

**Numerische Simulation des hydraulischen Systems Baum-Boden
bei der Traubeneiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.)**

Az.: SL 11/8-3

B. Sloboda, Ch. Leuschner

Abschlußbericht zum Forschungsprojekt

Projektzeitraum: 1.4. 1999 – 31. 8. 2002

Inhaltsverzeichnis

1 Allgemeine Angaben	3
2 Zusammenfassung	5
3 Einführung	6
4 Arbeits- und Ergebnisbericht	7
4.1 Ausgangsfragen und Zielsetzung des Projektes	7
4.2 Realisierung der Projektziele, Abweichungen vom Konzept und Probleme	7
4.2.1 Empirische Datenerhebungen	7
4.2.2 Erstellung von Baumkarten	8
4.2.3 Messungen des Xylemsaftflusses und des Mikroklimas	8
4.2.4 Multiplikatives Blattleitfähigkeits-Modell	8
4.2.5 Verwendung von Literaturdaten	8
4.2.6 Erfassung der Wurzelverteilung und HYDRA-silVlow-Koppelung	9
4.2.7 Vergleich von HYDRA mit anderen Wasserflußmodellen	10
4.2.8 Weiterentwicklung der Simulationswerkzeuge (GROGRA, DISC und HYDRA)	10
4.3 Datenmaterial und Methodik	11
4.3.1 Empirische Feldmessungen	11
4.3.1.1 Strukturkartierung	11
4.3.1.2 Bestimmung der axialen hydraulischen Leitfähigkeit	11
4.3.1.3 Messungen des Xylemsaftflusses	12
4.3.1.4 Abschattungsversuche zur Ermittlung der Zeitkonstanten	12
4.3.1.5 Erfassung des Mikroklimas	12
4.3.1.6 Transmittierte Strahlung	13
4.3.1.7 Transpirationsrate, Blattleitfähigkeit und Blattwasserpotential	13
4.3.1.8 Parametrisierung des Blattleitfähigkeit-Teilmodells	13
4.3.1.9 Verteilung der Feinwurzellängendichte	14
4.3.2 Datenerhebung aus anderen Quellen	14
4.3.2.1 Verwundbarkeitskurven (<i>cavitation functions</i>)	14
4.3.2.2 Hydraulische Kapazitäten	15

4.4 Baumwasserfluß-Modell HYDRA: Parametrisierung und Simulation	15
4.4.1 Parametrisierung	15
4.4.1.1 Umsetzung der hydraulischen Struktur mit GROGRA	15
4.4.1.2 Eingabeparameter zur Steuerung von HYDRA	16
4.4.2 Ankoppelung von silVlow an HYDRA	16
4.4.2.1 Senkenmodellierung	16
4.4.2.2 Globalparameter in silVlow	17
4.4.2.3 Ausdehnung des Gesamtbodenraumes	17
4.4.2.4 Randbedingungen	17
4.4.2.5 Ausgangszustand	18
4.4.2.6 Wassergehalts- und Leitfähigkeitsfunktionen	18
4.4.2.7 Unterschiede zur HYDRA-Simulation ohne silVlow	19
4.4.3 Ergebnisse der Simulationsläufe und Sensitivitätstests	19
4.4.3.1 Simulationsläufe und Sensitivitätstests <u>ohne</u> Bodenwassermodell	19
4.4.3.2 Simulationsläufe und Sensitivitätstests <u>mit</u> Bodenwassermodell	21
5 Schlußfolgerungen	22
6 Literatur	23
Verwendete Symbole und Abkürzungen	25

1 Allgemeine Angaben

DFG-Geschäftszeichen

Az.: SL 11/8-1/2/3

Antragsteller

(1) Prof. Dr. Dr. h.c. B. Sloboda, Institut für Forstliche Biometrie und Informatik der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Universität Göttingen

(2) Prof. Dr. Ch. Leuschner, Abteilung Ökologie und Ökosystemforschung im Albrecht-von-Haller Institut für Pflanzenwissenschaften der Universität Göttingen

Thema des Projektes

Numerische Simulation des hydraulischen Systems Baum-Boden bei der Traubeneiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.)

Kennwort

Hydraulisches System Baum-Boden

Berichts- und Förderungszeitraum

1.4. 1999 – 31.8. 2002

(Das Projekt war ab Januar 2000 für 5 Monate unterbrochen und wurde im Juni 2000 wieder aufgenommen.)

Kooperationen

- Dr. Christoph Blendinger, TLC Frankfurt, BZD Integrationsmanagement (vormals SFB 350, Institut für Angewandte Mathematik der Universität Bonn)
- Prof. Dr. W. Kurth, Lehrstuhl für Graphische Systeme, Brandenburgische Technische Universität Cottbus
- Prof. Dr. G. Gravenhorst, Institut für Bioklimatologie, Universität Göttingen
- Prof. Dr. Jan Cermák, Institute of Forest Ecology at the University of Brno, Czech Republic
- Dr. Jean Dautat, CIRAD-amis, Plant Modelling Programme, Montpellier, France

Projektbezogene Publikationen

Früh T. (1995): Entwicklung eines Simulationsmodells zur Untersuchung des Wasserflusses in der verzweigten Baumarchitektur. Bericht des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 131, 192 S.

Früh T. (1997): Simulation of water flow in the branched tree architecture. *Silva Fennica* 31: 275-284.

Früh T., Kurth W. (1999): The hydraulic system of trees: Theoretical framework and numerical simulation. *Journal of Theoretical Biology* 201: 251-270.

Kurth W. (1999): Die Simulation der Baumarchitektur mit Wachstumsgrammatiken. Wissenschaftlicher Verlag, Berlin, pp 327.

Lanwert, D., Dauzat, J., Früh, T. (1997): Water use of forest trees: a possibility of combining structural and functional models. *Bayreuther Forum Ökologie* 52: 117-128.

Weitere Publikationen sind geplant bzw. in Vorbereitung.

Teilnahme an Workshops und präsentierte Poster

Winfried Kurth, Gustavo Anzola Jürgenson, Helge Dzierzon, Armin L. Oppelt & Michael Schulte: **„Digital reconstruction of tree architecture as a tool for assessing growth and functional performance“**

Poster on the EUROSILVA workshop "Development and Ageing in Forest Trees", Florence (Italy), 20.-24. September 2000.

Poster on the workshop „Water transport in woody plants and linkages to plant structure and productivity“, Hyytiälä Forest Station, University of Helsinki (Finland), 14.-16. März 2001.

Michael Schulte, Winfried Kurth, Gustavo Anzola Jürgenson, Helge Dzierzon: **„Simulation of water flow in young *Quercus petraea* trees using architectural data“**

Poster on the workshop „Water transport in woody plants and linkages to plant structure and productivity“, Hyytiälä Forest Station, University of Helsinki (Finland), 14.-16. März 2001.

Michael Schulte, Winfried Kurth, Gustavo Anzola Jürgenson, Helge Dzierzon: **„Simulation des Wasserflusses in jungen Traubeneichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) unter Verwendung von Architekturdaten“**

Poster bei der 6. Jahrestagung des GfÖ-Arbeitskreises „Experimentelle Ökologie“, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften der Universität Göttingen, 1.-3. April 2001.

2 Zusammenfassung

Das vorgegebene Arbeitsthema dieses Projektes war die numerische Simulation des hydraulischen Systems Baum-Boden bei der Traubeneiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). Dazu wurde ein bereits vorhandenes Wasserflußmodell (HYDRA) auf numerischer Basis, das ursprünglich für Koniferen entwickelt worden war, an Laubbäume angepaßt und mit Hilfe empirischer Daten bezüglich der Traubeneiche neu parametrisiert. HYDRA wurde schließlich um ein neu programmiertes Blattleitfähigkeits- und ein bereits bestehendes Bodenwasserfluß-Modell (silVlow) funktionell erweitert.

Die empirischen Daten wurden auf einer Probesträche in der südlichen Lüneburger Heide erhoben. Dazu gehörten mehrtägige Messungen des Xylemsaftflusses im Stammfuß und einzelnen Ästen von etwa 8-10-jährigen Traubeneichen. Zeitparallel dazu wurden Mikroklimamessungen (Globalstrahlung, Luft-Temperatur, relative Luftfeuchte) in der Nähe der Probesträche durchgeführt. In mehreren Meßkampagnen wurden Blatt-Leitfähigkeiten, Transpirationsraten, Blatt-Wasserpotentiale, vertikale Kronengradienten der Strahlung, Zeitkonstanten und Feinwurzel-Längendichten erfaßt. Mit Hilfe von umfangreichen Porometerdaten (Blatt-Leitfähigkeit, Transpirationsrate, PPF, Blatt-Temperatur, Wasserdampf-Partialdruckdifferenz zwischen Blatt und Luft, Δw) wurde ein multiplikatives Leitfähigkeits-Modell nach der Hüllkurvenmethode (*boundary line analysis*) erstellt und in die HYDRA-Programmstruktur integriert.

Zur labormäßigen Bestimmung der axialen hydraulischen Leitfähigkeiten wurden zu unterschiedlichen Jahreszeiten Segmentproben der oberirdischen Verzweigungsstruktur (Stamm, Ast, Zweig, Blattstiel) entnommen. Die oberirdischen Teile (Sprosse) mehrerer Jungeichen wurden vollständig kartiert und deren zugeordnete Blattflächen bestimmt. Die Daten dienen zur computergestützten Generierung hydraulischer Baumkarten mit Hilfe von GROGRA, aus denen HYDRA u.a. die Verzweigungsstruktur und die morphologischen Informationen zur Berechnung der axialen hydraulischen Leitfähigkeiten entnimmt. Weitere Daten, die von uns nicht eigenständig erhoben werden konnten, wurden der Literatur entnommen. Dazu gehören Verwundbarkeitskurven (*cavitation functions*) und die hydraulischen Kapazitäten im Sproß- und Blattxylem.

Das Bodenwasserfluß-Modell silVlow, das an HYDRA angekoppelt wurde, simuliert die Wasserbewegung im Boden, indem es sowohl Niederschlagsereignisse (*source*) als auch den Wasserentzug durch die Baumwurzeln (*sink*) erkennt. Wichtige Eingangsparameter für silVlow sind das Volumen des durchwurzelten Bodens, die Niederschlagshöhe, die hydraulischen Bodeneigenschaften (pF-Kurve), der momentane Bodenwasserstatus (Wassergehaltskurve) und die Längendichte der Feinwurzeln im Boden. Unter Berücksichtigung dieser und weiterer Start- und Randbedingungen errechnet silVlow einen Wasserpotentialwert, der "virtuell" den Wurzeln zugeschrieben wird. Dieser Wert wird schließlich dem untersten Stammfußknoten zugeordnet und damit formell an HYDRA übergeben. HYDRA berechnet aus den übergebenen Informationen einen Potentialgradienten zwischen Wurzel und Stammfuß, der gemeinsam mit den Sproßgradienten des Wasserpotentials den Wasserfluß in Richtung Krone antreibt.

HYDRA ist damit in der Lage, aufgrund fundierter physio-physikalischer Basisannahmen (Strukturinformationen, hydraulische Leitfähigkeit, pF-Kurve, Wasserpotentialgleichung, Darcy-Gesetz, "Richards"-Gleichung, Massenerhaltung) den Wasserfluß im Xylem von jungen Traubeneichen mit hinreichender Genauigkeit zu simulieren. Die bisher bekannten Probleme, die bei der Simulation mit HYDRA auftreten, sind weniger auf eine fehlerhafte Programmstruktur, sondern vielmehr auf eine unzureichende und lückenhafte Parametrisierung der angekoppelten Teilmodelle zurückzuführen. Insbesondere bei der Parametrisierung des silVlow-Teilmodells, das den unterirdischen Teil des hydraulischen Systems Baum repräsentiert, besteht noch ein erheblicher weiterer Datenbedarf. Weiterhin ist anzuregen, das multiplikative Blattleitfähigkeits-Modell durch ein Modell zu ersetzen, das in der Lage ist, ausreichend sensibel auf Änderungen der Photonenflußdichte zu reagieren.

3 Einführung

Der Prozeß der pflanzlichen Wasserabgabe (Transpiration) beginnt mit der Wasserabsorption der Wurzeln und führt über den Ferntransport durch die Leitgewebe (Xylem) in Sproß und Blättern schließlich zur stomatischen Wasserdampfabgabe in die umgebende Luft. Die primäre antreibende Kraft dieses Prozesses ist die Wasserpotentialdifferenz ($\Delta\Psi = \Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{air}}$) zwischen Boden und Atmosphäre (Grace 1983). Das Wasser bewegt sich durch ein Soil-Plant-Atmosphere-Continuum (SPAC) entlang eines Gradienten abnehmenden Wasserpotentials.

Die theoretische Beschreibung von biologischen, "lebenden" Systemen unterscheidet sich i.d.R. deutlich von der von physikalischen, "nichtlebenden" Systemen (Wirtz 1997). Der Ferntransport von Wasser im Inneren eines Baumes hängt jedoch sowohl von der biologischen Struktur seiner leitenden Xyleme und Speicherräume als auch von der physikalischen Natur der antreibenden Kräfte ab. Für die Simulation des Baumwasserflusses durch seine verzweigte Architektur sind deshalb solche Modelle besonders geeignet, in denen die Morphologie (Kurth 1994, 1999) und dessen hydraulische Eigenschaften (Dauzat & Rapidel 1998) funktionell mit der Physik seiner ihn bewirkenden Kräfte verbunden sind (s. z.B. Tyree 1988, Früh 1995). Die Anknüpfung der physikalisch fundierten Flußsimulation an ein morphobiologisch begründetes Strukturmodell stellt also eine notwendige Bedingung für ein integriertes, realistisches Systemverhalten solcher Modelle dar.

Die Entwicklung des Simulationsmodells HYDRA wurde im Rahmen des BMFT-Forschungsprojektes "Stabilitätsbedingungen von Waldökosystemen" begonnen und im BMBF-Nachfolgeprojekt "Veränderungsdynamik von Waldökosystemen" weitergeführt (Früh 1995, Früh & Kurth 1999). Zur Erzeugung morphologischer Strukturmodelle wurde - und wird - das von Kurth (1994) entwickelte Programmsystem GROGRA (Growth Grammar Interpreter) verwendet, das die systematische Erzeugung von Baumarchitekturvarianten ermöglicht (s. auch Kurth 1999).

Die von Früh (1995) mit HYDRA an Koniferen vorgenommenen Modelltests zur räumlichen und zeitlichen Konvergenz, zur numerischen Stabilität, zur Sensitivität gegenüber Änderungen der hydraulischen Parameter, zur Massenbilanz und zur Fehleranalyse sprechen eindeutig dafür, daß die biophysikalischen und physiologischen Grundannahmen durch das numerische Simulationsverfahren korrekt und fundiert umgesetzt werden. Damit wird unserer Meinung nach ein wesentlicher Fortschritt gegenüber bisherigen Modellen des Baumwasserflusses erzielt. So zeigten Simulationsläufe mit einer von Tyree (1988) kartierten und durch entsprechende Daten umfassend beschriebenen Konifere (*Thuja occidentalis* L.) im oberirdischen Teil der verzweigten Struktur ähnliche Muster der Wasserpotentialgradienten, wie sie nach empirischen Meßergebnissen aus der Literatur zu erwarten waren.

Im Rahmen des hier behandelten Projektes bestand die Aufgabe, die von Früh (1995) entwickelte HYDRA-Version unter Berücksichtigung der veränderten Anforderungen an die Laubbaumart Traubeneiche (*Quercus petraea*) programmtechnisch anzupassen und neu zu parametrisieren. Hierzu war erstmals die Modellierung von Blättern (Blattspreiten, Blattstiele) als eigenständige Strukturelemente notwendig, deren transpirierende Oberfläche in der Koniferenversion von HYDRA noch Segmenten der sie tragenden Sproßachse zugeordnet war. Auch das Wurzelsystem war in der alten Version noch unberücksichtigt geblieben, weil aufgrund der Rückkoppelung zwischen Wurzelwasseraufnahme und den hydraulischen Variablen der Bodenumgebung der Weg einer verzweigungsorientierten Modellierung als zu aufwendig erschien. Deshalb war es sinnvoll, die Komplettierung eines bereits begonnenen Ansatzes zur Koppelung von HYDRA mit einem Bodenwasserfluß-Modell (silVlow, s. Blendinger 1994) in die Planung einzubeziehen.

Zur Parametrisierung der Laubbaumversion von HYDRA für die Traubeneiche wurden umfangreiche empirische Datenerhebungen für notwendig gehalten. Diese sollten aufwendige Kartierungsarbeiten zur Kronen- und Wurzelarchitektur und Laboruntersuchungen zur axialen hydraulischen Leitfähigkeit von Stamm-, Ast-, Zweig- und Blattsegmenten sowie an Wurzeln von jungen Traubeneichen umfassen. Um eine Konsistenzprüfung des Modells zu ermöglichen, waren lt. Projektplanung einerseits ergänzende Freilandmessungen des Mikroklimas, der Xylemsaftflüsse, Blattleitfähigkeiten, Transpirationsraten, Blattwasserpotentiale, und andererseits die Neuentwicklung und Parametrisierung eines Teilmodells zur Berechnung von Blattleitfähigkeiten und Transpirationsraten vorgesehen.

4 Arbeits- und Ergebnisbericht

4.1 Ausgangsfragen und Zielsetzung des Projektes

Das Vorhaben sollte die Theoriebildung zum hydraulischen System von Bäumen in enger Verknüpfung mit der Empirie konsistent in einem physikalisch fundierten Modell bündeln, um dadurch das Verständnis der hydraulischen Integration des Baumorganismus zu verbessern. Der wechselseitigen Abhängigkeit zwischen den nichtlinearen hydraulischen Systemen von Baum und Boden sollte erstmals durch eine raum-zeitliche Koppelung der numerischen Simulation von Wasserflüssen in Baum und Boden Rechnung getragen werden.

Nach der Gutachterempfehlung sollte die Neu-Parametrisierung des bisher nur an Nadelbaumarten erprobten Baumwasserfluß-Simulationsmodells HYDRA exemplarisch für die als forstlich wichtig eingestufte, ringporige Traubeneiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) erfolgen. Dazu war vorgesehen, Daten zur Kronen- und Wurzelarchitektur und zur axialen hydraulischen Leitfähigkeit von Stamm-, Ast- und Wurzelsegmenten an Eichen verschiedener Altersstufen auf Probeflächen in der Lüneburger Heide zu erheben.

Ergänzende Messungen von Xylemsaftfluß, Blatt-Leitfähigkeit, Transpirationsraten, Boden- und Blattwaterpotential und Mikroklima im Freiland sollten eine Konsistenzprüfung des Modells und eine Einschätzung der Anwendbarkeit auf forstlich relevante Situationen ermöglichen. Schließlich sollten umfangreiche Sensitivitätstests und Computereperimente zur stomatären Regelung des Wasserflusses und zur Komplexitätsreduktion des Modells einen Beitrag zur Hypothesenprüfung auf dem Gebiet des Baumwasserflusses leisten.

Konkret sollten folgende Forschungslücken geschlossen werden:

(1) Das für Koniferen (*Picea abies*, *Thuja occidentalis*) entwickelte Wasserfluß-Simulationsmodell HYDRA sollte für die Laubbaumart Traubeneiche (*Quercus petraea*) angepaßt und neu parametrisiert werden. Hierzu war die Modellierung der Blätter als eigenständige Elemente vorgesehen, weil die Widerstände im axialen Leitsystem der Blattstiele und Blattspreiten das hydraulische Systemverhalten des Baumes wesentlich mitbestimmen.

(2) Mit dem an *Quercus petraea* angepaßten Simulationsmodell HYDRA sollten Aussagen darüber entwickelt werden, welchen Mustern die nichtlineare Wasserflußdynamik in Baum und Boden folgt und wie das Verhalten des hydraulischen Systems von den Eigenschaften der baumartspezifischen Architektur bestimmt wird.

(3) Die numerische Wasserfluß-Simulation des Baumes sollte mit der Simulation des Wasserflusses im Boden gemeinsam erfolgen. Dadurch sollte der wechselseitigen Abhängigkeit zwischen den beiden nichtlinearen hydraulischen Systemen Rechnung getragen werden. Hierzu sollten bestehende Flußmodelle (HYDRA, silVlow) und ein bereits entwickeltes Konzept der Modellkoppelung (Blendinger 1994) als Basis dienen. Erstmals sollte sich damit eine auf dem Fließwege-Konzept basierende Theorie ableiten lassen, die Baum und Boden gemeinsam abbildet.

4.2 Realisierung der Projektziele, Abweichungen vom Konzept und Probleme

4.2.1 Empirische Datenerhebungen

Die in der zweiten, ergänzten Fassung des Projektantrages formulierten Aufgaben im Arbeitsprogramm mit einer veränderten Schwerpunktsetzung im experimentellen Bereich konnten mit wenigen Ausnahmen realisiert werden. So erforderte die Anpassung des für Koniferen entwickelten Wasserflußmodelles HYDRA (Früh 1995, Früh & Kurth 1999) an Laubbäume (Traubeneichen) einen empirischen Vorlauf zur Parametrisierung (Kap. 4.3.1). Hierzu wurden umfangreiche Datenerhebungen an der Traubeneiche (*Quercus petraea*) auf Versuchsflächen in der südlichen Lüne-

burger Heide bei Unterlüß (Leuschner 1993) durchgeführt. Hierbei sind die mit hohem Aufwand durchgeführten Strukturkartierungen (Kap. 4.3.1.1), die empirischen Datenerhebungen zur axialen hydraulischen Leitfähigkeit (Kap. 4.3.1.2), die Messungen der Transpirationsrate, der Blatt-Leitfähigkeit und des Blattwasserpotentials (Kap. 4.3.1.7) sowie des Mikroklimas (Kap. 4.3.1.5) und des Xylemsaftflusses (Kap. 4.3.1.3) besonders hervorzuheben.

Der Schwerpunkt der Untersuchungen lag - aufgrund der leichteren Zugänglichkeit und der Möglichkeit der Totalkartierung - auf ca. 5- bis 10-jährigen Jungeichen. Zusätzlich wurden stichprobenartig Zweig- und Astproben von ca. 10- bis 20-jährigen Traubeneichen eines Stangenholzbestandes entnommen. Die Struktur dieser Proben wurde partiell kartiert und ihre hydraulische Leitfähigkeit (Kap. 4.3.1.2) zur späteren Verwendung in HYDRA bestimmt.

4.2.2 Erstellung von Baumkarten

Die Umsetzung der oberirdischen, hydraulischen Struktur von 7 Traubeneichen in Baumkarten (*map files*) mit Hilfe von GROGRA und damit die strukturelle Parametrisierung von HYDRA (Kap. 4.4.1.1) konnte erfolgreich realisiert werden. Die Blätter sind - im Gegensatz zur Koniferenversion von HYDRA - nun als eigenständige Elemente innerhalb der Gesamtstruktur etabliert. Die hydraulische Leitfähigkeit der Blattstiele wurde gesondert als blattflächenabhängiger Parameter nach der Methode von Cochard et al. (1992) bestimmt. Um das fehlende Bodenwasseraufnahme-Modell (s.u.) zu ersetzen, wurde - in erster Näherung - ein Hilfskonstrukt (Wurzelsegment) eingesetzt, das die hydraulischen Eigenschaften des Wurzelsystems formell repräsentiert.

4.2.3 Messungen des Xylemsaftflusses und des Mikroklimas

Die 8-tägigen Messungen des Xylemsaftflusses an 5 Jung- und 4 Stangenholzeichen (Kap. 4.3.1.3) nach der *heat-balance*-Methode (Cermák et al. 1973) geschahen in Zusammenarbeit mit Prof. J. Cermák und Frau N. Nadezhdina von der Universität Brno (Tschechische Republik) sowie mit Dr. Heinz Coners vom Göttinger Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften. Dafür gebührt ihnen an dieser Stelle ein ganz besonderer Dank. Zeitgleich wurden mit einer mobilen Wetterstation, für deren Überlassung wir dem Institut für Bioklimatologie der Univ. Göttingen sehr dankbar sind, Daten zum Mikroklima (PPFD, T_{air} , rel. Luftfeuchte) erfaßt (Kap. 4.3.1.5).

4.2.4 Multiplikatives Blattleitfähigkeits-Modell

In der Koniferenversion von HYDRA wurde die Transpirationsrate entweder als Konstante (Maximalwert) vorgegeben oder aus einer empirischen Zeitreihendatei ausgelesen. In der neuen, für Laubbäume parametrisierbaren HYDRA-Version werden die Transpirationsflußdichten dagegen mit einem multiplikativen Leitfähigkeitsmodell nach Jarvis (1976) aus vorgegebenen Zeitreihen der Blattleitfähigkeit und des Mikroklimas nach der *boundary-line-analysis*-Methode berechnet (Kap. 4.3.1.8). Die Transpirationsflußdichte wird anschließend den Blättern höhenabhängig zugeordnet (Kap. 4.3.1.6).

HYDRA erkennt den Wasserentzug (*sink*) an jeder Blattinsertion und berechnet daraus numerisch nach dem *Darcy*-Prinzip (Details s. Früh 1995 und Früh & Kurth 1999) die resultierenden Wasserpotentialgradienten und -flüsse des verzweigten Systems. Die Verwendung eines multiplikativen Leitfähigkeitmodells hat - z.B. gegenüber den Energiebilanzmodellen, s. unten - den Vorteil, daß es relativ leicht mit Hilfe von Porometermessungen parametrisiert werden kann.

4.2.5 Verwendung von Literaturdaten

Zum Teil mußte auf Datenquellen in der Literatur zurückgegriffen werden. So konnten aufgrund des hohen apparativen Aufwandes die Kavitationsfunktionen (Kap. 4.3.2.1) und die hydraulischen Kapazitäten (Kap. 4.3.2.2) nicht selbst bestimmt werden.

4.2.6 Erfassung der Wurzelverteilung und HYDRA-silVlow-Koppelung

Erheblich unterschätzt worden war im ursprünglichen Arbeitsprogramm der Arbeitsaufwand zur Erfassung der Wurzelverteilung im Bodenkörper zur Parametrisierung des Bodenwasseraufnahme-Modells (silVlow). Hier konnte nur ein geringer, statistisch nicht relevanter Teil der vorgesehenen Daten erhoben werden.

Zur Ausdehnung der Wasserflußsimulation auf den durchwurzelten Bodenraum war bei der Projektplanung für dieses Vorhaben die Koppelung von HYDRA mit dem Bodenwassermodell silVlow (Blendinger 1994) vorgesehen. Das Modell HYDRA allein (Früh 1995) berücksichtigt den Boden-Wurzel-Raum und die Wurzelwasseraufnahme nicht, bzw. erwartet als Randbedingung am untersten Stammfußsegment lediglich ein konstant vorgegebenes Bodenwasserpotential.

Bei der im Arbeitsprogramm geplanten Ankoppelung des Bodenwasserflußmodells silVlow an HYDRA, das ursprünglich von J. Schmidt (ehemals Institut für Bodenkunde und Waldernährung, Univ. Göttingen), M. Hauhs (BITÖK, Univ. Bayreuth) und Ch. Blendinger (ehemals Institut für Angewandte Mathematik, SFB 350, Univ. Bonn) für die Simulation der Wasserflüsse im Boden entwickelt worden ist, gab es einige Probleme bei der Programmierung und Parametrisierung. Die Koppelung zwischen HYDRA und silVlow konnte aber technisch umgesetzt und die theoretischen Grundlagen dazu beschrieben werden. Die Koppelung mußte nachfolgend neu bzw. ergänzend parametrisiert werden. Die Realisierung einer Koppelung von zwei Simulationsmodellen, die sich - zwar nicht in der verwendeten Programmiersprache - aber sowohl hinsichtlich ihrer ursprünglichen Konzeption und Intention als auch in ihrer Struktur unterscheiden, erfordert grundsätzlich folgende zu bewältigende Schritte:

- die Erstellung eines Modells für die Simulation des Einflusses von Wurzeln auf den Bodenwasserhaushalt, das auch auf Niederschläge reagiert,
- die modelltechnische Umsetzung des Datenaustausches zwischen der HYDRA- und silVlow-Software,
- die Parametrisierung des gekoppelten Gesamtmodells,
- und die Produktion von Ergebnissen zur Verifikation.

Die Koppelung beinhaltet ein Modell für den Einfluß der Wurzeln auf den Wasserhaushalt bzw. auf die Wasserbewegung im Boden. Die Wurzeln stellen eine Senke dar, die dem Boden Wasser entzieht und dadurch Einfluß auf den Wasserhaushalt des Bodens nimmt.

Die modelltechnische Umsetzung des Datenaustausches zwischen den beiden Teilmodellen konnte im Laufe des Projektes komplett gelöst werden. Schwierige Probleme waren die Synchronisierung der Zeitsteuerungen beider Systeme und die Anpassung der Numerik von HYDRA an die neuen Umgebungsbedingungen. Die Zeitsteuerung wurde komplett von silVlow übernommen, das HYDRA eigenständig startet und beendet. Insbesondere der Eingriff in die Zeitsteuerung war mit weitgehenden Umstellungen der HYDRA-Programmstruktur verbunden.

Das gekoppelte Modell wurde ergänzend parametrisiert und getestet. Insbesondere bei der Parametrisierung sind aber einige Probleme noch ungelöst und zeigen einen weiteren Forschungsbedarf auf (s.u.). Die Ergebnisse der Koppelung, die als Teilaspekt in diesem Projekt vorgesehen waren, können daher nur als beispielhaft gelten, und sind für quantitative Betrachtungen noch nicht geeignet. Die angewendeten Schritte und Messungen der HYDRA-silVlow-Koppelung sind in Kap. 4.4.2 näher beschrieben.

Probleme bei der Parametrisierung des gekoppelten HYDRA-silVlow-Modelles

Bei der Parametrisierung des gekoppelten HYDRA-silVlow-Modells traten einige Schwierigkeiten auf. So erwartet das gekoppelte Modell als Eingangsparameter eine Wurzel-dichte in der Einheit $[cm] / [cm^3]$, also eine Wurzellängendichte. Es stellte sich heraus, daß die dazu erforderlichen und sehr aufwendigen Feldmessungen von unserer Arbeitsgruppe zeitlich und personell nicht zu bewältigen waren. Es wurden daher beispielhaft die Feinwurzel-Massendichten $[g] / [cm^3]$ von nur einem Individuum gemessen, die stichprobenartig durch Längendichten ergänzt wurden. Der Zusammenhang zwischen beiden Parametern konnte allerdings nicht mit der erforderlichen Genauigkeit hergestellt werden, so daß zusätzlich auf Erfahrungswerte aus der Literatur (s. Hertel 1999) zurückgegriffen werden mußte.

Das Modell silVlow abstrahiert den Bodenraum in sehr starkem Maße. Das Modell sieht den Bodenraum zweidimensional in einer X- und in einer Z-Richtung, wobei die Z-Richtung die Tiefe des Bodenraumes darstellt. Dadurch wird eine Richtung der Ebene abstrahiert. Es ist daher nicht möglich, die Wurzelarchitektur im Bodenraum abzubilden, um funktionale Wechselwirkungen zwischen der Architektur und dem Bodenraum zu untersuchen. Es wäre daher interessant, die Beziehungen zwischen Bodenraum und Wurzelarchitektur anhand eines "echten" 3D-Modelles abbilden zu können, wie es z.B. Clausnitzer & Hopmans (1994) in einem ersten Ansatz versucht haben.

4.2.7 Vergleich von HYDRA mit anderen Wasserflußmodellen

Ursprünglich war geplant, HYDRA mit dem Wasserflußmodell HYDRO von J. Dauzat (CIRAD, Montpellier) zu vergleichen. Dieses Modell realisiert gegenüber HYDRA einige Vereinfachungen bei der mathematischen Umsetzung der Richards-Gleichung für den axialen Wasserfluß und simuliert im Gegensatz zu HYDRA nur *steady-state*-Situationen.

Außerdem wird in HYDRO der Anteil der absorbierten Strahlungsenergie mit einem *turtle model* (MIR, zum Prinzip siehe Den Dulk 1989) und die Transpiration der Blätter mit Hilfe eines Energiebilanzmodells (Dauzat & Rapidel 1998) berechnet.

HYDRO wurde bisher schwerpunktmäßig an der Kaffeepflanze (*Coffea arabica*) getestet (Rapidel 1995). Leider haben sich bei der Parametrisierung von HYDRO für die Traubeneiche (siehe Projekt "Kopplung von Struktur- und Prozeßmodellen") Schwierigkeiten ergeben. Diese sind dafür verantwortlich, daß einige Ausgabeparameter nichtrealistische Größenordnungen aufweisen. Diese Probleme waren zum Zeitpunkt der Fertigstellung dieses Berichtes noch nicht gelöst. Aus diesem Grund ist ein Vergleich von HYDRA mit HYDRO-Simulationsergebnissen vorerst nicht möglich.

4.2.8 Weiterentwicklung der Simulationswerkzeuge (GROGRA, DISC und HYDRA)

Die bisher nur für Koniferen mit einer vereinfachten Behandlung der Beblätterung konzipierte Datenschnittstelle zwischen der Pflanzenarchitektur-Software GROGRA und dem Baumwasserfluß-Simulator HYDRA (via Diskretisierungs-Werkzeug DISC) mußte für die Verarbeitung von Laubbaum-Informationen erweitert werden. Dieses betraf Datenstrukturen, Dateiformate, Visualisierung, Analyse-Algorithmen und Ausgaberroutinen in GROGRA und die Datenstrukturen und Eingabe-/Ausgaberroutinen von DISC. Das *dtd*-Format (*digital tree data*, Kurth 1994, 1999) zum Einlesen kartierter Pflanzen in GROGRA wurde um Direktiven zur Spezifikation blattbezogener Information ergänzt (**\leafarea**, **\leafobject**, **\fruitobject**, **\min_intn**, **\phyllotaxy**¹). Über die **\leafobject**-Direktive können nun L-System-generierte Substrukturen zur Visualisierung von Blättern in die Repräsentation kartierter Bäume eingebunden werden. Zur Verwaltung artspezifischer Parameter wurden plattformunabhängige Datenstrukturen und Funktionen bzw. Klassen (in C und C++) entwickelt und ein gemeinsames Dateiformat für die Software-Systeme GROGRA (Kurth 1994),

¹ Eine Dokumentation dieser und anderer GROGRA-Erweiterungen ist im Internet unter http://www.uni-forst.gwdg.de/~wkurth/grogra_readme.html verfügbar.

HYDRA (Früh 1995) und NEXUS (Anzola 2002) vereinbart. Dadurch ist nunmehr für jede Baumart eine Datei erforderlich, die von allen genannten Software-Werkzeugen gelesen werden kann. GROGRA wurde darüber hinaus mit zusätzlichen Ausgabeschnittstellen (MTG, PovRay, DXF) zur besseren Verwertbarkeit und Vergleichbarkeit von Ergebnissen versehen.

Die Berücksichtigung der Blattstiele und -spreiten mit je unterschiedlichen hydraulischen Eigenschaften erforderte die Erweiterung der internen Datenstrukturen von GROGRA, DISC und HYDRA und die Modifikation von Analyse-Algorithmen in GROGRA. Ferner wurde GROGRA durch einige neue Optionen ergänzt (Visualisierung horizontaler Schichten, topologische Analyse von Pflanzenarchitekturen, Analyse des *diameter exponent* nach Mandelbrot (1991), neue *turtle*-Kommandos für die L-System-Verarbeitung).

Bisher hatten DISC und HYDRA implizit eine strikt plagiotrope Ausrichtung der Achsen höherer Ordnung angenommen, was für Koniferen als eine vertretbare Annäherung an die Realität erschien. In Laubbäumen sind dagegen schräge und orthotrope Seitenachsen häufig; somit mußten die internen Datenstrukturen um segmentbezogene Höheninformationen ergänzt werden. Bei der algorithmischen Bestimmung der segmentbezogenen axialen hydraulischen Leitfähigkeiten mußte neu zwischen holzigen Achsen, Blattstielen bzw. Blattspreiten differenziert werden (s.o.).

4.3 Datenmaterial und Methodik

4.3.1 Empirische Feldmessungen

4.3.1.1 Strukturkartierung

Von 7 Jungeichen (im folgenden als *ejc*, *ejd*, *ejf*, *ejg*, *ejh*, *ejj* und *ejk* bezeichnet) wurde das gesamte oberirdische, verzweigte Achsensystem mit hohem Aufwand manuell kartiert (zur Methode vgl. Kurth & Anzola 1997). Erfasst wurden die Triebbildungsarten (regulärer Austrieb, Syllepsis, Johannistriebe), die Längen der Wachstumseinheiten und ihre Positionen an den tragenden Einheiten, Verzweigungswinkel, Durchmesser sowie an Teilproben und an zusätzlichen, gesonderten Exemplaren auch versorgte Blattflächen und die Blatt-Trockenmassen. Diese Kartierungsarbeiten wurden (mit Ausnahme der Stichproben mit Blattflächen- und Blattmassenbestimmung) nichtdestruktiv ausgeführt, um an den Objekten später weitere Untersuchungen (Saftfluß-, Porometermessungen etc.) vornehmen zu können (s.u.).

Die Kronenarchitekturen der kartierten Bäume wurden im *dtd*-Format (*digital tree data*, Kurth 1994, 1999) im Computer rekonstruiert. Auf dieser Grundlage wurden extrapolativ Kronenkarten (*map files*) erstellt, die mit der Diskretisierungssoftware DISC (Früh 1995) aufbereitet wurden und als *input* für HYDRA dienen.

4.3.1.2 Bestimmung der axialen hydraulischen Leitfähigkeit

Zwischen der längennormierten hydraulischen Leitfähigkeit (K_m) und dem Durchmesser (D) eines Achsenelementes gelten gesetzmäßige Beziehungen der Art

$$(1) K_m(D) = a \cdot D^b \text{ [kg m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}\text{]}, \text{ mit } b > 2$$

(Tyree et al. 1983, Cochard 1992). In HYDRA werden diese Beziehungen zur Charakterisierung der hydraulischen Eigenschaften unterschiedlicher Achsenelemente verwendet.

Die axiale hydraulische Leitfähigkeit (K_m) der Zweig-, Ast- und Stammsegmente wurde für unterschiedliche Durchmesserklassen mit der *gravity-flow*-Methode nach Dixon (1914) ermittelt, die bei Sperry et al. (1988) und Früh (1995) im Detail beschrieben ist. Dazu kamen in mehreren Untersuchungsjahren wissenschaftliche Hilfskräfte zum Einsatz.

Für die Blattstiele wurde ein abgewandelter Ansatz nach Cochard et al. (1992) gewählt: ihre hydraulische Leitfähigkeit hängt nach der Beziehung

$$(2) K_m(LA) = a \cdot LA^b \text{ [kg m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}\text{]}$$

ausschließlich von der Größe der versorgten Blattfläche (LA) ab.

4.3.1.3 Messungen des Xylemsaftflusses

Im Rahmen einer etwa zweiwöchigen Meßkampagne vom 26. Juni bis zum 7. Juli 2000 wurden auf den Versuchsflächen in der Lüneburger Heide - in Zusammenarbeit mit Prof. Jan Cermák von der Universität Brno (Tschechische Republik) und Dr. Heinz Coners vom Göttinger Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften - umfangreiche Messungen zum Xylemsaftfluß von Jung- und Stangenholzeichen durchgeführt. Die Saftflüsse durch den Stammfuß (also durch den „Flaschenhals“ des hydraulischen Gesamtsystems) von insgesamt 5 Jungeichen (*ejf*, *ejpg*, *ejh*, *ejk*, *ejj*) wurden nach der *heat-balance*-Methode (Cermák et al. 1976) über einen 10-tägigen Zeitraum kontinuierlich in 15-min-Intervallen gemessen, wobei am Baum *ejj* eine zusätzliche Ast-Meßstelle angebracht war. Dazu wurde ein Miniaturmeßsystem vom Typ T-693 der Fa. EMS (Brno, Tschechische Republik) verwendet, das bei Cermák et al. (1976) ausführlich beschrieben ist. Die Ergebnisse der Saftflußmessungen dienen insbesondere der Modellüberprüfung und -validierung.

4.3.1.4 Abschattungsversuche zur Ermittlung der Zeitkonstanten

An Terminen im August 2000 wurden auf der Jungeichenfläche Abschattungsversuche durchgeführt. Damit sollte getestet werden, ob HYDRA die Zeitkonstante des Systems richtig wiedergibt, bzw. um diese mit Hilfe der hydraulischen Kapazitäten (s. FRÜH 1995) einzujustieren. Dazu wurden einzelne, zuvor unbeschattete Bäume (*ejf*, *ejpg*, *ejj*), die zuvor am Stammfuß mit einem Saftflußsensor (Typ s. oben) bestückt worden waren, mit einem lichtundurchlässigen Zeltgerüst überdeckt. Die Zeitdauer der Abschattung erstreckte sich im Regelfall über 1 Stunde, wobei die Speicherung der Saftflußdaten im Minutentakt erfolgte. Die Quantenflußdichte (*PPFD*) unter dem Zeltgerüst wurde zeitsynchron vor, während und am Ende der Abschattung mit einem Quantum-Sensor (Licor) gemessen. Mit Hilfe der so bestimmten zeitlichen Verzögerungen der Xylemsaftflußreaktionen auf Verdunkelung bzw. Wiederbelichtung wurde eine durchschnittliche Verzögerungszeit (Zeitkonstante) von 15 Minuten berechnet.

Durch eine zahlenmäßige Vergrößerung der Kapazitäten C_{wood} und C_{leaf} (Kap. 4.3.2.2) erhöht sich die Reaktionszeit (Zeitkonstante) des Modellsystems auf Veränderungen der antreibenden Kräfte. Die hydraulischen Kapazitäten in Holz und Blättern eines Baumes stellen wassergefüllte Räume dar, die raschen Veränderungen im hydraulischen System entgegenzuwirken. Es dauert stets eine gewisse Zeit, bis sich nach einer Veränderung ein neues (Fließ-) Gleichgewicht (*steady state*) des Wasserflusses eingestellt hat. Unter der Zeitkonstante des Systems wird also die Zeitdauer verstanden, welche die Wasserflußrate im Xylem benötigt, um von einem alten zu einem neuen *steady-state*-Zustand zu gelangen. Um die ermittelte Zeitkonstante des Saftflusses von 15 Minuten in HYDRA einzustellen und zu simulieren, wurden mehrere Simulationsläufe mit unterschiedlichen Werten der hydraulischen Kapazitäten (C_{wood} und C_{leaf}) gefahren. Als Ergebnis wurden hydraulische Kapazitäten für die verholzten Sproßachsen und die Blattspreiten von $C_{\text{wood}} = 0.160 \text{ kg MPa}^{-1} \text{ dm}^{-3}$ bzw. $C_{\text{leaf}} = 0.064 \text{ kg MPa}^{-1} \text{ m}^{-2}$ ermittelt. HYDRA entnimmt diese Werte aus einer artspezifischen Datei. Alle hier angesprochenen Simulationsergebnisse (s. Kap. 4.4.3) basieren auf diesen Kapazitätswerten.

4.3.1.5 Erfassung des Mikroklimas

Zeitparallel zu den Saftflußmessungen wurden mit einer mobilen, batteriebetriebenen Wetterstation, die uns dankenswerterweise vom Institut für Bioklimatologie der Universität Göttingen bereitge-

stellt wurde, im 10-Sekunden-Takt die Freiland-Globalstrahlung, die Lufttemperatur und die relative Luftfeuchte in 6 m Höhe über Grund gemessen und als 15-min-Mittelwerte abgespeichert. Die Meßstelle befand sich am Rande eines Stangenholzbestandes etwas oberhalb der Kronenoberfläche und in einer Horizontaldistanz (Luftlinie) von etwa 400 m zum Jungeichenbestand. Die Wetterdaten wurden später mit geeigneten Methoden näherungsweise in PPF_D, T_{leaf} und Δw umgerechnet. Als spezielle „Wetterdateien“ werden sie bei HYDRA in Form von Tagesgängen als Eingangsparameter für Simulationsläufe mit dem Blattleitfähigkeits-Modell verwendet. Zur Zeit liegen von der Versuchsfläche in der Südheide 8 vollständige Tagesgänge des Mikroklimas vom 28. Juni 2000 bis zum 5. Juli 2000 vor. Diese Tagesgänge sind gemeinsam in einer Wetterszenerie-Datei (WEATHER_FILE: <SH_2000.dat>) abgespeichert.

4.3.1.6 Transmittierte Strahlung

Ende Juli 2002 wurden an drei Jungeichen die transmittierten Strahlungsflüsse (PPFD) in Abhängigkeit von der Höhe mit Hilfe eines Quantumsensors (Fa. Li-Cor, USA) bestimmt. Zu jeder einzelnen Transmissionsmessung diente die PPF_D über der Baumkrone als Referenz. In HYDRA wird die höhenabhängig transmittierte, photosynthetisch wirksame Photonenflußdichte (PPFD_{red}) aus der PPF_D über der Baumkrone mit Hilfe folgender Exponentialbeziehung berechnet (Details s. Schulte 1993):

$$(6) \text{PPFD}_{\text{trans}} = \text{PPFD} \cdot e^{(-k \cdot (h_{\text{tree}} - h_{\text{leaf}}))}$$

mit h_{tree} = maximale Baumhöhe [m], h_{leaf} = Insertionshöhe des Blattes [m]. Die Transmissionskonstante wurde iterativ zu k = 1.534 ermittelt. Aufgrund der stark inhomogenen Blattflächenverteilung in den Kronen, die für Jungbäume allerdings charakteristisch ist, streuen die Meßwerte sehr stark. Weil jedoch zum Meßzeitpunkt Ende Juli bei allen Bäumen Blattverluste durch Insektenfraß aufgetreten und die Kronen dadurch leicht aufgelichtet waren, wurde bei allen Simulationsläufen mit HYDRA mit dem höheren, mittlerer k-Wert von 2.0 gerechnet.

4.3.1.7 Transpirationsrate, Blattleitfähigkeit und Blattwasserpotential

Von wissenschaftlichen Hilfskräften wurden - kampagneweise - in unterschiedlichen Untersuchungsjahren (August 1998, August-September 1999, Juni-August 2000, Juli-August 2001, Juli 2002) stichprobenartige Messungen der Transpirationsrate (J_{H₂O}) und Wasserdampfleitfähigkeit (g_{H₂O}) von unterschiedlichen Blättern unter differenzierten Wetter- und Wasserstatusbedingungen durchgeführt. Dazu wurde ein *steady-state*-Porometer der Fa. Li-Cor, USA (Typ LI-1600) eingesetzt. An geeigneten Meßtagen (vorzugsweise unter Wasserstreßbedingungen) wurden parallel dazu Blattwasserpotentiale (Ψ_{leaf}) nach der SCHOLANDER-Methode erfaßt. Die Ergebnisse dieser Messungen dienen insbesondere zur Parametrisierung eines multiplikativen Blattleitfähigkeitmodells, das nunmehr integraler Bestandteil von HYDRA ist (s. Kap. 4.3.1.8 unten).

4.3.1.8 Parametrisierung des Blattleitfähigkeit-Teilmodells

Mit Hilfe der Porometerdaten zur Blattleitfähigkeit (s.o.) wurde ein *multiplicative model* nach der bei Jarvis (1976) beschriebenen Methode (*boundary line analysis*) parametrisiert. Zweck ist, die Abhängigkeit der Blattleitfähigkeit (g_{H₂O}) von der Strahlung (PPFD), der Blatt-Temperatur (T_{leaf}), der Luftfeuchte (Δw) und vom Blattwasserpotential (Ψ_{leaf}) zu beschreiben (s. Rapidel 1995, Yang et al. 1998, Schäfer et al. 2000). Dieses Modell hat die allgemeine Form:

$$(5) \text{g}_{\text{H}_2\text{O}} = f(\text{g}_{\text{max}}, f_1, f_2, f_3, f_4) = \text{g}_{\text{max}} \cdot f_1(T_{\text{leaf}}) \cdot f_2(\Delta w) \cdot f_3(\text{PPFD}_{\text{trans}}) \cdot f_4(\Psi_{\text{leaf}}),$$

mit g_{H₂O} = Blattleitfähigkeit für Wasserdampf [mmol m⁻² s⁻¹], g_{max} = maximale Blattleitfähigkeit [mmol m⁻² s⁻¹], PPF_{Dtrans} = transmittierte *photosynthetic photon flux density* [μmol m⁻² s⁻¹], T_{leaf} =

Blatt-Temperatur [$^{\circ}\text{C}$], $\Delta w = \text{air to leaf vapour pressure deficit}$ [Pa kPa^{-1}], $\Psi_{\text{leaf}} = \text{Blattwasserpotential}$ [MPa], wobei die Funktionswerte $f_1 \dots f_4$ jeweils in der normierten Form (0 ... 1) zur Anwendung kommen. Die Transpirationsrate ($J_{\text{H}_2\text{O}}$) berechnet sich damit in Analogie zur allgemeinen Transportgleichung (Grace 1983, Willert et al. 1995) zu $J_{\text{H}_2\text{O}} = g_{\text{H}_2\text{O}} \cdot \Delta w$ in [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$].

4.3.1.9 Verteilung der Feinwurzellängendichte

Das Bodenwasserfluß-Modell silVlow, das an HYDRA gekoppelt wurde, erwartet als Eingangsparameter für die Repräsentation des Wurzelraumes eine diskrete Längendichteverteilung der Feinwurzeln (Durchmesser $< 2 \text{ mm}$). Diese bildet die Grundlage für den Senkenterm in einem finiten Element des Bodenraumes. Ursprüngliches Ziel war es, die Feinwurzellängendichten von allen Bäumen - parallel zur oberirdischen Strukturkartierung (Kap. 4.3.1.1) - zu bestimmen. Diese Aufgabe war leider schon bei der Antragstellung zu diesem Projekt erheblich unterschätzt worden: Im Laufe der Arbeiten stellte sich heraus, daß es mit der herkömmlichen Methodik nicht möglich war, einen kompletten Datensatz für alle Wurzelräume der Probestämme zu erarbeiten. Der Zeitaufwand für die komplette Bestimmung der Längendichten (Feldernte, Auswaschung, Lebend-Tot- und Fein-Grob-Sortierung, Scannen der Wurzellängen) erwies sich - unerwartet - als so hoch, daß die personellen und apparativen Mittel an unserem Institut dazu nicht ausreichten. Um dieses Problem - zumindestens im Ansatz - zu lösen, wurden die Massendichteverteilungen nach einer vereinfachten Methode nur noch geschätzt, wodurch der Arbeitsaufwand verringert wurde. Das führte aber dazu, daß die Dichteverteilung nur exemplarisch am Wurzelsystem eines einzelnen Baumes - und hier auch nur zur Hälfte - untersucht werden konnte.

Da silVlow als Eingangsparameter zwingend Feinwurzel-Längendichten vorsieht², waren wir für die Umrechnung der Massendichten in Längendichten auf Angaben in der Literatur angewiesen. Hertel (1999) hat in einer Untersuchung über die interspezifische Wurzelkonkurrenz bei der Buche auch spezifische Wurzeloberflächen in [$\text{cm}^2 \text{g}^{-1} \text{Trockenmasse (TM)}$] für Traubeneichen in der Lüneburger Heide bestimmt. Daraus haben wir die spezifischen Wurzellängen in [$\text{cm g}^{-1} \text{TM}$] abgeleitet. Mit den spezifischen Wurzellängen ließen sich dann aus den Massendichten näherungsweise die Längendichten für Feinwurzeln berechnen. Dieses stellt einen Kompromiß gegenüber der ursprünglichen Planung dar, nach der die Längendichten der Feinwurzeln direkt zu bestimmen waren.

4.3.2 Datenerhebung aus anderen Quellen

4.3.2.1 Verwundbarkeitskurven (*cavitation functions*)

Bei einer trockenstreibedingten, fortschreitenden Abnahme des Wasserpotentials im Leitgewebe von Sproßachsen und Blattstielen kommt es zu einem progressiven Leitfähigkeitsverlust (Edwards & Jarvis 1982), der nur bedingt reversibel ist (Borghetti et al. 1991). Der Leitfähigkeitsverlust ist mit der Anwesenheit von Gasembolien im Leitgewebe korreliert (Zimmermann 1983). In HYDRA wird die bedingte Reversibilität modelltechnisch dadurch realisiert, indem es erst in der Nacht, wenn die Gefäße bis zum *predawn*-Zustand wiederaufgefüllt werden, zu einer vollständigen Wiederherstellung der ursprünglichen Leitfähigkeit kommt. Tagsüber erlittene Embolien bleiben also bis zum Ende des Simulationslaufes erhalten und senken die hydraulische Leitfähigkeit ggf. entsprechend der *cavitation function* (3) ab. HYDRA bietet auch die Möglichkeit, über einen Schalter (*switch*) den Wasserfluß unter Ausschaltung von Kavitationen zu simulieren. Der relative Leitfähigkeitsverlust im Xylem wird durch die folgende sigmoide Exponentialfunktion beschrieben:

$$(3) \quad f(x) = 1 / (1 + e^{a \cdot (x - b)}) \quad \text{oder} \quad f(P) = 1 / (1 + e^{a \cdot (P - P_{v50})})$$

² Die Grobwurzel-Massendichten sind hier nur ergänzend dargestellt und haben für das Bodenwasserfluß-Modell silVlow keine funktionelle Bedeutung. Nach neueren Erkenntnissen (s. z.B. Coners 2001) nehmen aber auch Grobwurzeln in geringem Maße Wasser auf. Dieser Aspekt konnte allerdings hier noch keine Berücksichtigung finden.

mit P = Druckkomponente des Xylem-Wasserpotentials aus ($\Psi_{\text{Xylem}} = P + \rho_{\text{H}_2\text{O}} g z (-\pi) (-\tau)$) in [MPa], b = Konstante, P_{v50} = Konstante, die den Xylemdruck bei 50% Leitfähigkeitsverlust angibt, $\rho_{\text{H}_2\text{O}}$ = Dichte von Wasser [kg m^{-3}], g = Schwerebeschleunigung [m s^{-2}], z = Höhe über Referenzniveau [m]. Matrix- ($-\tau$) und osmotisches ($-\pi$) Potential werden bei der Simulation mit HYDRA vernachlässigt (vgl. Früh 1995, Früh & Kurth 1999). Für *Quercus petraea* wurden die *vulnerability curves* den Arbeiten von Cochard et al. (1992) für Blattstiele von zwei- bis vierjährigen Zweigen, bzw. von Breda et al. (1993) für ca. einjährige Sproßachsen, übernommen.

4.3.2.2 Hydraulische Kapazitäten

Unter der hydraulischen Kapazität (C_{wood} oder C_{leaf}) versteht man die Fähigkeit von Pflanzenorganen, Wasser bei isothermischen Veränderungen des Wasserpotentials zu speichern oder abzugeben (Tyree & Yang 1990). Sie läßt sich bestimmen, indem bei progressiver Austrocknung gleichzeitig Wassergehalt bzw. dessen Defizit und Wasserpotential gemessen und gegeneinander aufgetragen werden:

$$(4) C_{\text{Xylem}}(P) = \delta\theta / \delta\Psi \quad \text{mit } P = \Psi_{\text{Xylem}} - \rho_{\text{H}_2\text{O}} g z \quad \text{bei } T_{\text{Xylem}} = \text{const.} \quad [\text{kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}]$$

Die Kapazitäten der Segmenthälften werden aus den Komponenten C_{wood} und C_{leaf} additiv zusammengesetzt. C_{wood} gehört zu der Sproßachse selbst, und die Komponente C_{leaf} rührt von der ursprünglich dem transpirierenden Segment zugeordneten Blattfläche her (Früh 1995). Die Parameter C_{leaf} und C_{wood} wurden in erster Näherung von Tyree (1988) für *Thuja occidentalis* übernommen, da in der Literatur für *Quercus petraea* keine Kapazitätsmessungen bekannt sind. Sie wurden später so angepaßt, daß die Zeitkonstante des Systemverhaltens von HYDRA für Jungbäume von *Quercus petraea* der beobachteten Zeitkonstante aus Feldversuchen von 15 min entspricht (s. Kap. 4.3.1.4).

4.4 Baumwasserfluß-Modell HYDRA: Parametrisierung und Simulation

4.4.1 Parametrisierung

4.4.1.1 Umsetzung der hydraulischen Struktur mit GROGRA

Das numerische Baumwasserfluß-Simulationsmodell HYDRA berechnet Wasserpotentiale und Flüsse in den zylindrischen Achsensegmenten der verzweigten Kronenarchitektur. Diese Achsensegmente bilden die strukturellen Grundeinheiten des Modells. Die grundlegenden Annahmen dabei sind:

- das Gesetz der Massenerhaltung
- das Darcy-Gesetz, welches den stationären Wasserfluß durch ein poröses Medium beschreibt
- die Annahme einer räumlichen Homogenität von Kapazität und axialer hydraulischer Leitfähigkeit innerhalb der einzelnen Segmente des verzweigten Achsensystems.

In der Schnittstelle von GROGRA (*Growth Grammar Interpreter*, s. Kurth 1999) zu HYDRA findet eine Transformation der ursprünglichen Struktur statt. Der Grund dafür ist, daß die Numerik der Wasserflußsimulation gewisse Anforderungen an die zugrundegelegte Struktur stellt: Um eine räumlich gleichmäßige Genauigkeit des numerischen Verfahrens zu gewährleisten, werden die Schrittweiten bei der räumlichen Diskretisierung des Achsensystems so gesetzt, daß sie groß sind, wo sich flache Gradienten der Lösungsfunktion (des simulierten Wasserpotentials) ausbilden, und klein, wo die Gradienten steil sind. Zu weiteren Details siehe Kurth (1999) und Früh (1995).

Die Abspeicherung und Weitergabe der modifizierten Verzweigungsstrukturen erfolgt in tabellenorientierten Dateien (primäres Basisgitter = *.pbg-, und sekundäres Basisgitter = *.sbg-Format, s. Kurth 1994). HYDRA kann aus den Strukturdaten – zusammen mit den Zeitreihen der Transpirationsrate ($J_{\text{H}_2\text{O}}$) der Blätter – sowohl Zeitreihen des Wasserpotentials (Ψ_{Xylem}) und Wasserflusses als

auch Profile berechnen (Früh 1995). Für die Erstellung eines Profils sind entsprechend ein Zeitpunkt und eine Pfadauswahl im Verzweigungssystem vorzugeben. Für die Protokollierung von Zeitreihen kommen beliebige Positionen (*nodes*) in Frage, die interaktiv, d.h. per Mausklick, bestimmt werden können.

4.4.1.2 Eingabeparameter zur Steuerung von HYDRA

Eine grundsätzliche Charakterisierung des Computerprogramms HYDRA wurde bereits von Früh (1995) und Früh & Kurth (1999) vorgenommen, wobei Früh dieses Programm für Koniferen entwickelt hat. Deshalb wird an dieser Stelle nur eine kurze Übersicht zur Arbeitsweise von HYDRA gegeben, die durch zusätzliche Informationen zu Änderungen bezüglich der Neuparametrisierung für Laubbäume (*Quercus petraea*) und Neuimplementation des Leitfähigkeitsmodells ergänzt sind.

Nach dem Programmstart liest HYDRA zunächst eine Auswahldatei (*<selection file>*) mit programmsteuernden Parametern ein (z.B. *<ejg.sel>*). Mit dem Schalter EVA_SWITCH z.B. lassen sich in der HYDRA-Auswahldatei zu Testzwecken unterschiedliche Muster der zeitabhängigen Transpirationsflußdichte (J_{H_2O}) festlegen. So erzeugen die Einstellungen EVA_SWITCH = „a“ eine sinusförmige, „b“ eine stufenförmige, „c“ eine konstante und „t“ eine empirisch begründete Zeitreihe. Bei EVA_SWITCH = „t“ wird J_{H_2O} mit Hilfe der Wetterdateien und des Blattleitfähigkeitsmodells (Kap. 4.3.1.8) berechnet. Ein weiterer Schalter erlaubt die Unterscheidung zwischen „linearer“ und „nichtlinearer“ Simulation (NONLIN). Die lineare Option führt dazu, daß die druckabhängige Aktualisierung der hydraulischen Leitfähigkeit entfällt, d.h. daß mögliche druckabhängige Leitfähigkeitsverluste durch Kavitationen (Kap. 4.3.2.1) nicht berücksichtigt werden.

4.4.2 Ankoppelung von silVlow an HYDRA

4.4.2.1 Senkenmodellierung

Die Schnittstelle, mit dem das Baumwasserflußmodell HYDRA mit dem Bodenwasserflußmodell silVlow gekoppelt wird, beruht auf einem einfachen und seit langem in der Hydrologie üblichen makroskopischen Wurzelmodell (vgl. z.B. Feddes et al. 1974, Klute & Peters 1969; bei Schlichter 1980 wird ein vergleichbarer Ansatz verwendet, allerdings auf einer mikroskopischen Modellierung basierend, so daß die vorkommenden Variablen eine z.T. andere Interpretation haben).

Dabei wird im Einzugsbereich der Wurzeln eines Baumes der Ansatz

$$(5) \quad S(h) = a K(h) (h_w - h)$$

gewählt, wobei $S(h)$ ein ortsabhängiger Senkenterm, a eine vom Ort abhängige Proportionalitätskonstante, h_w ein als ortsunabhängig angenommenes Wurzeloberflächenpotential und $K(h)$ eine geeignete Leitfähigkeitsfunktion ist.

Die Proportionalitätskonstante (a) hat die Einheit $[L] / [L^3]$ und läßt sich als Wurzellängendichte interpretieren. Es sei noch darauf hingewiesen, daß diese Art der Wurzellängenmodellierung in keiner Weise an der verwendeten Raumdimension hängt, obwohl die klassischen Anwendungen von eindimensionalen Problemen herrühren (z.B. Feddes et al. 1974, Klute & Peters 1969). Das Baummodell HYDRA modelliert zwar die verzweigte hydraulische Architektur im oberirdischen Teil des Baumes sehr detailliert, schneidet das Wurzelsystem aber komplett ab und ersetzt dieses durch eine Randbedingung am untersten Stammsegment. Hier gibt es einerseits eine Flußrate (q_0) in das unterste Stammsegment, andererseits ein Stammfußpotential (h_0). Das ursprünglich ungekoppelte Modell von Früh (1995) verwendet als untere Randbedingung einfach ein konstantes h_0 , so daß sich der Fluß (q_0) in Abhängigkeit von der aktuellen Transpirationsrate – also dem Fluß an den oberen Enden (Blättern) des Baumes – einstellt. Für weitere Details zur HYDRA-silVlow-Koppelung sei auf Blendinger (1994) sowie auf die beiliegende ausführliche Fassung dieses Berichtes verwiesen.

4.4.2.2 Globalparameter in silVlow

Das Modell silVlow benötigt für die Simulationsläufe mehrere eigene Globalparameter. Zeiteinheit ist jeweils der Tag. Die Längeneinheit wird in silVlow nur abstrakt, d.h. nicht absolut, behandelt, weil sie für die internen Rechenabläufe nur eine relative Bedeutung hat. Um die Kompatibilität der silVlow-Einheiten zu den HYDRA-Einheiten sicherzustellen, ist es allerdings sinnvoll, die Längeneinheit in Zentimeter festzulegen. Von seinem Ursprung her ist silVlow nur ein zweidimensionales Bodenwasserflußmodell, das den Boden prinzipiell nur als Rechteck sieht. Der durchwurzelte Bodenraum wird in zahlreiche finite Elemente zerlegt. Der Gesamttraum, in dem die Wurzel sich ausbreitet, wird als Zylinder betrachtet. Die dritte Dimension wird mathematisch über eine spezielle Rotationssymmetrie - mit dem Stammfuß als Rotationsachse - erreicht. Die Ausdehnung des Bodenraumes wird über die Anzahl der finiten Elemente festgelegt. Die Aufteilung erfolgt über eine Triangulation des „Bodenrechteckes“. Das Rechteck wird dazu in Teilrechtecke unterteilt, die in jeweils zwei Dreiecke geteilt werden. Die Kantenlängen dieser Teilrechtecke werden vorgegeben und als X- bzw. Z-Faktor bezeichnet. Ebenso werden die Anzahl dieser Rechtecke in horizontaler bzw. vertikaler Richtung vorgegeben. Durch die Festlegung dieser Parameter ergibt sich eine Gesamtausdehnung des Bodenraumes von 300 cm in horizontaler und 350 cm in vertikaler Richtung. Der als Globalparameter zu spezifizierende Dichtewert gibt das Gewicht einer silVlow-Volumeneinheit Wasser in [kg] an, hat also hier die Einheit $[\text{kg cm}^{-3}]$ – und repräsentiert damit die spezifische Dichte von Wasser. Dieser Wert dient hier zur Umrechnung der Flußraten von der Einheit $[\text{cm}^3 \text{ d}^{-1}]$, die in silVlow verwendet wird, in die von HYDRA verwendete Einheit $[\text{kg s}^{-1}]$. Die Zeiteinheit wird gesondert umgerechnet.

4.4.2.3 Ausdehnung des Gesamtbodenraumes

Die Gesamtausdehnung des Bodenraumes ist abhängig von der Ausdehnung des Wurzelraumes des zur Rohdatengewinnung benutzten Baumes. Das Wurzelsystem des hier betrachteten Probebaumes z.B. erreicht eine horizontale Ausdehnung von 120 cm und eine Tiefe von 60 cm. Ziel ist es, die Größe des Bodenraumes im Verhältnis zum Wurzelraum so groß zu wählen, daß die Ränder des simulierten Bodenraumes keinen Einfluß auf die Wasserbewegung im Wurzelraum haben. Einfacher gesagt, der Abstand zwischen den Rändern des Wurzel- und des Gesamtbodenraumes darf eine gewisse Größe nicht unterschreiten.

4.4.2.4 Randbedingungen

Der Bodenraum wird in der Simulation als Zylinder gesehen. Der Mittelpunkt des Zylinders ist durch den Stammfuß des Baumes repräsentiert. Aus der Geometrie entsteht die Notwendigkeit, Randbedingungen zu definieren, die den Austausch zwischen dem System und seiner Umwelt abbilden. Da die Grundgeometrie ein Rechteck ist, gibt es vier Randbedingungen bzw. Austauschgrößen. Diese werden über Zeitfunktionen dargestellt und geben das Wasser-Saldo wieder, das über die vier Kanten in das oder aus dem System fließt. Die einfachste Randbedingung läßt sich für die Seite am Rotationsmittelpunkt festlegen. Hier findet natürlich kein Austausch mit der Umgebung statt, und es wird die Nullrandbedingung angenommen. Ebenso kein Austausch wird dem äußeren Rand in horizontaler Sicht zugeschrieben. Das ist nicht ohne weiteres einsichtig, weil das System doch eigentlich in dieser Richtung offen erscheint. Der Abstand zwischen dem Stammfuß und dem äußeren Rand des betrachteten Wurzelraumes ist aber so groß gewählt, daß Austauschgrößen an diesem Rand keinen Einfluß mehr auf den eigentlichen Wurzelraum haben. Damit ist auch hier die Annahme der Nullrandbedingung gerechtfertigt.

Am oberen Rand des Rechtecks ist der Niederschlag ausschlaggebende Austauschgröße mit der Umwelt. Etwas komplexer gestaltet sich die untere Randbedingung. Das Problem hier ist, daß man keinerlei Information darüber hat, wie die Potentialbedingungen in größerer Tiefe waren und sind. Es wird aber davon ausgegangen, daß der Grundwasserspiegel auf der Probefläche nicht sehr hoch

ansteht. Aus diesem Grund ist vorzugsweise die Gleichgewichtsrandbedingung (Blendinger 1997) anzunehmen.

Das Teilmodell silVlow gibt HYDRA das Stammfußpotential als Randbedingung vor, das sich aus dem Wasserpotential der Wurzeloberfläche berechnet. Die Umrechnung des Stammfußpotentials in das Wurzelpotential muß durch den Benutzer über eine Zeitfunktion definiert werden. Dabei ist die Umrechnung von silVlow- in HYDRA-Einheiten zu berücksichtigen. Wählt man die Identität ($y = x$), so muß man zur Umrechnung der Einheit [cm Wassersäule] in die Einheit [MPa] einen Faktor von 10000 ansetzen. Um, wie ohne Bodenwasserflußmodell schon realisiert, Blattwasserpotentiale von kleiner als -2.0 MPa erreichen, ist es allerdings notwendig, diesen Faktor je nach Rand- und Ausgangsbedingungen anzupassen. Dies führt dann zu Faktoren von 440 bis 600 MPa cm^{-1} WS. Dieser Faktor ist daher bei allen Simulationsergebnissen anzugeben.

4.4.2.5 Ausgangszustand

Der Ausgangszustand des Bodenraumes kann als zeitliche Randbedingung angesehen werden. Im Ausgangszustand wird beschrieben, welche Gesamtpotentiale in den finiten Einheiten herrschen, bevor der eigentliche Simulationslauf beginnt. Problematisch dabei ist, einen Anfangszustand zu finden, der einen stabilen Simulationslauf gewährleistet. In der Regel treten Einschwingungsvorgänge zwischen HYDRA und silVlow auf, die, über die Zeit gesehen, ein nichtinterpretierbares Wasserpotential am Bodenknoten bewirken. Lösung wäre die Messung eines Ausgangszustandes.

Dieses erwies sich im vorliegenden Fall aber als zu komplex, denn es wäre erforderlich gewesen, den gesamten Potentialzustand des Boden-Baum-Systems zu messen. Dieses ist aber mit den zur Verfügung stehenden Meßmethoden nicht möglich. Eine andere Möglichkeit ist, einen realistischen Ausgangszustand im Boden zu definieren, und die Simulation solange laufen zu lassen, bis alle Einschwingvorgänge abgeschlossen sind. Dies ist in den von uns durchgeführten Simulationsläufen nach ca. einem halben „Tag“ geschehen. Als Ausgangszustände wurden möglichst einfache Verhältnisse zugrunde gelegt. In den HYDRA-Simulationen ohne silVlow-Kopplung wurde davon ausgegangen, daß über den gesamten Bodenraum ein gleichmäßiges Bodenwasserpotential von -0.05 MPa zugrundeliegt. Um den Einfluß unterschiedlicher Ausgangszustände zu verdeutlichen, haben wir gleichmäßig hohe Bodenwasserpotentiale von -0.05 MPa und -0.07 MPa angenommen, also einen feuchteren und einen trockeneren Ausgangszustand des durchwurzelteten Bodenraumes.

4.4.2.6 Wassergehalts- und Leitfähigkeitsfunktionen

Die Wassergehalts- und Leitfähigkeitsfunktionen waren so zu wählen, daß sie die Bedingungen, die in dem Untersuchungsgebiet vorlagen, so genau wie möglich abbildeten. Diesbezügliche Feldmessungen lagen leider nicht vor, so daß wir auch hier auf die Literatur angewiesen waren. Es wurden Leitfähigkeiten und Wassergehalte von Sandböden aus der Lüneburger Heide verwendet, die Leuschner (1994) unter Laborbedingungen bestimmt und in seiner Habilitationsschrift beschrieben hat. Seine Proben stammten demnach von Böden mit ähnlichen Eigenschaften wie die unseres Jungeichen-Standortes.

4.4.2.7 Unterschiede zur HYDRA-Simulation ohne silVlow

Wie schon erwähnt, wurde das Modell HYDRA in der Kopplungsversion nicht verändert. Einzige Unterschiede betreffen natürlich die Datenübergabe am Bodenknoten und die Architektur des untersuchten Baumes. In der Simulation ohne Bodenwassermodell wurde ein Zusatzknoten eingefügt, der dazu dient, das absolute Wasserpotential in den Blattknoten anzupassen. Dieser nunmehr überflüssige Knoten, der das komplette Wurzelsystem repräsentierte, ist in der Kopplungsversion wieder entfernt worden. Ein anderer Unterschied ist, daß sich die Höhendifferenzierung der Transpirationsrate bei der Version mit HYDRA-silVlow-Kopplung modelltechnisch noch nicht umsetzen ließ. Alle Ergebnisse enthalten daher (noch) keine Unterscheidung der höhenbedingten Strahlungseinflüsse.

4.4.3 Ergebnisse der Simulationsläufe und Sensitivitätstests

4.4.3.1 Simulationsläufe und Sensitivitätstests ohne Bodenwassermodell

Vor der Ankoppelung des Bodenwasserfluß-Modells (SilVlow) an HYDRA wurde mit einem konstanten Bodenwasserpotential ($\Psi_{\text{soil}} = -0.05$ MPa) gearbeitet. Dieses Potential beruht auf Erfahrungswerten aus Tensiometermessungen in Sandböden der südlichen Lüneburger Heide (Backes & Leuschner 2000). Die Wurzeln setzen der Wasseraufnahme einen besonders hohen Transportwiderstand entgegen, der im SPAC den zweitgrößten Widerstand - nach dem Blatt-Luft-Widerstand - ausmacht. Dabei fällt besonders der hohe radiale Wurzelwiderstand ins Gewicht, der nach Coners (2001) im Vergleich zum axialen Wurzelwiderstand um mehr als 10-fach höher anzusetzen ist. Gegenüber dem Radialwiderstand erscheint daher der Axialwiderstand des Wurzelxylems fast vernachlässigbar klein (s. auch Landsberg & Fowkes 1978, Sperry et al. 2002).

Um den hohen Transportwiderstand (bzw. diese geringe hydraulische Leitfähigkeit) in den Wurzeln zu berücksichtigen, wurde in die Baumkarte (*map file*) unterhalb des Stammfußsegments ein zusätzliches Segment eingefügt (Tab. 1), das die hydraulischen Leitfähigkeitsverhältnisse des gesamten verzweigten Wurzelsystems näherungsweise repräsentieren soll. Die hydraulische Leitfähigkeit (K_m) dieses Wurzelsegments berechnet sich in HYDRA – wie die der oberirdischen Sproßsegmente auch – nach der Durchmesser-Leitfähigkeits-Beziehung. Die strukturellen Eigenschaften (Durchmesser, Länge) dieses Wurzelsegments wurden so angepaßt, daß HYDRA für bestimmte mikroklimatische Bedingungen die Blattwasserpotentiale (Ψ_{leaf}) realistisch simuliert. Dazu wurde ein "Klimatag" mit hoher Transpirationsbelastung (hier: 4. Juli 2000) aus der Wetterdatei selektiert (WEATHER_FILE und WEATHER_DATE). Der Durchmesser des Wurzelsegments wurde während mehrerer Simulationsläufe bei $D = 3.5$ mm konstant gehalten und die Segmentlänge solange variiert, bis sich für die Blätter ein Ψ_{leaf} von etwa -2.5 MPa einstellte. Dieser Wert des Blattwasserpotentials beruht auf Erfahrungen aus Feldmessungen, die unter ähnlichen mikroklimatischen Bedingungen durchgeführt wurden.

Tab. 1: Wichtige Eigenschaften der Probebäume. *#nodes* bezeichnet die Anzahl der Knoten bzw. Segmente im *map file* nach Erstellung bzw. Bearbeitung mit GROGRA und DISC (siehe Kurth 1994 und Früh 1995). Für die Simulation mit HYDRA wird jedem Blatt eine Blattfläche von 13.37 cm^2 und jedem Blattstiel ein Durchmesser von 0.74 mm zugeordnet. Die Wurzeln werden durch den jeweils letzten *node* mit einem einheitlichen Durchmesser von 3.5 mm repräsentiert. K_{soil} bezeichnet die resultierende (absolute) hydraulische Leitfähigkeit des Wurzelsegments.

Baum	Höhe [m]	Ø Stammfuß [cm]	Blattzahl [n]	Blattfläche [m ²]	#nodes [n]	Wurzelsegment-Länge [cm]	K_{soil} [kg s ⁻¹ MPa ⁻¹]
<i>ejc</i>	0.977	1.42	363	0.4853	974	35.0	3.578E-05
<i>ejd</i>	0.559	1.20	206	0.2754	508	60.0	2.087E-05
<i>ejf</i>	1.391	1.64	485	0.6484	1230	22.5	5.566E-05
<i>ejg</i>	1.510	2.08	686	0.9172	1789	20.0	6.261E-05
<i>ejh</i>	1.070	1.17	231	0.3088	605	45.0	2.783E-05
<i>ejj</i>	1.681	1.90	474	0.6337	1193	25.0	5.009E-05
<i>ejk</i>	0.388	0.92	97	0.1297	241	125.0	1.002E-05

Simulationsläufe mit und ohne kritischem Blattwasserpotential

Bei zwei unterschiedlichen HYDRA-Simulationsläufen wurde die Blattwasserpotentialschwelle einmal unkritisch (Minimum von $\Psi_{\text{leaf}} > -2.0$ Mpa) und ein anderes Mal kritisch (Minimum von $\Psi_{\text{leaf}} < -2.5$ MPa) eingestellt. Bei der kritischen Schwelle von Ψ_{leaf} weist die Blattleitfähigkeit ($g_{\text{H}_2\text{O}}$) - gegen die Tageszeit betrachtet - um die Mittagszeit eine deutliche Absenkung ("Mittagsdelle") auf, die bei unkritischer Schwelle von Ψ_{leaf} fast völlig fehlt. Diese zeitlich begrenzte Einschränkung der Leitfähigkeit (Stomataschluß) führt in der Folge zu verringerten Wasserflüssen (*flow rates*) im Blatt- und im Sproßxylem. Dadurch steigen die simulierten Wasserpotentiale im Blatt- und im Sproßxylem wieder an. Dieses Verhalten von HYDRA ist durchaus realistisch, denn Absenkungen des Xylemsaftflusses durch Stomataschluß als Folge einer kritischen Unterschreitung des Blattwasserpotentials wurden bei Gaswechselformen im Feld bereits mehrfach - auch bei anderen Pflanzenarten - beobachtet.

Vergleich der simulierten Wasserflüsse in Blatt, Zweig und Stamm

Bei weiteren HYDRA-Simulationsläufen - unter den gleichen mikroklimatischen Bedingungen wie zuvor - wurden die simulierten Wasserflüsse und -potentiale in unterschiedlichen Kompartimenten (Blattstiel, Zweig, Stammfuß) desselben Baumes (*eig*) miteinander verglichen. Die Ergebnisse zeigen deutlich, daß im Stammfuß, der den "Flaschenhals" des hydraulischen Systems Baum darstellt, die höchste, im Zweig eine mittlere und im Blattstiel die niedrigste Wasserflußrate simuliert wird. Entsprechend verhalten sich die Wasserpotentiale, die vom Blattstiel in Richtung Stammbasis ansteigen.

Vergleich von simulierten mit gemessenen Wasserflußraten

Die mit HYDRA simulierten Tagesgänge der Wasserflußraten von vier Probestämmen (*ejf, eig, ejh, eji*) wurden den feldgemessenen Zeitreihen der Saftflußraten gegenübergestellt, wobei alle Flußraten zur besseren Vergleichbarkeit normiert waren. Dabei stellte sich heraus, daß die simulierten Flußraten bei allen Probestämmen einerseits wenig sensibel auf Veränderungen der antreibenden Kräfte reagieren, und andererseits fast immer über den gemessenen Raten liegen.

Die Gründe dafür, daß die simulierten Wasserflußraten im Modell nur geringfügig den dynamischen Veränderungen des Mikroklimas folgen, sind im Verhalten des verwendeten Teilmodells für die Blattleitfähigkeit (Kap. 4.3.1.8) zu suchen. Weil der Öffnungsgrad der Stomata - und damit die Blattleitfähigkeit ($g_{\text{H}_2\text{O}}$) - hauptsächlich der Strahlung folgen, und $g_{\text{H}_2\text{O}}$ bereits bei geringen Strahlungsflüssen gesättigt, d.h. maximal ist, wirken sich Veränderungen der Strahlungsflüsse oberhalb von etwa $200-300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kaum noch auf die Blattleitfähigkeit und damit auf die Transpirations- und Wasserflußraten aus. Die Verwendung einer mehr dynamisch begründeten Simulationsmethode für die Blattleitfähigkeit statt der hier von Jarvis (1976) und Rapidel (1995) übernommenen und in HYDRA verwendeten Methode (*boundary line analyses, multiplicative model*) würde möglicherweise bessere Ergebnisse bringen.

Ein zweites, bei den Simulationen mit HYDRA offensichtliches Problem sind die starken Abweichungen in der Quantität zwischen simulierten und gemessenen Wasserflußraten. Generell liegen die simulierten Flußraten - bei einigen Bäumen sogar um ein Mehrfaches - deutlich höher als die feldgemessenen Saftflußraten in denselben Probestämmen. Aus diesem Grund mußten alle Flußraten - für Vergleiche innerhalb von Zeitreihen - zuvor normiert werden. Die sorgfältige und mehrfache Überprüfung aller Rechenschritte und Eingabeparameter in HYDRA sowie der hier verwendeten Saftfluß-Meßmethodik und -ergebnisse brachte diesbezüglich keine neuen Erkenntnisse zur Lösung dieses Problems. Ein Grund für die Abweichungen wird darin vermutet, daß am natürlichen Standort die Probestämme während der Saftflußmessungen durch einige Altbäume stärker als angenommen beschattet wurden. Andererseits ist es möglich, daß sich die Blätter eines Baumes gegenseitig stärker beschatteten, als es das hier verwendete einfache Strahlungstransmissionsmodell (Kap. 4.3.1.6) wiedergeben kann. Ein weiterer Grund könnte in den unterschiedlichen Vitalitäten der Blät-

ter eines Baumes zu finden sein, bei denen natürlicherweise nicht alle Individuen mit den artspezifischen und potentiell erreichbaren Transpirationsraten operieren. Eben das wird aber in stark idealisierter Weise durch den Einsatz des Blattleitfähigkeit-Modells, das die tatsächlichen Bedingungen naturgemäß nur näherungsweise und stark gemittelt simulieren kann, vorausgesetzt. Sorgfältig ausgeführte Saftflußmessungen an ausgewählten Versuchsbäumen unter Labor- und genau definierten Mikroklimabedingungen würden vermutlich zu besseren Übereinstimmungen zwischen Meß- und Simulationsergebnissen führen.

4.4.3.2 Simulationsläufe und Sensitivitätstests mit Bodenwassermodell

In diesem Kapitel soll kurz der Einfluß des Bodenwassermodells silVlow auf die Simulationsergebnisse von HYDRA skizziert werden. Es sei angemerkt, daß die Parametrisierung aufgrund der ungenauen Bestimmung der Wurzellängendichten noch nicht als endgültig angesehen werden darf. Es zeigen sich jedoch bei den Ergebnissen deutliche qualitative Unterschiede zu den Simulationsläufen ohne silVlow-Koppelung. Die Simulationsläufe waren derart gestaltet, daß eine qualitative Vergleichsmöglichkeit mit den Simulationen ohne Bodenwassermodell gewährleistet ist. Den Simulationsläufen ohne Koppelung wurde lediglich ein Bodensystem hinzugefügt, d.h. die mikroklimatischen Bedingungen sind identisch mit denen in Kap. 4.4.3.1. Um den Einfluß von silVlow auf HYDRA zu verdeutlichen, wurden unterschiedliche Ausgangszustände der Bodenfeuchte gewählt, d.h. jeweils ein trockener und ein feuchter Zustand. Die Ausgangsbedingungen unterscheiden sich dahingehend, daß keine Höhendifferenzierung des Strahlungsgenusses einzelner Blattsegmente berechnet wurde. Die Parametrisierung und die damit verbundenen Probleme sind bereits in Kap. 4.4.2 dargestellt worden.

Es wurden vier verschiedene Simulationsläufe gefahren, die sich im Ausgangmatrixpotential des Bodens zum Zeitpunkt $t = 0$ unterscheiden. Die Niederschlagsrate wurde der Einfachheit halber über den gesamten Simulationszeitraum konstant gehalten. Es wurden zwei unterschiedliche Raten eingestellt: a) ein typischer Niederschlag im Mai in der Lüneburger Heide mit 1.2 cm Tag^{-1} , und b), kein Niederschlag. Desweiteren wurde ein sogenannter Potentialfaktor vorgegeben. Dieser gibt den bereits oben beschriebenen Faktor in der Umrechnung von HYDRA-Stammfußpotentialen in silVlow-Wurzelpotentiale wieder. Dieser Wert wurde so angepaßt, daß sich in den oberen Blattsegmenten - ohne zusätzliche Niederschläge - jeweils ein realistischer Potentialwert von weniger als -2.0 MPa ergab. Als Bodensegment wurden zwei unterschiedliche Knoten ausgewählt. Aufgrund des fehlenden Potentialgradienten am untersten Stammknoten wird der Fluß durch den Stamm über den Fluß des zweitletzten Stammknotens repräsentiert. Besonderes Augenmerk gilt den Potentialwerten am Bodenknoten. Bei einer reinen HYDRA-Simulation ohne silVlow wäre er konstant. Hier zeigen sich deutlich die Auswirkungen der Kopplung zwischen den beiden Modellen. Die ersten beiden Simulationen unterschieden sich ausschließlich durch die Niederschlagshöhe. Die Flüsse sind in beiden Simulationen identisch. Das liegt daran, daß sich die Potentialgradienten zwischen den Segmenten des Probebaumes nicht verändern. Die absoluten Potentiale unterscheiden sich hingegen erheblich. Mit 12 mm Niederschlag pro Tag liegen sie absolut gesehen höher (d.h. weniger negativ) als ohne Niederschlag. Da die Gradienten gleich bleiben, gilt dieser Unterschied für alle Segmente.

Die Simulationen 3 und 4 unterschieden sich jeweils durch den Ausgangszustand der Bodenfeuchte, der mit -0.07 MPa trockener gewählt war als in Simulation 1 und 2. Auch hier waren die Flüsse identisch, und die Potentialgradienten zwischen den Segmenten veränderten sich nicht. Allerdings veränderten sich auch hier die absoluten Wasserpotentiale. Sie unterschieden sich dadurch, daß auch hier die absoluten Potentiale ohne Niederschlagsereignis niedriger (d.h. negativer) waren.

Sehr wichtig ist folgender Unterschied in den Ergebnissen zwischen den Simulationen 3 und 4 und den Simulationen 1 und 2: Eine geringere Bodenfeuchte bewirkt demnach niedrigere absolute Wasserpotentiale im Sproßxylem. Das ist ein Resultat, das unter dem Gesichtspunkt der Simulation eines natürlichen Systemverhaltens sehr schlüssig ist.

5 Schlußfolgerungen

Mit HYDRA wird ein Modell zur Simulation des Wasserflusses in der verzweigten Baumarchitektur bereitgestellt, das hydraulische und morphologische Komponenten miteinander verbindet. Gegenüber anderen Flußmodellen (z.B. denen von Jarvis 1975 und Tyree 1988, die bei Fröh 1995 ausführlicher diskutiert werden), folgt HYDRA konsequent physikalischen Gesetzen und physiologischen Vorgaben. Das beweisen ausführliche Modelltests, die von Fröh (1995) durchgeführt wurden. Außerdem sei die Möglichkeit hervorgehoben, Kavitationsereignisse (Embolien) im wassergefüllten Xylem unter Wasserstreßbedingungen (Borghetti et al. 1991, Cochard et al. 1992, Breda et al. 1993) zu simulieren.

Der gut begründeten physio-physikalischen Basis der Modellstruktur stehen bei HYDRA allerdings einige Schwierigkeiten bei der Parametrisierung entgegen, die hier nicht verschwiegen werden sollen. So erwies sich das *multiplicative model* zur Berechnung der Blattleitfähigkeit, das in Anlehnung an Jarvis (1976) und Dauzat & Rapidel (1998) nach der Methode der *boundary line analysis* aufwendig mit Hilfe umfangreicher empirischer Felddaten parametrisiert wurde, als wenig sensibel gegenüber Änderungen der Photonenflußdichte (PPFD). Erfahrungen bei den Feldmessungen zur Blattleitfähigkeit belegen aber die dominante Rolle der PPFD für die Stomataöffnung und damit für die Transpirationsrate. Die möglichen Gründe dafür wurden bereits in Kap. 4.4.3.1 ansatzweise diskutiert. Der Einsatz einer verbesserten Simulationsmethode für die Blattleitfähigkeit würde hier möglicherweise zur Konsistenz der Ergebnisse beitragen.

Als weniger problematisch erwies sich die Bestimmung der axialen hydraulischen Leitfähigkeiten in den Xylemen wasserführender Strukturelemente (Wurzel, Stammfuß, Ast, Zweig, Blattstiel) von Jungeichen nach der Methode von Sperry et al. (1988). Diese Messungen sind allerdings mit großer Sorgfalt und zahlreichen Wiederholungen durchzuführen, um befriedigende Ergebnisse zu erhalten. Bei großen Segmentdurchmessern (> 20 mm) versagt diese Methode jedoch, weil der zu applizierende hydrostatische Druck ansteigt und so zu erheblichen Dichtungsproblemen führt. Aus diesem Grunde wurde vorerst bei Stangenholzindividuen von *Quercus petraea* auf Leitfähigkeitsmessungen und Modellsimulationen verzichtet.

Erhebliche Probleme bereitete die Datenerhebung zur Feinwuzel-Längendichte [cm / cm^3], die für die Parametrisierung der HYDRA-silVlow-Kopplungsversion unbedingt erforderlich ist. Der dazu erforderliche Aufwand bei den Feldmessungen war bei der Planung für dieses Projekt in hohem Maße unterschätzt worden. Zeitlich und personell waren diese Arbeiten nicht in dem Umfang zu bewältigen, der für eine hinreichend genaue Parametrisierung von silVlow notwendig wäre. Aus diesem Grunde mußte ergänzend auf Erfahrungswerte aus der Literatur (Hertel 1999) zurückgegriffen werden, die allerdings auf einer benachbarten Alteichenfläche ohne Naturverjüngung erhoben worden waren. Sie sind deshalb nur unzureichend auf die Bodenverhältnisse unseres Jungeichenstandortes übertragbar. Eine erheblich verbesserte Datengrundlage bei der Feinwuzel-Längendichte ist also unverzichtbar, um reproduzierbare Ergebnisse bei der Simulation des Baumwasserflusses unter Einbeziehung der Bodenwassersimulation (silVlow) zu erreichen.

Das Problem der modelltechnischen Umsetzung des Datenaustausches zwischen HYDRA und silVlow konnte komplett gelöst werden, z.B. die Synchronisierung der Zeitsteuerungen beider Systeme und die Anpassung der Numerik. Das gekoppelte Modell wurde ergänzend parametrisiert und getestet. Die insbesondere bei der Parametrisierung noch ungelösten Probleme belegen jedoch den weiteren Forschungsbedarf. Die Simulationsergebnisse der HYDRA-silVlow-Koppelung sind vorläufig nur eingeschränkt nutzbar und deshalb für quantitative Betrachtungen des Wasserflusses über den gesamten Flußpfad des SPAC noch nicht geeignet. Trotzdem zeigen die vorläufigen Simulationsergebnisse, daß wir mit unserem Ansatz auf dem richtigen Wege sind.

6 Literatur

- Anzola G. (2002):** Linking structural and process-oriented models of plant growth. Diss. Fak. Forstwiss. u. Waldökol.d. Univ. Göttingen.
- Backes K., Leuschner C. (2000):** Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees* 14: 344-352.
- Blendinger C. (1994):** silVlow, Schnittstellenbeschreibung, Ver. 2.3.1. Inst. f. Angewandte Mathematik, Univ. Bonn.
- Borghetti M., Edwards W.R.N., Grace J., Jarvis P.G., Raschi A. (1991):** The refilling of embolized xylem in *Pinus sylvestris* L. *Plant Cell Environ.* 14: 357-369.
- Breda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. (1993):** Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Ann. Sci. For.* 50: 571-582.
- Cermák J., Deml M., Penka M. (1973):** Improvement of the method of sap flow rate determination in fullgrown trees based on the heat balance with direct electric heating of xylem. *Biol. Plant.* 18: 105-110.
- Clausnitzer V., Hoppmans J.W. (1994):** Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. *Plant and Soil* 164: 299-314.
- Cochard H. (1992):** Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology* 11: 73-83.
- Cochard H., Breda N., Granier A., Aussenac G. (1992):** Vulnerability to air embolism of three oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.). *Ann. Sci. For.* 49: 225-233.
- Coners H. (2001):** Wasseraufnahme und artspezifische hydraulische Eigenschaften der Feinwurzeln von Buche, Eiche und Fichte: *In situ*-Messungen an Altbäumen. Diss. Univ. Göttingen, 118 S.
- Dauzat J., Rapidel B. (1998):** Modélisation du fonctionnement hydrique des plantes. Application au calcul de la transpiration du caféier. In: Architecture et modélisation en arboriculture fruitière. 11ème colloque sur les recherches fruitières, Montpellier, France 5-6/03/1998. INRA-Ctifl; 253-262 pp.
- Den Dulk, J.A. (1989):** The interpretation of remote sensing, a feasibility study. *Doctoral Thesis*, Wageningen.
- Dixon H.H. (1914):** Transpiration and the ascent of sap in plants. MacMillan, London.
- Edwards W.R.N., Jarvis P.G. (1982):** Relations between water contents, potential and permeability in stems of conifers. *Plant Cell Environ.* 5: 271-277.
- Feddes R.A., Bresler E., Neuman S.P. (1974):** Field test of modified numerical model for water uptake by root systems. *Water Resour. Res.* 10, 1199-1206.
- Früh T. (1995):** Entwicklung eines Simulationsmodells zur Untersuchung des Wasserflusses in der verzweigten Baumarchitektur. Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme d. Univ. Göttingen, Reihe A, Bd. 131.
- Früh T., Kurth W. (1999):** The hydraulic system of trees: theoretical framework und numerical simulation. *J. theor. Biol.* 201: 251-270.
- Grace J. (ed.) (1983):** Plant-atmosphere relationships. In: Outline studies in ecology. Chapman & Hall: London, New York.
- Hertel D. (1999):** Das Feinwurzelsystem von Rein- und Mischbeständen der Rotbuche: Struktur, Dynamik und interspezifische Konkurrenz. Diss. Univ. Göttingen, Gebr. Borntraeger-Verlag, Berlin, 190 S.
- Jarvis P.G. (1975):** Water transfer in plants. In: De Vries D.A., Afgan N.H. (eds.): Heat and mass transfer in the biosphere. John Wiley & Sons, New York.
- Jarvis P.G. (1976):** The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 273: 593-610.
- Klute A., Peters D.B. (1969):** Water uptake and root growth. In: Whittington W.J. (ed.): Root Growth. Proceedings of the fifteenth Easter School in Agricultural Science, University of Nottingham. Butterworth, London.
- Kurth W. (1994):** Growth Grammar Interpreter GROGRA 2.4. A software tool for the 3-dimensional interpretation of stochastic, sensitive growth grammars in the context of plant modelling. Introduction and Reference Manual. Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme d. Univ. Göttingen, Reihe B, Bd. 38.

- Kurth W., Anzola G. (1997):** Triebwachstum und Verzweigung junger Fichten in Abhängigkeit von den beiden Einflußgrößen "Beschattung" und "Wuchsdichte": Datenaufbereitung und -analyse mit GROGRA. Pelz D.R. (Hrsg.), Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Forstliche Biometrie und Informatik, 10. Tagung, Freiburg i. Br., 24. - 26. 9. 1997. Ljubljana, Biotechnische Fakultät, 89-108.
- Kurth W. (1999):** Die Simulation der Baumarchitektur mit Wachstumsgrammatiken. Wissenschaftlicher Verlag, Berlin, pp 327.
- Landsberg J.J. (1977):** Some useful equations for biological studies. Expl. Agric. 13: 273-286.
- Landsberg J.J., Fowkes N.D. (1978):** Water movement through plant roots. Ann. Bot. 42: 493-508.
- Leuschner Ch. (1993):** Patterns of soil water depletion under coexisting oak and beech trees in a mixed stand. Phytocoenologia 23: 19-33.
- Leuschner Ch. (1994):** Walddynamik in der Lüneburger Heide: Ursachen, Mechanismen und die Rolle der Ressourcen. Habilitationsschrift zur Erlangung der Lehrberechtigung an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Georg-August-Universität zu Göttingen.
- Rapidel B. (1995):** Etude expérimental et simulation des transferts hydriques dans les plantes individuelles. Application au caféier (*Coffea arabica* L.). Thèse de doctorat, Université de Montpellier.
- Schäfer K.V.R., Oren R., Tenhunen J.D. (2000):** The effect of tree height on crown level stomatal conductance. Plant, Cell Environment 23: 365-375.
- Schulte M. (1993):** Saisonale und interannuelle Variabilität des CO₂-Gaswechsels von Buchen (*Fagus sylvatica* L.) – Bestimmung von C-Bilanzen mit Hilfe eines empirischen Modells. Diss. Univ. Göttingen. Reihe Biologie, Verlag Shaker, Aachen: 164 S.
- Schlichter T.M. (1980):** Die Entwicklung eines Simulationsmodells für den Wasserhaushalt in einem Buchenbestand im Hochsolling. Diss. Univ. Göttingen.
- Sperry J.S., Donnelly J.R., Tyree M.T. (1988):** A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. Plant Cell Environ. 11: 35-40.
- Sperry J., Stiller V., Hacke U. (2002):** Soil water uptake and water transport through root systems. In: Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U. (eds.): Plant Roots: The hidden half. Decker, New York, 3rd edition.
- Tyree M.T., Graham Med, Cooper Ke, Bazos L.J. (1983):** The hydraulic architecture of *Thuja occidentalis*. Can. J. Bot. 61: 2105-2111.
- Tyree M.T. (1988):** A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. Tree Physiol. 4: 195-217.
- Tyree M.T., Yang S. (1990):** Water storage capacity of *Thuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms. Planta 182: 420-426.
- Yang S., Liu X., Tyree M.T. (1998):** A model of stomatal conductance in Sugar Maple (*Acer saccharum* Marsh). J. theor. Biol. 191: 197-211.
- Weatherley P.E. (1970):** Some aspects of water relation. Adv. Bot. Res. 3: 171-206.
- Whitehead D. (1998):** Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. Tree Physiol. 18: 633-644.
- Willert v., D.J., Matyssek R., Herppich W. (1995):** Experimentelle Pflanzenökologie - Grundlagen und Anwendungen -. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 344 pp.
- Wirtz K.W. (1997):** Modellierung von Anpassungsvorgängen in der belebten Natur. Diss. im Fachber. Physik der Univ. Kassel.
- Zimmermann M.H. (ed.) (1983):** Xylem structure and the ascent of sap. Springer Verlag, Berlin: 143 pp.

Verwendete Symbole und Abkürzungen

AMAP	<i>Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes</i> , software-System zur Pflanzenmodellierung am CIRAD (France)	
C_{leaf}	Hydraulische Kapazität der Blätter	[kg m ⁻² MPa ⁻¹]
C_{wood}	Hydraulische Kapazität der Sproßachsen	[kg dm ⁻³ MPa ⁻¹]
D	Durchmesser	[cm]
DISC	<i>Discretisation tool</i> (Diskretisierungs-Programm)	
Δw	<i>air to leaf water vapour pressure deficit</i> , Wasserdampf-Partialdruckdifferenz zwischen dem Blattinneren und der umgebenden Luft (atmosphärischer Antrieb der Transpiration)	[Pa kPa ⁻¹]
g	Schwerebeschleunigung	[m s ⁻²]
$g_{\text{H}_2\text{O}}$	Blatt-Leitfähigkeit für Wasserdampf	[mmol m ⁻² s ⁻¹]
g_{max}	Maximale Blatt-Leitfähigkeit für Wasserdampf	[mmol m ⁻² s ⁻¹]
g_{min}	Minimale Blatt-Leitfähigkeit für Wasserdampf	[mmol m ⁻² s ⁻¹]
GROGRA	<i>Growth Grammar Interpreter</i> , Computerprogramm zur Umsetzung von Wachstumsgrammatiken in dreidimensionale Verzweigungsstrukturen	
h_{leaf}	Insertionshöhe eines Blattes über Grund	[m]
h_{tree}	maximale Baumhöhe	[m]
$J_{\text{H}_2\text{O}}$	Transpirationsflußdichte, Transpirationsrate	[kg m ⁻² s ⁻¹] [mmol m ⁻² s ⁻¹]
k	Transmissionskonstante	[-]
K_{m}	Längennormierte axiale hydraulische Leitfähigkeit	[kg m s ⁻¹ MPa ⁻¹] [mmol m s ⁻¹ MPa ⁻¹]
LA	<i>leaf area</i> , (versorgte) Blattfläche	[m ²]
<i>#node</i>	Knotennummer in der Baumkarte (<i>map file</i>). Der Knoten repräsentiert das darunterliegende Segment.	[n]
(- π)	Osmotisches Potential (hier vernachlässigt)	[MPa]
P	Druckkomponente des Wasserpotentials	[MPa]
PPFD	<i>Photosynthetic Photon Flux Density</i> , photosynthetisch wirksame Quantenflußdichte ($\lambda = 400 - 700$ nm)	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
PPFD _{trans}	Transmittierte, höhenabhängige PPFD	[$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
θ	Wassergehalt	[kg m ⁻³]
$\rho_{\text{H}_2\text{O}}$	Dichte von Wasser	[kg m ⁻³]
RLC	<i>Relative Loss of Conductivity</i> , relativer Leitfähigkeitsverlust, z.B. durch Kavitationen (Embolien)	[-]
SPAC	<i>Soil-Plant-Atmosphere Continuum</i>	
$T_{\text{air}}, T_{\text{leaf}}$	Luft- bzw. Blatt-Temperatur	[°C]
$T_{\text{min}}, T_{\text{max}}$	Minimale, Maximale Blatt-Temperatur	[°C]
T_{xylem}	Xylem-Temperatur	[°C]
(- τ)	Matrixpotential (hier vernachlässigt)	[MPa]
Ψ_{leaf}	Blatt-Wasserpotential	[MPa]
Ψ_{xylem}	Xylem-Wasserpotential	[MPa]
Ψ_{soil}	Bodenwasserpotential	[MPa]
z	Höhe über Referenzniveau	[m]