

Michael Rothe

Reaktionen des Wasserhaushaltes
der Fichte (*Picea abies* [L.] KARST.)
auf extremen Trockenstress

Heft **23**
August 2005

Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt /
Contributions to Forest Sciences

Herausgeber: Prof. Dr. Andreas Roloff c/o Fachrichtung Forstwissenschaften, Tharandt
Redaktion: Dr. Stephan Bonn
Wiss. Beirat: Prof. Dr. Andreas W. Bitter
Prof. Dr. Franz Makeschin
Dr. Michael Vogel

Bezug über:

Institut für Dendrochronologie, Baumpflege und Gehölzmanagement Tharandt
an der Technischen Universität Dresden
Pienner Str. 7
01737 Tharandt
Tel.: 035203-383 1262
Fax: 035203-383 1272
e-mail: dendro@forst.tu-dresden.de

und:

Verlag Eugen Ulmer
Wollgrasweg 41
70599 Stuttgart
Tel.: 0711-4507-0
Fax: 0711-4507-120
e-mail: info@ulmer.de

Gefördert durch das Dendro-Institut Tharandt e.V. (DIT)

Manuskript-Eingang: 16.6.2005

Manuskript-Annahme: 5.8.2005

Bibliografische Information der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

ISBN 3-8001-5095-6

ISSN 1434-8233

© 2005 Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart

Druck: addprint AG, Possendorf

Inhalt

Abkürzungen	VI
1. Einleitung	1
2. Problemstellung und Ziel	3
3. Material und Methoden	6
3.1. Standort	6
3.2. Versuchsobjekte	7
3.3. Witterung im Versuchsverlauf	8
3.4. Experimentelle Simulation von Trockenstress.....	10
3.5. Messung des Xylemstromes.....	12
3.6. Bestimmung des Wasserpotenzials	13
3.7. Schätzung der hydraulischen Leitfähigkeit	14
3.7.1. Gesamtleitfähigkeit des Boden-Wurzel-Kronenpfades.....	14
3.7.2. Bauminterne Leitfähigkeit.....	15
3.7.3. Kronendachleitfähigkeit	15
3.8. Messung des Gaswechsels der Nadeln.....	16
3.8.1. Messverfahren	16
3.8.2. Nadeloberflächenbestimmung.....	17
3.8.3. Untersuchungsmaterial.....	18
3.8.4. Auswertung der Gaswechseldaten	19
3.9. Längenzuwachsmessung	20
3.10. Untersuchungen zur Wasseraufnahme über die Nadeloberfläche.....	21
3.11. Statistische Methoden	22
4. Ergebnisse	23
4.1. Die Bodenfeuchte (Θ) im Versuchsverlauf	23
4.1.1. Bodenfeuchte im Wurzelraum der Referenzbäume	23
4.1.2. Bodenfeuchte in der Austrocknungsfläche	23
4.2. Ergebnisse der Xylemflussmessung.....	24
4.2.1. Verteilung der Xylemflussdichte im Stamm.....	24

4.2.2. Wasserverbrauch der Referenzbäume	26
4.2.3. Der Wasserverbrauch der Austrocknungsbäume	28
4.2.4. Xylemfluss im Tagesgang	30
4.2.4.1. Ergebnisse zum allgemeinen Tagesverlauf der Referenzbäume	30
4.2.4.2. Tägliches Xylemflussverhalten der Austrocknungs- bäume vor Versuchsbeginn	33
4.2.4.3. Tägliches Xylemflussverhalten der Austrocknungs- bäume bei starker Bodentrockenheit	34
4.2.5. Abschätzung des Stammspeichers	35
4.3. Der Wasserstatus der Versuchsbäume	37
4.3.1. Dämmerungswasserpotenzial (Ψ_{pd}) der Referenzbäume	37
4.3.2. Dämmerungswasserpotenzialverlauf der Bäume des Austrocknungsversuches	39
4.3.3. Dämmerungswasserpotenzial in unterschiedlichen Kronen- abschnitten	41
4.3.4. Mittagswerte des Wasserpotenzials (Ψ_n)	44
4.3.5. Die täglichen Wasserpotenzialverluste ($\Delta\Psi_d$)	46
4.3.6. Der Verlauf des Triebwasserpotenzials (Ψ_{sh}) im Tagesgang	48
4.3.7. Verhalten des Wasserpotenzials bei einer „Störung“ durch Nieder- schlag im Tagesverlauf	50
4.4. Hydraulische Leitfähigkeit der Versuchsbäume	52
4.4.1. Zusammenhang zwischen Wasserpotenzial und Xylemfluss	52
4.4.2. Die Gesamtbaumleitfähigkeit (G)	53
4.4.3. Bauminterne Leitfähigkeit (g_t)	55
4.4.4. Das Verhalten der Kronendachleitfähigkeit (g_c)	57
4.4.5. Beziehungen zwischen g_t und anderen Faktoren	58
4.5. Der Gaswechsel der Versuchsbäume	60
4.5.1. Lichtverhältnisse der Messkammer	60
4.5.2. CO_2 -Aufnahme in der Tagesbilanz	61
4.5.3. Tägliche Lichtausnutzung	61
4.5.4. Die Lichtabhängigkeit der Tagesleistung der Photosynthese	63
4.5.5. Tagesleistung der Photosynthese in Abhängigkeit von der Temperatur	65
4.5.6. Photosynthese in Abhängigkeit vom internen CO_2 -Gehalt	66

4.5.7. Photosynthese und Dämmerungswasserpotenzial.....	69
4.5.8. Die Transpiration der Nadeln (E).....	70
4.5.9. Die momentane Wasserausnutzungseffizienz (WUE)	71
4.5.10. Die intrinsische Wasserausnutzungseffizienz (WUE _i).....	74
4.5.11. Der Gaswechsel im Tagesgang	75
4.5.11.1. Gaswechsel des Referenzbaumes 77 bei optimalem und limitierendem Wasserangebot	76
4.5.11.1.1. Die Photosynthese des Referenzbaumes 77	76
4.5.11.1.2. Die stomatäre Leitfähigkeit ($g_s(\text{CO}_2)$)des Referenz- baumes 77	77
4.5.11.1.3. Der interne CO ₂ -Gehalt des Referenzbaumes 77	79
4.5.11.1.4. Transpiration (E) des Referenzbaumes 77	80
4.5.11.2. Der tägliche Gaswechselverlauf der Austrocknungsbäume	81
4.5.11.2.1. Photosynthese der Austrocknungsbäume im ersten Versuchsjahr.....	81
4.5.11.2.2. Photosynthese der Austrocknungsbäume im zweiten Versuchsjahr.....	82
4.5.11.2.3. Die stomatäre Leitfähigkeit der Austrocknungs- bäume im ersten Versuchsjahr	84
4.5.11.2.4. Die stomatäre Leitfähigkeit der Austrocknungs- bäume im zweiten Versuchsjahr	86
4.5.11.2.5. Der interne CO ₂ -Gehalt im Tagesverlauf der Aus- trocknungsbäume	87
4.5.11.2.6. Die Transpiration der Austrocknungsbäume.....	89
4.6. Benetzungsversuch an abgetrennten Nadeln.....	91
4.7. Höhenentwicklung der Versuchsbäume.....	92
4.8. Entwicklung der obersten Kronenteile.....	93
5. Diskussion	96
5.1. Kritische Bemerkungen zu den verwendeten Methoden.....	96
5.1.1. Xylemflussmessungen.....	96
5.1.2. Messung des Wasserpotenziales	97
5.1.3. Gaswechselfmessungen	98
5.2. Der Wassertransport.....	99

5.2.1. Die Variabilität der internen Xylemflüsse	99
5.2.2. Wasserverbrauch	101
5.2.3. Reaktionen des Xylemflusses im Tagesverlauf	102
5.2.4. Reaktionen des Wasserspeichers im Xylem der Stämme	103
5.3. Wasserstatus	106
5.3.1. Dämmerungswasserpotenzial.....	106
5.3.2. Nadelwasserpotenzial am Mittag	107
5.3.3. Unterschiede zwischen den Kronenbereichen.....	108
5.4. Hydraulische Eigenschaften	111
5.4.1. Verteilung der Leitfähigkeit im Baum	111
5.4.2. Variabilität der Leitfähigkeit im zeitlichen Verlauf.....	112
5.4.3. Bestandteile der hydraulischen Widerstände	112
5.5. Gaswechselleistungen	115
5.5.1. Auswirkungen der Messbedingungen im Versuchsverlauf.....	115
5.5.2. Die Wasserausnutzung des Gaswechsels (WUE)	116
5.5.2.1. Momentanwerte von WUE.....	116
5.5.2.2. Das Verhalten der intrinsischen WUE	117
5.5.3. Temperaturabhängigkeit der Photosynthese	118
5.5.4. Einfluss des internen CO ₂ -Gehaltes auf die Photosynthese	119
5.5.5. Einfluss des Dämmerungswasserpotenzials auf den Gaswechsel.....	121
5.5.6. Gaswechselformparameter im Tagesverlauf.....	123
5.5.6.1. Die Assimilation.....	123
5.5.6.2. Die stomatäre Leitfähigkeit.....	124
5.5.6.3. Das Auftreten nächtlicher Wasserabgabe	125
5.5.6.4. Zusammenhang von Gaswechsel und hydraulischen Eigenschaften des Wasserleitsystems	126
5.5.6.5. Die Bedeutung der stomatären Regulation auf Nadelebene.....	128
5.5.6.6. Die CO ₂ -Affinität des Photosyntheseapparates.....	129
5.6. Oberirdische Wasseraufnahme durch die Nadeloberfläche	130
5.6.1. Bedeutung der oberirdischen Wasseraufnahme in situ	130
5.6.2. Wasseraufnahme durch die Nadeloberfläche	132
5.7. Kronenentwicklung	133
5.7.1. Nadelverlust	133
5.7.2. Triebblängenentwicklung.....	133

5.8. Trockenstress als Sommer- und Winterphänomen.....	135
5.9. Verallgemeinerung der Beobachtungen	135
5.10. Hauptprozesse des Baumwasserhaushaltes	136
5.11. Der zeitliche Verlauf von Trockenstress	138
6. Schlussfolgerungen.....	140
7. Zusammenfassung.....	143
8. Summary	147
9. Literatur.....	150

7. Zusammenfassung

Für ein ungestörtes Pflanzenwachstum ist es von großer Wichtigkeit, dass Pflanzen ausreichend und gleichmäßig mit Wasser versorgt werden. In der natürlichen Umwelt treten jedoch Schwankungen im Wasserangebot häufig auf. Vielfältige Störeinflüsse können die Wasserversorgung der Blätter direkt einschränken (z. B. durch Ausbleiben von Niederschlag, Grundwasserabsenkung, Bodenverdichtung, Klimawandel u. a.). Andere Einflussfaktoren (z. B. Frost, niedrige Bodentemperaturen, Wurzelzerstörungen, Pilzbefall, Immissionsbelastung u. a.) können zu Wassermangel in Blättern infolge pflanzeninterner Reaktionen führen. Somit müssen v. a. mehrjährige Pflanzen, insbesondere Gehölze, Trockenheit überdauern können. Tatsächlich können sich die Wasserhaushaltsreaktionen von großen Altbäumen quantitativ und auch qualitativ z. T. erheblich von denen kleinerer Pflanzen unterscheiden.

Obwohl die Reaktionen von Pflanzen auf Wassermangel weitgehend bekannt sind, gibt es vergleichsweise wenige Kenntnisse über das Zusammenspiel der einzelnen Wasserhaushaltskomponenten von Bäumen bei extrem niedrigem Wasserangebot. In der vorliegenden Arbeit sollte deshalb anhand einer künstlichen Bodenaustrocknung an zwei 40jährigen Fichten das Verhalten von Transpiration, Wasseraufnahme und deren Beeinflussung durch die Stammspeicherdynamik gezeigt werden.

Zu diesem Zweck wurde eine Baumgruppe von drei Fichten ausgewählt. Zwei benachbarte Fichten mit unterschiedlichem Schädigungsgrad dienten als Referenzbäume. Die Bäume befanden sich in einem 40jährigen Fichtenreinbestand im Osterzgebirge in einer Höhe von 735 m (ü. NN) in kühl-feuchtem Klima. Die Beobachtungsdauer betrug drei Jahre.

Um eine Bodenaustrocknung in situ herbeizuführen, wurde ein Graben von 1,6 m Tiefe um den gemeinsamen Wurzelraum der Dreiergruppe gezogen. Weiterhin wurde eine Dachkonstruktion über der von dem Graben eingeschlossenen Fläche errichtet, durch die die Stämme der Versuchsbäume ragten.

Für die Messung der Xylemflussdichte (J) in verschiedenen Höhen am Stamm wurde die Methode nach GRANIER (1985) genutzt. Der Gaswechsel an Nadeln der Versuchsbäume wurde in zwei Vegetationsperioden mittels Miniküvettsystemen (Fa. WALZ) gemessen. Das Wasserpotential der Triebe wurde mit einer Druckkammer nach SCHOLANDER (1965) in der Morgendämmerung (Ψ_{pd}) und mittags (Ψ_n) mit ca. wöchentlicher Auflösung ermittelt. Zusätzlich wurden an ausgewählten Tagen Tagesgänge des Wasserpotentials gemessen.

Die Bodenfeuchte sank auf der Austrocknungsfläche ab Versuchsbeginn kontinuierlich von 64 % auf 22 % der Sättigungfeuchte am Versuchsende in der Mitte der dritten Vegetationsperiode. Der permanente Welkepunkt wurde ab der Mitte der zweiten Vegetationsperiode unterschritten.

Die Xylemflussdichte aller Versuchsbäume zeigte eine hohe Variabilität im Schaft sowohl in tangentialer wie in axialer Richtung. Dies führte zu Unsicherheiten in der Bilanzierung des Wasserverbrauches und in der Abschätzung der Dynamik des Stammwasserspeichers.

Der Wasserverbrauch war bei den Referenzbäumen hauptsächlich von VPD abhängig. Bei den Bäumen des Austrocknungsversuches nahm diese Abhängigkeit deutlich sichtbar ab der zweiten Vegetationsperiode stark ab. Bereits in der Mitte der zweiten Vegetationsperiode konnte bei Baum A1 nur noch ein geringer, bei Baum A2 gar kein Wasserdurchfluss am Schaftfuß festgestellt werden, was damit interpretierbar ist, dass kaum noch eine Wasseraufnahme aus dem Boden erfolgte.

Das Dämmerungswasserpotential sank in den Oberkronen der Austrocknungsbäume ab August in der ersten Vegetationsperiode ab, zeigte aber ab Mitte August im Folgejahr eine stark streuende, aber leicht steigende Tendenz, bei gleichzeitig ziemlich abruptem Absinken von Ψ_{pd} im unteren Kronenbereich. Dies deutet auf einen massiven Embolismus in der Unterkrone hin, durch den aber offensichtlich die Tension des „Wasserfadens“ in der Hauptachse der Bäume entspannt wurde, was offensichtlich eine Umlagerung von Wasserreserven innerhalb des Schaftes in obere Kronenbereiche nach sich zog.

Anhand der hydraulischen Gesamtleitfähigkeit konnte gezeigt werden, dass der höchste Widerstand im Boden-Nadel-Pfad beim Übergang vom Boden in die Wurzel liegt. Allerdings nahm bei den Austrocknungsbäumen bei fortgeschrittener Trockenheit auch die bauminterne Leitfähigkeit ab. Dies ging, wie an Baum 77 tendenziell gezeigt werden konnte, mit der Abnahme des Stammwasserspeichers einher. Bei den Austrocknungsbäumen konnte in der zweiten Vegetationsperiode des Beobachtungszeitraumes anhand der Xylemflussmessungen so gut wie keine Stammspeicheränderung beobachtet werden.

Die Bodenaustrocknung und die dadurch hervorgerufene Absenkung von Ψ_{pd} ließ einen deutlichen limitierenden Einfluss auf die Tagesleistung der Photosynthese und der Transpiration erkennen, der auf die Reduktion der stomatären Leitfähigkeit zurückzuführen ist. Diese zeigte sowohl verringerte Tageshöchstwerte als auch im Tagesverlauf eine bereits vormittags einsetzende Einschränkung auf teilweise unter 25 % (1997) des Tagesmaximalwertes. Dieses Verhalten legt die Schlussfolgerung nahe, dass die stomatäre Regulation hauptsächliche Ursache für die Einschränkungen des Gaswechsels ist. Das schroffe Absinken von g_s am Vormittag ist

auf „interne“ Ursachen der Bäume zurückzuführen, die in der Entleerung des Stammspeichers in solchen Situationen liegen. Die anhand des Zusammenhangs zwischen A und c_i beobachtete nichtstomatäre Limitierung des Gaswechsels erscheint dagegen von geringerer Bedeutung. Die Wasserausnutzungseffizienz zeigte sich als variable Größe. Physiologisch interessant erschien WUE_i , weil bei ihrer Berechnung die Variabilität des atmosphärischen Einflusses auf den Gaswechsel weitgehend ausgeschlossen wird. Trotz leicht steigender WUE_i -Werte während trockener und warmer Perioden konnte im gesamten Versuchsverlauf keine eindeutige steigende oder fallende Tendenz ausgemacht werden. Es wird davon ausgegangen, dass dies durch die gleichzeitige stomatäre und nichtstomatäre Photosyntheselimitation verursacht wurde.

Neben den gezeigten Reaktionen zur Trockenstressvermeidung durch Reduktion bzw. Kompensation der Wasserabgabe erschien bei fortgeschrittenem Trockenstress die Wasseraufnahme über die Nadeloberfläche an Bedeutung zuzunehmen. In einem klassischen Laborversuch wurde gezeigt, dass die Nadeln der Fichte prinzipiell Wasser aufnehmen können. Übereinstimmend wurde auch im Feldversuch eine oberflächliche Wasseraufnahme beobachtet.

Die herbeigeführte Trockenheit zog bereits in der ersten Vegetationsperiode Zuwachseinschränkungen nach sich, die sich in der folgenden Vegetationsperiode verstärkte. Im letzten Versuchsjahr blieb das Triebwachstum schließlich fast völlig aus. Demgegenüber zeigte sich in der letzten Vegetationsperiode eine starke Blüte der Austrocknungsbäume, die offensichtlich als spezifischer Indikator für starken Trockenstress gelten kann.

Auf Grund der geringeren physiologischen Aktivität in den Wintermonaten sind Reaktionen auf Wassermangel außerhalb der Vegetationsperiode von geringer Bedeutung, so dass die erzielten Ergebnisse als Reaktionen auf sommerlichen Trockenstress zu interpretieren sind.

Die Reaktionen der beiden Austrocknungsbäume stimmten qualitativ und quantitativ umso mehr überein, desto weiter der Wassermangel fortschritt. Schließlich zeigten die Referenzbäume bei den im Versuchsverlauf natürlich eingetretenen Trockenperioden (Sommer 1997 und Frühjahr 1998) ähnliche Reaktionen wie zuvor die Austrocknungsbäume bei beginnender Bodenaustrocknung. Daher können die beobachteten Ergebnisse insbesondere für starken Trockenstress als repräsentativ angesehen und für folgende Untersuchungen berücksichtigt werden.

Die Beobachtungen erlauben eine zeitliche Einteilung von Trockenstressphasen. Obwohl in der Schlussphase des Versuches nur noch eine äußerst geringe physiologische Aktivität und Reaktionsfähigkeit ausgemacht werden konnte, wurden die Versuchsbäume allerdings nicht zum Absterben gebracht. Damit wird deutlich, dass Bäume durch vielfältige Anpassungsreak-

tionen und Optimierungsmechanismen selbst extreme Trockenheit relativ lange überdauern können, und damit die Überlebenschance des Individuums sehr hoch ist.

Angesichts der Komplexität der gezeigten Reaktionen auf die extreme Bodenaustrocknung erwies sich die Anwendung der verschiedenen Messmethoden an einem Versuchsbaum als zwingend erforderlich, um zu gesicherten Aussagen kommen zu können.

8. Summary

Reactions of the plant water relations of spruce trees (*Picea abies* [L.] KARST.) to extreme drought stress

Plants need sufficient and continuous water supply for a undisturbed growth. Nevertheless, in the natural environment an alternating supply is very abundant. A wide range of influencing factors may directly reduce the water availability for the leaves (e.g. absence of precipitation, drop of ground water level, soil compression, climate change and others). Other impacts (e.g. frost, low soil temperature, root destruction, infection by fungi, air pollution) may lead to water deficiency in leaves as effects of plant internal responses.

Consequently, especially woody plants as representatives of long-lived plants need to be able to resist drought periods. Actually, responses of the water management of tall old trees can differ from smaller plants in quantity and quality.

Although the responses of plants to water deficiency are mostly known, comparably little knowledge exists about the coordination of the single compounds of water management in trees under extremely low water supply.

The present work shows the behavior of the transpiration, water uptake and of the effects of the dynamic of stem water storage of two 40 years old spruce trees during an artificial increasing soil desiccation.

For this a group of three spruce trees were chosen. Another two adjacent spruce trees with different degree of needle loss served as reference trees. The trees were grown in a 40 years old pure spruce stand in the mountains Osterzgebirge on an altitude of 735 m (above s. l.) in cool – humid climate. The experiment period lasted three years.

To force the soil desiccation, a 1.60 meters deep ditch was dug around the root space of the three “desiccation trees”. Additionally a roof was constructed, covering the area enclosed by the ditch. The trunks of the trees protruded through the roof.

For measuring the xylem flow at different heights of the trunks, the method described by GRANIER (1985) was used. The gas exchange of needles was measured with Compact Minicuvette Systems CMS 400 (WALZ Inc.) throughout two growing seasons. The water potential of shoots was determined by means of a pressure chamber (SCHOLANDER *et al.* 1965) once a week at pre dawn and at noon. On certain days the daily course of the water potential was registered.

From the beginning of the experiment on the soil moisture decreased continuously from 64 % down to 22 % of the saturated moisture throughout the three years of the experimental period. The soil water potential fell below the permanent wilting point in the middle of the second growing season. The sap flow rate of all experimental trees varied in the trunks in both tangential and axial direction. This led to uncertain calculations of the total water consumption and of the estimation of the stem storage dynamics.

The water consumption of the reference trees depended on the vapor pressure deficit of the atmosphere. For the “desiccation trees” this dependency decreased from the second growing season on. In the middle of the second growing season tree A1 showed very low xylem water flux in the stem base, where tree A2 stopped showing water flux. This led to the conclusion that almost no water uptake took place anymore from that time on.

The pre dawn water potential started decreasing in August of the first growing season. From middle of August of the second growing season on the values of the upper crown (3. – 5. whorl from top) tended to increase with a wider scatter. At the same time, water potential values in the lower crown (13. – 15. whorl) became more frequently lower (more negative) than in the upper crown. This indicates a catastrophic embolism within the branches of the lower crown. The embolism probably relaxed the water column in the tree, obviously causing a transfer of stored water from the trunk into the upper crown.

By means of the pattern of the hydraulic conductance of the soil – needle – path it was shown that the main resistance can be found at the transition from soil to the roots. Though the “desiccation trees” showed also a decreasing internal hydraulic conductivity during progressing desiccation. This decrease was related to a diminution of the stem water storage as was shown for the reference tree 77 in tendency. Within the second growing season for the “desiccation trees” changes of stem water storage were no longer detectable by means of sap flow sensors.

The decrease of pre dawn water potential due to the soil desiccation limited the daily photosynthetic capacity and transpiration. The limitation of photosynthesis and transpiration were caused by the reduction of the stomatal conductivity (g_s) of the trees, showing daily courses with reduced maximum values and a restriction before noon down to 25 % of the maximum. This behavior leads to the conclusion, that the stomatal regulation is the main reason for the gas exchange reduction. The steep decrease of g_s in the morning can be explained by the diminution of the stem water storage as an “internal” reason. The non stomatal limitation of the photosynthesis, detectable by the relationship between the rate of

photosynthesis and the CO₂ concentration within the mesophyll intercellular space seems to be of less importance.

The water use efficiency varied in wide ranges. A more reliable dimension is the intrinsic water use efficiency. Its calculation precludes the variable atmospheric impacts. Despite slightly increasing intrinsic water use efficiency during dry and warm periods, no significant rising or decreasing tendency was observed throughout the whole experiment. It is supposed that this finding is the result of the simultaneous stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis.

Beside the shown responses of the avoidance of drought stress by reduction and compensation of transpiration, under conditions of proceeded desiccation water uptake by the needle surface seemed to become of more importance. A gravimetric experiment showed the ability of needles to take up water confirming observations from field experiments.

The induced drought resulted in reduced growth rates already in the first growing season. The growth reduction continued in the second growing season. Throughout the last growing season almost no shoot elongation was observed. Nevertheless, the “desiccation trees” showed a significant flowering in the spring of the last growing season, confirming flowering of spruce as a drought specific indicator.

Due to low physiological activity in the winter, responses to water shortage have only little significance during that seasons. Therefore the achieved results have to be interpreted as responses to summer drought stress.

During the proceeding desiccation, the responses of the “desiccation trees” became more and more identical. During the natural drought periods (in the summer of 1997 and spring of 1998) the observed responses of the reference trees were very similar to that reactions of the “desiccation trees” at the beginning soil desiccation. For this reason, the results of the present work can be considered as representative for severe drought stress.

The observations allow a differentiation of chronological phases of drought stress. Although in the last growing season the physiological activity declined strongly, the “desiccation trees” did not finally die off. This showed that trees are able to survive even extreme drought periods for a long time by multiple mechanisms of adaptation and optimization. To achieve assured conclusions different measuring methods need to be used for the same tree due to the complexity of the responses to extreme soil desiccation.