

Baden-Württemberg-Projektträgerschaft
"Lebensgrundlage Umwelt und ihre Sicherheit"
(BW-PLUS)

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

Abschlußbericht

**C. Buschmann, S. Bilke, T. Längle
und H.K. Lichtenthaler**

Botanisches Institut II
Universität Karlsruhe
76128 Karlsruhe

E-Mail:

Claus.Buschmann@bio-geo.uni-karlsruhe.de
Hartmut.Lichtenthaler@bio-geo.uni-karlsruhe.de

Zuwendungs-Nr.: 97002

April 1999

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	III
Summary in English	III
1 Einleitung	1
1.1 Typische Merkmale der Buche	1
1.2 Stand der Forschung	5
1.3 Fragestellung	7
2 Material und Methoden	9
2.1 Standort Conventwald	9
2.1.1 Ortsbeschreibung	9
2.1.2 Induktion von Trockenstreß unter Freilandbedingungen	10
2.2 Buchenökotypen	14
2.3 Biometrie	16
2.3.1 Baumhöhe	17
2.3.2 Trieblänge	17
2.3.3 Blattfläche	17
2.3.4 Stomatadichte	19
2.3.5 Prozentanteil von Pflanzen mit visuellen Schäden	19
2.4 Bestimmung der Chlorophylle und Carotinoide	20
2.5 CO ₂ -Gaswechsel Photosyntheseleistung und Transpiration	20
2.5.1 CO ₂ /H ₂ O-Porometer LCA-4	21
2.5.2 Blattkammer und Lichtquelle	24
2.5.3 Ablauf einer Messung mit dem CO ₂ /H ₂ O-Porometer	24
2.6 Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetik	25
3 Ergebnisse	33
3.1 Bodenwassergehalt	33
3.2 Biometrie	34

3.2.1	Trieblänge	34
3.2.2	Baumhöhe	34
3.2.3	Blattfläche	36
3.2.4	Stomatadichte.....	38
3.2.5	Prozentanteil von Pflanzen mit visuellen Schäden	39
3.3	Blattfarbstoffe.....	40
3.3.1	Chlorophyllgehalt (a+b).....	40
3.3.2	Verhältnis der Chlorophylle (a/b)	41
3.3.3	Verhältnis der Chlorophylle zu den Carotinoiden (a+b)/(x+c).....	41
3.4	CO ₂ /H ₂ O-Porometer-Messungen	43
3.4.1	Dunkelatmung und Nettphotosyntheserate	43
3.4.2	Transpirationsrate	46
3.4.3	Stomatäre Leitfähigkeit für Wasser	48
3.4.4	Lineare Abhängigkeit der Photosyntheserate von der stomatären Leitfähigkeit	50
3.4.5	Wassernutzungskoeffizient (WUE)	55
3.4.6	Photosyntheserate bezogen auf Gesamtchlorophyll	57
3.5	Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetiken	58
3.5.1	Rfd-Werte im 690 und 735 nm-Maximum der Chlorophyllfluoreszenz	58
3.5.2	Verhältnis der maximalen Quantenausbeute von Photosystem II F_v/F_0 im 690 und 735 nm-Maximum der Chlorophyllfluoreszenz	61
3.5.3	Streß-Adaptionsindex A_p	61
4	Diskussion.....	64
4.1	Wachstum der Buchenökotypen.....	64
4.2	Auswirkung von Trockenstreß	64
4.3	Trockenstreßempfindlichkeit der Ökotypen.....	66
4.4	Schlußfolgerung	68
5	Literatur	69
	Danksagung.....	75

Zusammenfassung

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

Am Standort Conventwald (Südschwarzwald bei Freiburg, 700 m über NN) wurden 1997 und 1998 6- bzw. 7-jährige Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) zwischen Mitte Juli und Mitte Oktober 1997 bzw. Ende September 1998 einem Trockenstreß durch Regenwasserausschluß mit einer lichtdurchlässigen Folie ausgesetzt. Die baden-württembergischen Buchenökotypen Forbach, Ravensburg, Überlingen und Zwiefalten wurden untereinander sowie mit umgepflanzten Jungpflanzen und der auf Stock stehenden Naturverjüngung des Conventwaldes verglichen. Trockenstreß verursachte bei den Buchenökotypen Forbach, Ravensburg und Überlingen zwar eine Verminderung der durchschnittlichen Blattfläche aber eine Erhöhung der Blattanzahl und somit der Gesamtblattfläche. Durch Wassermangel wurden die Aktivität der Photosynthese und Dunkelatmung sowie die Transpiration der einzelnen Buchenökotypen in unterschiedlichem Ausmaß herabgesetzt. Der Ökotyp Forbach zeichnete sich unter Wassermangel durch einen verbesserten Wassernutzungskoeffizienten WUE (Nettophotosynthese / Transpiration) aus. Dies läßt langfristig auf ein besseres Wachstum schließen, so daß angesichts des für die Zukunft zu erwartenden globalen Temperaturanstiegs mit sommerlichem Wassermangel der Ökotyp Forbach am ehesten für den waldwirtschaftlichen Anbau an Schwarzwaldstandorten oberhalb 700 m über NN (wie der Conventwald bei Freiburg) empfohlen werden kann.

Summary:

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

At the test site Conventwald (Southern Black Forest, near Freiburg, 700 m above sea level) between mid-July and mid-October 1997 and the end of September 1998 6 to 7-year old European beech trees (*Fagus sylvatica* L.) were exposed to drought stress by excluding rain water using a transparent foil. The beech ecotypes of Baden-Württemberg originating from Forbach, Ravensburg, Überlingen and Zwiefalten were compared with each other as well as with transplanted young plants as well as with plants growing on re-cut young stems as natural rejuvenating of the Conventwald. In the beech ecotypes Forbach, Ravensburg and Überlingen drought stress caused a reduction of the mean leaf area but an increase in the number of leaves, and thus of the total leaf area. Water deficiency reduced the activity of photosynthesis and dark respiration as well as transpiration to differential amounts in the single ecotypes. Under water deficiency, the ecotype Forbach was characterised by improved water use efficiency WUE (net photosynthesis/transpiration). A better long-term growth can be deduced by this fact. Thus, in view of the future expected rise in global temperature with water deficiency in summer, the beech ecotype Forbach can best be recommended for forestry cultivation in Black Forest sites 700 m above sea level, such as the Conventwald near Freiburg.

1 Einleitung

1.1 Typische Merkmale der Buche

Die Buche (*Fagus sylvatica* L.) nimmt mit 23 % den größten Anteil an Laubbäumen der Waldfläche von Westdeutschland ein. Sie ist damit nicht nur die wichtigste heimische Laubholzart sondern auch eines der wichtigsten Industriebölzer.

Unter der allgemeinen Bezeichnung Buche wird bei uns die Rotbuche (*Fagus sylvatica* L., Familie *Fagaceae*) verstanden. Sie unterscheidet sich von der Hain- oder Weißbuche (*Carpinus betulus* L.), die einer anderen botanischen Familie (*Corylaceae*) angehört, durch das Aussehen und die technischen Eigenschaften des Holzes.

Als mittelgroßer bis großer Baum erreicht die Buche Höhen bis 30 m, gelegentlich auch bis über 40 m bei Stammdurchmessern von 1 bis 1,50 m. Die astfreie Stammlänge beträgt bis zu 15 m. Die Rinde ist glatt und im Alter perlmutt-glänzend silbergrau und oft reich an Astnarben (GROSSER 1982). Die maximale Lebensdauer der Buche beträgt zwischen 120 und 200 Jahren.

Das Verbreitungsgebiet der Rotbuche befindet sich im Bereich Mitteleuropas und gehört der nördlich gemäßigten Zone an. Das Klima Mitteleuropas ist geprägt durch den Wechsel von einem mäßig warmen, frostfreien Sommer zu einem mehr oder minder kalten Winter. Dies bedeutet für die meisten Gewächse eine monatelange Ruhephase. Ein Ausgleich der gegensätzlichen Jahreszeiten erfolgt durch die Lage zwischen dem ozeanischen Westen und dem zunehmenden kontinentalen Osten Europas, so daß die Lufttemperaturen im Sommer selten 30 °C überschreiten und im Winter nur ausnahmsweise die Temperaturen unter -20 °C sinken. Diese Lage bewirkt auch eine Ausdehnung der Übergangszeiten Frühling und Herbst, so daß die Wachstumsperiode für viele Pflanzen verlängert wird. Der Baumwuchs wird im allgemeinen durch dieses Klima gefördert. Das mitteleuropäische Klima begünstigt sommergrüne Laubhölzer mit mesomorphen Blättern und mäßig geschützten Winterknospen wie z. B. die Rotbuche (ELLENBERG 1996).

Die Rotbuche liebt gut mit Feuchtigkeit versorgte Böden. Tiefgründige, nachhaltig frische, gut durchlüftete, möglichst basen- und nährstoffreiche Böden ohne Stauwasser bilden die Voraussetzung für ein gutes Wachstum. Dagegen meidet sie Böden mit hohem Grundwasserstand, Nährstoffarmut und Trockenheit. Mit ihrem typischen Herzwurzelsystem erreicht sie tiefere Schichten (OTTO 1994). Die Buche ist obligat mykotroph, d.h. sie geht immer eine Pilz-Wurzel-Symbiose (Typ Ektomykorrhiza) ein, die zur Steigerung der Leistungsfähigkeit beiträgt (HERRMANN et al. 1992). Während Dürreperioden verringert sich das Wurzelwachstum der meisten Baumarten. Dauert die Trockenheit nicht zu lange, steigt die Wachstumsrate mit zunehmendem Bodenwassergehalt nochmals an. Auf diese Weise werden die beobachteten Wachstumszyklen (oft mit zwei Maxima, im Frühjahr und Herbst, einem Minimum im Sommer), die mit dem Wachstumsrhythmus oberirdischer Organe eng verknüpft sind, zusätzlich durch die exogenen Faktoren verknüpft (POLOMSKI und KUHN 1998).

Die Rotbuche kann unter optimalen Klimabedingungen andere Baumarten verdrängen, da sie starken Schatten erzeugt und ein sehr flexibles Höhenwachstum aufweist. Als Jungwuchs kann

die Buche gut Schatten ertragen. Sie ist empfindlich gegen Dürrezeiten im Sommer, sowie sehr empfindlich gegenüber Spätfrost im Frühjahr und gegen Winterfrost.

Unter direkter Sonneneinstrahlung leidet die glattborkige Buche auch bei guter Wasserversorgung stärker als andere rauborkige Arten.

Bis etwa 1850 spielte die Buche als Nutzholz so gut wie keine Rolle. Sie wurde lediglich als Brennholz verwendet. Die wirtschaftliche Bedeutung der Buche ist in den letzten Jahrzehnten enorm gewachsen. In Deutschland beträgt der jährliche Buchenholzeinschlag zur Zeit annähernd ein Viertel des gesamten Holzeinschlages.

Das Holz der Rotbuche ist schwer, hart, sehr zäh, wenig elastisch und sehr tragfähig. Es läßt sich gut spalten und, vor allem nach dem Dämpfen, besonders gut biegen. Buchenholz findet vielseitige Verwendung als Bautischlerholz (z. B. für Treppen, Verkleidungen, Parkett und als Möbelholz) und als Sperrholz (z. B. für Gebrauchsmöbel, wie Schul- und Büromöbel). Ferner werden 300.000 bis 400.000 Festmeter Buchenholz jährlich zu Eisenbahnschwellen verarbeitet. Das Buchenholz wird neben der Herstellung verschiedener Gebrauchsgegenstände (z. B. Werkbänke, Werkzeug- und Gerätegriffe, Stiele, Spielzeug, etc.) sowie für die Produktion von Zellstoff verwendet (GROSSER 1982).

Auf Grund der großen waldwirtschaftlichen Bedeutung der Buche trat die Problematik der Waldschäden schon bald in den Vordergrund. Nach den Schäden an Nadelbäumen traten, und in den letzten Jahren vermehrt, auch Schäden an Laubbäumen, speziell bei der weit verbreiteten Rotbuche, auf. Laut der Waldschadenserhebung 1998 in Deutschland gehören die Buchen zu den recht stark betroffenen Arten in Baden-Württemberg (**Abb. 1.1**). Baden-Württemberg ist ein sehr walddreiches Land. Es steht mit 1,35 Millionen ha Holzbaumfläche nach Bayern an zweiter Stelle unter den deutschen Bundesländern. Für Baden-Württemberg ist die Buche mit 18,5% Baumartenanteil der zweit wichtigste Baum (nach der Fichte: 44,7% Baumartenanteil).

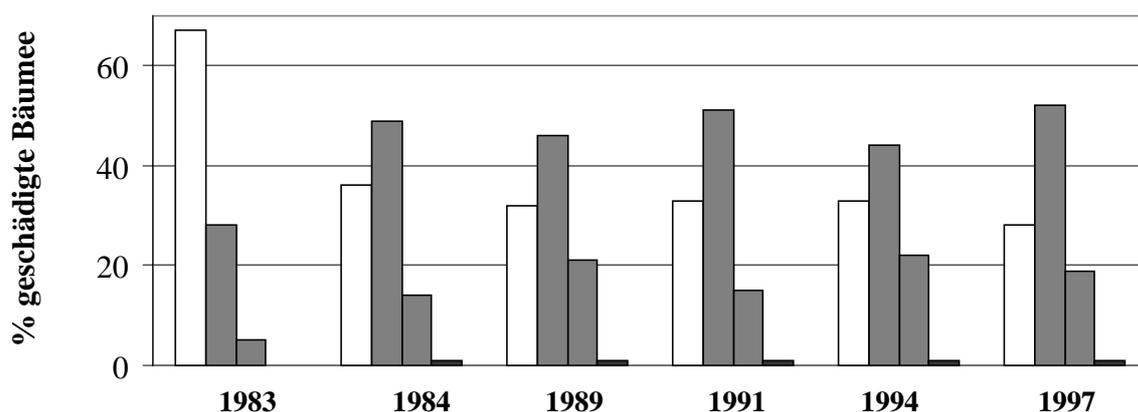


Abb. 1.1: Prozentsatz der geschädigten Buchen in Baden-Württemberg unterteilt nach den Schadstufen für die Jahre 1983, 1984, 1989, 1991, 1994 und 1997. Schadstufe 0: weiße Balken, Schadstufe 1: gestreifte Balken, Schadstufe 2: karierte Balken und Schadstufe 3+4: schwarze Balken (Waldschadenserhebung 1998 in Deutschland: Allgemeine Forstzeitschrift, Band 53, Heft 25, S. 1510ff. (1998)).

Als Hauptursache für die Walderkrankung gelten die durch die Luft herangezogenen Schadstoffe, wie die Oxide des Schwefels und des Stickstoffs, schwermetallhaltiger Staub, Chlorwasserstoff, Fluorwasserstoff, Kohlenwasserstoffreste und Ozon. Dieser anthropogen verursachte Streß reduziert in Zusammenhang mit natürlichem, klimatischen Streß die Vitalität der Bäume (LICHTENTHALER 1984 und 1996, LICHTENTHALER und BUSCHMANN 1984). Die Industrialisierung der Bundesrepublik und ihrer Nachbarländer war in den letzten Jahrzehnten durch einen rasch steigenden Energiebedarf gekennzeichnet. Damit stieg auch der Schadstoffausstoß der Kraftwerke, Industrieanlagen, Kraftfahrzeuge und der Privathaushalte sehr schnell an. Das bei der Verbrennung von Kohle und Erdöl entstehende SO_2 kann unter Einwirkung von Sonneneinstrahlung und in Gegenwart von Sauerstoff zu Schwefeltrioxid (SO_3) oxidiert werden. Die wäßrige Lösung des SO_3 ergibt Schwefelsäure, ein Bestandteil des "sauren Regens". Mit Wind und Regen gelangen die Schwefelverbindungen in die Blätter der Bäume und auf den Waldboden (DYLLA und KRÄTZNER 1998). "Rauchschäden" durch SO_2 -Immision beginnen mit sichtbarer Verminderung des Nadel- oder Blattwerks in den Baumkronen. Je stärker die photosynthetisch wirksame Blattfläche reduziert wird, desto mehr sinken die Vitalität und die Wuchsleistungen der Bäume (ELLENBERG 1996).

Neben den Luftschadstoffen werden heute vermehrt auch klimatische Faktoren für Pflanzenschäden verantwortlich gemacht, wobei der anthropogen bedingte Streß durch den klimatischen Streß verstärkt wird und *vice versa* (vgl. LICHTENTHALER 1996 und 1998). Die klimatischen Veränderungen im Zusammenhang mit der Anreicherung der "Treibhausgase" Kohlendioxid, Ozon, Methan und Lachgas in der Atmosphäre (ROECKNER 1992) dürften für das Pflanzenleben auf der Erde gravierender sein als die zu erwartenden direkten Effekte des CO_2 auf den Stoffwechsel und das Wachstum. Berechnungen aufgrund von General Circulation Models (GCMs), lassen eine globale Erwärmung der Erde um rund $2,5^\circ \text{C}$ bei einer Verdoppelung der CO_2 -Konzentration in der Atmosphäre bis zum Jahr 2050 erwarten. Die Folgen der Klimaveränderungen sind eine zunehmende Erwärmung, Trockenperioden und Überschwemmungen, sowie eine Zunahme der Häufigkeit und Intensität von Sturmereignissen (MOROVIC und PILHAR 1988, LARCHER 1994). Es wurden verschiedene Klimamodelle entwickelt, die mögliche Vorhersagen künftiger globaler klimatischer Änderungen unter Berücksichtigung verschiedener Parameter zulassen. Ein Ergebnis, das mit Hilfe einer komplexen Analyse von Klimamodellrechnungen am Deutschen Klimarechenzentrum in Hamburg ermittelt wurde, sagt aus, daß die in den letzten 20 Jahren aufgetretene globale Erwärmung von $0,7^\circ \text{C}$ mit einer Wahrscheinlichkeit von 95 % nicht auf natürliche Klimaschwankungen zurückgeführt werden kann (CUBASCH et al. 1995).

In den vergangenen Jahrzehnten wurde eine langfristige Tendenz zur Temperatur- und Niederschlagserhöhung festgestellt. So erfolgte zwischen 1891 und 1990 fast überall in Deutschland ein statistisch signifikanter bis hochsignifikanter Temperaturanstieg von rund $0,8^\circ \text{C}$. Im gleichen Zeitraum nahm die Gesamtjahresniederschlagsmenge in Nordwest- und Süddeutschland zwischen 50 und 150 mm zu, was etwa 10 bis 20 % entspricht. Diese Zunahme resultierte fast ausschließlich aus einer Zunahme der Winterniederschläge, während die des Sommers praktisch unverändert blieben (RAPP und SCHÖNWIESE 1996). Zudem konnten RAPP und SCHÖNWIESE (1994) aus Klimadaten ableiten, daß sich in den letzten 4 Jahrzehnten der Früh-

lingsbeginn in Deutschland um 5 Tage verfrühte, der Herbstbeginn um 9 Tage verspätete, was einer Verlängerung der jährlichen Wachstumsperiode um 14 Tage entspricht. Hierdurch kommt es zu einem - auch durch Fernerkundungsmethoden belegten - Zuwachs der Gesamtbiomasse. Die Biomassenvermehrung bedingt aber gleichzeitig eine verstärkte Transpiration, die zusammen mit der aufgrund der Erwärmung generell erhöhten Evapotranspiration zu einer Abnahme der verfügbaren Wassermenge bei gleichbleibenden Sommerniederschlägen führt. Hier kann es in Grenzbereichen, die schon heute zu Sommertrockenheit neigen, Probleme geben (FABIAN und MENZEL 1998). Die Kombination dieser Merkmale führt zu einer zunehmenden Ozeanität des Klimas. Ebenfalls kam es in den vergangenen Jahrzehnten zu einer Erhöhung der Sommertemperaturen v.a. im August in Baden-Württemberg. Änderungen der Niederschlags- und Temperaturverhältnisse sind mit Änderungen des Bodenwasserhaushaltes verknüpft, der einen wichtigen Standortfaktor für das Baumwachstum darstellt (UNTHEIM 1996).

Die Anpassungsfähigkeit von Waldökosystemen kann der zu erwartenden Klimaverschiebung nicht folgen, da sie mit einer Geschwindigkeit vorangeht, die die Möglichkeit einer natürlichen Anpassung bei weitem überschreiten wird (THOMASIU 1991). Klimaveränderungen werden deshalb bereits im kommenden Jahrhundert einen wesentlichen Einfluß auf das Wachstum und die Entwicklung von Wäldern mittlerer Breiten ausüben und müssen somit in die langfristigen Entscheidungen der Forstwirtschaft einbezogen werden.

Durch die Veränderung der klimatischen Bedingungen werden die Pflanzen vermehrt Streßsituationen ausgesetzt. Als Streß wird ein Belastungszustand bezeichnet, der eine außergewöhnliche Abweichung vom Lebensoptimum darstellt (LICHTENTHALER 1996). Dieser bewirkt zunächst reversible Veränderungen und Reaktionen auf allen Funktionsebenen des Organismus, kann aber auch bleibende Schäden verursachen (LARCHER 1994, LICHTENTHALER 1996 und 1998). Eine typische Situation ist der Trockenstreß, zu dem es während der Sommermonate kommen kann. Er entsteht, wenn die Pflanzen zu wenig Wasser in geeignetem thermodynamischen Zustand zu Verfügung haben. Bodentrockenheit, hohe Verdunstung, aber auch flachgründige Standorte, die eine angemessene Ausdehnung des Wurzelsystems behindern, begrenzen die Wasseraufnahme und führen zu fortschreitender Anspannung der Wasserbilanz. Häufig ist die Bodentrockenheit mit Lufttrockenheit und starker Einstrahlung, also mit hoher Verdunstungsbelastung gekoppelt. Eine Trockenbelastung in Sproßpflanzen tritt im Vergleich zu anderen Streßereignissen nicht abrupt auf, sondern bahnt sich langsam an und verstärkt sich mit der Ausdauer der Trockenheit. Wassermangel führt zur Volumenverminderung der Zelle, Erhöhung der Zellsaftkonzentration und Entquellung des Protoplasmas. Die erste Reaktion auf Wassermangel ist ein Rückgang des Turgors und damit im Zusammenhang eine Verlangsamung von Wachstumsvorgängen. Weitere Folgen länger anhaltender Trockenheit sind die Beeinträchtigung der Proteinsynthese, der Nitratreduktaseaktivität und eine Zunahme des Phytohormons Abscisinsäure, die das Schließen der Stomata bewirken. Daraus folgend kommt es zu einer Hemmung der Photosynthese und der Atmung der Pflanze. Erste sichtbare Zeichen des Streßzustandes sind ein reversibles Welken der Blätter bis hin zu der Beschleunigung von Alterungsprozessen und der sukzessiven Vergilbung älterer Blätter. Starke Austrocknung führt letztendlich zum Absterben der Pflanze (FARQUHAR et al. 1989, LARCHER 1994).

1.2 Stand der Forschung

Das Wachstum von Pflanzen, ausgedrückt als Zunahme von Trockenmasse, Höhe, Blattfläche usw., ist ein einfaches Maß für die langfristige Vitalität der Pflanzen. Da Biomasse ausschließlich über die Photosynthese aus Luft-CO₂ gebildet wird (LICHTENTHALER und PFISTER 1978, LICHTENTHALER und BUSCHMANN 1984, BUSCHMANN und GRUMBACH 1985), ist die Messung der Photosyntheseaktivität eine wichtige Methode, um den aktuellen Gesundheitszustand der Pflanzen zu erfassen, der langfristig Voraussetzung für das Wachstum ist.

Die Photosyntheseaktivität kann aus der Messung der CO₂-Aufnahme der Blätter mit einem Porometer bestimmt werden (siehe z. B. SCHULZE et al. 1982, VON WILLERT et al. 1995). Die an einem Blatt gemessene Aufnahme von CO₂ hängt dabei nicht nur von der Intensität der photosynthetischen CO₂-Fixierung ab, die um den meist geringeren Betrag der CO₂-Bildung bei der Atmung vermindert wird, sondern auch vom Einstrom des CO₂ in das Blatt, der vom Öffnungsgrad der Stomata bestimmt wird. Die Öffnung der Stomata wird als stomatäre Leitfähigkeit ausgedrückt, die über die Transpiration (Wasserabgabe) der Blätter ebenfalls mit dem Porometer bestimmt wird (VON CAEMMERER und FARQUHAR 1981).

Die recht einfache Messung der Induktionskinetik der Chlorophyllfluoreszenz mit einem Fluorometer läßt auf die Intensität des photosynthetischen Elektronentransports um Photosystem II schließen (siehe z. B. LICHTENTHALER und RINDERLE 1988, BOLHÁR-NORDENKAMPF und ÖQUIST 1993, LICHTENTHALER und MIEHÉ 1997). Dieser Teilprozeß der Photosynthese ist eng mit der Lichtabsorption durch Chlorophylle und Carotinoide verbunden und ist Voraussetzung für die Umwandlung von CO₂ zu Zuckern. Für die Messung mit dem Chlorophyllfluorometer werden Stanzstücke aus den Blättern herausgetrennt, die dann nach der Fluoreszenzmessung zur Blattfarbstoffbestimmung weiterverwendet werden können, was spätere Meßwiederholungen an demselben Blatt ausschließt.

Chlorophylle und Carotinoide sind die Blattfarbstoffe, mit denen die Energie für die Photosynthesereaktionen durch Lichtabsorption aufgenommen wird. Ihre Bestimmung erfordert allerdings die Extraktion der Blätter mit organischen Lösungsmitteln (siehe z. B. LICHTENTHALER 1987). Im Gegensatz zu der zerstörungsfreien Messung mit dem CO₂/H₂O-Porometer kann die Chlorophyll- und Carotinoidbestimmung und die Messung mit dem Chlorophyllfluorometer mit derselben Probe nicht wiederholt werden.

Werden die Photosynthesemessungen mit CO₂/H₂O-Porometer und Chlorophyllfluorometer mit den Bestimmungen der Blattfarbstoffgehalte verknüpft, so ergibt sich ein breites Spektrum von Aussagen über die Einzelprozesse der Photosynthese und anderer sie bestimmender Größen (Transpiration, Stomataöffnung). Parallele Messungen mit dem CO₂/H₂O-Porometer und dem Chlorophyllfluorometer sowie Bestimmungen der Blattfarbstoffe wurden in den letzten Jahren auch im Zuge der Waldschadensforschung und Streßdetektion bei Pflanzen durchgeführt (z. B. LICHTENTHALER et al. 1981 und 1983, NAGEL 1988, RINDERLE 1990, SCHINDLER und LICHTENTHALER 1996). Bei Freilandmessungen war schon immer neben der Fichte die Buche (SCHULZE 1970) als Laubbaum ein beliebtes Meßobjekt. Von Buchen sind die Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern häufig untersucht worden (SEYBOLD

1936, LICHTENTHALER 1971, WILD 1979, LICHTENTHALER et al. 1981, NAGEL 1988, RINDERLE 1990, STOBER 1993). Im Vergleich zu den im direkten Sonnenlicht gewachsenen Sonnenblättern sind die ohne direkte Sonneneinstrahlung gewachsenen Schattenblätter für geringere Lichtintensitäten angepaßt. Sie sind größer und besitzen relativ mehr Chlorophyll b, mehr Granathylakoide und mehr Light-Harvesting-Chlorophyll-Protein-Komplexe des photosynthetischen Photosystems II (LHCPs = LHC-II). Damit können die Schattenblätter das geringere Licht im Schatten besser ausnützen und bei niedrigen Lichtintensitäten bereits eine gute Nettphotosyntheseaktivität erzielen als Sonnenblätter, die in der Regel eine höhere Atmung besitzen, erst bei höheren Lichtintensitäten die Nettphotosynthese der Schattenblätter übertreffen. Sonnenblätter sind dagegen dicker als Schattenblätter und haben bei hoher Lichtquantenstromdichte eine wesentlich höhere Photosyntheseaktivität als Schattenblätter (LICHTENTHALER 1981, LICHTENTHALER et al. 1981).

Wassermangel oder Trockenstreß von Pflanzen wird in der Literatur auch als Wasserstreß bezeichnet (bei Wasserstreß liegt also kein Überschuß von Wasser vor, wie er z. B. bei Überflutung auftritt). Ein Wassermangel, wie er am Standort Conventwald durch das Foliendach verursacht wurde, beeinflußt die Photosynthese in ähnlicher Weise wie Salzstreß (Übersicht siehe: KOZLOWSKI 1976, LANGE et al. 1982, PALEG und ASPINELL 1982, KRAMER 1983, CORNIC und MASSACCI 1996, BERKOWITZ 1998). Wassermangel führt kurzfristig zunächst zum Schließen der Stomata (Übersicht: JONES 1998). Dieser Prozeß ist auch wieder schnell reversibel. Bei geschlossenen Stomata wird die Transpiration stark reduziert. Diese Schutzmaßnahme gegen das Austrocknen der Pflanze hat als negative Konsequenz eine verminderte Aufnahme von CO₂ in die Blätter und geringere Ionenzufuhr über die Wurzeln zur Folge. Die Aufnahme von CO₂ ist aber Voraussetzung für die Photosynthese. Außerdem ist die Zufuhr von Ionen für viele physiologischen Prozesse (Biosynthese vieler organischer Stoffe, Aufbau von Membranpotentialen, Stofftransport durch Membranen) unabdingbar. Das Gas CO₂, das in der geringen Konzentration von zur Zeit 350 ppm (= 0,035%) in der Luft enthalten ist, ist der primär die Photosynthese beschränkende Faktor. Bei geschlossenen Stomata und CO₂-Mangel ist die Photosyntheseaktivität stark vermindert. Pflanzen, die bei verringerter Stomataöffnung trotzdem noch gut CO₂ fixieren und Photosynthese betreiben können (wie z. B. C₄-Pflanzen), haben unter Wassermangel einen wesentlichen Vorteil. Die Effizienz der Photosynthese pro abgegebenes Transpirationswasser wird als Wassernutzungskoeffizient WUE (= water use efficiency = Verhältnis Nettphotosynthese zu Transpiration) ausgedrückt. Im allgemeinen nimmt der WUE mit verstärktem Wassermangel zu (BERKOWITZ 1998). Dies muß mit einer verbesserten Nutzung von CO₂ unter Wassermangel erklärt werden, die sich aus einem verbesserten Transport von CO₂ in die Chloroplasten und/oder einer Verbesserung der enzymatischen CO₂-Fixierung ergeben kann. Aus Chlorophyllfluoreszenzmessungen wurden mit zunehmendem Wassermangel zunächst ein Block des Elektronentransports und/oder der Calvin-Zyklus-Aktivität gefunden, später eine Hemmung des Elektronentransports vor dem Photosystem II und schließlich eine Veränderung der Energieübertragung in den Lichtsammel-Antennensystemen (WILTENS et al. 1978, GOVIDJEE et al. 1981, RENGER und SCHREIBER 1986). Bei ständigem Wassermangel kann es zu langfristigen Anpassungen (Streßvermeidung, Streßtoleranz und Streßwiderstand) an diesen Streßzustand kommen, die sowohl von der Morphologie als auch von der Physiologie her erfolgen können. Im Gegensatz zum kurz-

fristigen Schließen der Stomata sind diese Anpassungen gewöhnlich nicht reversibel. Neben der langfristigen genetischen Ausbildung von angepaßten Ökotypen (wie sie im Rahmen dieses Projektes gesucht werden sollen) können auch mittelfristige Anpassungen innerhalb einer Vegetationsperiode erfolgen. Ständiger Wassermangel kann durch verbesserte Wasserzufuhr (z. B. vergrößerte Wurzeloberfläche) und durch verminderte Wasserabgabe (z. B. weniger geöffnete Stomata) ausgeglichen werden.

1.3 Fragestellung

Im Sinne einer ursprünglichen, natürlichen Waldentwicklung im Schwarzwald ist daran gedacht, den Fichtenanbau einzuschränken und auch in mittleren Höhenlagen (600 bis 900 m über NN) wieder vermehrt Buchen anzubauen. Hierbei gilt es die richtigen Buchenökotypen auszuwählen. Aus diesem Grund sollten fünf Ökotypen der Rotbuche (*Fagus sylvatica*, L.) verschiedener baden-württembergischer Standorte, die sich durch klimatische Bedingungen unterscheiden, an einem Schwarzwaldstandort oberhalb von 700 m in ihrer Sensitivität gegenüber Trockenheit untersucht werden. Als einen Ökotyp bezeichnet man die Population eines eng begrenzten Standorts, die sich durch selektive, von den ökologischen Verhältnissen des Standorts bestimmte Vorgänge genetisch den Standortbedingungen angepaßt hat (SCHÜTT et al. 1992). Dazu wurden 1996 Jungpflanzen verschiedener Buchenökotypen im Conventwald bei Freiburg (ca. 700 m über NN) angepflanzt und etwa die Hälfte der Bäume im Laufe des Jahres 1997 und 1998 durch eine Licht- und UV-durchlässige Folie für drei Monate von Regen und Wasserzufuhr ausgeschlossen. Das Wachstum unter Regenwasserausschluß wurde früher bei Freilandexperimenten im Solling erfolgreich eingesetzt (BREDEMEIER et al. 1999). Bei unseren Messungen am Standort Conventwald wurden die Ökotypen untereinander und mit den am Standort auf Stock stehenden Jungpflanzen (Naturverjüngung) verglichen.

Neben Untersuchungen des Stickstoffkreislaufs (AG Rennenberg, Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie, Universität Freiburg), der Mykorrhiza (AG Hampp und AG Kottke, Botanisches Institut, Universität Tübingen) und der Bodenstruktur (AG Hildebrand, Institut für Bodenkunde und Waldernährung, Universität Freiburg) wurden von uns, der Arbeitsgruppe Lichtenthaler (Botanik II, Universität Karlsruhe), neben biometrischen Wachstumsparametern die Photosynthese, Transpiration, Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetiken und Blattfarbstoffgehalte (Chlorophylle und Carotinoide) untersucht. Die Auswahl der untersuchten Parameter erfolgte anhand ihrer Aussagekraft über die Vitalität der Pflanzen. Die Photosynthese charakterisiert die Vitalität und das potentielle Wachstumsvermögen der Bäume. Der CO₂-Gaswechsel stellt ein Maß für die Gesamtheit aller Photosyntheseprozesse inklusive der Einflüsse der Spaltöffnungen dar. Der H₂O-Gaswechsel spiegelt die Transpiration als einen Teil des Wasserhaushaltes der Pflanzen wieder und ist wichtig für die Aufnahme von Ionen aus dem Boden. Die Chlorophyllfluoreszenz-Parameter geben wesentliche Hinweise auf die photochemische Lichtquantennutzung und die Größe des photosynthetischen Elektronentransports (Lichtreaktion) an. Die Menge der Blattfarbstoffe und die Relationen Chlorophyll a zu b (a/b) und Chlorophyll zu Carotinoiden (a+b)/(x+c) sind eine wesentliche Basis zur Beurteilung von Aufnahme der Lichtenergie durch Absorption und Energieübertragung in den Antennensystemen der Chloroplasten hin zu den Reaktionszentren.

Erste Ergebnisse der Messungen am Standort Conventwald wurden in den Jahresberichten der beteiligten Arbeitsgruppen bereits veröffentlicht (Arbeitsgruppe Lichtenthaler: PANTEL et al. 1998, BUSCHMANN et al. 1999; Arbeitsgruppe Rennenberg: VOLKMER et al. 1997 und 1998, VOLKMER und RENNENBERG 1999, Arbeitsgruppe Hampp: HAMPP et al. 1998, SHI et al. 1999, Arbeitsgruppe Kottke: KOTTKE et al. 1999, Arbeitsgruppe Hildebrandt: KOHLER et al. 1998 und 1999). Als abschließendes Ergebnis der Messungen am Standort Conventwald sollten Empfehlungen für den Anbau eines besonders trockenheitsunempfindlichen einheimischen Buchenökotypes gegeben werden.

2 Material und Methoden

2.1 Standort Conventwald

2.1.1 Ortsbeschreibung

Als Standort für das gemeinsame PEF-Buchenprojekt wurde der Conventwald bei Freiburg ausgewählt. Der Wald befindet sich am westlichen Abfall des Südschwarzwaldes in einer mittleren Höhe von 700-860 m ü. NN und ist dem staatlichen Forstamt St. Märgen zugeordnet. Der Conventwald ist ein montaner Buchen-Tannen-(Fichten-) Mischwald (**Abb. 2.1**). Der Boden besteht aus tiefgründiger, mesotropher Braunerde, die sehr steinig und mit dunklen Paragneisen durchsetzt ist. Die mittlere, langjährige Niederschlagsmenge beträgt am Standort 1.400 mm/Jahr. In den eher trockenen Untersuchungsjahren 1997 und 1998 wurde jedoch diese Menge auf der Versuchsfläche nicht erreicht (Quelle: Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, unveröffentlichte Daten). Der Conventwald wird schon seit Jahren von der Forstlichen Versuchsanstalt Freiburg (FVA) untersucht (z. B. VON WILPERT et al. 1996), so daß für das Projekt wichtige Basisparameter (z. B. Bodenwasserhaushalt und Nährstoffdynamik im Boden) bereits erfaßt wurden.



Abb. 2.1: Ausblick von der Versuchsfläche nach Südosten (links) sowie Blick vom Boden auf die Altbuchen des PEF-Standorts Conventwald (rechts).

Die eigentliche Versuchsfläche, die von der Arbeitsgruppe Rennenberg (Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie, Universität Freiburg) betreut wurde, ist ca. 26 x 28 m groß. Der lockere Tannen-Buchenbestand mit 40 bis 60 Jahre alten, großen Bäumen gibt den jungen-Versuchspflanzen temporär mit dem Sonnenstand wechselnden Schatten (**Abb. 2.1, rechts**).

Am Boden wurden bei klarem Wetter und hohem Sonnenstand eine PAR-Strahlung von bis zu $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen. Durch den hohen Baumbestand erhielten die untersuchten Jungbäume der Buche diese direkte Sonnenstrahlung in Abhängigkeit vom jeweiligen Sonnenstand jedoch nur kurzfristig (weniger als 1 Stunde pro Sonnentag). Die Lage der Versuchsfläche wurde von uns mit 41,5 % Steigung (Neigungsmesser PN-5/360-PC, SUUNTO Co., Helsinki (Finnland)) und Exposition in SSE Richtung bestimmt (vgl. **Abb. 2.2**).



Abb. 2.2: Temporäre Beschattung der 41,5 % steilen Versuchsfläche.

Auf dem naturnah belassenen Areal wurden 1996 jeweils 100 vierjährige Pflanzen der verschiedenen Buchenökotypen in wechselnden Fünfergruppen angepflanzt (VOLKMER und RENNENBERG 1997). Als Ökotypen (genaue Beschreibung siehe unten Kapitel 2.2) wurden ausgewählt Jungpflanzen vom Conventwald (C) sowie von den Standorten Forbach (F), Überlingen (UE), Ravensburg (R) und Zwiefalten (Z). Ebenfalls angepflanzte Jungpflanzen vom Standort Freising (bei München) wurden in die Untersuchungen nicht eingeschlossen, da sie nicht gleich alt wie die anderen Ökotypen waren. Als Referenz wurden von uns auf Stock stehende Buchen der Naturverjüngung (Conventwald-Naturverjüngung CN) mit untersucht. Die Versuchsbäume wurden spaltenweise von unten nach oben durchnummeriert (**Abb. 2.3**).

2.1.2 Induktion von Trockenstreß unter Freilandbedingungen

In den beiden Versuchsjahren 1997 und 1998 wurde jeweils eine dreimonatige Trockenperiode über einen Zeitraum von Mitte Juli bis Mitte Oktober bzw. Ende September künstlich induziert. Hierfür wurden drei Teilflächen mit einem lichtdurchlässigen Foliendach (PVC, ca. 90-95 % UV durchlässig, "Polydress" Gewächshausfolie UV-Plus, BP Chemicals Plas

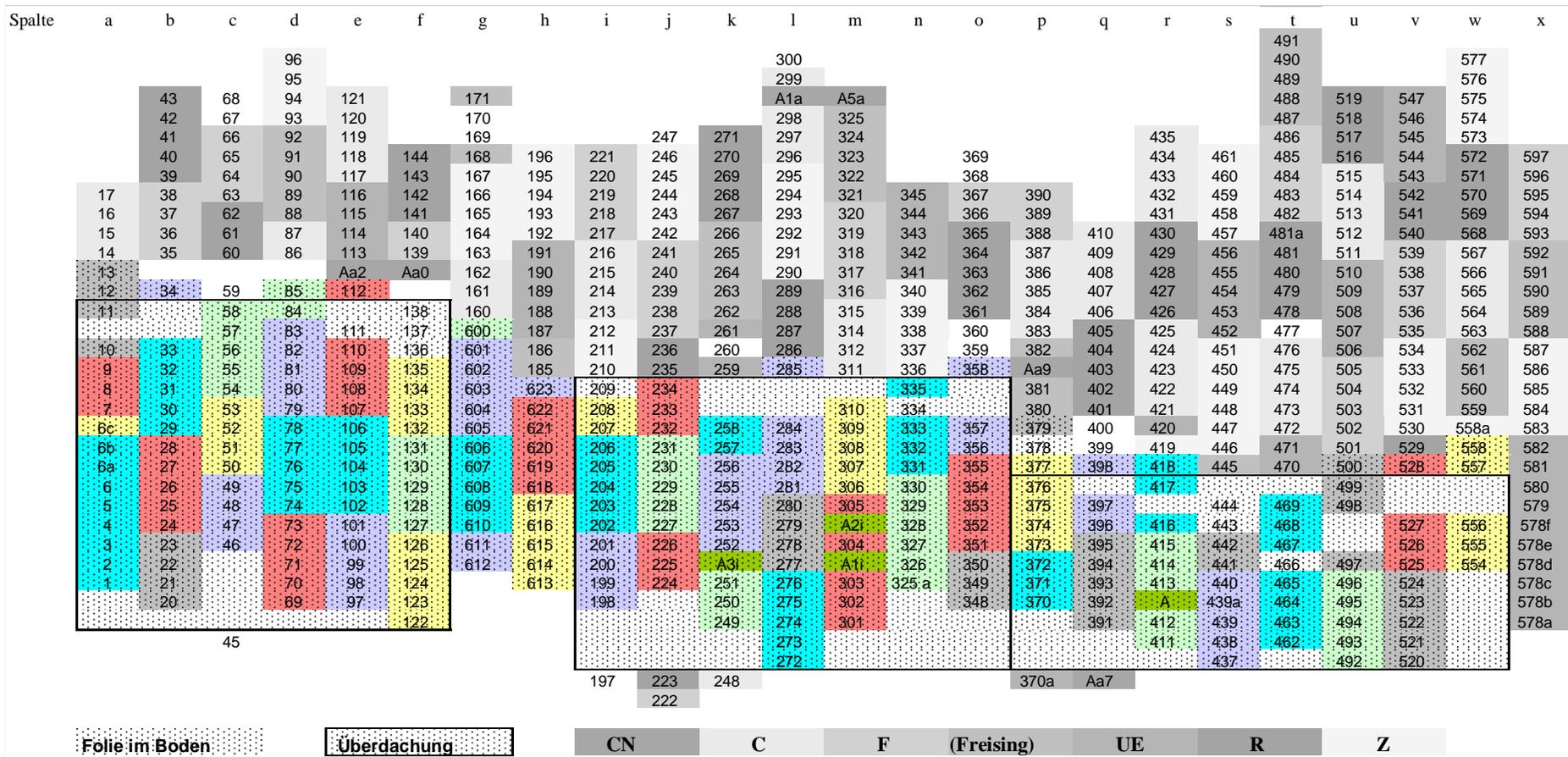


Abb. 2.3: Plan der Versuchsfläche mit den in wechselnden Fünfergruppen angepflanzten Rotbuchen aus Forbach (F), Freising, Ravensburg (R), Überlingen (UE), Zwiefalten (Z) und dem Conventwald (C) sowie der Conventwald-Naturverjüngung (CN, numeriert mit A, z. B. Aa2, Aa0) auf der Versuchsfläche im Conventwald bei Freiburg/Südschwarzwald. Die Bäume wurden markiert und durchnummeriert. In den drei schwarz umrandeten Bereichen wuchsen die Pflanzen unter einer Folie unter Ausschluß von Regenwasser.

Tec, Pfullingen) in ca. 1,60 m Höhe überspannt, so daß etwa die Hälfte der Versuchsfläche überdacht war (**Abb. 2.4** und **Abb. 2.5**). Der überdachte Trockenbereich war jeweils im untersten Bereich des Hanges. Er war in drei nebeneinander liegende Teile aufgeteilt: (von links nach rechts) 6 m breit und 13,6 m lang, 9 m breit und 11,6 m lang sowie 8,4 m breit und 7,4 m lang (Breite = parallel zum Hang, Länge = vom untersten Teil der Versuchsfläche). Zwischen dem linken und dem mittleren Bereich war ein offener Streifen von 2,8 m, der mittlere und der rechte Bereich gingen ineinander über.



Abb. 2.4: Die zur Erzeugung von Trockenstreiß erstellte Überdachung mit UV-durchlässiger Folie.



Abb. 2.5: Rotbuche der Kontrollfläche (Vordergrund). Im Hintergrund die Trockenfläche.

Die eingesetzte Folie ist für Strahlung ab 250 nm bis in den infraroten Bereich durchlässig, wie in **Abb. 2.7** dargestellt. Obwohl die Folie im sichtbaren Bereich weitgehend durchlässig ist, trug sie doch auch zur Verminderung der Lichtintensität bei. Die Folie reflektierte und streute das Licht, so daß die Pflanzen unter der Folie nicht nur Trockenheit sondern auch verminderter Lichtintensität ausgesetzt waren (**Tab. 2.1**). Bei Bewölkung (höherer Blauanteil, der stärker gestreut wird) hielt die Folie relativ mehr der einfallenden Quanten vom Boden ab als bei unbewölktem Himmel.

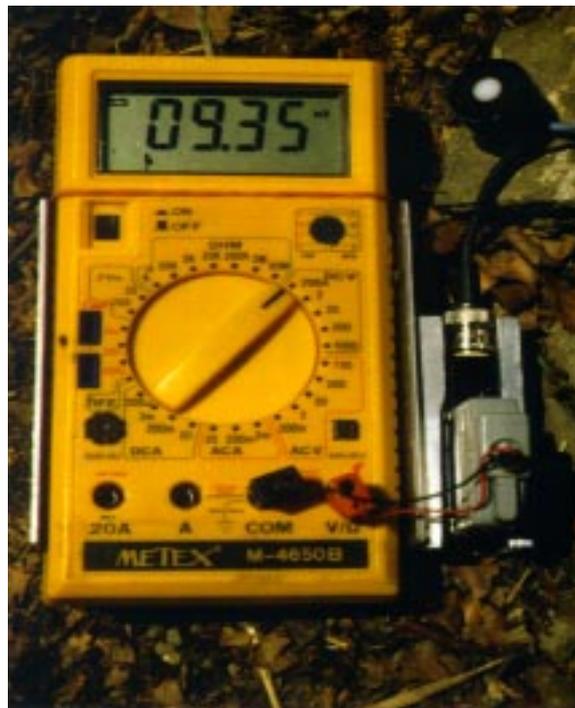


Abb. 2.6: Quantensensor Li-Cor LI 190SB zur Messung der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR: 400 - 700 nm) am Standort. Die mit dem Meßkopf ermittelten Daten werden über ein handelsübliches Multimeter in mV angezeigt. 1 mV entspricht $192 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (hier: Messung vom 5.8.1998 in der Sonne $9,35 \text{ mV} = 1795 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

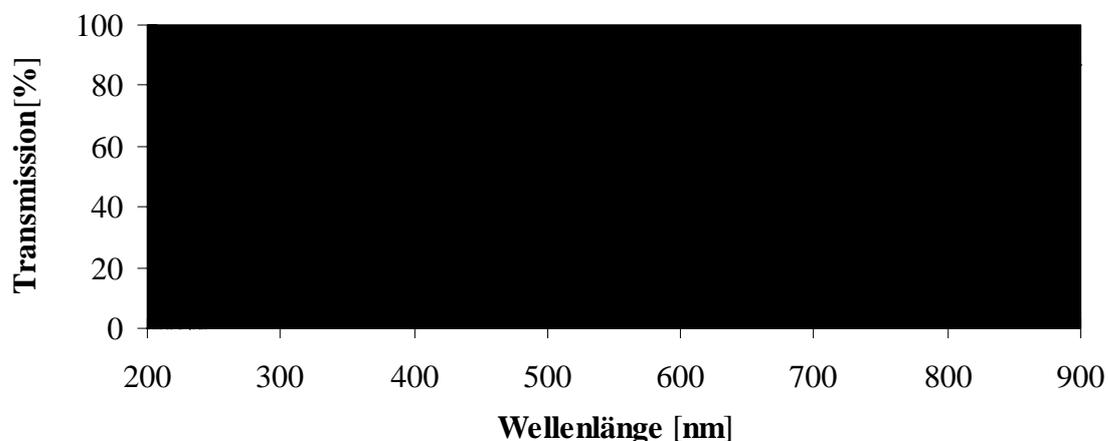


Abb. 2.7: Transmission [%] der Überdachungsfolie bei verschiedenen Wellenlängen von UV bis nahes Infrarot.

Tab. 2.1: Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR-Strahlung in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) über und unter der UV-durchlässigen Folie am PEF-Standort Conventwald (Meßgerät: Quantensensor Li-Cor LI-190SB, vgl. Abb. 2.6)

Bedingung	über der Folie (100%)	direkt unter der Folie	am Boden (1,6 m unter der Folie)
Sonne, 5.8.1998	1800 (100%)	1530 (85%)	1470 (82%)
bewölkt, 29.7.1998	65 (100%)	52 (80%)	35 (54%)

Um wurzelnah abfließendes Bodenoberflächenwasser auszuschließen, wurden am oberen Rand der Trockenflächen sowie an den Seiten Folien ca. 20 cm tief in den Boden eingegraben. Um eine Beeinflussung des Wassergehaltes im Boden durch den Stammabfluß der am Standort vorhandenen Altbuchen zu verhindern, wurden Manschetten um die Stämme befestigt und das Stammabflußwasser in Behältern aufgefangen (**Abb. 2.8**) (VOLKMER und RENNENBERG 1997).



Abb. 2.8: Um Wassereintrag in die Trockenfläche zu verhindern, wurde das am Stamm der großen Bäume abfließende Wasser über eine Manschette in einen Eimer geleitet, der von Zeit zu Zeit abseits entleert wurde. Von links: C. Volkmer, O. Wenzel, C. Buschmann

2.2 Buchenökotypen

Für die Untersuchungen im Conventwald wurden 1996 vierjährige Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) von den baden-württembergischen Standorten Forbach (F), Ravensburg (R), Überlingen (UE), Zwiefalten (Z) und dem Conventwald (C) (**Abb. 2.9**) auf der Versuchsfläche im Conventwald in wechselnden Fünfergruppen angepflanzt (vgl. Abb. 2.3). Die fünf Buchenökotypen aus Forbach, Ravensburg, Überlingen, Zwiefalten stammten aus dem Genressourcenprogramm des Landes Baden-Württemberg und wurden in einer Emmendinger

Pflanzschule angezogen. Der Buchenökotyp Conventwald stammte aus umgepflanztem Jungbestand des Standortes. Diese Ökotypen wurden mit am Standort auf Stock stehenden Jungpflanzen (Conventwald Naturverjüngung, CN) verglichen. Für die Untersuchungen wurden jeweils einzelne Pflanzen markiert (**Abb. 2.3** und **2.10**) und wiederholt gemessen. Es wurden in bestimmten Zeitabständen immer wieder die selben Bäume für die Erhebung der verschiedenen Meßwerte verwendet (**Tab. 2.3**).

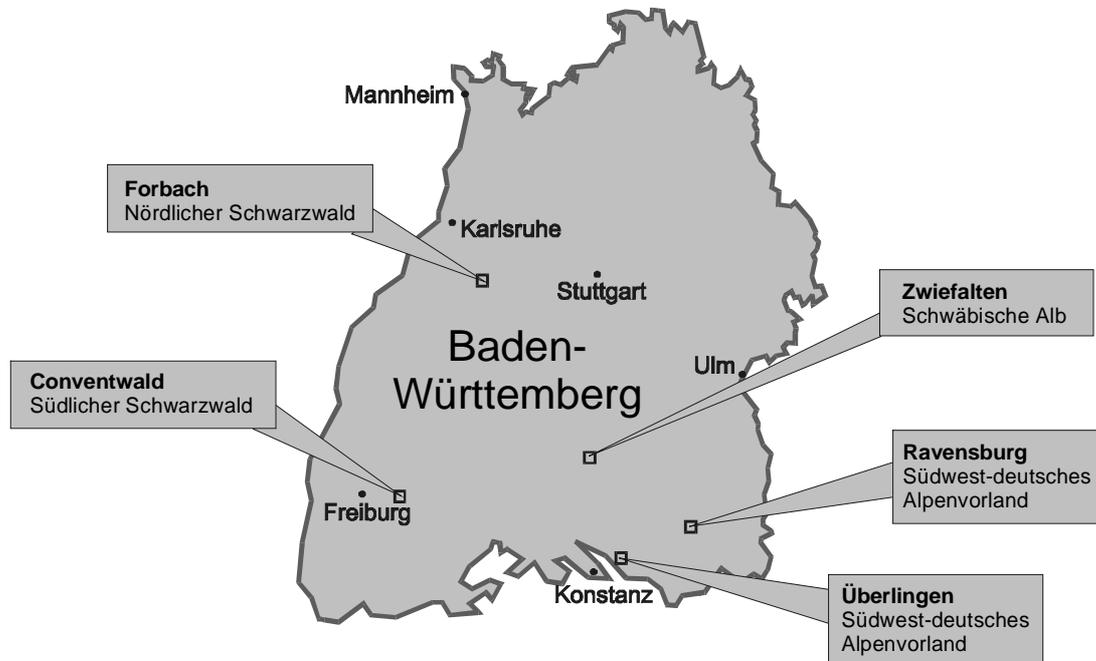


Abb. 2.9: Geographische Lage der ursprünglichen Standorte der am PEF-Standort Conventwald ausgepflanzten verschiedenen Buchenökotypen.

Die fünf genannten Buchenökotypen unterscheiden sich aufgrund ihres Standortes hinsichtlich der Höhenlage, der Jahresmitteltemperatur, der Jahresniederschlagsmenge sowie der Bodenbeschaffenheit (**Tab. 2.2**).

Tab. 2.2: Bisheriger Standort der verschiedenen Buchenökotypen mit Klimadaten

Ökotyp	Conventwald	Forbach	Ravensburg	Überlingen	Zwiefalten
Standort	Nord-schwarzwald	Süd-schwarzwald	SW-deutsches Alpenvorland	SW-deutsches Alpenvorland	Schwäbische Alb
Höhenlage über NN	700 - 860 m	650 - 710 m	401 - 495 m	580 - 610 m	610 - 680 m
Jahresmitteltemperatur	6,6 °C	7,0 °C	8,3 °C	8,6 °C	6,5 °C
Niederschlag	1400 mm/Jahr	1593 mm/Jahr	965 mm/Jahr	900 mm/Jahr	783 mm/Jahr
Bodentyp	Braunerde	Podsolige Braunerde	Braunerde; Parabraunerde	(nicht charakterisiert)	Terra fusca, Braunerde, teils Braune Rendzina



Abb. 2.10: Prof. Lichtenthaler (links) und S. Pantel (rechts) bei der Auswahl von Meßbäumen auf der Trockenfläche.

Tab. 2.3: Nummern der für unsere Messungen verwendeten Bäume (vgl. Lageplan Abb. 2.3)

Conventwald	Kontrolle	87, 213, 297, 425,
	Trockenstreß	54, 56, 231, 325a,
Forbach	Kontrolle	45, 218, 219, 318
	Trockenstreß	46, 79, 228, 252, 254,439,
Ravensburg	Kontrolle	63,270, 271, 362
	Trockenstreß	232, 233, 304, 305
Überlingen	Kontrolle	190, 343, 344, 370a, 407, 454
	Trockenstreß	258, 331, 370, 371,463
Zwiefalten	Kontrolle	164, 166, 167, 192, 245
	Trockenstreß	51, 132, 134, 310, 468
Conventwald-Naturverjüngung	Kontrolle	A0a, A1a, A2a, A5a, A7a, A9a
	Trockenstreß	A, A1i, A2i, A3i

2.3 Biometrie

Als biometrische Daten wurden die Baumhöhe, sowie die Trieblänge, die durchschnittliche Fläche eines Blattes, sowie die Gesamtblattfläche und die Stomatadichte bestimmt. Den erhobenen Werten von Baumhöhe, Trieblänge und Prozent Pflanzen mit visuellen Schäden liegen

jeweils der Gesamtbestand der Versuchsfläche zugrunde. Die Bestimmung der Blattflächen und der Stomatadichte erfolgte dagegen nur an Stichproben.

2.3.1 Baumhöhe

Als Baumhöhe wurde das zum Sproßaustritt gefällte Lot definiert (**Abb. 2.11**). Gemessen wurde sie wie auch die Trieblänge mit einem Zollstock.

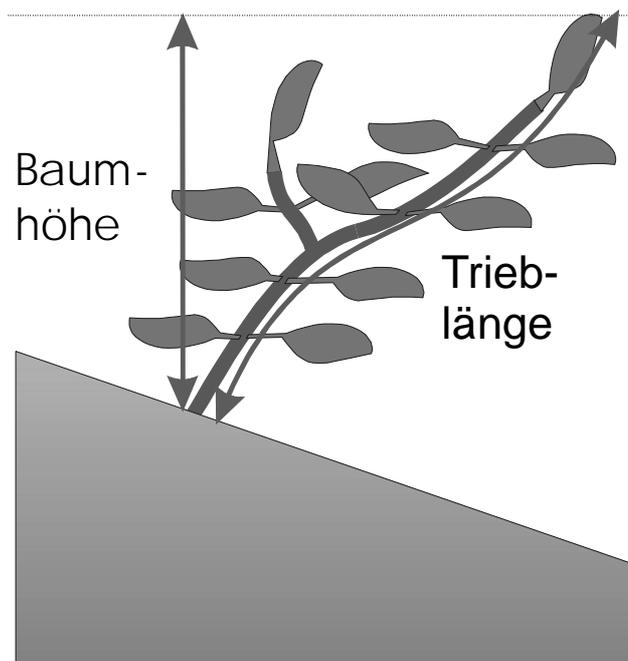


Abb. 2.11: Definition von Baumhöhe und Trieblänge bei unseren biometrischen Messungen.

2.3.2 Trieblänge

Die Trieblänge berücksichtigt die natürliche Krümmung der jungen Bäumchen, d.h. sie erfaßt die eigentliche Wuchsleistung. Ihre Werte liegen deshalb auch über jenen der 'Baumhöhe'.

2.3.3 Blattfläche

Der Parameter 'Blattfläche' wurde 1997 als Rechteck (Länge x Breite: Rechteckapproximation) angegeben.

Für das Jahr 1998 wurde die Blattfläche mit einem Blattflächenmeßgerät (Area Meter, Delta-t Devices LTD, Cambridge, England) bestimmt. Hierzu wurden bei der abschließenden Ernte im September 1998 von jeweils acht Pflanzen der verschiedenen Ökotypen stichprobenartig acht Blätter abgetrennt und vermessen (**Abb. 2.12** und **Abb. 2.13**). Gleichzeitig wurde die Masse der abgetrennten Blätter sowie die Gesamtblattmasse des Proben-Baumes mit einer akkubetriebenen Waage bestimmt. Die Gesamtblattflächen der einzelnen Bäume wurde dann von der Fläche der acht abgetrennten Blätter hochgerechnet. Im Anschluß wurde die durchschnittliche Blattfläche sowie die Gesamtblattfläche der Einzelbäume berechnet. Die

Blattflächen und die Gesamtblattflächen der verschiedenen Ökotypen wurden zusammengefaßt und statistisch (Mittelwert, Standardabweichung) ausgewertet.



Abb. 2.12: C. Volkmer mit einer entnommenen Versuchspflanze vor dem Laborcontainer am Standort Conventwald



Abb. 2.13: Abschließende Ernte im September 1998. Bestimmung der Blattmasse im Laborcontainer (links: C.Volkmer, rechts: S.Bilke).

2.3.4 Stomatadichte

Zur Bestimmung der Stomatadichte wurden von jedem der sechs Buchenökotypen (Conventwald, Forbach, Freising, Ravensburg, Überlingen, Zwiefalten) sowie der Conventwald-Naturverjüngung, je ein großes und ein kleines Blatt sowohl der Trocken-, als auch der Kontrollpflanzen abgetrennt (**Abb. 2.14**). Etwa 3 cm² der Blattunterseite wurden mit einem Klebstoff (*UHU hart*) bestrichen, um einen Abdruck der Blattoberfläche zu erhalten. Der ausgetrocknete Klebstofffilm wurde in ein Mikroskop gelegt, ein Tropfen Wasser darauf gegeben, die Stomata mittels eines Zeichenapparates nach *Abbé* (Carl Zeiss, leihweise zur Verfügung gestellt durch Prof. Heumann, Botanik I, Universität Karlsruhe) in dem zuvor bestimmten Gesichtsfeldbereich (1,2076 mm²) markiert und anschließend ausgezählt. Die Angabe der Stomatadichte erfolgte pro mm².

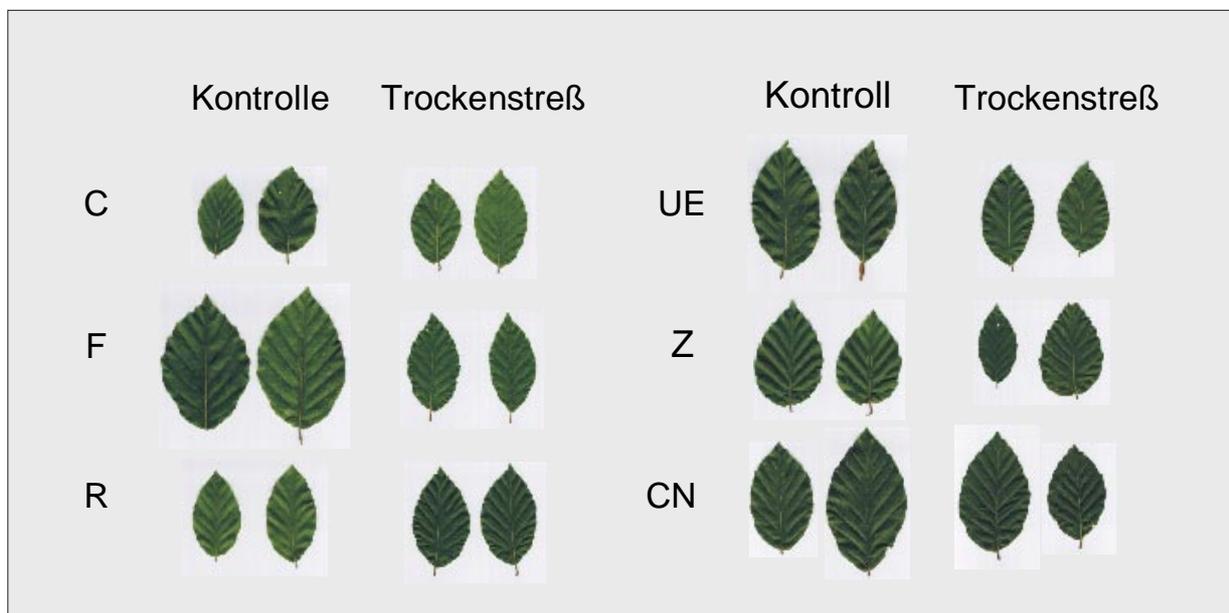


Abb. 2.14: Blätter der verschiedenen Buchenökotypen, die für die Bestimmung der Stomatadichte verwendet wurden. Jeweils links: Kontrolle, rechts: Trockenstreß. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung

2.3.5 Prozentanteil von Pflanzen mit visuellen Schäden

Zur Bestimmung des Prozentanteils der Pflanzen mit visuellen Schäden wurde 1997 der Gesamtbestand der Versuchsfläche untersucht. Als Untersuchungsparameter wurden starker Kümmerwuchs, Kleinwuchs in Blatt und Sproß oder teilweise bis ganz abgestorbene oder vertrocknete Pflanzen festgelegt (**Abb. 2.15**).



Abb. 2.15: Visuelle Schädigungen im Blattbereich, zu erkennen an kleinen weißen Flecken.

2.4 Bestimmung der Chlorophylle und Carotinoide

Die **Chlorophylle** *a* und *b* sowie die Summe der **Carotinoide** ($x+c$) wurden aus Blattstanzstücken (Fläche: $1,27 \text{ cm}^2$) im Labor bestimmt. Dazu wurden vier Blattstanzstücke mit Aceton und Zugabe von etwas Seesand zermörsert bzw. im Mikro-Dismembrator II (B. Braun, Melsungen) zerrieben. Der Extrakt wurde auf 4 ml Volumen aufgefüllt und für 5 min bei $1500 \times g$ abzentrifugiert, um Zellfragmente abzusedimentieren, die Lichtstreuung erzeugen und damit eine Absorption vortäuschen. Von dem völlig klaren Überstand wurden die Extinktion im Zweistrahlenspektrophotometer (UV-2101 PC, Shimadzu, Düsseldorf) gemessen. Die Blattfarbstoffgehalte wurden unter Verwendung der von LICHTENTHALER (1987) neu bestimmten Extinktionskoeffizienten und Gleichungen, die eine parallele Bestimmung der Chlorophylle und Carotinoide aus einer Extraktlösung gestatten, berechnet und auf die Blattfläche bezogen.

2.5 CO₂-Gaswechsel, Photosyntheseleistung und Transpiration

Für die Gaswechsellmessungen wurde ein tragbares CO₂/H₂O-Porometer (LCA-4, Analytical Development Company Lmt., (ADC), Hoddesdon/England; Repräsentant: Fa. Bernt GmbH Sicherheits-, Energie- und Verfahrenstechnik, Düsseldorf) verwendet (**Abb. 2.16**). Mit Hilfe des Gerätes wurden die Nettophotosynthese (P_N), die Dunkelatmung, die Transpiration (E), und die stomatäre Leitfähigkeit (G_s) ermittelt. Der Wassernutzungskoeffizient (engl.: Water-Use-Efficiency, WUE, LARCHER 1994, LAMBERS et al. 1998) wurde zusätzlich von uns als das Verhältnis der Nettophotosynthese (P_N) zur Transpiration (E) berechnet. 1997 wurden die Messungen nur bei einer PAR Quantenstromdichte von $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (oberhalb Lichtsättigung der Photosynthese) durchgeführt. 1998 wurde zusätzlich noch bei Dunkelheit (mitochondrielle Dunkelatmung) sowie im Licht von $570 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (knapp unter Lichtsättigung der Photosynthese bei ca. $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) gemessen.



Abb. 2.16: S. Bilke und T. Längle bei Photosynthesemessungen mit dem tragbaren CO₂/H₂O-Porometer.

2.5.1 CO₂/H₂O-Porometer LCA-4

Das CO₂/H₂O-Porometer LCA-4 ist ein offenes Infrarot-Gasanalyzesystem, d.h. das Meßgas wird nicht in einem geschlossenem Kreislauf gehalten, sondern ständig neu von außen angesaugt und nach der auf Infrarotabsorption basierenden Konzentrationsmessung wieder nach außen abgegeben. In der zentralen Meßeinheit befindet sich nicht nur die CO₂- und H₂O-Detektionseinheit sondern auch die Elektronik zur Energieversorgung, Meßsteuerung und Datenspeicherung sowie ein LCD-Bildschirm (240x64 Pixel) mit 5 Funktionstasten und 12 weiteren Tasten (für Eingabe von Buchstaben und Zahlen sowie zur Bestätigung). Am Porometer (**Abb. 2.17**) wird die am Standort vorhandene Außenluft über eine Pumpe angesaugt. Die Luft wird über einen Polyethylenschlauch in 1,5 m Höhe eingesaugt, so daß die Luft nicht die am Boden eventuell durch Mikroorganismen erhöhte CO₂-Konzentration aufweist. Das offene Ende des Schlauches wird mehrere Meter vom Meßplatz entfernt, um das Atmungs-CO₂ der Experimentatoren auszuschließen. Die eingesaugte Luft wird zunächst durch ein Konzentrationsausgleichsgefäß geleitet. In dieser ca. 0,5 m³ großen Plastiktonne wird die Luft auf den Boden der Tonne eingeleitet und an der Oberseite abgeleitet, so daß eventuell auftretende schnelle, kurzfristige CO₂- und H₂O-Schwankungen ausgeglichen werden. Dadurch werden die Meßsignale stabiler. In der zentralen Meßeinheit des LCA-4 Porometers kann die Luft auf einen verminderten CO₂-Gehalt (Umschaltventil auf eine Säule mit gebranntem Kalk zum CO₂-Entzug) und auf einen zuvor festgelegten H₂O-Gehalt (Umschaltventil auf Säule für Befeuchtung oder Trocknung) eingestellt werden. Wir verzichteten darauf, die Luft vorzukonditionieren und verwendeten jeweils die vorhandene Außenluft (Konfigurationsstellung: "ambient"), ohne Änderung im H₂O- und CO₂-Gehalt. Die (evtl. vorkonditionierte) Luft wird dann zeitlich versetzt nacheinander zur Detektionseinheit gepumpt und zwar (a) direkt als Vergleichs- oder Referenzgas, (b) über zwei Säulen (CO₂-Entzug und H₂O-Trocknung) als

Leer- oder Nullgas oder (c) als Meßgas von der Blattkammer. Die Messung von CO_2 und H_2O erfolgt als Absorptionsmessung in unterschiedlichen Bereichen des Infrarot. Die Gesamtdauer einer Messung (Referenzgas, Nullgas und Meßgas) beträgt zwischen 16 und 20 Sekunden. Die Werte für den CO_2 -Gaswechsel, die Transpiration, die stomatäre Leitfähigkeit und die interne CO_2 -Konzentration werden unter Berücksichtigung der gemessenen Umfeldparameter (Luft-Durchfluß, Temperatur und Luftdruck) in der Zentraleinheit verrechnet (automatische Druck- und Temperaturkompensation). Alle gemessenen und berechneten Werte wurden angezeigt und gespeichert. Bei unseren Messungen wurden von 60 möglichen Parametern die in **Tab. 2.4** angegebenen Werte als Meßwertesatz alle 30 s gespeichert. Angaben über den Ablauf einer Messung mit Meß- und Wartezeiten finden sich im Kapitel 2.5.3.

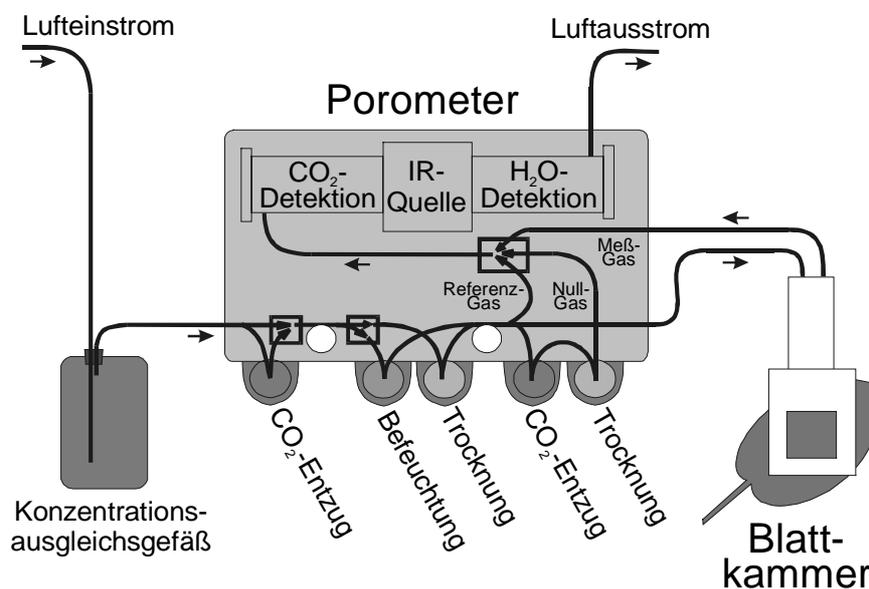


Abb. 2.17: Schematische Darstellung des $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Porometers: LCA-4. Um größere Konzentrationschwankungen zu vermeiden, wurde dem Porometer ein Ausgleichsbehälter vorgeschaltet. Die Luft gelangt dann nach Durchlaufen verschiedener Standardisierungssäulen in die Blattkammer des Meßkopfes. Der CO_2 - und H_2O -Gehalt des Meßgases wurde mit Hilfe verschiedener Detektoren mit jenem des Referenzgases verglichen und hieraus die im Text genannten Werte berechnet.

Die gemessenen Werte wurden im Porometer auf einer austauschbaren SRAM-Karte (128 kB) gespeichert, die auch die am Porometer eingegebenen Meßbedingungen und Meßparameter als "Setup" speichert. Die gespeicherten Werte wurden mit Hilfe eines speziellen Programms des Porometerherstellers (ADC, PC Data Transfer Software) über eine RS232-Schnittstelle vom Porometer auf einen PC transferiert und konnten dann statistisch bearbeitet und ausgewertet werden (Tabellenkalkulationsprogramm Microsoft EXCEL 97).

Tab. 2.4: Meßwerte, die bei unseren Messungen angezeigt und gespeichert wurden (ein Meßwertesatz pro 30 s)

A) CO₂- und H₂O-Meßwerte:

W _{an} :	Wasserdampfkonzentration im Meßgas	[V ⁰ / ₀₀]
W _{ref} :	Wasserdampfkonzentration im Vergleichsgas	[V ⁰ / ₀₀]
C _{an} :	CO ₂ -Konzentration im Meßgas	[vpm]
C _{ref} :	CO ₂ -Konzentration im Vergleichsgas	[vpm]

B) gemessene Umfeldparameter:

Q _{leaf} :	Quantenstromdichte am Blatt	[µmol PAR-Quanten m ⁻² s ⁻¹]
T _{leaf} :	Blattemperatur	[°C]
T _{ch} :	Kammertemperatur	[°C]
U:	molarer Durchfluß	[µmol s ⁻¹]
p:	Luftdruck	[mbar]

C) Berechnete Werte:

P _N :	Photosyntheserate	[µmol m ⁻² s ⁻¹]
E:	Transpiration	[mmol m ⁻² s ⁻¹]
G _s :	stomatäre Leitfähigkeit	[mmol m ⁻² s ⁻¹]
C _i :	blattinterne CO ₂ -Konzentration	[vpm = µl l ⁻¹]

Wassernutzungskoeffizient WUE: Zusätzlich zu den in Tab. 2.4 angegebenen Werten, die vom Porometer angezeigt und gespeichert wurden, wurde der Wassernutzungskoeffizient WUE (water use efficiency) mit dem Tabellenkalkulationsprogramm berechnet. Der WUE ist das Verhältnis von Photosyntheserate zu Transpirationsrate ($WUE = P_N / E$). Für Buchen liegen gute WUE-Werte bei 8 bis 10 und schlechte Werte unter 5.

Das LCA-4 Porometer kann zwar über eingebaute Akkumulatoren betrieben werden. Da für die Lichtquelle ohnedies eine externe Stromquelle benötigt wurde, wurden auch das Porometer mit Wechselstrom aus einem Stromgenerator (Honda EX800, Leistung 800 W) betrieben. Der benzingetriebene Stromgenerator lief in ca. 50 m Entfernung vom Meßstandort (neben dem Transportwagen und Laborcontainer, Ausschluß von zusätzlichem CO₂). Die Stromverbindung erfolgte über lange Kabel mittels zweier Kabelrollen.

2.5.2 Blattkammer und Lichtquelle

Unter der Blattkammer (PLC-4, Plant Leaf Chamber) versteht man den Meßkopf, in den das zu messende Blatt eingespannt wird. Die Blattkammer wird auf einem Dreibein-Photostativ befestigt, damit das eingespannte Blatt während der Messung an der Pflanze belassen werden kann. Das Blatt wird so eingespannt, daß es den vorgegebenen quadratischen Meßbereich von $6,25 \text{ cm}^2$ voll ausfüllt (**Abb. 2.18**). In diesem Bereich wird die Oberseite des Blattes durch die externe Lichtquelle belichtet. In die Blattkammer integriert sind ein Quantensensor zur Messung der Quantenstromdichte [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] im PAR-Bereich (400 - 700 nm), ein Temperaturfühler zur Bestimmung der Kammertemperatur sowie ein Temperaturfühler, der durch Kontakt mit der Blattoberfläche die Blattoberflächentemperatur mißt. Ein Ventilator sorgt für gleichmäßigen Luftzirkulation in der Blattkammer und verhindert Luftstau an der Blattoberfläche.

Zur Belichtung der Probe wurde Weißlicht einer 50 W-Kaltlichtreflektor-Halogenlampe (12 V) verwendet. Die Lampe war in einer Steckfassung, die frei an einem Stab an dem Photostativ befestigt war (Luftkühlung). Die Stromversorgung erfolgte über einen Transformator der Wechselstrom vom Stromgenerator erhielt, der auch das Porometer mit Strom versorgte.



Abb. 2.18: Meßkopf des LCA-4-Porometers.

2.5.3 Ablauf einer Messung mit dem CO₂/H₂O-Porometer

Vor Beginn der Messungen wurde die zentrale Meßeinheit an den Strom angeschlossen und eingeschaltet. Nach ca. 10 min Laufzeit war gewährleistet, daß die Pumpen gleichmäßig liefen und die Durchflußrate der Luft auf den mit $400 \mu\text{mol s}^{-1}$ eingegebenen Wert konstant blieb. Zunächst wurde das Photostativ, an dem die Blattkammer und die Lichtquelle montiert waren, stabil am Hang, direkt bei der zu messenden Pflanze positioniert. Dann wurde die Lichtquelle so ausgerichtet, daß der Quantensensor eine Quantenstromdichte von $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ anzeigte. Diese Quantenstromdichte entspricht nach Angaben des Herstellers einer Quantenstromdichte von $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ am Blatt unter der transparenten Abdek-

kung der Blattkammer. Danach wurde das Blatt in die Blattkammer eingespannt. Der Graufilter wurde über die Blattmeßstelle geklappt und die Blattkammer mit einem ca. 2 mm dicken, schwarzen Filztuch so verdunkelt, daß der Quantensensor eine Quantenstromdichte von $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ anzeigte. Danach wurde die Messung gestartet (Anzeige und Speicherung der Werte alle 30 s, siehe **Abb. 2.19**). Nach genau 10 min Dunkelheit wurde das schwarze Tuch entfernt und das Blatt durch den Graufilter (30 % Transmission im sichtbaren Bereich des Spektrums: bei Belichtung mit der Halogenlampe = $570 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) belichtet. Wieder nach genau 10 min wurde der Graufilter weggeklappt, so daß das Blatt mit vollen $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bestrahlt wurde. Nach genau 10 min wurde die Messung abgebrochen und das Blatt aus der Blattkammer entfernt.

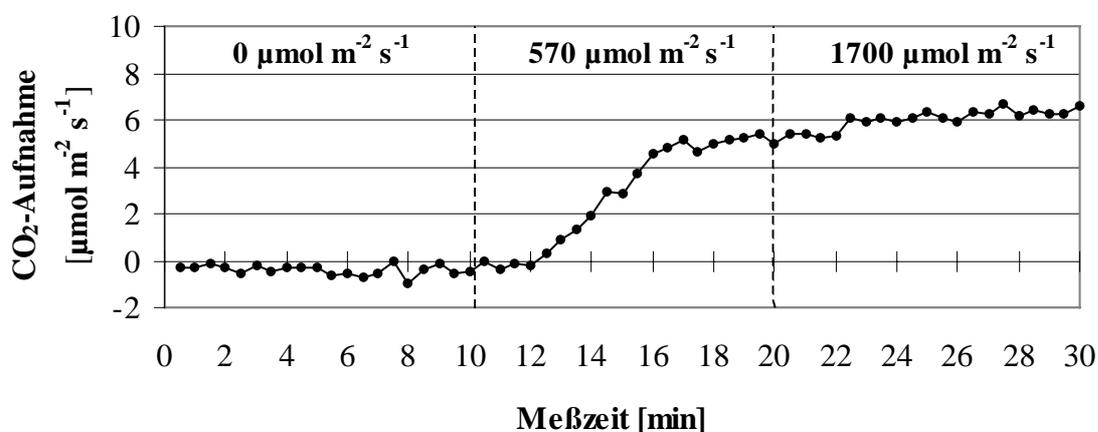


Abb. 2.19: Zeitlicher Ablauf einer CO₂-Messung mit dem CO₂/H₂O-Porometer (Beispiel: Buchenökotyp Überlingen, Kontrolle). Meßwerte alle 30 s, 10 min bei Dunkelheit ($0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 10 min bei einer Quantenstromdichte von $570 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (volles Licht mit Graufilter, der im sichtbaren Bereich 30% Transmission hat) und 10 min bei $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (volles Licht ohne Graufilter).

Die vom CO₂/H₂O-Porometer LCA-4 ermittelten Meßwerte und daraus resultierenden Berechnungen wurden in Abständen von 30 s angezeigt und gespeichert. Als Meßwert für einen Meßabschnitt (dunkel, $570 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bzw. $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) wurden die Werte gemittelt. Bei der Messung im Dunkeln und im vollen Licht wurde der gesamte Meßzeitraum von 10 min berücksichtigt, bei der Messung mit $570 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ wurden jedoch nur die letzten zehn Meßwerte (konstantes Niveau nach Anstieg) verwendet.

2.6 Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetik

Die **Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetiken** (Kautsky-Effekt) wurden mit dem tragbaren, Zweiwellenlängen-Chlorophyllfluorometer (CFM-636973 oder "BuKa", Dr. László Kocsányi, Technische Universität Budapest, Lehrstuhl Atomphysik) gemessen. Zur Fluoreszenzanregung diente eine hellrote Laserdiode ($\lambda_{\text{max.}}$ 635 nm, Intensität am Blatt: $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Tab. 2.5: Zeitbereiche bei der Messung mit dem BuKa-Zweiwellenlängen-Chlorophyllfluorometer.

Zeit nach Beginn der Belichtung	in Schritten von	Erfassung von Wert-Nummer
0,1 ms bis 4 ms	0,1 ms	1 bis 41
4 ms bis 1 s	1 ms	41 bis 1037
1s bis 15 s	20 ms	1037 bis 1737
15s bis 5 min	200 ms	1737 bis 3162

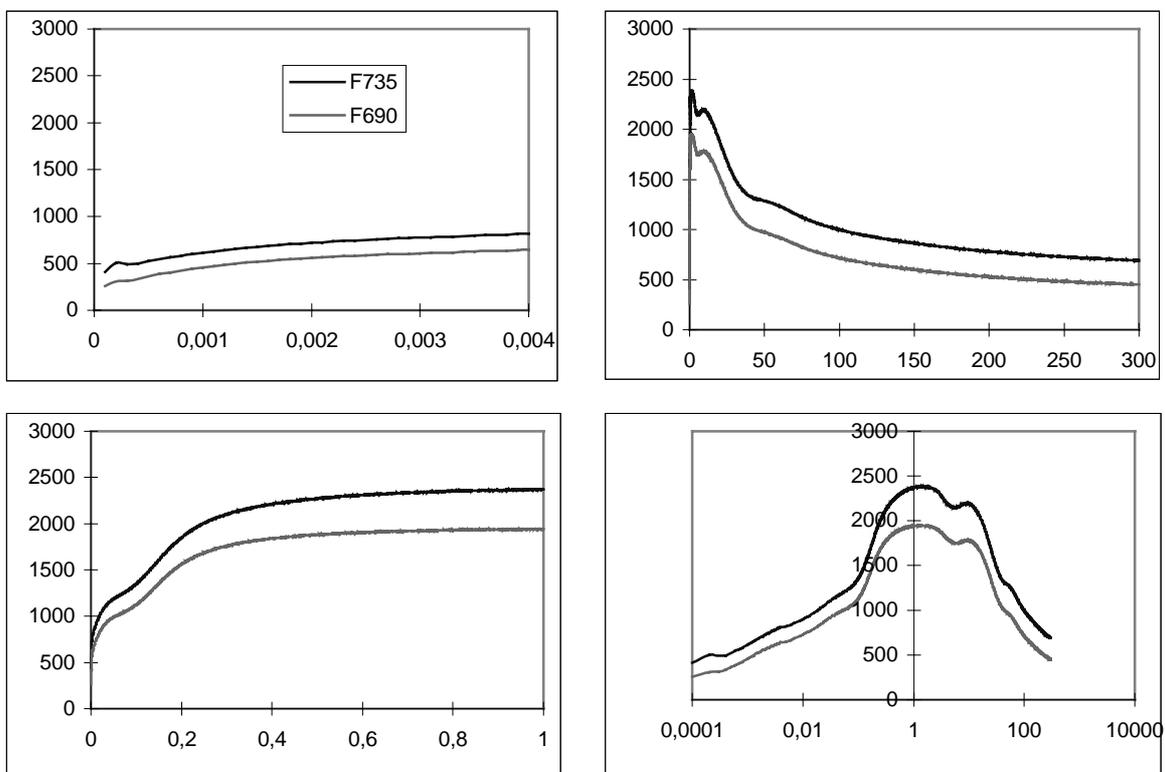


Abb. 2.20: Beispiel für eine Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetik eines grünen Buchenblattes. Die Meßwerte sind für unterschiedliche Zeitbereiche jeweils in Sekunden dargestellt (links oben: erste 4 ms; links unten: erste s; rechts oben: volle 5 min (= 300 s), linear dargestellt; rechts unten: logarithmische Darstellung der 300 s (=5 min) langen Induktionskinetik). Die Fluoreszenzkinetiken werden sowohl im dunkelroten (F735, obere Kurve) als auch im roten Maximum (F690, untere Kurve) der Chlorophyllfluoreszenz erfaßt.

Die rote Chlorophyllfluoreszenz wird im Spektralbereich der beiden Maxima des Fluoreszenzemissionsspektrum, bei 690 und 735 nm mit Photodioden gemessen. Vor den Photodioden ist jeweils ein Filter angebracht, das reflektiertes (hellrotes) Anregungslicht zurückhält und je ein Filter, das nur im jeweiligen roten bzw. dunkelroten Fluoreszenzspektralbereich transparent ist (Halbwertsbreite: ca. 20 nm). Für die beiden Fluoreszenzbereiche wurden in fünf Mi-

nuten 3162 Meßwerte in vier Zeitbereichen aufgenommen (**Tab. 2.5**), die sich aus den unterschiedlich schnellen Änderungen der Chlorophyllfluoreszenz (**Abb. 2.20**) ergeben.

Das Anregungslicht und die zwei zu messenden Fluoreszenzlichtbereiche (F690 bei 690 nm, F735 bei 735 nm) wurden jeweils über Lichtleiter zwischen Blattprobe und Meßgerät geführt (**Abb. 2.21**). Die einzelnen Fasern des dreiarmigen Lichtleiters sind an dem Ende, das auf die Blattprobe aufgesetzt wird, homogen verteilt, so daß das Anregungslicht die Probe gleichmäßig ausleuchtet und die Fluoreszenz vom Blatt gleichmäßig erfaßt wird.

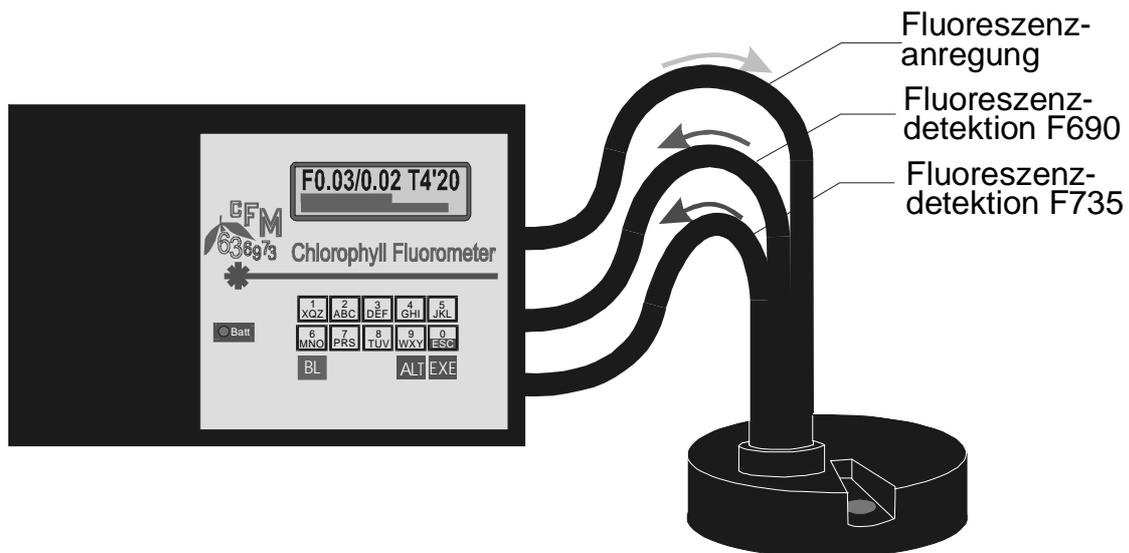


Abb. 2.21: Graphische Darstellung des eingesetzten BuKa-Zweiwellenlängen-Chlorophyllfluorometers (CFM-636973)

Die Blattproben wurden für die Messung in die Löcher eines runden Magazins gelegt, das eine Öffnung für das Befüllen und einen Ansatz für die Fluoreszenzmessung hat, ansonsten aber die Proben im Dunkeln hält. Für die Messungen wurden mit einem Korkbohrer runde Stanzstücke (9 mm Durchmesser) aus dem Blatt herausgetrennt. Die Stanzstücke wurden in die Löcher des runden Magazins gelegt und vor der Messung mindestens 15 min vorverdunkelt. Die Anregung und die Messung der Chlorophyllfluoreszenz erfolgte immer von der Blattoberseite her. Die Stanzstücke wurden nach der Fluoreszenzmessung für die Chlorophyll- und Carotinoidbestimmung verwendet.

Die Steuerung der Messung (Eingabe von Meßparametern, Beginn der Belichtung, Zeiten zum Auslesen der Meßdaten), Datenerfassung (Aufnahme der Meßwerte der beiden Photodioden) und Auswertung (Verrechnung der dargestellten Werte, **Abb. 2.22**) erfolgen mit dem integrierten Rechner (PC-Typ: PC104, 386er-Prozessor, Flashdisk). Das Gerät wird netzunabhängig über Akku betrieben. Die Meßwerte und die daraus berechneten Parameter wurden gespeichert (der Speicher reicht für mehr als 1500 Messungen) und dann mit dem Transferprogramm in einen PC ausgelesen. Die Werte können in einem Auswerteprogramm tabel-

larisch und in grafischer Form betrachtet (**Abb. 2.23**) und zur statistischen Weiterverarbeitung in das Tabellenkalkulationsprogramm (Microsoft EXCEL 97) eingebunden werden.

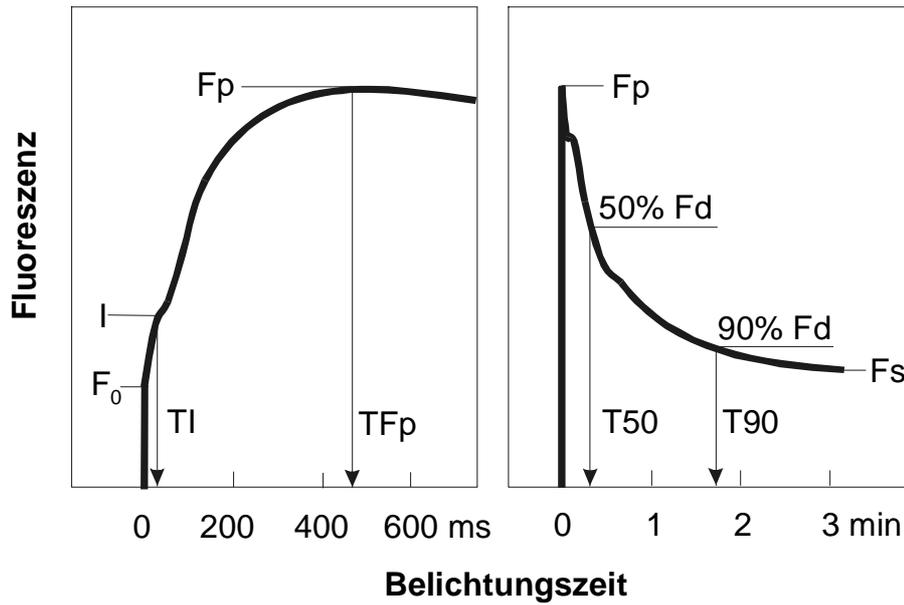


Abb. 2.22: Meßwerte, die im BuKa-Zweiwellenlängen-Chlorophyllfluorometer von einer 20 min vorverdunkelten Blattprobe erfaßt wurden (Definition siehe Text)

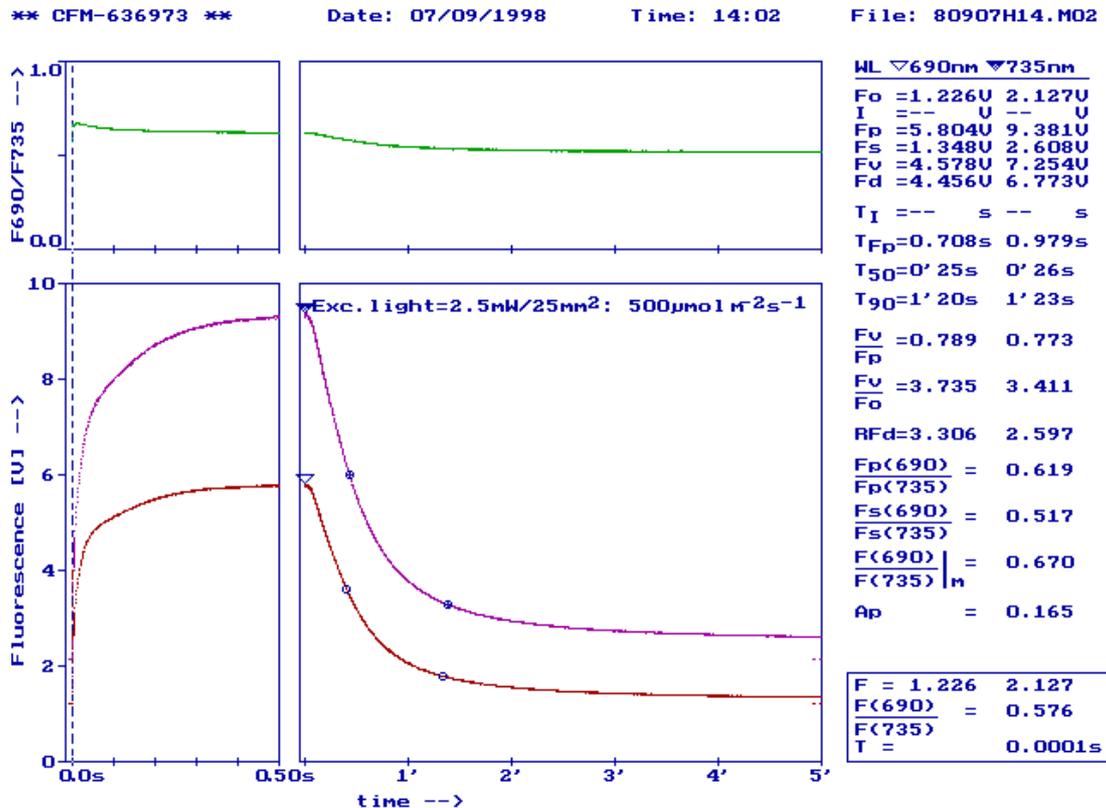


Abb. 2.23: Bildschirmdarstellung der mit dem BuKa-Zweiwellenlängen-Chlorophyllfluorometer gemessenen Fluoreszenzkinetiken und der daraus berechneten Parameter.

Als Meßdaten werden vom BuKa-Zweiwellenlängen-Chlorophyllfluorometer folgende Werte getrennt für die Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetik bei 690 bzw. 735 nm erfaßt (vgl. Abb. 2.22):

F_0 = Fluoreszenz („Grundfluoreszenz“ oder "Totfluoreszenz") direkt nach Beginn der Belichtung.

F_0 leitet sich ab vom Zeitpunkt innerhalb der Kinetik $t = 0$ ("F-Null")

(F_0 bezieht sich sonst eher auf PAM-Messungen)

entspricht dem Punkt O abgeleitet von Beginn der Kinetik (O = origin)

I = Fluoreszenz im Übergangmaximum (I = initial peak) beim Anstieg der Fluoreszenzinduktion

F_p = Fluoreszenz im Maximum (p = peak) der Induktionskinetik

entspricht Punkt P abgeleitet vom Maximum der Kinetik (p = peak)

F_s = Fluoreszenz im konstanten stationären Endwert der Kinetik (s = steady state) nach mehreren (4 bis 5) Minuten Belichtung

entspricht Punkt T abgeleitet vom Ende der Kinetik (T = terminal state)

F_v = Zunahme der Fluoreszenz während des Anstiegs der Induktionskinetik von F_0 bis zu F_p

("variable Fluoreszenz") = $F_p - F_0$

F_d = Abnahme der Fluoreszenz während des Absinkens der Induktionskinetik vom Maximum F_p zum stationären Zustand F_s

(d = decrease) = $F_p - F_s$

TI = Zeitpunkt zu dem I erreicht ist

TF_p = Zeitpunkt, zu dem F_p erreicht ist

T50 = Zeitpunkt, zu dem 50% von F_d erreicht ist

T90 = Zeitpunkt, zu dem 90% von F_d erreicht ist

F_v/F_p = Quotient aus F_v und F_p

F_v/F_0 = Quotient aus F_v und F_0 (siehe oben)

Rfd = Rfd-Wert (Werte des "fluorescence decrease ratio") (LICHTENTHALER et al. 1983, LICHTENTHALER und RINDERLE 1988, LICHTENTHALER und MIEHÉ 1997) = $(F_p - F_s) / F_s = F_d / F_s$

Rfd₆₉₀ = Rfd-Wert bei 690 nm

Rfd₇₃₅ = Rfd-Wert bei 735 nm

Parameter, in die die Chlorophyllfluoreszenz bei 690 und 735 nm eingeht:

$F_{690}/F_{735}(p)$ = Quotient aus dem Chlorophyllfluoreszenzsignalen bei 690 und 735 nm im Maximum der Kinetik bei F_p

$F_{690}/F_{735}(s)$ = Quotient aus dem Chlorophyllfluoreszenzsignalen bei 690 und 735 nm im konstanten stationären Endwert der Kinetik bei F_s

$F_{690}/F_{735}(0)$ = Quotient aus den Fluoreszenzsignalen bei 690 und 735 nm zu Beginn der Kinetik (bei F_0)

A_p = "Streß-Adaptationsindex" (STRASSER et al. 1987, LICHTENTHALER und RINDERLE 1988)

$$= 1 - (1 + R_{fd_{735}}) / (1 + R_{fd_{690}})$$

Die Meßwerte des BuKa-Zweiwellenlängen-Chlorophyllfluorometers werden wie folgt interpretiert:

F_0 = gleich bleibende Grundfluoreszenz, die nicht durch Photosyntheseaktivität beeinflusst wird ("Totfluoreszenz")

nur zum Zeitpunkt F_0 ist keine variable Fluoreszenz vorhanden, d.h. Lichtenergie wird ausschließlich zur photochemischen Quantennutzung (Reduktion der Quenchersubstanz Q_A) genutzt, so daß zunächst keine Energieverluste durch Fluoreszenz auftreten

spiegelt zwar die Größe der Light-Harvesting-Antenne wider, ist aber für sich genommen wenig aussagekräftig (besser bei Bezug zur variablen Fluoreszenz F_v : F_v/F_0)

I = Fluoreszenz bei kurzzeitiger Erhöhung der Photosystem II-Aktivität während der anfänglichen Verminderung der Photosystem II-Aktivität,

vermutlich Beginn der Funktion von Photosystem I, dadurch werden Elektronen, die sich nach Beginn der Kinetik im Plastochinon-Pool angehäuft haben, abgezogen

F_p = Fluoreszenz mit geringster Photosystem II-Aktivität, vermutlich ist der Calvin-Zyklus noch nicht aktiv, das Absinken von F_p nach F_s deutet u.a. auf eine Zunahme der Photosystem II-Aktivität durch einsetzende Photosynthese und Aktivierung des Calvin-Zyklus (Verbrauch an ATP und NADPH) hin.

F_s = Fluoreszenz im Gleichgewichtszustand („steady state“) der Induktionskinetik, der sich nach mehreren Minuten Belichtung einstellt

F_v = Höhe der durch Photosystem II beeinflussbaren Fluoreszenz ($F_v = F_p - F_0$)

F_d = Unterschied zwischen minimaler Photosystem II-Aktivität und der Photosystem II-Aktivität im Gleichgewichtszustand der Induktionskinetik

- TI = Maß für die Geschwindigkeit, mit der Photosystem I nach Belichtung aktiviert wird
- TFp = Maß für die Geschwindigkeit, mit der die Redoxkomponenten bis zum Plastochinon-Pool reduziert werden und damit über die Konzentration des bei Beginn der Belichtung vorliegenden reduzierbaren Redoxkomponenten vor dem Plastochinon-Pool
- T50 = Maß für die Geschwindigkeit, mit der 50% des Gleichgewichtszustands der Induktionskinetik eingestellt sind (insbesondere Zunahme der Photosystem II-Aktivität durch Aktivierung des Calvin-Zyklus)
- T90 = Maß für die Geschwindigkeit, mit der 90% des Gleichgewichtszustands der Induktionskinetik eingestellt sind (insbesondere Einstellen der Calvin-Zyklus-Aktivität, Balance der CO₂-Versorgung und "State 1-State 2"-Übergang)
- Fv/Fp = maximale Quantenausbeute von Photosystem II (nach KITAJIMA und BUTLER 1975), entspricht dem häufig verwendeten Fv/F_M bei PAM-Messungen
- Fv/F₀ = maximale Quantenausbeute von Photosystem II (nach BABANI und LICHTENTHALER 1996), zeigt eine größere Amplitude als der Wert Fv/Fp.
- Rfd = potentielle Stärke der photosynthetischen Lichtquantennutzung ("Vitalitätssindex") (nach LICHTENTHALER et al. 1983, LICHTENTHALER und RINDERLE 1988, LICHTENTHALER und MIEHÉ 1997). Rfd-Werte sind bei offenen Stomata direkt korreliert mit der Photosyntheseaktivität der Blätter (BABANI und LICHTENTHALER 1996).
- F690/F735 = Indikator für die Höhe der Chlorophyllgehalte in den Zellschichten, die belichtet werden (z. B. Blattober- oder -unterseite)

Je niedriger der Quotient ist, um so höher ist die Chlorophyllmenge pro Blattfläche. Die Chlorophyllfluoreszenz wird im Blattgewebe von Chlorophyll teilweise re-absorbiert ehe sie außerhalb gemessen werden kann, da das Absorptionsmaximum von Chlorophyll im Blatt bei ca. 680 nm liegt, sinkt beim Anstieg der Chlorophyllkonzentration die Chlorophyllfluoreszenz bei 690 nm stark ab während jene bei 735 kaum beeinflusst wird (LICHTENTHALER und RINDERLE 1988, GITELSON et al. 1998).

Alle F690/F735-Werte ändern sich mit der Chlorophyllkonzentration (unabhängig, ob sie in Fp, Fs oder F₀ gemessen werden), die Werte in Fp sind gleich groß oder höher als jene in Fs, da während der Kinetik die Fluoreszenz bei 690 nm stärker absinkt als jene bei 735 nm

Ap = Streß-Adaptationsindex = Stärke der Streßanpassung, hohe Werte (0,3 bis 0,4) = gesund, niedrige Werte (0,1 bis 0,15) = krank (schlecht an Streß angepaßte Blätter)

Der Ap-Wert zeigt vermutlich das Funktionieren des "State 1 - State 2"-Übergangs des Photosyntheseapparates an (absorbierte Lichtenergie wird bei Beginn der Kinetik ("State 1") ausschließlich auf Photosystem II übertragen, im Verlauf der Kinetik wird die absorbierte Lichtenergie mehr gleichmäßig auf Photosystem I und II übertragen ("State 2" = voll funktioneller Zustand des Photosyntheseapparates)

3 Ergebnisse

3.1 Bodenwassergehalt

Der volumetrische Wassergehalt der Trockenfläche wurde durch die FVA in drei Bodentiefen (10, 30 und 60 cm) über das ganze Versuchsjahr 1998 mit Hilfe von TDR-Sonden (Time Domain Reflectometry: Messung über die Ausbreitungszeit eines Spannungspulses im Boden, Ergebnis: Wasservolumen pro Gesamtvolumen) gemessen und mit Werten einer Kontrollfläche der FVA verglichen. Der volumetrische Wassergehalt gibt Auskunft über Veränderungen des Bodenwasservorrats (VOLKMER und RENNENBERG 1999). Aufgrund der Meßwerte (Werte zwischen 13 und 19%) zeigte sich, daß schon vor Beginn der Induktion des Trockenstreß mittels Überdachung auf der späteren Trockenfläche in 10 cm Tiefe der volumetrische Wassergehalt ca. 10 % geringer war als auf der Kontrollfläche (Werte zwischen 19 und 27%) (Abb. 3.1). Innerhalb von 2 Wochen nach der Induktion der Trockenperiode sank der volumetrische Wassergehalt auf Werte von ca. 7 % ab und stagnierte in diesem Bereich. Im Vergleich zu der Trockenfläche unterlag der volumetrische Bodenwassergehalt der Kontrollfläche hingegen deutlich witterungsbedingten Schwankungen. Während der Sommermonate August und September zeigte sich eine Reduktion des Bodenwassergehalts auf der Kontrollfläche, bei dem Werte von ca. 9 % erreicht wurden. Aufgrund von spätsommerlichen und herbstlichen Niederschlagsereignissen wurde der Bodenwasservorrat der Kontrollfläche wieder relativ schnell aufgefüllt und erreichte im Oktober im Durchschnitt Werte von ca. 22 %.

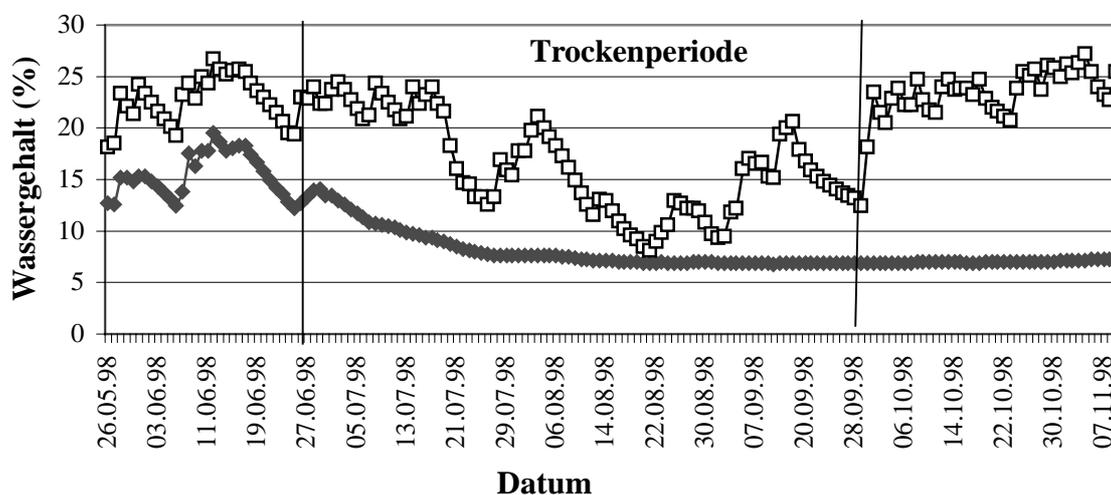


Abb. 3.1: Volumetrischer Wassergehalt in 10 cm Bodentiefe. (offene Quadrate: Kontrollfläche; gefüllte Quadrate: Trockenfläche). Über das ganze meteorologische Jahr 1998 hinweg wurde der volumetrische Wassergehalt in drei Bodentiefen (10, 30, 60 cm) gemessen. Der volumetrische Wassergehalt gibt Auskunft über Veränderungen der Bodenwasservorrats (aus VOLKMER und RENNENBERG 1999). Die Trockenperiode ging vom 19,6 bis zum 28.9.1998.

Der Verlauf des volumetrischen Wassergehalts in 10 cm Tiefe setzt sich zeitlich versetzt in den tieferen Bodenschichten fort (Werte hier nicht dargestellt). Die Unterschiede zwischen Kontroll- und Trockenfläche konnten auch in 30 und 60 cm Tiefe beobachtet werden, sie waren allerdings weniger deutlich. Selbst nach dem Abbau des Trockendaches stieg der volumetrische Bodenwassergehalt auf der Trockenfläche in 10 cm Tiefe nicht an. Im Oberboden konnte also der Wasservorrat nicht sofort aufgefüllt werden.

3.2 Biometrie

Der Einfluß des Trockenstresses spiegelt sich morphologisch sowohl in der Trieblänge, genauer gesagt in der Trieblängenzunahme, als auch in der Blattfläche und der Stomatadichte der verschiedenen Buchenökotypen wider.

3.2.1 Trieblänge

Die angepflanzten Jungbuchen waren schon zu Versuchsbeginn im Frühjahr 1997 unterschiedlich groß, daher war weniger die absolute Trieblänge, sondern vielmehr die Zuwachsrate von 1997 auf 1998 von Interesse.

Bei allen Ökotypen lagen die Zuwachsraten der Kontrollbäume über denjenigen, die Trockenstreß ausgesetzt waren. Eine Ausnahme bildete lediglich der Buchenökotyp Conventwald (C), bei dem ein deutlicher Zuwachs unter Trockenstreß beobachtet werden konnte. Es wurde darauf verzichtet, Daten über die Naturverjüngung (CN) zu erheben, da die Anzahl dieser Bäume sehr gering war ($n = 9$ im Gegensatz zu $n \text{ ca. } 90$ für die angepflanzten Ökotypen). Zu betonen ist aber in diesem Zusammenhang, daß der Ökotyp Conventwald im Vergleich zu den übrigen Ökotypen sowohl die kleinsten Absolutwerte, als auch die geringsten Zuwachsraten aufwies. Maximale Zuwachsraten unter Trockenstreß erzielten hingegen mit +12,6 % der Buchenökotyp Forbach (F), der mit durchschnittlich 91,2 cm Trieblänge auch den höchsten Absolutwert besaß (**Abb. 3.2**).

Unter den Kontrollbäumen wies der Buchenökotyp Zwiefalten (Z) mit +20,8 % die größten Zuwachsraten auf, gefolgt von Forbach (F) mit +15,9 % Zuwachs. Sehr geringen Zuwachs zeigte der Ökotyp Conventwald (C). Im Trockenstreß war der Zuwachs bei den Ökotypen Forbach (F) und Überlingen (UE) am höchsten, während die anderen Ökotypen etwa gleichen aber niedrigeren Zuwachs zeigten als die Ökotypen F und UE (**Abb. 3.2**).

3.2.2 Baumhöhe

Die eigentliche Wuchsleistung spiegelt sich in der Trieblänge wieder. Die Baumhöhe hingegen ist ein Parameter, der die Krümmung der Bäume nicht berücksichtigt (**Abb. 2.11**). Angesichts dessen werden die auf den ersten Blick unverständlichen Abnahmen der Baumhöhen von 1997 auf 1998 erklärbar (**Abb. 3.3**).

Positive Zuwachsraten in der Baumhöhe erzielten auf der Kontrollfläche fast alle Bäume. Eine Ausnahme bildete hier wiederum der Buchenökotyp Conventwald, der mit -7,8 %, der einzige Ökotyp war, der auf der Kontrollfläche leicht geringere Werte als im Vorjahr aufwies.

Abb 3.2: Trieblänge 1997 (oben) und 1998 (Mitte) sowie Zuwachsrate von 1997 auf 1998 (unten) der verschiedenen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Messungen jeweils im Juli. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. (pro Ökotyp: n jeweils etwa 90, d.h. Gesamtbestand). *: Signifikante Unterschiede zwischen Kontroll- und Trockenfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von $p \leq 0,05$. (für jeden Ökotyp n ca. 90, außer bei CN: n = 9)

Maximale Zunahme erzielte auch hier der Buchenökotyp Zwiefalten mit +9,6 %, wiederum gefolgt von Forbach mit +5,6 %. Auf der Trockenfläche erzielte nur der Buchenökotyp Forbach positive Zuwachsraten und diese lagen mit +6,2 % sogar noch über jenen der Kontrolle. Alle anderen Bäume wiesen unter Trockenstreß dagegen 1998 eine geringere Baumhöhe als 1997 auf (**Abb. 3.3**).

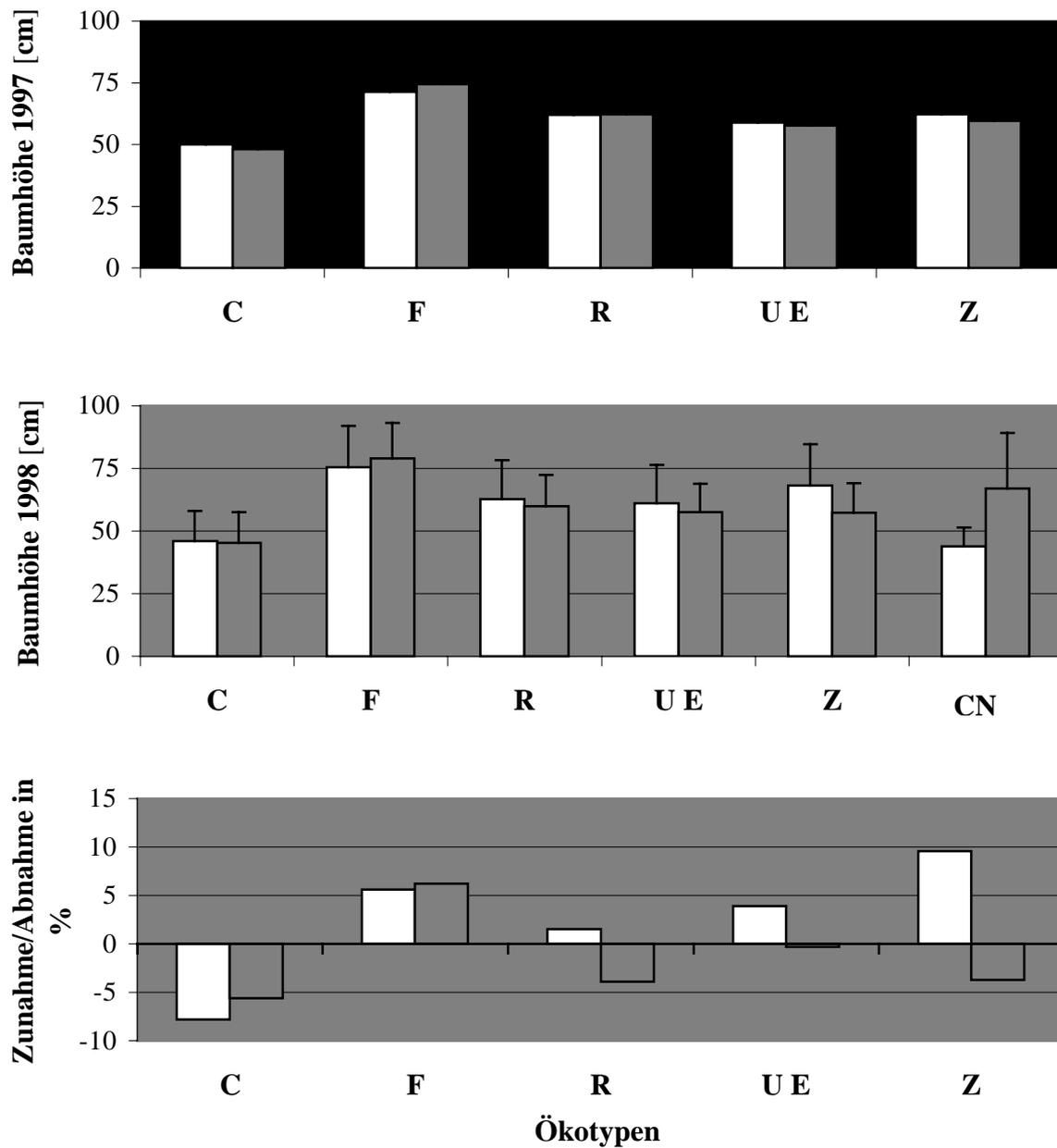


Abb 3.3 Baumhöhe 1997 (oben) und 1998 (Mitte) sowie Zunahme der Baumhöhe von 1997 auf 1998 (unten) der verschiedenen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Messungen jeweils im Juli. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. (pro Ökotyp: n jeweils etwa 90, d.h. Gesamtbestand). *: Signifikante Unterschiede zwischen Trocken- und Kontrollfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von $p \leq 0,05$. (Bezüglich der Definition von Baumhöhe vgl. Abb. 2.11)

3.2.3 Blattfläche

Die Werte der Blattflächenmessungen der Jahre 1997 und 1998 konnten nicht unmittelbar miteinander verglichen werden, da sie mit Hilfe unterschiedlicher Methoden erfaßt wurden.

1997 wurde die Blattfläche mit Hilfe einer Rechteckapproximation berechnet. Es zeigte sich, daß bei fast allen Buchenökotypen mit Ausnahme von den Buchen aus Forbach und der Conventwald-Naturverjüngung die Trockenstreßpflanzen keine geringere, sondern eine minimal größere Blattfläche aufwiesen als die Bäume der Kontrollfläche. Die Pflanzen des Buchenökotyps Forbach sowie die Pflanzen der Conventwald-Naturverjüngung hatten mit 30 cm^2 bzw. 48 cm^2 eine deutlich größere Blattfläche (Rechteckfläche) als die anderen Buchenökotypen mit ca. 20 cm^2 (Abb. 3.4). Im Falle der zurückgeschnittenen Conventwald-Naturverjüngung ist dies verständlich, da in diesem Fall bereits tiefer reichende Wurzeln vorlagen, die eine bessere Wasserversorgung der Buchen, auch auf der Trockenfläche, garantierten.

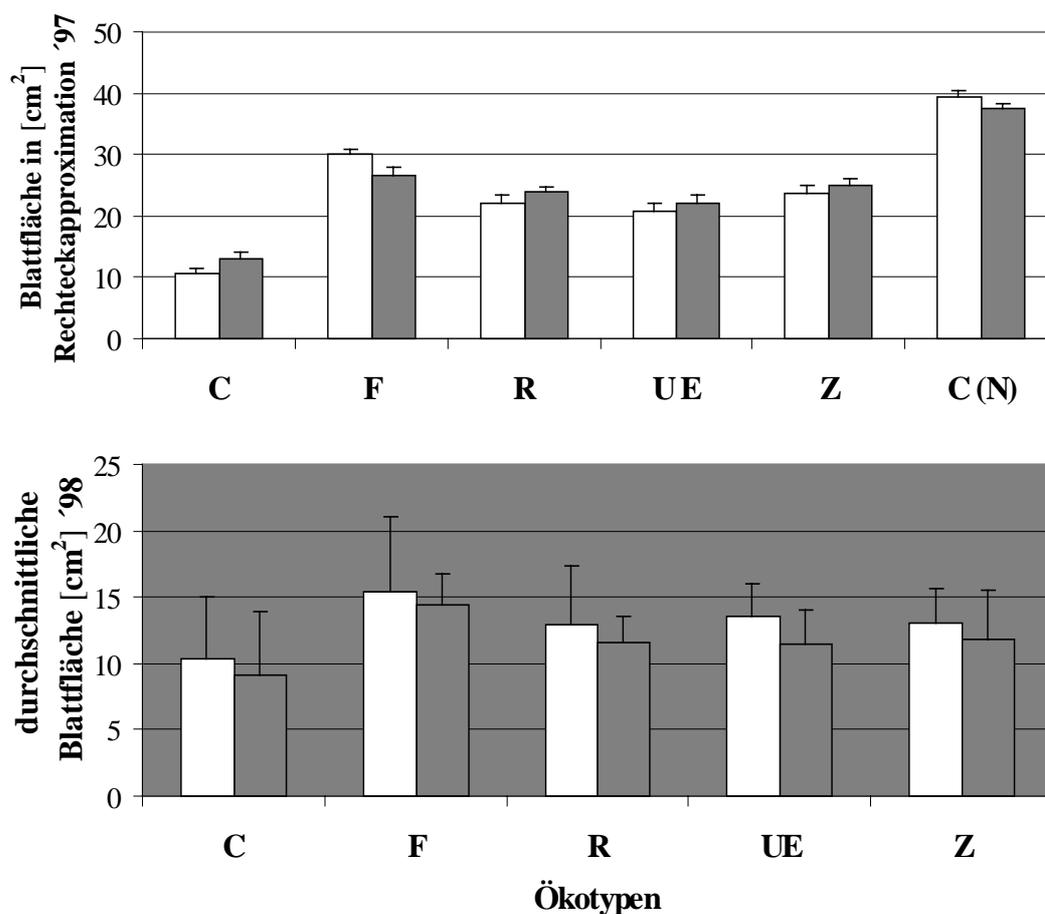


Abb. 3.4: Durchschnittliche Einzelblattfläche 1997 (oben; Rechteckapproximation = Länge x Breite) und 1998 (unten) [cm^2] für die verschiedenen Buchenökotypen auf der Kontrollfläche (weiße Balken) und der Trockenfläche (schraffierte Balken) am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Die Werte wurden jeweils aus acht Pflanzen eines Ökotyps gemittelt. Die Messung im Jahre 1997 erfolgte im Juli, die von 1998 bei der abschließenden Probennahme Ende September. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten. Signifikante Unterschiede zwischen Kontroll- und Trockenfläche waren nicht festzustellen (1997 $n = 96$, 1998 $n = 80$).

1998 wurde die Blattfläche mit Hilfe eines Blattflächenmeßgerätes bestimmt. Bei allen Buchenökotypen zeigte sich, daß die durchschnittliche Fläche der Einzelblätter der Trockenstreßbuchen deutlich geringer war als die der Kontrollbuchen. Der Buchenökotyp Forbach

hatte gegenüber den anderen Ökotypen mit 15 cm^2 die größte durchschnittliche Einzelblattfläche. Bei den anderen Buchenökotypen lagen die ermittelten Werte im Bereich von 10 bis 13 cm^2 pro Blatt (Abb. 3.4). Die Blattflächen der Trockenstreßpflanzen waren 1998 im Vergleich zum Vorjahr 1997 gegenüber den Kontrollpflanzen kleiner. Dabei könnte es sich um eine mögliche Anpassung an die Trockenstreßbedingungen handeln, die mit einer Verzögerung von einem Jahr aufgetreten ist.

Im relativ trockenen, d. h. niederschlagsarmen Jahr 1998 war die für jeweils acht Pflanzen berechnete Gesamtblattfläche (Abb. 3.5) der Trockenstreßpflanzen der Buchenökotypen Forbach, Ravensburg und Überlingen größer als bei den Kontrollpflanzen. Der deutlichste Größenunterschied konnte bei Forbach mit +69 % festgestellt werden. Die Trockenstreßpflanzen des Buchenökotyps Conventwald und Zwiefalten besaßen dagegen eine um 27,2 % bzw. 9,2 % geringere Gesamtblattfläche als die Buchen der Kontrollfläche.

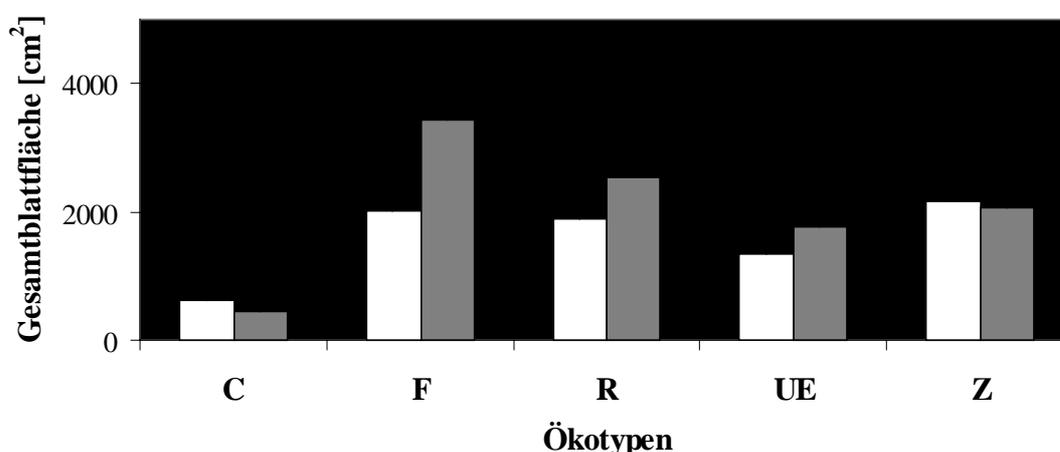


Abb. 3.5: Gesamtblattfläche aller Blätter einer Pflanze [cm^2] für die verschiedenen Buchenökotypen auf der Kontrollfläche (weiße Balken) und der Trockenfläche (schraffierte Balken) am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Die Werte wurden 1998 aus jeweils acht Pflanzen eines Ökotyps gemittelt. Die Messung erfolgte bei der abschließenden Probennahme Ende September. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten. *: Signifikante Unterschiede zwischen Kontroll- und Trockenfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von $p \leq 0,05$ ($n = 80$).

3.2.4 Stomatadichte

1998 wurde die Stomatadichte exemplarisch an einem Meßtag im Juli bestimmt (Abb. 3.6). Dabei besaßen die Buchen der Kontrollfläche des Ökotyps Conventwald mit 277 Stomata pro mm^2 die höchste Stomatadichte. Bemerkenswert war, daß der gleiche Ökotyp unter Trockenstreß aber die geringste Stomatadichte ($130 \text{ Stomata mm}^{-2}$) aufwies, d. h. die Trockenstreßwerte lagen um 53,3 % unter denen der Kontrolle. Einen geringeren, aber immer noch deutlichen Unterschied konnte man beim Buchenökotyp Überlingen feststellen. Hier war die Stomatadichte der Trockenstreßpflanzen mit $183 \text{ Stomata mm}^{-2}$ um 16,3 % niedriger als bei den Kontrollpflanzen mit dem zweithöchsten Wert von $219 \text{ Stomata mm}^{-2}$. Kein signifikanter Unterschied zwischen Kontroll- und Trockenstreßpflanzen konnte bei den Buchenökotypen

Ravensburg und Zwiefalten nachgewiesen werden, für Ravensburg lagen die Trockenstreßwerte um 2,1 %, für Zwiefalten um 5,7 % unter denen der Kontrolle. Eine Sonderstellung nahmen die Ökotypen Forbach und Conventwald-Naturverjüngung (CN) ein. Gegenüber allen anderen Bäumen besaßen sie unter Trockenstreß eine höhere Stomatadichte als die Kontrollbäume. Beim Buchenökotyp Forbach lag der durchschnittliche Trockenstreßwert mit 219 Stomata mm^{-2} um 12,3 % über dem Kontrollwert von 195 Stomata mm^{-2} . Bei der Conventwald-Naturverjüngung war der Unterschied mit +16,5 % sogar noch deutlicher, wobei hier allerdings zu beachten ist, daß die Kontrollbäume den geringsten Absolutwert aufwiesen.

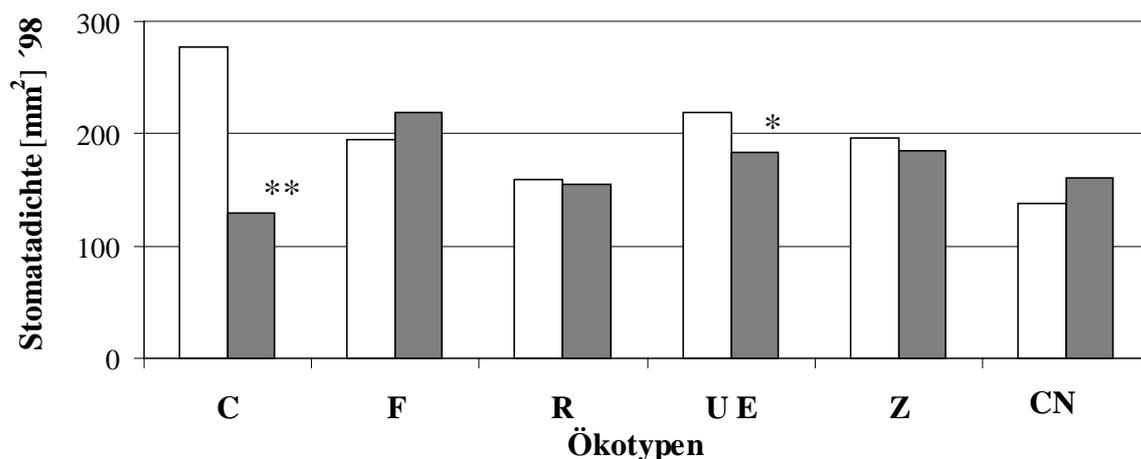


Abb. 3.6 Stomatadichte pro mm^2 Blattfläche für die verschiedenen Buchenökotypen auf der Kontrollfläche (weiße Balken) und der Trockenfläche (schraffierte Balken) am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Die Werte wurden im Juli 1998 aus jeweils zwei Blättern einer Pflanze eines Ökotyps gemittelt. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten. Signifikante Unterschiede zwischen Buchen der Kontroll- und Trockenfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$ ($n = 24$).

3.2.5 Prozentanteil von Pflanzen mit visuellen Schäden

Die Buchenökotypen Forbach und Zwiefalten zeigten 1997 mit ca. 10 % den geringsten Anteil an visuellen Schäden wie z. B. starker Kümmerwuchs, Kleinwuchs in Blatt und Sproß oder teilweise bis ganz abgestorbenen Blättern oder vertrocknete Pflanzen (**Abb. 3.7**). Bei dem Buchenökotyp Forbach wiesen sogar die Pflanzen, die dem Trockenstreß ausgesetzt waren, eine um 29 % geringere Schädigung als die Kontrollpflanzen auf. Bei den Pflanzen aus Zwiefalten zeigten die Trockenstreßpflanzen eine zwar um 67 % höhere Schädigung als die Kontrollpflanzen, jedoch war bei beiden der Anteil an visuellen Schäden recht gering. Der Ökotyp Conventwald wies mit 30-40 % die höchsten Prozentzahlen an visuellen Schäden. Die Ökotypen Überlingen und Ravensburg nahmen eine mittlere Stellung mit ca. 26 % bzw. 19 % Pflanzen mit visuellen Schäden ein.

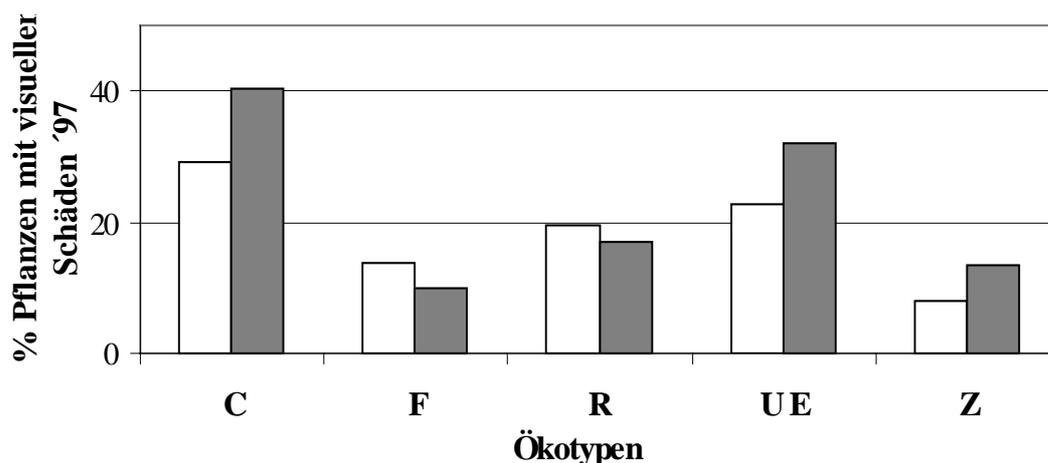


Abb. 3.7: Prozentanteil von Pflanzen mit visuellen Schäden 1997 für die verschiedenen Buchenökotypen auf der Kontrollfläche (weiße Balken) und der Trockenfläche (schraffierte Balken) am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten (n 80).

3.3 Blattfarbstoffe

3.3.1 Chlorophyllgehalt (a+b)

Die Chlorophyllgehalte (a+b) im Jahr 1997 der Blätter (**Abb. 3.8**) bewegten sich nach der bis in den Juni hineinreichenden Ergrünungsphase bei allen untersuchten Ökotypen der Trocken- und Kontrollfläche im Bereich zwischen 340 und 410 mg m⁻² (**Tab. 3.1**). Sie lagen damit etwas niedriger als bei Schattenblättern älterer Buchen (vgl. ca. 450 mg m⁻², LICHTENTHALER und RINDERLE 1988). Nur bei Buchen aus Überlingen, Zwiefalten und Ravensburg zeigten sich gegen Ende der 1997 ungewohnt langen Vegetationsperiode ein leichtes Absinken der Chlorophyllgehalte bei den Pflanzen der Trockenfläche gegenüber den Buchen der Kontrollfläche.

Die Gehalte an Chlorophyll a und b der Buchenblätter bewegten sich im Untersuchungsjahr 1998 bei allen untersuchten Buchenökotypen der Trocken- und der Kontrollfläche zwischen 250 und 390 mg m⁻² (**Tab. 3.1**). Sie lagen damit etwas niedriger als die Werte, die bisher bei Schattenblättern ausgewachsener Buchen ermittelt wurden (vgl. ca. 450 mg m⁻², LICHTENTHALER und RINDERLE 1988 und 390-550 mg m⁻², LICHTENTHALER et al. 1981). Bei Blattgeweben anderer grüner Pflanzen wie dem Tabak wurden Werte um die 300 mg m⁻² (SCHINDLER et al. 1994) und bei der Ergrünung etiolierter Gerstenkeimlingen nach 32 h Belichtung (BABANI und LICHTENTHALER 1996) zwischen 125-170 mg m⁻² Blattfläche ermittelt. Der Buchenökotyp Ravensburg sowie die Conventwald-Naturverjüngung zeigten bei den Trockenstreißpflanzen einen Anstieg des Chlorophyllgehalts pro Blattfläche gegenüber der Kontrollfläche. Der Gehalt an Chlorophyll a+b war 1998 sowohl bei den Bäumen der Kontrollfläche als auch bei denen der Trockenfläche um ca. 90 mg m⁻² geringer als 1997.

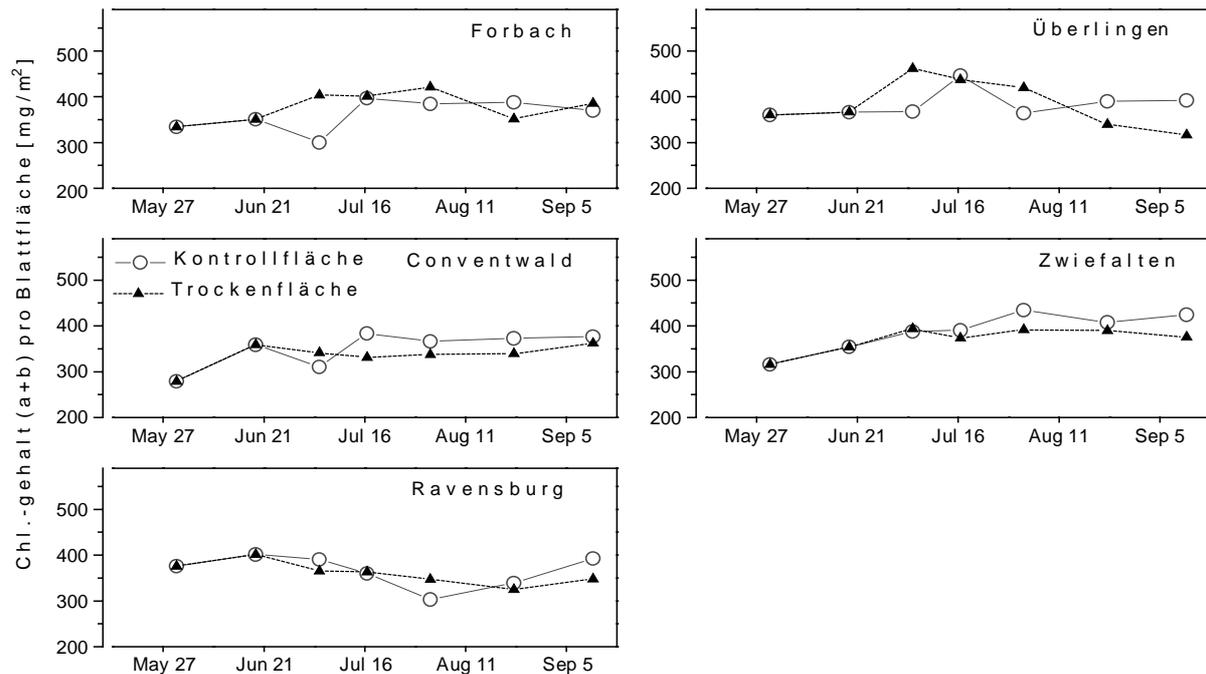


Abb. 3.8: Chlorophyllgehalt (a+b) pro Blattfläche bei den einzelnen Ökotypen der Buche im Verlauf der Vegetationsperiode 1997 auf der Kontrollfläche (offene Kreise) und der Trockenfläche (schwarze Dreiecke) am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg.

3.3.2 Verhältnis der Chlorophylle (a/b)

Das Verhältnis der Chlorophylle zueinander (a/b) war 1997 bei sämtlichen Pflanzen mit durchschnittlich 2,7 über die gesamte Vegetationsperiode sehr konstant (**Tab. 3.1**). Bei dem Verhältnis der Chlorophylle a/b zeigte sich 1998 kein Unterschied gegenüber 1997. Es erreichte 1998 bei allen Pflanzen im Schnitt einen Wert von $2,75 \pm 0,14$. Die für ausgesprochene Sonnenblätter der Buche typischen höheren a/b-Werte vom 2,9 – 3,4, wurden bei den untersuchten Jungpflanzen, die im Laufe des Tages immer wieder von älteren Buchen beschattet wurden, nicht erreicht. Dies ist ein Zeichen dafür, daß die am Standort auf Bodenhöhe der Jungpflanzen einfallende Lichtmenge im Laufe des Tages nicht lang genug zur Verfügung stand, um die typische Adaptation zu Sonnenblättern und Sonnentypchloroplasten von freistehenden Buchen auszulösen.

3.3.3 Verhältnis der Chlorophylle zu den Carotinoiden (a+b)/(x+c)

Das Verhältnis Chlorophylle zu Carotinoiden (a+b)/(x+c) der Buchenökotypen erreichte 1997 nach der Ergrünungsphase mit 5,0 bis 5,3 für Buchen typische Werte (LICHTENTHALER und RINDERLE 1988) und zeigte Anfang Oktober bei allen Gruppen ein deutliches Absinken im Vergleich zum Frühjahr (**Abb. 3.9**). Das Gewichtsverhältnis Chlorophylle zu Carotinoiden (a+b)/(x+c) lag 1998 mit Werten von 5,1 bis 5,9 bei für Buchen typischen Werten (LICHTENTHALER und RINDERLE 1988), die so auch bei anderen grünen Pflanzen gefunden wurden (SCHINDLER et al. 1994; BABANI und LICHTENTHALER 1996).

Tab. 3.1: Durchschnittswerte und Standardabweichungen (Stabw.) des Gesamtchlorophyllgehaltes (a+b) pro Blattfläche, der Verhältnisse 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 sowie von Juni bis September 1998.

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>Ravensburg</i>	357,1	37,7	2,76	0,10	5,15	0,19
<i>Überlingen</i>	391,3	32,6	2,74	0,13	5,17	0,22
<i>Zwiefalten</i>	408,5	20,5	2,74	0,15	5,20	0,20
Trockenfläche						
<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>Ravensburg</i>	349,7	16,0	2,79	0,10	5,25	0,41
<i>Überlingen</i>	394,5	63,4	2,69	0,13	5,11	0,63
<i>Zwiefalten</i>	384,5	9,5	2,69	0,08	5,22	0,28

1998	a+b [mg m⁻²]		a/b		(a+b)/(x+c)	
Kontrollfläche		Stabw.		Stabw.		Stabw.
<i>Conventwald</i>	273,8	91,0	2,78	0,09	5,10	0,32
<i>Forbach</i>	260,0	98,1	2,79	0,12	5,15	0,55
<i>Ravensburg</i>	257,2	73,9	2,66	0,13	5,88	0,74
<i>Überlingen</i>	316,9	112,6	2,80	0,14	5,11	0,40
<i>Zwiefalten</i>	280,1	98,1	2,87	0,57	5,39	0,60
<i>Naturverjüngung</i>	325,3	115,6	2,61	0,12	5,77	0,88
Trockenfläche						
<i>Conventwald</i>	272,7	121,7	2,76	0,08	5,18	0,24
<i>Forbach</i>	273,3	65,5	2,77	0,32	5,34	0,41
<i>Ravensburg</i>	321,7	131,5	2,74	0,10	5,49	0,36
<i>Überlingen</i>	307,8	84,9	2,93	0,81	5,58	0,93
<i>Zwiefalten</i>	298,4	112,6	2,63	0,33	5,23	0,68
<i>Naturverjüngung</i>	397,3	137,3	2,71	0,09	5,27	0,33

Es konnten nur sehr geringe Unterschiede der Meßergebnisse von 1997 und 1998 bei dem Verhältnis der Chlorophylle zu den Carotinoiden $(a+b)/(x+c)$ festgestellt werden. Bei den Werten für das $(a+b)/(x+c)$ -Verhältnis fällt auf, daß im Zuge der Ergrünung insbesondere bei den Ökotypen Forbach, Ravensburg und Zwiefalten die $(a+b)/(x+c)$ -Werte im Mai zunächst noch höher, zwischen 6,5 und 7,5, lagen und dann auf Werte zwischen ca. 5 und 5,5, die dem fertigen, funktionsfähigen Photosyntheseapparat entsprechen, absanken.

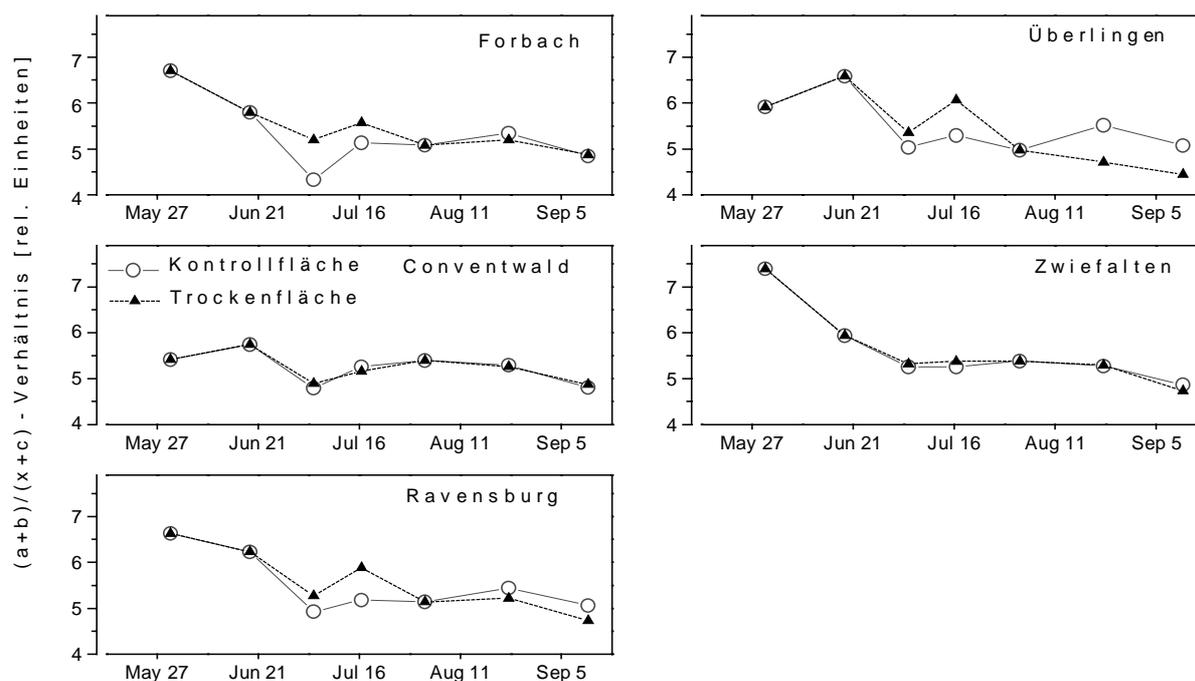


Abb. 3.9: Werte für das Gewichtsverhältnis der Chlorophylle zu den Carotinoiden $(a+b)/(x+c)$ bei den einzelnen Ökotypen der Buche im Verlauf der Vegetationsperiode 1997 auf der Kontrollfläche (offene Kreise) und der Trockenfläche (gefüllte Dreiecke) am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg.

3.4 CO₂/H₂O-Porometer-Messungen

3.4.1 Dunkelatmung und Nettphotosyntheserate

Im Jahr 1997 zeigten die Messungen mit dem CO₂/H₂O-Porometer (**Abb. 3.10**), daß alle Buchenökotypen auf der Trockenfläche bei $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, d.h. oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese bei $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, deutlich geringere Photosyntheseraten aufwiesen als die Buchen der Kontrollfläche. Die Einzelwerte streuten stark, da innerhalb der verschiedenen Buchenökotypen die 1996 gesetzten Einzelpflanzen einen ganz unterschiedlichen Anwachsungsgrad bzw. unterschiedliches Wachstum zeigten, was sich auch in einer entsprechend starken Schwankung der physiologischen Aktivität bei der Photosynthese niederschlug.

1998 wurden die Messungen mit dem Porometer bei Dunkelheit ($0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), unterhalb ($570 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und oberhalb ($1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) der Lichtsättigung der Photosynthese

durchgeführt (Abb. 3.11). Es zeigte sich, daß alle Gruppen auf der Trockenfläche bei Dunkelheit und unterhalb der Lichtsättigung der Photosynthese ($570 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) deutlich geringere Atmungs- bzw. Nettophotosyntheserate (P_N) aufwiesen, als die Buchen der Kontrollfläche. Auch oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese ($1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) konnte bei fast allen Buchenökotypen auf der Trockenfläche eine geringere Nettophotosyntheserate P_N (bei Bezug auf die Blattfläche) als bei den Pflanzen der Kontrollfläche festgestellt werden.

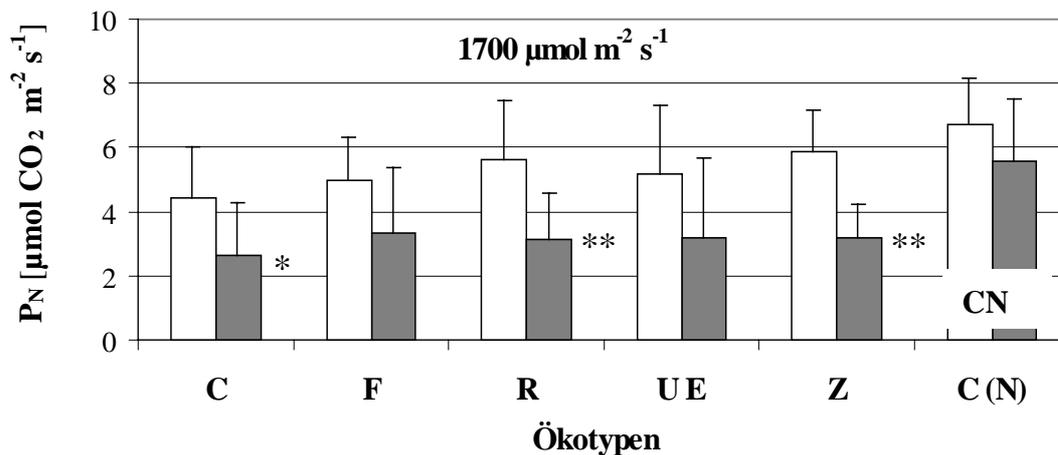


Abb. 3.10: Nettophotosyntheserate (P_N) oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese ($1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Mittelwerte für das Jahr 1997 über den Zeitraum von August bis Oktober. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 10$). Signifikante Unterschiede zu den jeweiligen Pflanzen der Kontrollfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$.

Im Jahr 1997 waren die Unterschiede der Photosyntheserate bei oder oberhalb der Lichtsättigung ($1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) zwischen den Trockenstreiß- und den Kontrollpflanzen noch deutlicher zu erkennen als im Jahr 1998. Maximale P_N -Werte erzielten in beiden Jahren die Bäume des Buchenökotyps Conventwald-Naturverjüngung (CN), wobei sich 1998 die Trockenheit kaum noch negativ auf die Nettophotosyntheserate auswirkte. Beim Buchenökotyp Ravensburg lag die P_N -Rate 1998 sogar geringfügig über jener der Kontrollfläche. Minimale Photosyntheseleistung sowohl auf der Kontroll- als auch auf der Trockenfläche wies im Jahr 1997 der Buchenökotyp Conventwald auf, offenbar ein Zeichen, daß diese 1996 gepflanzten Buchen 1997 noch schlecht angewachsen waren. Im Jahr 1998 besaß er zwar immer noch die geringste Photosyntheserate unter Trockenstreiß, erreichte aber relativ hohe Werte auf der Kontrollfläche (inzwischen besserer Anwachsungsgrad).

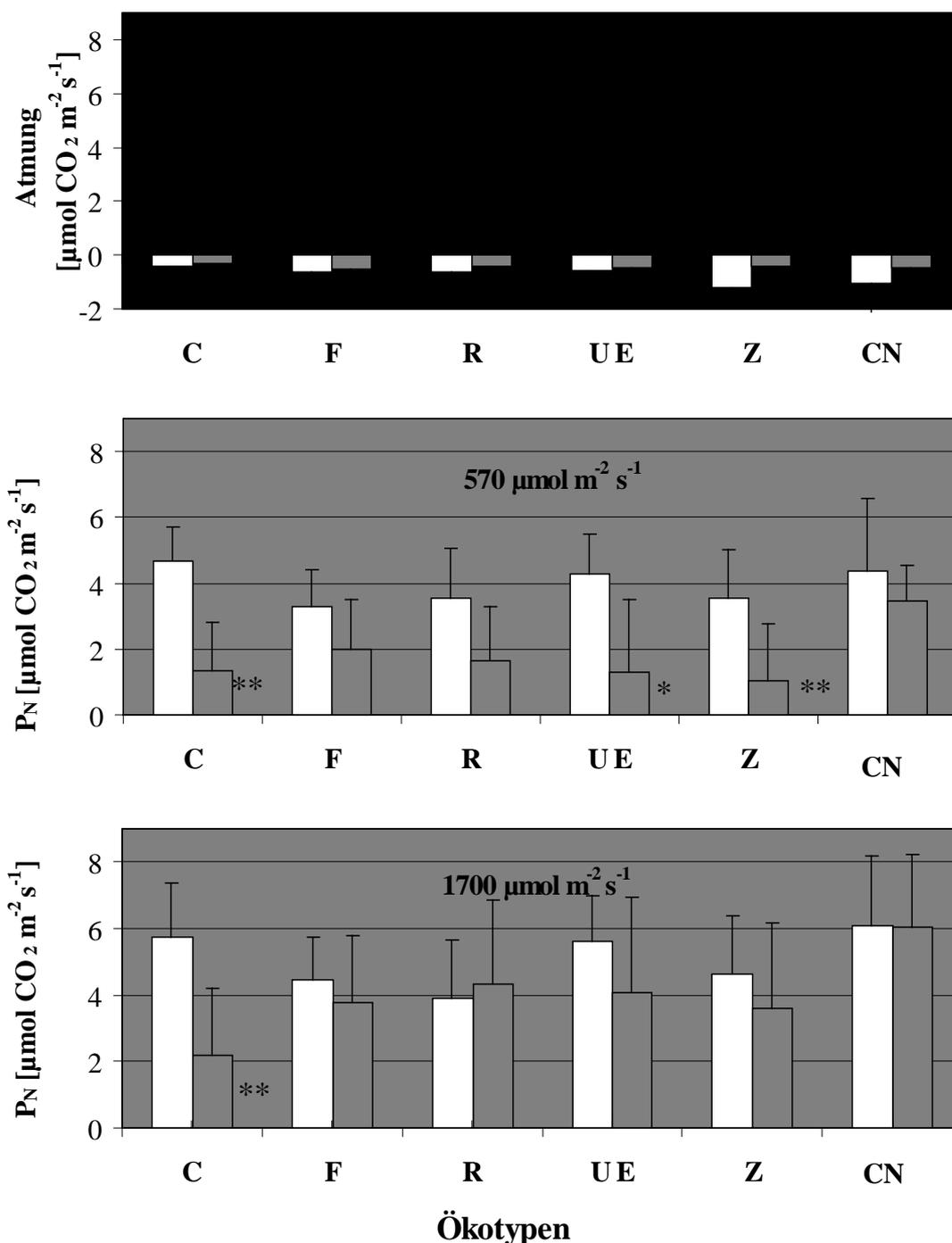


Abb. 3.11: Atmung im Dunkeln (negative Werte = CO_2 -Abgabe) und Nettophotosyntheserate P_N (positive Werte = CO_2 -Aufnahme) unterhalb und oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese (570 bzw. $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Mittelwerte für das Jahr 1998 über den Zeitraum von Juni bis September. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 10$). Signifikante Unterschiede zwischen Buchen der Kontroll- und Trockenfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$.

3.4.2 Transpirationsrate

Die ebenfalls mit dem Porometer gemessenen Transpirationsraten (E) korrespondierten weitestgehend mit den Werten der Nettophotosyntheseleistung (P_N). Die Messungen der Transpiration wurden unter den gleichen Lichtbedingungen wie die Photosynthesemessungen durchgeführt.

Im Jahr 1997 lagen bei den meisten Buchenökotypen die Transpirationsraten auf der Trockenfläche deutlich unter denen der Kontrollfläche. Eine Ausnahme stellte der Conventwald-Naturverjüngung (CN) dar, bei dem die Transpirationsrate der Trockenstreßpflanzen sogar größer war als die der Kontrollpflanzen (**Abb. 3.12**). Da diese Pflanzen jedoch bereits ein sehr tief wurzelndes Wurzelsystem und damit bessere Wasserversorgung als die frisch angepflanzten anderen Buchenökotypen hatten, sind die höhere Photosyntheseleistung und Atmung nicht verwunderlich.

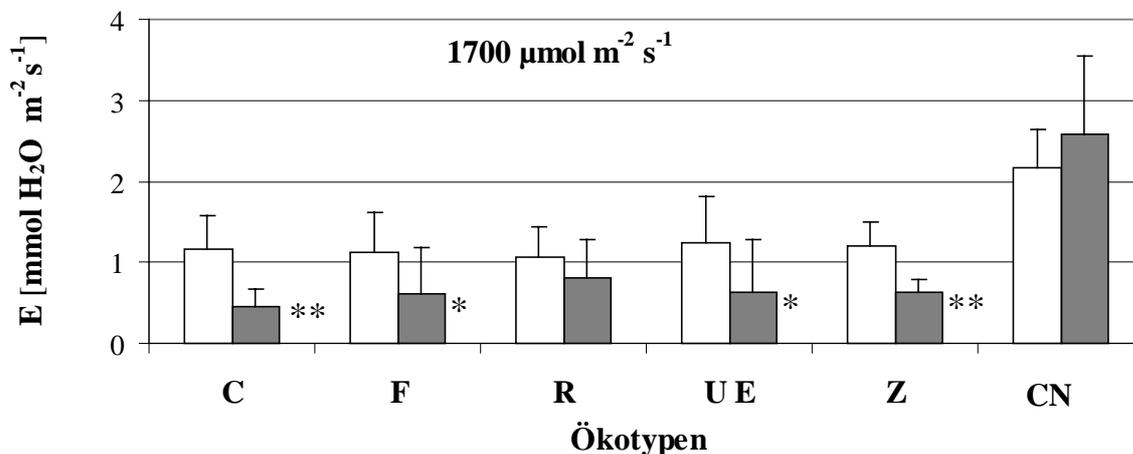


Abb. 3.12: Transpiration (E) oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese ($1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Mittelwerte für 1997 über den Zeitraum August bis Oktober. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 10$). Signifikante Unterschiede zwischen Kontrollfläche und Trockenfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$

1998 zeigten alle Gruppen auf der Trockenfläche bei Dunkelheit ($0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und bei $570 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ Lichtintensität deutlich geringere Transpirationsraten (E) als die Pflanzen der Kontrollfläche. Auch bei deutlicher Lichtsättigung der Photosynthese ($1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) konnte bei fast allen Ökotypen auf der Trockenfläche eine geringere Transpirationsrate (P_N) als bei den Pflanzen der Kontrollfläche festgestellt werden (**Abb. 3.13**). Eine Sonderstellung nahmen der Ökotyp Ravensburg und die Conventwald-Naturverjüngung ein. Beide wiesen 1998 unter Trockenstreß einen leichten Anstieg der Transpirationsrate gegenüber den Kontrollbuchen auf, wobei diese Tendenz im Vorjahr bereits bei der Naturverjüngung zu erkennen war.

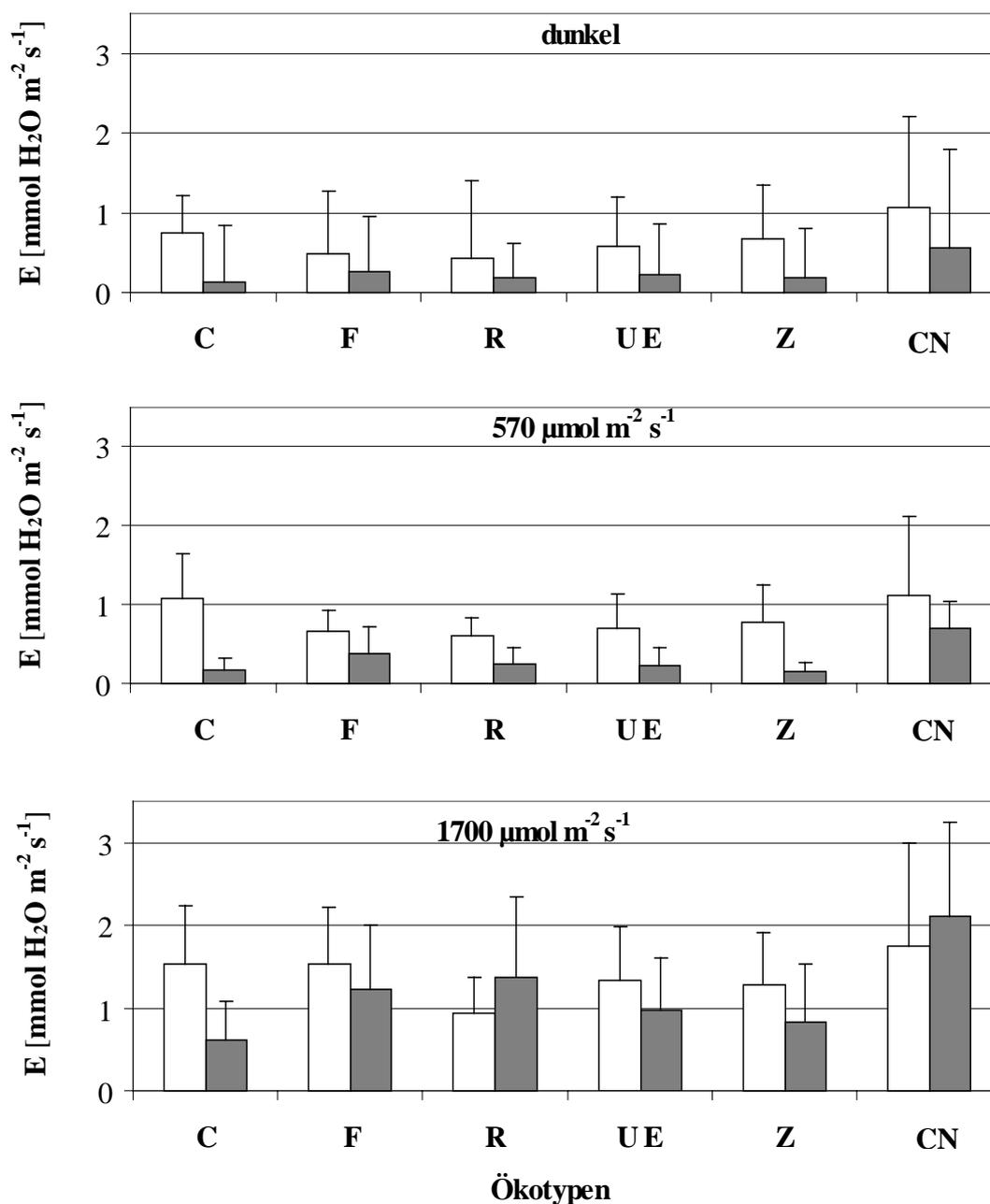


Abb. 3.13: Transpiration (E) im Dunkeln sowie unterhalb und oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese (570 bzw. $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Mittelwerte für 1998 über den Zeitraum Juni bis September. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald.-Naturverjüngung. ($n \geq 10$). Signifikante Unterschiede zwischen Kontrollfläche und Trockenfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$.

Eine besonders starke Erniedrigung der Transpiration zeigte sich in beiden Jahren beim Buchenökotyp Conventwald (C), der insgesamt auch die kleinsten Absolutwerte für E auf der Trockenfläche besaß. Die Conventwald-Naturverjüngung (CN) besaß hingegen in beiden Jah-

ren sowohl auf der Kontroll- als auch auf der Trockenfläche die jeweils größten Absolutwerte von G_s . Dies erklärt sich aus der offensichtlich wesentlich tieferen Bewurzelung der auf Stock stehenden Naturverjüngung im Vergleich zu den noch kurzen Wurzeln der 1996 neu angepflanzten anderen Buchenökotypen.

3.4.3 Stomatäre Leitfähigkeit für Wasser

Die Photosyntheseleistung wird wesentlich durch den Öffnungszustand der Stomata bestimmt, der als stomatäre Leitfähigkeit für Wasser (G_s) aus der Transpiration und der Differenz der Wassergehalte zwischen Blatt und Umgebungsluft berechnet werden kann. Die Werte für die stomatäre Leitfähigkeit für Wasser entsprachen sowohl 1997 als auch 1998 relativ gesehen jenen der Transpiration, d.h. mit deutlich niedrigeren Werten für die Pflanzen unter Trockenstreß. Eine Ausnahme konnte entsprechend der Transpiration 1997 bei der Conventwald-Naturverjüngung (CN) festgestellt werden. Hier lagen die Werte für die stomatäre Leitfähigkeit der Trockenstreßpflanzen ebenfalls leicht über jenen der Kontrollpflanzen (**Abb. 3.14**). Die stomatäre Leitfähigkeit (G_s) der Conventwald-Naturverjüngung der Kontroll- und Trockenfläche war mit $0,09 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ deutlich größer als jene der angepflanzten Jungpflanzen ($0,02\text{-}0,045 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) unabhängig von deren Ökotyp oder Standort auf der Versuchsfläche. Dies zeigt eine weitere Öffnung der Stomata bei den Pflanzen der Naturverjüngung an, was auf deren tiefer gehendes Wurzelsystem zurückzuführen ist.

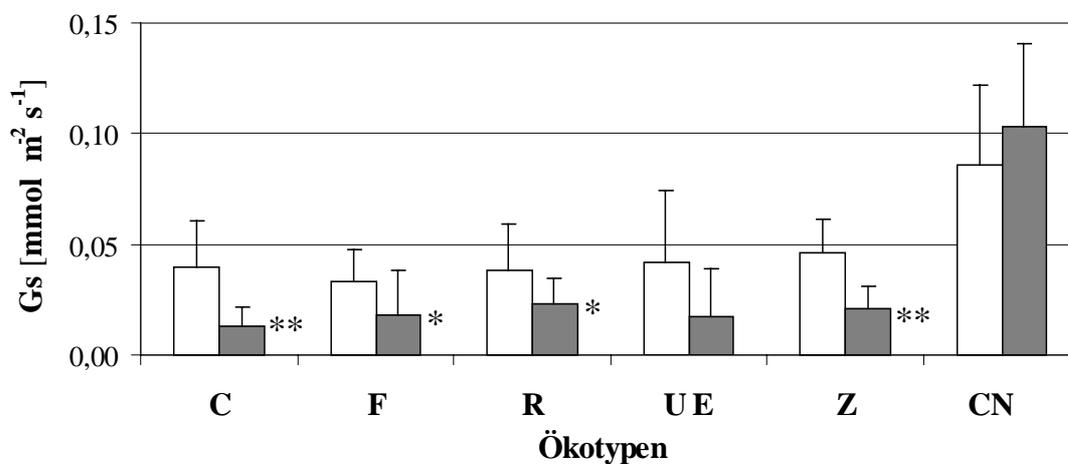


Abb. 3.14: Stomatäre Leitfähigkeit (G_s) oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese bei $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Mittelwerte für 1997 über den Zeitraum August bis Oktober. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 10$). Signifikante Unterschiede zwischen Kontroll- und Trockenfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$.

1998 lagen die Werte für die stomatäre Leitfähigkeit deutlich höher als im Vorjahr. Schon im Dunkeln waren diesen G_s -Werten zufolge (0 bis $0,05 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) die Stomata leicht geöffnet. Bei einer Lichtintensität von $570 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ änderte sich der Öffnungszustand der Sto-

mata nur unwesentlich. Erst bei $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ zeigten die Gs-Werte (Abb. 3.15) einen deutlichen Anstieg ($0,04$ bis $0,13 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), der auf ein volles Öffnen der Stomata hinwies.

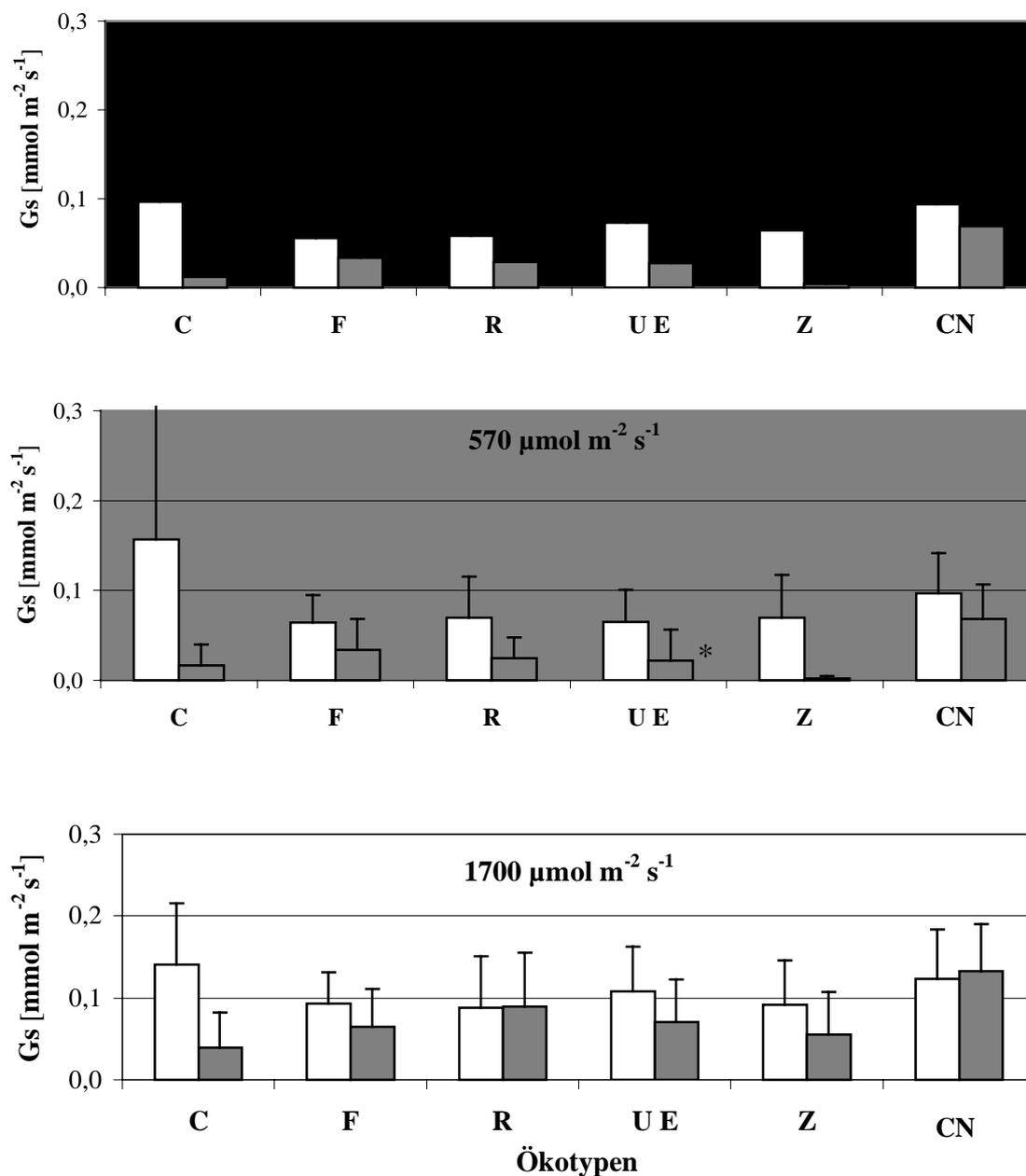


Abb. 3.15: Stomatäre Leitfähigkeit Gs im Dunkeln sowie unterhalb und oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese (570 bzw. $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Mittelwerte für 1998 über den Zeitraum Juni bis September. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 10$). Signifikante Unterschiede zwischen Buchen der Kontroll- und Trockenfläche mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von *: $p \leq 0,05$; **: $p \leq 0,01$.

3.4.4 Lineare Abhängigkeit der Photosyntheserate von der stomatären Leitfähigkeit

Anhand der linearen Abhängigkeit der Nettophotosynthese von der stomatären Leitfähigkeit kann man mit Hilfe der Steigung der Trendlinie und dem Bestimmtheitsmaß, eine Aussage über die Effektivität der Photosynthese in Bezug auf die Öffnungsweite der Stomata machen. Die Nettophotosynthese (P_N) und die stomatäre Leitfähigkeit (G_s) waren besonders bei niedrigen Werten in der Regel, insbesondere bei den Buchen der Trockenfläche, linear miteinander korreliert und meist deutlich erkennbar. Jedoch gab es 1997 auch Ausnahmen, insbesondere bei den Kontrollflächen von Conventwald C und CN, Ravensburg sowie Zwiefalten waren die G_s -Werte und die P_N -Raten nicht und bei Forbach nur wenig korreliert (**Abb. 3.16 a**).

Die mögliche lineare Abhängigkeit der Photosyntheserate (P_N) von der stomatären Leitfähigkeit (G_s) wurde 1997 (**Abb. 3.16 a und b**) sowie 1998 (**Abb. 3.17 a und b**) bei allen Buchenökotypen und der Conventwald-Naturverjüngung dargestellt. 1998 waren die Zusammenhänge zwischen P_N und G_s meist etwas deutlicher erkennbar, doch gab es auch hier zwischen verschiedenen Ökotypen Unterschiede (**Abb. 3.17 a und b**).

Es zeigte sich, daß 1997 die Steigung (a) der Trendlinie bei den Buchen der Trockenfläche geringer waren als die der Kontrollwerte (**Tab. 3.2**). Der Schnitt mit dem Y-Achsenabschnitt war durchgängig bei den Geraden der Werte der Kontrollbuchen geringer. Das Bestimmtheitsmaß zeigte bei den Buchenökotypen Forbach und Überlingen die höchsten Werte mit 0,429 bzw. 0,351 bei der Kontrolle sowie mit 0,839 bzw. 0,829 bei der Trockenfläche. Die Werte der anderen Buchenökotypen waren deutlich geringer mit Werten zwischen 0,001 und 0,310. Eine Ausnahme stellten die Trockenstreßwerte des Ökotyps Ravensburg dar, die mit 0,777 im Vergleich zu der Kontrollfläche sehr hoch lagen. Anhand dieser Werte aus der Trendlinie kann man schließen, daß die Buchenökotypen Forbach und Überlingen eine effektive Photosynthese schon bei geringen Stomataöffnungsweiten betreiben können als die anderen Ökotypen.

1998 waren die Unterschiede zwischen Kontroll- und Trockenfläche nicht mehr ganz so deutlich wie 1997. Die Steigung der Trendlinien war wie im Vorjahr bei den Werten der Kontrollfläche geringer als bei denen der Trockenfläche, wobei die Unterschiede geringer waren als 1997. Die Werte des Schnitts der Geraden mit der Y-Achse lagen ebenfalls wie im Vorjahr bei den Werten der Trockenfläche niedriger als bei der Kontrollfläche. Die Werte des Bestimmtheitsmaßes zeigten 1998 keine so großen Unterschiede wie 1997. Sie lagen bei allen Buchenökotypen bei der Kontrollfläche zwischen 0,201 und 0,796 und bei der Trockenfläche zwischen 0,175 und 0,891 bei der Messung mit der Lichtintensität der Photosynthese von $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

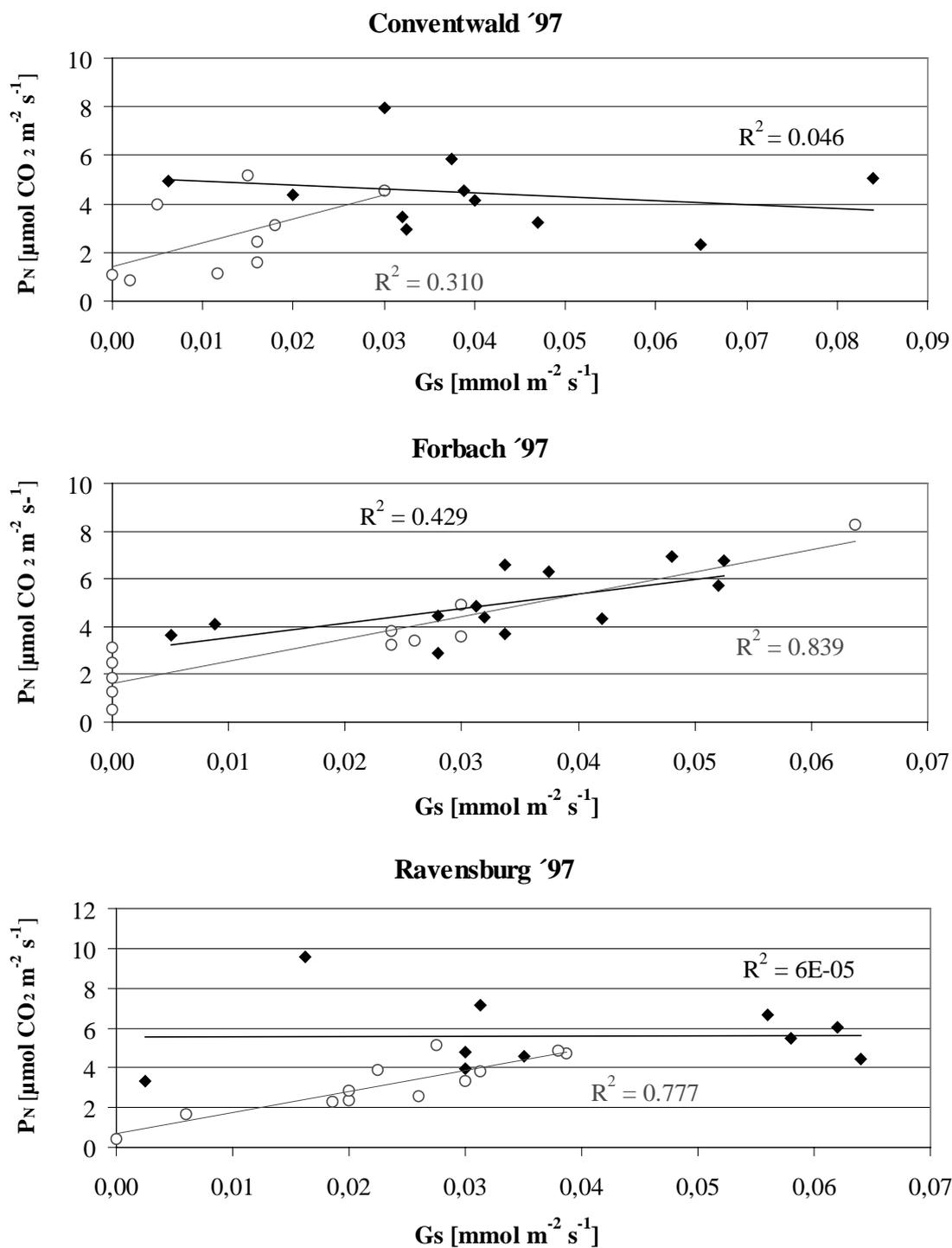


Abb. 3.16 a: Zusammenhang zwischen Photosyntheserate (P_N) und stomatärer Leitfähigkeit (G_s) dargestellt für 1997 bei den Buchenökotypen Conventwald, Forbach und Ravensburg. Kontrollfläche: schwarze Quadrate; Trockenfläche: offene Kreise. Die Messung erfolgte oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese bei $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ über den Meßzeitraum August bis Oktober 1997.

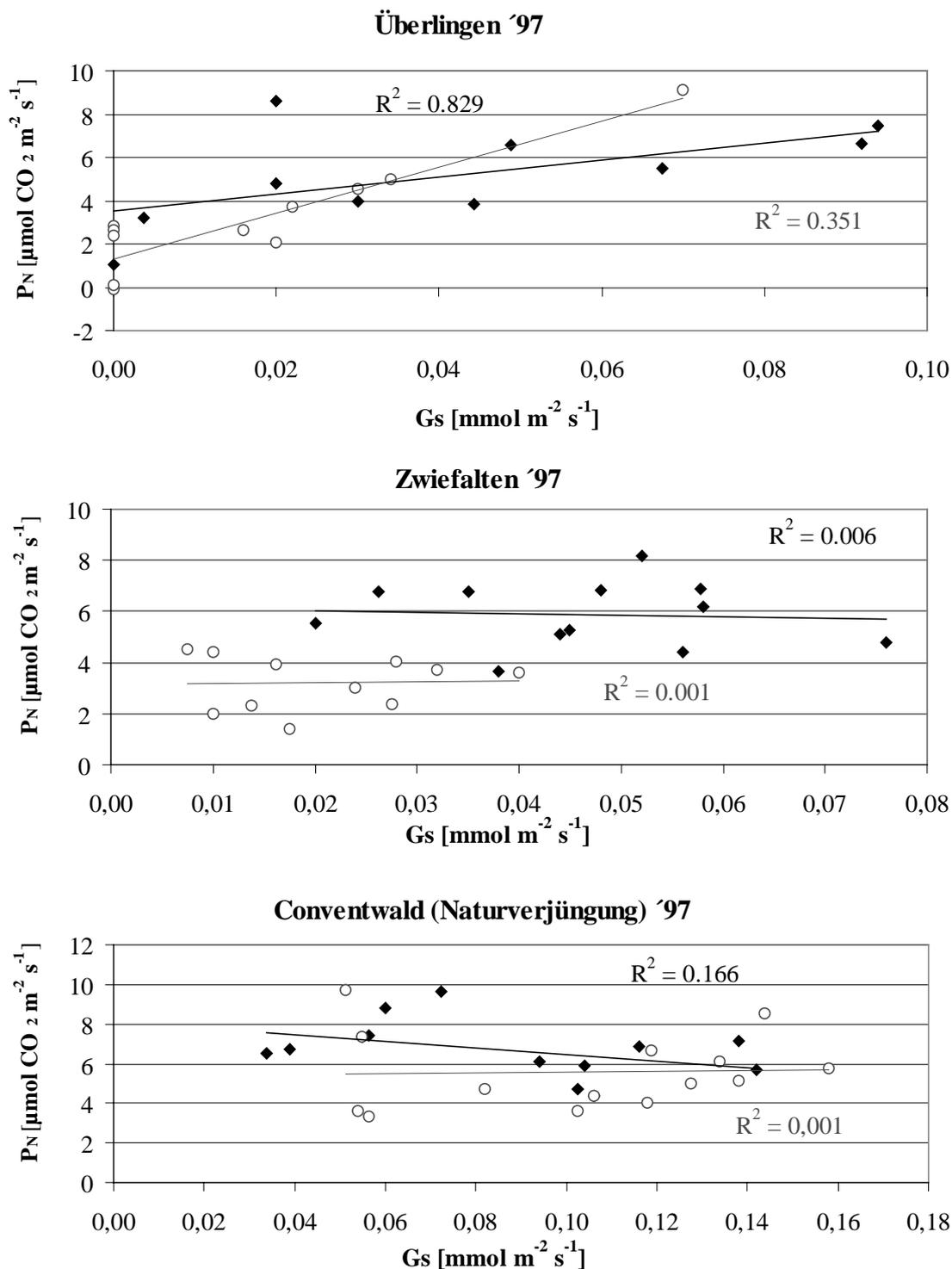


Abb. 3.16 b: Zusammenhang zwischen Photosyntheserate (P_N) und stomatärer Leitfähigkeit (G_s) dargestellt für 1997 bei den Buchenökotypen Überlingen, Zwiefalten und Conventwald-Naturverjüngung. Kontrollfläche: schwarze Quadrate; Trockenfläche: offene Kreise. Die Messung erfolgte oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese bei $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ über den Meßzeitraum August bis Oktober 1997.

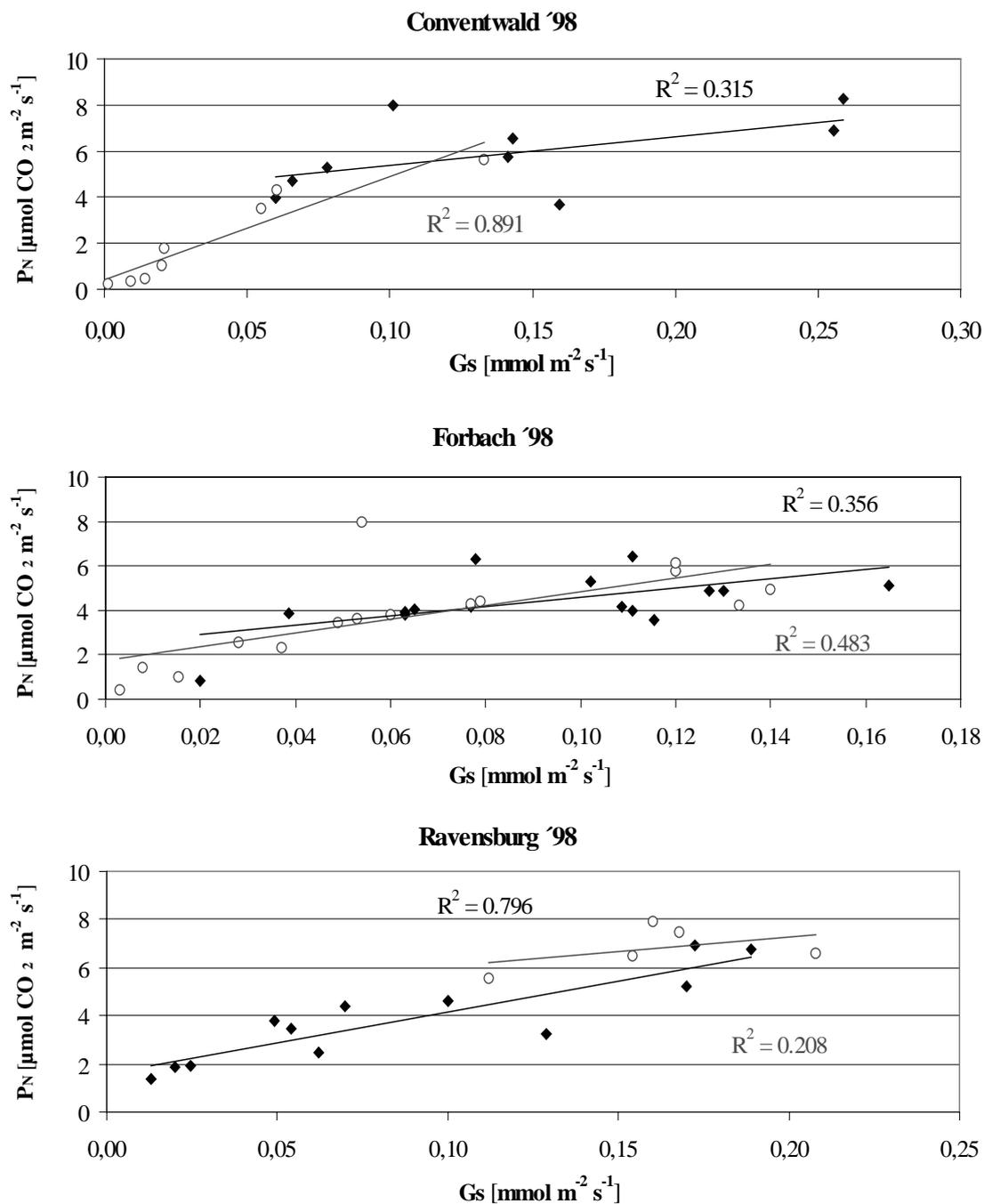


Abb. 3.17 a: Zusammenhang zwischen Photosyntheserate (P_N) und stomatärer Leitfähigkeit (G_s) dargestellt für 1998 bei den Buchenökotypen Conventwald, Forbach und Ravensburg. Kontrollfläche: schwarze Quadrate; Trockenfläche: offene Kreise. Die Messung erfolgte bei einer Lichtsättigung der Photosynthese von $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ über den Meßzeitraum Juni bis September 1998.

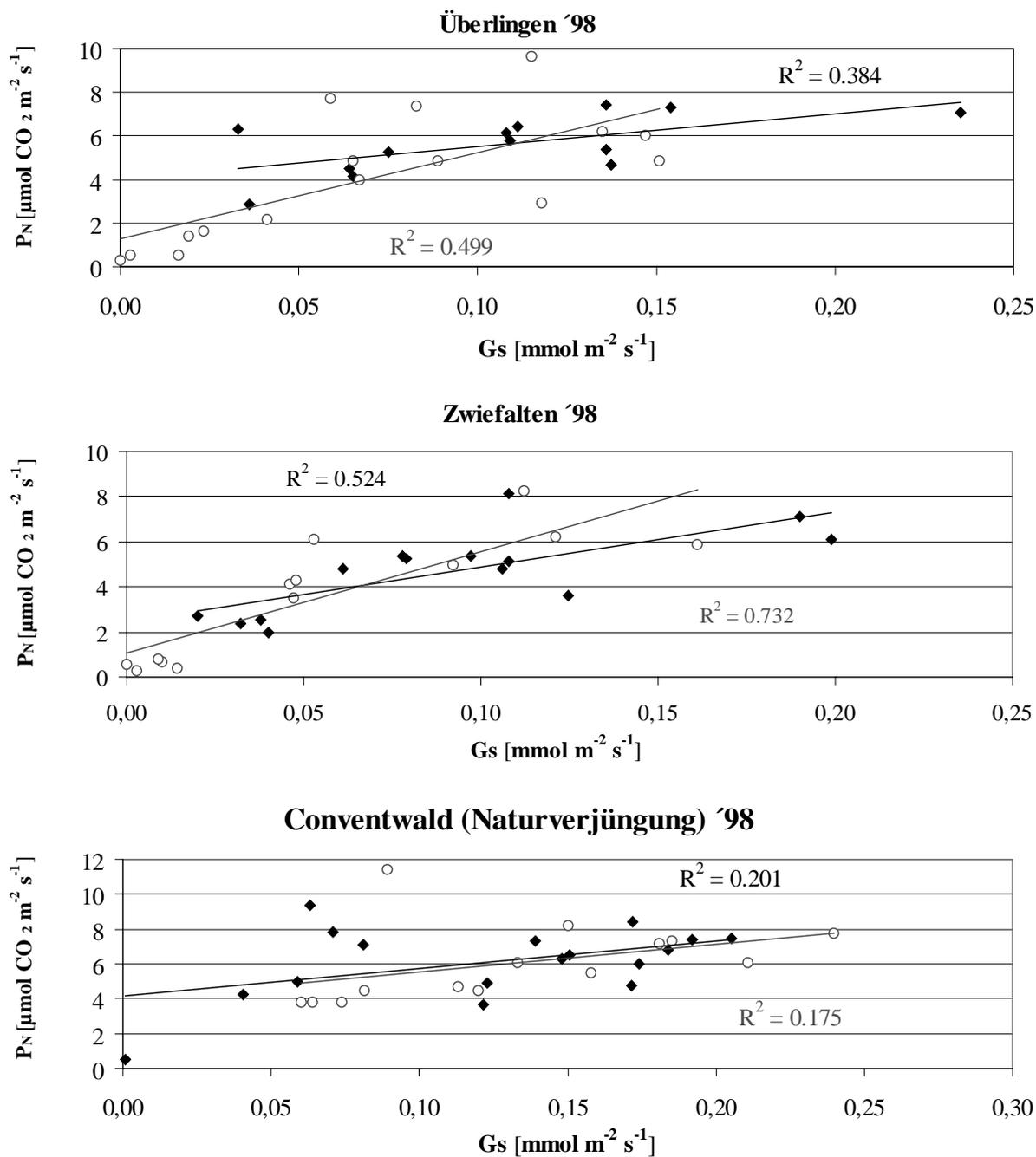


Abb. 3.17 b: Zusammenhang zwischen Photosyntheserate (P_N) und stomatärer Leitfähigkeit (G_s) dargestellt für 1998 bei den Buchenökotypen Conventwald, Forbach und Ravensburg. Kontrollfläche: schwarze Quadrate; Trockenfläche: offene Kreise. Die Messung erfolgte bei einer Lichtsättigung der Photosynthese von $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ über den Meßzeitraum Juni bis September 1998.

Tab. 3.2: Steigung (a), Schnittpunkt mit der Y-Achse (b) und Bestimmtheitsmaß (r^2) der Trendlinie der Korrelation der Photosynthese (P_N) mit der stomatären Leitfähigkeit (G_s) der Buchen der Kontrollfläche (K) und der Trockenfläche (T). C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung.

1997		C		F		R		UE		Z		CN	
		K	T	K	T	K	T	K	T	K	T	K	T
1700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	a	-16,036	97,262	61,115	92,677	0,678	107,14	39,622	105,5	-6,250	3,505	-16,566	1,655
	b	5,082	1,433	2,947	1,647	5,580	0,668	3,499	1,327	6,157	3,131	8,126	5,393
	r^2	0,046	0,310	0,429	0,839	6E-0,5	0,777	0,351	0,829	0,006	0,001	0,166	0,001
1998		C		F		R		UE		Z		CN	
		K	T	K	T	K	T	K	T	K	T	K	T
dunkel	a	2,483	6,602	14,100	-4,217	2,282	1,939	-2,625	5,066	10,841	-6,733	-0,216	-3,644
	b	-0,666	-0,360	-1,400	-0,355	-0,541	-0,492	-0,397	-0,616	-1,795	-0,388	-0,557	-0,215
	r^2	0,387	0,314	0,447	0,533	0,110	0,078	0,181	0,496	0,246	0,007	0,001	0,510
570 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	a	1,372	50,803	18,005	38,137	21,501	61,216	26,264	60,253	21,481	-248,780	38,163	26,006
	b	0,078	0,597	1,783	0,571	1,722	-0,193	2,085	-0,725	1,902	1,228	0,222	1,250
	r^2	0,025	0,636	0,206	0,791	0,339	0,823	0,585	0,912	0,581	0,168	0,510	0,725
1700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	a	12,424	45,014	20,916	30,971	25,881	36,268	15,178	39,368	24,259	45,175	15,612	15,981
	b	4,145	0,406	2,488	1,740	1,564	1,060	3,999	1,279	2,450	1,052	4,172	3,912
	r^2	0,315	0,891	0,356	0,483	0,796	0,862	0,384	0,499	0,524	0,732	0,201	0,175

3.4.5 Wassernutzungskoeffizient (WUE)

Der Wassernutzungskoeffizient (WUE = water use efficiency) ist ein Maß für die Effizienz der Wassernutzung bei der Photosynthese. Er wird berechnet als Quotient der Nettophotosynthese P_N zur Transpiration E .

WUE 1997: Im Jahr 1997 lag der Wassernutzungskoeffizient bei allen untersuchten Buchenökotypen im Schnitt zwischen 4 und 6 mit Ausnahme der Conventwald-Naturverjüngung, deren Werte deutlich unterhalb von 4 lagen (**Abb. 3.18**). Dies ergab sich aus der geringeren Transpiration der neu angepflanzten Ökotypen. Es zeigte sich, daß Trockenstreßbedingungen bei den Buchenökotypen Conventwald, Forbach und Überlingen den Wassernutzungskoeffizienten wie zu erwarten erhöhten. Beim Ökotyp Zwiefalten war die Werte gleich und bei den Ökotypen Ravensburg und Conventwald-Naturverjüngung im Trockenstreß erniedrigt.

Im Vergleich zur Kontrollfläche zeigte sich 1997 besonders bei den Ökotypen Conventwald, Überlingen und Ravensburg über drei Meßperioden (August, September, Oktober) hinweg ein deutlicher Anstieg in der prozentualen WUE auf der Trockenfläche. Dies bedeutet, daß bei gleicher Photosynthese weniger Wasser durch Transpiration verloren ging (**Abb. 3.19**).

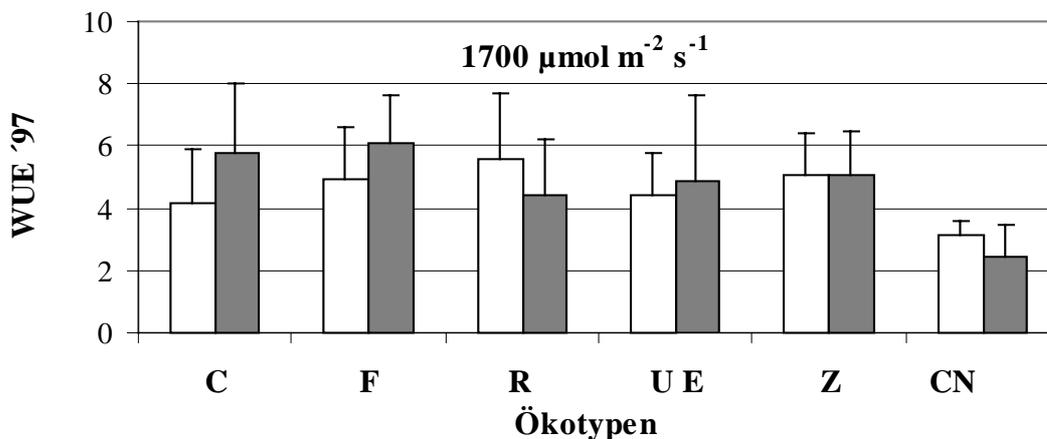


Abb. 3.18: Wassernutzungskoeffizient (WUE) oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese ($1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für die verschiedenen Buchenökotypen im Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Mittelwerte für 1997 über den Zeitraum August bis Oktober. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 10$). *: Signifikante Unterschiede mit der Irrtumswahrscheinlichkeit von $p \leq 0,05$.

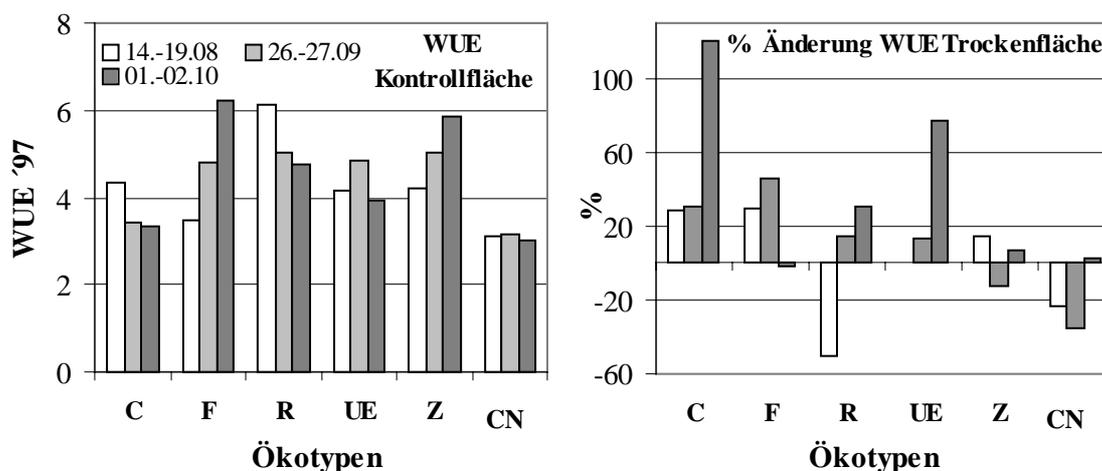


Abb. 3.19: Wassernutzungskoeffizient (WUE) 1997 ermittelt bei allen Ökotypen der Buche während drei aufeinanderfolgender Meßperioden (links) und dazu die prozentuale Änderung bei Trockenstreß für die Pflanzen der Trockenfläche (rechts). Meßperiode: 14.-19.8.97 (weiße Balken); 26.-27.9.97 (graue Balken) und 1.-2.10.97 (schraffierte Balken). C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung.

WUE 1998: Der Wassernutzungskoeffizient lag für alle untersuchten Pflanzen 1998 im Schnitt bei Werten um 4 (**Abb. 3.20**). Dieser Mittelwert war jedoch großen Schwankungen unterworfen, besonders bei den Pflanzen auf der Trockenfläche. Es fiel auf, daß beim Buchenökotyp Überlingen Trockenstreß den Wassernutzungskoeffizienten reduziert und daß, wie schon im Vorjahr beim Ökotyp Forbach und auch bei Ravensburg, unter Trockenstreß sogar eine bessere Wassernutzung angezeigt wurde. Diese Unterschiede traten sowohl bei

Photosynthesemessungen bei einer Quantenstromdichte (PAR) von $570 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ als auch bei $1700 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese) auf.

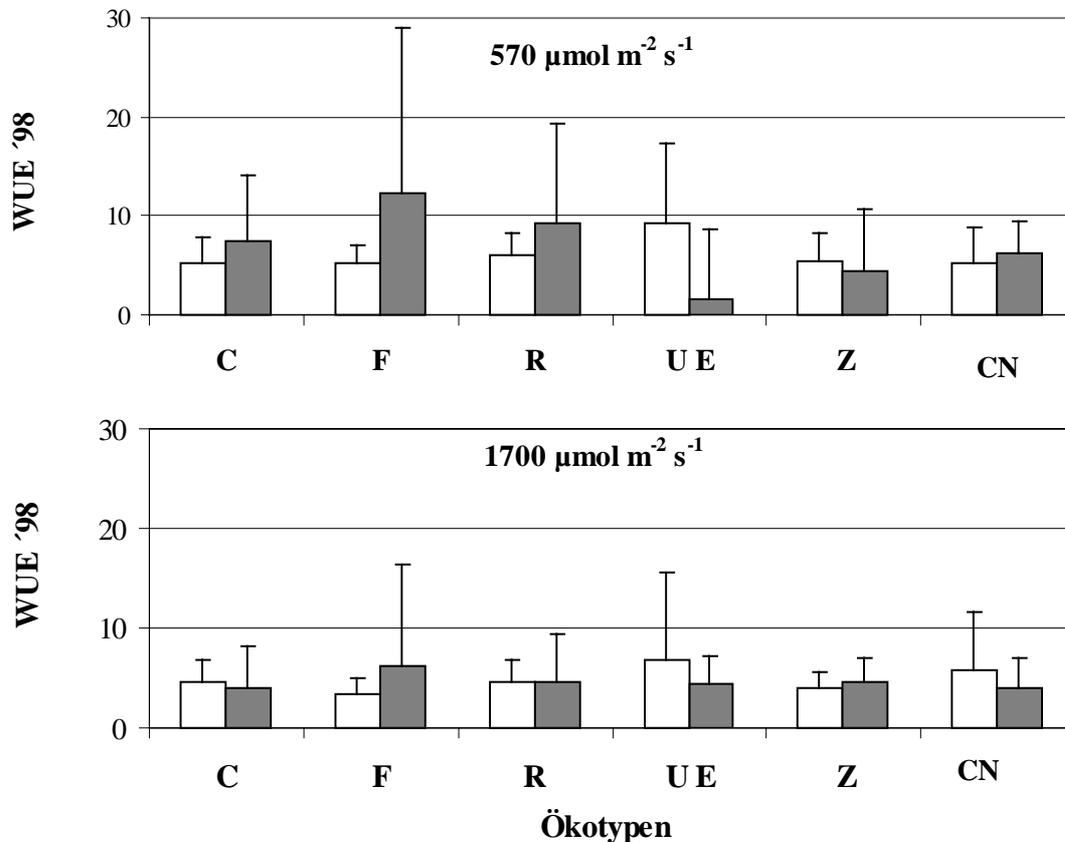


Abb. 3.20: Wassernutzungskoeffizient (WUE) 1998 gemessen unterhalb und oberhalb der Lichtsättigung der Photosynthese (570 bzw. $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) für die verschiedenen Buchenökotypen im Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. Mittelwerte für 1998 über den Zeitraum Juni bis September. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 10$). Wegen der starken Streuung der Einzelwerte bei den untersuchten Pflanzen innerhalb eines Ökotyps waren keine signifikanten Unterschiede ermittelbar.

3.4.6 Photosyntherate bezogen auf Gesamtchlorophyll

Die Photosyntheseintensität P_N wurde zuvor immer auf eine Blattflächeneinheit bezogen. Da jedoch die Chlorophyllgehalte pro Blattflächeneinheit bei Streßeinwirkung häufig erniedrigt sind, ist es angebracht die Photosynthesleistung auch mit Bezug auf Chlorophyll zu vergleichen. Bei der Photosyntherate bezogen auf Gesamtchlorophyll (a+b) (**Abb. 3.21**) waren für alle Buchenökotypen die Werte 1997 auf der Trockenfläche deutlich niedriger als jene auf der Kontrollfläche. Dies zeigt exemplarisch die Messung vom 15. August 1997. Die photosynthetische Nutzung des Sonnenlichtes war bei Bezug auf Chlorophyll somit unter Trockenstreß stark vermindert. Die beste Photosyntheseleistung pro Chlorophyllgehalt zeigte bei der Kontrollfläche der Buchenökotyp Ravensburg, dessen Werte jedoch bei Trockenstreß auf ähnlich niedrige Werte wie bei den anderen Buchenökotypen absanken. Für 1998 konnten keine Werte für die Nettophotosynthese pro Chlorophyll berechnet werden, da aus Zeitgründen die

Photosynthese- und Chlorophyllmessungen nicht zum gleichen Zeitpunkt an denselben Objekten durchgeführt werden konnten.

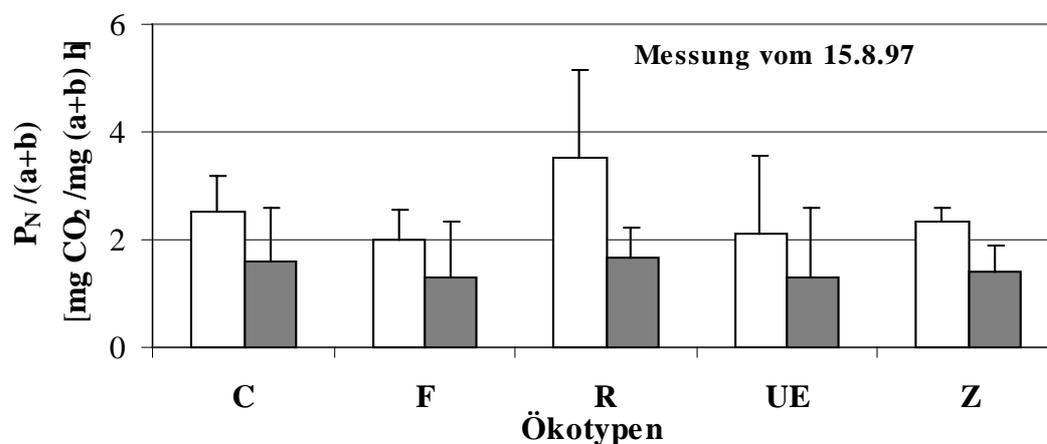


Abb. 3.21: Photosyntheserate (P_N) pro Gesamtchlorophyll (a+b) bei den verschiedenen Ökotypen der Buche 1997 am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. (n = 3). Meßdaten vom 15. August 1997. Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten.

3.5 Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetiken

Parallel zu den Messungen des CO_2 - und H_2O -Gaswechsels mit dem $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Porometer wurden die Induktionskinetiken der Chlorophyllfluoreszenz (Kautsky-Effekt) gemessen, die Aussagen über die photochemische Lichtquantennutzung und die Funktionsfähigkeit des photosynthetischen Elektronentransports erlauben (siehe Übersicht LICHTENTHALER und RINDERLE 1988). Generell kann hier schon vorab gesagt werden, daß die Induktionskinetiken und die einzelnen Chlorophyllfluoreszenzparameter sowohl im Untersuchungsjahr 1997 als auch 1998 keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Buchenökotypen zeigten. Auch traten keine signifikanten Unterschiede zwischen Kontroll- und Trockenfläche auf.

3.5.1 Rfd-Werte im 690 und 735 nm-Maximum der Chlorophyllfluoreszenz

Das Verhältnis (Fd/Fs) der variablen Chlorophyllfluoreszenz (Rfd-Werte gemessen bei 690 und 735 nm), die auf der Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetik beruhen, sind ein Maß für die photosynthetische Lichtquantennutzung, die Aktivität des photosynthetischen Elektronentransports und der allgemeinen Photosyntheseaktivität der Blätter. Insgesamt lagen die Rfd-Werte 1997 im 690 nm-Maximum der Chlorophyllfluoreszenz, die als Maß für den photosynthetischen Elektronentransport um Photosystem II und die photosynthetische Lichtquantennutzung gelten und bei offenen Stomata ein Maß für die maximale photosynthetische CO_2 -Assimilation darstellen (LICHTENTHALER und RINDERLE 1988, BABANI und LICHTENTHALER 1996), in dem zu erwartenden Bereich von 2,5 bis 3,5 (**Abb. 3.22, oben**) (RINDERLE 1990). Im 735 nm-Maximum der Chlorophyllfluoreszenz lagen die Rfd-Werte zwischen 2,0 und 3,0 (**Abb. 3.23, oben**) und damit erwartungsgemäß niedriger als bei 690 nm, was für einen funktionsfähigen Photosyntheseapparat typisch ist (RINDERLE 1990).

Der Vergleich der Rfd 690-Werte zwischen den Monaten Juni-Juli und August 1997 ergab für den August durchgehend eine leichte Abnahme der Werte bei Buchenökotypen der Trockenfläche (**Abb. 3.24**). Während die Rfd 690-Werte sonst überall bei durchschnittlich 3,2 lagen, sanken sie bei der Trockenfläche in dem sehr trocken-warmen August auf Durchschnittswerte von 2,5 oder darunter ab, insbesondere bei den Buchenökotypen Forbach, Ravensburg und Überlingen. Dieses Absinken der Rfd-Werte im August 1997 zeigt eine Störung der photochemischen Lichtquantennutzung im Trockenstreß, die auf eine teilweise Schädigung des photosynthetischen Apparates (z. B. durch Photoinhibition) hinweist.

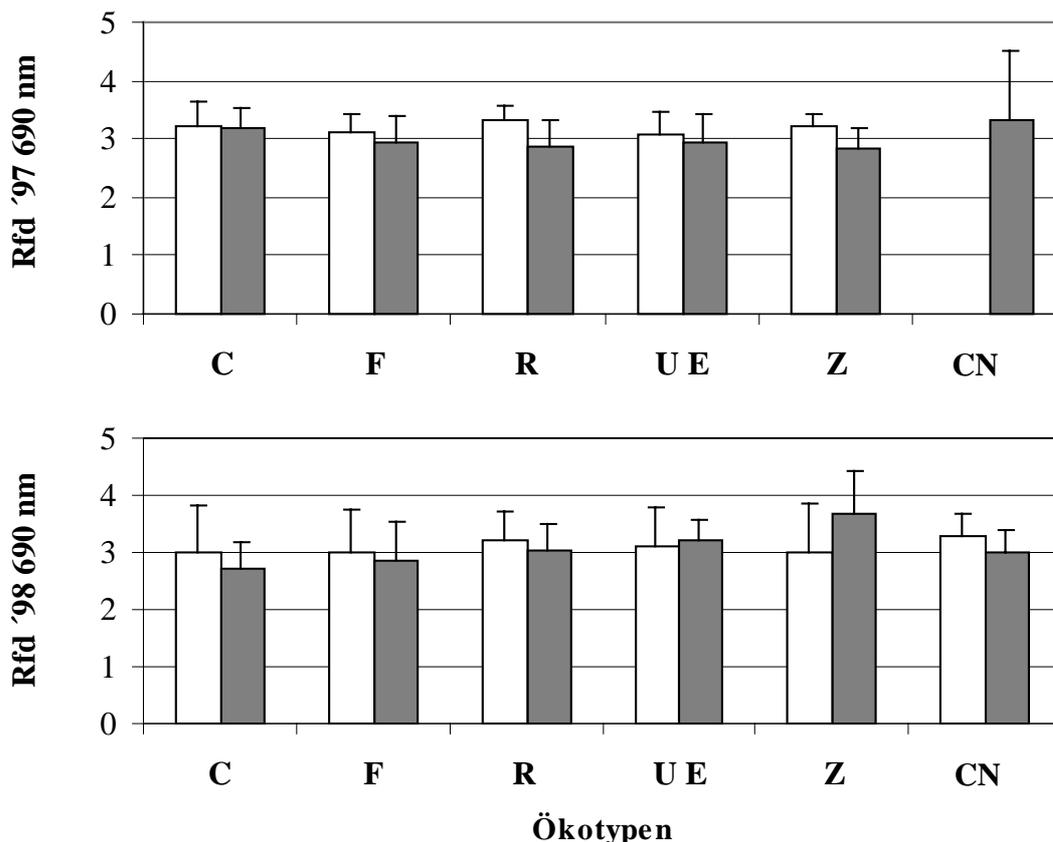


Abb. 3.22: Rfd-Werte bei 690 nm (Rfd = Ratio fluorescence decrease) für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg 1997 (oben) und 1998 (unten). Mittelwerte über den Meßzeitraum Juni bis September Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 8$). Es waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Buchen der Kontroll- und Trockenfläche bei Mittlung aller Werte ermittelbar. Im trockenen August 1997 traten jedoch Unterschiede auf (siehe Abb. 3.24).

Auch der 1998 wiederholte Trockenstreß brachte keine wesentlichen Unterschiede in den Rfd-Werten im Vergleich zu den Kontrollbuchen. Insgesamt lagen die Rfd-Werte 1998 im 690 nm-Maximum der Chlorophyllfluoreszenz in dem zu erwartenden Bereich von 2,5 bis 3,5 (**Abb. 3.22, unten**) (LICHTENTHALER und RINDERLE 1988; RINDERLE 1990, BABANI und LICHTENTHALER 1996). Im 735 nm-Maximum der Chlorophyllfluoreszenz lagen sie wie er-

wartet etwas niedriger zwischen 2,0 und 3,0 (**Abb. 3.23, unten**) (LICHTENTHALER und RINDERLE 1988, RINDERLE 1990).

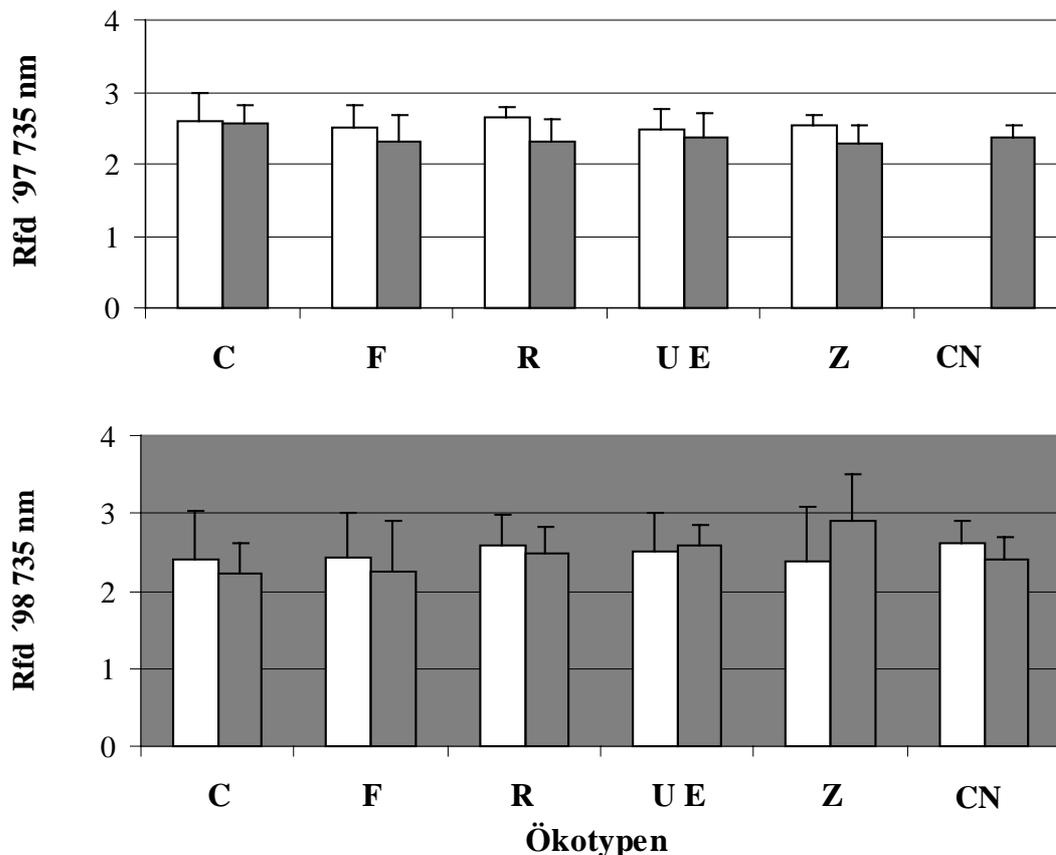


Abb. 3.23: Rfd-Werte bei 735 nm (Rfd = Ratio fluorescence decrease) für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg 1997 (oben) und 1998 (unten). Mittelwerte über den Meßzeitraum Juni bis September Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 8$). Es waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Buchen der Kontroll- und Trockenfläche bei Mittlung aller Werte ermittelbar. Im trockenen August 1997 traten jedoch Unterschiede auf (siehe Abb. 3.24).

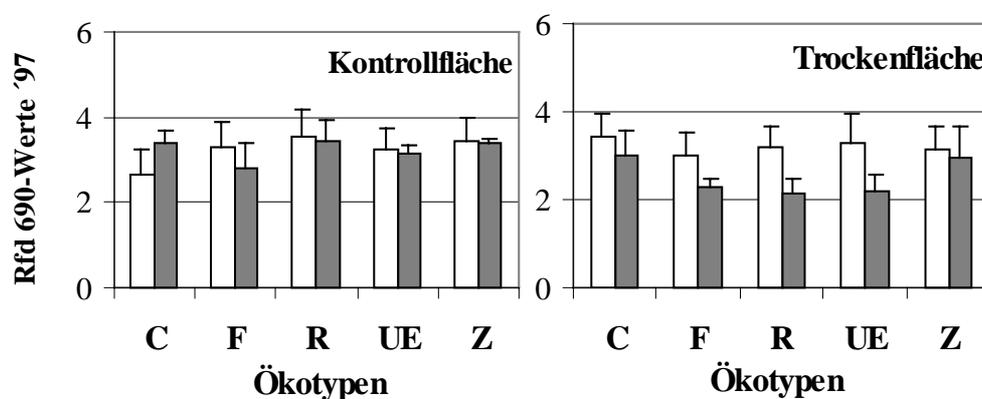


Abb. 3.24: Rfd 690 - Werte der Kontrollfläche (links) und Trockenfläche (rechts) bei den einzelnen Buchenökotypen im Juni bis Juli (weiße Balken) und im darauffolgenden sehr trocken-warmen August des Jahres 1997 (schraffierte Balken) am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten.

3.5.2 Verhältnis der maximalen Quantenausbeute von Photosystem II F_V/F_0 im 690 und 735 nm-Maximum der Chlorophyllfluoreszenz

Die Mittelwerte für das Verhältnis der maximalen Quantenausbeute F_V/F_0 im 690 nm-Maximum sowie im 735 nm-Maximum der Chlorophyllfluoreszenz (**Abb. 3.25, oben; Abb. 3.26, oben**), ein Indikator für die Funktionsfähigkeit von Photosystem II (KITJIMA und BUTLER 1975, LICHTENTHALER und RINDERLE 1997), lag bei allen Ökotypen in der Meßperiode 1997 als auch 1998 im Bereich gesunde Pflanzen. Unterschiede zwischen Kontroll- und Trockenfläche traten im Mittelwert nicht auf. Man muß hier feststellen, daß die F_V/F_0 -Werte deutlich weniger aussagekräftig sind als die Rfd-Werte bei 690 nm.

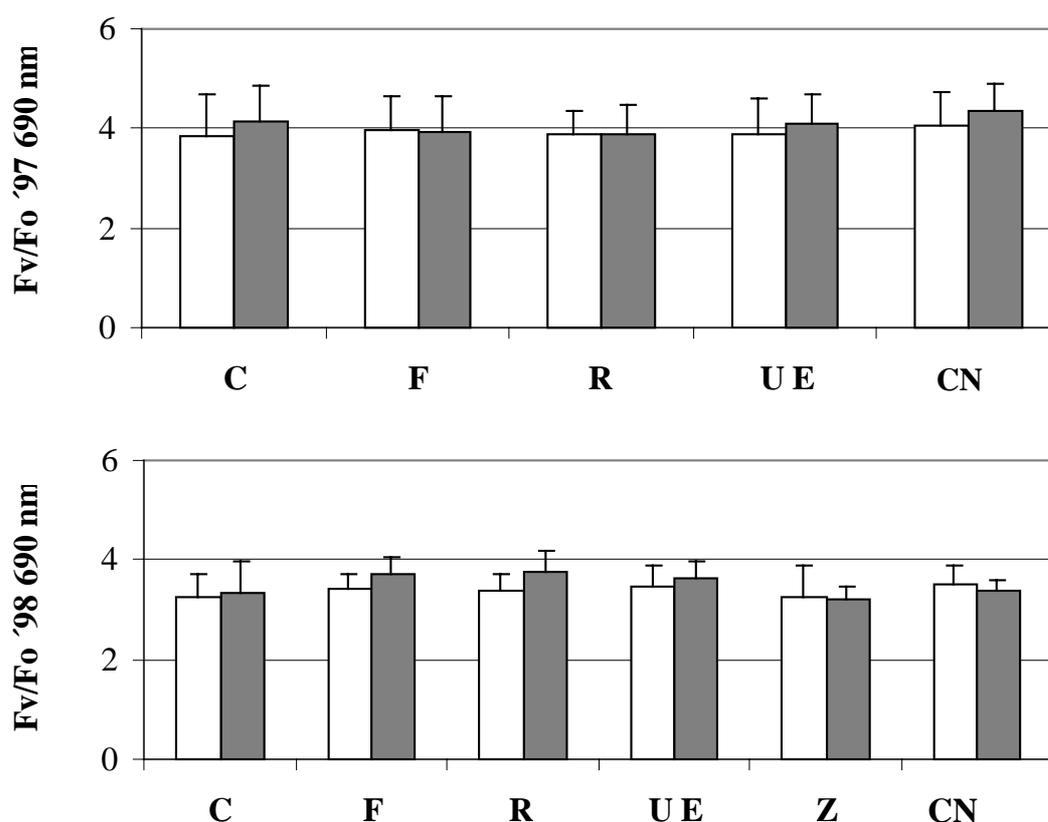


Abb. 3.25: Maximale Quantenausbeute von Photosystem II (F_V/F_0) bei 690 nm für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg 1997 (oben) und 1998 (unten). Mittelwerte über den Meßzeitraum Juni bis September Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 8$). Zwischen Kontrollfläche und Trockenfläche waren keine signifikanten Unterschiede ermittelbar.

3.5.3 Streß-Adaptionsindex A_p

Der Streß-Adaptationsindex A_p wird ebenfalls aus den Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskinetiken ermittelt. In die Berechnung gehen die Rfd-690- und die Rfd-735-Werte ein. Je höher die A_p -Werte desto leistungsfähiger und besser streßangepaßt ist der Photosyntheseapparat der untersuchten Blätter und Pflanzen (LICHTENTHALER und RINDERLE 1988). Die A_p -Werte waren 1997 (**Abb. 3.27, oben**) bei allen Buchenökotypen am Standort Con-

ventwald relativ niedrig mit Werten zwischen 0,14 und 0,16. Der Streß-Adaptationsindex Ap besaß auch 1998 (**Abb. 3.27, unten**) bei allen Buchenökotypen relativ niedrige Werte zwischen 0,12 und 0,16. Dies deutet darauf hin, daß nicht nur die unter Wasserausschluß gehaltenen Pflanzen, sondern auch die Kontrollpflanzen wie bereits schon im Jahr 1997 beobachtet, 1998 wiederum unter teilweisem Wasserstreß standen. Andererseits sind die Ap-Werte bei Schattenpflanzen und Schattenblättern, die nicht einem kombinierten Licht-, Hitze- und Wasserstreß ausgesetzt sind, deutlich niedriger als bei Sonnen-exponierten Blättern.

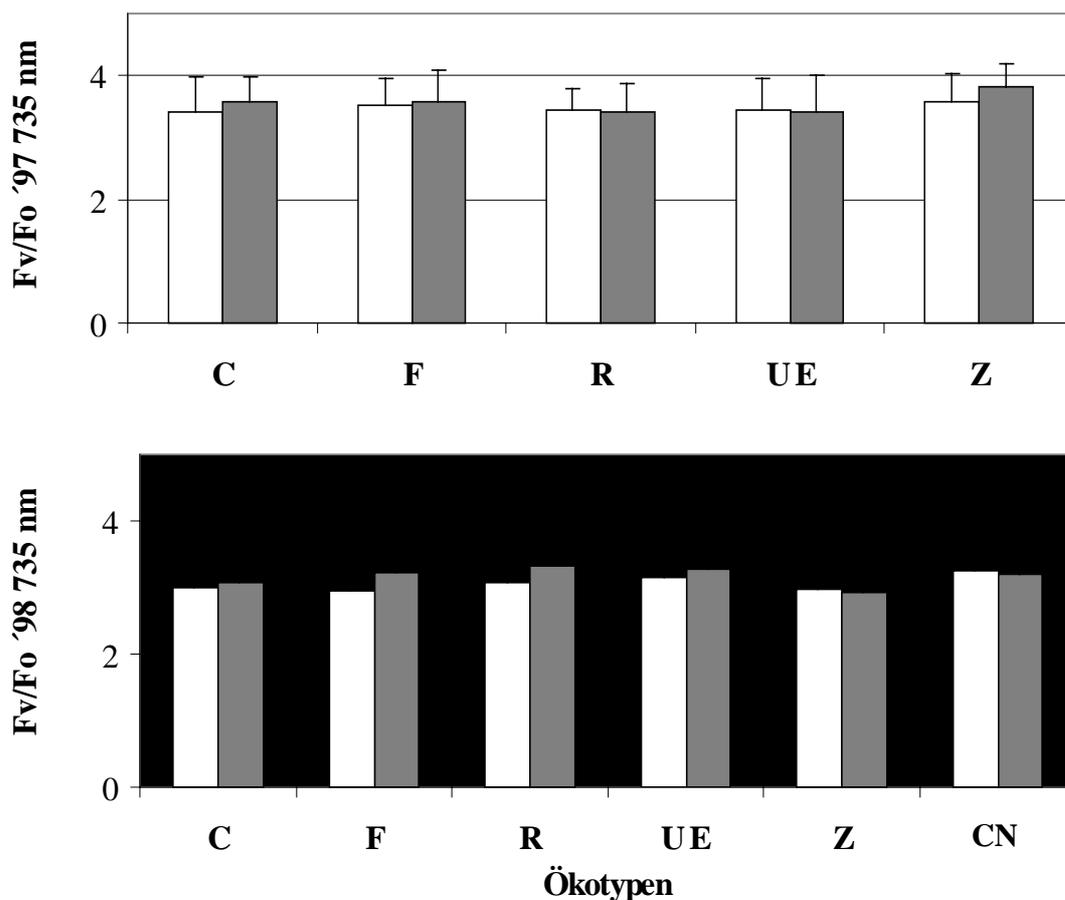


Abb. 3.26: Maximale Quantenausbeute von Photosystem II (F_v/F_o) bei 735 für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg 1997 (oben) und 1998 (unten). Mittelwerte über den Meßzeitraum Juni bis September Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 8$). Zwischen Kontroll- und Trockenfläche waren keine signifikanten Unterschiede ermittelbar.

Tatsächlich lagen die Ap-Werte 1997 und 1998 im Bereich der Schattenblätter freistehender Buchen. Bei Sonnenblättern der Buche sind ansonsten Ap-Werte zwischen 0,2 und 0,3 typisch. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß auch die Conventwald-Naturverjüngung CN, die als Stockausschlag über tiefere Wurzeln verfügte als die 1996 eingepflanzten Jung-

pflanzen, ähnlich niedrige Ap-Werte aufwies. Dies zeigt, daß alle untersuchten Buchenökotypen im Laufe eines Sonnentages nur zeitweise, nicht aber ganztägig der vollen Sonne ausgesetzt waren, so daß eine Sonnentyp-Anpassung der Blätter nicht erfolgte. Darauf wiesen auch schon die zuvor beschriebenen Werte für das Verhältnis Chlorophyll a/b hin (vgl. Tab. 3.1).

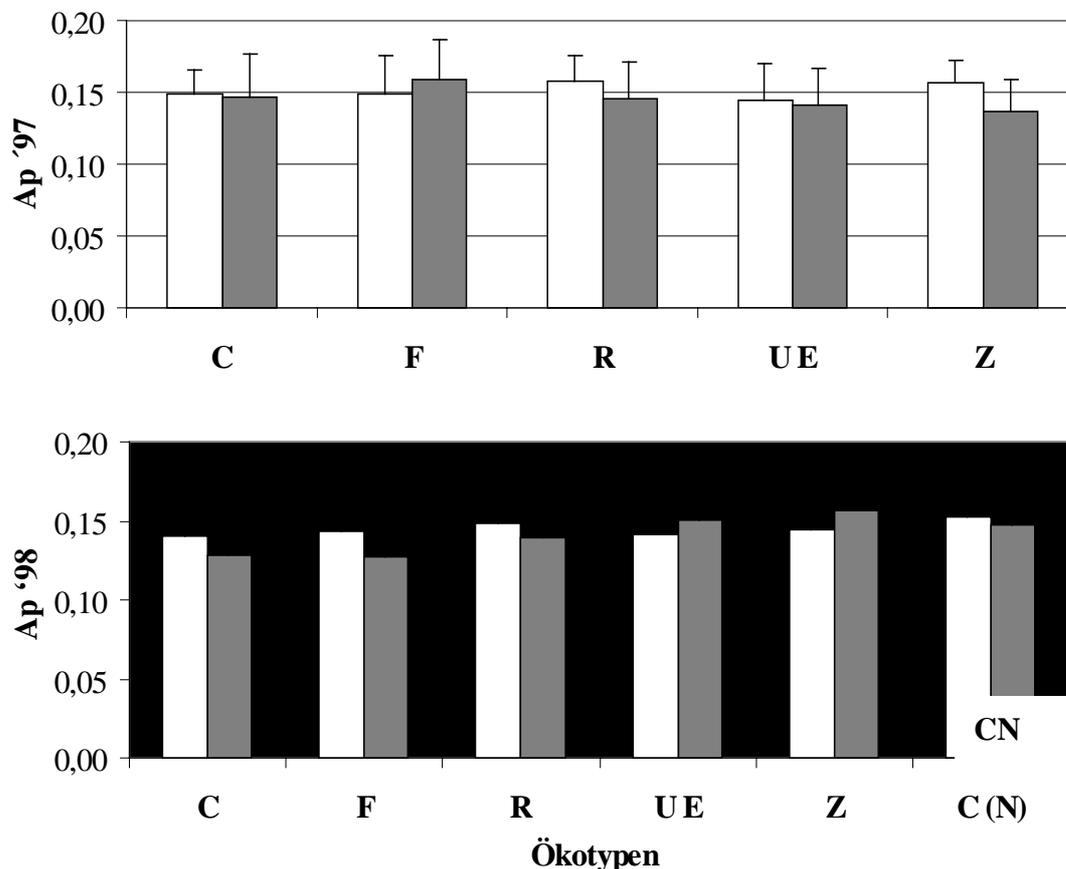


Abb. 3.27: Werte für den Streß-Adaptionsindex Ap für die einzelnen Buchenökotypen am Standort Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg 1997 (oben) und 1998 (unten). Mittelwerte über den Meßzeitraum Juni bis September Kontrollfläche: weiße Balken; Trockenfläche: schraffierte Balken. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald-Naturverjüngung. ($n \geq 8$). Keine signifikanten Unterschiede zwischen Kontroll- und Trockenfläche ermittelbar.

4 Diskussion

4.1 Wachstum der Buchenökotypen

Die Buchen-Jungpflanzen des Ökotyps Conventwald zeigten allgemein deutlich geringeren Wuchs (**Abb. 3.2** und **Abb. 3.3**) und häufigere visuelle Schäden, wie teilweise verfärbte Blätter mit Chlorophyllabbau oder gar vertrocknete Blätter (**Abb. 3.7**), als die Jungpflanzen der anderen Ökotypen. Die als Ökotyp Conventwald bezeichneten Bäume sind Jungpflanzen, die vom Standort Conventwald stammen, die das gleiche Alter wie die Bäume der anderen Standorte haben und die wie die Buchen von den anderen Standorten am Conventwald 1996 neu eingepflanzt worden waren. Das verminderte Wachstum des Buchenökotyps Conventwald beruht wahrscheinlich darauf, daß die Ökotypen der anderen Standorte vor der Auspflanzung im Conventwald unter optimalen Bedingungen in einer Pflanzenschule gehalten wurden und daher ein besseres Wurzelwerk ausbilden konnten. Dies zeigte sich bei der letzten Probennahme im Herbst 1998 („Ernte“), bei der die Wurzelmasse des Ökotyps Conventwald im Kontrollbereich dreimal und unter dem Foliendach (Trockenstreß) sechsmal geringer war als jene der anderen Buchenökotypen (VOLKMER und RENNENBERG 1999). Die Jungpflanzen der Conventwald-Naturverjüngung (CN, rückgeschnittene Naturverjüngung mit stärkerer und tieferer Bewurzelung) sahen hingegen immer gesünder aus als die übrigen Buchenökotypen Forbach, Ravensburg, Überlingen und Zwiefalten. Die CN-Buchen hatten durchweg die höchsten Chlorophyllgehalte pro Blattflächeneinheit (Tab. 3.1) und die geringsten visuellen Schäden, wie fehlende, vergilbte oder ausgetrocknete Blätter.

Die Buchen der Naturverjüngung waren etwa gleich groß wie die anderen angepflanzten Jungpflanzen. Sie standen auf Stock (Neuaustrieb von zurückgeschnittenen Bäumen) und es ist anzunehmen, daß sie daher ein viel größeres Wurzelwerk hatten als die neu angepflanzten Jungpflanzen. Dies wurde allerdings bei der „Ernte“ durch die Arbeitsgruppe Rennenberg nicht geprüft, da die Bäume der Conventwald-Naturverjüngung nur von uns untersucht wurden und somit nicht Teil des Gesamtprojektes waren. Da die angepflanzten Jungpflanzen vom Ökotyp Conventwald entgegen den Erwartungen nicht gut angewachsen waren, wurden einige vorhandene Bäume der Conventwald-Naturverjüngung von uns als zusätzliche Referenz ausgesucht, Dabei konnte natürlich nicht verhindert werden, daß Pflanzen ausgewählt wurden, die nicht über ein gleich altes Wurzelsystem verfügten wie die neu angepflanzten Jungpflanzen.

Die Buchen des Ökotyps Forbach waren vom Wuchs her nicht wesentlich von den anderen angepflanzten Ökotypen unterschieden; sie zeigten nur etwas höhere Baumhöhe, Trieblänge und Blattfläche. Daraus läßt sich zunächst jedoch keine Empfehlung für den Anbau des Ökotyps Forbach ableiten.

4.2 Auswirkung von Trockenstreß

Die Periode des durch die Überdachung induzierten Trockenstreß war jedes Jahr auf den Zeitraum Mitte Juli bis Mitte Oktober 1997 bzw. Ende September 1998 beschränkt. Die

Blattausbildung an den Buchenpflanzen war somit bis Mitte Juli und schon vor dem Einsetzen von Trockenstreß bereits abgeschlossen. Wassermangel wirkte sich dadurch nur auf Pflanzen mit voll differenzierten, ausgebildeten Blättern aus. Ein beschränkter zweiter Austrieb („Johannistrieb“) war bei einigen Pflanzen im Jahr 1997 aber nicht im Jahr 1998 zu beobachten (persönliche Mitteilung C. VOLKMER). Offensichtlich hat sich der Trockenstreß von 1997 nicht nur kurzfristig im gleichen Jahr sondern auch noch im darauf folgenden Jahr auf das Ausbleiben des Zweitaustriebs ausgewirkt (siehe auch: PEARSON und MANSFIELD 1994). Der Zweitaustrieb, der aber nicht voll ergrünt, ist bei freistehenden Buchen meist auf die Sonnen-exponierten Zweige beschränkt (LICHTENTHALER, langjährige nicht publizierte Beobachtungen); bei den Jungbuchen des Conventwalds, die auch weitgehend beschattet waren, war ein Zweitaustrieb jedoch nicht zu erwarten.

Die Versuchsbuchen, die unter dem Foliendach unter Trockenstreß gehalten wurden, zeigten eine verminderte Photosynthese, Transpiration und stomatäre Leitfähigkeit (**Abb. 3.10** bis **Abb. 3.15**). Der Trockenstreß war deutlich durch den verminderten Wassergehalt im Boden unter dem Foliendach (**Abb. 3.1**) zu erkennen. Allerdings waren die Sommer der beiden Meßjahre 1997 und 1998 im Vergleich zum langjährigen Mittel relativ trocken, so daß auch außerhalb des Foliendachs zum Teil wenig Bodenwasser zur Verfügung stand. Aus den Mykorrhiza-Untersuchungen der AG Kottke wird sogar angenommen, daß das Foliendach noch eher eine gewisse Grundfeuchtigkeit bei den Pflanzen halten konnte als außerhalb der Kontrollfläche (KOTTKE et al. 1999). Daß die Buchen unter dem Foliendach aber unter deutlichem Trockenstreß standen, zeigten die deutlich negativeren Wasserpotentialwerte, die von der AG Rennenberg gemessen wurden (VOLKMER und RENNENBERG 1999). Die unter Trockenstreß gehaltenen Bäume hatten insgesamt kleinere Blätter, was zunächst für eine geringeren Wasserverlust (Verringerung der Blattoberfläche) sprechen würde. Da jedoch die Gesamtblattfläche der Versuchsbäume unter dem Foliendach eher zunahm (mit Ausnahme des Ökotyps Zwiefalten, **Abb. 3.5**), war jedoch die Transpirationsfläche der im Trockenstreß gehaltenen Buchen nicht geringer. Da die Stomatadichte in etwa unverändert blieb (Ausnahme Ökotyp Conventwald), muß man bei den unter Trockenstreß stehenden Pflanzen von der Möglichkeit einer insgesamt erhöhten Wasserabgabe ausgehen, wobei allerdings ein Schließen der Stomata gerade im Trockenstreß die Transpiration hemmte. Unter Trockenstreß nahm das Wurzelgewicht der neu angepflanzten Buchenökotypen von 1997 auf 1998 eher ab, was sich auch in einem erhöhten Sproß/Wurzel-Verhältnis widerspiegelt (VOLKMER und RENNENBERG 1999). Daraus kann man schließen, daß die angepflanzten Jungbuchen im Trockenstreß nicht in der Lage waren, durch vermehrte Wurzelbildung den Wassermangel auszugleichen.

Die Photosyntheseaktivität der Buchenökotypen stieg erwartungsgemäß allgemein mit dem Öffnen der Stomata an (**Abb. 3.16** und **Abb. 3.17** sowie **Tab. 3.2**). Durch das Öffnen der Stomata kann das für die Photosynthese benötigte CO₂ in das Blatt gelangen, gleichzeitig wird aber auch Wasser über die Transpiration abgegeben. Bei Trockenstreß verminderte sich die Photosynthese in der Regel weniger stark als die Transpiration, so daß im Vergleich zur Kontrolle ein höherer Wassernutzungskoeffizient WUE (= Nettophotosynthese/Transpiration) gefunden werden konnte (**Abb. 3.18** bis **Abb. 3.20**). Dies ist eine Art Schutzeffekt der

Jungbuchen gegen das Austrocknen, der allgemein bei Pflanzen unter Wasserstreß beobachtet werden konnte (BERKOWITZ 1998). Die Erhöhung der Wassernutzungseffizienz unter Trockenstreß war beim Ökotyp Forbach in beiden Jahren der Messungen besonders deutlich ausgeprägt. Dies stellt im wesentlichen die Grundlage dar, den Buchenökotyp Forbach für den verstärkten Anbau zu empfehlen.

Die Parameter und Verhältnisse der roten und dunkelroten Chlorophyllfluoreszenz wiesen keine wesentlichen Änderungen zwischen den Buchenökotypen und zwischen Kontrollfläche und den wassergestreßten Buchen unter dem Foliendach auf (**Abb. 3.22** bis **Abb. 3.27**). Dies deutet darauf hin, daß unter unseren Bedingungen die Photosynthesereaktionen, von der Lichtaufnahme über die Blattfarbstoffe bis zum photosynthetischen Elektronentransport, durch Trockenstreß nicht verändert wurden. Die in der Literatur beschriebenen Änderungen der Chlorophyllfluoreszenzparameter (WILTENS et al. 1978, GOVINDJEE et al. 1981, HAVAUX und LANNOYE 1983, RENGER und SCHREIBER 1986) wurden somit unter stärkerem Wassermangel gefunden. Der am Conventwald vorhandene Trockenstreß wirkte sich somit hauptsächlich auf die Stomata-abhängige photosynthetische CO₂-Fixierung aus. Als Hauptwirkort bleibt somit die veränderte Diffusion von CO₂ durch das Blattgewebe zum Reaktionsort im Chloroplasten und die veränderte Aktivität des dort ablaufenden Calvin-Zyklus, in dem CO₂ zu Kohlenhydraten umgesetzt wird.

Die Gehalte an Chlorophyllen und Carotinoiden pro Blattflächeneinheit waren bei allen Buchenökotypen unter Trockenstreß wenig geändert (**Abb. 3.8** sowie **Tab. 3.1**). Es gab also weder deutliche Schäden an den photosynthetischen Blattfarbstoffen noch eine erhöhte Akkumulation als Kompensation für die geringere Photosyntheseleistung. Die erhöhte Gesamtfläche aller Blätter der Versuchsbuchen unter dem Foliendach sorgte allerdings für eine erhöhte Aufnahme von Lichtenergie, die in die photosynthetische Lichtquantennutzung überführt wird. Die Verhältnisse Chlorophyll a/b und Chlorophyll/Carotinoide (a+b)/(x+c) blieben unter Trockenstreß unverändert (**Abb. 3.8** sowie **Tab. 3.1**). Dies spricht dafür, daß die Pflanzen unter dem Foliendach keine verstärkte Ausbildung von Light-Harvesting-Komplex durchführten, der ihnen Vorteile für einen leicht schattigeren Standort bringen würde. Gleichzeitig kann man daraus schließen, daß die Pflanzen unter dem Foliendach, obwohl die Folie die Lichtintensität deutlich verminderte (zwischen 15 und 46%, **Tab. 2.1**), nicht unter zu geringer Lichtintensität litten. Aus den relativ niedrigen Chlorophyll a/b-Werten kann man darauf schließen, daß sowohl die Kontrollen als auch die Jungbuchen unter Trockenstreß am Standort Conventwald mit teilweiser Beschattung durch ältere Buchen eher als Schattenpflanzen nicht aber als Sonnenpflanzen mit Sonnenblättern (LICHTENTHALER et al. 1981) ausgebildet waren.

4.3 Trockenstreßempfindlichkeit der Ökotypen

Vergleicht man die einzelnen Ökotypen in ihrer Trockenstreßempfindlichkeit bei den von uns untersuchten Parametern (**Tab. 4.1**), so fällt besonders der Ökotyp Forbach auf. Er zeigt eine unter dem Foliendach deutlich erhöhte Gesamtblattfläche, was für eine verbesserte Lichtaufnahme spricht. Da die Blätter allerdings schon vor dem Anbringen des Foliendaches

Tab. 4.1: Auswirkung von Trockenstreß (in %) A) 1997 und B) 1998 für die Meßwerte der einzelnen Buchenökotypen im Conventwald/Südschwarzwald bei Freiburg (angegeben sind Werte über +/- 10 %). Negative Effekte sind rot, positive Effekte schwarz dargestellt. C: Conventwald, F: Forbach, R: Ravensburg, UE: Überlingen, Z: Zwiefalten, CN: Conventwald Naturverjüngung.

A			C	F	R	UE	Z	CN
Biometrie	Baumhöhe							
	Trieblänge							
	Blattfläche	durchschnittlich	+22		+10			
Blattfarbstoffe		a+b						
		a/b						
		(a+b)/(x+c)						
Porometer	1700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	A	-40	-33	-44	-39	-45	-17
		E	-61	-46	-23	-49	-47	+19
		Gs	-68	-46	-40	-58	-56	+20
		Ci		51	+15	+12	-12	+30
		WUE	+39	+24	-21	+10		-23
Chlorophyllfluoreszenz	690nm	Fv/Fo						
		RFd			-13		-12	
	735nm	Fv/Fo						
		RFd			-13		-10	
		Ap					-13	

B			C	F	R	UE	Z	CN	
Biometrie	Baumhöhe						-16	+53	
	Trieblänge						-11	+19	
	Blattfläche	durchschnittlich	-13		-11	-16			
		gesamt	-28	+70	+33	+31			
	Stomata		-53	+12		-16		+17	
Blattfarbstoffe		a+b			+25			+22	
		a/b							
		(a+b)/(x+c)							
Porometer	dunkel	A	-30	-20	-30	-19	-66	-55	
		E	-84	-45	-55	-62	-73	-48	
		Gs	-87	-39	-51	-63	-94	-27	
	570 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	A	-71	-40	-54	-70	-70	-21	
		E	-83	-42	-58	-67	-81	-38	
		Gs	-90	-48	-64	-66	-97	-30	
		WUE	+42	+139	+52	-82	-20	+20	
	1700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	A	-62	-15	+11	-28	-22		
		E	-60	-20	+46	-27	-34	+20	
		Gs	-72	-30		-34	-40		
		WUE	-11	+86		-34	+15	-30	
	Chlorophyllfluoreszenz	690 nm	Fv/Fo			+11			
			Rfd					+23	
735 nm		Fv/Fo							
		Rfd					+23		
		Ap			-11				

ausgebildet waren, kann dies nur dann ein Trockeneffekt sein, wenn er 1998 durch die Trockenperiode des Vorjahres 1997 verursacht wurde, für das leider keine Meßwerte zur Gesamtblattfläche vorliegen. Beim Ökotyp Forbach ist außerdem unter dem Trockendach der Wassernutzungskoeffizient (WUE) besonders stark erhöht, d.h. unter Wassermangel werden pro assimiliertes CO₂ weniger Wasser transpiriert als bei den anderen Buchenökotypen.

4.4 Schlußfolgerung

Unsere Untersuchungen in den Vegetationsperioden 1997 und 1998 machen deutlich, daß von den 1996 gepflanzten Jungbuchen der Ökotyp Forbach am wenigsten unter Trockenstreß litt und langfristig das beste Wachstum von den untersuchten Buchen zeigen sollte. Angesichts des für die Zukunft zu erwartenden globalen Temperaturanstiegs mit sommerlichem Wassermangel könnte der Ökotyp Forbach somit am ehesten für den waldwirtschaftlichen Buchenanbau an Südschwarzwaldstandorten oberhalb 700 m ü. NN, wie der Conventwald bei Freiburg, empfohlen werden. Diese Aussagen treffen insbesondere für die hier untersuchten Jungbuchen und deren Anpassung an Trockenstreß zu. Um eine genauere Differenzierung zwischen den Buchenökotypen auch bei älteren Pflanzen und auch langfristig verlässliche Aussagen zu erhalten, müßten die Untersuchungen allerdings weitergeführt werden.

5 Literatur

- BABANI, F., LICHTENTHALER, H. K. (1996) Light-induced and age-dependent development of chloroplasts in etiolated barley leaves as visualized by determination of photosynthetic pigments, CO₂ assimilation rates and different kinds of chlorophyll fluorescence ratios. *J. Plant Physiol.* 148: 555-566.
- BERKOWITZ, G.A. (1998) Water stress and salt stress. In: *Photosynthesis - A comprehensive treatise* (RAGHAVENDRA, A.S., ed.) Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 226-237.
- BOLHÁR-NORDENKAMPF, H.R., ÖQUIST, G. (1993) Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: *Photosynthesis and Production in a Changing Environment: A Field and Laboratory Manual* (HALL, D.O., SCURLOCK, J.M.O., BOLHÁR-NORDENKAMPF, H.R., LEEGOOD, R.C., LONG, S.P., eds.) Chapman & Hall, London. Pp. 193-206.
- BREDEMEIER, M., BLANCK, K., KLINGE, R., LAMERSSDORF, N., WIEDEY, G. (1999) Aufbau und Zielsetzung der Dach-Experimente im Solling. *Allg. Forstzeitschrift* 54: 52-54.
- BUSCHMANN, C., GRUMBACH, C. (1985) *Physiologie der Photosynthese*. Springer, Berlin.
- BUSCHMANN, C., BILKE, S., PANTEL, S., BUTTERER, T., ENK, A., LÄNGLE, T., WENZEL, O., LICHTENTHALER, H.K. (1999) Einfluß von Trockenstreß auf die Photosyntheseaktivität verschiedener Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) - Unterschiede in der Trockenstreßempfindlichkeit. *BWPLUS-Berichte, FZKA-BWPLUS 15* (<http://bwplus.fzk.de/frame.htm>).
- BRÜNIG, E.F. (1990): *Forstwirtschaft und Klimaänderung*. *Allg. Forstzeitschrift* 11: 258-261.
- VON CAEMMERER, S., FARQUHAR, G.D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- CORNIC, G., MASSACCI, A. (1996) Leaf photosynthesis under drought stress. In: *Photosynthesis and the environment* (BAKER, N.R., ed.) Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. Pp. 347-366.
- CUBASCH, U., SANTER, B.D., HEGERL, C. (1995) Klimamodelle - wo stehen wir ? *Physikalische Blätter* 51: 269-276.
- DYLLA, K., KRÄTZNER, G. (1998) *Lebensgemeinschaft Wald*. Biologische Arbeitsbücher 9. Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- ELLENBERG, H. (1996) *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer. Stuttgart.
- FABIAN, P., MENZEL, A. (1998) Wie sehen die Wälder von morgen aus - aus der Sicht eines Klimatologen. *Forstw. Cbl.* 11: 339-354.
- FARQUHAR, G.D., SHARKEY, T.D. (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 317-345.

- FARQUAR, G.D., WONG, S.C., EVANS, J.R., HUBICK K.T. (1989) Photosynthesis and gas exchange. In: Plants under stress (JONES, H.G., FLOWERS, T.J., JONES M.B., eds.) Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 47-69.
- FOWDEN, L, MANSFIELD, T., STODDART, J. (1993) Plant adaptation to environmental stress. Chapman & Hall, London.
- GITELSON, A.A., BUSCHMANN, C., LICHTENTHALER, H.K. (1998) Leaf chlorophyll fluorescence corrected for re-absorption by means of absorption and reflectance measurements. J. Plant Physiol. 152: 283-296.
- GOVIDJEE, DOWNTOWN, W.J.S., FORK, D.C., ARMOND, P.A. (1981) Chlorophyll a fluorescence transient as an indicator of water potential of leaves. Plant Sci. Lett. 20: 191-194.
- GROSSER, D. (1982) Informationsdienst Holz - Buche. Arbeitsgemeinschaft Holz e.V., Düsseldorf und Centrale Marketinggesellschaft der deutschen Agrarwissenschaft mbH (CMA), Bonn.
- HAMPP, R., SHI, L., GUTTENBERGER, M. (1998) Mykorrhizierung und Streßtoleranz von Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) - Erste Ergebnisse aus dem "Conventwaldprojekt". BWPLUS-Berichte: FZKA-BWPLUS 3 (<http://bwplus.fzk.de/pef/diskpef98/hampp/hampp.htm>).
- HAVAUX, M., LANNOYE, R. (1983) Chlorophyll fluorescence induction - a sensitive indicator of water stress in maize plants. Irrig. Sci. 4: 147-151.
- HERRMANN, S., RITTER, T., KOTTKE, I., OBERWINKLER, F. (1992) Steigerung der Leistungsfähigkeit von Forstpflanzen (*Fagus sylvatica* L. und *Quercus robur* L.) durch kontrollierte Mykorrhizierung. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 163: 72-79.
- JONES, H.G. (1998) Stomatal control of photosynthesis and transpiration. J. Exp. Botany 49: 387-396.
- KITAJIMA, H., BUTLER, W.L. (1975) Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. Biochim. Biophys. Acta 376, 105-115.
- KOHLER, M., VON WILPERT, K., HILDEBRAND, E.E. (1998) Ionenspeicher- und Mobilisierungspotentiale der Skelettfraktion von Waldböden - 1. Methodische Ansätze und erste Ergebnisse. BWPLUS-Berichte: FZKA-BWPLUS 3 (<http://bwplus.fzk.de/frame.htm>).
- KOHLER, M., VON WILPERT, K., HILDEBRAND, E.E., BUTZ-BRAUN, R. (1999) Ionenspeicher- und Mobilisierungspotentiale der Skelettfraktion von Waldböden - 2. Ergebnisse der Standorte Conventwald und Schluchsee. BWPLUS-Berichte: FZKA-BWPLUS 15 (<http://bwplus.fzk.de/frame.htm>).
- KOTTKE, I., SORO, A., BERGER, A. (1999) Untersuchungen zur Bedeutung der Stickstoffspeicherung in der Mykorrhiza für die Trockenstreßtoleranz verschiedener Ökotypen der Buche. BWPLUS-Berichte: FZKA-BWPLUS 15 (<http://bwplus.fzk.de/frame.htm>).

- KOZLOWSKI, T.T (1976) Water deficits and plant growth. Academic Press, New York.
- KRAMER, P.J. (1983) Water relations of plants. Academic Press, New York
- LAMBERS, H., CHAPIN, F.S., PONS, T.L. (1998) Plant physiological ecology. Springer, Berlin
- LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. (1983) Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 12 B: Water relations and carbon assimilation. Springer, Berlin.
- LARCHER, W. (1994) Ökophysiologie der Pflanzen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- LICHTENTHALER, H.K. (1971) Die unterschiedliche Synthese der lipophilen Plastidenchinone in Sonnen- und Schattenblättern von *Fagus sylvatica* L.. Z. Naturforsch. 26b: 832-842.
- LICHTENTHALER, H.K. (1981) Adaptation of leaves and chloroplasts to high quanta fluence rates. In: Photosynthesis (AKOYUNOGLU, G., ed.) Balaban Internat. Science Service, Philadelphia . Pp. 273-287.
- LICHTENTHALER, H.K. (1984) Luftschadstoffe als Auslöser des Baumsterbens. Naturwiss. Rdsch. 37: 271-277.
- LICHTENTHALER, H.K. (1987) Chlorophylls and carotenoids, the pigments of photosynthetic biomembranes. Meth. Enzym. 148: 350-382.
- LICHTENTHALER, H.K. (1996) Vegetation stress: an introduction to the stress concept in Plants. J. Plant Physiol. 148: 4-14.
- LICHTENTHALER, H.K. (1998) The stress concept in plants: an introduction. Ann. New York Acad. Sci. 851: 187-198.
- LICHTENTHALER, H.K., BUSCHMANN, C. (1984) Das Waldsterben aus botanischer Sicht. G. Braun Verlag, Karlsruhe.
- LICHTENTHALER, H.K., MIEHE, J. A. (1997) Fluorescence imaging as a diagnostic tool for plant stress. Trends in Plant Science 2: 316-320.
- LICHTENTHALER, H.K., PFISTER, K. (1978) Praktikum der Photosynthese. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- LICHTENTHALER, H.K., RINDERLE, U. (1988) The role of chlorophyll-fluorescence in the detection of stress conditions in plants. CRC Crit. Rev. Anal. Chem. 19, Suppl. 1: 29-85.
- LICHTENTHALER, H.K., BUSCHMANN, C., DÖLL, M., FIETZ, H.-J., BACH, T., KOZEL, U., MEIER, D., RAMSDORF, U. (1981) Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. Photosynth. Res. 2: 115-141.
- LICHTENTHALER, H.K., BURGSTAHLER, R., BUSCHMANN, C., MEIER, D., PRENZEL, U., SCHÖNTHAL, A. (1983) Effect of high light and high light stress on composition, function and structure of the photosynthetic apparatus. In: Stress Effects on Photosynthesis (MARCELLE, R., CLIJSTERS, H., VAN POUCKE, M., eds.) Dr. W. Junk Publishers, Den Haag. Pp. 353-370.

- MOROVIC, T., PILHAR, R. (1988) Globale Klimaveränderungen durch Emission von Gasen aus der Energienutzung. Fraunhofer-Institut für Systemtechnik und Innovationsforschung, Karlsruhe.
- NAGEL, E. (1988) Photoakustische Untersuchungen an Pflanzen. Karlsruher Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Band 16.
- OTTO, H.-J. (1994) Waldökologie. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- PALEG, L.G., ASPINELL, D. (1982) The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic Press, New York
- PANTEL, S., SPECK, B., WENZEL, O., BUSCHMANN, C., LICHTENTHALER, H. K. (1998) Einfluß von Trockenstreß auf die Photosyntheseaktivität verschiedener Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.). BWPLUS-Berichte: FZKA-BWPLUS 3 (<http://bwplus.fzk.de/pef/diskpef98/lichtenthaler/lichtenthaler.htm>).
- PEARSON, M., MANSFIELD, T. A. (1994) Effects of exposure to ozone and water stress on the following season's growth of beech (*Fagus sylvatica* L.). New Phytologist. 126: 511-515.
- PETERS, R. (1997) Beech Forest. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- POLOMSKI, J., KUHN, N. (1998) Wurzelsysteme. (Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL/FNP), Birmensdorf, Hrsg.). Verlag Paul Haupt, Bern.
- RAPP, J., SCHÖNWIESE, C.-D. (1994) "Thermische Jahreszeiten" als anschauliche Charakteristik klimatischer Trends. Meteor. Z. 3: 91-94.
- RAPP, J., SCHÖNWIESE, C.-D. (1996) Atlas der Niederschlags- und Temperaturtrends in Deutschland 1891-1990. Frankfurter Geowissenschaftl. Arbeiten, Serie B, 52, Frankfurt.
- RENGER, G., SCHREIBER, U. (1986) Practical applications of fluorometric methods to algae and higher plants. In: Light emission by plants and bacteria (GOVINDJEE, AMESZ, J., FORK, D.C., eds.) Academic Press, Orlando. Pp. 587-619.
- 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.
- ROECKNER, E. (1992) Past, present and future levels of greenhouse gases in the atmosphere and model projections of related climatic changes. J. Exp. Bot. 43: 1097-1109.
- SCHINDLER, C., LICHTENTHALER, H.K (1996) Photosynthetic CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence and zeaxanthin accumulation in field-grown maple trees in the course of a sunny and a cloudy day. J. Plant Physiol. 148: 399-412.
- SCHINDLER, C., REITH, P., LICHTENTHALER, H. K. (1994) Differential levels of carotenoids and decrease of zeaxanthin cycle performance during leaf development in a green and an aurea variety of tobacco. J. Plant Physiol. 143: 500-507.
- SCHULZE, E.-D. (1970) Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in der Abhängigkeit von Klimafaktoren im Freiland. Flora 159: 177-232.

- SCHULZE, E.-D. (1991) Water and nutrient interactions with plant water stress. In: Response of plants to multiple stresses (MOONEY, H.A., WINNER, W.E., PELL, E.J., eds.) Academic Press, San Diego. Pp. 89-101.
- SCHULZE, E.-D., HALL, A.E., LANGE, O.L., WALZ, H. (1982) A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapour exchanges of leaves under natural conditions. *Oecologia* 53: 141-145.
- SCHÜTT, P., DCHUCK, H. J., STIMM, B. (1992) Lexikon der Forstbotanik: Baum- und Straucharten, Waldpflanzen, Mikroorganismen, Ökosysteme. Ecomed. Landsberg/Lech.
- SEYBOLD A. (1936) Über den Lichtfaktor photophysiologicaler Prozesse. *Jb. Wiss. Bot.* 82: 741-795.
- SHI, L., HAMPP, R., NEHLS, U. (1999) Mykorrhizierung und Streßtoleranz von Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.). BWPLUS-Berichte: FZKA-BWPLUS 15 (<http://bwplus.fzk.de/frame.htm>).
- STOBER, F. (1993) Untersuchungen zur Laser-induzierten Blau-, Grün-, und Rotfluoreszenz an Pflanzen unter Einsatz eines optischen Vielkanalanalysators (OMA III). *Karlsruher Beiträge zur Pflanzenphysiologie*, Band 25.
- STRASSER, R.J., SCHWARZ, B., BUCHER, J.B. (1987) Simultane Messung der Chlorophyll-Fluoreszenz-Kinetik bei verschiedenen Wellenlängen als rasches Verfahren zur Frühdiagnose von Immissionsbelastungen an Waldbäumen: Ozoneinwirkungen auf Buchen und Pappeln. *Eur. J. Forest Pathol.* 17: 149-157.
- THOMASIU, H. (1991) Mögliche Auswirkungen einer Klimaveränderung auf die Wälder in Mitteleuropa. *Forstw. Cbl.* 110: 305-330.
- UNTHEIM, H. (1996) Zur Veränderung der Produktivität von Waldstandorten. *Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und -forschungsanstalt Baden-Württemberg*, 198.
- VOLKMER, C., RENNENBERG, H. (1997) Streßsensitivität von Ökotypen der Buche unter sich ändernden Klimabedingungen. *Allg. Forstzeitschrift* 52, 1028-1030.
- VOLKMER, C., RENNENBERG, H. (1999) Untersuchungen zur Streß-Ssensitivität von Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) - III. Ergebnisse des Dachexperiments Conventwald. BWPLUS-Berichte: FZKA-BWPLUS 15 (<http://bwplus.fzk.de/frame.htm>).
- VOLKMER, C., WEBER, P., RENNENBERG, H. (1997) Untersuchungen zur Streß-Sensitivität von Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) - I. Versuchsaufbau und Zielsetzung des Conventwald-Projekts. *FZKA/PEF-Berichte* 153, 93-109.
- VOLKMER, C., EIBELMEIER, M., WEBER, P., RENNENBERG, H. (1998) Untersuchung zur Streßsensitivität der Buche (*Fagus sylvatica* L.) - II. Erste Ergebnisse aus dem "Conventwald-Projekt". BWPLUS-Berichte: FZKA-BWPLUS 3 (<http://bwplus.fzk.de/pef/diskpef98/rennenberg/rennenberg.htm>).
- WILD, A. (1979) *Physiologie der Photosynthese Höherer Pflanzen - Die Anpassung an Lichtbedingungen*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 92: 341-364.

- VON WILLERT, D.J., MATYSSEK, R., HERPPICH, W. (1995) Experimentelle Pflanzenökologie - Grundlagen und Anwendungen. Thieme, Stuttgart.
- VON 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.
- WILTENS, J., SCHREIBER, U., VIDAVER, W. (1978) Chlorophyll fluorescence induction: an indicator of photosynthetic activity in marine algae undergoing dessication. *Can. J. Bot.* 56: 2787-2794.

Danksagung

Unser Dank gilt:

der Baden-Württemberg Projektträgerschaft „Lebensgrundlage Umwelt und ihre Sicherheit“ (BWPLUS) vormals Projekt Europäisches Forschungszentrum für Maßnahmen zu Luftreinhaltung (PEF) für die Förderung des gesamten Conventwaldprojektes und unseres Anteils dazu,

Frau Dipl. Forstw. **Carmen Volkmer** (Arbeitsgruppe Professor Rennenberg, Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie der Universität Freiburg) für die ständige Betreuung der Versuchsfläche und die gute Zusammenarbeit im Rahmen des Gemeinschaftsprojektes,

der **Firma Bernt GmbH - Sicherheits-, Energie- und Verfahrenstechnik** (Düsseldorf) für die zeitweise Überlassung des CO₂-H₂O-Porometers für unsere Freilandmessungen,

Herrn Professor Dr. **Hans-Günther Heumann** (Botanik I, Universität Karlsruhe) für die Möglichkeit der Nutzung eines Mikroskops mit Zeichenapparat nach *Abbé* zur Bestimmung der Stomatadichte.

Herrn **Bernhard Volk** für Sonderanfertigungen und Reparaturen an einzelnen Meßgeräten sowie zeitweise Beteiligung an den Messungen.

An dem Projekt waren zusätzlich zu den Autoren noch folgende Mitarbeiter beteiligt, denen an dieser Stelle ausdrücklich gedankt werden soll: **Tobias Butterer, Antonie Enk, Stephan Pantel, Brigitte Speck, Angeline Voiteler und Oliver Wenzel.**