

**Berichtsreihe zum Statusseminar
der Baden-Württemberg-Projektträgerschaft "Lebensgrundlage Umwelt und ihre
Sicherung" (BW-PLUS),**

FZKA-BWPLUS 3

(Diskussionskreis, Leopoldshafen, 3.3.1998)

Einfluß von Trockenstreß auf die Photosyntheseaktivität verschiedener Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.)

S. Pantel, B. Speck, O. Wenzel, C. Buschmann und H.K. Lichtenthaler

Zusammenfassung:

Am PEF-Standort Conventwald werden fünf verschiedene Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Unterschiede in der Empfindlichkeit für Trockenstreß geprüft. Vier Jahre alte Pflanzen aus einer Pflanzschule (Ökotyp Forbach, Überlingen, Ravensburg, Zwiefalten) und Jungpflanzen vom Standort (Ökotyp Conventwald) wurden ein Jahr nach dem Auspflanzen 1997 untersucht. Außerdem wurden diese Ökotypen mit Jungpflanzen des am Standort vorhandenen Altbestandes verglichen. An drei Teilflächen wurde ein transparentes Foliendach aufgestellt, um Trockenstreß zu erzeugen. Neben biometrischen Parametern (Blattfläche, Hauptproßlänge, Anteil geschädigter Pflanzen) wurden die Photosynthese (CO₂-Fixierung und Chlorophyllfluoreszenz), die Transpiration und die Chlorophyll- und Carotinoidgehalte gemessen. Der Ökotyp Forbach zeigte bessere Wuchsleistungen, der Ökotyp Ravensburg hat pro Chlorophyll eine deutlich bessere Photosyntheseleistung als die anderen Ökotypen. Im Vergleich zu den angepflanzten Ökotypen waren die Transpirationsraten der am Standort vorhandenen Jungbuchen (Altbestand) immer höher. Die bislang erhobenen Meßdaten der CO₂-Fixierung, Transpiration, stomatären Leitfähigkeit und der Rfd-Werte lassen noch keine gesicherte Unterscheidung in der Empfindlichkeit für Trockenstreß für alle Ökotypen zu. Ein Grund hierfür könnte die 1997 am Standort vorherrschende trockene Witterung sein.

Summary:

Influence of water stress on the photosynthetic activity of different ecotypes of the beech (*Fagus sylvatica* L.)

At the PEF-test site Conventwald five different ecotypes of the beech (*Fagus sylvatica* L.) are tested for differences in the sensitivity to water stress. Four-years-old plants from a plantation station (ecotype Forbach, Überlingen, Ravensburg, Zwiefalten) and young plants from the site (ecotype Conventwald) were studied in 1997, one year after planting. In addition, these ecotypes were compared to young plants of the already existing old-stand. A roof out of a transparent foil was set up at three partial areas in order to induce water stress. Besides biometric parameters (leaf area, length of the central shoot, percentage of damaged plants), photosynthesis (CO₂-fixation and chlorophyll fluorescence), transpiration and content of chlorophylls and carotenoids were measured. The Forbach ecotype showed better growing performance and the Ravensburg ecotype a clearly better photosynthetic activity on a chlorophyll basis compared to the other ecotypes. In comparison to the planted ecotypes the transpiration rates of the young beeches already existing at the site (old-stand) were always higher. The data for CO₂-fixation, transpiration, stomatal conductance, and Rfd-values measured so far do not allow to date a secured differentiation in the sensitivity to water stress between all ecotypes. One reason for this could be the predominantly dry weather in 1997.

1 Einleitung

Nach den Schäden an Nadelbäumen traten in den letzten Jahren vermehrt Schäden an Laubbäumen, speziell bei der weit verbreiteten Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.), auf. Neben den Luftschadstoffen werden heute vermehrt auch klimatische Faktoren für Pflanzenschäden verantwortlich gemacht. Die in den letzten Jahren zunehmende Diskussion über trockenheitsbedingte Beeinträchtigungen der Buchen gab mit Anlaß, nach Ökotypen zu suchen, die an Trockenheit besser angepaßt sind. Am PEF-Standort Conventwald bei Freiburg wurden 1996 fünf Ökotypen verschiedener baden-württembergischer Standorte als vierjährige Jungpflanzen ausgepflanzt. Jeweils ein Teil der Pflanzen wurde im Laufe des Jahres 1997 mit einer Folie überdacht und dadurch trocken gehalten (Trockenfläche). Die Ökotypen wurden untereinander und mit den am Standort auf Stock stehenden Jungpflanzen (Altbestand) verglichen. An den Untersuchungen waren mehrere Arbeitsgruppen beteiligt, die parallel unterschiedliche Parameter erhoben. Hier werden die Ergebnisse der Arbeitsgruppe Lichtenthaler (Botanik 2, Universität Karlsruhe) dargestellt, die neben biometrischen Wachstumsparametern auch Photosynthese und Transpiration ($\text{CO}_2\text{-H}_2\text{O}$ -Gaswechsel, Chlorophyllfluoreszenzkinetiken) und Blattfarbstoffgehalte erfaßte.

2 Material und Methoden

PEF-Standort Conventwald: Der Conventwald, im Mittleren Schwarzwald bei Freiburg (700 - 860 m über NN), wird schon seit Jahren von der Forstlichen Versuchsanstalt Freiburg untersucht (z.B. v. WILPERT et al., 1996). Die Versuchsfläche ist ca. 26 x 28 m groß und liegt an einem Hang mit bis zu 50% Steigung. 40 bis 60 Jahre alte große Buchen geben temporär wechselnden Schatten. Der Boden besteht aus tiefgründiger, mesotropher Braunerde, die sehr steinig mit dunklen Paragneisen durchsetzt ist. Die mittlere, langjährige Niederschlagsmenge beträgt am Standort 1.400 mm/Jahr. Im insgesamt trockenen Jahr 1997 wurde jedoch diese Menge auf der Versuchsfläche nicht erreicht (Quelle: Forstliche Versuchsanstalt, Freiburg, unveröffentlichte Daten). Die PEF-Versuchsfläche wird durch die Arbeitsgruppe Rennenberg (Institut für Baumphysiologie, Universität Freiburg) betreut. Auf der naturnah belassenen Fläche wurden 1996 jeweils 100 Pflanzen der verschiedenen Ökotypen in wechselnden Fünfergruppen angepflanzt (VOLKMER UND RENNENBERG, 1997). Für die Trockenstreßbedingungen wurden im Juni 1997 drei Teilflächen mit einem lichtdurchlässigen Foliendach (PVC, ca. 90-95% UVA durchlässig) in ca. 1,60 m Höhe überspannt. Um wurzelnah abfließendes Bodenwasser auszuschließen, wurden am oberen Rand der Trockenflächen Folien in den Boden eingegraben. Mitte Oktober 1997 wurde das Foliendach wieder entfernt.

Die Untersuchungen im Conventwald wurden an Ökotypen vierjähriger Rotbuchen aus Forbach (F), Überlingen (UE), Ravensburg (R), Zwiefalten (Z), Conventwald (C) durchgeführt. Die vier erstgenannten Ökotypen stammen aus dem Genressourcenprogramm des Landes Baden-Württemberg und wurden in einer Emmendinger Pflanzschule angezogen. Der Ökotyp Conventwald stammt aus umgepflanztem Jungbestand des Standortes. Für die Untersuchungen wurden jeweils einzelne Pflanzen markiert und wiederholt gemessen.

Messungen: An den Meßterminen (am 12.6.97 / 2.7.97 / 18.7.97 / 30.7.97 / 14.-19.8.97 / 5.9.97 / 26.9.97 / 27.9.97 / 1.10.97 / 2.10.97) wurden folgenden Messungen durchgeführt:

Für die **Bonetierung** des Bestandes wurden biometrische Daten erfaßt. Den erhobenen Daten 'Hauptproßlänge' und 'Prozent Pflanzen mit visuellen Schäden' liegen jeweils der Gesamtbestand der Versuchsfläche zugrunde. Der Parameter 'Blattfläche' wird als Rechteck (Länge x Breite: Rechteckapproximation) angegeben und wurde mit $n = 30$ aufgenommen.

Die **Pigmente** der Blätter (Gesamtchlorophyll (a+b) und Carotinoide (x+c)) wurde im Labor spektralphotometrisch aus einem 100%igen Acetonextrakt von Stanzstücken ermittelt. Mit Hilfe der Extinktionskoeffizienten nach LICHTENTHALER (1987) wurden die Gehalte errechnet.

Mit einem tragbaren **CO₂-/H₂O-Porometer** (ADC, LCA-4, Leihgerät der Fa. Bernt, Düsseldorf) wurden die maximale Photosyntheseleistung, die Transpiration und die stomatäre Leitfähigkeit bei Lichtsättigung ($2000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mittels einer Halogenkunstlichtlampe) von in der Regel sechs Einzelpflanzen der verschiedenen Ökotypen ermittelt. Die **Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetiken** wurden mit dem tragbaren Zwei-Wellen-längen Fluorometer „BUKA“ (CFM-636973, Technische Universität Budapest, Abteilung Atomphysik, Diodenlaser-Anregung: 635 nm) bei 690 und 735 nm erfaßt. Die Rfd-Werte (Rfd = ratio fluorescence decrease) und das Verhältnis der variablen Chlorophyllfluoreszenz F_V/F_M sind mit diesem Gerät computergestützt ermittelt worden. Als Blattproben sind Blattstanzstückoberseiten von 9 mm Durchmesser von jeweils 3 Einzelpflanzen gemessen worden. Die Stanzstücke wurden anschließend für die Pigmentbestimmung verwendet.

3 Ergebnisse

Über einen Zeitraum von Juni bis Oktober 1997 sind verschiedene Parameter zur grundlegenden physiologischen Charakterisierung erfaßt worden, die im folgenden einzeln vorgestellt werden:

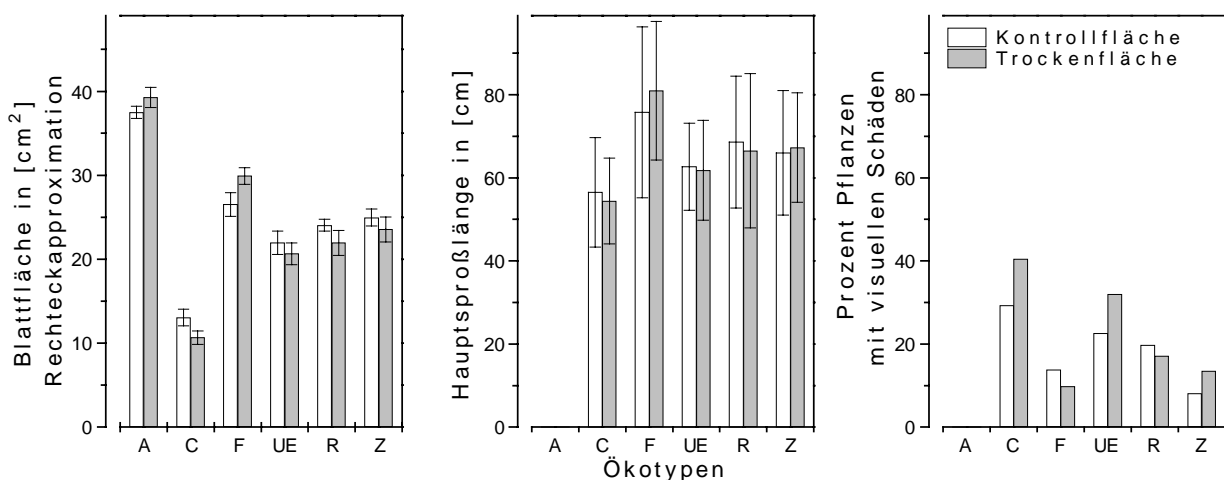


Abb. 1: Blattfläche als Rechteckapproximation [cm²], Hauptproßlänge [cm] und Prozentanteil Pflanzen mit visuellen Schäden bei Jungbuchen auf der Kontrollfläche (weiße Balken) und der Trockenfläche (graue Balken) am Standort Conventwald. Ökotypen: auf Stock stehender Conventwald-Altbestand (A), Conventwald (C), Forbach (F), Überlingen (UE), Ravensburg (R) und Zwiefalten (Z). Da die Altbestand-Pflanzen gekürzt waren, konnte die Hauptproßlänge nicht bestimmt werden. Altbestand-Pflanzen zeigten keine visuellen Schäden.

Trockenstress

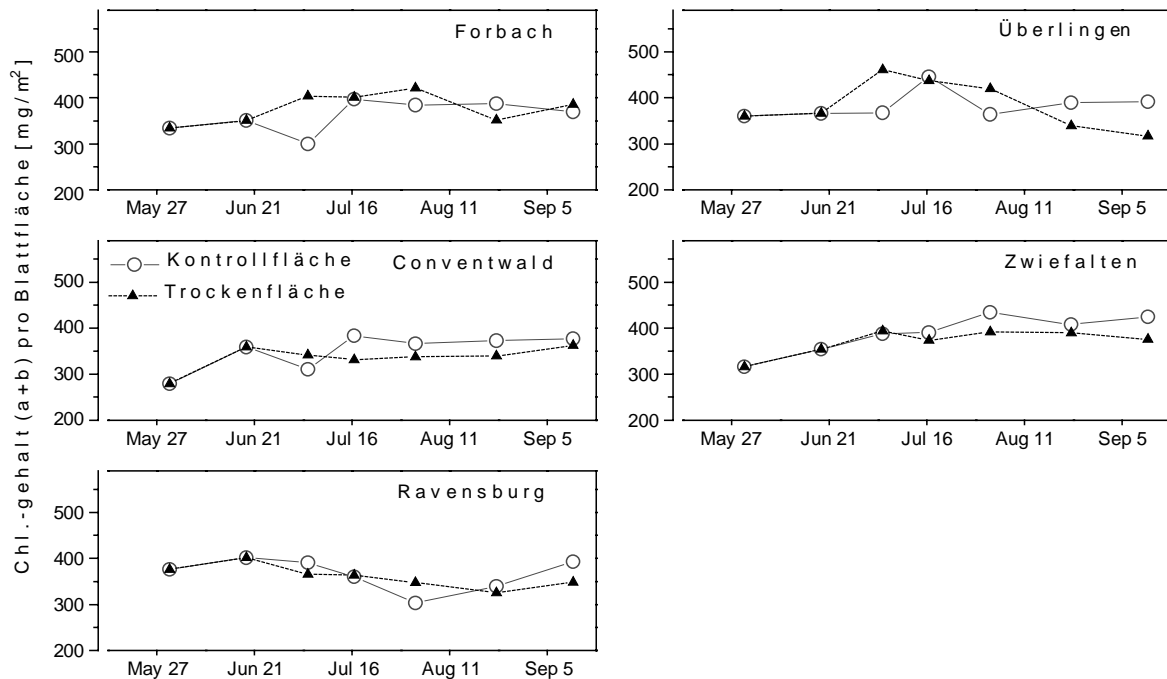
Zur Bonetierung des Bestandes wurden als biometrische Merkmale die **Blattfläche**, die **Haupt sproßlänge** und der **Prozentanteil von Pflanzen mit visuellen Schäden** aufgenommen (Abb. 1). Der Ökotyp Forbach hat im Vergleich mit den anderen Ökotypen die größten Werte für die Blattfläche und die Sproßlänge. Bei diesem Ökotyp gibt es auch den geringsten Anteil an Pflanzen mit visuellen Schäden, wie starker Kümmerwuchs bzw. Kleinwuchs in Blatt und Sproß oder teilweise bis ganz abgestorbene Pflanzen. Der Ökotyp Conventwald und mit Abstufung auch der Ökotyp Überlingen liefern sowohl auf der Trockenfläche als auch auf der Kontrollfläche die ungünstigsten Werte der biometrischen Merkmale.

Tab. 1: Durchschnittswerte und Standardabweichungen (Stabw.) des Gesamtchlorophyllgehaltes (a+b) pro Blattfläche, des Verhältnisses der Chlorophylle (a/b) zueinander und der Chlorophylle zu den Carotinoiden (a+b)/(x+c) für die einzelnen Ökotypen der Buche nach vollständiger Ergrünung von Juli bis Oktober 1997.

	a+b [mg/m ²]		a/b		(a+b)/(x+c)	
Kontrollfläche	Stabw.		Stabw.		Stabw.	
<i>Conventwald</i>	361,8	29,3	2,73	0,15	5,11	0,29
<i>Forbach</i>	367,6	39,1	2,78	0,20	4,94	0,39
<i>Überlingen</i>	391,3	32,6	2,74	0,13	5,17	0,22
<i>Ravensburg</i>	357,1	37,7	2,76	0,10	5,15	0,19
<i>Zwiefalten</i>	408,5	20,5	2,74	0,15	5,20	0,20
Trockenfläche	Stabw.		Stabw.		Stabw.	
<i>Conventwald</i>	342,0	11,5	2,71	0,17	5,11	0,23
<i>Forbach</i>	392,3	26,1	2,72	0,12	5,18	0,25
<i>Überlingen</i>	394,5	63,4	2,69	0,13	5,11	0,63
<i>Ravensburg</i>	349,7	16,0	2,79	0,10	5,25	0,41
<i>Zwiefalten</i>	384,5	9,5	2,69	0,08	5,22	0,28

Die **Chlorophyllgehalte (a+b)** der Blätter der Jungbuchen (Abb. 2) bewegen sich nach der bis in den Juni hineinreichenden Ergrünungsphase bei allen untersuchten Ökotypen der Trocken- und Kontrollfläche im Bereich zwischen 340 und 410 mg/m² (Tab. 1). Sie liegen damit etwas niedriger als bei Schattenblättern älterer Buchen (vgl. ca. 450 mg/m², LICHTENTHALER UND RINDERLE, 1988). Nur Pflanzen aus Überlingen, Zwiefalten und Ravensburg zeigen gegen Ende der letztjährig ungewohnt langen Vegetationsperiode ein leichtes Absinken der Chlorophyllgehalte bei Pflanzen der Trockenfläche gegenüber den Pflanzen der Kontrollfläche (Abb. 2). Das **Verhältnis der Chlorophylle zueinander (a/b)** ist bei sämtlichen Pflanzen mit durchschnittlich 2,7 über die gesamte Vegetationsperiode sehr konstant (Tab. 1). Das **Verhältnis Chlorophylle zu Carotinoiden (a+b)/(x+c)** der Ökotypen dagegen erreicht nach der Ergrünungsphase mit 5,0 bis 5,3 für Buchen typische Werte (LICHTENTHALER UND RINDERLE, 1988) und zeigt Anfang Oktober bei allen Gruppen ein deutliches Absinken im Vergleich zum Frühjahr (Abb. 3).

Die Messungen mit dem CO₂-/H₂O-Porometer (Abb. 4) zeigten, daß alle Gruppen auf der Trockenfläche deutlich geringere **Photosyntheseraten (P_N)** und **Transpirationsraten (E)** aufwiesen als die Pflanzen der Kontrollfläche. Ein Trockenstreß war also bei allen Ökotypen festzustellen. Im Vergleich zu den neu angepflanzten Ökotypen zeigten die Jungpflanzen des am



2: Chlorophyllgehalt (a+b) pro Blattfläche bei den einzelnen Ökotypen der Buche im Verlauf der Vegetationsperiode 1997 auf der Kontrollfläche (offene Kreise) und der Trockenfläche (gefüllte Dreiecke) am Standort Conventwald.

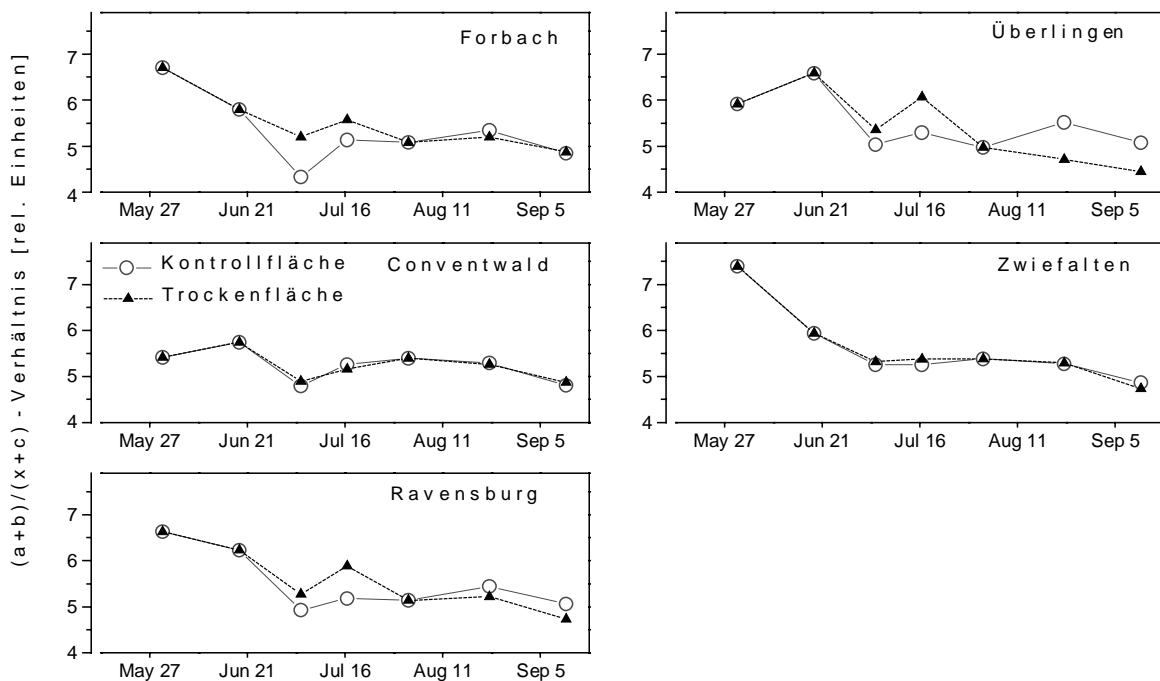


Abb. 3: Werte für das Verhältnis der Chlorophylle zu den Carotinoiden (a+b)/(x+c) bei den einzelnen Ökotypen der Buche im Verlauf der Vegetationsperiode 1997 auf der Kontrollfläche (offene Kreise) und der Trockenfläche (gefüllte Dreiecke) am Standort Conventwald.

Trockenstress

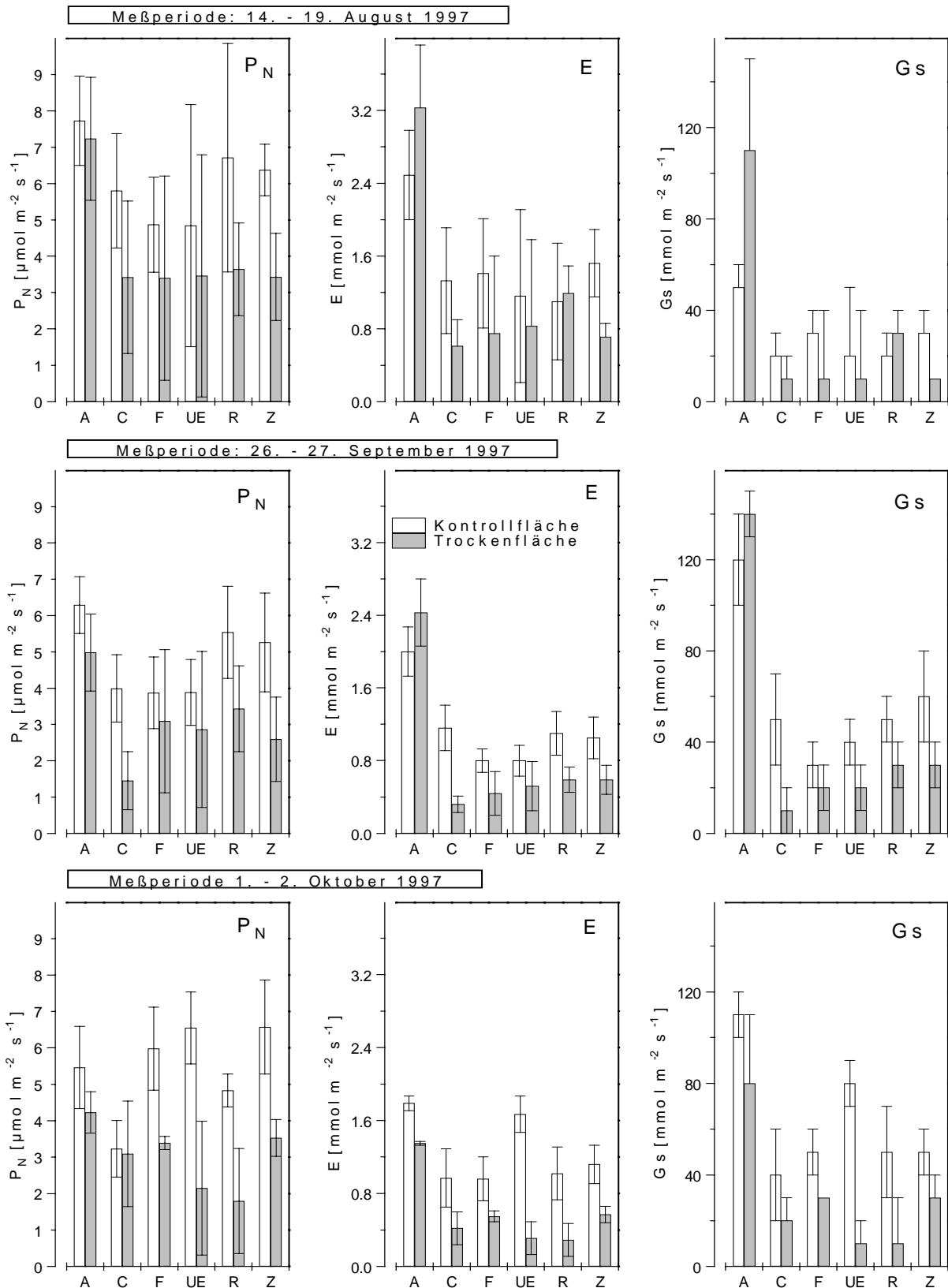


Abb. 4: Photosyntheserate (P_N), Transpirationsrate (E) und stomatare Leitfähigkeit (G_s) der einzelnen Ökotypen am Standort Conventwald zu den angegebenen drei Meßperioden. Kontrollfläche: (weiße Balken); Trockenfläche: (graue Balken). Conventwald - Altbestand (A), Conventwald (C), Forbach (F), Überlingen (UE), Ravensburg (R) und Zwiefalten (Z).

Standort vorhandenen Altbestand niedrigere Transpirationsraten. Dies erklärt sich offensichtlich aus der besseren Bewurzelung des Altbestands im Vergleich zu den kürzeren Wurzeln der neu angepflanzten Ökotypen. Die **stomatären Leitfähigkeit (Gs)** des Altbestandes der Kontroll- und Trockenfläche ist stets wesentlich größer als die der angepflanzten Jungpflanzen unabhängig von deren Ökotyp oder Standort auf der Versuchsfläche. Dies läßt auf eine weitere Öffnung der Stomata bei den Altbestandspflanzen schließen.

Die lineare Abhängigkeit der **Photosyntheserate (P_N)** von der **stomatären Leitfähigkeit (Gs)** (Abb. 5, oben) sind beispielhaft für den Ökotyp Ravensburg (links) und den Conventwald-Altbestand (rechts) für die Kontroll- und Trockenfläche dargestellt. Bei gleicher Photosyntheseleistung ist der Öffnungsgrad der Stomata (stomatäre Leitfähigkeit) bei den angepflanzten Jungbuchen im Vergleich zu den Pflanzen des Altbestandes wesentlich geringer. Für beide Ökotypen wurden bei gleicher photosynthetischer CO_2 -Fixierungsrate auf der Trockenfläche größere stomatäre Leitfähigkeit (größere Öffnungsweite) gemessen als auf der Kontrollfläche. Dies ist ungewöhnlich, da bei Trockenheit eher das Schließen der Stomata erwartet wird.

Der **Wasser-Nutzungs-Koeffizient** (engl.: Water-Use-Efficiency, WUE) (Abb. 5, unten) aller neu angepflanzten Ökotypen ist stets höher als der der Jungpflanzen des Conventwald-Altbestandes. Dies ergibt sich aus der geringeren Transpiration der neu angepflanzten Ökotypen. Im Vergleich zur Kontrollfläche zeigt sich besonders bei den Ökotypen Conventwald, Überlingen und Ravensburg über die Meßperioden hinweg einen deutlich ansteigenden prozentualen Trockeneffekt.

Bei der **Photosyntheserate pro Gesamtchlorophyll (a+b)** (Abb. 6) sind für alle Ökotypen die Werte auf der Trockenfläche deutlich niedriger als auf der Kontrollfläche. Dies zeigt exemplarisch die Messung vom 15. August 1997. Die photosynthetische Nutzung des Sonnenlichtes ist somit unter Trockenstreß stark vermindert. Die beste Photosyntheseleistung pro Chlorophyllgehalt zeigt auf der Kontroll- und Trockenfläche der Ökotyp Ravensburg.

Mittels der einzelnen Chlorophyllfluoreszenzparameter lassen sich für das Untersuchungsjahr 1997 keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Ökotypen nachweisen. Insgesamt liegen die **Rfd-Werte**, die als Maß für den photosynthetischen Elektronentransport um Photosystem II gelten (LICHTENTHALER UND RINDERLE, 1988), im zu erwartenden Bereich von 2,5 bis 3,5 bei der 690 nm-Fluoreszenz (Abb. 7, oben) und 2,0 bis 3,0 bei der 735 nm-Fluoreszenz (ohne Abbildung) (ZIMMER-RINDERLE, 1990). Der Vergleich der Rfd 690-Werte zwischen den Monaten Juni-Juli und August ergab für den August durchgehend eine Abnahme der Werte bei Pflanzen der Trockenfläche (Abb. 7, unten). Während die Rfd 690-Werte sonst überall bei durchschnittlich 3,2 liegen, sinken sie bei der Trockenfläche in dem sehr trocken-warmen August auf Durchschnittswerte von 2,5 ab.

Das Verhältnis der variablen Chlorophyllfluoreszenz F_v/F_M (Abb. 8), ein Indikator für die maximale Quantenausbeute der Photosynthese um Photosystem II (KITAJIMA UND BUTLER, 1975) liegt mit Werten um 0,85 bei allen Ökotypen im Bereich gesunder Pflanzen (DEMMIG-ADAMS et al., 1989). In diesem Parameter unterscheiden sich die einzelnen Ökotypen nicht und Trockenstreß zeigt keinen Einfluß.

Trockenstress

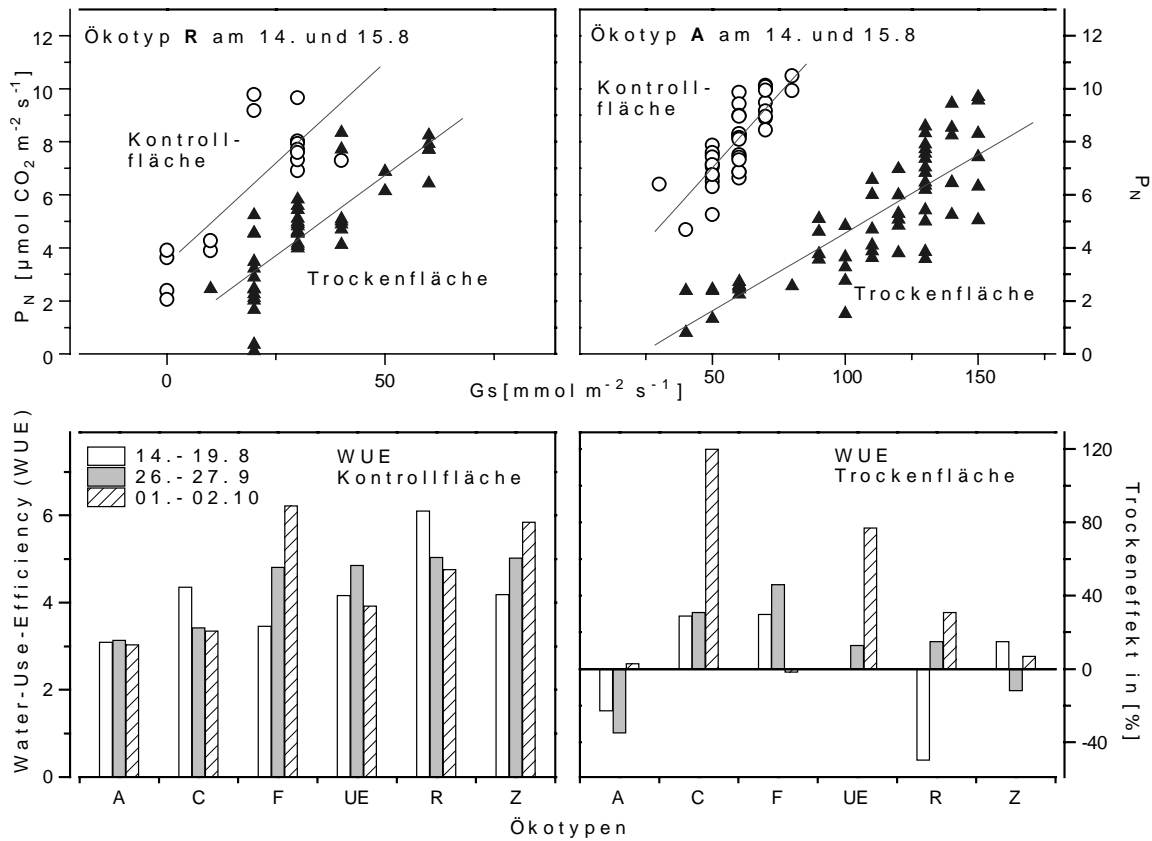


Abb. 5: Oben: Zusammenhang zwischen Photosyntheserate (P_N) und stomatärer Leitfähigkeit (G_s) dargestellt am Beispiel des Ökotyps Ravensburg (R) (**links**) und der Jungpflanzen des Conventwald-Altbestands (A) (**rechts**). Kontrollfläche: (offene Kreise); Trockenfläche: (gefüllte Dreiecke). **Unten:** Wasser-Nutzungs-Koeffizient (engl.: Water-Use-Efficiency, WUE) ermittelt bei allen Ökotypen der Buche während drei aufeinanderfolgender Meßperioden (**links**) und dazu der prozentuale Trockeneffekt bei den Pflanzen der Trockenfläche (**rechts**). Meßperiode: 14.-19.8. (weiße Balken); 26.-27.9. (graue Balken) und 1.-2.10. (schraffierte Balken). Abkürzungen der Ökotypen: siehe Abb. 1.

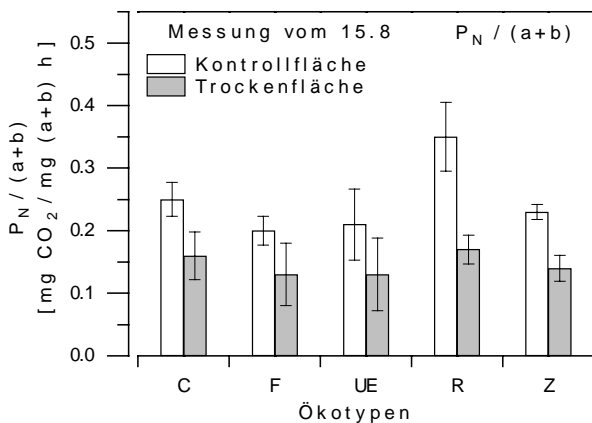


Abb. 6: Photosyntheserate (P_N) pro Gesamtchlorophyll ($a+b$) bei den verschiedenen Ökotypen der Buche am Standort Conventwald. Meßdaten vom 15. August 1997. Kontrollfläche: (weiße Balken); Trockenfläche: (graue Balken). Abkürzungen der Ökotypen: siehe Abb. 1.

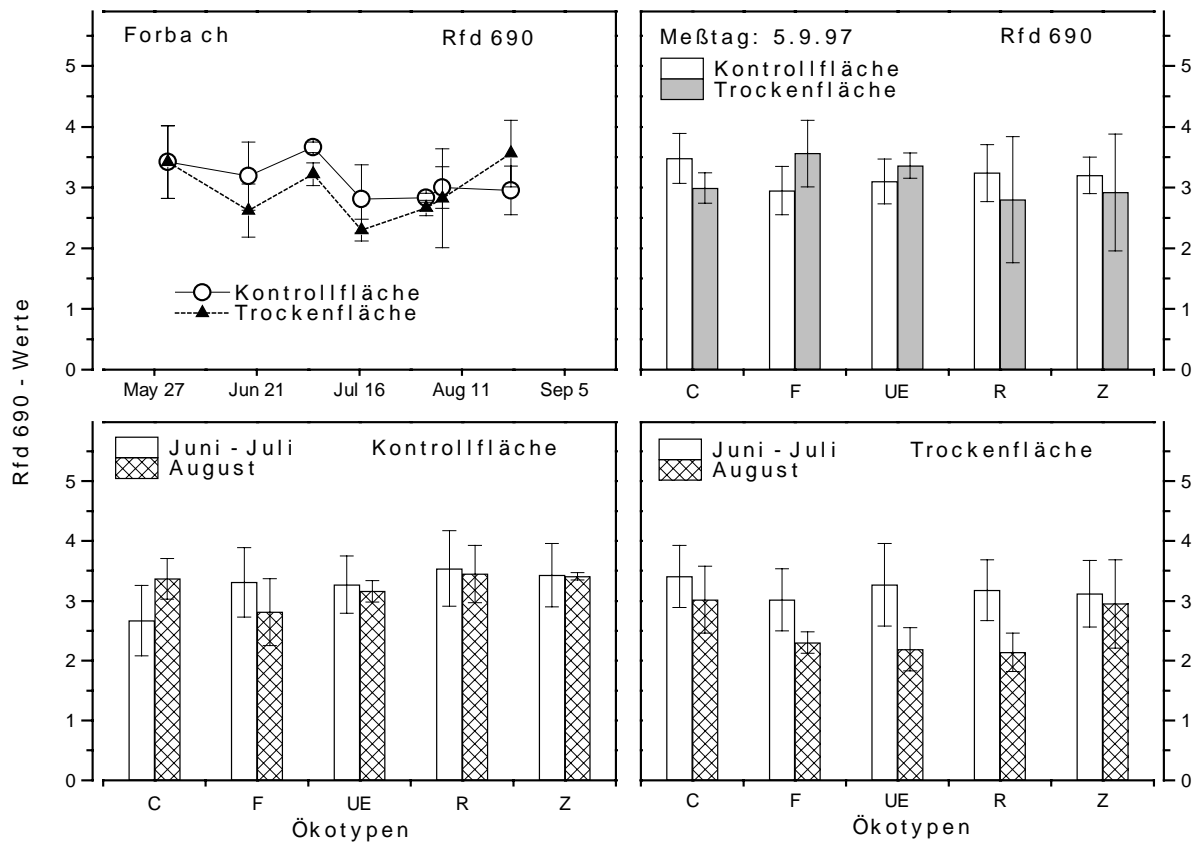


Abb. 7: Oben: Werte der variablen Chlorophyllfluoreszenz bei 690 nm (Rfd = ratio fluorescence decrease). Verlauf während der Vegetationsperiode 1997 beispielhaft für den Ökotyp Forbach (**links**). Kontrollfläche: (offene Kreise); Trockenfläche: (gefüllte Dreiecke). Rfd 690 - Werte für die einzelnen Ökotypen beispielhaft für den Meßtag 5. September 1997 (**rechts**). Kontrollfläche: (weiße Balken); Trockenfläche: (graue Balken). **Unten:** Rfd 690 - Werte der Kontrollfläche (**links**) und Trockenfläche (**rechts**) bei den einzelnen Ökotypen im Juni bis Juli (weiße Balken) und im darauffolgenden sehr trocken-warmen August des Jahres 1997 (schraffierte Balken). Abkürzungen der Ökotypen: siehe Abb. 1.

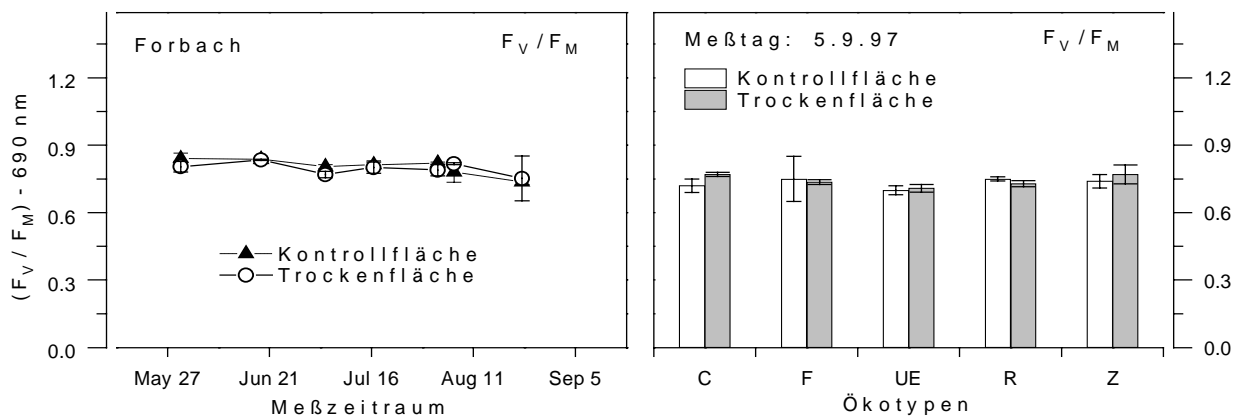


Abb. 8: Links: Verlauf der maximalen Quantenausbeute gemessen über die Chlorophyllfluoreszenz (F_v/F_m) beim Ökotyp Forbach an verschiedenen Meßtagen. **Rechts:** Exemplarisch der Vergleich zwischen den verschiedenen Ökotypen am Meßtag 5. September 1997. Kontrollfläche: (offene Kreise); Trockenfläche: (gefüllte Dreiecke). Abkürzungen der Ökotypen: siehe Abb. 1.

4 Diskussion

Bei den biometrischen Parametern sind die Werte des Ökotyps Conventwald immer ungünstiger als die der anderen Ökotypen. Dies erklärt sich zum Teil daraus, daß die Pflanzen des Ökotyps Conventwald aus Naturverjüngung stammen, während die anderen Ökotypen in zuvor in einer Baumschule angepflanzt wurden. Ein Vergleich innerhalb der angepflanzten Ökotypen zeigt bei der Photosynthese, Transpiration und stomatären Leitfähigkeit sowie bei den Daten der Chlorophyllfluoreszenz allgemein keine signifikanten Unterschiede; obgleich sich zunehmende Austrocknung in einzelnen Werten als gesicherte Tendenzen oder jahreszeitlich bedingte Schwankungen beispielsweise bei den Rfd 690-Werten im August widerspiegeln. Aufgrund der geringen Niederschläge im Jahr 1997 trat zwischen der Kontroll- und Trockenfläche in der oberflächennahen Bodenfeuchte ein Differenz von bis zu 13% im absolutem Wassergehalt auf (Quelle: Daten der Forstlichen Versuchsanstalt, Freiburg). Die signifikant höhere Transpiration und stomatäre Leitfähigkeit bei den Jungpflanzen des etablierten Altbestandes mit schon tiefergehenden Wurzeln sowohl auf der Kontroll- als auch auf der Trockenfläche im Vergleich zu den angepflanzten Jungbuchen liefern ein Indiz für die Schlußfolgerung, daß die Differenz im Bodenfeuchtegehalt nicht ausreicht, um zwischen den weniger bewurzelten neu angepflanzten Ökotypen zu signifikanten Unterschieden zu kommen.

Weitere systematische Untersuchungen müssen in der kommenden Vegetationsperiode folgen. Außerdem sollen dann bei der Interpretation die bisher von den anderen Arbeitsgruppen gewonnenen Ergebnisse mit berücksichtigt werden, damit ein möglichst umfassendes Bild von der Trockenstreßsensitivität der einzelnen Ökotypen erarbeitet werden kann.

5 Literatur

- DEMMIG-ADAMS, B., WINTER, K., KRÜGER, A. UND CZYGAN, F.-C. (1989) Light response of CO₂ assimilation, dissipation of excess excitation energy and zeaxanthin content of sun and shade leaves. *Plant Physiol.* 90, 881-898.
- KITAJIMA, H. UND BUTLER, W.L. (1975) Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochem. Biophys. Acta* 376, 105-115.
- LICHTENTHALER, H.K. (1987) Chlorophylls and carotenoids, the pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* 148, 350-382.
- LICHTENTHALER, H.K., RINDERLE, U. (1988) The role of chlorophyll-fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *CRC Critical Reviews in Analytical Chemistry* 19, Suppl. 1, 29-85.
- VOLKMER, C., RENNENBERG, H., (1997) Streßsensitivität von Ökotypen der Buche. *Allg. Forstzeitschrift* 52, 1028-1030.
- V. WILPERT, K., KOHLER, M., ZIRLEWAGEN, D. (1996) Die Differenzierung des Stoffhaushalts von Waldökosystemen durch die waldbauliche Behandlung auf einem Gneisstandort des Mittleren Schwarzwaldes. *Mitteilungen der FVA, Baden-Württemberg, Heft 197.*
- ZIMMER-RINDERLE, U. (1990) Chlorophyllfluoreszenz- und Gaswechseluntersuchungen an Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Jahresverlauf. *Karlsruher Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Band 19.*