Kiefernbestand im angehenden Stangenholzalter, in: Wetter und Leben 36, 1984 b, S. 149-158
- JAEGER, L., KESSLER, A.: Langzeitmessungen der Strahlungsbilanz und ihrer Komponenten über einem Kiefernbestand der südlichen Oberrheinebene, in: Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 151, 1980, S. 210-218
- VON DER KALL, T.: Der Jahrringaufbau der Kiefer (*Pinus silvestris* L.) und seine jährlichen Variationen. Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg 89, 1978
- KESSLER, A.: Über die kurzzeitige Albedo eines Kiefernwaldes, in: Meteorologische Rundschau 38, 1985, S. 82-91
- KESSLER, A., JAEGER, L., SCHOTT, R.: Die Auswirkungen der Sonnenfinsternis vom 29.4.1976 auf die Energieströme an der Erdoberfläche, in: Meteorologische Rundschau 32, 1979, S. 109-115
- KHRGIAN, A.: Dendroclimatological Techniques in the Study of Climate History, in: Soviet Meteorology and Climatology 11, 1981, S. 11-20
- KNIGGE, W., SCHULZ, H.: Einfluß der Jahreswitterung 1959 auf Zellartenverteilung, Faserlänge und Gefäßweite verschiedener Holzarten, in: Holz als Roh- und Werkstoff 19, 1961, S. 293-303
- KÖPPEN, W., GEIGER, R. (Hrsg.): Handbuch der Klimatologie. Berlin 1930, 1931, 1932 und 1936 (reprint Nedeln 1972)
- KOLLER, S.: Typisierung korrelativer Zusammenhänge, in: Metrika 6, 1963, S. 65-75
- KOZŁOWSKI, T. (ed.): Water Deficits and Plant Growth (Vol. I-V), New York 1968-1978
- KOZŁOWSKI, T.: Growth and Development of Trees Vol. 1: Seed Germination, Ontogeny and Shoot Growth; Vol. 2: Cambial Growth, Root Growth, Reproduction Growth. New York 1971
- KRAMER, P.: The Role of Water in Wood Formation, in: ZIMMERMANN, M. (ed.): The Formation of Wood in Forest Trees. New York 1964, S. 519-532
- KÜNSTLE, E., MITSCHERLICH, G., HÄDRICH, F.: Gaswechseluntersuchungen in Kiefernbeständen im Trockengebiet der Oberrheinebene, in: Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 150, 1979, S. 205-228
- KÜNSTLE, E., ULLRICH, C.: Vergleichende Gaswechsellmessungen an Gemeiner Kiefer und Schwarzkiefer unter den Extrembedingungen des Sommers 1975 im oberrheinischen Trockengebiet, in: Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 147, 1976, S. 65-68
- KUTZBACH, J., GUETTER, P.: The Design of Palaeoenvironmental Data Networks for Estimating Large-Scale Patterns of Climate, in: HUGHES, M. et al. (eds.): Climate from Tree Rings. Cambridge 1982, S. 67-77
- LAMB, H.: Climate: Present, Past and Future, Vol. 1: Fundamentals and Climate Now. London 1972
- LAMB, H.: Climate: Present, Past and Future, Vol. 2: Climatic History and the Future. London 1977
- LAMB, H.: Climatic History and the Modern World. London 1982
- LARSON, P.: Some Indirect Effects of Environment on Wood Formation, in: ZIMMERMANN, M. (ed.): The Formation of Wood in Forest Trees. New York 1964, S. 345-366.
- LARSON, P.: The Physiological Basis for Wood Specific Gravity in Conifers, in: Proceedings International Union of Forest Research Organizations, Division 5, South Africa 1973, S.672

- LENZ, O., SCHAR, E., SCHWEINGRUBER, F.: Methodische Probleme bei der radiographisch-densitometrischen Bestimmung der Dichte und der Jahrringbreite von Holz, in: Holzforschung 30, 1976, S.114-123
- LIBBY, L., PANDOLTY, L., PAYTON, P., MARSHALL, J., BECKER, B., GIERTZ-SIEBENLIST, V.: Isotopic Tree Thermometers, in: Nature 261, 1976, S. 284-288
- MAMMEN, E.: Der Einfluß der Witterungsfaktoren auf Jahrringbreite und Spätholzbildung verschiedener Holzarten des gleichen nordwestdeutschen Standortes. Dissertation Göttingen 1952
- MANLEY, G.: Climatic Variation, in: Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society 79, 1953, S. 185-209
- MAYER, H.: Waldbau. Stuttgart 1980, 2. Aufl.
- McKINELL, F.: Wood Density Studies in Pinus Radiata D. DON. Dissertation Canberra 1970
- MIROV, N.: The Genus Pinus. New York 1967
- MITSCHERLICH, E.: Das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren, in: Landwirtschaftliche Jahrbücher 56, 1921, S. 71-92
- MITSCHERLICH, G.: Wald, Wachstum und Umwelt. 1. Bd.: Form und Wachstum von Baum und Bestand. Frankfurt 1978, 2. Aufl.
- MITSCHERLICH, G.: Wald, Wachstum und Umwelt. 2. Bd.: Waldklima und Wasserhaushalt. Frankfurt 1971
- MITSCHERLICH, G.: Wald, Wachstum und Umwelt. 3.Bd.: Boden, Luft und Produktion. Frankfurt 1975
- MÜLLER-STOLL, H.: Vergleichende Untersuchungen über die Abhängigkeit der Jahrringfolge von Holzart, Standort und Klima, in: Bibliotheca Botanica 122, 1951
- ÜSCHGER, H., MESSERLI, B., SVILAR, M. (Hrsg.): Das Klima, Analysen und Modelle, Geschichte und Zukunft. Berlin 1980
- PICHLER, H.: Dynamik der Atmosphäre. Mannheim 1984
- PITTOCK, A.: Climatic Reconstructions from Tree Rings, in: HUGHES, M. et al. (eds.): Climate from Tree Rings. Cambridge 1982, S. 62-65
- POLGE, H.: The Use of Curves of Density Variation for the Study of Environmental Factors and in Particular of Climatic Factors, in: Proceedings International Union of Forest Research Organizations, Section 41 - Forest Products, Melbourne 1965
- POLGE, H.: Etablissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants, in: Annales des Sciences forestières 23, 1966, S. 1-206
- RICHARDSON, S.: The External Environment and Tracheid Size in Conifers, in: ZIMMERMANN, M. (ed.): The Formation of Wood in Forest Trees. New York 1964, S. 367-388
- von RUDLOFF, H.: Die Schwankungen und Pendelungen des Klimas in Europa seit dem Beginn der regelmäßigen Instrumenten-Beobachtung (1670). Braunschweig 1967
- von RUDLOFF, H.: Die Klimaentwicklung in den letzten Jahrhunderten im mitteleuropäischen Raum (mit einem Rückblick auf die postglaziale Periode) in: ÜSCHGER, H. et al. (Hrsg.): Das Klima, Analysen und Modelle, Geschichte und Zukunft. Berlin 1980, S. 125-148
- SACHS, L.: Statistische Auswertungsmethoden Berlin 1972, 3. Aufl.
- SCHÄFER, G.: Nährelementhaushalt von Kieferjungbeständen in der südlichen Oberrheinebene, in: Freiburger Bodenkundliche Abhandlungen 7, 1977
- SCHMIDT, B.: Dendroklimatologische Untersuchungen an Eichen nordwestdeutscher Standorte. Dissertation Hamburg 1977
- SCHNEIDER, B.: Anwendung verallgemeinerter Wechselwirkungskomponenten zum Studium der Witterungseinflüsse auf den Pflanzenertrag, in: Wissenschaftliche Zeitschrift der Karl-Marx-Universität Leipzig 17, 1968, S. 287-292
- SCHÖNWIESE, C.: Klimaschwankungen. Berlin 1979
- SCHOTT, R.: Untersuchungen über die Energiehaushaltskomponenten in der atmosphärischen Grenzschicht am Beispiel eines Kiefernbestandes in der Oberrheinebene, in: Berichte des Deutschen Wetterdienstes 153, 1980
- SCHÖEPP, H.: Methoden und Probleme der Bearbeitung langjähriger meteorologischer Beobachtungsreihen, in: ÜSCHGER, H. et al. (Hrsg.): Das Klima, Analysen und Modelle, Geschichte und Zukunft, Berlin 1980, S. 191-206
- SCHWARZBACH, M.: Das Klima der Vorzeit. Stuttgart 1974, 3. Aufl.
- SCHWEINGRUBER, F.: Auswirkungen des Lärchenwicklerbefalls auf die Jahrringstruktur der Lärche, in: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 130, 1979, S. 1071-1093
- SCHWEINGRUBER, F.: Jahrringe als klimatologische Datenquelle, in: ÜSCHGER, H. et al. (Hrsg.): Das Klima, Analysen und Modelle, Geschichte und Zukunft, Berlin 1980, S. 246-256
- SCHWEINGRUBER, F.: Der Jahrring. Bern 1983
- SCHWEINGRUBER, F., FRITTS, H., BRÄKER, O., DREW, L., SCHAR, E.: The X-Ray Technique as Applied to Dendroclimatology, in: Tree-Ring Bulletin 38, 1978, S. 61-91
- SMITH, D.: Rapid Measurement of Tracheid Cross Sectional Dimensions of Conifers, in: Forest Products Journal 15, 1965, S. 325-334
- STALFELT, M.: Die Frage der begrenzenden Faktoren, in: RUHLAND, W. (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 5, II. Berlin 1960, S. 213-225
- TRENDELENBURG, R., MAYER-WEGELIN, H.: Das Holz als Rohstoff. München 1955

- TROBY, P.: Elementumsatz in einer bewässerten Pararendzina der südlichen Oberrheinebene unter besonderer Berücksichtigung der Schwermetalle, in: Freiburger Bodenkundliche Abhandlungen 12, 1983
- WALTER, H.: Grundlagen der Pflanzenverbreitung, 1. Teil: Standortlehre. Stuttgart 1960, 2. Auflage
- WALTER, H.: Allgemeine Geobotanik. Stuttgart 1979, 2. Aufl.
- WILLKOMM, H.: Altersbestimmung im Quartär, Datierung mit Radiokohlenstoff und anderen kernphysikalischen Methoden. München 1976
- WODZICKI, T.: Mechanism of Xylem Differentiation in *Pinus silvestris* L., in: Journal of Experimental Botany 22, 1971, S. 670-687
- WORLD METEOROLOGICAL ORGANIZATION: Climatic Change. Technical Note No. 79, Genf 1966 (reprint 1971)
- ZAHNER, R.: Internal Moisture Stress and Wood Formation in Conifers, in: Forest Products Journal 13, 1963, S. 240-247
- ZIMMERMANN, M., BROWN, C.: Trees, Structure and Function. Berlin 1984, 4. Aufl.