

Forschungsbericht FZKA-BWPLUS

Untersuchungen zur Streß-Sensitivität von Ökotypen der Buche
(*Fagus sylvatica* L.)

von

C. SCHRAML (FREILANDUNTERSUCHUNGEN)

A.D. PEUKE (GEWÄCHSHAUSVERSUCH)

UND H. RENNENBERG (PROJEKTLEITER)

Albert-Ludwigs-Universität Freiburg
Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie
Professur für Baumphysiologie
Am Flughafen 17

D-79085 Freiburg im Breisgau

Die Arbeiten der Projektträgerschaft Lebensgrundlage Umwelt und ihre Sicherung
werden mit Mitteln des Landes Baden-Württemberg gefördert

Förderkennzeichen: PEF 1 96 002 und BWC 99008

Seiten: 116

Abbildungen: 29

Tabellen: 10

Literaturstellen: 102

April 2001

1	ZUSAMMENFASSUNG	4
2	PROBLEMSTELLUNG	8
3	FREILANDVERSUCH IM „CONVENTWALD“	9
3.1	DESIGN DES WASSERAUSSCHLUß-EXPERIMENTES.....	10
3.1.1	<i>Standort</i>	10
3.1.2	<i>Induktion der Trockenperiode</i>	12
3.2	MATERIAL UND METHODEN	13
3.2.1	<i>Ernte des Pflanzenmaterials</i>	13
3.2.2	<i>Bodenphysikalische Parameter</i>	13
3.2.3	<i>Biometrische Parameter</i>	14
3.2.4	<i>Pflanzenphysiologische Parameter</i>	14
3.2.4.1	Messung des „pre-dawn“ Wasserpotentials.....	14
3.2.4.2	Bestimmung des Wassergehaltes von Blättern	15
3.2.4.3	Messung des MDA-Gehaltes in Blättern als Maß für Membranschäden.....	15
3.2.5	<i>Gewinnung von Phloemexsudaten und Extrakten aus Blättern, Rinde, Holz und Feinwurzeln</i>	16
3.2.5.1	Gewinnung von Phloemexsudaten für die Aminosäuren- und Ionenanalytik	16
3.2.5.2	Extraktion von löslichen Aminoverbindungen aus Blättern, Rinde, Holz und Feinwurzeln.....	16
3.2.5.3	Extraktion von Nitrat aus Blättern, Rinde, Holz und Feinwurzeln	17
3.2.6	<i>Analytische Verfahren</i>	17
3.2.6.1	Analyse der freien Aminoverbindungen	17
3.2.6.2	Ionenaustauschchromatographie zur Bestimmung von Nitrat	19
3.2.6.3	Proteinbestimmung.....	20
3.2.7	<i>Statistik</i>	20
3.3	ERGEBNISSE.....	21
3.3.1	<i>Bodenphysikalische Parameter</i>	21
3.3.2	<i>Auswirkungen von Trockenstreß auf das Wachstum</i>	24
3.3.2.1	Gesamthöhe	26
3.3.2.2	Stammdurchmesser.....	27
3.3.2.3	Terminaltrieblänge.....	28
3.3.2.4	Biomasse und Sproß-Wurzel-Verhältnis	30
3.3.3	<i>Streßphysiologische Reaktionen auf Trockenstreß</i>	34
3.3.3.1	„Pre-dawn“ Wasserpotential des Sprosses.....	34
3.3.3.2	Relativer Wassergehalt der Blätter	35
3.3.3.3	Malondialdehydgehalt (MDA) von Blättern.....	36
3.3.3.4	Auswirkungen von Trockenstreß auf den Stickstoff-Haushalt	38
3.4	DISKUSSION.....	59

3.4.1	<i>Beurteilung der Intensität des Trockenstresses mit Hilfe pflanzenphysiologischer Streßparameter</i>	59
3.4.2	<i>Auswirkungen von Trockenstreß auf den N-Haushalt</i>	63
3.4.3	<i>Auswirkungen von Trockenstreß auf das Wachstum</i>	67
4	UNTERSUCHUNGEN UNTER KONTROLLIERTEN BEDINGUNGEN	70
4.1	DESIGN DES GEWÄCHSHAUSVERSUCHS	70
4.1.1	<i>Herkunft des Saatgutes</i>	71
4.2	MATERIAL UND METHODEN	72
4.2.1	<i>Pflanzenanzucht</i>	72
4.2.2	<i>Trockenstress-Periode</i>	74
4.2.3	<i>Pflanzenernte und vorausgehende Messungen</i>	75
4.2.4	<i>Wäßrige Extraktion</i>	76
4.2.5	<i>Analyse von Kationen, Anionen und Zucker</i>	76
4.2.6	<i>Analyse von Kohlenstoff und Stickstoff</i>	77
4.2.7	<i>Extraktion und Analyse von Aminosäuren / Prolin</i>	77
4.2.8	<i>Extraktion und Analyse von Abscisinsäure</i>	77
4.2.9	<i>Statistik</i>	78
4.3	ERGEBNISSE	79
4.3.1	<i>Biometrische Daten</i>	79
4.3.2	<i>"pre-dawn" Wasserpotential in Sproß und Wurzel und Transpirationsraten</i>	84
4.3.3	<i>Konzentrationen von Kationen in der Trockenmasse der Blätter</i>	87
4.3.4	<i>Konzentrationen von Anionen in der Trockenmasse der Blätter</i>	87
4.3.5	<i>Konzentrationen von Zuckern in der Trockenmasse der Blätter</i>	90
4.3.6	<i>Kohlenstoff, Stickstoff und Isotopen-Signaturen in der Trockenmasse der Blätter</i>	90
4.3.7	<i>Abscisinsäure und Prolin</i>	93
4.4	DISKUSSION	96
4.4.1	<i>Biometrische Daten</i>	96
4.4.2	<i>Wasserpotential und Transpiration</i>	97
4.4.3	<i>Konzentrationen in der Blatttrockenmasse</i>	101
4.4.4	<i>Identifikation von Trockenstreß-Ökotypen</i>	103
4.4.5	<i>Folgerungen</i>	105
5	ABSCHLIEßENDE FOLGERUNGEN	106
6	LITERATUR	107
7	DANKSAGUNG	116

UNTERSUCHUNGEN ZUR STREß-SENSITIVITÄT VON ÖKOTYPEN DER BUCHE (*FAGUS SYLVATICA* L.)

C. SCHRAML, A.D. PEUKE UND H. RENNENBERG

Albert-Ludwigs-Universität Freiburg
Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie
Professur für Baumphysiologie
Am Flughafen 17

D-79085 Freiburg im Breisgau

1 ZUSAMMENFASSUNG

Aufgrund der Anreicherung der Atmosphäre mit CO₂ werden Klimaänderungen erwartet, die u.a. mit einem verstärkten Auftreten von längeren Trockenperioden im Sommer verbunden sein können. Bedingt durch die lange Umtriebszeit der Rotbuche, die relativ sensitiv gegen Trockenheit ist, können diese Prognosen schon für die jetzt zu pflanzenden Bäume von Relevanz sein. Somit sollten präventiv Buchen-Ökotypen für Aufforstungen genutzt werden, die sich durch eine gewisse Trockenresistenz auszeichnen. Solche Buchen-Ökotypen sollten es im vorliegenden Projekt an Hand von biometrischen, morphologisch-anatomischen, physiologischen und biochemischen Parametern charakterisiert werden.

In einem Freilandversuch wurden fünf Ökotypen der Buche aus verschiedenen Regionen Baden-Württembergs, und damit unterschiedlichen Standort- und Klimabedingungen, während zwei Versuchsjahren einer jeweils dreimonatigen Trockenperiode ausgesetzt. Aus den durchgeführten Untersuchungen zur Streßsensitivität von Ökotypen der Buche konnten sowohl im Wachstum als auch in physiologischen Parametern unterschiedliche Reaktionen von Ökotypen auf einen induzierten 3-monatigen Trockenstreß festgestellt werden. Bereits bei der ersten Trockenperiode im Versuchsjahr 1997 kam es bei allen Ökotypen aufgrund der Trockenperiode zu einer Beeinträchtigung des Wachstums des Terminaltriebes. Im Jahr 1998 konnte nach der dreimonatigen Trocken-

periode eine zum Teil signifikante Abnahme im Stammdurchmesser gemessen werden, die auf eine Nutzung des Wasserreservoirs in Rinde und Holz schließen lässt. Ein wesentliches Ergebnis der Untersuchungen war ein Zusammenhang zwischen der Prolin-Akkumulation der Blätter und dem resistenten Verhalten einzelner Ökotypen gegenüber Trockenstreß. Im Versuchsjahr 1997 konnte aufgrund dessen eine vorläufige Zuordnung der Ökotypen in folgende drei Gruppen vorgenommen werden:

- *Buchenökotypen mit tolerantem Verhalten*

Die Ökotypen Überlingen und Forbach zeigten einen starken Anstieg des Prolingehaltes in den Blättern. Bei allen anderen gemessenen biochemischen und physiologischen Streßparametern konnten bei diesen Ökotypen keine Unterschiede zu den Kontrollen festgestellt werden.

- *Buchenökotypen mit sensitivem Verhalten*

Die Ökotypen Conventwald und Zwiefalten zeigten keinen nennenswerten Anstieg des Prolingehaltes in den Blättern, wiesen aber "pre-dawn" Wasserpotentiale von bis zu – 3,5 MPa auf, die massiven Trockenstreß belegen. Dies wurde durch Messungen der Elektrolytleitfähigkeit bestätigt.

- *Buchenökotypen mit intermediärem Verhalten*

Der Ökotyp Ravensburg zeigte keine der bereits erwähnten Reaktion, sondern kann hinsichtlich seinen biochemischen und physiologischen Reaktionen zwischen die oben beschriebenen Reaktionsmuster eingeordnet werden.

Im Versuchsjahr 1998 kam es ebenfalls zu unterschiedlichen Reaktionen der Ökotypen auf den applizierten Trockenstreß. Die im Versuchsjahr 1997 durchgeführte Einteilung der Ökotypen in resistentes, intermediäres und sensitives Verhalten konnte eingeschränkt aufrechterhalten werden. Zwar zeigten in diesem Jahr alle Ökotypen eine Prolinanreicherung in den Blättern, doch waren starke Unterschiede im Wachstum zwischen den Ökotypen zu beobachten. Die Ökotypen Forbach, Ravensburg und Überlingen, die 1997 als „resistent“ und „intermediär eingestuft wurden und zum Teil eine Reaktion auf den Trockenstreß durch Prolineinlagerungen in den Blättern zeigten, waren in diesem Jahr zu einem verstärkten Wachstum fähig. Die sensitiv eingestuften Ökotypen Conventwald und Zwiefalten zeigten auf den Behandlungsflächen ein geringeres Wachstum.

Im Gewächshaus wurden Keimlinge von klimatisch unterschiedlichen autochthonen Herkünften aus dem gesamten Bundesgebiet nach dem Abschluß der ersten Wachstumsphase unter kontrollierten Bedingungen einer Trockenperiode ausgesetzt. Die Feldkapazität des Substrats betrug zum Erntezeitpunkt nach einer dreiwöchigen Trockenperiode durchschnittlich $18,5 \pm 0,3\%$ der Kontrolle ohne Unterschiede zwischen den Herkünften. Der Trockenstreß hatte keinen Effekt auf die Trockenmasse, allerdings waren die Wassergehalte vermindert (97% Blätter / Sproßachsen, 92% der Kontrolle Wurzeln). Das Wasserpotential war in den Wurzeln und Sprossen ebenso deutlich vermindert (55% bzw. 22% der Kontrolle) wie die Transpiration (62% der Kontrolle).

Bei den Inhaltsstoffen der Blätter waren besonders die Konzentrationen von ABA (171%) und von Prolin (130%) sowie von Saccharose (125%) in der Blatttrockenmasse (125%) durch die Trockenheit erhöht. Die Konzentration von Phosphat war durch den Trockenstreß auf durchschnittlich 69% vermindert und offensichtlich durch eine Erhöhung der Chloridkonzentration (125%) kompensiert, wobei die Konzentrationen der Kationen nicht beeinflußt waren. An Hand einer Clusteranalyse konnten zwei extrem Cluster identifiziert werden. Zwei Herkünfte aus Gebieten mit hoher Niederschlagsmenge zeichneten sich durch besonders geringe Wasserpotentiale und Transpiration einerseits und hohe Konzentrationen von Fruktose, ABA und Prolin nach dem Trockenstreß aus. Demgegenüber gab es einen Cluster mit zwei Herkünften aus trockenen Regionen mit geringeren Effekte des Trockenstreß auf Wasserpotential und Transpiration und niedrigen Konzentrationen von Hexosen, ABA und Prolin.

Summary

The enrichment of the atmosphere with CO₂ will change the future climate in many ways. For example, longer periods of drought are expected in summer. Due to the long life cycle of beech, a tree species known to be sensitive to drought stress, these changes may be relevant for the beech generation planted today. Hence, relatively drought-tolerant ecotypes should be used to avoid adverse effects of the future climate. The aim of this project was to identify drought tolerant ecotypes by analysing biometric, physiological and biochemical parameters.

In a field experiment five ecotypes of beech trees were exposed for three months to drought stress in 1997 and 1998. The ecotypes of beech originated from different regions of Baden-Württemberg and therewith different environmental and climatic conditions. During the first dry period in 1997, the growth of terminal buds was inhibited in all provenances. During the dry period in 1998 the diameter of the axes was reduced significantly due to the use of water reservoir. There was a tight correlation between accumulation of proline in the leaves and tolerant behaviour against drought stress for some provenances. The ecotypes could be divided in three groups with respect to drought stress tolerance during the vegetative period in 1997:

- tolerant ecotypes:

The concentration of proline increased strongly in provenances Überlingen and Forbach due to drought. All other measurements did not show significant effects of drought stress.

- sensitive ecotypes:

In the leaves of the provenance Conventwald and Zwiefalten proline was not accumulated, but, water potential decreased to -3.5 MPa. This observation was confirmed by measurements of electrolyte conductivity.

- intermediate ecotype:

the ecotype Ravensburg showed no typical reactions as mentioned for the ecotypes above.

In 1998 different reactions due to stress were observed for the provenances, and with some exceptions the pattern of sensitivity of 1997 was confirmed. There was an accumulation of proline in leaves of all provenances, but, strong differences in growth were determined. The tolerant or intermediate ecotypes Forbach, Ravensburg and Überlingen grew more in 1998 than the sensitive ecotypes Conventwald and Zwiefalten.

Seedlings originating from regions of Germany that vary in annual rainfall were exposed to a drought period after the end of the first growth period in a greenhouse experiment under controlled conditions. At the end of three weeks drought period the field capacity of substrate was $18.5 \pm 0.3\%$ of the control for all provenances. Drought stress had no effect on dry weight, but the water content was reduced to 97% of control in leaves and axis and 92% in the roots. A strong effect of drought stress on

waterpotential in roots (555%) and shoots (224% of the control) as well as on transpiration rate (62%) was found. In the dry matter of the leaves the concentration of ABA (171%), proline (130%), and sucrose (118% of the control) was increased due to drought. The concentration of phosphate was decreased (69%) and, apparently chloride (125% of the control) was increased for charge compensation, while cations were not affected. By analysis of cluster, two clusters from opposite climatic sites were identified. The drought stress sensitive cluster originating from regions with high amount of precipitation per year had low water potential and low transpiration rates as well as high concentration of fructose, ABA and proline under conditions of drought. The other cluster consisted of two provenances of relatively dry habitats and was affected less in water potential and transpiration and additionally the concentration of hexose, ABA and proline was low.

2 PROBLEMSTELLUNG

Anthropogene Veränderungen der Umwelt werden voraussichtlich zu einer globalen Erhöhung der Jahresisotherme führen (SEILER UND HAHN, 1998). Dieses wird eine Reihe von anderen Veränderungen des Klimas nach sich ziehen. Unter anderem wird erwartet, daß sich Niederschlagsereignisse im Jahresverlauf anders verteilen werden. Dabei werden mit großer Sicherheit großräumig längere Phasen von Trockenheit im Sommer auftreten. Der Einfluß lokaler veränderten Klimaänderungen auf das Wachstum von Pflanzen ist Anlaß von zahlreichen Diskussionen (SCHOLZ, 1993; MÖHREN und KRAMER, 1997). Bei der relativ hohen Lebensdauer von Bäumen ist es wahrscheinlich, daß die prognostizierten Klimaveränderungen bei heute lebenden und in absehbarer Zeit zur Aussaat oder zur Aufforstung kommenden jungen Bäumen in der Umtriebszeit von Bedeutung sein werden. Für die Forstwirtschaft ist es daher wichtig, auf die zukünftigen Probleme vorbereitet zu sein und für die Auswahl von geeigneten Bäumen Entscheidungshilfen zu bekommen. Gerade die gegen Trockenheit empfindliche Rotbuche (KOZLOWSKI *et al.*, 1991) hat eine steigende Bedeutung in der deutschen Forstwirtschaft (ANONYMOS, 1996). Kenntnisse über Mechanismen der Sensitivität oder Toleranz gegenüber Trockenstreß bei der Buche sind deshalb von erheblicher Bedeutung für die Auswahl von geeignetem Aufforstungsmaterial.

Das vorliegende Projekt, daß die Identifikation von Trockenstreß-toleranten Ökotypen zum Ziel hatte, setzte sich aus zwei Teilprojekten zusammen. Einerseits wurde in einem zweijährigen Freilandversuch an einem natürlichen Buchenstandort die Reaktion von vierjährigen Buchenpflanzen aus fünf verschiedenen Herkünften auf Wasserausschluß untersucht. Im zweiten Teil des Projekts wurde eine bezüglich der Anzahl und der klimatischen Bedingungen des Ursprungsgebiets breite Palette von autochthonen Buchenherkünften unter kontrollierten Bedingungen Trockenstreß ausgesetzt und die physiologisch metabolischen Reaktionen charakterisiert. Da im Jahr 1999 nur wenige entsprechende Saatgutbestände aus Süddeutschland verfügbar waren, wurden aus dem gesamten Bundesgebiet Herkünfte mit großen Unterschieden in der jährlichen lokalen Niederschlagsmenge eingesetzt. Neben der allgemeinen Ausprägung des Trockenstresses sollten die physiologischen Reaktionen der Pflanzen charakterisiert werden und Ökotypen erkannt werden. Als praktisch nutzbares Ergebnis sollten Empfehlungen für Auswahl von Trockenstreß-toleranten Ökotypen abgeleitet werden.

3 FREILANDVERSUCH IM „CONVENTWALD“

Im Frühjahr 1996 wurden auf der Versuchsfläche 5 Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* (L.)) im Alter von vier Jahren in einem Pflanzverband von 1* 1,5 m in Form eines Blockversuchs unter Randomisierung der Pflanzen auf den Einzelflächen gepflanzt. In den zwei folgenden Versuchsjahren (1997 und 1998) wurde mit Hilfe von parzellenbezogenen Kleindächern eine dreimonatige Trockenperiode in den Monaten Juli, August und September induziert. Dazu wurde die Versuchsfläche in drei Behandlungsflächen und eine Kontrollfläche mit vergleichbarer Pflanzenanzahl unterteilt.

Vier Ökotypen der gepflanzten Buchen stammten aus dem Genressourcenprogramm des Landes Baden-Württemberg. Das geprüfte Saatgut mit den Herkünften Forbach, Zwielfalten, Ravensburg und Überlingen (Tabelle 3.2) wurde in einer Pflanzschule in Emmendingen angezogen. Ein weiterer vierjähriger Ökotyp wurde der Naturverjüngung des vorhandenen Bestands der Versuchsfläche „Conventwald“ entnommen.

3.1 DESIGN DES WASSERAUSSCHLUß-EXPERIMENTES

3.1.1 Standort

Der Conventwald liegt am Westabfall des Mittleren Schwarzwaldes in einer Höhe von 700-860 m ü. N.N. und ist dem staatlichen Forstamt St. Märgen zugeordnet. Es handelt sich um einen montanen Bu-, Ta(Fi)-Wald mit einer mittleren Jahrestemperatur von 6,6 °C und einem Niederschlag von ca. 1400 mm/a (Tabelle 3.1). Die Versuchsfläche befindet sich unter einem lockeren Buchenaltbestand.

Tabelle 3.1: Versuchsfläche Conventwald

Lage	Westabfall des Mittleren Schwarzwaldes (700-860 m ü. N.N.).
Waldtyp	Montaner Bu-, Ta(Fi)-Wald
Mittl. Jahrestemperatur	6,6 °C
Niederschlag	ca. 1400 mm/a
Ausgangsgestein	dunkle Paragneise
Bodentyp	tiefgründige, mesotrophe Braunerde
Waldtyp	Montaner Bu-, Ta(Fi)-Wald
Waldeigentümer	Land Baden-Württemberg, Staatl. Forstamt St. Märgen
Größe der Versuchsfläche	26m * 28m

Der Standort Conventwald erschien für die geplanten Untersuchungen aus folgenden Gründen besonders geeignet: Einerseits wurden am Standort bereits von der FVA Freiburg zahlreiche, für die Interpretation der Ergebnisse dieses Projektes wichtige Basisparameter erfaßt, so z.B. der Bodenwasserhaushalt und die Nährstoffdynamik im Boden. Die Homogenität und gute Durchlässigkeit des Bodens aufgrund eines hohen Skeletanteils verhindern trotz starker Hanglage laterale Wasserflüsse in der Rhizosphäre. Trockenstreßdisposition aufgrund der guten Durchlässigkeit des Bodens tritt jedoch nicht auf, da (1) der durchschnittliche Jahresniederschlag mit ca. 1400 mm/a relativ hoch und gleichmäßig über das Jahr verteilt ist und (2) die mittlere Jahrestemperatur mit 6,6°C recht kühl ist (v. WILPERT, 1996). Die Belastung durch Immissionen ist auf der Versuchsfläche relativ gering. So beträgt die atmogene Gesamtsäurebelastung und der atmogene Stickstoffeintrag 0,9-1,2 kmol_c ha⁻¹a⁻¹ bzw. 14-17 kg N ha⁻¹a⁻¹ und liegt damit im Landesmittel (v. WILPERT, 1996)

Tabelle 3.2: Standorts- und Klimadaten der Herkünfte der eingesetzten Ökotypen (Die Daten wurden von der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt, Baden-Württemberg zur Verfügung gestellt).

ÖKOTYP	CONVENTWALD	ÜBERLINGEN	RAVENSBURG	FORBACH	ZWIEFALTEN
Waldeigentümer	Land Baden-Württemberg	Spitalwald Überlingen	Land Baden-Württemberg	Land Baden-Württemberg	Land Baden-Württemberg
Wuchsgebiet/-bezirk	Mittlerer Schwarzwald (3/09)	Südwest-deutsches Alpenvorland (7/06)	Südwest-deutsches Alpenvorland (7/06b)	Schwarzwald (3/05)	Schwäbische Alb (6/05a)
Höhenlage	780-800 m	580-610 m	401-495 m	650-710 m	610-680 m
Jahresmitteltemp.	6,6°C	8,6°C	8,3°C	7,0°C	6,5°C
Niederschlag	1400 mm/a	900 mm/a	965 mm/Jahr	1593 mm/a	783 mm/a
Bodentyp	mesotrophe Braunerde	keine Kartierung vorhanden	Braunerde, Parabraunerde	podsolige Braunerde	Terra fusca, Braunerde, tls. Braune Rendzina

3.1.2 Induktion der Trockenperiode

In den Versuchsjahren 1997 und 1998 wurde eine Trockenperiode von drei Monaten (VJ 1997: 10.07.-13.10. und VJ 1998: 01.07.-30.09.) mit Hilfe von parzellenbezogenen Kleindächern (Abbildung 3.1) künstlich induziert.



Abbildung 3.1: Ansicht der überdachten Versuchsfelder.

Die Behandlungsflächen wurden mit einer UV-transparenten Folie (BP Chemicals Plas Tec GmbH, Pfullingen, Deutschland) in 1,5 - 2 m Höhe überspannt, die auf Kanthölzer (Kantenlänge 7 cm) aufgezogen wurde. An den Seiten wurde die Folie nur ca. 20 cm heruntergezogen, um die Temperaturerhöhung aufgrund eines Luftstaus unter den Dächern zu vermindern. Die Kanthölzer aus unbehandeltem Fichtenholz wurden aufgrund des skelettreichen Untergrundes und des starken Gefälles des Geländes mit Einschlaghülsen 70 cm tief im Boden verankert. Um eine Beeinflussung des Wassergehaltes im Boden durch Stammabfluß der am Standort vorhandenen Altbuchen und Tannen zu verhindern, wurden Manschetten aus wachsversiegeltem PV-Schaum um die Stämme befestigt und der Stammabfluß in Behältern aufgefangen. Eine Beeinträchtigung des Wasserausschlußversuchs durch Bodenoberflächenwasser wurde verhindert, indem bereits im Juni 1997 zur Wurzelraumisolierung oberhalb der Versuchsfelder und an

den Seiten Teichfolien ca. 20 cm tief in den Boden eingebracht wurden, die zusätzlich einen Überstand von 15 cm aufwiesen (VOLKMER & RENNENBERG, 1997).

3.2 MATERIAL UND METHODEN

3.2.1 Ernte des Pflanzenmaterials

Im Versuchsjahr 1997 fanden zwei Ernten statt, die erste vom 25.8.-29.8.97 nach einer eineinhalb-monatigen Trockenperiode und die zweite vom 9.10.-12.10.97 am Ende der 3-monatigen Trockenperiode. Im Versuchsjahr 1998 wurde nur eine Ernte am Ende der Trockenperiode (27.9.-1.10.98) durchgeführt. Bei den Ernten im ersten Versuchsjahr wurden pro Ökotyp und Behandlung je 6 Pflanzen entnommen, im Versuchsjahr 1998 wurde die Zahl der entnommenen Pflanzen auf 8 erhöht. Die Pflanzen wurden in Sproß und Wurzel zerteilt und zur Bestimmung der Biomasse gewogen. Anschließend wurde die gesamte Blattmasse vom Sproß abgetrennt und ebenfalls gewogen. Eine weitere Untergliederung in Rinde und Holz war aufgrund des Trockenstress und damit verbundener Probleme bei der Ablösung der Rinde nicht möglich. Von den geernteten Pflanzen wurden Blatt-, Rinden-, Holz- und Wurzelproben entnommen und in flüssigem Stickstoff schockgefroren. Nach Beendigung der Ernte wurden die Proben bei – 80 °C bis zur Analyse aufbewahrt. Zusätzlich wurden Phloemexsudate (3.2.5.1) gewonnen. Jeweils zwei Tage vor Beginn der Ernten wurde das „pre-dawn“ Wasserpotential gemessen (3.2.4.1). Eine Gewinnung von Xylemsaft war aufgrund des Trockenstress und der geringen Größe der Versuchspflanzen nicht möglich. In beiden Versuchsjahren erfolgte die Ernte der Pflanzen im Zeitraum von 9:00 – 13:00 Uhr.

3.2.2 Bodenphysikalische Parameter

Auf den Behandlungsflächen des Wasserausschluß-Experimentes im Conventwald und einer benachbarten Fläche der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt, die als Kontrolle diente, erfolgte in den Versuchsjahren 1997 und 1998 eine kontinuierliche Messung des volumetrischen Wassergehalts in drei unterschiedlichen Bodentiefen mit Hilfe von TDR-Sonden (10, 30 und 60 cm). Die TDR-Sonden (Delta – T Devices LTD, Cambridge, England) waren mit einem Datalogger verbunden, der die Meßwerte auto-

matisch in 10 – minütigen Intervallen registrierte und als arithmetische Stundenmittelwerte abspeicherte.

3.2.3 Biometrische Parameter

Die erste Aufnahme biometrischer Parameter fand im Herbst '96 statt, um den Ausgangszustand der Pflanzen zu ermitteln. Zu diesem Zweck wurden von jedem Ökotyp jeweils fünf Pflanzen auf der Behandlungs- und Kontrollfläche ausgesucht und dauerhaft markiert. In den Versuchsjahren 1997 und 1998 wurden zwei weitere Pflanzen pro Ökotyp und Behandlung hinzugenommen und die unten angegebenen biometrischen Parameter von April bis einschließlich Oktober gemessen. Die Messungen erfolgten zunächst zweimal wöchentlich bis zum Abschluß des Terminaltriebwachstums, anschließend wurden die Meßintervalle auf eine, zum Ende der Trockenperiode auf zwei Wochen verlängert.

An den ausgesuchten Pflanzen wurde die Gesamthöhe, die Länge des Terminaltriebes, der Stammdurchmesser in 10 cm, bzw. 5 cm Höhe und die Nodienanzahl des Terminaltriebes bestimmt. Die ausgesuchten Pflanzen wurden von den Ernten im Versuchsjahr 1997 ausgeschlossen, damit eine kontinuierliche Beobachtung des Wachstumsverhaltens unter Trockenstreß und Standortbedingungen in beiden Versuchsjahren erfolgen konnte. Nach der zweiten Trockenperiode im Versuchsjahr 1998 wurden die Pflanzen geerntet.

Zusätzlich wurde an den geernteten Pflanzen die Biomasse getrennt nach Pflanzenorganen (Wurzel, Blätter, Sproß) aufgenommen, sowie das Sproß-Wurzel- und das Frisch-Trockengewicht-Verhältnis berechnet.

3.2.4 Pflanzenphysiologische Parameter

3.2.4.1 Messung des „pre-dawn“ Wasserpotentials

Die Bestimmung des Wasserpotentials erfolgte mit der Druckbombentechnik nach SCHOLANDER *et al.* (1965). Ein intakter Zweig wurde in ein Druckgefäß (Soil Moisture, Santa Barbara, Kalifornien, USA) mit Hilfe einer Silikondichtung eingespannt, so daß die Schnittstelle nach außen ragte und mit einer Lupe beobachtet werden konnte. An dem Zweig war zuvor die Rinde auf einer Länge von 15 cm von der Schnittstelle aus

entfernt worden. Der Druck in der Kammer wurde langsam durch Einleiten von Stickstoff (5.0 Sauerstoffwerke, Friedrichshafen, Deutschland) erhöht, bis Xylemsaft an der Schnittfläche erschien.

3.2.4.2 Bestimmung des Wassergehaltes von Blättern

Der Wassergehalt von Blättern wurde gravimetrisch ermittelt, indem pro Ökotyp und Behandlung das Frischgewicht eines Blattes zum Zeitpunkt der Ernte gemessen wurde. Anschließend wurden die Proben im Trockenschrank (Heraeus, Osterode, Deutschland) 76 h bei 95°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und danach erneut gewogen. In beiden Versuchsjahren wurde der prozentuale Anteil des Wassers am Gesamtgewicht (FG) des Blattes nach

$$\text{Wassergehalt in \% des FG} = \frac{FG - TG}{FG} \times 100 \quad (\text{Gleichung 3.1})$$

berechnet.

3.2.4.3 Messung des MDA-Gehaltes in Blättern als Maß für Membranschäden

Der Gehalt an MDA in Blättern wurde nach der Methode von PEEVER UND HIGGINS (1989) mit Hilfe von Thiobarbitursäure bestimmt. Die Spezifität dieses Nachweises ist allerdings durch die Reaktion von Thiobarbitursäure mit anderen Aldehyden eingeschränkt. Das gefrorene Blattmaterial wurde unter flüssigem Stickstoff homogenisiert. Zur Extraktion von MDA wurde ein Aliquot von 100 mg in 2 ml Reaktionsgefäße (Eppendorf, Hamburg, Deutschland) überführt und mit 1,5 ml 0,1 M Tris/HCl-Puffer und 2% Triton X-100 versetzt. Der Ansatz wurde für 10 min bei 4°C im Dunkeln geschüttelt und anschließend bei 4°C und 14000 rpm für 10 min zentrifugiert (Eppendorf, Hamburg, Deutschland). Von jeder Probe wurden je drei Ansätze zu 100 µl, 200 µl und 300 µl in 2 ml Reaktionsgefäße (Eppendorf, Hamburg, Deutschland) pipettiert und mit der Reaktionslösung aus 20 % (v/v) Trichloressigsäure und 0,5 % (v/v) Thiobarbitursäure auf ein Endvolumen von 1 ml aufgefüllt. Drei unterschiedliche Ansätze waren notwendig, um sicherzustellen, daß im linearen Bereich der Extinktionszunahme mit zunehmender Extraktmenge gemessen wurde.

Die Proben wurden bei 95°C für 30 Min. im Dunkeln inkubiert, in einem Eisbad auf Zimmertemperatur (25°C) abgekühlt und 10 Min. bei 14000 rpm zentrifugiert. Im klaren Überstand wurden die Reaktionsprodukte bei 532 nm und der unspezifische Untergrund bei 600 nm spektralphotometrisch (DU 7500i, Beckmann, München, Deutschland) gemessen. Als Referenz wurde der Extraktionspuffer verwendet (0,1 M Tris/HCl-Puffer und 2% Triton X-100).

Die spezifischen Extinktionswerte bei 532 nm wurden um den jeweiligen unspezifischen Untergrund bei 600 nm und um den Nullwert korrigiert. Die Konzentration von MDA wurde nach dem Lambert-Beerschen-Gesetz berechnet. Die MDA-Gehalte wurden auf das bei der Extraktion eingesetzte Frischgewicht bezogen.

3.2.5 Gewinnung von Phloemexsudaten und Extrakten aus Blättern, Rinde, Holz und Feinwurzeln

3.2.5.1 Gewinnung von Phloemexsudaten für die Aminosäuren- und Ionenanalytik

Phloemexsudate wurden nach der modifizierten Methode von KING & ZEEVART (1974) verändert nach SCHNEIDER *et al.* (1996), der sogenannten EDTA-Technik, gewonnen. Hierzu wurde aus dem unteren Stammbereich Rindenstücke von ca. 200 mg entnommen. Die Rindenstücke wurden mit demineralisiertem Wasser abgespült und bei 20°C in jeweils 2 ml einer Inkubationslösung aus 10mM EDTA und 0,015 mM Chloramphenicol bei pH 7,0 inkubiert. Nach einer Inkubationszeit von 5h wurden die gewonnenen Exsudate in 2 ml-Eppendorfgefäße (Eppendorf, Hamburg, Deutschland) dekantiert, im flüssigem Stickstoff schockgefroren und bei -80°C bis zur weiteren Analyse gelagert.

3.2.5.2 Extraktion von löslichen Aminoverbindungen aus Blättern, Rinde, Holz und Feinwurzeln

Für die Extraktion von löslichen Aminoverbindungen aus Gewebeproben wurde eine modifizierte Methode nach WINTER *et al.* (1992) angewandt. 200-250 mg des jeweiligen Pflanzenmaterials wurden dazu unter flüssigem Stickstoff gemörsert. Ein Aliquot des tiefgefrorenen Pulvers von 100 mg wurde mit einem Gemisch aus 200 µl HEPES Puffer (20mM HEPES, 5mM EGTA, 10mM NaF, pH 7,0) und 1 ml

Methanol/Chloroform (3,5:1,5 v/v) in 2 ml Eppendorfgefäßen extrahiert. Nach 30 Min. Inkubationszeit auf Eis wurden die freien Aminoverbindungen zweimal mit 700 µl demineralisiertem Wasser ausgeschüttelt. Nach einer Zentrifugation von 5 min bei 4°C und 14000 rpm (Eppendorf 5402, Hamburg, Deutschland) wurden die wäßrigen Überstände abpipettiert und in 2 ml Eppendorfgefäße überführt, das Pellet wurde verworfen. Anschließend wurden die wäßrigen Phasen nochmals für 10 min bei 4°C zentrifugiert, in Gefriertrocknungsgläschen (Christ, Osterode, Deutschland) überführt und in einer Gefriertrocknungsanlage (ALPHA 2-4, Christ, Osterode) innerhalb von 4 Tagen vollständig getrocknet. Anschließend wurden die Proben mit Hilfe der Adsorptionschromatographie an Aminosäureanalysatoren der Typen Biochrom bzw. Alpha Plus (Pharmacia, Freiburg) analysiert.

3.2.5.3 Extraktion von Nitrat aus Blättern, Rinde, Holz und Feinwurzeln

Das gefrorene Pflanzenmaterial (Blätter, Rinde, Holz, Feinwurzeln) wurde in einem Mörser unter flüssigem Stickstoff zu einem Pulver homogenisiert. Zur Extraktion von Nitrat wurde ein Aliquot von 50 mg in 2 ml Reaktionsgefäße (Eppendorf, Hamburg, Deutschland) überführt und mit 1,2 ml demineralisiertem Wasser und 20 mg gereinigtem PVPP (Sigma, Deisenhofen, Deutschland) versetzt. Der Ansatz wurde für 60 min bei 4°C im Dunkeln geschüttelt und anschließend zur Proteinfällung für 10 min bei 95°C in einem Wasserbad (Julabo HC, Julabo, Seelbach) gekocht, um eine Störung der Nitratanalytik durch die Bindung von Proteinen an die Austauschmatrix der Trennsäule des Ionenchromatographen zu unterbinden. Nach Abkühlen wurden die Proben bei 4°C und 14000 rpm 10 min zentrifugiert. Der Überstand wurde abgenommen, in flüssigem Stickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei -20°C gelagert. Das Pellet wurde verworfen. Anschließend erfolgte mit Hilfe der Ionenchromatographie die Bestimmung der Konzentrationen von Nitrat.

3.2.6 Analytische Verfahren

3.2.6.1 Analyse der freien Aminoverbindungen

Die freien Aminoverbindungen in Phloemexsudaten und Pflanzenextrakten (Blätter, Rinde, Holz und Feinwurzeln) wurden an Aminosäureanalysatoren der Typen Biochrom

bzw. Alpha Plus (Pharmacia, Freiburg) analysiert. Die Phloemexsudate wurden zuvor mit 1 M HCl auf pH-Wert 2,2-2,5 eingestellt und 5 Min. bei 14000 rpm zentrifugiert. Die gefriergetrockneten Pflanzenextrakte wurden in 500µl Lithiumcitratpuffer (pH 2,2; 0,2 M) (Pharmacia, Freiburg, Deutschland) aufgenommen und ebenfalls auf pH 2,2-2,5 mit 1M HCl eingestellt. Nach einer 10 min Zentrifugation bei 4°C wurden die Überstände der Aminosäureanalytik zugeführt. Hierzu wurden 70 µl der aufgearbeiteten Probe in inerte Probenkapseln (Pharmacia, Freiburg) pipettiert, die zuvor mit Lithiumcitratpuffer gespült wurden, um Überreste aus vorangegangenen Analysen zu entfernen. Anschließend wurden die mit Probenmaterial gefüllten Kapseln in einen gekühlten, automatischen Probenaufgeber gelegt. Für die Injektion der Probe auf das Trennsystem floß der Eluent (Lithiumcitratpuffer pH 2,8; 0,2 M; Fluß 25,4 ml/h) durch die Kapsel und spülte die Probe auf das Säulensystem. Die Probe gelangte zunächst auf eine Vorsäule (Ultrapac 4, Pharmacia, Freiburg) zum Abfangen organischer Verunreinigungen. Der Auftrennung der Aminoverbindungen lag das Prinzip der Adsorptionschromatographie zugrunde. Die einzelnen Aminosäuren eluierten beim Erreichen ihres isoelektrischen Punktes. Nach der Trennung der einzelnen Aminoverbindungen von der Trennsäule erfolgte eine Nachsäulenderivatisierung mit Ninhydrin in einer auf 135°C temperierten Derivatisierungsschleife. Als starkes Oxidationsmittel reagiert Ninhydrin mit den α -Aminogruppen (Amine) der eluierenden Aminoverbindungen unter Freisetzung von CO_2 und R-CHO zu einem blauen (Ruhmanns Purpur) bzw. bei Aminoverbindungen ohne α -Aminogruppe (Imine) zu einem gelben Farbkomplex.

Die Extinktion des gebildeten Farbkomplexes war dem Gehalt der einzelnen Aminoverbindungen proportional und wurde in einem nachgeschalteten Photometer bei zwei verschiedenen Wellenlängen gemessen (440 nm für Imine; 570 nm für Amine).

Die Identifizierung der einzelnen Aminoverbindungen erfolgte über die Retentionszeiten, die Berechnung ihrer Konzentrationen über die Peakflächen, die zu den Konzentrationen proportional waren. Vor jedem Analyselauf wurde eine Kalibration über vier Eichpunkte mit Hilfe eines Aminosäurestandards (Sigma, München, Deutschland) durchgeführt, in dem folgende Aminoverbindungen enthalten waren: Ala, β -Ala, Ans, α -Aas, NH_4^+ , Arg, α -Aba, β -Aba, GABA, Car, Cit, DL-Cyt, Cys-Cys, Eth, Gly, Harnstoff, His, 1-M-His, 3-M-His, Ile, Leu, Lys, DL-A-Lys, Met, Orn, Pro, Hyp, Sar, Ser, P-Ser, Tau, Thr, Trp, Tyr und Val. Alle Aminoverbindungen lagen in der verwendeten Standardlösung 0,5 mM in 0,2 N Lithiumcitratpuffer (pH 2,2) gelöst vor. Die Amino-

verbindungen Asn, Gln, P-Eth, P-Ser wurden zusätzlich in gleichen Konzentrationen eingewogen. Die Wiederfindungsraten der einzelnen Aminoverbindungen lagen für alle untersuchten Gewebe unter Verwendung derselben Extraktions- und Analysemethoden bei 80-100% (GEBLER, 1998).

3.2.6.2 Ionenaustauschchromatographie zur Bestimmung von Nitrat

Die Bestimmung der Konzentrationen von Nitrat in Phloemexsudaten (3.2.5.1) und Pflanzenextrakten (3.2.5.3) (Blätter, Rinde, Holz, Feinwurzeln) erfolgte mit Hilfe der Ionenchromatographie. Dabei kam ein computergesteuertes Ionenchromatographiesystem (DX 120, Dionex, Idstein, Deutschland) mit automatischem Probenaufgeber zum Einsatz. Als Eluent wurde ein 2,7 mM Natriumcarbonat und 0,3 mM Natriumbicarbonat Puffer verwendet. Die Trennung von Nitrat erfolgte mit Hilfe eines IonPac Anionenaustauschersäulensystems. Die Probe gelangte zunächst auf zwei Vorsäulen. Die erste Vorsäule vom Typ NGI (Dionex, Idstein, Deutschland) diente dem Abfangen organischer und restlicher phenolischer Bestandteile in den Proben. Die zweite Vorsäule (AG12A-Guard, 4 mm, Dionex, Idstein, Deutschland) konzentrierte die in der Lösung vorhandenen Anionen. Die nachfolgende Anionenaustauschersäule (AS12A, 4mm, Dionex, Idstein, Deutschland) trennte die Ionen nach Ionenradius, Ionenstärke und der Größe der Hydrathülle des Anions. Die Quantifizierung von Nitrat erfolgte durch ein Leitfähigkeitsdetektormodul (CDM, Dionex, Idstein, Deutschland). Um zum einen die hohe Grundleitfähigkeit der für die Elution verwendeten Elektrolyte auf chemischem Wege zu verringern und zum anderen die zu analysierende Probe in eine stärker leitende Form zu überführen, wurde dem Detektor ein Mikromembransuppressor (AMMS-II, Dionex, Idstein, Deutschland) vorgeschaltet. Die Leitfähigkeit war proportional zur Konzentration. Die Ergebnisse der Messungen wurden dem angeschlossenen Computer übermittelt, der anhand vorgegebener Integrationsparameter die relativen Flächeneinheiten der Peaks berechnete. In den Phloemexsudaten verhinderte die hohe EDTA-Konzentration die Detektion von Nitrat über die Leitfähigkeit. Daher wurde die Nitratkonzentration in diesen Proben mit Hilfe eines UV-VIS Detektors (SPD-6AV, Shimadzu, Duisburg) bei einer Wellenlänge von 210 nm (HAYASHI & CHINO, 1985) bestimmt. Die Identifizierung von Nitrat erfolgte durch externe und interne Standards. Die Quantifizierung erfolgte durch eine externe Kalibrierung mit einem Nitratstandard in 6 Konzentrationen.

3.2.6.3 Proteinbestimmung

In Anlehnung an die Methode von BRADFORD (1976) wurde der Gehalt an löslichen Proteinen in Extrakten von Blättern, Rinde, Holz und Feinwurzeln photometrisch bestimmt. Zur Extraktion der löslichen Proteine wurde ein Aliquot von 50 mg des homogenisierten Pflanzenmaterials (Blätter, Rinde, Holz, Feinwurzeln) in 2 ml Reaktionsgefäße (Eppendorf, Hamburg, Deutschland) überführt und mit 1,5 ml 0,1 M Tris/HCl-Puffer versetzt. Der Ansatz wurde für 10 Min. bei 4°C im Dunkeln geschüttelt und anschließend bei 4°C und 14000 rpm für 10 Min. zentrifugiert. Der klare Überstand wurde in 1,5 ml Reaktionsgefäße (Eppendorf, Hamburg, Deutschland) pipettiert. Von diesem Überstand wurde ein Aliquot von 20 µl entnommen und mit 1 ml Bradford-Reagenz versetzt. Nach einer Inkubation von 10 Min. im Dunkeln wurde mit einem Photometer (DU 7500i, Beckmann, München, Deutschland) die Extinktion bei einer Wellenlänge von 595 nm gemessen.

3.2.7 Statistik

Die in der vorliegenden Arbeit angegebenen Daten wurden, sofern nicht anders vermerkt, als Mittelwerte (M) aus Meßwerten (x) mehrerer unabhängiger Versuche (n) und der zugehörigen Standardabweichung (\pm SD) angegeben.

Signifikante Unterschiede der Mittelwerte zweier unabhängiger Stichproben wurden mit dem Student'schen t-Test mit einem Signifikanzniveau von 95% ermittelt. Bei mehreren Behandlungen wurde eine monofaktorielle, bzw. multifaktorielle Varianzanalyse vorgenommen (Duncan Test, 95% Vertrauensintervall, $p \leq 0.05$). Alle Berechnungen wurden mit der Statistiksoftware SPSS 5.0 für Windows (SPSS Inc., USA) durchgeführt.

3.3 ERGEBNISSE

3.3.1 Bodenphysikalische Parameter

Auf der Versuchsfläche „Conventwald“ wurde über die Versuchsjahre 1997 und 1998 hinweg der volumetrische Wassergehalt in drei unterschiedlichen Bodentiefen (10, 30 cm) gemessen, um Änderungen im Bodenwasservorrat zu erfassen. Auf der Kontrollfläche unterlag der volumetrische Wassergehalt erheblichen, witterungsbedingten Schwankungen mit sommerlicher Austrocknung während der Vegetationsperiode und Wiederbefeuchtung im Herbst. Im Tiefenprofil schritt die Austrocknung und Wiederbefeuchtung von oben nach unten fort. Entsprechend verringerte sich die Wassergehaltsabnahme mit der Tiefe. Im Durchschnitt war der volumetrische Wassergehalt in 10 cm Tiefe auf der Kontrollfläche im Versuchsjahr 1997 mit $24,9 \pm 2,5$ % etwas höher als im Versuchsjahr 1998 mit $22,9 \pm 5,4$ % (Abbildung 3.1). Bei Betrachtung des Jahresverlaufs zeigten sich größere Unterschiede zwischen den Versuchsjahren. Im Jahr 1997 war im August eine Abnahme des Bodenwassergehaltes in 10 cm Tiefe auf der Kontrollfläche bis maximal 18 % zu beobachten (Abbildung 3.1). Das Jahr 1998 zeichnete sich durch längere Trockenperioden in den Sommermonaten aus. Die gemessenen Werte des volumetrischen Wassergehaltes gingen in 10 cm Tiefe bis 9 %, in 30 cm Tiefe bis 14 % zurück (Abbildung 3.1). Der Bodenwasservorrat füllte sich jedoch nach Niederschlagsereignissen auf der Kontrollfläche in kurzer Zeit wieder auf (Abbildung 3.1).

Auf den Behandlungsflächen lag der volumetrische Wassergehalt in 10 cm Tiefe im Versuchsjahr 1997 vor Beginn der ersten experimentellen Austrocknung zwischen 25 – 30 % und war somit mit dem der Kontrollfläche vergleichbar. Kurz nach Beginn der Trockenperiode sank der volumetrische Wassergehalt im Versuchsjahr 1997 auf maximal 8,9 % und im Versuchsjahr 1998 auf 6,9 % in 10 cm Bodentiefe ab und stagnierte jeweils in diesem Bereich. Auch hier war im Bodenprofil eine Verringerung der Wassergehaltsabnahme mit der Tiefe zu beobachten. Die Wiederbefeuchtung auf den Behandlungsflächen verzögerte sich nach der extremen Austrocknung im Jahr 1997. Zu Beginn der zweiten künstlich induzierten Trockenperiode 1998 war der volumetrische Wassergehalt auf den Behandlungsflächen 10 % geringer als auf der Kontrollfläche (Abbildung 3.1).

Legende zu Abbildung 3.1: Über die meteorologischen Jahre 1997 und 1998 hinweg wurde der volumetrische Wassergehalt in 10 und 30 cm Bodentiefe mit Hilfe von TDR-Sonden gemessen. Die Daten wurden kontinuierlich in 10 minütigen Intervallen von Datenloggern automatisch abgelesen und als arithmetisches Stundenmittel abgespeichert. Dargestellt sind Tagesmittlerwerte. Im Zeitraum vom 11.9.-29.10.97 konnten wegen Loggerausfall keine Daten gemessen werden.

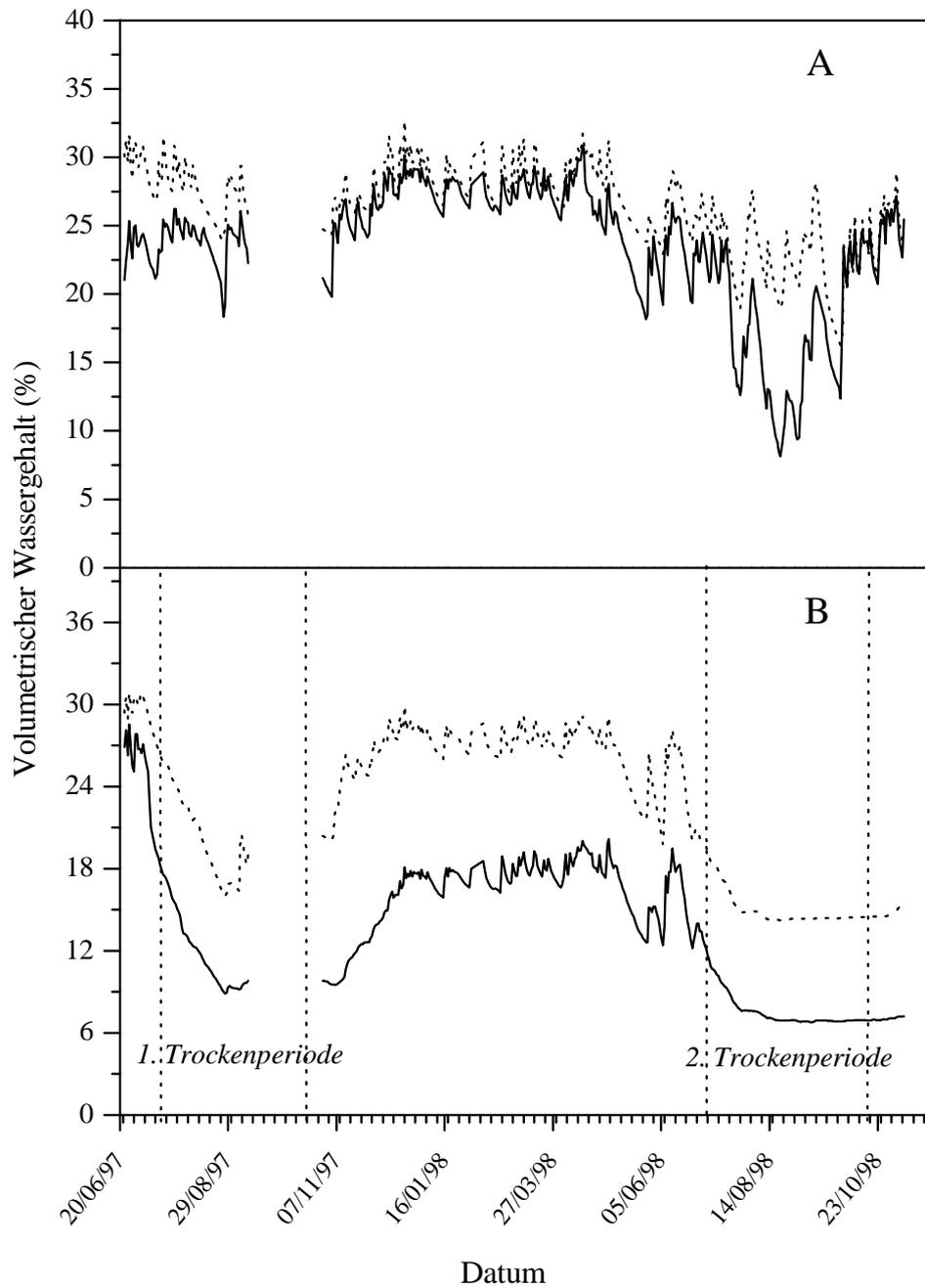


Abbildung 3.1: Volumetrischer Wassergehalt auf (A) Kontrollfläche und (B) Behandlungsflächen in 10 (—) und 30 cm (- - -) Bodentiefe.

3.3.2 Auswirkungen von Trockenstreß auf das Wachstum

Im Herbst 1996 wurde eine Bestandsaufnahme auf der Versuchsfläche „Conventwald“ durchgeführt und an fünf willkürlich ausgesuchten Pflanzen pro Ökotyp und geplanter Behandlung (Kontrollfläche/Behandlungsflächen) (1) die Länge des Terminaltriebes, (2) der Stammdurchmesser in 10 cm bzw. in 5 cm Höhe und (3) die Gesamthöhe der Pflanze gemessen, um zu überprüfen, ob sich die auf der Freifläche gepflanzten Ökotypen in ihrem Wachstumsverhalten (a) untereinander und (b) zwischen der Kontrollfläche und den Behandlungsflächen unterscheiden. Der Vergleich der Pflanzen unterschiedlicher Ökotypen auf der Kontrollfläche mit den Pflanzen auf den Behandlungsflächen zeigte keinen signifikanten Unterschied in den gemessenen biometrischen Parametern (Tabelle 3.1).

Tabelle 3.1: Gesamthöhe, Stammdurchmesser und Terminaltrieblänge der Buchenökotypen vor Beginn des Wasserausschlußexperiments.

	TERMINALTRIEB (cm)	STAMMDURCHMESSER (cm)	PLANZENHÖHE (cm)
CONVENTWALD Kontrolle	18,0 ± 5,8 ^a	0,42 ± 0,04 ^c	51,9 ± 4,1 ^a
CONVENTWALD Behandlung	17,7 ± 6,4 ^a	0,53 ± 0,08 ^c	68,0 ± 11,1 ^a
FORBACH Kontrolle	16,9 ± 2,7 ^a	0,96 ± 0,23 ^b	68,8 ± 9,7 ^b
FORBACH Behandlung	14,3 ± 3,2 ^a	0,98 ± 0,16 ^b	72,3 ± 7,1 ^b
RAVENSBURG Kontrolle	9,9 ± 2,8 ^a	0,76 ± 0,15 ^a	59,1 ± 9,7 ^{ab}
RAVENSBURG Behandlung	13,5 ± 4,6 ^a	0,87 ± 0,16 ^a	65,0 ± 11,8 ^{ab}
ÜBERLINGEN Kontrolle	12,5 ± 7,2 ^a	0,94 ± 0,14 ^{ab}	67,8 ± 7,1 ^{ab}
ÜBERLINGEN Behandlung	15,8 ± 6,5 ^a	0,98 ± 0,16 ^{ab}	58,0 ± 14,7 ^{ab}
ZWIEFALTEN Kontrolle	12,2 ± 7,3 ^a	0,94 ± 0,27 ^a	64,8 ± 23,0 ^{ab}
ZWIEFALTEN Behandlung	13,5 ± 2,5 ^a	0,87 ± 0,13 ^a	64,8 ± 9,9 ^{ab}

Dagegen wurden Unterschiede zwischen den Ökotypen in den untersuchten biometrischen Parametern festgestellt (Tabelle 3.1). Der Ökotyp aus dem Conventwald war mit einer Länge des Terminaltriebes von $17,9 \pm 6,1$ cm und einer Pflanzenhöhe von $60,00 \pm 7,6$ cm mit den Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm vergleichbar, der Stammdurchmesser mit $0,48 \pm 0,06$ cm unterschied sich jedoch signifikant von den Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm.

Auffällig war weiterhin, daß der Ökotyp aus Forbach sich deutlich von den anderen Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm Baden-Württemberg in Stammdurchmes-

ser ($0,97 \pm 0,20$ cm) und Pflanzenhöhe ($70,6 \pm 8,4$ cm) unterschied. Die Werte lagen deutlich über den Werten der drei anderen Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm.

3.3.2.1 Gesamthöhe

Von Beginn der Vegetationsperioden bis zum Stagnieren des Höhenwachstums im August wurde in beiden Versuchsjahren 1997 und 1998 die Gesamthöhe von sieben Pflanzen pro Ökotyp und Behandlung gemessen. Bei einem Vergleich der Gesamthöhe der Pflanzen nach Abschluß des Wachstums im August, wurde in beiden Untersuchungsjahren bei keinem Ökotyp ein signifikanter Unterschied zwischen der Kontrollfläche und den Behandlungsflächen festgestellt. Tendenziell war bei den Ökotypen Forbach, Ravensburg, Überlingen und Zwiefalten eine Zunahme der Pflanzenhöhe von 1996 bis 1998 zu beobachten. Aufgrund der vergleichsweisen hohen Variabilität konnte jedoch keine signifikante Höhenzunahme ermittelt werden. Beim Ökotyp Conventwald stagnierte das Höhenwachstum in den drei untersuchten Jahren.

Tabelle 3.2: Gesamthöhe von Ökotypen der Buche nach Abschluß des Wachstums im August. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von je sieben Versuchspflanzen \pm SD. Signifikante Unterschiede wurden in keinem Fall beobachtet.

ÖKOTYP	BEHANDLUNG	1996	1997	1998
CONVENTWALD	Kontrolle	$51,9 \pm 4,1$	$53,6 \pm 3,3$	$55,8 \pm 3,1$
	Behandlung	$68,0 \pm 11,1$	$67,4 \pm 12,5$	$67,2 \pm 11,8$
FORBACH	Kontrolle	$68,8 \pm 9,7$	$69,2 \pm 8,5$	$80,6 \pm 15,3$
	Behandlung	$72,3 \pm 7,1$	$78,6 \pm 13,9$	$82,0 \pm 15,0$
RAVENSBURG	Kontrolle	$59,1 \pm 18,1$	$63,5 \pm 16,9$	$74,4 \pm 20,2$
	Behandlung	$65,0 \pm 11,8$	$67,4 \pm 11,6$	$72,8 \pm 14,7$
ÜBERLINGEN	Kontrolle	$67,8 \pm 7,1$	$68,3 \pm 7,5$	$75,0 \pm 20,2$
	Behandlung	$58,0 \pm 14,7$	$64,8 \pm 11,6$	$68,7 \pm 9,2$
ZWIEFALTEN	Kontrolle	$64,8 \pm 23,0$	$68,6 \pm 20,6$	$80,7 \pm 23,6$
	Behandlung	$64,8 \pm 9,9$	$65,3 \pm 12,8$	$88,8 \pm 11,3$

3.3.2.2 Stammdurchmesser

Der Stammdurchmesser wurde in 10 cm Höhe bei sieben Pflanzen pro Ökotyp und Behandlung ebenfalls ab Beginn der Vegetationsperiode bis zur Beendigung der Trockenperiode während beider Versuchsjahre gemessen. Im Versuchsjahr 1997 wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen der Behandlung und der Kontrolle im Stammdurchmesser der jeweiligen Ökotypen gemessen. Im Vergleich zwischen den Ökotypen wies der Ökotyp Conventwald am Ende der Trockenperiode einen auf der Kontrollfläche um den Faktor 2,2 und auf den Behandlungsflächen einen um den Faktor 1,8 geringeren Stammdurchmesser auf als die Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm (Abbildung 3.2). Die Messungen im Versuchsjahr 1998 waren zunächst mit den Ergebnissen aus dem vorangegangenen Jahr vergleichbar: Vor Beginn und nach einer eineinhalbmonatiger Trockenperiode zeigten sich keine Unterschiede bei den Ökotypen zwischen der Kontrolle und der Behandlung. Zum Ende der Trockenperiode nahm der Stammdurchmesser bei den Ökotypen Conventwald, Forbach und Zwiefalten auf den Behandlungsflächen signifikant ab. Bei den Ökotypen Überlingen und Ravensburg war diese Abnahme im Stammdurchmesser lediglich tendenziell zu beobachten (Abbildung 3.2). Auf der Kontrollfläche wurde eine vergleichbare Abnahme des Stammdurchmessers nur bei dem Ökotyp Conventwald gemessen. Die anderen vier Ökotypen wiesen auf der Kontrollfläche einen gleichbleibenden Stammdurchmesser auf (Abbildung 3.2).

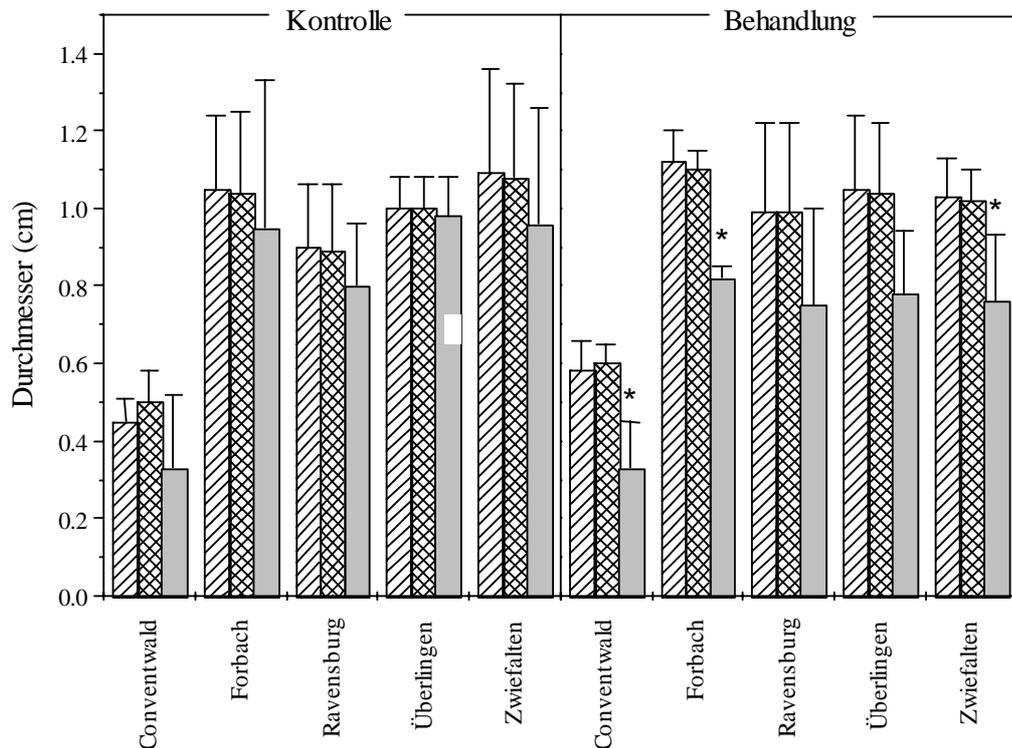


Abbildung 3.2: Stammdurchmesser von Ökotypen der Buche in 10 cm Höhe im Versuchsjahr 1998. Beginn der Trockenperiode (■), nach eineinhalbmonatiger (▨) und am Ende der Trockenperiode (▩). Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von je sieben Versuchspflanzen \pm SD. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan - post - hoc -Test) bei $p \leq 0,05$.

3.3.2.3 Terminaltrieblänge

Im Versuchsjahr 1997 war bei den meisten Pflanzen der Blattaustrieb und der damit verbundene Terminaltrieb wuchs erst ab Mitte Mai zu beobachten. Bei den Pflanzen aus dem Genressourcenprogramm war in den ersten drei Meßwochen auf der Kontrollfläche ein stärkerer Wuchs als auf den Behandlungsflächen zu verzeichnen (Abbildung 3.3). Ab Anfang Juni stagnierte das Wachstum des Terminaltriebes auf den Versuchsflächen und der Kontrollfläche. Der Ökotyp Conventwald wies auf den Behandlungsflächen einen ähnlichen Terminaltrieb wuchs in den ersten Wochen auf wie auf der Kontrollfläche. Auf der Kontrollfläche wurde bei allen Ökotypen ein erneuter Wachstumsschub des Terminaltriebes Anfang August beobachtet. Dieser für die Buche typische Wuchs

im Spätsommer trat bei den Pflanzen, die auf den Behandlungsflächen Trockenstreß ausgesetzt waren, nicht auf (Abbildung 3.3).

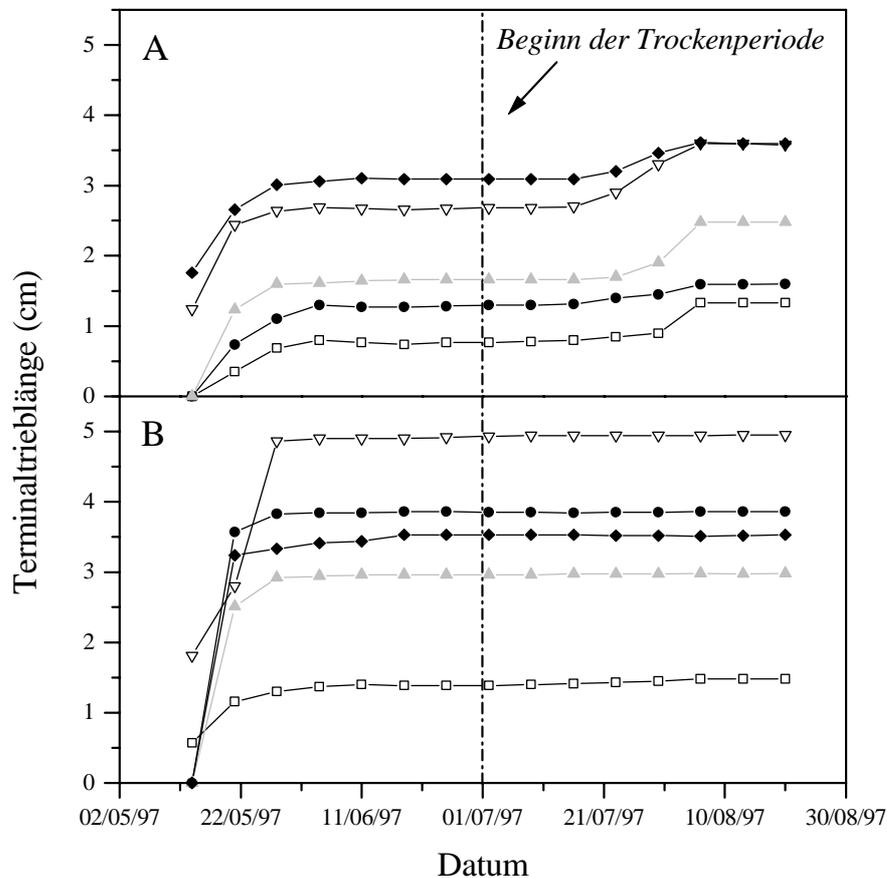


Abbildung 3.3: Wachstum des Terminaltriebes von Ökotypen der Buche (A: Kontrollfläche; B: Behandlungsflächen). Conventwald □ , Forbach ▽ , Ravensburg △ , Überlingen ● , Zwiefalten ◆ . Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von je sieben Versuchspflanzen.

Im darauffolgenden Versuchsjahr 1998 wurde der Blattaustrieb beim Ökotyp Conventwald bereits ab Mitte April beobachtet, bei den anderen vier Ökotypen ab Anfang Mai. Dementsprechend war die Blattentfaltung beim Ökotyp Conventwald Anfang Mai beendet, bei den Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm Mitte Mai. Mit Beendigung der Blattentfaltung war auch der Terminaltriebewuchs bei den meisten Ökotypen abgeschlossen. Der Terminaltriebewuchs war auf der Kontrollfläche und den Behandlungsflächen vergleichbar. Lediglich der Ökotyp Überlingen wies mit $6,1 \pm 4,7$ cm auf den Behandlungsflächen eine geringere Terminaltrieblänge auf als auf der Kontrollfläche ($10,3 \pm 5,6$ cm). Ab Anfang Juni stagnierte das Wachstum des Terminaltriebes sowohl auf den Behandlungsflächen als auch auf der Kontrollfläche. Der für die Buche typische

Wuchs im Spätsommer trat auf beiden Flächen, Behandlung und Kontrolle, in diesem Versuchsjahr nicht auf .

3.3.2.4 Biomasse und Sproß-Wurzel-Verhältnis

Die Biomasse der Buchenökotypen und ihre Verteilung zwischen Sproß und Wurzel wurde im Jahr 1997 und 1998 am Ende der Trockenperiode ermittelt. Der Ökotyp Conventwald unterschied sich im Versuchsjahr 1997 auf der Kontrollfläche in Blattmasse, Sproß- und Wurzelgewicht und damit auch in der Gesamtbiomasse (40,4 g) stark von den vier Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm, die mit einem Mittelwert von 107,6 g fast die dreifache Biomasse aufwiesen. Bei den Pflanzen, die auf den Behandlungsflächen Trockenstreß ausgesetzt waren, trat dieser Unterschied noch deutlicher zu tage. Der Ökotyp Conventwald hatte mit 18,9 g nur ein Sechstel an Biomasse wie die Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm mit einem mittleren Gewicht von 114,4 g. Darüber hinaus war die Blattmasse und das Wurzelgewicht der Pflanzen des Ökotyps Conventwald auf den Behandlungsflächen geringer als auf der Kontrollfläche. Durch ein geringeres Wurzelgewicht hatten sich das Sproß- und Wurzelgewicht auf den Behandlungsflächen angeglichen. Der Ökotyp Forbach wies auf der Kontrollfläche eine wesentlich größere Blattmasse und größere Sproß- und Wurzelgewichte (Gesamtbio- masse: 148,9 g) gegenüber den restlichen drei Ökotypen aus dem Genressourcenpro- gramm auf. Auf den Behandlungsflächen war dieser Unterschied mit 141,8 g weniger stark ausgeprägt, aber immer noch erkennbar.

Im Jahr 1998 wurden ähnliche Ergebnisse wie im Vorjahr erzielt. Der Ökotyp Con- ventwald hob sich mit einer Gesamtbiomasse von 35,3 g auf der Kontrollfläche und 22,0 g auf den Behandlungsflächen deutlich von den anderen vier Ökotypen ab, deren Biomasse auf der Kontrollfläche mit einem Mittelwert von 124,4 g mehr als dreimal und auf den Behandlungsflächen mit 139,8 g sechsmal größer war.

Bei den Ökotypen Überlingen, Ravensburg und Forbach zeigte sich 1998 eine höhere Gesamtbiomasse auf den Behandlungsflächen gegenüber der Kontrollfläche, während die Biomassen der anderen Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm auf den Behandlungsflächen und der Kontrollfläche vergleichbar waren. Die Biomasse war auf den Behandlungsflächen am deutlichsten bei dem Ökotyp Forbach mit 188,3 g gegenüber der Kontrollfläche mit 132,7 g erhöht. Bei den Ökotypen Conventwald und

Zwiefalten war tendenziell eine geringere Biomasse auf den Behandlungsflächen gegenüber der Kontrollfläche zu verzeichnen.

Dieser für die Gesamtbiomasse beobachtete Trend ließ sich auf die Blattmasse und das Gewicht von Rinde und Holz übertragen. Beim Wurzelgewicht zeigte sich hingegen bei keinem Ökotyp eine signifikant höhere Biomasse auf den Behandlungsflächen; lediglich bei dem Ökotyp Forbach wurde ein tendenziell höheres Wurzelgewicht auf den Behandlungsflächen gemessen. Der Ökotyp Conventwald zeigte auf der Kontrollfläche ein dreifach geringeres, auf den Behandlungsflächen ein sechsfach geringeres Wurzelgewicht als die Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm. Die Verschiebung des Gewichtes zugunsten des Sprosses spiegelte sich auch im Sproß-Wurzel-Verhältnis der Pflanzen wider. Bäume zeichnen sich in der Regel durch ein artspezifisches Sproß-Wurzel-Verhältnis aus, doch dies gilt nur solange keine drastischen Veränderungen der Klima- und Standortbedingungen vorliegen (LARCHER, 1994). Die Ergebnisse der Ernte im Versuchsjahr 1997 zeigen, daß bei dem Ökotyp Conventwald signifikante Unterschiede im Sproß-Wurzel-Verhältnis zwischen den Versuchs- und der Kontrollfläche als Folge von Trockenstreß auftraten. Auf der Kontrollfläche lag das Verhältnis bei $0,59 \pm 0,16$, auf den Behandlungsflächen mit $0,95 \pm 0,09$ weit höher. Bei den Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm konnten keine signifikanten Unterschiede im Sproß-Wurzel-Verhältnis zwischen Versuchs- und Kontrollfläche festgestellt werden. Die Werte lagen alle zwischen 0,72 und 0,96. Im Versuchsjahr 1998 zeigten die Ökotypen Überlingen, Ravensburg und Forbach auf den Behandlungsflächen eine tendenzielle Zunahme im Sproß-Wurzel-Verhältnis (Behandlung: $1,08 \pm 0,26$; Kontrolle: $0,86 \pm 0,04$), wohingegen die Ökotypen Conventwald und Zwiefalten mit einem Sproß-Wurzel-Verhältnis von 0,8 bzw. 1,0 keinen Unterschied zwischen Standortbedingungen und Trockenstreß aufwiesen.

Tabelle 3.3: Sproß-Wurzel-Verhältnis von Ökotypen der Buche. Die dargestellten Ergebnisse sind zum einen Mittelwerte von sechs (Versuchsjahr 1997), bzw. acht (Versuchsjahr 1998) Versuchspflanzen \pm SD zum Zeitpunkt der Ernten im Versuchsjahr 1997 und 1998 am Ende der Trockenperiode (S/W-Verhältnis). Signifikante Unterschiede wurden in keinem Fall beobachtet. VJ, Versuchsjahr.

VJ 1997		Sproß-Wurzel-Verhältnis	
Ökotypen	Kontrolle	Behandlung	
CONVENTWALD	0,59 \pm 0,16	0,95 \pm 0,09	
FORBACH	0,83 \pm 0,08	0,87 \pm 0,36	
RAVENSBURG	0,92 \pm 0,19	0,96 \pm 0,29	
ÜBERLINGEN	0,81 \pm 0,21	0,84 \pm 0,17	
ZWIEFALTEN	0,72 \pm 0,18	0,81 \pm 0,18	
VJ 1998			
CONVENTWALD	0,79 \pm 0,20	0,86 \pm 0,22	
FORBACH	0,89 \pm 0,20	1,06 \pm 0,36	
RAVENSBURG	0,84 \pm 0,22	0,99 \pm 0,17	
ÜBERLINGEN	0,85 \pm 0,14	1,18 \pm 0,68	
ZWIEFALTEN	1,06 \pm 0,64	0,94 \pm 0,17	

Legende zu Tabelle 3.4: Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von sechs (Versuchsjahr 1997), bzw. acht (Versuchsjahr 1998) Versuchspflanzen \pm SD. Die Indices (a,b,c,d,e) geben signifikante Unterschiede bei $p \leq 0,05$ in den Versuchsjahren 1997 und 1998 an.

Tabelle 3.4: Gesamtbiomasse von Ökotypen der Buche (Frischgewicht) zum Zeitpunkt der Ernten im Versuchsjahr 1997 und 1998 am Ende der Trockenperiode.

VERSUCHS- JAHR	ÖKOTYP	GESAMTBIOMASSE (g/FG)		BLATTMASSE (g/FG)		RINDE & HOLZ (g/FG)		WURZEL (g/FG)	
		<i>Kontrolle</i>	<i>Behandlung</i>	<i>Kontrolle</i>	<i>Behandlung</i>	<i>Kontrolle</i>	<i>Behandlung</i>	<i>Kontrolle</i>	<i>Behandlung</i>
1997	CONVENTWALD	40,4 ± 23,6 b,c	18,9 ± 4,9 c	2,9 ± 2,6 d,e	0,8 ± 0,4 e	13,8 ± 6,7 c,d	9,7 ± 4,2 d	23,7 ± 14,3 a,b	8,5 ± 1,9 b
	FORBACH	148,9 ± 84,2 a	141,8 ± 31,2 a	18,6 ± 11,0 a	13,0 ± 5,7 a,b	71,5 ± 30,7 a	58,4 ± 21,3 a	85,8 ± 41,1 a	70,4 ± 21,3 a,b
	RAVENSBURG	91,5 ± 43,7 a,b,c	98,1 ± 46,2 a,b	7,6 ± 4,6 b,c,d	10,5 ± 7,4 a,b,c	39,6 ± 16,6 b,c	42,6 ± 20,4 a,b	44,4 ± 20,8 a,b	45,0 ± 20,1 a,b
	ÜBERLINGEN	87,6 ± 30,7 a,b,c	104,2 ± 60,2 a,b	5,2 ± 2,9 c,d,e	9,1 ± 6,5 a,b,c,d	39,0 ± 12,4 b,c	41,1 ± 22,9 a,b	43,5 ± 20,8 a,b	53,9 ± 31,7 a,b
	ZWIEFALTEN	102,5 ± 30,2 a,b	113,5 ± 54,5 a,b	10,7 ± 5,2 a,b,c	8,7 ± 4,9 b,c,d	37,3 ± 9,0 b,c	43,3 ± 13,4 a,b	54,6 ± 19,2 a,b	61,6 ± 30,4 a,b
1998	CONVENTWALD	35,3 ± 17,4 c,d	22,0 ± 8,6 d	3,7 ± 2,5 c	2,1 ± 1,5 b	11,2 ± 4,6 c,d	8,0 ± 3,2 d	20,4 ± 9,9 c,d	11,9 ± 4,6 d
	FORBACH	132,7 ± 3,5 a,b	188,3 ± 40,5 a	12,4 ± 7,3 b	22,7 ± 6,2 a	50,7 ± 25,8 a,b	72,9 ± 29,6 a	69,6 ± 32,3 a,b,c	92,8 ± 19,6 a,b
	RAVENSBURG	119,5 ± 50,8 a,b,c	144,9 ± 46,5 a,b	12,3 ± 5,9 b	16,8 ± 6,3 a,b	41,7 ± 19,2 b	54,7 ± 16,5 a,b	65,4 ± 26,9 a,b,c,d	73,4 ± 25,0 a,b,c
	ÜBERLINGEN	114,6 ± 62,4 a,b,c	117,7 ± 44,8 a,b,c	9,6 ± 5,6 b	13,6 ± 6,9 b	41,7 ± 20,6 b	47,3 ± 17,3 b	63,3 ± 33,9 b,c,d	56,9 ± 24,5 b,c,d
	ZWIEFALTEN	130,7 ± 33,5 a,b	108,4 ± 58,5 a,b,c	13,9 ± 5,7 b	11,2 ± 7,5 b	50,7 ± 20,8 a,b	40,8 ± 29,6 b	66,1 ± 19,5 a,b,c,d	56,4 ± 29,6 b,c,d

3.3.3 Streßphysiologische Reaktionen auf Trockenstreß

3.3.3.1 „Pre-dawn“ Wasserpotential des Sprosses

Mit Hilfe der Scholander-Technik (SCHOLANDER *et al.*, 1965) wurde das „pre-dawn“ Wasserpotential als Maß für die Intensität des applizierten Trockenstreßes ermittelt und mit den Verhältnissen auf der Kontrollfläche verglichen (Abbildung 3.4). Im Versuchsjahr 1997 lag zum Zeitpunkt der Messung das Wasserpotential der Pflanzen auf der Kontrollfläche bei -1,18 MPa. Auf den Behandlungsflächen war das gemessene Wasserpotential bei allen Ökotypen mit -1,96 MPa deutlich niedriger. Signifikante Unterschiede konnten bei den Ökotypen Conventwald und Zwiefalten mit Werten von $-2,2 \pm 0,3$ MPa, bzw. $-2,4 \pm 1,0$ MPa auf den Behandlungsflächen im Vergleich zu $-1,2 \pm 0,5$ MPa und $-1,0 \pm 0,3$ MPa auf der Kontrollfläche gemessen werden (Abbildung 3.4).

Die Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm wiesen im Versuchsjahr 1998 auf den Behandlungsflächen mit $-1,07$ MPa ein signifikant niedrigeres Wasserpotential auf als auf der Kontrollfläche ($-0,42$ MPa). Der Ökotyp Conventwald lag schon auf der Kontrollfläche mit einem Wasserpotential von $-1,24$ MPa über dem durchschnittlichen Wert der anderen vier Ökotypen auf den Behandlungsflächen, zeigte aber ebenfalls auf den Behandlungsflächen ein signifikant niedrigeres Wasserpotential von $-2,06$ MPa (Abbildung 3.4). Im Versuchsjahr 1998 konnte demnach auf der Kontrollfläche und auf den Behandlungsflächen ein höheres Wasserpotential als im vorangegangenen Jahr gemessen werden.

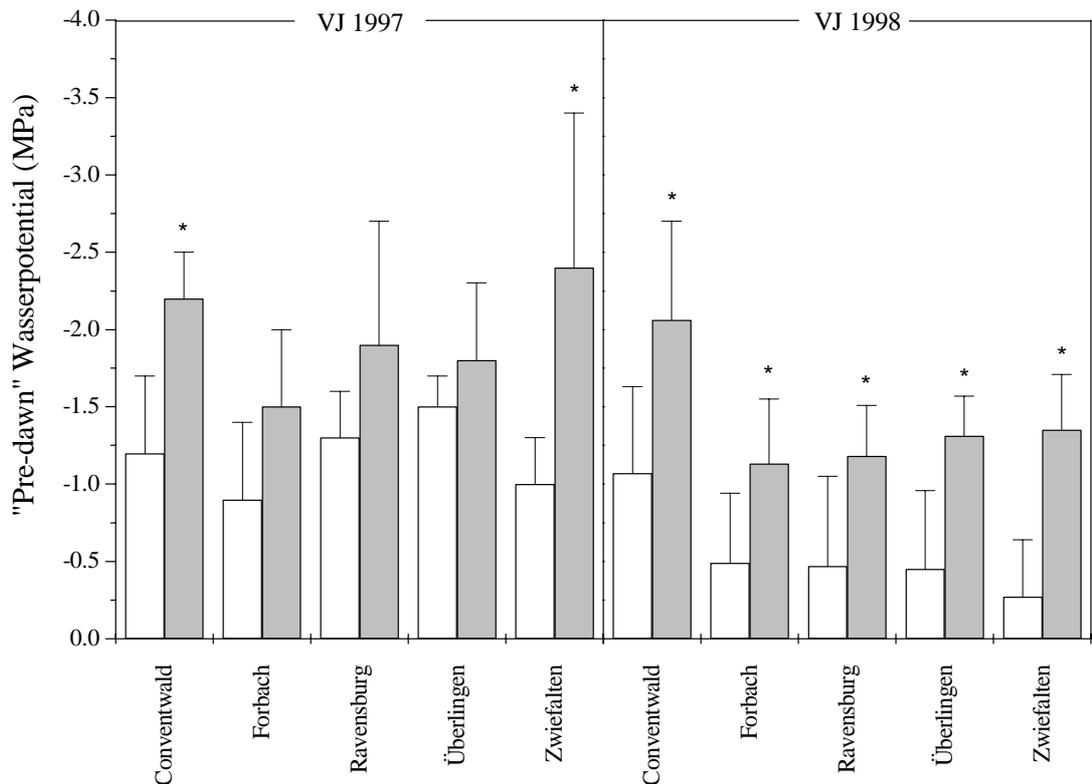


Abbildung 3.4: "Pre-dawn" Wasserpotential (SCHOLANDER *et al.*, 1965) von Ökotypen der Buche (□ Kontrollfläche; ■ Behandlungsflächen). Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von sechs (Versuchsjahr 1997) bzw. acht (Versuchsjahr 1998) Versuchspflanzen \pm SD zum Zeitpunkt der Ernte vom 9.10.-12.10.97 und 27.9.-1.10.98. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan - post - hoc -Test) bei $p \leq 0,05$. VJ, Versuchsjahr.

3.3.3.2 Relativer Wassergehalt der Blätter

Der Wassergehalt der Blätter lag 1997 auf der Kontrollfläche zwischen 54,6 % und 58,1% und auf den Behandlungsflächen in einem vergleichbaren Bereich von 51,6 % bis 57,0 % (Tabelle 3.5). Der Wassergehalt der Pflanzen auf den Behandlungsflächen lag nach der Trockenperiode immer leicht unter dem der Kontrollfläche. Im Versuchsjahr 1998 wurden ähnliche Wassergehalte auf der Kontrollfläche (51,5 – 53,4 %) und auf den Behandlungsflächen (51,3 - 56,6 %) gemessen (Tabelle 3.5). Der 1997 beobachtete Trend mit geringeren Werten auf den Behandlungsflächen konnte im Folgejahr nicht bestätigt werden. Die Wassergehalte der Blätter der Ökotypen Ravensburg, Überlingen und Zwiefalten waren zwischen den beiden Behandlungen vergleichbar, die

Ökotypen Conventwald und Forbach zeigten tendenziell einen höheren Wassergehalt der Blätter auf den Behandlungsflächen. Ein signifikanter Unterschied im Wassergehalt der Blätter zwischen den Ökotypen und der Behandlung konnte in beiden Jahren nicht nachgewiesen werden.

Tabelle 3.5: Wassergehalt (%/FG) der Blätter von Ökotypen der Buche. Pro Ökotyp und Behandlung wurde an einem Blatt pro Pflanze das Verhältnis von Frischgewicht zu Trockengewicht ermittelt und der Wassergehalt in % des FG der Blätter bestimmt. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von sechs (Versuchsjahr 1997), bzw. acht (Versuchsjahr 1998) Versuchspflanzen \pm SD zum Zeitpunkt der Ernte vom 9.10.-12.10.97 und 27.9.-1.10.98. Signifikante Unterschiede wurden in keinem Fall beobachtet.

Ökotyp	1997		1998	
	Kontrolle	Behandlung	Kontrolle	Behandlung
CONVENTWALD	54,6 \pm 4,17	51,6 \pm 2,10	51,5 \pm 2,63	56,6 \pm 3,66
FORBACH	58,1 \pm 2,51	57,0 \pm 2,89	52,6 \pm 4,78	56,1 \pm 3,84
RAVENSBURG	54,8 \pm 2,33	54,3 \pm 3,67	52,8 \pm 5,45	53,1 \pm 2,92
ÜBERLINGEN	56,0 \pm 3,84	54,5 \pm 2,14	53,3 \pm 4,5	52,6 \pm 3,89
ZWIEFALTEN	58,0 \pm 2,85	56,6 \pm 2,96	53,4 \pm 2,42	51,3 \pm 6,08

3.3.3.3 Malondialdehydgehalt (MDA) von Blättern

In den Versuchsjahren 1997 und 1998 wurde beim MDA-Gehalt der Blätter kein signifikanter Unterschied bei den Ökotypen unter Standortbedingung und appliziertem Troc??kenstreß festgestellt. Im Jahr 1997 war der MDA-Gehalt jedoch bei allen Ökotypen auf den Behandlungsflächen tendenziell höher als auf der Kontrollfläche. Dieser Unterschied fiel bei den Ökotypen Ravensburg und Zwiefalten mit $4,18 \pm 0,82$ nmol/gFG, bzw. $3,03 \pm 0,32$ nmol/gFG auf den Behandlungsflächen und $3,35 \pm 0,51$ nmol/gFG, bzw. $2,02 \pm 1,46$ nmol/gFG auf der Kontrollfläche besonders stark aus. Im Jahr 1998 wurde dieser Effekt nicht beobachtet (Tabelle 3.6).

Insgesamt konnten im Versuchsjahr 1997 auf den überdachten Flächen signifikant höhere MDA-Gehalte der Blätter von durchschnittlich $3,41 \pm 0,51$ nmol/gFG als auf der Kontrollfläche ($2,79 \pm 0,55$ nmol/gFG) festgestellt werden. 1998 waren die durchschnittlichen MDA-Gehalte auf der Kontrollfläche ($2,79 \pm 0,6$ nmol/gFG) und den Behandlungsflächen ($2,88 \pm 0,46$ nmol/gFG) vergleichbar mit den Werten der Kontrollfläche vom Vorjahr.

Tabelle 3.6: Malondialdehydgehalt der Blätter von Ökotypen der Buche. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von sechs (Versuchsjahr 1997), bzw. acht (Versuchsjahr 1998) Versuchspflanzen \pm SD zum Zeitpunkt der Ernte vom 9.10.-12.10.97 und 27.9.-1.10.98. Zur Bestimmung der MDA-Gehalte wurde Blattmaterial geerntet, vor Ort in flüssigem Stickstoff schockgefroren und bis zur Aufarbeitung bei -85 °C gelagert. Der Gehalt an MDA in Blättern wurde nach der Methode von PEEVER & HIGGINS (1989) spektralphotometrisch nachgewiesen. Signifikante Unterschiede wurden in keinem Fall beobachtet. VJ, Versuchsjahr.

ÖKOTYPEN	VJ 1997		VJ 1998	
	MDA-Gehalt		MDA-Gehalt	
	(nmol/gFG)		(nmol/gFG)	
	KONTROLLE	BEHANDLUNG	KONTROLLE	BEHANDLUNG
CONVENTWALD	$2,83 \pm 0,19$	$3,28 \pm 0,31$	$2,94 \pm 0,54$	$3,09 \pm 0,34$
FORBACH	$2,65 \pm 0,37$	$3,16 \pm 0,48$	$2,71 \pm 0,59$	$2,77 \pm 0,32$
RAVENSBURG	$3,35 \pm 0,51$	$4,18 \pm 0,82$	$3,12 \pm 0,62$	$2,93 \pm 0,36$
ÜBERLINGEN	$3,13 \pm 0,25$	$3,40 \pm 0,62$	$2,69 \pm 0,53$	$2,95 \pm 0,77$
ZWIEFALTEN	$2,02 \pm 1,46$	$3,03 \pm 0,32$	$2,50 \pm 0,70$	$2,98 \pm 0,50$

3.3.4 Auswirkungen von Trockenstreß auf den Stickstoff-Haushalt

Während der Vegetationsperioden 1997 und 1998 wurden am Ende der jeweils dreimonatigen Trockenperioden lösliche, freie Aminoverbindungen, Ammonium und Nitrat (TSNN)¹, sowie der Gehalt an löslichem Protein in Extrakten von Blättern, Rinde, Holz, Feinwurzeln und Phloemexsudaten bestimmt. Eine Quantifizierung der TSNN-Gehalte in Xylemsäften war in beiden Versuchsjahren nicht möglich, da aufgrund der geringen Größe der Pflanzen und des Trockenstresses kein Xylemsaft gewonnen werden konnte. Die Bestimmung der TSNN- und löslichen Proteingehalte diente der Charakterisierung des Stickstoffhaushaltes der Pflanzen, um den Einfluß des Wassermangels auf den Ernährungszustand der Pflanzen beurteilen zu können. Aufgrund der Komplexität der Ergebnisse werden diese wie folgt beschrieben: a) Allgemeine Beschreibung, b) Vergleich Versuchsjahr 1998 und 1997, c) Vergleich zwischen der Kontroll- und den Behandlungsflächen, und d) wenn vorhanden, Unterschiede zwischen den Ökotypen in den jeweiligen Versuchsjahren.

3.3.4.1 TSNN-Gehalte der Blättern

Nach einer dreimonatigen Trockenperiode wurden im Versuchsjahr 1997 an sechs Pflanzen und 1998 an acht Pflanzen pro Ökotyp Blattproben entnommen und auf ihre TSNN-Gehalte hin untersucht. Neben dem Gesamtgehalt an TSNN, den fünf häufigsten Aminoverbindungen, Ammonium und Nitrat wurden die in geringen Konzentrationen vorkommenden Aminoverbindungen in zwei Gruppen, den „restlichen proteinogenen Aminoverbindungen“ (pr) und den „nicht-proteinogenen Aminoverbindungen“ (np), zusammengefaßt (Abbildung 3.5, Abbildung 3.6). In beiden Jahren wurde in den Blättern aller Ökotypen neben Asp, Asn, Gln, Glu und Arg die proteinogenen Aminoverbindungen Ser, Thr, Gly, Ala, Pro, Val, Ile, Leu, Lys und Try und die nicht-proteinogenen Aminoverbindungen GABA, Eth und Orn gefunden. Die dominierenden Aminoverbindungen waren in beiden Versuchsjahren sowohl unter Standortbedingungen als auch unter Trockenstreß Asn, Asp, Glu und Gln.

¹ In Anlehnung an Arbeiten von GEBLER (1998) wird in der folgenden Darstellung der Ergebnisse die Abkürzung TSNN (total soluble non-protein N) für die Summe der Gehalte löslicher, freier Aminoverbindungen, Ammonium und Nitrat übernommen.

Im Jahr 1998 zeigte sich, daß die N-Versorgung der Ökotypen Forbach, Ravensburg, Überlingen und Zwiefalten auf beiden Flächen (Kontrolle/Behandlung) schlechter war als im Jahr 1997. Der TSNN-Gehalt der Blätter war bei diesen Ökotypen 1998 gegenüber 1997 deutlich verringert, beim Ökotyp Forbach war diese Abnahme im TSNN-Gehalt signifikant. Die Abnahme im TSNN-Gehalt beruhte bei allen Ökotypen auf einem verringerten Gehalt der Aminoverbindungen Asp, Glu, Gln, Arg und Ammonium. Der Ökotyp Conventwald wies dagegen in beiden Jahren eine ähnliche N-Versorgung auf und hatte dementsprechend im Jahr 1998 eine im Vergleich zu den anderen untersuchten Ökotypen bessere Nährstoffversorgung.

Im TSNN-Gehalt war in beiden Versuchsjahren kein signifikanter Unterschied zwischen Behandlung und Kontrolle zu erkennen. Beim Ökotyp Forbach hingegen wurde in beiden Versuchsjahren unter Trockenstreß eine signifikante Zunahme im Nitratgehalt unabhängig vom TSNN-Gehalt gemessen.

Legende zu Abbildung 3.5: Nach einer dreimonatigen künstlich induzierten Trockenperiode wurde das Pflanzenmaterial geerntet, in Stickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei -85°C aufbewahrt. Das Pflanzenmaterial wurde homogenisiert und ein Aliquot in einem Gemisch aus HEPES-Puffer und Methanol/Chloroform extrahiert. Nach 30-minütiger Inkubation auf Eis wurden die löslichen Aminoverbindungen zweimal mit demineralisiertem Wasser ausgeschüttelt. Die wäßrigen Phasen wurden vereinigt, gefriergetrocknet und der Aminosäureanalytik zugeführt (3.2.5.2). Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 6 Pflanzen. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan - post - hoc -Test) bei $p \leq 0,05$. VJ, Versuchsjahr.

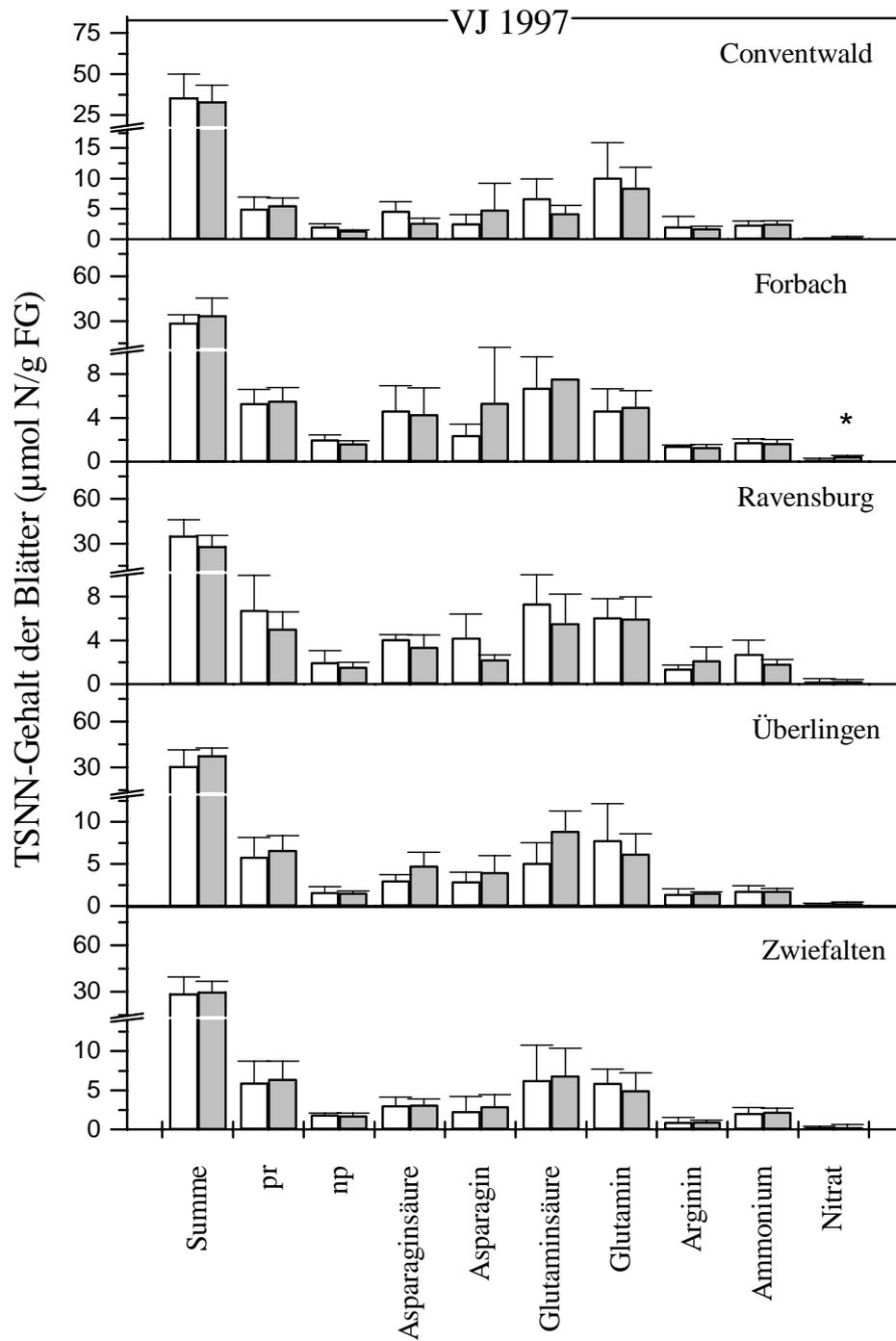


Abbildung 3.5: TSNN-Gehalt und Zusammensetzung der Blätter von Ökotypen der Buche im Versuchsjahr 1997 (Kontrolle \square ; Behandlung \blacksquare).

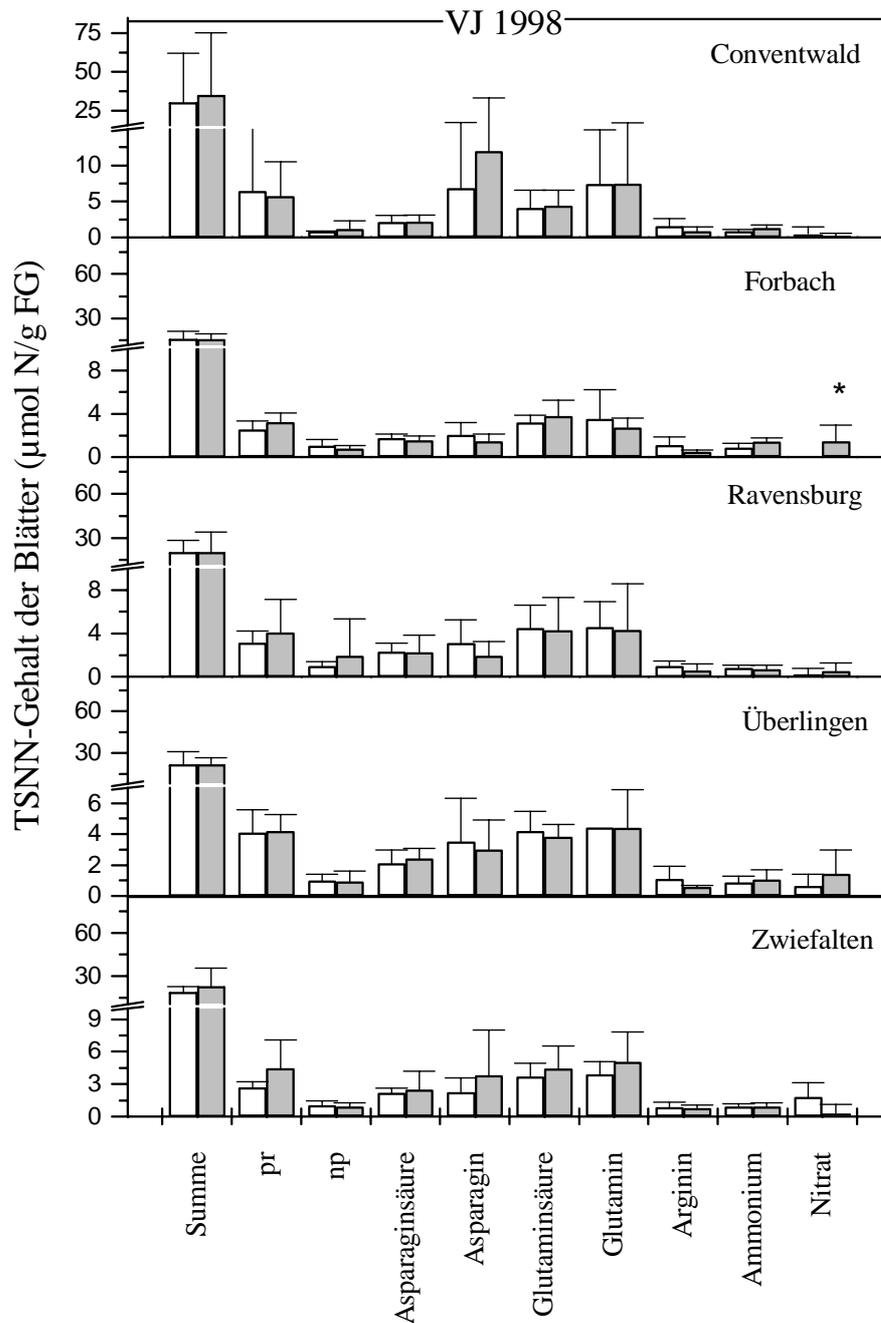


Abbildung 3.6: TSNN-Gehalt und Zusammensetzung der Blätter von Ökotypen der Buche im Versuchsjahr 1998 (Kontrolle \square Behandlung \blacksquare Probenahme und Aufarbeitung erfolgte wie in der Legende zu Abbildung 3.5 beschrieben. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 8 Pflanzen. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan - post - hoc -Test) bei $p \leq 0,05$, VJ, Versuchsjahr.

3.3.4.2 Prolinakkumulation in den Blättern

In dem untersuchten Blattgewebe wurden bei einigen Ökotypen deutliche Zunahmen im Prolingehalt gefunden, die teilweise signifikant waren. Da die Aminosäure Prolin pflanzlichen Zellen als „compatible solute“ dient, d.h. durch eine Akkumulation den Wasserentzug aus Zellen verhindert und dadurch Enzymaktivitäten und andere Lebensprozesse unter Streß aufrechterhalten kann (MATTIONI *et al.*, 1997; YOSHIBA *et al.*, 1997; SAMARES *et al.*, 1995), spielt diese Aminoverbindung eine wichtige Rolle bei Pflanzen unter Trockenstreß.

Im Versuchsjahr 1997 wurde auf der Kontrollfläche zum Zeitpunkt der Ernte am Ende der Trockenperiode ein durchschnittlicher Prolingehalt der Blätter von $0,80 \pm 0,23$ $\mu\text{mol/g}$ FG gemessen. Die Ökotypen Forbach und Ravensburg zeigten eine deutliche Prolin Akkumulation von $2,2 \pm 1,1$ bzw. $2,2 \pm 0,6$ $\mu\text{mol/g}$ FG unter Trockenstreß, die beim Ökotyp Forbach im Vergleich zur Kontrollfläche ($0,7 \pm 0,3$ $\mu\text{mol/g}$ FG) signifikant war. Bei den Ökotypen Conventwald und Zwiefalten war lediglich ein tendenzieller Anstieg im Prolingehalt auf den Behandlungsflächen festzustellen, der beim Ökotyp Ravensburg ganz ausfiel (Abbildung 3.7). Die Ökotypen auf der Kontrollfläche zeigten im darauffolgenden Untersuchungsjahr 1998 mit Prolinwerten zwischen $0,14$ $\mu\text{mol/gFG}$ (Ökotyp Zwiefalten) und $0,29$ $\mu\text{mol/gFG}$ (Ökotyp Forbach) eine relativ geringe Spannweite auf. Auf den Behandlungsflächen konnte dahingegen eine Akkumulation von Prolin bis auf $6,21$ $\mu\text{mol/gFG}$ festgestellt werden. Beim Ökotyp Conventwald war diese Zunahme im Prolingehalt signifikant. Nur der Ökotyp Forbach zeigte auf den Behandlungsflächen keinen deutlichen Anstieg im Prolingehalt der Blätter (Abbildung 3.7).

Legende zu Abbildung 3.7: Probennahme und Aufarbeitung erfolgte wie in der Legende zu Abbildung 3.5 beschrieben. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von sechs (Versuchsjahr 1997) bzw. acht (Versuchsjahr 1998) Versuchspflanzen \pm SD. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan - post - hoc -Test) bei $p \leq 0,05$. VJ, Versuchsjahr.

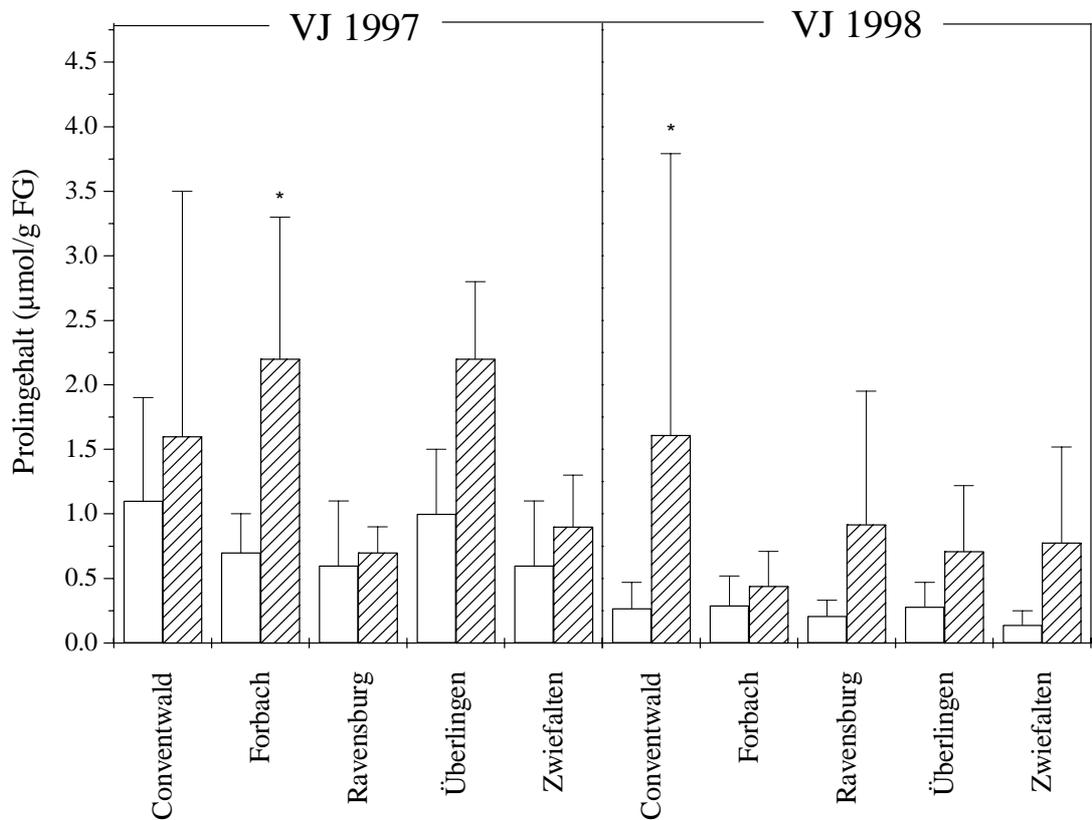


Abbildung 3.7: Prolingehalt in Blättern von Ökotypen der Buche (Kontrollfläche □ ; Behandlungsflächen ▨).

3.3.4.3 Lösliche N-Verbindungen in der Rinde

Die Rinde wurde nach einer dreimonatigen Trockenperiode an sechs Pflanzen im Jahr 1997 und an acht Pflanzen im Jahr 1998 geerntet und der Gesamtgehalt freier, löslicher Aminoverbindungen extrahiert und bestimmt (Abbildung 3.8; Abbildung 3.9). Die Gruppe der „restlichen proteinogenen Aminoverbindungen“ setzte sich in der Rinde aus Thr, Ser, Gly, His, Trp, Val, Ile, Leu und Tyr zusammen. Die ebenfalls detektierten Aminoverbindungen GABA, Phe, Eth, Orn und Cit wurden zu der Gruppe „nicht-proteinogener Aminoverbindungen“ zusammengefaßt. Nitratgehalte konnten in beiden Jahren nicht nachgewiesen werden. Die dominierenden Aminoverbindungen der Rinde waren im Versuchsjahr 1997 Asp, Asn, Glu, Gln und Arg. Im Versuchsjahr 1998 hinge-

gen spielte Asp nur eine untergeordnete Rolle, die dominierenden Aminoverbindungen waren Asn, Glu, Gln und Arg.

Im Versuchsjahr 1998 wurde verglichen zu 1997 eine Abnahme der TSNN-Gehalte in der Rinde zu messen. Diese zum Teil signifikante Abnahme ließ sich hauptsächlich durch eine Reduktion des Asp-Gehaltes erklären, aber auch andere Aminoverbindungen wie Asn, Glu, Gln, Arg, Ammonium und die Summe der restlichen proteinogenen Aminoverbindungen waren betroffen. Lediglich die Gehalte der nicht-proteinogenen Aminoverbindungen waren 1997 und 1998 unverändert. Diese Beobachtung läßt auf eine schlechtere N-Versorgung der Pflanzen im Jahr 1998 gegenüber 1997 schließen. Diese Annahme wird durch den deutlich reduzierten Arg-Gehalt unterstützt

Im Versuchsjahr 1997 wurden auf den Behandlungsflächen im Vergleich zur Kontrolle erhöhte Ammoniumgehalte in der Rinde gemessen, die beim Ökotyp Zwiefalten besonders deutlich waren. Ähnliche Unterschiede im Ammoniumgehalt wurden im Versuchsjahr 1998 nur bei den Ökotypen Conventwald, Forbach und Ravensburg gemessen.

Im Versuchsjahr 1998 wurden unter Trockenstreß tendenziell geringere Asn-Gehalte beobachtet. Eine Ausnahme stellte der Ökotyp Überlingen dar, der auf den Behandlungsflächen höhere Asn-Gehalte aufwies. Bei allen Ökotypen war unter Wassermangel ein deutlich geringerer Arg-Gehalt festzustellen. Dieser Unterschied war beim Ökotyp Conventwald signifikant. Entsprechende Unterschiede konnten im Versuchsjahr 1997 nicht beobachtet werden.

Im Versuchsjahr 1997 wies der Ökotyp Forbach auf den Behandlungsflächen einen geringeren TSNN-Gehalt auf als die anderen Ökotypen. Auf der Kontrollfläche war dieser Unterschied zwischen den Ökotypen nicht vorhanden. Zwischen Behandlung und Kontrolle konnten keine Unterschiede im Gesamtgehalt der freien, löslichen Aminoverbindungen ausgemacht werden. Im Jahr 1998 wurde beim Ökotyp Conventwald auf der Kontroll- und auch auf den Behandlungsflächen ein besserer N-Status im Vergleich zu den übrigen vier Ökotypen festgestellt. Der Ökotyp Forbach zeigte auch in diesem Jahr unter Trockenstreß eine schlechtere N-Versorgung als die Ökotypen Conventwald, Ravensburg, Überlingen und Zwiefalten. Tendenziell war im Vergleich zur Kontrollfläche bei allen untersuchten Ökotypen ein geringerer TSNN-Gehalt auf den Behandlungsflächen zu messen.

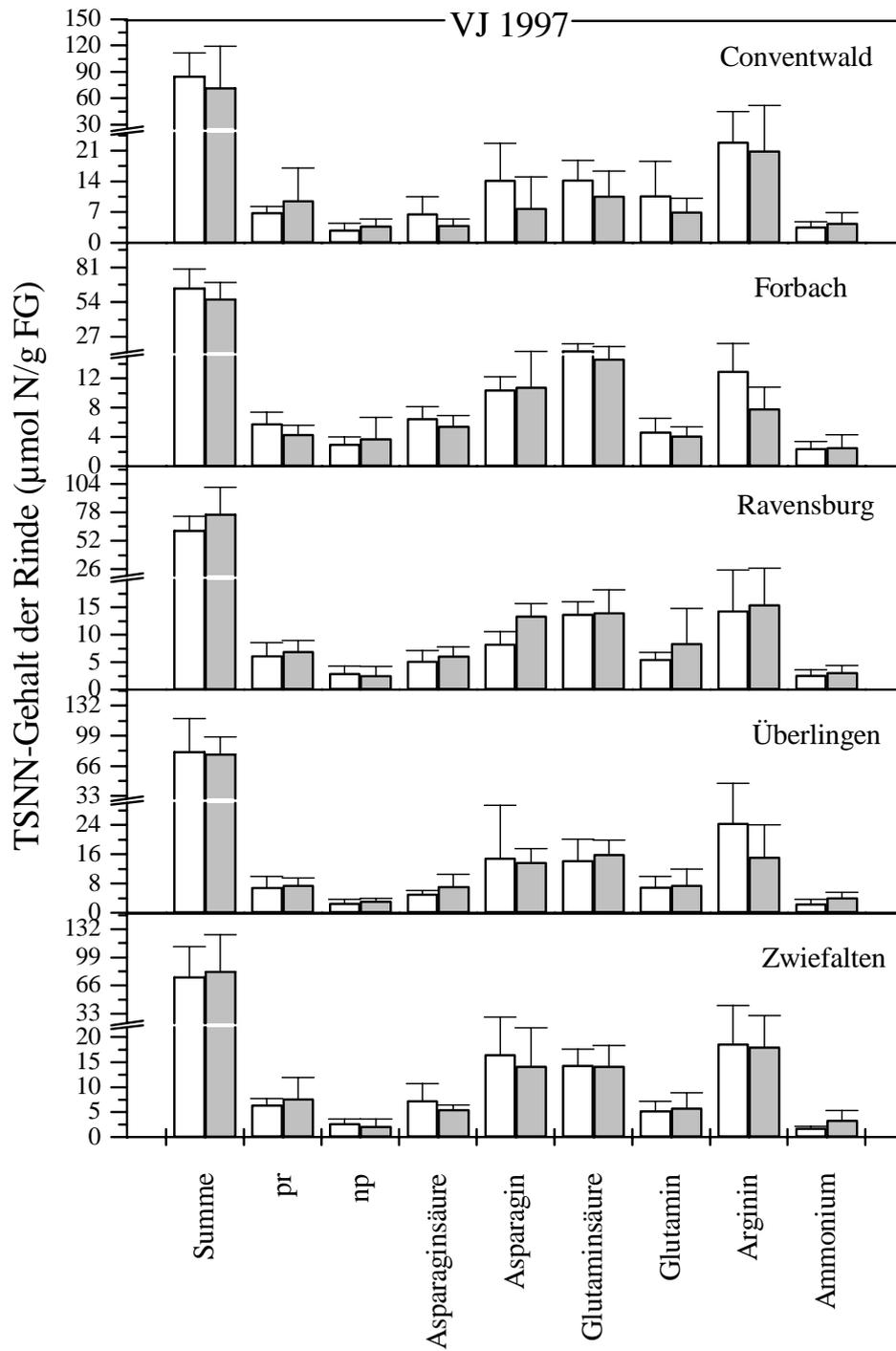


Abbildung 3.8: TSNN-Gehalt und Zusammensetzung der Rinde von Ökotypen der Buche im Versuchsjahr 1997 (Kontrolle \square ; Behandlung \blacksquare).

Legende zu Abbildung 3.8: Nach einer dreimonatigen künstlich induzierten Trockenperiode wurde das Pflanzenmaterial geerntet, in Stickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei – 85°C aufbewahrt. Das Pflanzenmaterial wurde homogenisiert und ein Aliquot in einem Gemisch aus HEPES-Puffer und Methanol/Chloroform extrahiert. Nach 30-minütiger Inkubation auf Eis wurden die löslichen Aminoverbindungen zweimal mit demineralisiertem Wasser ausgeschüttelt. Die wäßrigen Phasen wurden kombiniert, gefriergetrocknet und der Aminosäureanalytik zugeführt (3.2.5.2). Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 6 Pflanzen. Signifikante Unterschiede wurden in keinem Fall beobachtet. VJ, Versuchsjahr.

Legende zu Abbildung 3.9: Probennahme und Aufarbeitung erfolgte wie in der Legende zu Abbildung 3.8 beschrieben. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 8 Pflanzen. Signifikante Unterschiede wurden in keinem Fall beobachtet. VJ, Versuchsjahr.

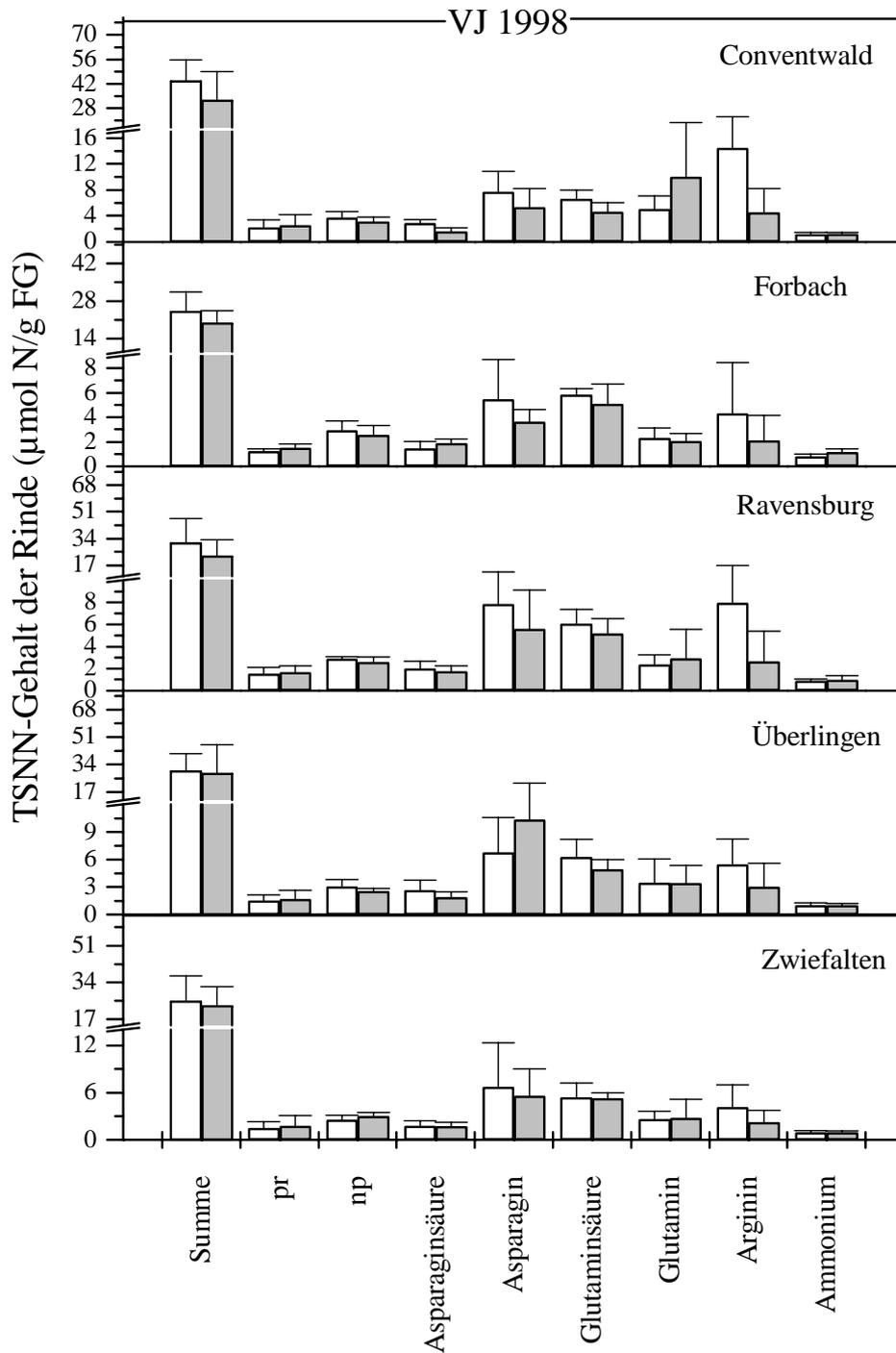


Abbildung 3.9: TSNN-Gehalt und Zusammensetzung der Rinde von Ökotypen der Buche im Versuchsjahr 1998 (Kontrolle □; Behandlung ■).

3.3.4.4 Lösliche N-Verbindungen im Holz

Abbildung 3.10 zeigt den TSNN-Gehalt im Holz und die Gehalte der fünf vorherrschenden Aminoverbindungen aus dem Versuchsjahr 1998. Die Gehalte der Gruppen „restliche proteinogene“ und „nicht-proteinogene“ Aminoverbindungen sowie der Ammoniumgehalt waren im Holz vernachlässigbar gering und werden deshalb nicht dargestellt. Nitrat wurde im Holz nicht gefunden. Im Versuchsjahr 1997 konnte aus technischen Gründen kein TSNN-Gehalt im Holz bestimmt werden.

Die Aminoverbindungen Asn und Arg waren auf den Behandlungsflächen und der Kontrollfläche bei allen Ökotypen dominierend.

Eine Abnahme unter Trockenstreß war bei den Ökotypen Conventwald, Forbach, Ravensburg und Zwiefalten im Gesamtgehalt freier löslicher Aminoverbindungen zu messen, die beim Ökotyp Conventwald signifikant war. Diese Abnahme unter Trockenstreß war in erster Linie auf reduzierte Gehalte der Aminoverbindungen Asn und Arg zurückzuführen. Beim Ökotyp Überlingen wurde unter Wassermangel hingegen eine Zunahme im TSNN-Gehalt festgestellt.

Auf der Kontrollfläche zeigte sich bei den Ökotypen Conventwald und Zwiefalten ein höherer TSNN-Gehalts im Vergleich zu den anderen Ökotypen. Auf den Behandlungsflächen trifft dies auf den Ökotyp Überlingen zu, der eine Zunahme im TSNN-Gehalt unter Trockenstreß zeigte. Beim Ökotyp Forbach wurden im Vergleich zu den übrigen Ökotypen sowohl auf der Kontrollfläche als auch auf den Behandlungsflächen deutlich geringere TSNN-Gehalte nachgewiesen und damit eine schlechtere Stickstoffversorgung festgestellt.

Legende zu Abbildung 3.10: Nach einer dreimonatigen künstlich induzierten Trockenperiode wurde das Pflanzenmaterial geerntet, in Stickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei -85°C aufbewahrt. Das Pflanzenmaterial wurde homogenisiert und ein Aliquot in einem Gemisch aus HEPES-Puffer und Methanol/Chloroform extrahiert. Nach 30-minütiger Inkubation auf Eis wurden die löslichen Aminoverbindungen zweimal mit demineralisiertem Wasser ausgeschüttelt. Die wäßrigen Phasen wurden kombiniert, gefriergetrocknet und der Aminosäureanalytik zugeführt (3.2.5.2). Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 6 Pflanzen. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan - post - hoc -Test) bei $p \leq 0,05$. VJ, Versuchsjahr.

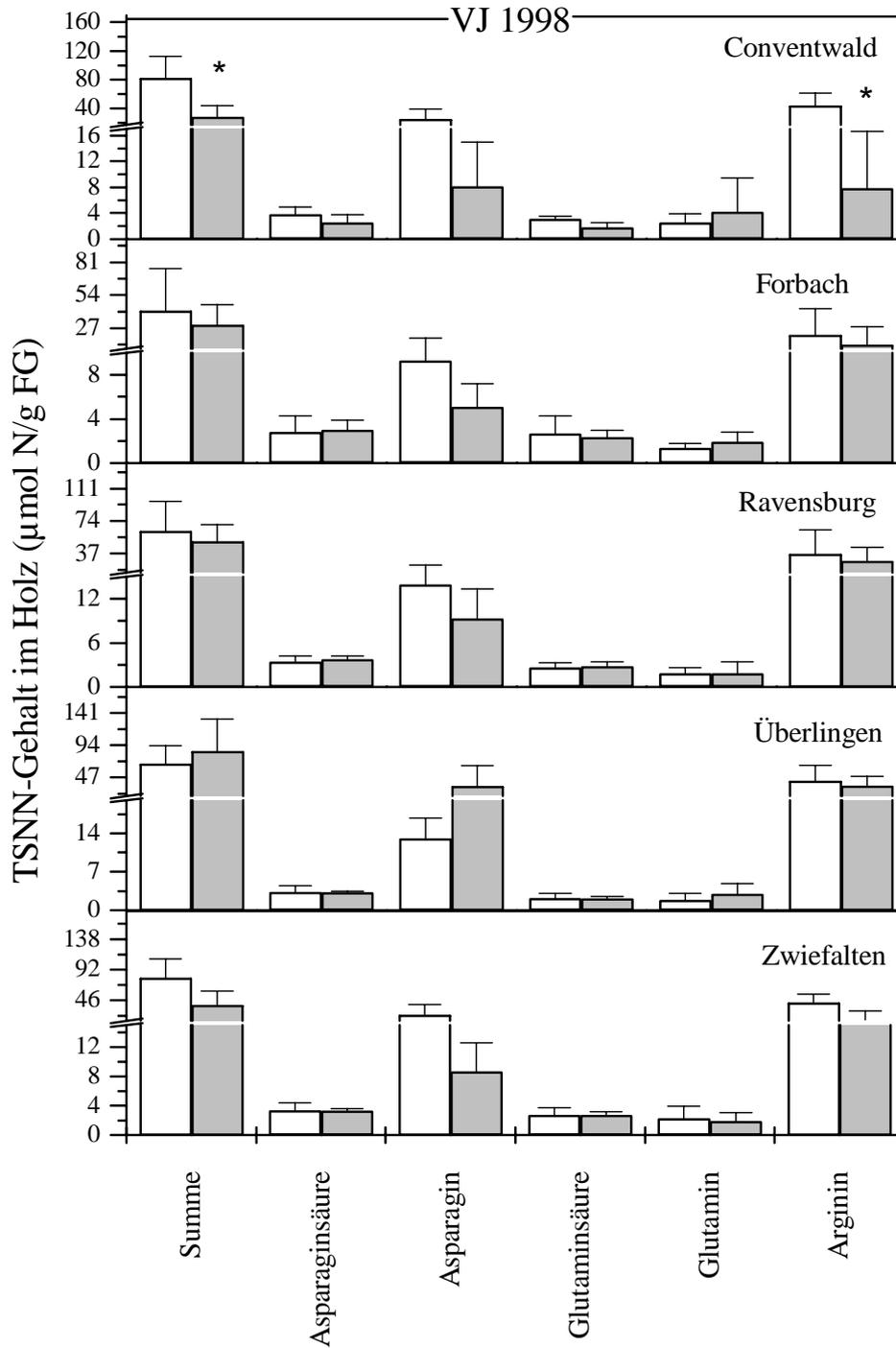


Abbildung 3.10: TSNN-Gehalt und Zusammensetzung im Holz von Ökotypen der Buche im Versuchsjahr 1998 (Kontrolle \square ; Behandlung \blacksquare).

3.3.4.5 Lösliche N-Verbindungen in der Wurzel

Abbildung 3.11 und Abbildung 3.12 zeigen die Zusammensetzung und den Gehalt an TSNN der Wurzel in den Versuchsjahren 1997 und 1998. Die Gruppe der „restlichen proteinogenen Aminoverbindungen“ setzte sich in der Wurzel aus den Verbindungen Thr, Ser, Gly, Ala, His, Trp, Val, Cys, Met, Ile, Leu und Tyr zusammen. Die ebenfalls detektierten Aminoverbindungen GABA, Phe, Eth, Orn und Cit wurden zu der Gruppe „nicht-proteinogener Aminoverbindungen“ zusammengefaßt. Nitrat wurde in beiden Jahren in den Wurzeln nicht nachgewiesen.

Wie bei den bereits besprochenen Geweben konnte auch in der Wurzel eine signifikante Abnahme im TSNN-Gehalt im Versuchsjahr 1998 im Vergleich zum Vorjahr festgestellt werden. Diese Abnahme beruhte in erster Linie auf eine Verringerung der Gehalte von Asn, Gln und Arg.

In beiden Jahren waren auf den Behandlungsflächen deutlich höhere TSNN-Gehalte bei allen Ökotypen, mit Ausnahme des Ökotyps Conventwald, im Versuchsjahr 1998 gegenüber der Kontrollfläche zu messen. Entsprechend war im Versuchsjahr 1997 bei allen Ökotypen eine Akkumulation von Asn, bei den Ökotypen Forbach und Zwiefalten zusätzlich von Arg, bei den Ökotypen Conventwald, Ravensburg und Zwiefalten von Gln zu beobachten. Die behandlungsbedingte Zunahme im Gehalt von Asn- und Gln war beim Ökotyp Zwiefalten signifikant. Im Versuchsjahr 1998 konnte bei allen Ökotypen eine Anreicherung im Asn-Gehalt unter Trockenstreß festgestellt werden, die bei den Ökotypen Ravensburg, Überlingen und Zwiefalten signifikant war. Im Gegensatz zum Vorjahr wurde außerdem bei allen Ökotypen ein Anstieg im Arg-Gehalt unter Trockenstreß gemessen. Eine Zunahme im Gln-Gehalt unter Wassermangel konnte nur beim Ökotyp Zwiefalten beobachtet werden. Diese Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß bei allen Ökotypen die N-Versorgung der Wurzeln unter Trockenstreß besser als unter Standortbedingungen war.

Im Versuchsjahr 1997 zeigte der Ökotyp Conventwald eine bessere Nährstoffversorgung als die übrigen vier Ökotypen. Auf der Kontrollfläche konnte beim Ökotyp Forbach ein vergleichbar hoher TSNN-Gehalt wie beim Ökotyp Conventwald gemessen werden. Unter Trockenstreß war dieser Effekt allerdings nicht mehr zu beobachten. Der Ökotyp Zwiefalten wies auf der Kontrollfläche einen wesentlich geringeren TSNN-Gehalt auf als der Ökotyp Conventwald. Auf den Behandlungsflächen war der Ökotyp

Zwiefalten neben dem Ökotyp Conventwald am besten mit Stickstoff versorgt. Im Versuchsjahr 1998 hoben sich auf der Kontrollfläche die Ökotypen Conventwald und Überlingen gegenüber den anderen drei Ökotypen durch eine bessere N-Versorgung hervor. Unter Trockenstreß konnte dies nur bei den Ökotypen Überlingen und Zwiefalten beobachtet werden, die wie im Vorjahr auf den Behandlungsflächen ebenfalls einen besseren N-Status aufwiesen als auf der Kontrollfläche.

Legende zu Abbildung 3.11: Nach einer dreimonatigen künstlich induzierten Trockenperiode wurde das Pflanzenmaterial geerntet, in Stickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei -85°C aufbewahrt. Das Pflanzenmaterial wurde homogenisiert und ein Aliquot in einem Gemisch aus HEPES-Puffer und Methanol/Chloroform extrahiert. Nach 30-minütiger Inkubation auf Eis wurden die löslichen Aminoverbindungen zweimal mit demineralisiertem Wasser ausgeschüttelt. Die wässrigen Phasen wurden kombiniert, gefriergetrocknet und der Aminosäureanalytik zugeführt (3.2.5.2). Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 6 Pflanzen. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan - post-hoc -Test) bei $p \leq 0,05$. VJ, Versuchsjahr.

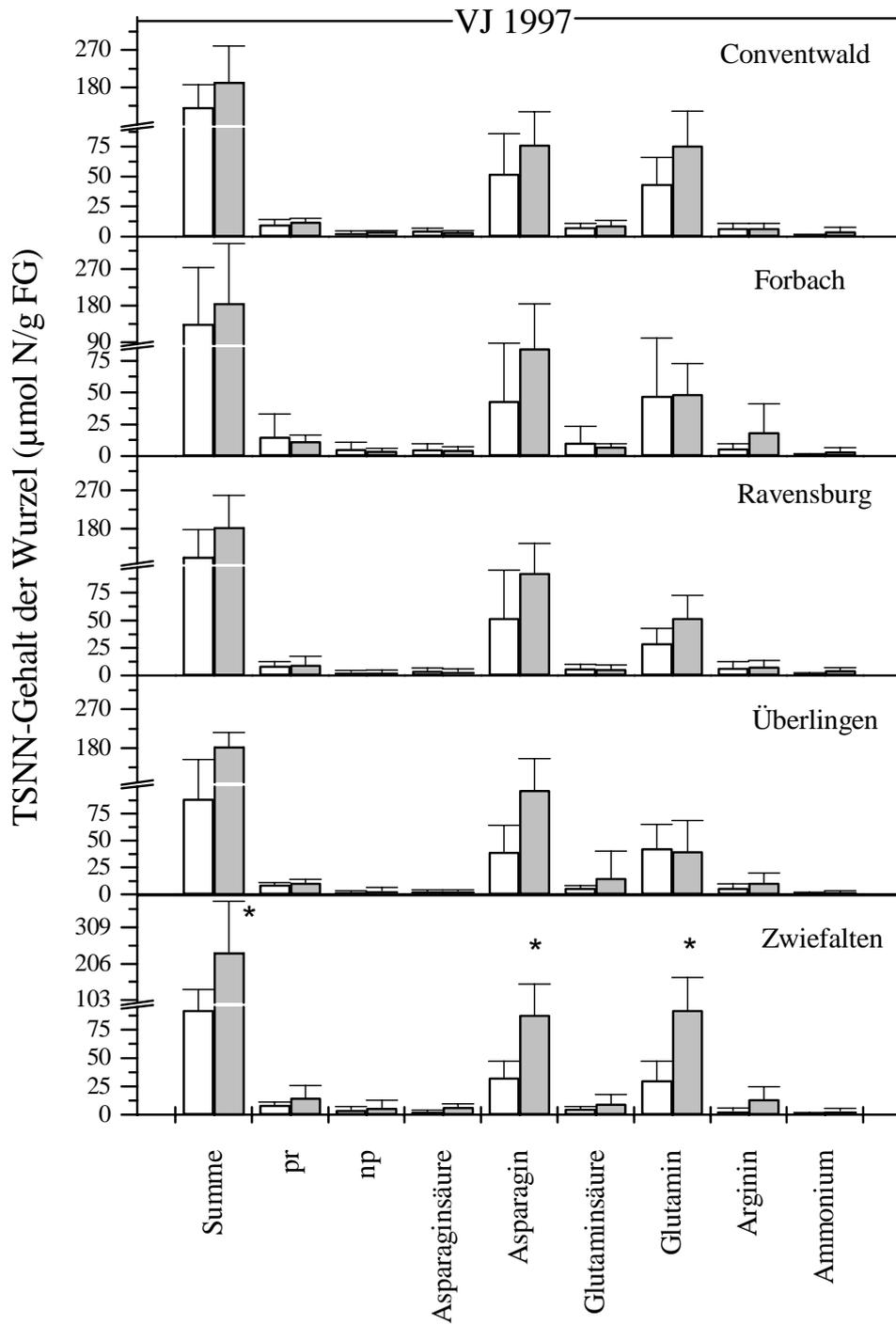


Abbildung 3.11: TSNN-Gehalt und Zusammensetzung der Wurzel von Ökotypen der Buche im Versuchsjahr 1997 (Kontrolle □ ; Behandlung ■).

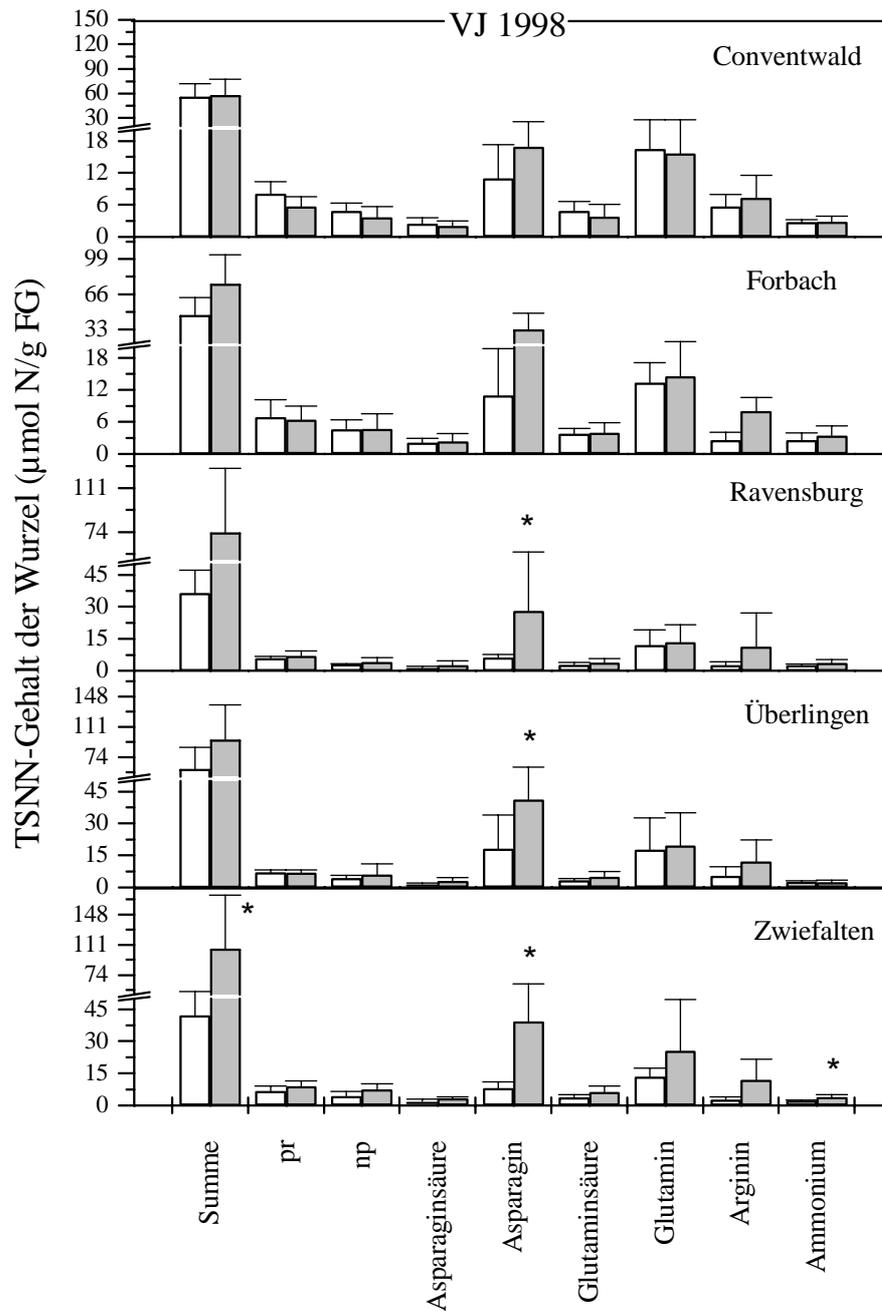


Abbildung 3.12: TSNN-Gehalt und Zusammensetzung der Wurzel von Ökotypen der Buche im Versuchsjahr 1998 (Kontrolle \square ; Behandlung \blacksquare). Probenahme und Aufarbeitung erfolgte wie in der Legende zu Abbildung 3.11 beschrieben. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 8 Pflanzen. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan - post - hoc -Test) bei $p \leq 0,05$. VJ, Versuchsjahr.

3.3.4.6 Lösliche N-Verbindungen in Phloemexsudaten

Abbildung 3.13 und Abbildung 3.14 zeigen die Zusammensetzung und Gehalte an TSNN in Phloemexsudaten in den Versuchsjahren 1997 und 1998. In beiden Versuchsjahren wurden in den Phloemexsudaten die proteinogenen Aminoverbindungen Ser, Thr, Gly, Val, Ile, Leu, Lys, His, Trp, Cys und Try und die nicht-proteinogenen Aminoverbindungen GABA, Phe, Eth und Orn detektiert. Nitrat konnte im Phloemexsudat nicht gefunden werden. Die dominierenden Aminoverbindungen im Versuchsjahr 1997 waren Asn und Arg, im Versuchsjahr 1998 Asn, Arg und unter Trockenstreß zusätzlich Gln.

Im Gegensatz zu den Analysen der Gewebeproben konnte bei den Phloemexsudaten im Versuchsjahr 1998 kein einheitlicher Trend zu einer Abnahme im TSNN-Gehalt im Vergleich zu 1997 festgestellt werden.

Ein Behandlungseffekt konnte in beiden Jahren und bei allen Ökotypen beobachtet werden. Dieser äußerte sich im Versuchsjahr 1997 in erster Linie in einer Veränderung des Asn- und Arg-Gehaltes. Beim Ökotyp Überlingen war außerdem eine Abnahme im Glu- und Gln-Gehalt unter Wassermangel zu messen. Im Versuchsjahr 1998 hingegen wurden neben Veränderungen im Gehalt von Asn und Arg auch Veränderungen im Gln-Gehalt gemessen. Ein einheitlicher Trend in den Reaktionen der Ökotypen auf Trockenstreß ließ sich allerdings nicht zeigen.

Legende zu Abbildung 3.13: Nach einer dreimonatigen künstlich induzierten Trockenperiode wurden Phloemexsudate gewonnen. Dazu wurden ca. 200 mg schwere Rindenstücke mit einem Skalpell entnommen und in einer EDTA Lösung 5 h inkubiert, die Chloramphenicol enthielt und anschließend der Aminosäureanalytik zugeführt (3.2.5.2). Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 6 Pflanzen. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan - post - hoc -Test) bei $p \leq 0,05$. VJ, Versuchsjahr.

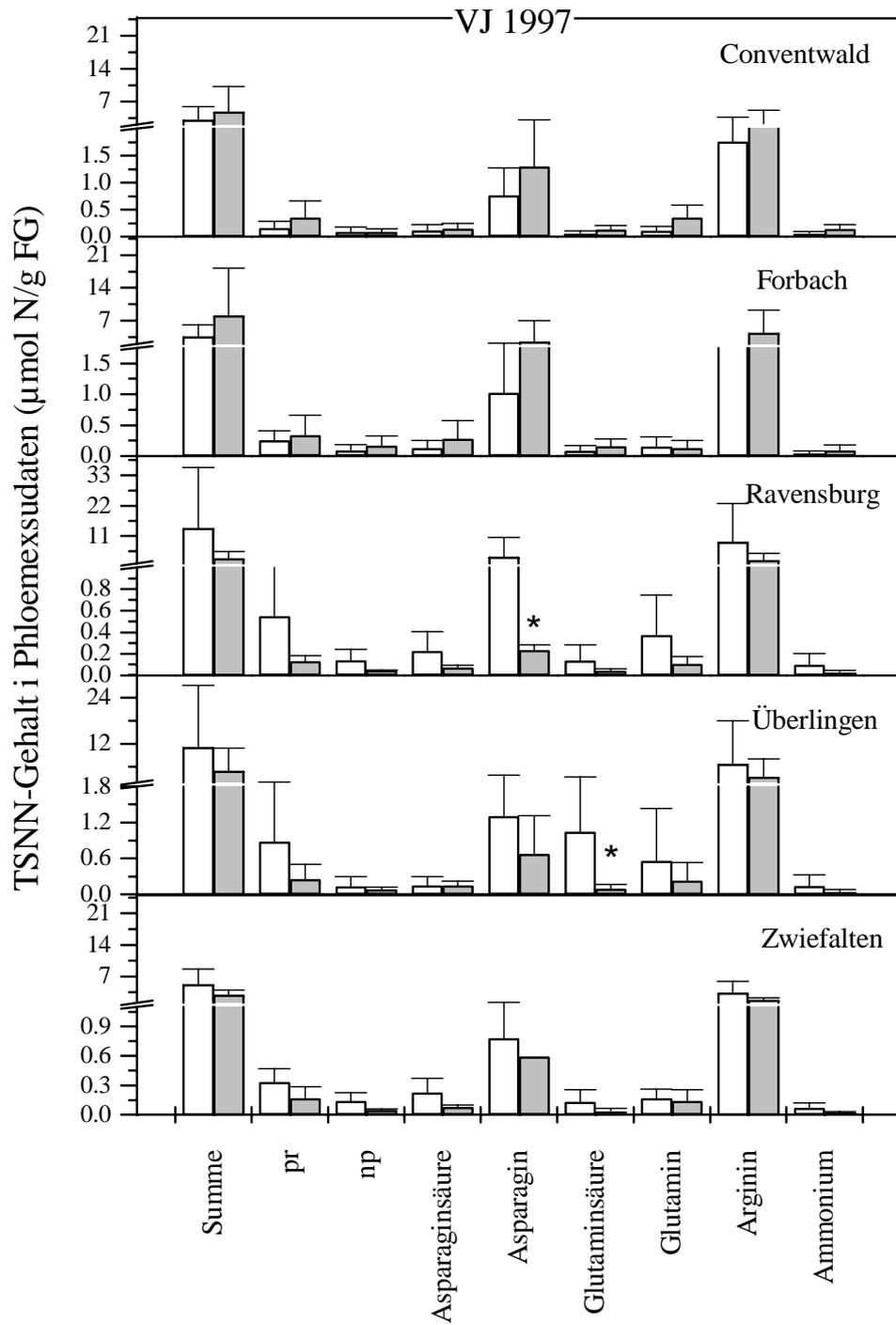


Abbildung 3.13: TSNN-Gehalt und Zusammensetzung in Phloemexsudaten von Ökotypen der Buche im Versuchsjahr 1997 (Kontrolle \square ; Behandlung \blacksquare).

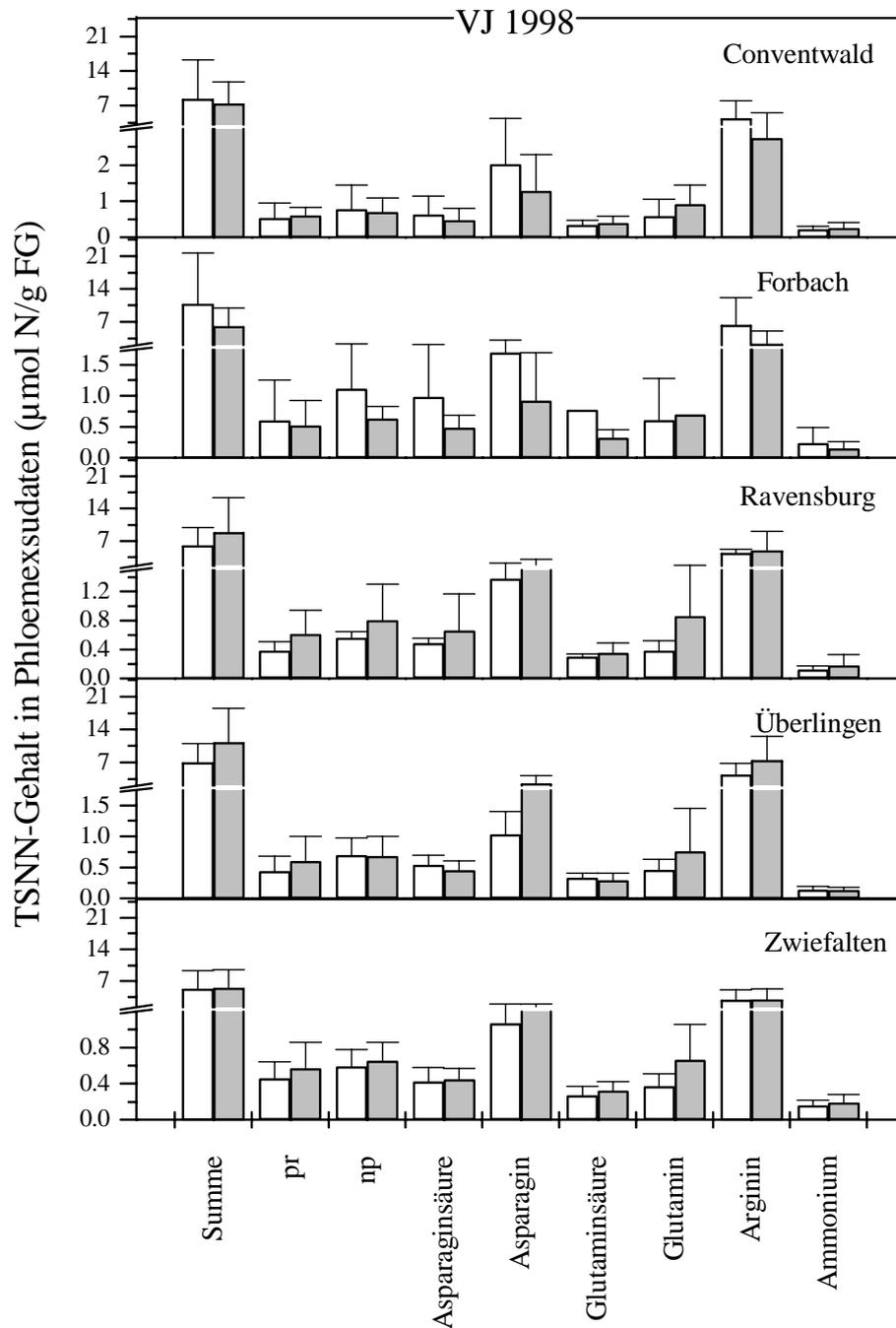


Abbildung 3.14: TSNN-Gehalt und Zusammensetzung in Phloemexsudaten von Ökotypen der Buche im Versuchsjahr 1998 (Kontrolle □; Behandlung ■). Probenahme und Aufarbeitung erfolgte wie in der Legende zu Abbildung 3.13 beschrieben. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 8 Pflanzen. Signifikante Unterschiede wurden in keinem Fall beobachtet. VJ, Versuchsjahr.

3.3.4.7 Gehalt an löslichen Proteinen in Blättern, Rinde, Holz und Wurzel

Die höchsten Gehalte löslicher Proteine traten im Versuchsjahr 1997 in der Rinde auf (52,0-53,9 µg/g FG), gefolgt von Blatt (32,9-33,7 µg/g FG), Holz (24,4-21,7 µg/g FG) und Wurzel (18,0-20,5 µg/g FG). Im Versuchsjahr 1998 waren hingegen die höchsten Gehalte löslicher Proteine in den Blättern (60,7-63,4 µg/g FG) zu finden, gefolgt von Rinde (43,8-50,7 µg/g FG), Wurzel (39,6-54,4 µg/g FG) und dem Holz (8,5-8,9 µg/g FG).

Im Versuchsjahr 1997 zeigte sich in der Regel kein eindeutiger Effekt im Proteingehalt zwischen Standortbedingungen und Trockenstreß. Im darauffolgenden Jahr 1998 konnte in der Rinde und in der Wurzel ein zum Teil signifikant höherer Proteingehalt unter Trockenstreß festgestellt werden.

Im Vergleich der Ökotypen wurde 1997 und 1998 in den Blättern des Ökotyps Conventwald unabhängig von der Behandlung ein höherer Proteingehalt als in den anderen Ökotypen beobachtet. In Rinde, Holz und Wurzel wurden keine Unterschiede zwischen den Ökotypen gefunden.

Legende zu Abbildung 3.15: Nach einer dreimonatigen künstlich induzierten Trockenperiode wurde das Pflanzenmaterial geerntet, in Stickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei – 85°C aufbewahrt. Das Pflanzenmaterial wurde homogenisiert, ein Aliquot in Tris/HCL-Puffer extrahiert, geschüttelt und zentrifugiert. Vom klaren Überstand wurde ein Aliquot entnommen und mit Bradford-Reagenz (BRADFORD, 1976) versetzt. Der Gehalt an löslichem Proteinen wurde anschließend photometrisch (595 nm) bestimmt. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von sechs (VJ 1997) bzw. acht (Versuchsjahr 1998) Versuchspflanzen ± SD. Die Kennzeichnung * bezeichnet homogene Gruppen (ANOVA, Duncan-post-hoc-Test) bei $p \leq 0,05$. VJ, Versuchsjahr.

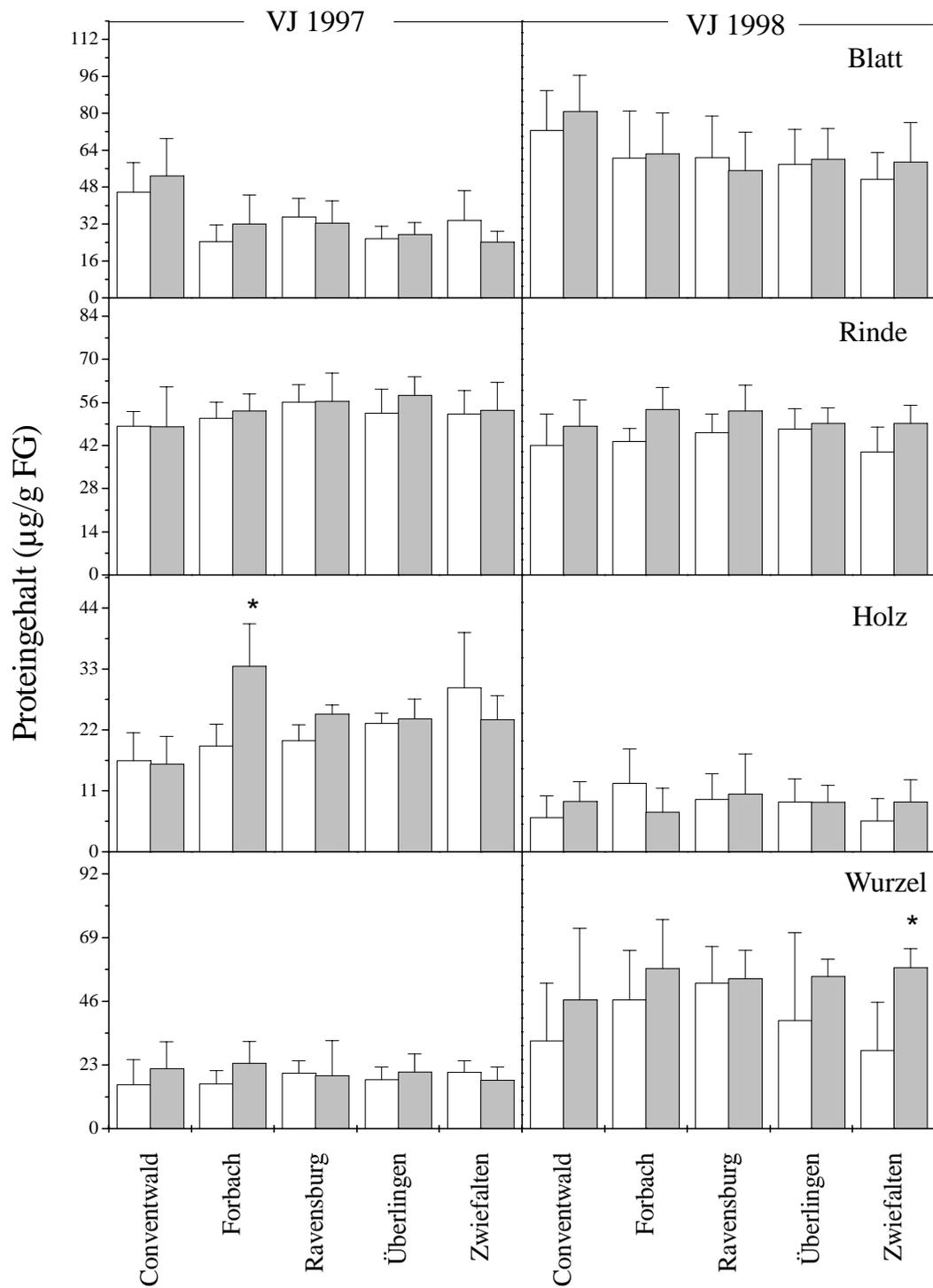


Abbildung 3.15: Proteingehalt in unterschiedlichen Geweben (Blätter, Rinde, Holz und Wurzel) bei Ökotypen der Buche (Kontrolle □ ; Behandlung ■) in den Versuchsjahren 1997 und 1998.

3.4 DISKUSSION

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde u.a. in Freilanduntersuchungen die Sensitivität verschiedener Ökotypen der Buche gegenüber Trockenheit analysiert. Trockenheit wurde als ein Streßfaktor ausgewählt, dem Wälder bereits heute ausgesetzt sind und der vermutlich in Zukunft noch an Bedeutung gewinnen wird. Dabei handelt es sich in erster Linie um Sommertrockenheit (BREDEMEIER, 1993) u.a. als Folge von erhöhtem atmosphärischem CO₂ (BURSCHEL, 1995; WATSON *et al.*, 1996). Als Maß zur vergleichenden Beurteilung der Streßintensität wurden neben biometrischen Parametern (3.1.2), physiologische Streßparameter (3.1.3) bestimmt. Zur Charakterisierung des N-Haushaltes, der über die Bildung von „compatible solutes“ in direktem Zusammenhang mit der Kompensation von Trockenstreß stehen kann (SAMARES *et al.*, 1995; YOSHIBA *et al.*, 1997), wurde unter den gegebenen Standortbedingungen die Akkumulation von Aminostickstoff in freien Aminoverbindungen in Blättern, Rinde, Holz, Wurzeln und Phloemexsudaten bestimmt (3.1.4). Dabei handelt es sich um primäre N-Assimilationsprodukte, deren Konzentration und Zusammensetzung auf Veränderungen der N-Aufnahme, der Remobilisierung und des N-Bedarfes schnell reagieren und somit zur Charakterisierung des N-Haushaltes der Buche dienen können (SCHNEIDER *et al.*, 1996; GEßLER, 1998). Die Untersuchungen liefern Informationen über eine Baumart, die derzeit an forstwirtschaftlicher Bedeutung gewinnt, über deren Reaktion auf die prognostizierten Umweltveränderungen im Einzelnen aber wenig bekannt ist.

3.4.1 Beurteilung der Intensität des Trockenstresses mit Hilfe pflanzenphysiologischer Streßparameter

In der vorliegenden Arbeit wurde die Intensität des Trockenstresses anhand pflanzenphysiologischer Parameter gemessen. Im Versuchsjahr 1997 konnte durch Messung des „pre-dawn“ Wasserpotentials (DAVIES & ZHANG, 1991) gezeigt werden, daß auf der Kontrollfläche aufgrund einer natürlichen Trockenperiode bereits von einem geringen Trockenstreß gesprochen werden konnte (3.1.3.1). Auf den Behandlungsflächen waren die Pflanzen allerdings mit einem Wasserpotential von durchschnittlich -1,96 MPa

deutlich größerem Trockenstreß ausgesetzt. Davon waren die Ökotypen Conventwald und Zwiefalten mit Werten von bis zu -2,4 MPa besonders betroffen. Im Versuchsjahr 1998 wies das „pre-dawn“ Wasserpotential ebenfalls auf deutliche Unterschiede im Streßzustand der Pflanzen auf den Behandlungsflächen im Vergleich zu der Kontrollfläche hin. Bei allen Ökotypen war eine signifikante Abnahme des Wasserpotentials von durchschnittlich -0,55 MPa (Kontrollfläche) auf -1,41 MPa (Behandlungsflächen) festzustellen. Allerdings lag das Wasserpotential auf den Behandlungsflächen mit -1,41 MPa in einem Bereich, in dem noch nicht von massivem Trockenstreß gesprochen werden kann.

Als weiteres Maß für den Wasserzustand der Pflanzen wurde der Wassergehalt der Blätter analysiert (FLOWER & LUDLOW, 1986). Hier war zwar im Jahr 1997 bei den Pflanzen auf den Versuchsflächen eine leichte Tendenz zu einem geringeren Wassergehalt vorhanden, doch waren die Unterschiede zur Kontrollfläche gering. Im darauffolgenden Jahr konnte diese Tendenz nicht mehr nachgewiesen werden (3.1.3.2). In beiden Jahren war bei den Buchen ein durchschnittlicher Wassergehalt der Blätter von 54,4 % zu messen. Untersuchungen bei Baumwolle dagegen zeigten unter Trockenstreß eine deutliche Abnahme im Wassergehalt von 90 % auf ca. 40 % (FERREIRA *et al.*, 1978). Bei Fichten unterschiedlicher Altersstufen (GROSS *et al.*, 1980) und einjährigen Buchen (TOGNETTI *et al.*, 1995) konnte eine vergleichbar starke Abnahme im Wassergehalt nicht nachgewiesen werden. Allerdings lagen dort die gemessenen Wassergehalte (%/FG) unter Kontrollbedingungen mit über 80 % deutlich höher als in der vorliegenden Arbeit. Aufgrund dieser Ergebnisse konnte im Versuchsjahr 1998 im Vergleich zu 1997 bei den Versuchspflanzen der Kontrollfläche, aber auch bei den Pflanzen der Behandlungsflächen eine geringere Intensität des Trockenstress nachgewiesen werden. Dieses Ergebnis ist überraschend, da im Vergleich zum Vorjahr die Austrocknung des Bodens auf der Kontrollfläche und den Behandlungsflächen stärker war. Diese Beobachtung ist möglicherweise auf Kompensationsreaktionen in diesem Jahr (erhöhte Durchwurzelungstiefe; veränderter Blattwasserhaushalt) in Folge der 1997 durchgeführten Behandlung und der natürlichen Sommertrockenheit zurückzuführen.

Der Verlauf der Streßintensität in den beiden Versuchsjahren spiegelte sich im MDA-Gehalt von Blättern wider (DHINDSA *et al.*, 1981). Dabei handelt es sich um keinen spe-

zifischen Trockenstreßparameter, sondern der MDA-Gehalt stellt ein allgemeiner Indikator für oxidativen Streß in Pflanzenzellen dar. Oxidativer Streß kann indes durch Trockenheit induziert werden (POLLE & RENNENBERG, 1993; SCHWANZ & POLLE, 1998). Unter Trockenstreß reduzieren Pflanzen ihre stomatäre Leitfähigkeit, um den Wasserverlust zu verringern (BAHARI *et al.*, 1985; MAIER-MAERCKER, 1998). Dies konnte bei den untersuchten Ökotypen im „Conventwald“ in den Versuchsjahren 1997 und 1998 ebenfalls gezeigt werden (PANTEL *et al.*, 1998; BUSCHMANN *et al.*, 1999). Die Reduktion der stomatären Leitfähigkeit hat einen verminderten CO₂-Einstrom in die Chloroplasten zur Folge (CHAVES & PEIRERA, 1992). Die photosynthetische CO₂-Fixierung Photosyntheserate wird bei unverändertem Elektronentransport reduziert (MASOJIDEK *et al.*, 1991; VALENTINI *et al.*, 1995). Unter diesen Bedingungen kann Sauerstoff als alternativer Elektronenakzeptor verwendet werden, indem verstärkt Elektronen vom Photosystem I unter Bildung des Superoxidradikals (O₂⁻) auf Sauerstoff übertragen wird (Mehler-Reaktion) (HELDT, 1996). Im Chloroplasten kann es so zu einer erhöhten Bildung von Superoxidradikalen kommen und die Lipidperoxidation ansteigen (PRICE & HENDRY, 1991). Malondialdehyd entsteht beim oxidativen Abbau von Lipidperoxiden und kann daher als Maß für die Lipidperoxidation herangezogen werden.

In der vorliegenden Arbeit wurde im Versuchsjahr 1997 ein tendenzieller Anstieg des MDA-Gehaltes der Blätter unter Trockenstreß bei allen untersuchten Ökotypen festgestellt, der bei den Ökotypen Ravensburg und Zwiefalten besonders stark ausfiel (3.3.3.3). Im Vergleich aller Behandlungen (Standortbedingungen/Trockenstreß) war der bei den einzelnen Ökotypen feststellbare tendenzielle Anstieg im MDA-Gehalt signifikant nachweisbar. SCHWANZ (1997) konnte bei unterschiedlich trockenstreßempfindlichen Baumspecies (*Pinus pinaster*, *Quercus robur*) ebenfalls unter massivem Trockenstreß einen höheren MDA-Gehalt in Blättern nachweisen. Im Jahr 1998 war eine Zunahme im MDA-Gehalt auf den Behandlungsflächen jedoch nicht zu beobachten.

In der Literatur wird die Möglichkeit einer Prolinakkumulation in den Blättern von krautigen Pflanzen als ein nicht-toxisches Osmotikum zum Schutz vor Trockenstreß (ASPINALL & PALEG, 1981) diskutiert, daß Enzymdenaturierungen verhindern kann (PALEG *et al.*, 1984). Prolin dient aber auch als Stickstoff- und Kohlenstoffspeicher

(FUKUTOKU & YAMADA, 1984). In zahlreichen Arbeiten an krautigen Pflanzen (HANDA *et al.*, 1983; LEVY, 1983; FUKUTOKU & YAMADA, 1984; TREICHEL *et al.*, 1984; IBARRA-CABALLERO, 1988; FERREIRA *et al.*, 1997; MATTIONI *et al.*, 1997; RODRIGUEZ *et al.*, 1997; YOSHIBA *et al.*, 1997) wurde ein direkter Zusammenhang zwischen Trockenstreßresistenz und Prolinakkumulation nachgewiesen werden. Bei Gerste zeigten Untersuchungen von TULLY *et al.* (1979) und HANSON *et al.* (1979) dagegen keine Prolinakkumulation unter Wassermangel. Die Rolle von Prolin unter Streßbedingungen ist bei Bäumen weniger intensiv untersucht. SUDACHKOVA *et al.* (1996) konnten bei Kiefer und Lärche einen Zusammenhang zwischen Trockenstreßresistenz und einer Prolin- und Argininakkumulation in den Nadeln nachweisen.

In der vorliegenden Studie konnte zum ersten Mal für die Buche gezeigt werden, daß zwar bei allen untersuchten Ökotypen grundsätzlich die Fähigkeit zur Akkumulation von Prolin in den Blättern als aktive Resistenz gegenüber Trockenstreß vorhanden war, aber Unterschiede in der Reaktionsgeschwindigkeit bestehen. Im Versuchsjahr 1997 wies unter Trockenstreß lediglich der Ökotyp Forbach eine signifikante und der Ökotyp Überlingen eine deutliche Akkumulation von Prolin in den Blättern auf. Im Versuchsjahr 1998 war dagegen bei allen Ökotypen eine Anreicherung im Prolingehalt der Blätter unter Trockenstreß (3.1.4.2) festzustellen. Untersuchungen anderer Autoren ergaben, daß die Akkumulation von Prolin eine schnelle Reaktion auf akuten Streß darstellt (SIVARAMAKRISHNAN *et al.*, 1988; BÜSSIS & HEINEKE, 1998). Im Versuchsjahr 1997 wurden unter Trockenstreß höhere Prolinwerte von 1,52 $\mu\text{mol/g}$ FG als 1998 mit 0,89 $\mu\text{mol/g}$ FG nachgewiesen. Auch auf der Kontrollfläche waren 1997 mit 0,8 $\mu\text{mol/g}$ FG höhere Prolinwerte wie im Jahr 1998 mit 0,24 $\mu\text{mol/g}$ FG zu messen. Zieht man das „pre-dawn“ Wasserpotential als Maß für die Trockenstreßintensität heran, so lassen diese Ergebnisse den Schluß zu, daß der Prolingehalt der Blätter Unterschiede in der Trockenstreßintensität zwischen den Versuchsjahren widerspiegelt. Der prozentuale Anstieg von Prolin während der jeweiligen Trockenperioden betrug allerdings 1998 371%, 1997 190%. Dieser Unterschied zwischen den Versuchsjahren kann als Streßkompensation aufgefaßt werden.

3.4.2 Auswirkungen von Trockenstreß auf den N-Haushalt

Der N-Haushalt von Pflanzen wird hauptsächlich über das N-Angebot und den N-Verbrauch für Wachstumsprozesse geregelt (BARNEIX & HUMBERTO, 1996). Allerdings gilt Stickstoff an zahlreichen anthropogen unbeeinflussten Standorten als limitierender Nährstoff für das Wachstum von Pflanzen (ABER *et al.*, 1989; TAMM, 1991; JONSON, 1992). In erster Linie steht Stickstoff der Pflanze als Nitrat und Ammonium im Boden zur Verfügung (PLASSARD *et al.*, 1991) und wird auch vorwiegend in dieser Form von der Pflanze aufgenommen (BRUMME *et al.*, 1992). Zusammen können Ammonium und Nitrat einen Anteil von 80% an der gesamten Anionen- und Kationenaufnahme der Pflanzen durch die Wurzel haben (MARSCHNER, 1995). Bei der Buche konnte an einem stickstoffübersättigten Standort von GEBLER (1998b) eine pedosphärische Stickstoffaufnahme fast ausschließlich in Form von Ammonium nachgewiesen werden. Die Fähigkeit zur Nitrataufnahme war ebenfalls vorhanden, zeigte aber eine starke Abhängigkeit von den herrschenden Umweltbedingungen. Inwieweit die N-Nutzung von Bäumen von einer klimatisch bedingten Anspannung der Wasserversorgung beeinflusst wird, wurde bisher kaum untersucht. Bei Weizen konnte eine geringere Stickstoffaufnahme unter Trockenstreß festgestellt werden (TALOUZITE & CHAMPIGNY, 1988; LARSON *et al.*, 1989). Untersuchungen an Tomatenpflanzen ergaben bei Trockenheit signifikante Veränderungen in der Translokation von Stickstoff innerhalb der Pflanze (BREWITZ *et al.*, 1996). GIJSMAN (1991) zeigte an Douglasien (*Pseudotsuga menziesii*) bei einer Abnahme des Bodenwasserpotentials eine deutliche Verringerung der Ammonium- und zum Teil der Nitrat-Verfügbarkeit, mit entsprechenden Konsequenzen für die Ammonium- und Nitrataufnahme. Es kann daher angenommen werden, daß lange andauernde Trockenperioden einen negativen Einfluß auf den N-Ernährungszustand von Buchen haben.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Gehalte von Ammonium, Nitrat und löslichen Aminoverbindungen in Blättern, Rinde, Holz, Wurzeln und in Phloemexsudaten bestimmt. Polyamine, von denen bekannt ist, daß sie in Bäumen ebenfalls als Stickstofftransportmetabolite dienen können (KÖNIGSHOFER, 1990; GEBLER, 1998) wurden bei den untersuchten Buchen in vernachlässigbaren Konzentrationen gefunden und werden im folgenden nicht berücksichtigt (LANGEBARTELS, pers. Mitteilung). Eine abschlie-

ßende Aussage über den N-Ernährungszustand der Pflanzen wurde in der vorliegenden Arbeit dadurch erschwert, daß keine Xylemsäfte gewonnen werden konnten. Untersuchungen von COOPER & CLARKSON (1989), MULLER & TOURAINÉ (1994), KREUZWIESER *et al.* (1997), GEBLER (1998) ergaben, daß Aminoverbindungen, die zwischen Sproß und Wurzel zirkulieren, als Indikator für den Stickstoffstatus dienen können. SCHULTE (1997) konnte außerdem unter erhöhtem CO₂ bei *Quercus pubescens* einen Zusammenhang zwischen geringeren Gesamtgehalten freier, löslicher Aminoverbindungen im Xylemsaft und einer schlechteren N-Ernährung nachweisen. Die Aminoverbindungen im Xylemsaft spielen somit eine zentrale Rolle bei der Beurteilung des N-Status der Pflanzen.

In beiden Untersuchungsjahren 1997 und 1998 bildeten die Hauptanteile an freien löslichen Aminoverbindungen bei allen Ökotypen und in allen untersuchten Geweben die Verbindungen der Glu-Familie (Glu, Gln und Arg) und der Asp-Familie (Asp und Asn). Verbindungen der Allantoin- und Citrullin-Familie waren in vernachlässigbar geringen Konzentrationen vorhanden (3.1.4). Die Gesamt-TSNN-Gehalte waren sowohl auf der Kontrollfläche als auch auf den Behandlungsflächen im Versuchsjahr 1998 deutlich gegenüber 1997 verringert. Eine Erklärungsmöglichkeit für diesen Unterschied kann in der um durchschnittlich 1,6°C geringeren Bodentemperatur auf der Kontrollfläche im Jahr 1998 gesehen werden. GEBLER (1998) konnte in Freilandversuchen und Laborstudien eine enge Korrelation der Ammoniumaufnahme von Buchen mit der Bodentemperatur nachweisen. Die geringere Bodentemperatur im Jahr 1998 könnte daher zu einer verringerten N-Aufnahme und damit zusammenhängend einer schlechteren N-Versorgung der Buchen geführt haben. Dieser auf der Kontrollfläche beobachtete Effekt trat auf den Behandlungsflächen im Versuchsjahr 1998 verstärkt auf und kann mit einer angespannteren Situation der N-Aufnahme zum einen wegen der ebenfalls um 1,1°C verringerten Bodentemperatur im Vergleich zu 1997 (GEBLER, 1998) aber auch aufgrund des applizierten Trockenstresses (GIJSMAN, 1991) begründet werden. Außerdem kann vermutet werden, daß durch die bereits im Versuchsjahr 1997 durchgeführte Trockenperiode eine reduzierte N-Aufnahme stattfand und Wachstumsprozesse im Folgejahr 1998 zu einer zusätzlichen Entleerung des TSNN-Pools führten.

In den Versuchsjahren 1997 und 1998 wurden höhere TSNN-Gehalte der Wurzel bei allen Ökotypen auf den Behandlungsflächen im Vergleich zur Kontrollfläche gefunden, die in erster Linie auf Asn, aber auch auf Gln und Arg zurückzuführen waren. Bezogen auf das Wurzelfrischgewicht blieb dieser Effekt erhalten, da kein Behandlungseffekt im Wurzelwachstum nachgewiesen wurde und somit das Wurzelgewicht zwischen den Behandlungsflächen und der Kontrollfläche vergleichbar war. Dieses Ergebnis ist überraschend, da andere Untersuchungen von einer schlechteren N-Aufnahme unter Trockenstress ausgehen (BREWITZ *et al.*, 1996). Grundsätzlich muß jedoch beachtet werden, daß die in der Wurzel vorliegenden Aminoverbindungen nicht nur direkte Produkte der Stickstoffassimilation von aufgenommenem Ammonium bzw. Nitrat darstellen, sondern Aminoverbindungen auch über das Phloem vom Sproß zu den Wurzeln transportiert werden. Ein Erklärungsansatz für die höheren N-Gehalte der Wurzel unter Trockenstress könnte in einem verstärkten basalen Transport von Aminoverbindungen gesehen werden. Andererseits könnte argumentiert werden, daß die N-Aufnahme durch den induzierten Trockenstress nicht nachhaltig reduziert wurde, aber die Xylembeladung und der Transport von Aminoverbindungen im Xylem aufgrund eines verringerten Transpirationsstroms negativ beeinflusst wurden. Als mögliche Ursache der höheren TSNN-Werte der Wurzel könnte in einem behandlungsbedingten negativen Einfluß auf den Ferntransport gesehen werden, der eine Akkumulation von Aminoverbindungen in der Wurzel nach sich zieht. PATE (1973) konnte in einem Versuch mit isolierten Wurzeln zeigen, daß beim Fehlen des Sprosses als mögliche Senke („sink“) der Assimilationsprodukte es zu einer Anreicherung von Aminoverbindungen in der Wurzel kam. Bei Buche beobachtete GEBLER (1998) in der Nacht und zu Beginn der Lichtperiode eine Erhöhung des TSNN-Gehaltes in den Feinwurzeln und führte dies ebenfalls auf eine Reduktion des Xylemflusses aufgrund verringerter Transpiration in der Nacht zurück. Inwieweit die Xylembeladung und der Ferntransport der Aminoverbindungen im Xylem durch Trockenstress eingeschränkt wird, wurde bisher kaum untersucht. Bisher ist ebenfalls unklar, welche Rolle dem Transpirationsstrom beim Ferntransport von Nährelementen zukommt. Einerseits deuten verschiedene Untersuchungen auf eine vom Transpirationsfluß unabhängige Xylembeladung, und damit auf einen unabhängigen Langstreckentransport von Ionen hin (PETERSON, 1996; TANNER & BEEVERS, 1990). Andererseits konnte eine positive

Korrelation zwischen Transpirationsstärke und Ionen-transport gezeigt werden (MUNNS & PASSIOURA, 1984). Auch kann die Reduktion des Xylemflusses, wie für eine Reihe von Substanzen nachgewiesen, zu einer Reprimierung der Xylembeladung führen (HERSCHBACH, 1992; MARSCHNER, 1995).

Im Jahr 1997 wurde bei den Ökotypen Forbach und Überlingen eine Verringerung des TSNN-Gehaltes der Rinde aufgrund geringerer Arg-Gehalte unter Trockenstreß nachgewiesen. Im Jahr 1998 zeigten dagegen alle Ökotypen diese Veränderung im TSNN-Gehalt von Rinde und Holz, die neben Arg auch auf Asn zurückzuführen waren. Beide Aminoverbindungen spielen eine entscheidende Rolle bei der Stickstoffspeicherung im Herbst (FLAIG & MOHR, 1992; GEBLER, 1998), da sie einen hohen N-Anteil im Vergleich zu anderen Aminoverbindungen aufweisen (KATO, 1986).

MILLARD (1996) konnte bei Bäumen zeigen, daß Stickstoffverbindungen, die im Herbst aufgenommen wurden, in erster Linie dem Wiederauffüllen der Speichergewebe Rinde und Holz dienen. Die in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse deuten an, daß unter Trockenstreß im Versuchsjahr 1998 zum einen die Speichergewebe Rinde und Holz weniger mit Aminoverbindungen versorgt wurden und zum anderen im Laufe des Jahres eine verstärkte Remobilisierung stattfand.

In die Betrachtung des TSNN-Pools unter Trockenstreß muß allerdings das Wachstum der Pflanze miteinbezogen werden, da Pflanzenwachstum und N-Versorgung stark voneinander abhängig sind (BARNEIX, 1996; BREWITZ, 1996). Im Versuchsjahr 1998 konnte bei den Ökotypen Forbach, Ravensburg und Überlingen ein stärkeres Wachstum unter Trockenstreß festgestellt werden. Demnach stand dem wahrscheinlich unter Trockenstreß verringerten zirkulierenden TSNN-Pool ein höherer N-Bedarf der Pflanze aufgrund des stärkeren Wachstums gegenüber. Aufgrund dessen kann vermutet werden, daß der TSNN-Pool zur Deckung des N-Bedarfes teilweise entleert wurde und sich dies in diversen Organen (Rinde und Holz) widerspiegelte. Die Ökotypen Forbach und Überlingen mußten anscheinend schon im Versuchsjahr 1997 zusätzlich zum zirkulierenden TSNN-Pool auf den in der Rinde gespeicherten Stickstoff zurückgreifen. Das Auffüllen der Speicherpools Rinde und Holz für eine Remobilisierung im nächsten Frühjahr scheint daher unter Trockenstreß beeinträchtigt zu sein.

3.4.3 Auswirkungen von Trockenstreß auf das Wachstum

Zahlreiche Untersuchungen zeigten unter Trockenstreß bei Pflanzen eine Abnahme in der Pflanzhöhe (GATES, 1964; SCHULZE & CHAPIN, 1987; KERSTIENS *et al.*, 1995; HEES v., 1997), der Blattgröße und der Blattzahl (SLAYTER, 1967; PEARSON & MANSFIELD, 1994). Im Wurzelwachstum konnte hingegen unter Trockenstreß vorwiegend eine Zunahme festgestellt werden (KRAMER & KOZLOWSKI, 1960; DAVIES & ZHANG, 1991; HEES v., 1997). Diese morphologischen Veränderungen sind in erster Linie als Folge einer streßinduzierten Modifikation pflanzlicher Prozesse anzusehen. KRAMER (1987) zeigte in einem Modell, daß neben Umwelteinflüssen auch die genotypischen Veranlagungen eine wichtige Rolle für das Wachstum von Bäumen spielen.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden das Wachstumsverhalten von Buchen unter Trockenstreß über zwei Vegetationsperioden hinweg beobachtet. Im Jahr 1996 konnte beim Ökotyp Conventwald ein signifikant geringerer Stammdurchmesser im Vergleich zu den übrigen vier Ökotypen nachgewiesen werden. Die Analyse verschiedener Biomasseparameter zeigte ein ähnliches Bild. Auch hier wies der Ökotyp Conventwald im Vergleich zu den Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm signifikante Unterschiede auf. Die Biomasse des Ökotyps Conventwald war drei- bis fünffach geringer als die der anderen vier Ökotypen. Diese Differenz dürfte auf die quantitativ und qualitativ bessere Nährstoffversorgung der letztgenannten Ökotypen zurückzuführen sein. Die Ökotypen Überlingen, Ravensburg, Forbach und Zwiefalten wurden in einer Pflanzschule angezogen und dort zweimal unterschnitten. Sie konnten daher ein wesentlich besseres Feinwurzelsystem ausbilden und waren ohnehin in der Pflanzschule besser mit Nährstoffen versorgt als die Buchen im Conventwald. Die bessere Nährstoffversorgung in der Pflanzschule führte offensichtlich zu einer Förderung des Dickenwachstum. Bei den Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm hob sich der Ökotyp Forbach hervor. Dieser Ökotyp zeigte zum einen ein signifikant stärkeres Dicken- und Höhenwachstum und zum anderen auf der Kontrollfläche eine doppelt so hohe Gesamtbiomasse auf als die Ökotypen Überlingen, Ravensburg und Zwiefalten. Die Ursache für dieses Wachstumsverhalten ist nicht bekannt, kann aber herkunftsspezifisch begründet werden.

Im Versuchsjahr 1997 war zum Zeitpunkt des Dachbaus die erste Phase des Dickenwachstum bereits abgeschlossen, die anschließende Trockenheit blieb deshalb zunächst

ohne Einfluß auf das Dickenwachstum. Der Terminaltriebzuwachs wurde dagegen vom Trockenstreß beeinflusst. Dies ist darauf zurückzuführen, daß der Wachstumsverlauf von Buchen dem „Quercus-Typ“ zuzuordnen ist, d.h. das Längenwachstum der Sproßzuzwächse ist nach dem Frühjahrsaustrieb im Mai unterbrochen und später durch einen zweiten Wuchs fortgesetzt wird (LARCHER, 1994). Der zweite Wuchs der Buche im Juli fiel damit in die künstlich induzierte Trockenperiode. Die Pflanzen, die auf den Behandlungsflächen Trockenstreß ausgesetzt waren, wiesen im Gegensatz zu den Pflanzen auf der Kontrollfläche keinen zweiten Schub auf. Es kann angenommen werden, daß die Pflanzen auf den Versuchsflächen ihre Wachstumsprozesse aufgrund des Trockenstresses einstellten und ihren Stoffwechsel auf Abwehr- und Erhaltungsreaktionen umstellten (TESCHE, 1995). Unter kontrollierten Bedingungen in einem Gewächshausversuch konnten HEATH & KERSTIENS (1997) ebenfalls bei Buche zeigen, daß unter Trockenstreß kein zweiter Wuchs im Sommer stattfand.

Als ein weiterer Indikator für Trockenstreß wird das Sproß-Wurzel-Verhältnis angesehen. Unter optimalen äußeren Bedingungen stellt sich ein artspezifisches Sproß-Wurzel-Verhältnis ein, daß sich bei Trockenheit zugunsten der Wurzeln verschiebt (LARCHER, 1994). Ob diese Annahme allerdings so auch für Buchen zutrifft, muß aufgrund der vorliegenden Ergebnisse und aufgrund von Literaturdaten als fraglich betrachtet werden. So stellte DAVIDSON *et al.* (1992) fest, daß das Wurzelgewicht von Buchen unter Trockenstreß reduziert wird. PEARSON & MANSFIELD (1994) fanden bei Versuchen mit Buchen, daß im Jahr nach extremem Trockenstreß kürzere Wurzeln gebildet wurden. Die vorliegenden Ergebnisse stehen mit diesen Ergebnissen im Einklang. Bei den Versuchspflanzen verlagerte sich unter Trockenstreß das Sproß-Wurzel-Verhältnis z. T. in Richtung Sproß. Dieser Effekt wurde durch Abnahme des Wurzelgewichtes unter Trockenstreß verursacht. Besonders deutlich zeigt sich dies beim Ökotyp Conventwald, der auch bei anderen Untersuchungsparametern starke Streßsymptome aufwies. Bei den anderen Ökotypen zeigten sich kaum Unterschiede im Sproß- und Wurzel-Verhältnis zwischen Kontrollpflanzen und Pflanzen, die auf den Behandlungsflächen Trockenstreß ausgesetzt waren.

Im Jahr 1998 trat weder auf der Kontrollfläche noch auf den Behandlungsflächen der für die Buche typische zweite Terminaltriebzuwachs im Sommer auf (LARCHER, 1994). Dies kann auf der Kontrollfläche durch eine natürlich auftretende Trockenperiode und

auf den Behandlungsflächen auf die künstlich induzierte Trockenperiode zurückzuführen sein. Im Stammdurchmesser konnte am Ende der induzierten Trockenperiode eine deutliche Abnahme des Durchmessers bei allen Ökotypen gemessen werden. Diese Abnahme kann durch eine Verringerung des Wassergehaltes im Holz- und Rindengewebe begründet werden, die der Pflanze als Wasserreservoir dienen. GLAVAC *et al.* (1990) konnte bei adulten Buchen zeigen, daß während einer Trockenperiode im Sommer zunächst die Wasservorräte in den unteren Stammteilen ausgeschöpft werden. In der Gesamtbiomasse zeigte 1998 der Ökotyp Forbach eine signifikante und die Ökotypen Überlingen und Ravensburg eine deutliche Zunahme auf den Behandlungsflächen. Diese Ökotypen waren somit trotz schlechterer Ausgangsbedingungen (Trockenperiode im Vorjahr) zu einem vermehrten Wachstum in der Lage. Diese Beobachtung widerspricht zahlreichen Untersuchungen (GATES, 1964; SCHULZE & CHAPIN, 1987; ABETZ, 1988; HEES v., 1997), die unter Trockenstreß ein verringertes Wachstum nachwiesen. An dieser Stelle ist jedoch von Bedeutung, daß in der vorliegenden Studie das Wachstum vor Beginn der 2. Trockenperiode bereits abgeschlossen war und daher nicht unmittelbar durch eine Trockenstreßsituation beeinflusst wurde. Trotzdem wäre eine Abnahme der Biomasse aufgrund der vorangegangenen Trockenperiode im Jahr 1997 zu vermuten gewesen. Auffallend ist, daß die Ökotypen Forbach und Überlingen, die u.a. zum verstärkten Wachstum fähig waren, im vorangegangenen Versuchsjahr höhere Prolingehalte auf den Behandlungsflächen aufwiesen. Neben einer gesteigerten Trockenstreßtoleranz konnten SIVARAMAKRISHNAN *et al.* (1988) und FERREIRA *et al.* (1978) eine verbesserte und schnellere Streßerholung im Zusammenhang mit einer Prolinakkumulation in den Blättern zeigen. Bei den Ökotypen Conventwald und Zwiefalten, die im Jahr 1997 keine Prolinanreicherung in den Blättern aufwiesen, war eher eine Abnahme der Gesamtbiomasse auf den Behandlungsflächen zu messen.

4 UNTERSUCHUNGEN UNTER KONTROLLIERTEN BEDINGUNGEN

4.1 DESIGN DES GEWÄCHSHAUSVERSUCHS

4.1.1 Ziel des Gewächshausversuchs

Ziel des Gewächshausversuchs war es, den Effekt einer sommerlichen Trockenphase auf Buchen unter kontrollierten Bedingungen zu beschreiben. Als Einflußfaktoren auf die Meßparameter sollten ausschließlich die Herkunft des Buchensaatgutes und die Wasserversorgung in der experimentellen Phase wirken; andere Faktoren sollten so weit wie möglich ausgeschlossen werden. Daher war es notwendig, möglichst gleichmäßiges Pflanzenmaterial in den Versuch einzubringen und Störfaktoren durch Randomisierung zu eliminieren. Die Behandlung sollte sommerlichen Trockenstreß simulieren, der nach dem Abschluß der für Buchen typischen ersten Wachstumsphase einsetzt. Eine Streßantwort der Pflanze konnte daher nur durch physiologisch-metabolische Reaktionen erfolgen und Wachstumsveränderungen besonders im Sproß waren weitestgehend ausgeschlossen. Soweit es in einem Topfversuch durchführbar war, sollte der Streß gleichmäßig über einen für die Reaktion der Pflanze angemessenen Zeitraum appliziert werden. Dazu war es notwendig, die Wasserkapazität im Topfsubstrat zu überwachen und eine geringe Wasserverfügbarkeit zu gewährleisten. Weiterhin war es wichtig, die biometrischen Daten der Pflanzen, die bei der Ausprägung des Stresses einen Einfluß haben könnten (Biomassen, Blattfläche, Stammdurchmesser etc.), zu dokumentieren. Daher wurden die Pflanzen nach dem Auskeimen ca. drei Monate bei regelmäßiger Wasserversorgung, bei relativ hoher Lichtintensität und warmen Temperaturen kultiviert. Danach wurde drei Wochen kontrolliert der Trockenstreß appliziert, wobei die Wasserversorgung nicht unter ein bestimmtes Niveau fiel.

Als Indikator für die Stärke des perzipierten Stresses wurde sowohl im Sproß als auch in der Wurzel das "pre-dawn" Wasserpotential gemessen. Als Reaktion und mögliche Abwehr des Stresses wurden die Akkumulation von sogenannten „compatible solutes“ (besonders Prolin) und Streßsignalen (Abscisinsäure) herangezogen. Des weiteren

wurde die chemische Zusammensetzung der Grundorgane bestimmt, um den Einfluß von Trockenheit auf den Ernährungszustand zu beschreiben.

Erfahrungen aus dem vorausgegangenen Freilandversuch zur Trockenstreßtoleranz der Rotbuche (Conventwaldprojekt) und langjährige Erfahrungen des Lehrstuhls für Baumphysiologie mit der Buche als Versuchsobjekt flossen in die Anzucht, die Auswahl der Meßparameter, den Stichprobenumfang und das Versuchsdesign ein.

4.1.2 Herkunft des Saatgutes

Der ursprüngliche Plan, die Untersuchungen an Herkünften aus Baden-Württemberg durchzuführen, stieß auf das Problem, daß eine nennenswerte Buchenmast in Süddeutschland vier bis fünf Jahre zurücklag. Die Zahl der in der Staatsklinge Nagold/BW und staatlichen Samenklinge Laufen/Bayern vorhandenen Saatgutbestände aus autochthonen Buchenbeständen betrug insgesamt nur noch fünf. Das Saatgut stammte aus den Jahren 1994/95 und wurde in den Versuch aufgenommen. Anfragen in der Schweiz (Waldsamenklinge Rodels) führten ebenfalls zu keinem Erfolg. Im Gegensatz dazu war in Nord- und Nordostdeutschland 1998 eine Buchenmast und so wurden zusätzlich Bucheckern aus Niedersachsen (Forsts Saatgut-Beratungstelle Munster-Oerrel), Sachsen-Anhalt (Landesdarre Annaburg) und Mecklenburg-Vorpommern (Samendarre Jatznick) für den Versuch eingesetzt. In Tabelle 1 sind die im Projekt eingesetzten Herkünfte mit einer Zusammenstellung grundlegender klimatischer Daten aufgeführt.

Tabelle 4.7: Herkünfte des Buchensaatgutes und klimatische Daten des Erntegebiets.

Ernteforstamt	Herkunft	Ernte	Bundes -land	Niederschlag [mm / a]	Tempera- tur[°C]	Höhe n.N. [m]	Code
Tauberbischofsh.	81017	1998	BW	~ 650	8,5	400	tbb
Schwarzach	81009	1998	BW	800	8,5	~ 250	black
Bad Urach	81023	1994	BW	890	7,0	730-810	bad
St. Märgen	81022	1995	BW	~1400	~6,5	800-900	pete
Sonthofen	81026	1995	Bayern	1700	5,8	1050-1660	sont
Rothemühl	81002	1998	Meck.	574	8,0	50	red
Lüttenhagen	81002	1998	Meck.	599	7,5	110	small
Göhrde	81003	1998	Nds.	630	--	65	goer
Bovenden	81009	1998	Nds.	680	--	300-350	bov
Seesen	81009	1998	Nds.	1150	5,5	250-350	sees
Natl.Park Harz	81010	1998	Nds.	1400	4,5	600-650	harz
Klötze	81003	1998	Sa./An.	586	8,4	55	kloe
Blankenburg	81009	1998	Sa./An.	600	8,3	260	blank

4.2 MATERIAL UND METHODEN

4.2.1 Pflanzenanzucht

Die ausgesuchten Saatgut-Herkünfte wurden in drei Partien aufgeteilt, wobei auf eine Verteilung von trockenen und feuchten Herkünften innerhalb der Partien geachtet wurde, und im Abstand von einer Woche ausgesät (Juli 1999, 28. - 30. Kalenderwoche). Die Bucheckern wurden zunächst mit 0,1% Chinosol für eine Stunde oberflächensterilisiert und über Nacht in kontinuierlich belüftetem Wasser vorgequollen. Die Ankeimung erfolgte danach in permanent von unten befeuchteten Tonschalen bei 3-5°C im Dunkeln. Nach ca. 4 Wochen hatten die Keimlinge eine 5 - 10 mm lange Keimwurzel entwickelt und konnten in Topfkultur überführt werden (August 1999, 33. - 35. Kalenderwoche). Als Gefäße dienten 2L-Teku-Container mit einem Durchmesser von 17 cm, in

die jeweils ein Keimling gepflanzt wurde. Das Substrat wurde sorgfältig aus 5 Teilen Anzuchterde Floradur® (Floragard) plus 5 Teile Perligran® G (Deutsche Perlite GmbH) und 1 Teil Waldboden (Conventwald im südl. Schwarzwald, Braunerde oberster Horizont) gemischt. Pro Herkunft wurden 30 Pflanzen ausgebracht von denen nach Erscheinen des dritten Blattes 20 möglichst homogene Keimlinge als Versuchspflanzen ausgesucht wurden. Nach dem Austreiben wurden die Keimlinge zunächst noch für eine weitere Woche gegen Austrocknen mit einem Glasgefäß geschützt, das beim Erscheinen der Primärblätter entfernt wurde. Die weitere Anzucht erfolgte in zwei vergleichbaren Zellen eines klimatisierten Gewächshauses, in denen die Pflanzen der verschiedenen Herkünfte zufällig verteilt wurden. Außerdem wurden die Pflanzen täglich innerhalb der Zelle umgestellt und z.T. zwischen den beiden Zellen ausgetauscht, um Gradienten in den physikalischen Wachstumsbedingungen auszugleichen. Während der Anzucht wurden die Pflanzen zusätzlich in einem 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel künstlich mit einer Intensität von 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ belichtet (HQI 400W). Die Temperatur betrug 20°C und die Luftfeuchtigkeit 40 - 60%. Gegossen wurde jeden zweiten Tag mit Stadtwasser, wobei stehende Nässe vermieden wurde. Nach ca. einem Monat wurde im Abstand von zwei Wochen mit 0,3% Hakaphos® blau (Compo GmbH) gedüngt. Zur Vermeidung von Befall mit Pathogenen wurden monatlich als biologische Schädlingsbekämpfung sogenannte „Nützlinge“ der Firma W. Neudorff GmbH KG prophylaktisch ausgebracht: Schlupfwespen (gegen Weiße Fliegen), Raubmilben (gegen Spinnmilben) und Nematoden (gegen Trauermücken). Zusätzlich wurden zur Überprüfung des Befalls Gelbtafeln zwischen die Pflanzen gehängt.



Abbildung 4.16: Pflanzenanzucht im Gewächshaus unter kontrollierten Bedingungen.

4.2.2 Trockenstress-Periode

Nach 12 Wochen Anzucht in Erdkultur wurde jeweils um eine Woche versetzt, entsprechend der drei Partien der Aussaat, mit der Trockenperiode begonnen (November 1999, 45. – 47. KW). Jede Partie wurde noch einmal in drei Gruppen aufgeteilt und die Trockenstress-Periode um einen Tag versetzt begonnen, um bei den späteren Ernten die Erntezeit in einem vertretbaren zeitlichen Rahmen zu gewährleisten und Rücksicht auf mögliche diurnale Schwankungen der zu bestimmenden Inhaltsstoffe nehmen zu können. Die Population von 20 Pflanzen pro Herkunft wurde in zwei Hälften geteilt, wobei möglichst homogene Pärchen gebildet wurden, um Unterschiede im Wachstum zwischen Kontrolle und Behandlung zu vermeiden und die Auswertung nach „matched pairs“ zu ermöglichen. Die Kontrollpflanzen wurden wie bisher gegossen, die behandelten Pflanzen wurden zunächst nicht mehr gegossen. Nach 10 Tagen wurden die ungegossenen Töpfe täglich gewogen und soviel Wasser zugefügt, daß eine relative Wasserkapazität des Bodens von ca. 20% (W/W) aufrechterhalten wurde. Nach zwei Wochen mußte in der Regel jeden Tag ca. 40 – 50 ml Wasser pro Topf zugegeben werden. Die Daten der Wägung und der Wasserzugabe wurden zur Ermittlung des täglichen Wasserverbrauchs genutzt, die auf die Frischmasse und Blattfläche bezogen wurde (abzüglich eines Blindwertes). Zwei Tage vor dem Erntetermin wurde kein Wasser mehr zu den gestreßten Pflanzen gegeben.



Abbildung 4.17: Versuchspflanze (Herkunft ‚sont‘, Kontrolle) zum Erntezeitpunkt.

4.2.3 Pflanzenernte und vorausgehende Messungen

Jeweils einen Tag vor der Ernte des Pflanzenmaterials wurde mit einem Kompensations-Porometer (LI-1600 M, Licore Ltd.) die stomatäre Leitfähigkeit und die Transpirationsrate der Versuchspflanzen bestimmt. Gemessen wurden jeweils, so vorhanden, an den Folgeblättern 3 – 5 und der Mittelwert berechnet. Die Messung erfolgte direkt im Gewächshaus bei den herrschenden Bedingungen der Anzucht. Zusätzlich wurde kurz vor der Messung die Wasserkapazität des Bodens durch Wägung und der Durchmesser des Epicotyls bestimmt.

Zur Ernte des Pflanzenmaterials wurden die Pflanzen vor Einschalten der künstlichen Beleuchtung in eine abgedunkelte Klimakammer überführt und bis zur jeweiligen Ernte dort belassen. Die Pflanzen wurden dann in der Mitte des Epicotyls dekapitiert und in Sproß und Wurzel, nach leichtem Abschütteln des anhängenden Substrats, das „pre-

dawn“ Wasserpotential mit Hilfe einer Druckbombe nach Scholander *et al.* (1965) bestimmt. Die Blätter wurden von der Sproßachse getrennt und die gesamte Blattfläche mit Hilfe eines optischen Auswertesystems (ΔT AreaMeter, Delta-T Devices LTD) bestimmt. Die Sproßorgane wurden sorgfältig mit deionisiertem Wasser gewaschen, mit Filterpapier abgetupft und gewogen. Die Wurzeln wurden zunächst grob mit Leitungswasser ausgewaschen und danach in 100 mM Sorbitol von anheftenden Substratpartikeln befreit, um Auswaschung von löslichen Stoffen zu vermeiden, bevor sie ebenfalls trocken getupft und gewogen wurden. Das Pflanzenmaterial wurde getrennt nach Organen bei -80°C eingefroren, gefriergetrocknet und zur Bestimmung der Trockenmassen erneut gewogen. Für weitere Bestimmungen, Extraktionen und chemische Analysen wurden die lyophilisierten Gewebe gemahlen.

4.2.4 Wäßrige Extraktion

Zur Bestimmung von Kationen, Anionen und löslichen Kohlenhydraten in der Blatttrockenmasse wurde eine wäßrige Extraktion durchgeführt. Dazu wurden 30 – 40 mg des gemahlene Pulvers mit ca. 60 – 80 mg unlöslichem gereinigtem PVP versetzt, um phenolische Substanzen zu fällen. Das Gemisch wurde mit 2,5 ml H_2O eine Stunde bei $3-5^{\circ}\text{C}$ unter Schütteln extrahiert. Die Extrakte wurden danach 5 min zur Ausfällung von Proteinen gekocht und bei 4°C und 14000 rpm 10 min zentrifugiert. Die klaren Überstände wurden vor dem Einsatz in die verschiedenen Analysen bei -80°C eingefroren. Die Pellets wurden für einen Stärkeverdau zurück behalten.

4.2.5 Analyse von Kationen, Anionen und Zucker

Kationen (Na^+ , NH_4^+ , K^+ , Mg^{++} und Ca^{++}) wurden mit einem Ionenchromatographen DX 100 der Firma Dionex bestimmt. Die Trennung erfolgte über einen Kationenaustauscher in einer Fertigsäule Dionex IonPac CS12 / 10-32 mit 20 mM Methansulfonsäure als Laufmittel. Die Detektion geschah durch Messung der Leitfähigkeit. Zur Kalibrierung dienten Chloridsalze.

Anionen (Chlorid, Nitrat, Malat, Phosphat, Sulfat, Oxalat) wurden mit einem Ionenchromatographen DX 120 der Firma Dionex analysiert. Getrennt wurden die Anionen in

einer Austauschersäule IonPac AS 9-SC 4 mm (10-32) mit einem 2/0,75 mM Carbonat/Bicarbonat-Eluenten. Zur Quantifizierung wurden Kaliumsalze als Standards benutzt. Die Detektion erfolgte elektrochemisch mit Hilfe eines Leitfähigkeitsdetektors. Die Myo-Inositol, Glucose, Fruktose und Saccharose wurden mit Hilfe des HPLC-Systems Dionex DX 500 analysiert. Die Trennung der Zucker erfolgte in einer Dionex CarbonPac PA1 (4 x 250) Trennsäule mit 36 mM NaOH als Eluent und die Detektion mit Hilfe eines gepulsten elektrochemischen Detektors.

4.2.6 Analyse von Kohlenstoff und Stickstoff

Der Gehalt von Kohlenstoff und Stickstoff und die Isotopen-Signaturen dieser Elemente ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$) wurden direkt in der Blatttrockenmasse ohne weitere Extraktion mit einer Kombination aus Elementaranalysator (CE Instruments NC 2500) und IRMS (Thermo Quest, Finnigan, Delta Plus) bestimmt. Die Berechnung der Isotopensignatur erfolgte nach folgender Formel:

$$(\delta = (R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}} - 1) * 1000 [‰])$$

$$\delta^{13}\text{C}: R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C} ; \delta^{15}\text{N}: R = {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$$

Als Standard dienen für $\delta^{13}\text{C}$ PDB (Pee Dee Belemnite) und für $\delta^{15}\text{N}$ atmosphärischer Stickstoff N_2 (Picon *et al.*, 1997; Kao and Tsai, 1998; Duranceau *et al.*, 1999).

4.2.7 Extraktion und Analyse von Aminosäuren / Prolin

Siehe Abschnitt 3.2.5.2 „Extraktion von löslichen Aminoverbindungen aus Blättern, Rinde, Holz und Feinwurzeln“ und 3.2.6.1 „Analyse der freien Aminoverbindungen“.

4.2.8 Extraktion und Analyse von Abscisinsäure

Gefriergetrocknetes, gemahlene Blattmaterial wurde mit 80% Methanol extrahiert und mit Hilfe einer Sep Pak C₁₈-Kartusche gereinigt. Das Methanol wurde im Vakuum abgedampft und die wässrige Phase mit Ethylacetat bei pH 3.0 zweimal gefällt. Die vereinigten organischen Phasen wurde wiederum im Vakuum eingedampft. Die Residuen wurden in TBS-Puffer („Tris buffered saline“; 150 mol m⁻³ NaCl 1 mol m⁻³ MgCl₂ and

50 mol m⁻³ Tris; pH 7.8) aufgenommen und in einem immunologischen ABA-Test (ELISA) eingesetzt (Peuke *et al.*, 1994). Die Genauigkeit dieses Test wurde in früheren Untersuchungen mit *Ricinus* überprüft und die Wiederfindungsrate von radioaktiv markiertem ABA bei allen angegebenen Reinigungsschritten betrug mehr als 95%.

4.2.9 Statistik

Pro Herkunft und Behandlung wurden zehn Pflanzen angezogen, die, wenn nicht anders angegeben, bei allen Meßparametern als Stichprobenumfang zur Verfügung standen. Die statistischen Berechnungen wurden mit der Software SAS Version 6.12 und 8.0 durchgeführt. Zum Vergleich von Mittelwerten wurden zweifaktorielle Varianzanalysen (1. Faktor Herkunft, 2. Faktor Wasserversorgung und deren Wechselwirkung) mit der Prozedur GLM berechnet. Die Daten wurden einer Korrelationsanalyse unterzogen, um mögliche Zusammenhänge zwischen biometrischen Parametern und den Streßantworten einerseits, aber auch innerhalb der Meßparameter zu erkennen. Die Berechnungen wurden mit der Prozedur CORR unter Angabe des Pearsonschen Korrelationskoeffizienten (K_p) und p-Werts ($H_0 : K_p=0$) durchgeführt. Eine Korrelation zwischen Meßparametern wurde erst ab einem Wert von $K_p > 0,5$ als solche angesprochen. Korrelationsanalysen wurden für den gesamten Datensatz, oder unterteilt nach den beiden Stufen der Wasserversorgung oder u.U. auch nach den Herkünften zum Erkennen möglicher Zusammenhänge durchgeführt. Die Berechnung von Regressionsanalysen erfolgte mit der Prozedur REG, Unterscheidung signifikant verschiedener Anstiege durch Einflußvariable (homogeneity of slopes) wurde unter der Prozedur GLM ermittelt. Clusteranalysen mit einer vollständigen Verknüpfung der Daten (complete linkage) wurden mit der Prozedur CLUST ausgeführt. In Zeichnungen und Text sind Mittelwerte \pm Standardfehler angegeben.

4.3 ERGEBNISSE

4.3.1 Biometrische Daten

Die älteren Bucheckern aus den Erntejahren 1994/'95 wiesen eine deutlich geringere Keimfähigkeit auf als die Bucheckern aus dem Erntejahr 1998. Ebenso war die Vitalität der entstehenden Keimlinge vermindert. So überlebten von den ursprünglich angesetzten 30 Pflanzen der Herkunft "St. Märgen" (Code: pete) letztlich nur zwei, die dann mangels Stichprobenumfangs nicht in den Versuch eingingen. Ebenfalls war die Herkunft "Bad Urach" (bad) sehr problematisch in der Anzucht und blieb in der Biomasseproduktion deutlich zurück (s.u.). Auf der anderen Seite keimte aber auch das Saatgut der Herkunft "Blankenburg" (blank) aus dem Jahr 1998 so schlecht, daß diese Bucheckern von vornherein nicht ausgepflanzt wurden (das Saatgut 'kloe' ebenfalls aus der Forsts Saatgut-Beratungsstelle Annaburg war wiederum sehr wüchsig). Letztlich konnten nur elf Herkünfte ausgewertet werden.

Die statistische Analyse der Feldkapazität des Substrats zum Erntezeitpunkt ergab einen deutlichen Effekt der Wasserversorgung ($18,5\% \pm 0,3\%$ bei Trockenstreß) und keinen der Herkünfte (Tabelle 4.). Es kann also davon ausgegangen werden, daß alle Herkünfte in gleicher Weise mit Wasser versorgt bzw. gestreßt wurden.

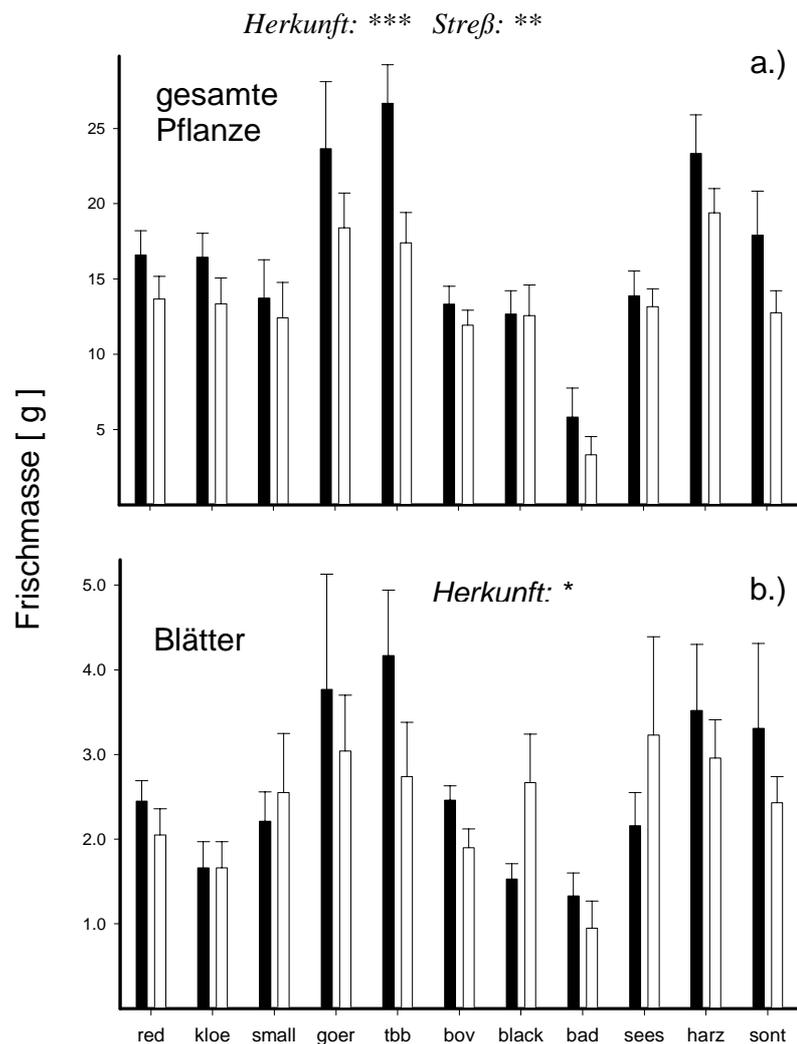


Abbildung 4.18: Frischmassen von 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) a.) gesamte Pflanze und b.) Blätter. Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzuchterde/ Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei zusätzlicher Belichtung mit 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (□) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (■) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte \pm Standardfehler. Signifikanzen der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

Die mittlere Frischmasse der gesamten Pflanze zum Erntezeitpunkt variierte zwischen den Herkünften von $4,6 \pm 4,1$ g (bad) bis $22,0 \pm 7,2$ g (tbb) bei einer mittlere Frischmasse aller Pflanzen von $15,5 \pm 7,9$ g (Abbildung 4.18a). Die Frischmassen der beiden extremen Herkünfte waren (,tbb‘ teilweise) signifikant unterschiedlich zu den anderen Herkünften (Tabelle 4.). Die Frischmasse der Kontrollpflanzen war insgesamt größer als die der gestreßten Pflanzen. Dieses Ergebnis war insgesamt signifikant, innerhalb der einzelnen Herkünften allerdings nur für 'tbb'. Der Einfluß der Wasserversorgung auf die Frischmasse der ganzen Pflanze resultierte vor allem aus der Wirkung auf die Frischmasse der Wurzel und im geringeren Umfang auch der Sproßachse (Tabelle 4., Seite 95).

Die mittleren Trockenmassen der gesamten Pflanzen schwankten wiederum sehr stark zwischen den einzelnen Herkünften: von $1,26 \pm 0,59$ g (bad) bis $7,77 \pm 0,49$ g (harz) und spiegeln die Ergebnisse der Frischmassen wider. Auch die Herkünfte ,tbb‘ ($7,38 \pm 0,49$ g) und ,goer‘ ($7,27 \pm 0,49$ g) hatten bis zur Ernte ebenfalls eine sehr große Trockenmasse erreicht und waren zusammen mit ,harz‘ deutlich größer als die anderen Herkünften. Besonders auf diesen extremen Gruppen beruht der statistisch signifikante Effekt der Herkunft (Tabelle 4., Seite 95). Die Wasserversorgung hatte dagegen keinen signifikanten Effekt auf die Trockenmassen. Die für die Trockenmasse der ganzen Pflanze beobachteten Effekte sind auch auf der Ebene der einzelnen Organe zu finden (Abbildung 4.19). Die Herkunft ,bad‘ hat wiederum die kleinsten Massen der Organe und ist deutlich verschieden von der Gruppe mit den höchsten Werten, i.e. ,goer‘, ,tbb‘ und ,harz‘. Bei den restlichen Herkünften sind die Massen der einzelnen Organe relativ homogen. Durch die Wasserversorgung wurde weder am vermeintlichen Ort der Streßperzeption, den Wurzeln, noch an den Blättern, dem Ort der stärksten Transpiration, ein Effekt auf die Trockenmasse verursacht.

Der relative Wassergehalt zeigte bei allen Organen signifikante Unterschiede in Herkunft und Wasserversorgung (Abbildung 4.20). Der Effekt der Herkunft beruht in der Regel auf dem höheren Wassergehalt der kleinwüchsigen Pflanzen der Herkunft ,bad‘. Durch den Trockenstreß wurde der Wassergehalt in Blättern und Sproßachsen auf durchschnittlich 97% der Kontrollen vermindert. Der stärkste Verminderung war mit 92% der Kontrolle im Durchschnitt bei den Wurzeln zu beobachten, der Effekt war bei allen Herkünften signifikant (Tabelle 4.).

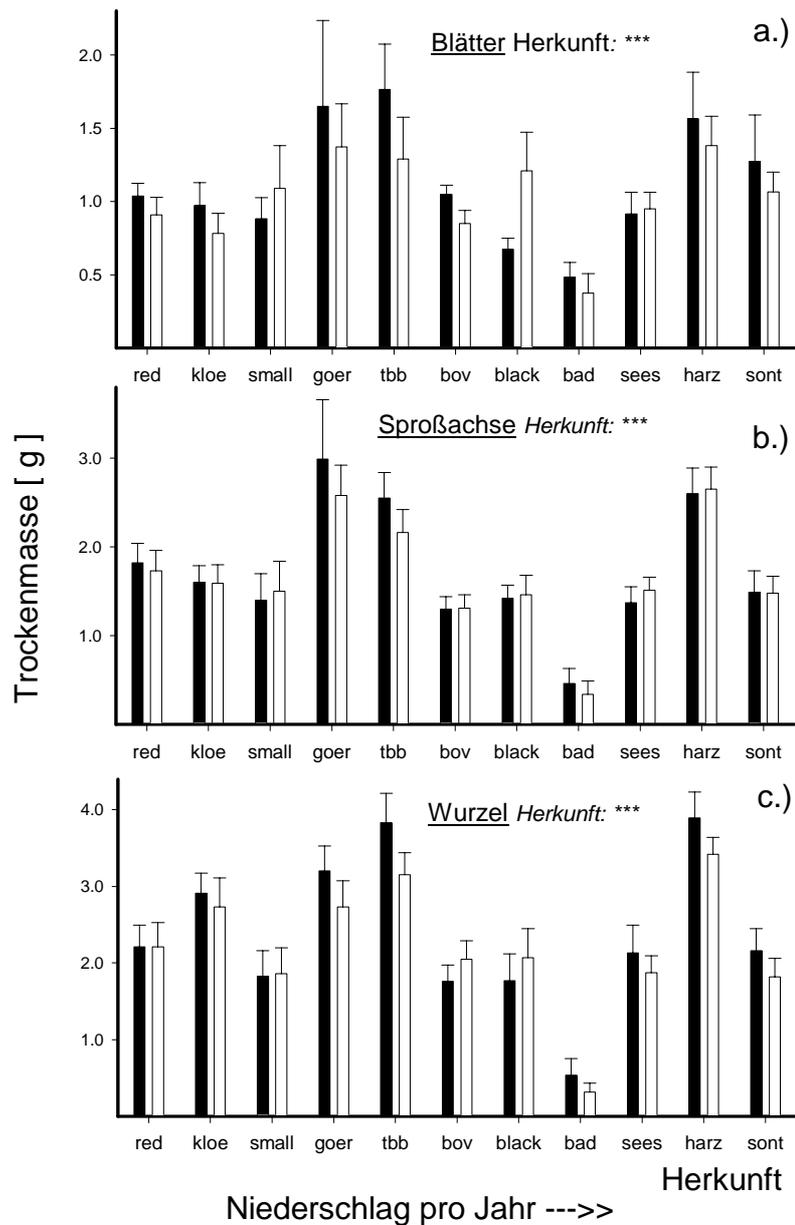


Abbildung 4.19: Trockenmassen von 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) a.) Blätter b) Sproßachse und c.) Wurzel. Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzuchterde/Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei einer Zusatzbelichtung von 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (□) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (■) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte \pm Standardfehler. Signifikanzen der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

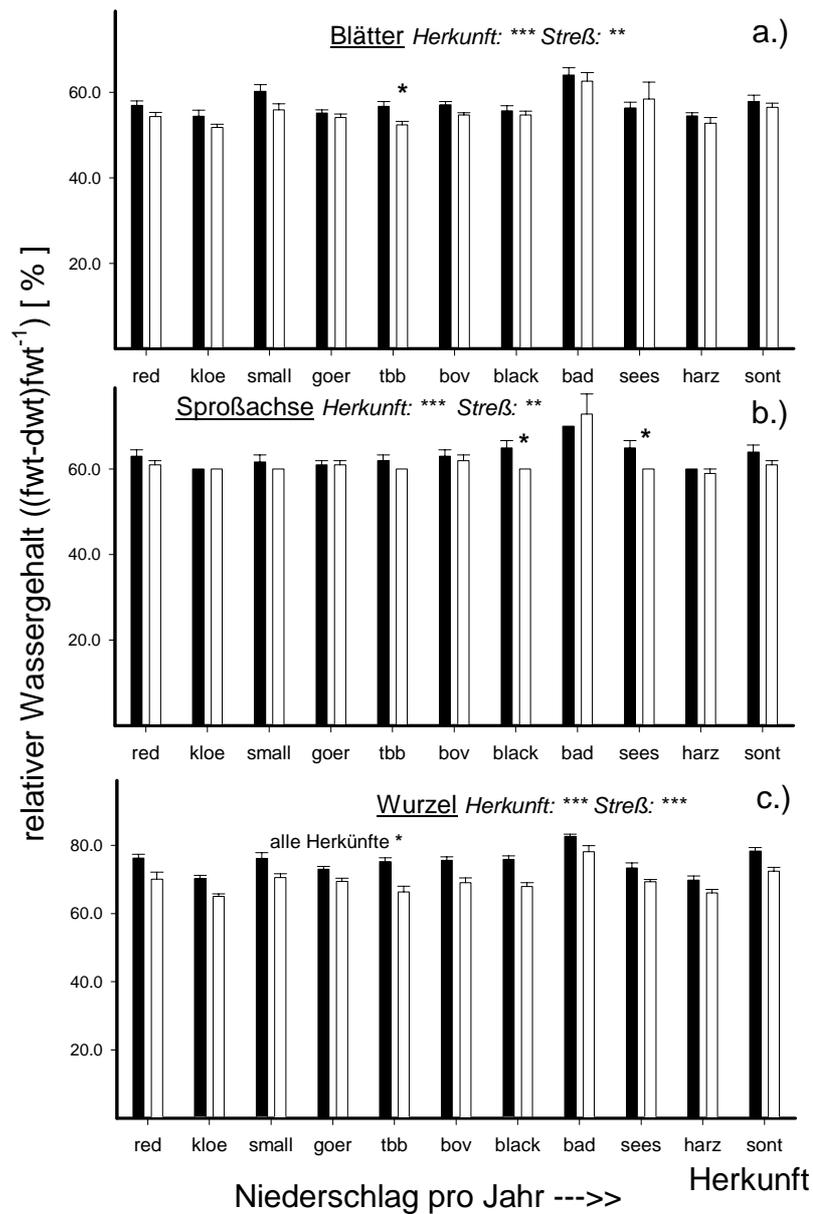


Abbildung 4.20: Relative Wassergehalte von 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) a.) Blätter b) Sproßachse und c.) Wurzel. Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzuchterde/Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei einer Zusatzbelichtung von 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (\square) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (\blacksquare) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte \pm Standardfehler. Signifikanzen der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

Die Blattfläche, als Hauptort des Wasserverlusts in der Pflanze, war ebenso nur von der Herkunft nicht aber von der Wasserversorgung beeinflusst (Tabelle 4.). Wiederum war die Herkunft 'bad' deutlich kleiner als anderen Herkünfte und signifikant verschieden von 'harz' und 'tbb'. Als ein "Speicher" für Wasser kann der Stamm/Sproßachse angesehen werden, dessen Durchmesser im Bereich des Epicotyls untersucht wurde. Der Epicotyl Durchmesser war jedoch nicht durch die Wasserversorgung, sondern nur durch die Herkunft beeinflusst. Neben den geringen Werten von 'bad' unterschieden sich auch die besonders großen Werte von 'goer' und 'harz' teilweise signifikant von anderen (Tabelle 4.).

4.3.2 "pre-dawn" Wasserpotential in Sproß und Wurzel und Transpiration

Das Wasserpotential im Sproß betrug in den Kontrollpflanzen zwischen $-0,20 \pm 0,03$ (black) und $-0,28 \pm 0,03$ (tbb) und in den gestreßten Pflanzen zwischen $-0,26 \pm 0,14$ (bad) und $-0,73 \pm 0,11$ MPa (sont) (Abbildung 4.21a). Die geringsten gemessenen Werte betrugen $-2,61$ MPa bzw. $-0,45$ MPa (trocken bzw. Kontrolle) und die höchsten $-0,08 / 0,05$ MPa. Bei den geringsten Werten unter Streß waren Schäden in Form von Nekrosen an den jüngsten Blättern zu beobachten. Generell war die Variabilität der Werte relativ hoch. Es wurden nur eine allgemeine Verminderung des Wasserpotentials durch die Wasserversorgung beobachtet, jedoch kein signifikanter Effekt durch die Herkunft. Der Unterschied zwischen den Kontrollen und den Pflanzen unter Trockenstreß war bei allen Herkünften signifikant bis auf 'bad', 'bov' und 'kloe'.

In der Wurzel wurde das Wasserpotential sowohl von der Wasserversorgung wie auch von der Herkunft signifikant beeinflusst (Tabelle 4.). Der Effekt des Stresses war bei allen Herkünften signifikant. Die Werte in den Kontrollpflanzen lagen zwischen $-0,07 \pm 0,02$ (small) und $-0,12 \pm 0,02$ MPa (sont), die der gestreßten Pflanzen zwischen $-0,40 \pm 0,09$ (black und bov) und $-0,74 \pm 0,09$ MPa (sont) (Abbildung 4.21b).

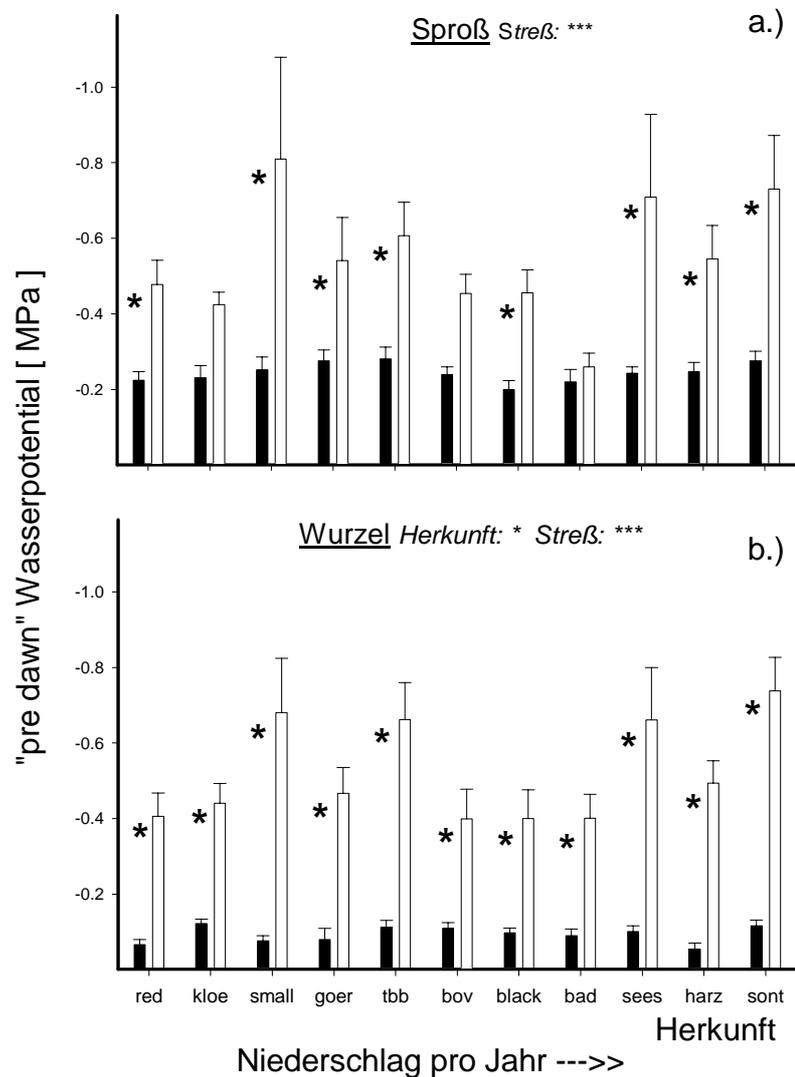


Abbildung 4.21: „pre-dawn“ Wasserpotential in 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) a.) Sproß und b.) Wurzel. Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzuchterde/Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei einer Zusatzbelichtung von 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (\square) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (\blacksquare) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte \pm Standardfehler. Signifikanzen der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

Für die Transpirationsraten bzw. stomatäre Leitfähigkeiten waren Unterschiede zwischen den Herkünften wie auch die Verminderung durch Trockenstreß signifikant (Tabelle 4.). Beim Vergleich innerhalb der einzelnen Herkünften war der Effekt der Trockenheit in der Regel signifikant bis auf eine Gruppe von Herkünften (,bov‘, ,kloe‘, ,tbb‘), deren Werte bei der Kontrolle schon relativ gering war und durch den Streß nur gering vermindert wurden (Abbildung 4.22). Bei den anderen Herkünften (besonders ,bad‘, ,red‘, ,sees‘, ,sont‘) waren die Werte sowohl bei Kontrolle als auch bei Streß wesentlich höher.

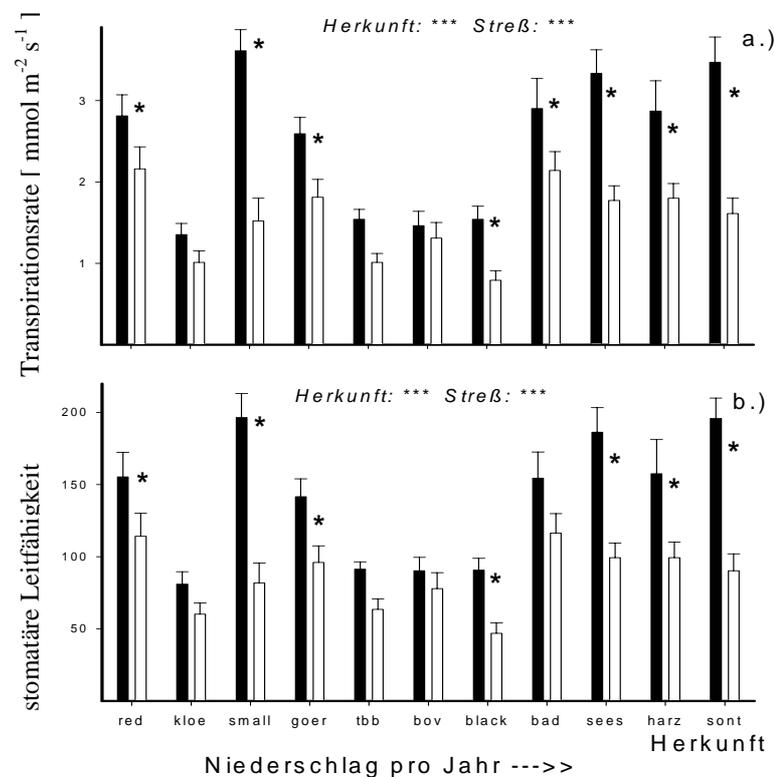


Abbildung 4.22: Transpirationsraten a.) und stomatäre Leitfähigkeit von 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) a.) Sproß und b.) Wurzel. Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzucht-erde/Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei einer Zusatzbelichtung von 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (\square) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (\blacksquare) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte \pm Standardfehler. Signifikanzen der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

4.3.3 Konzentrationen von Kationen in der Trockenmasse der Blätter

In der Trockenmasse von Buchenblätter konnten mittels Ionenchromatographie in wäßrigen Extrakten Natrium, Kalium, Magnesium und Calcium bestimmt werden. Ammonium wurde mit dieser Methode nur vereinzelt in Spuren gefunden und nicht weiter ausgewertet. Im Mittel aller Proben war Kalium ($182,7 \pm 4,2 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt) am höchsten konzentriert, gefolgt von Magnesium ($91,3 \pm 2,3 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt) und Calcium ($67,1 \pm 2,3 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt) (Abbildung 4.23). Für Natrium wurden mit $40,6 \pm 1,2 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt die geringsten Konzentrationen gefunden. Für alle Kationen wurde ein signifikanter Effekt der Herkunft festgestellt. Bei einer Gruppe von Herkünften (,kloe‘, ,tbb‘, ,bov‘ und ,black‘) wurden für alle bestimmten Kationen geringe Konzentrationen gemessen und bei den anderen Herkünften mehr oder minder höhere, besonders aber bei den Herkünften ,bad‘, ,small‘ und ,sont‘. Teilweise war ein Unterschied von Faktor zwei bei gleichem Standardfehler festzustellen. Die Wasserversorgung hatte keinen signifikanten Einfluß auf die Konzentrationen der Kationen in der Trockenmasse von Buchenblättern (Tabelle 4.).

4.3.4 Konzentrationen von Anionen und organischen Säuren in der Trockenmasse der Blätter

Das dominierende Anion in wäßrigen Extrakten der Trockenmasse von Buchenblätter war Chlorid mit einer durchschnittlichen Konzentrationen von $146,2 \pm 4,4 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt aller Proben (Abbildung 4.24). In der Reihenfolge der Konzentrationen folgten danach Malat mit durchschnittlich $27,8 \pm 1,4 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt und Phosphat $23,5 \pm 0,9 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt. Außerdem konnten Sulfat ($10,9 \pm 0,4 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt) und Oxalat ($8,3 \pm 0,3 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt) bestimmt werden. Nitrat wurde nur in einzelnen Proben in Spuren gefunden und nicht weiter ausgewertet. Die Herkunft hatte einen signifikanten Effekt auf die Konzentrationen der Anionen und organischen Säuren in den Blättern (Tabelle 4.). Allerdings ließen sich keine eindeutigen Muster wie bei den Konzentrationen der Kationen (s.o.) identifizieren. Die Wasserversorgung hatte als Haupteffekt einen signifikanten Einfluß auf die Konzentrationen von Chlorid und Phosphat.

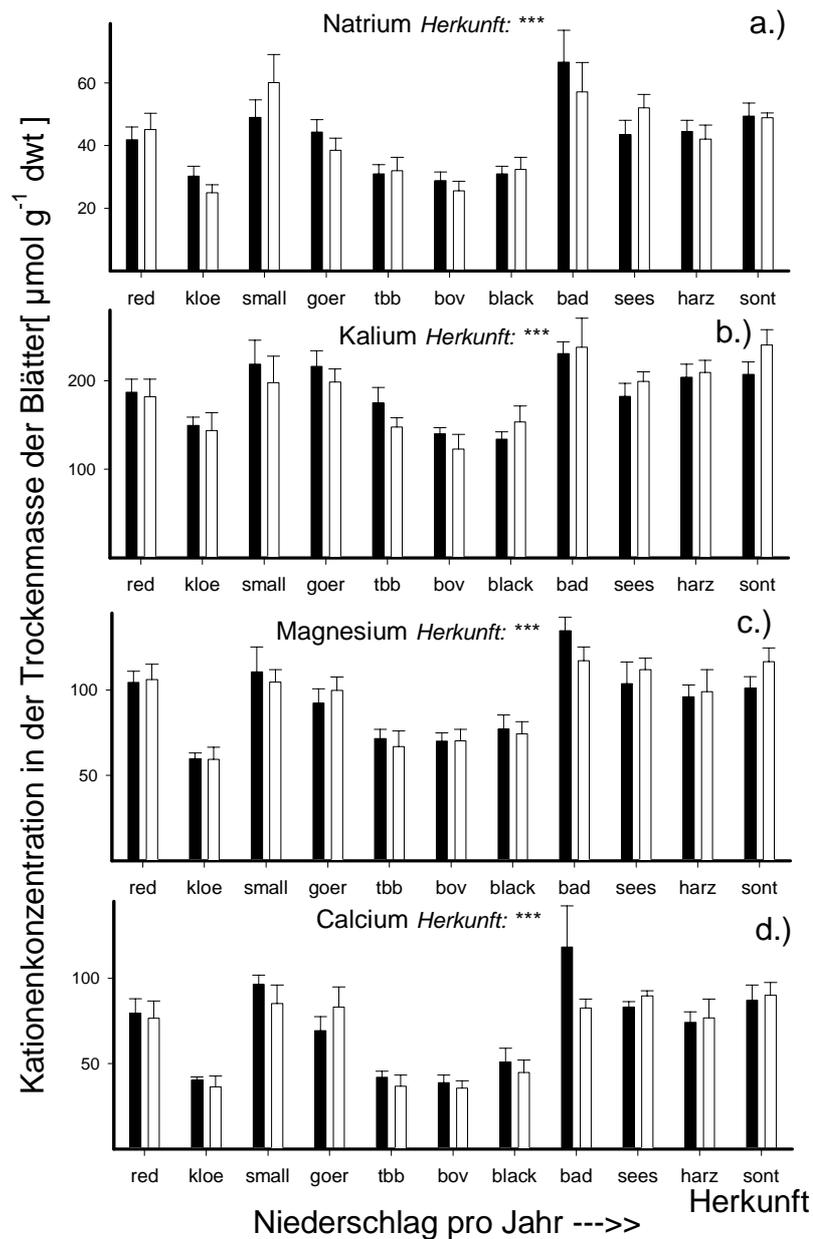


Abbildung 4.23: Konzentration von Kationen in der Blattockentrockenmasse von 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) a.) Natrium, b.) Kalium, c.) Magnesium und d.) Calcium. Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzuchterde/Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei einer Zusatzbelichtung von 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (□) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (■) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte \pm Standardfehler. Signifikanzen der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

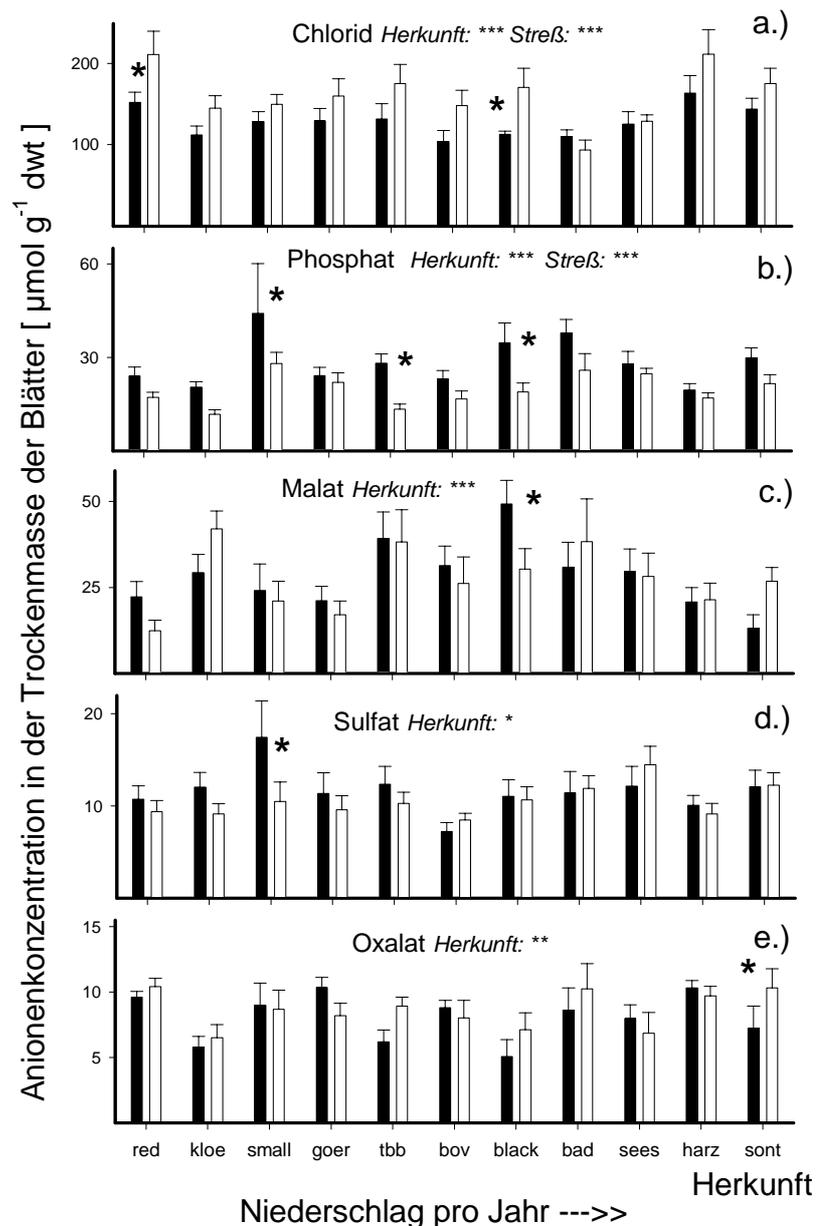


Abbildung 4.24: Konzentration von Anionen in der Blatttrockenmasse von 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) a.) Chlorid, b.) Phosphat, c.) Malat, Sulfat und d.) Oxalat. Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzuchterde/Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei einer Zusatzbelichtung von 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (\square) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (\blacksquare) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte \pm Standardfehler. Signifikanzen der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

Durch den Trockenstreß wurde die Chloridkonzentration in den Blättern auf durchschnittlich 125% der Kontrolle erhöht. Dieser Effekt war bei den Herkünften ‚red‘ und ‚black‘ signifikant. Im Gegensatz dazu war die Konzentration von Phosphat in den Blättern trocken-gestreßter Buchen im Mittel auf 69% der Kontrolle vermindert. Diese Beobachtung war bei den Herkünften ‚black‘, ‚small‘ und ‚tbb‘ signifikant.

4.3.5 Konzentrationen von Zuckern in der Trockenmasse der Blätter

In wäßrigen Extrakten aus Buchenblättern konnten Saccharose ($110,5 \pm 3,2 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt), Glucose ($97,4 \pm 5,4 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt), myo-Inositol ($71,3 \pm 1,4 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt) und Fruktose ($35,4 \pm 2,2 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt, jeweils Mittelwerte aller gemessenen Proben) bestimmt werden (Abbildung 4.25). Bei allen gemessenen Zuckern gab es einen signifikanten Effekt der Herkunft (Tabelle 4.). Meist hatten die gleichen Herkünfte hohe bzw. niedrige Konzentrationen von Glucose und Fruktose und den entgegengesetzten Effekt für Saccharose. D.h. Herkünfte mit hohen Konzentrationen an Hexosen hatten niedrige Konzentration von Saccharose. Die größten Unterschiede zwischen den Herkünften wurden mit einem Faktor von ca. fünf für Glucose gefunden (‚tbb‘: $38,9 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt zu ‚goer‘, ‚harz‘ oder ‚red‘: $194,1 - 195,5 \mu\text{Mol g}^{-1}$ dwt). Die Wasserversorgung hatte einen signifikanten Effekt auf die Konzentration von Saccharose. Bei Trockenstreß war die Konzentration im Durchschnitt auf 118% der Kontrolle erhöht.

4.3.6 Kohlenstoff, Stickstoff und Isotopen-Signaturen in der Trockenmasse der Blätter

Die Gehalte von Kohlenstoff in der Blatttrockenmasse betrug zwischen $39,5 \pm 0,4 \text{ mMol g}^{-1}$ dwt (‚sont‘) und $43,4 \pm 0,4 \text{ mMol g}^{-1}$ dwt (‚kloe‘) (Abbildung 4.26). Die Herkunft hatte einen signifikanten Einfluß, wobei Herkünfte mit hohen Kohlenstoffkonzentrationen ($>43 \text{ mMol g}^{-1}$ dwt) teilweise signifikant verschieden von denen mit geringen Gehalten ($< 40 \text{ mMol g}^{-1}$ dwt) waren.

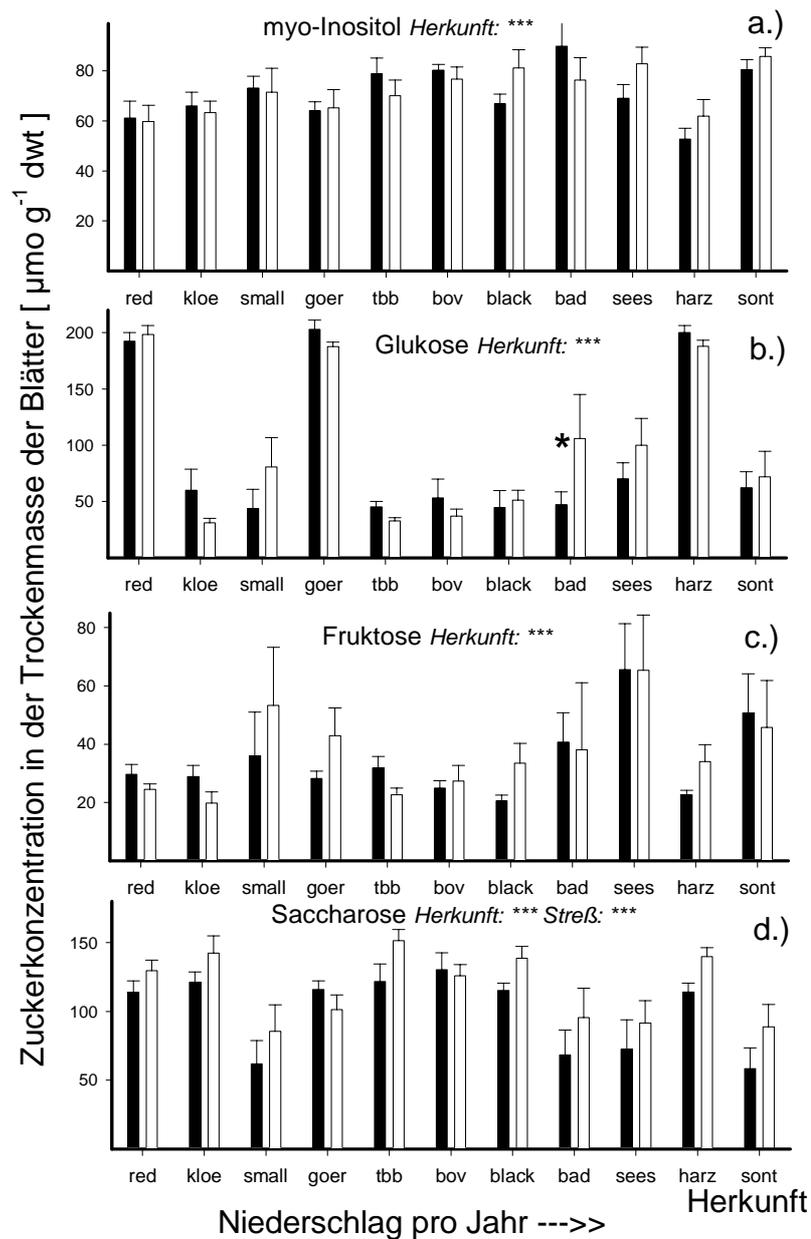


Abbildung 4.25: Konzentration von Zuckern in der Blatttrockenmasse von 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.). a.) Myo-Inositol, b.) Glucose, c.) Fructose, und d.) Saccharose. Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzuchterde/Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei einer Zusatzbelichtung von 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (\square) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (\blacksquare) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte \pm Standardfehler. Signifikanzen der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

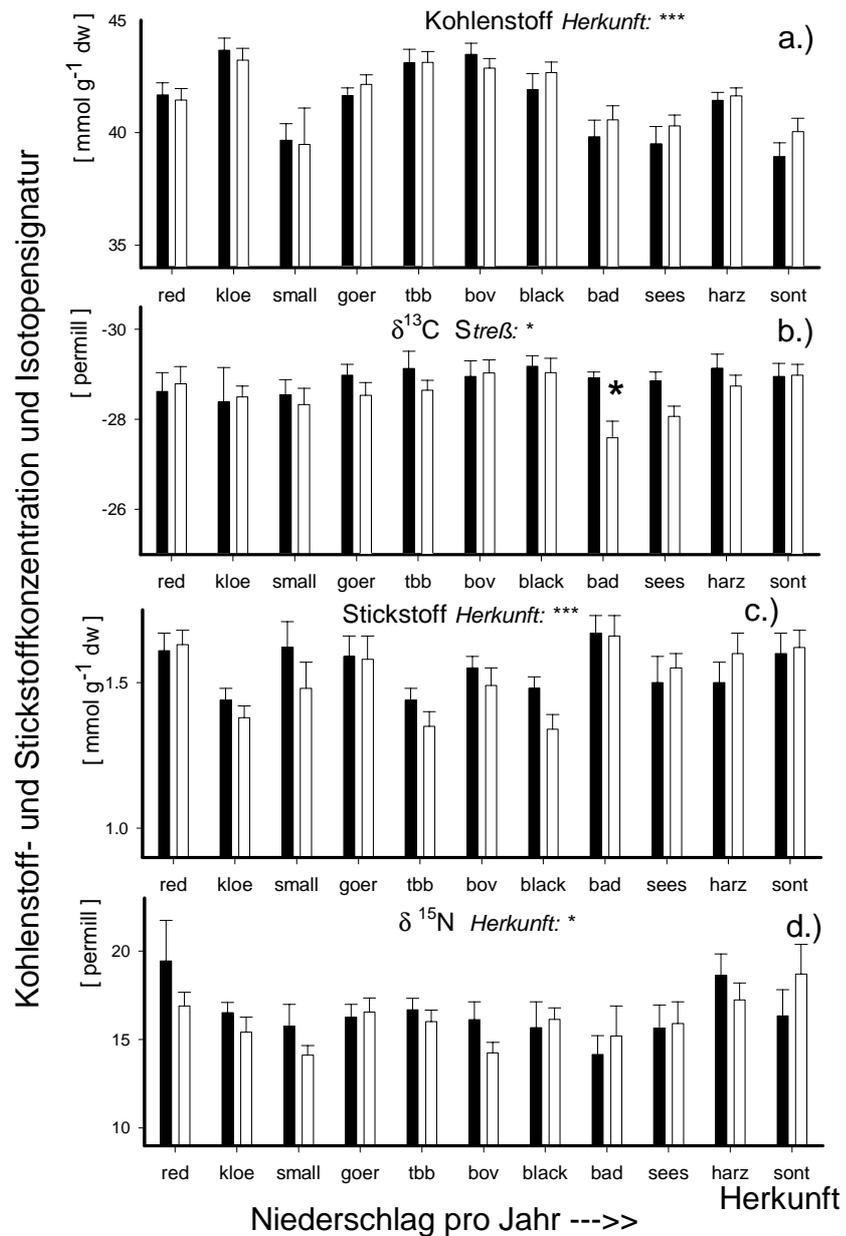


Abbildung 4.26: Konzentration von Kohlenstoff, Stickstoff und deren schweren Isotopen in der Blattockentmasse von 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.). a.) Kohlenstoff, b.) $\delta^{13}\text{C}$, c.) Stickstoff, und d.) $\delta^{15}\text{N}$. Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzucht-erde/Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei einer Zusatzbelichtung von 200 - 220 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (\square) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (\blacksquare) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte \pm Standardfehler. Signifikanzen der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

Die Wasserversorgung hatte keinen Effekt auf diesen Meßparameter. Bei der $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur waren keine Herkunfts-spezifischen Unterschiede festzustellen, nur die Wasserversorgung hatte einen Einfluß. Bei Trockenstreß war die $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur um 1% von $-28,9$ auf $-28,6$ ‰ vermindert, allerdings war dieser Effekt nur bei der Herkunft ‚bad‘ signifikant.

Für den Stickstoff wurde ein signifikanter Effekt der Herkunft festgestellt (Tabelle 4.), wobei eine zum Kohlenstoff entgegengesetzte Verteilung zwischen den Herkünften zu beobachten war. Die Herkünfte mit hohen C-Konzentrationen hatten geringere N-Konzentrationen, z.B. ‚kloe‘ (Abbildung 4.26). Die Konzentrationen von Stickstoff betragen zwischen ca. $1,4 \text{ mMol g}^{-1} \text{ dwt}$ (‚black‘, ‚kloe‘, ‚tbb‘) und $1,7 \text{ mMol g}^{-1} \text{ dwt}$ (‚bad‘). Die Wasserversorgung hatte sowohl auf die Konzentration von Stickstoff wie auch auf die Isotopensignatur keinen signifikanten Effekt.

4.3.7 Abscisinsäure und Prolin

Die untersuchten Herkünfte unterschieden sich stark bezüglich der Konzentration von Abscisinsäure (ABA) der Kontrollen und in der Reaktion dieses Parameters auf Trockenstreß (Abbildung 4.27a). Eine Gruppe von Herkünften (‚kloe‘, ‚tbb‘, ‚bov‘ und ‚black‘) hatte niedrige Konzentrationen von ABA (ca. $200 \text{ pmol g}^{-1} \text{ dwt}$), die durch Trockenstreß kaum beeinflußt wurden. Die restlichen Herkünfte hatten unter Kontrollbedingungen signifikant höhere ABA-Konzentrationen, die durch den Trockenstreß bis auf $2190 \text{ pmol g}^{-1} \text{ dwt}$ (‚sees‘) erhöht wurden. Für den gesamten Datensatz ergab sich ein signifikanter Effekt des Trockenstreß und eine Erhöhung der ABA-Konzentration auf durchschnittlich 171% der Kontrolle (Tabelle 4.). Der Effekt war bei den Herkünften ‚goer‘, ‚sees‘, ‚harz‘ und ‚sont‘ signifikant.

Die Konzentration von Prolin in Buchenblättern waren unter Kontrollbedingungen bei den verschiedenen Herkunft relativ ähnlich und betragen im Durchschnitt $1,02 \pm 0,09 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ dwt}$ (Abbildung 4.27b). Bei den Herkünften ‚small‘, ‚bad‘ und ‚sees‘ wurde die Konzentration von Prolin bis zu maximal 245% durch den Trockenstreß signifikant erhöht (max. ‚bad‘: $2,52 \pm 0,46 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ dwt}$). Insgesamt konnte für die Prolinkonzentration ein signifikanter Effekt der Herkunft und der Wasserversorgung festgestellt werden, mit einer Erhöhung der Prolinkonzentration durch Trockenstreß auf durchschnitt-

lich 130% der Kontrolle (Tabelle 4.). Allerdings wurde bei der Herkunft ‚black‘ die Konzentration von Prolin durch Trockenstreß signifikant vermindert.

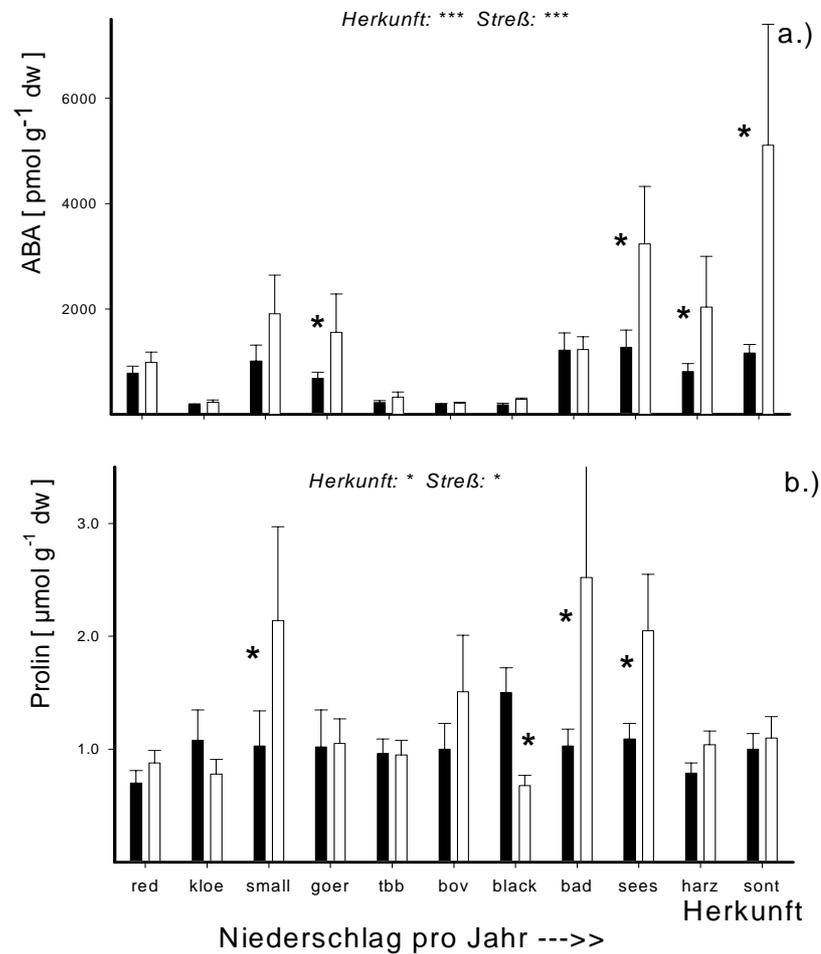


Abbildung 4.27: Konzentration von ABA a.) und Prolin b.) in der Blatttrockenmasse von 4,5 Monate alten Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.). Die Pflanzen wurden nach einer ca. einmonatigen Ankeimungsphase in 2L-Töpfen mit einem Anzucht-erde/Perlite/Waldenboden-Gemisch in einem Gewächshaus bei 24°C, 40-60% RH und 16:8 Licht-Dunkel-Wechsel bei einer Zusatzbelichtung von 200 - 220 µE m⁻² s⁻¹ kultiviert. Bei der Trockenstreß-Behandlung (□) wurden die Pflanzen drei Wochen vor der Ernte nicht mehr gegossen bzw. bei ca. 20% Wasserkapazität des Substrats gehalten. Die Kontrollen (■) wurden durchgehend gegossen. Angegeben sind Mittelwerte ± Standardfehler. Signifikanz der Haupteffekte Herkunft und Streß sowie Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4. Seite 95 und Tabelle 4.7 Seite 72.

Tabelle 4.8: Zusammenfassung der zweifaktoriellen Varianzanalyse der Meßparameter: 1.) Faktor Herkunft, 2.) Faktor Streß (Wasserversorgung), deren Wechselwirkung (Herkunft*Streß), Unterschiede bei Herkünften zwischen Kontrolle und Streß und Unterschiede zwischen Herkünften bei Kontrolle oder Streß. Abk.: --: nicht signifikant; * : p<0,05; ** : p<0,01; *** : p<0,001; dwlf: Trockenmasse der Blätter.

biometrische und Erntedaten

<u>Meßparameter</u>	<u>Herkunft</u>	<u>Streß</u>	<u>Herkunft*</u> <u>Streß</u>	<u>Unterschiede bei</u> <u>Streß - Kontrolle</u>	<u>Herkunft-Dif</u>	
					<u>Kon.</u>	<u>Streß</u>
Blatttrockenmasse	***	--	--	--	***	--
Achse-TM	***	--	--	--	***	***
Wurzel-TM	***	--	--	--	***	***
Blatt rel. Wassergeh.	***	** 97%	--	tbb	***	***
Achse rel. Wassergeh.	***	** 97%	--	black, sees	***	***
Wurzel rel. Wassergeh.	***	*** 92%	--	alle	***	***
Blattfläche	**	--	--	--	*	--
Epicotyl-Durchmesser	***	--	--	--	***	***
Feldkapazität	--	*** 18%	--	alle	n.m.	n.m.
Wurzel-Wasserpot.	*	*** 555%	*	alle	--	***
Wasserpotential im Sproß	--	*** 224%	--	alle außer: bad, boy, kloe,	--	***
Transpirationsrate	***	*** 62%	**	alle außer: bov, kloe, tbb	***	***
Sproß/Wurzel – Ratio	**	* 115%	--	sees	*	*

Konzentrationen von Kationen in den Blättern

Na ⁺ / dwlf	***	--	--	--	***	***
K ⁺ / dwlf	***	--	--	--	***	***
Mg ⁺⁺ / dwlf	***	--	--	--	***	***
Ca ⁺⁺ / dwlf	***	--	--	bad	***	***

Konzentrationen von Anionen in den Blättern

Cl ⁻ / dwlf	***	*** 125%	--	black, red	--	*
PO ₄ / dwlf	***	*** 69%	--	black, small, tbb	*	***
Malat / dwlf	***	--	--	black	**	*
SO ₄ / dwlf	*	--	--	small	--	--
Oxalat / dwlf	**	--	--	sonst	***	--

Konzentrationen von Zuckern in den Blättern

Myo-Inositol / dwlf	***	--	--	--	***	***
Glucose / dwlf	**	--	--	bad	***	***
Fruktose / dwlf	***	--	--	--	*	*
Saccharose / dwlf	***	*** 118%	--	--	***	***

Konzentrationen von C/N & Stress-Solutes in den Blättern

C / dwlf	***	--	--	--	***	***
delta-C	--	* 99%	--	bad	--	--
N / dwlf	***	--	--	--	--	***
delta-N	*	--	--	--	--	--
ABA / dwlf	***	*** 171%	--	goer, harz, sees, sonst	***	***
Prolin / dwlf	*	* 130%	*	bad,black,sees,small	--	***

4.4 DISKUSSION

4.4.1 Biometrische Daten

Im vorliegenden Topfexperiment wurde unter kontrollierten Bedingungen ein für alle eingesetzten Herkünfte einheitlicher Trockenstreß induziert. Zum Erntetermin betrug die Feldkapazität des Substrats der Trockenstreßvariante $18,5 \pm 0,3\%$ der Kontrollen. Die Pflanzen konnten zu dem gewählten Zeitpunkt der Entwicklung nur mit metabolisch physiologischen Reaktionen antworten, da das Wachstum bereits weitgehend abgeschlossen war. Erwartungsgemäß wurde deshalb kein Effekt der Wasserversorgung auf die Trockenmassen gefunden (siehe Tabelle 4.). Trotz gleicher Umweltbedingungen im Gewächshaus und Randomisierung war das Wachstum der Herkünfte zum Teil sehr unterschiedlich. Die Herkünfte ‚goer‘, ‚tbb‘ und ‚harz‘ waren besonders groß, während ‚bad‘ sehr kleinwüchsig war. Die restlichen sieben Herkünfte wiesen bis zum Erntezeit-

punkt eine einheitliche Biomasseproduktion auf. Die untersuchten biometrischen Daten korrelierten vor allem untereinander. Das heißt z.B. die Trockenmassen der Blätter korrelierten mit den Trockenmassen von Sproßachse und Wurzel, aber auch mit Blattfläche und Epicotyl Durchmesser. Dies bedeutet, daß koordiniert gewachsenes Pflanzenmaterial vorlag, das auch nicht durch die Behandlungen in unterschiedlicher Weise beeinflusst wurde. Es gab keine Effekt des Trockenstreß, auch nicht tendenziell, auf die Trockenmassen der Organe. Während der Wassergehalt der Blätter und Sproßachsen etwa gleich stark durch den Trockenstreß beeinflusst waren (durchschnittlich 97% der Kontrolle), wurde der Wassergehalt der Wurzeln besonders stark vermindert (durchschnittlich 92% der Kontrolle). Der durch den Trockenstreß reduzierte Wassergehalt der Wurzeln führte zu einer Verminderung der Frischmasse gegenüber den Kontrollen.

4.4.2 Wasserpotential und Transpiration

Der Trockenstreß hatte einen starken signifikanten Einfluß auf das Wasserpotential in Sproß und Wurzel. Die Reaktion war allerdings geringer als aus den Freilandexperimenten erwartet (siehe „3.3.3.1 „Pre-dawn“ Wasserpotential des Sprosses“ und 3.4.1 „Beurteilung der Intensität des Trockenstresses mit Hilfe pflanzenphysiologischer Streßparameter“ im Freilandversuch). Dabei war das Wasserpotential in der Wurzel stärker betroffen als im Sproß. In Wurzeln muß ein schnelle und effiziente osmotische Regulierung stattfinden, um eine Wasseraufnahme und weiterhin Wachstum zu gewährleisten (Hsiao and Xu, 2000). In Topfexperimenten mit Mais und Saubohne resultierte der Effekt der Trockenheit auf die Transpiration aus dem Wassergehalt des Bodens und nicht aus der Topfgröße, auch wenn das Wachstum durch die Topfgröße limitiert sein kann (Ray and Sinclair, 1998). Dabei ist zu berücksichtigen, daß einmal die Wassermenge, die einer Pflanze täglich pro Topf zur Verfügung steht, mit der Topfgröße sinkt und regelmäßiges Nachgießen (wie im vorliegendem Versuch geschehen) andere Effekte hervorruft wie ein kontinuierlich austrocknender großer Topf. Bei der Betrachtung der Verteilung von minimalen und maximalen Werten lassen sich Muster erkennen, die zu den Niederschlagsmengen aus den Herkunftsgebieten passen. Die geringsten Wasserpotentiale bei Trockenstreß wurden bei Herkünften aus hohen Niederschlagsgebieten (z.B. 'sont' und 'sees') und die höchsten aus trockenen Regionen

(z.B. 'bov' und 'kloe') gefunden. Bei Herkünften mit geringen Niederschlägen, 'bov' und 'kloe', war der Unterschied im Wasserpotential des Sprosses zwischen Kontrolle und Streß nicht signifikant. Der Trockenstreß war vermutlich höher bei Herkünften aus üppig mit Niederschlag versorgten Regionen.

Das Wasserpotential sowohl im Sproß als auch in der Wurzel korreliert schwach (Pearsonschen Korrelationskoeffizienten $K_p = 0,50$ bzw. $0,73$), aber signifikant ($p < 0,0001$) mit der Feldkapazität des Substrats im gesamten Datensatz. Erwartungsgemäß bestand ein enger Zusammenhang zwischen den Wasserpotentialen in Wurzel und Sproß ($K_p = 0,83$; $p < 0,0001$). Die Feldkapazität des Substrats war mit Korrelationskoeffizienten zwischen $0,7$ und $0,9$ signifikant korreliert mit dem Wasserpotential der Wurzel bei den "trockenen" Herkünften 'bov', 'goer', 'kloe', 'small' und 'tbb'.

Angestoßen durch die Ergebnisse der Korrelationsanalyse sollte in einer Regressionsanalyse mögliche Unterschiede in der Streßantwort der verschiedenen Herkünfte (Zielvariable: Wasserpotential) auf Verminderung der Wasserversorgung (Einflußvariable: Feldkapazität des Substrats hier in relativen Einheiten und nicht in %) untersucht werden. Einerseits wurden zwar bei dem Vergleich der Mittelwerte (ANOVA) keine Unterschiede der Feldkapazitäten bei den Herkünften gefunden, andererseits verursachen geringe Verminderungen der Feldkapazität im niedrigen Bereich ($<30\%$ / $0,3$) eine starke Herabsetzung des Wasserpotentials in den Pflanzen (eigene Vorversuche und siehe Ray und Sinclair, 1998). Da bei der Korrelationsanalyse die Werte des Wasserpotentials sowohl im Sproß wie auch in der Wurzel schwach mit einigen biometrischen Meßparametern (Frisch- und Trockenmassen) und der Transpirationsrate mit einem K_p knapp unter $0,5$ korrelierten, wurden diese teilweise in die Modelle einer Regressionsanalyse einbezogen. Der Einfluß der Feldkapazität des Substrats auf die Wasserpotentiale ist nicht linear über den gesamten erfaßten Bereich, sondern besteht aus zwei oder drei linearen Bereichen, die annäherungsweise mit dem Logarithmus der Feldkapazität beschrieben werden konnten (siehe auch Topfexperimente von Ray and Sinclair, 1998). Daher ergaben sich für den Logarithmus der Feldkapazität bessere Gütekriterien der Regression als die einfache lineare Verknüpfung. Bei der Regressionsanalyse wurde ausgegangen von einem vollständigen Model (Einflußvariablen: Logarithmus der Feldkapazität, Trockenmassen von Wurzel, Sproß und Sproßachse, Transpirationsrate) und durch „Rückwärts-Selektion“ die Variablen ohne signifikanten Einfluß eliminiert.

Für das Wasserpotential der Wurzel ($W_{\text{pot}_{\text{root}}}$) ergab sich neben einem signifikanten „intercept“ nur ein signifikanter Effekt des Logarithmus der Feldkapazität ($\log(F_{\text{kap}})$) nach folgendem Modell:

$$W_{\text{pot}_{\text{root}}} = -0,089 \pm 0,019 + (0,585 \pm 0,036) * \log(F_{\text{kap}})$$

$$(R^2 = 0,578; p < 0,0001 / < 0,0001; p_{\text{gesamt}} < 0,0001)$$

Aus dem Modell geht hervor, daß von den gemessenen Parametern nur die Wasserkapazität des Substrats (im vorliegenden Fall als Logarithmus) einen signifikanten Einfluß auf das Wasserpotential in der Wurzel hat. Bei einer angenommenen 100%-igen Sättigung des Substrats mit Wasser würde danach das Wasserpotential in der Wurzel theoretisch – 0,089 MPa betragen.

Für das Wasserpotential der Sprosse ($W_{\text{pot}_{\text{shoot}}}$) wurde neben „intercept“ und signifikantem Einfluß des Logarithmus der Feldkapazität auch ein signifikanter Effekt der Trockenmasse des Sprosses (dwt_{shoot}) gefunden. Allerdings ergibt dieses Modell nur einen unbefriedigend niedrigen Regressionskoeffizienten:

$$W_{\text{pot}_{\text{shoot}}} = -0,103 \pm 0,038 - (0,046 \pm 0,010) * dwt_{\text{shoot}} + (0,442 \pm 0,047) * \log(F_{\text{kap}})$$

$$(R^2 = 0,346; p = 0,0075 / < 0,0001 / < 0,0001; p_{\text{gesamt}} < 0,0001) .$$

Im Sproß hat folglich nicht nur die Feldkapazität einen Effekt auf die Wasserkapazität sondern auch die Masse des Sprosses. Dies bedeutet, daß bei gleichen Bedingungen Pflanzen mit einer größeren Sproßmasse ein geringeres Wasserpotential (gemessen am Wurzel/Sproß-Übergang) haben. Bei einer vollständigen Sättigung des Substrats mit Wasser und einer mittleren Trockenmasse der Sprosse von 1,07 g beträgt das theoretische Wasserpotential des Sprosses –0,152 MPa. Somit ist bei Kontrollbedingungen ein niedrigeres Wasserpotential im Sproß als in der Wurzel vorhanden und die Voraussetzung für ein Wasserfluß von der Wurzel zum Sproß gegeben. Bei sinkender Feldkapazität ist an Hand der slopes/Steigungen ersichtlich, daß die Wurzel stärker durch diese Veränderung betroffen ist (0,585 vs. 0,442) als der Sproß. Dies war schon beim allgemeinen Effekt des Trockenstreß auf die Wasserpotentiale in Sproß und Wurzel zu beobachten (Abbildung 4.21) und spiegelt die starke Reaktion der Wurzel auf Trockenstreß wider, um eine Wasseraufnahme aufrecht zu erhalten (Hsiao and Xu, 2000). Durch Gleichsetzen beider Regressionsmodelle kann man errechnen, daß bei einer Feldkapazität von ca 32% (0,316 rel. Einheiten) die Wasserpotentiale in Sproß und Wurzel gleich sind (bei einer mittleren Trockenmasse der Blätter von 1,07 g). Oberhalb der Feldkapa-

zität von 31% hat der Sproß ein niedrigeres Wasserpotential als die Wurzel, sinkt die Feldkapazität darunter, kehren sich die Verhältnisse um. Im letzteren Fall würde theoretisch die Wurzel dem Sproß Wasser entziehen.

Die Regressionsmodelle können auch dazu herangezogen werden, mögliche Unterschiede in der Reaktion (Absinken des Wasserpotentials) der verschiedenen Herkünfte auf den Trockenstreß (Verringerung der Feldkapazität) zu identifizieren. Dies geschieht durch einen Test auf Homogenität der slopes/Steigungen in einem generalisierten Regressionsmodell mit der Herkunft als zusätzlicher (klassifizierter) Einflußvariablen. Bei einem Test auf Unterschiede in der Steigung durch die Feldkapazität ergab sich allerdings für die Herkunft weder im Sproß noch in der Wurzel ein signifikanter Effekt. Das heißt mit sinkender Feldkapazität des Substrats sinken die Wasserpotential in Sproß und Wurzel bei allen Herkünften in gleichem Maße. Allerdings war durch die Trockenmasse der Sprosse beim Wasserpotential im Sproß Unterschiede bei der Steigung festzustellen. Die Steigungen erreichten die folgenden Werte $0,005 \pm 0,025$ (kloe), $-0,003 \pm 0,028$ (tbb), $-0,018 \pm 0,046$ (bov) bis $-0,069 \pm 0,135$ (sees), $-0,082 \pm 0,033$ (red), $-0,107 \pm 0,048$ (sont), $-0,273 \pm 0,070$ (small). Dieses Verhalten spiegelt in einem gewissen Rahmen die in der Clusteranalyse (siehe 4.4.4 Identifikation von Trockenstreß-Ökotypen) gefundene Sensitivität/Toleranz der Herkünfte gegenüber Trockenstreß wider.

Die geringsten Werte der stomatären Leitfähigkeit und Transpirationsrate wurden bei trockenen Herkünften gemessen (z.B. 'kloe' und 'tbb'), die höchsten bei feuchten (z.B. 'sees'). Herkünfte aus trockenen Gebieten gehen offensichtlich sparsamer mit dem verfügbaren Wasser um. Im Gegensatz zum Wasserpotential waren Transpirationsrate und stomatäre Leitfähigkeit nicht mit anderen Parametern korreliert und somit bestand auch kein Zusammenhang mit der Feldkapazität des Substrats oder der Konzentration von ABA, sowohl bei der Kontrolle als auch bei trockenen Bedingungen im gesamten Datensatz. Das hier erzielte Ergebnis steht in Einklang mit den Beobachtungen von Augé *et al.* (2000), die bei der Untersuchung einer Reihe von Baumarten zum Schluß kamen, daß die stomatäre Leitfähigkeit besser mit Umweltparametern korreliert als mit hydraulischen oder chemischen Variablen. Im vorliegenden Topfversuch korrelierte bei Trockenstreß allerdings die Transpirationsrate mit der Feldkapazität des Substrats auf der Ebene einzelner Herkünfte ('harz', 'sees', 'sont' und 'small'). Bis auf 'small' sind

dies Herkünfte aus Regionen mit hoher Niederschlagsmenge. Dieser Befund deutet daraufhin, daß sich in Gebieten mit hohen Niederschlagsmengen Buchen-Ökotypen mit hohen Transpirationsraten herausgebildet haben, die bei Wasserlimitierung sensibel reagieren. Tardieu und Simonneau (1998) unterschieden Arten mit „isohydrischem Verhalten“ (Mais und Pappel, Blattwasserpotential und stomatäre Leitfähigkeit sind weitgehend unabhängig von der Wasserverfügbarkeit im Boden) von Arten mit „anisohydrischem Verhalten“ (Sonnenblume und Gerste, bei denen sich Wasserpotential und Transpiration mit der Wasserverfügbarkeit im Boden stark verändern). Diese Einteilung kann mit gewissen Einschränkungen auf den vorliegenden Gewächshausversuch übertragen werden, wobei die Herkünfte aus niederschlagsreichen Gebieten ein „anisohydrisches Verhalten“ aufweisen.

4.4.3 Zusammensetzung der Blatttrockenmasse

Zwischen den verschiedenen Herkünften unterschieden sich die Konzentrationen der Kationen in der Trockenmasse der Blätter mit mehr als einem Faktor 2 teilweise außergewöhnlich stark. Allerdings hatte Trockenstreß bei keinem der gemessenen Kationen, Na^+ , K^+ , Mg^{++} und Ca^{++} , einen signifikanten Einfluß, selbst ein Trend war nicht zu beobachten. Die Konzentrationen der Kationen korrelierten mit keinen weiteren Meßparametern (außer: Calcium mit Kohlenstoff). Die Konzentrationen der bivalenten Kationen Mg^{++} und Ca^{++} korrelierten sehr gut untereinander ($K_p = 0,73$; $p < 0,0001$). Außerdem korrelieren die Konzentrationen von Natrium mit allen anderen Kationen (K^+ : $K_p = 0,51$, $p < 0,001$; Mg^{++} : $K_p = 0,59$, $p < 0,001$; Ca^{++} : $K_p = 0,67$, $p < 0,001$). Diese Beobachtung könnte mit unspezifischen Transportvorgängen von Natrium bei der Aufnahme von Kationen zusammenhängen. Zusätzlich zeigen diese Korrelationen, daß sich Herkünfte mit insgesamt hohen Kationenkonzentrationen von einer anderen Gruppe mit niedrigen Konzentrationen (z.B. ‚kloe‘, ‚tbb‘, ‚bov‘) abheben. In dieser Gruppe mit niedrigen Konzentrationen von Kationen sind die Herkünfte enthalten, die ein relativ Trockenstreß-tolerantes Verhalten aufweisen (siehe 4.4.4 Identifikation von Trockenstreß-Ökotypen).

Im Gegensatz zu den Kationen wurde ein signifikanter Einfluß der Wasserversorgung auf die Konzentrationen von Chlorid und Phosphat beobachtet. Dieser Effekt war

gegensätzlich, sowohl im Vorzeichen als auch in der Stärke: Chlorid +25% und Phosphat -31% (Kontrolle 100%). Da gleichzeitig die Konzentrationen der Kationen nicht durch den Trockenstreß beeinflusst waren, kann von einem Kompensationseffekt zur Wahrung der Elektroneutralität im Gewebe ausgegangen werden. Phosphat ist ein wichtiges metabolisierbares Anion und Bestandteil wichtiger Biomoleküle, während Chlorid eine Rolle als Osmotikum und Ladungsträger zukommt (Marschner, 1995). Daher kann vermutet werden, daß durch den Trockenstreß die Aufnahme von Phosphat gehemmt wird und im Gegenzug vermehrt Chlorid aufgenommen wird. Allerdings wurde diese Annahme durch die Korrelationsanalyse nicht unterstützt.

Bei den Konzentrationen der löslichen Zuckern wurden die stärksten Herkunfts-spezifischen Unterschiede bei den Hexosen gefunden. Bei einer Gruppe von Herkünften (,kloe‘, ,tbb‘, ,bov‘, ,black‘), die teilweise ein relativ trocken-tolerantes Verhalten aufwies, wurden geringe Konzentrationen von Hexosen in den Blättern bestimmt. Bei den andere Herkünften war entweder Glucose oder Fruktose in hohen Konzentrationen vorhanden. Außerdem bestand offensichtlich auch eine Antagonismus zwischen den Hexosen und Saccharose: Herkünfte mit geringerer Saccharosekonzentration hatten in der Regel höhere Konzentrationen von Glucose oder Fruktose und umgekehrt. Der einzige signifikante Effekt von Trockenstreß war eine leichte durchschnittliche Erhöhung der Konzentration von Saccharose auf 118% der Konzentration der Kontrolle. Ein Anstieg von Saccharose und ein Rückgang von Monosacchariden unter Trockenheit wurde ebenfalls in den Blättern von Gräsern beobachtet (Volaire *et al.*, 1998). Allerdings fanden Picon *et al.* (1997) in der Stieleiche den gegenteiligen Effekt, d.h. reduzierte Saccharose und erhöhte Hexose. Die Konzentrationen der Zucker korrelierten im gesamten Datensatz des vorliegenden Versuchs (Kontrolle + Trockenstreß) mit keinen anderen Meßparameter, lediglich zwischen Fruktose und Saccharose (allerdings nicht zwischen Glucose und Saccharose!) war eine negative Beziehungen festzustellen ($K_p = -0,71$; $p < 0,001$), wie sich in Abbildung 4.25 andeutet. Bei Kontrollbedingungen bestand eine positive Korrelation zwischen dem relativen Wassergehalten der Blätter und den Konzentrationen von Myo-Inositol ($K_p = 0,58$; $p < 0,001$) bzw. eine negative Korrelation mit den Konzentrationen von Saccharose ($K_p = -0,52$; $p < 0,001$). Diese Beziehungen waren bei Trockenstreß nicht mehr nachweisbar.

Die Konzentrationen von Kohlenstoff und Stickstoff in der Blattoffenmasse war vornehmlich durch die Herkunft beeinflusst und weniger durch die Wasserversorgung. Bei $\delta^{13}\text{C}$ wurde kein Herkunfts-spezifischer Unterschied gefunden, jedoch ein leichter Effekt durch den Trockenstress (durchschnittlich 99% der Kontrolle). Die einzige Herkunft, bei der dieser Effekt signifikant ist, war ‚bad‘. Diese Herkunft war sehr klein und offensichtlich noch im Wachstum begriffen, so daß aufgenommenes CO_2 während der Trockenperiode in die Biomasse eingebaut wurde. Weniger stark negative $\delta^{13}\text{C}$ -Werte werden bei Trockenheit auch in anderen Untersuchungen gefunden. In der Regel wurden aber stärkere Effekte beobachtet (*Quercus*, Picon *et al.*, 1997; *Glycine spec.* 92-95%, Kao and Tsai, 1998; *Phaseolus ca.* 90%, Duranceau *et al.*, 1999).

Nach dem Wasserpotential waren die Konzentrationen von ABA und Prolin mit 171% bzw. 130% der Kontrolle am stärksten vom Trockenstress beeinflusst. Das Phytohormon ABA wurde häufig als Stresssignal bei Trockenheit in Pflanzen beschrieben (Hartung *et al.*, 1999). Die Konzentrationen von ABA in den Blättern korreliert unter Trockenstress negativ mit den Wasserpotentialen des Sproß ($K_p = -0,62$; $p < 0,0001$) und in geringerem Umfang mit dem Wasserpotential der Wurzel ($K_p = -0,50$; $p < 0,0001$). In gut mit Wasser versorgten Buchen, war diese Verknüpfung nicht zu finden. Dieser Effekt wurde ebenfalls von Thomas und Eamus (1999) für *Eucalyptus* gefunden. In Herkünften mit hohem Jahresniederschlag im Ursprungsgebiet waren die Konzentrationen von ABA schon unter Kontrollbedingungen höher und wurden durch Trockenstress zusätzlich am stärksten gesteigert. In Trockenstress-sensitiven Gräsern war die ABA-Konzentration ebenfalls höher als in einer toleranten Art (Volaire *et al.*, 1998).

Im Gegensatz dazu korrelierte die Konzentration von Prolin in den Blättern zu keinem der anderen Meßparametern, weder unter Kontroll- noch unter Trockenstressbedingungen. Bei einer Unterteilung nach Herkünften wurde allerdings unter Trockenstress bei den aus feuchten Gebieten stammenden Herkünften ‚sont‘ und ‚sees‘ Korrelationen zwischen Feldkapazität und Wasserpotential im Sproß entdeckt.

4.4.4 Identifikation von Trockenstress-Ökotypen

Um aus der Fülle der Daten Muster zu extrahieren, wurde eine Clusteranalyse durchgeführt. Dafür wurden alle Meßparameter, die durch den Trockenstress signifikant beein-

flußt wurden herangezogen. Auf Grund der Clusteranalyse lassen sich zwei extreme Cluster von Herkünften mit unterschiedlichen Niederschlagsmengen unterscheiden (Tabelle 4.7). Auf der einen Seite gibt es einen besonders trocken-sensitiven Cluster aus den Herkünften ‚sees‘ und ‚sont‘ (Seesen/Harz und Sonthofen/Allgäu), mit 1150 bzw. 1700 mm Niederschlag pro Jahr. Bei diesen beiden Herkünften wurden die Wasserpotentiale in Wurzel und Sproß und die Transpiration durch Trockenstreß besonders stark vermindert. Zusätzlich waren die Konzentrationen von Fruktose, ABA und Prolin relativ hoch, sowohl bei den Kontrollen wie auch bei Trockenstreß. Die Veränderungen der Konzentration dieser Verbindungen durch den Trockenstreß waren besonders stark. Auf der anderen Seite gibt es einen Cluster aus ‚bov‘ und ‚kloe‘ (Bovenden/Nds. und Klötze/Sachsen-Anhalt), bei dem das Saatgut aus Gebieten mit relativ wenig Niederschlag stammt: 680 bzw. 586 mm. Bei diesen beiden Herkünften wurden Wasserpotentiale und Transpiration bei Trockenstreß weniger stark oder nicht signifikant vermindert. Zusätzlich waren die Konzentrationen von Fruktose, ABA und Prolin im Blattgewebe deutlich geringer und durch den Trockenstreß kaum verändert. Diese vier Herkünfte aus den beiden Clustern waren auch bezüglich ihrer biometrischen Daten vergleichbar.

Allerdings zeigten nicht alle trockenen Herkünfte auch Trockenstreß-tolerantes Verhalten. So reagierte z.B. ‚small‘ (Lüttenhagen / Mecklenburg-Vorpommern 599 mm Niederschlag pro Jahr) relativ untypisch für ihren trockenen Standort. Die Reaktionen entsprechen eher denen eines Trockenstreß-sensitiven Ökotyps.

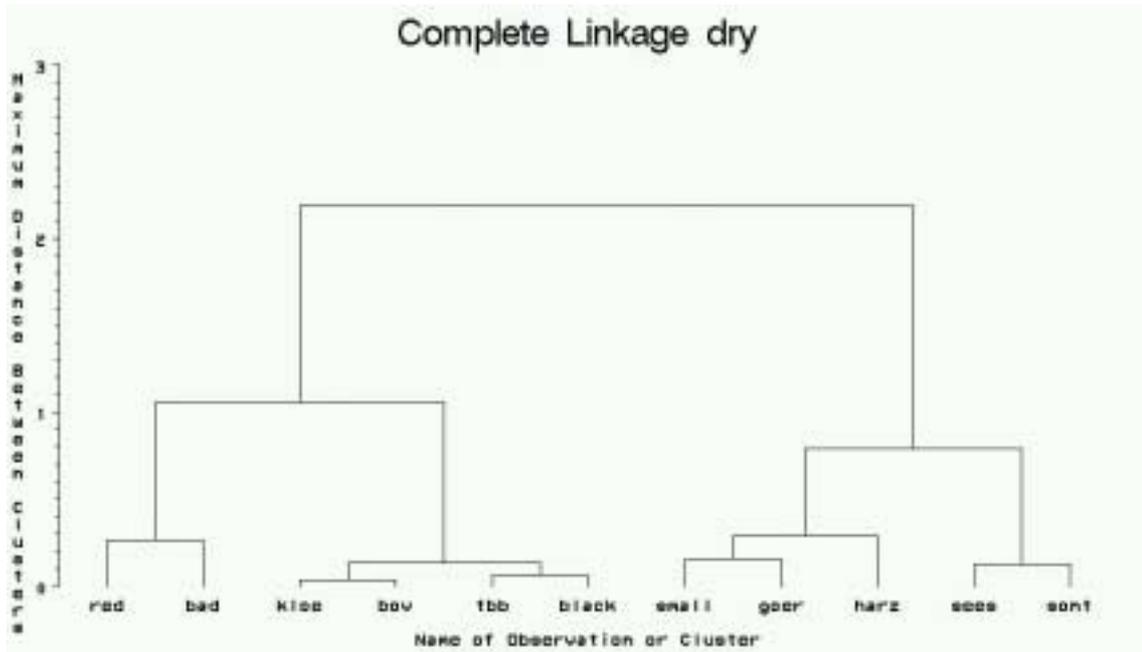


Abbildung 1.28: Baumdarstellung der Clusteranalyse unter Berücksichtigung der vom Trockenstreß signifikant beeinflusster Meßparameter. Codes der Herkünfte geordnet nach Niederschlagsmengen der Herkunftsstandorte siehe Tabelle 4.7 Seite 72.

4.4.5 Folgerungen aus dem Gewächshausversuch

Im vorliegenden Gewächshausversuch wurde unter kontrollierten Bedingungen Trockenstreß induziert, auf den die Buchenkeimlinge mit einer Reihe von physiologisch metabolischen Reaktionen antworteten. Obwohl es bei einer weiteren Reduktion der Wasserversorgung zu irreversiblen Schäden kam (Absterben / Blattnekrosen) fielen die Streßantworten im Vergleich zum Freiland gering aus. Auf der Basis der durch Trockenstreß signifikant beeinflusster Meßparameter konnten in einer Clusteranalyse sensitive bzw. tolerante Herkünfte identifiziert werden und in Bezug zu den klimatischen Bedingungen ihres Ursprungsgebiets gesetzt werden. Sensitive Herkünfte hatten hohe Transpirationsraten, hohe Konzentrationen von Prolin, ABA und Fruktose und im geringeren Umfang von Kationen in der Blattockenmasse, auch schon unter Kontrollbedingungen. Durch den Trockenstreß wurden in diesen Herkünften neben der besonders starken Verminderung des Wasserpotentials auch die Transpiration stark reduziert und die Konzentrationen von ABA und Prolin erhöht. Die toleranten Herkünfte zeichneten sich durch das entgegengesetzte Verhalten aus. Allerdings gab es auch Herkünfte, die sich „untypisch“ verhielten. Zwar waren die Herkünfte aus niederschlagsreichen Regionen in der Regel sensitiv, bei den Herkünften

aus trockenen Regionen wurden jedoch z.T. ebenfalls sensitive Reaktionen gefunden. Offensichtlich war die Wurzel durch den Trockenstreß stärker betroffen als der Sproß. Hierzu sollen nach Abschluß des Projekts weiteren Analysen durchgeführt werden. Für die Praxis kann, um den prognostizierten Trockenperioden durch Klimaänderungen entgegenzuwirken, die Empfehlung gegeben werden, für die Aufforstung nur Buchen von Herkünften heranzuziehen, die aus niederschlagsarmen Regionen stammen. Diese sollten dann aber auch auf gewisse Kriterien getestet sein, wie geringe Transpirationsraten und Inhaltsstoffe (ABA, Prolin, Kationen, Fruktose).

5 ABSCHLIEßENDE FOLGERUNGEN AUS DEN ERGEBNISSEN DES PROJEKTS

Für die forstliche Praxis enthält die vorliegende Arbeit neue Ansatzpunkte, besonders im Hinblick auf die Wahl von geeignetem Pflanzgut aufgrund der prognostizierten Klimaveränderung (BRÜNIG, 1990; ROLOFF, 1992; SCHOLZ, 1993; MÜLLER, 1995; EBERT, 1996; FRANKE, 1997; WAGENKNECHT, 1997). Neben der Fichte wird die Buche als eine Baumart angesehen, die gegenüber Wassermangel sehr empfindlich (KOZLOWSKI *et al.*, 1991) ist und ihre autökologische Grenze in flachgründigen und zugleich strahlungsintensiven Standorten hat, wo ihr Wasserhaushalt rasch überbeansprucht ist (WILMANN, 1990). Diese Annahme einer generellen Trockenstreß-Sensitivität der Buche kann aufgrund der gewonnenen Ergebnisse dieser Arbeit nur eingeschränkt aufrechterhalten werden. Es wurde gezeigt, daß herkunftsspezifische Unterschiede in der Trockenstreßtoleranz der Buche vorhanden sind.

Ein weiterer Gesichtspunkt der Herkunftsfrage ist die momentan geführte Diskussion zur Neufassung der EG-Richtlinie über forstliches Vermehrungsgut und damit verbunden einer angestrebten Verkleinerung der Herkunftsgebiete (FRANKE, mündl. Mitteilung 1999). Die in der vorliegenden Arbeit nachgewiesenen kleinregionalen Unterschiede in der Trockenstreßtoleranz der Buche zeigen, daß Buchen aus dem gleichen Wuchsgebiet unterschiedliche Reaktionen auf Sommertrockenheit aufweisen können. Eine „Verkleinerung“ der bisher ausgewiesenen Wuchsgebiete erscheint daher unter dem Gesichtspunkt der gezielten Auswahl von Herkünften sinnvoll.

Für die Praxis kann, um den prognostizierten Trockenperioden entgegenzuwirken, die Empfehlung gegeben werden, für die Aufforstung nur Buchen von Herkünften heranzuziehen, die aus niederschlagsarmen Regionen stammen. Diese sollten dann allerdings auch auf gewisse Kriterien getestet sein, wie geringe Transpirationsraten und Inhaltsstoffe (ABA, Prolin, Kationen, Fruktose).

6 LITERATUR

- ABER, J.D., NADELHOFFER, K.J., STREUDLER, P., MELILLO, J.M., 1989: Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience* **39**, 378-386.
- ABETZ, P., 1988: Untersuchungen zum Wachstum von Buchen auf der Schwäbischen Alb. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* **159**, 215-223.
- ANONYMOS, 1996: Fortseinrichtungsstatistik der Landesforstverwaltung Baden-Württemberg.
- ASPINALL, D., PALEG, L.G., 1981: Proline accumulation: physiological aspects. In: PALEG, L.G., ASPINALL, D. (eds.): The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic Press. Sidney.
- AUGÉ R.M., GREEN C.D., STODOLO J.W., SAXTON A.M., OLINICK J.B., EVANS R.M., 2000: Correlations of stomatal conductance with hydraulic and chemical factors in several deciduous tree species in a natural habitat. *New Phytologist* **145**, 483-500.
- BAHARI, Z.A., PALLARDY, S.G., PARKER, W.C., 1985: Photosynthesis, water relations, and drought adaptation in six woody species of oak-hickory forests in Central Missouri. *Forest Science* **3**, 557-569.
- BARNEIX, A.J., HUMBERTO, F.C., 1996: The central role of Amino acids on nitrogen utilization and plant growth. *Journal of Plant Physiology* **149**, 358-362.
- BRADFORD, M.M., 1976: A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilising the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* **72**, 248-254.

- BREDEMEIER, M., BLANCK, K., WIEDNEY, G.A., 1993. Experimentelle Manipulation des Wasser- und Stoffhaushalts in einem Fichtenbestand – das Dachprojekt Solling. *Forstarchiv* **64**, 154-158.
- BREWITZ, E., LARSSON, C.M., LARSSON, M., 1996: Responses of nitrate assimilation and N translocation in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) to reduced ambient air humidity. *Journal of Experimental Botany* **47**, 855-861.
- BRUMME, R., LEIMCKE, U., MATZNER, E., 1992: Interception and uptake of NH_4^+ and NO_3^- from wet deposition by above-ground parts of young beech (*Fagus sylvatica* L.) trees. *Plant and Soil* **142**, 273-279.
- BURSCHEL, P., 1995: Wald-Forstwirtschaft und globale Ökologie. *Forstwissenschaftliches Centrallblatt* **114**, 80-96.
- BUSCHMANN, C., BILKE, 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. *FZKA/PEF-Berichte*: <http://bwplus.fzk.de/pef/diskpef99/lichtenthaler/lichtenthaler.htm>.
- BÜSSIS, D., HEINIKE, D., 1998: Acclimation of potato plants to polyethylene glycol-induced water deficit. II. Contents and subcellular distribution of organic solutes. *Journal of Experimental Botany* **49**, 1361-1370.
- CHAVES, M.M., PEREIRA, J., 1992: Water stress, CO_2 and climate change. *Journal of Experimental Botany* **43**, 1131-1139.
- COOPER H.D., CLARKSON D.T., 1989: Cycling of amino nitrogen and other nutrients between shoot and roots in cereals as possible mechanism integrating shoot and root in the regulation of nutrient uptake. *Journal of Experimental Botany* **40**, 753-762.
- DAVIDSON, S. R., ASHMORE, M. R., GARRETY, C., 1992: Effects of ozone and water deficits on the growth and physiology of *Fagus sylvatica*. *Forest Ecology and Management* **51**, 187-193.
- DAVIES, W.J., ZHANG, J., 1991: Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **42**, 55-76.

- DHINDSA, R.S., PLUMB-DHINDSA, P., THORPE, T.A., 1981: Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental Botany* **32**, 93-101.
- DURANCEAU, M., GHASHGHAIE, J., BADECK, F., DELEENS, E., CORNIC, G., 1999: $\delta^{13}\text{C}$ of CO_2 respired in the dark in relation to $\delta^{13}\text{C}$ of leaf carbohydrates in *Phaseolus vulgaris* L. under progressive drought. *Plant Cell and Environment* **22**, 515-523.
- FERREIRA, L.G.R., DE SOUZA, J.G., PRISCO, J.T., 1978: Effects of water deficits on proline accumulation and growth of two cotton genotypes of different drought resistances. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* **93**, 189-199.
- FLAIG, H., MOHR, H., 1992: Assimilation of nitrate and ammonium by Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings under conditions of high nitrogen supply. *Physiologia Plantarum* **84**, 568-576.
- FLOWER, D.J., LUDLOW, M.M., 1986: Contribution of osmotic adjustment to the dehydration tolerance of water stressed pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) leaves. *Plant Cell Environment* **9**, 33-40.
- FRANKE, A., 1996: Zu: Maßnahmen zur Steigerung der Umwelttoleranz von Waldbeständen. *AFZ/Der Wald* **26**, 1452.
- FRANKE, A., 1999: Mündliche Mitteilung. Abteilung Botanik und Standortkunde. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg.
- FUKUTOKU, Y., YAMADA, Y., 1984: Sources of proline-nitrogen in water-stressed soybean (*Glycine max.*). II. Fate of ^{15}N -labelled protein. *Physiologia plantarum* **61**, 622-628.
- GATES, C.T., 1964: The effect of water stress on plant growth. *Journal of the Australian Institute of Agriculture Science* **30**, 3-22.
- GESSLER, A., 1998: Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt von Buchen (*Fagus sylvatica*) in einem stickstoffübersättigten Ökosystem. Dissertation an der Forstwissenschaftlichen Fakultät. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.
- GESSLER, A., SCHNEIDER, S., SENGBUSCH, D., WEBER, P., HANEMANN, U., HUBER, C., ROTHE, A., KREUTZER, K., RENNENBERG, H., 1998b: Field and laboratory experiments on net uptake of nitrate and ammonium by the roots of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees. *New Phytologist* **138**, 275-285.

- GLAVAC, V., KOENIES, H., EBBEN, U., 1990: Auswirkung sommerlicher Trockenheit auf die Splintholz-Wassergehalte im Stammkörper der Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Holz als Roh- und Werkstoff* **48**, 437-441.
- HANDA, S., BRESSAN, R.A., HANDA, A.K., CARPITA, N.C., HASEGAWA, P.M., 1983: Solutes contributing to osmotic adjustment in cultured plant cells adapted to water stress. *Plant Physiology* **73**, 834-843.
- HANSON, A.D., NELSEN, C.E., PEDERSEN, A.R., EVERSON, E.H., 1979: Capacity of proline accumulation during water stress in barley and its implication for breeding for drought resistance. *Crop Science* **19**, 489-493.
- HARTUNG, W., PEUKE, A.D., DAVIES, W.J., 1999: Abscisic acid - a hormonal long distance stress signal in plants under drought and salt stress. In: "Handbook of plant and crop stress", 2nd edition, M. Pessarakli (ed), Marcel Dekker Inc., New York, Basel, Hong Kong, 731-747.
- HEATH, J., KERSTIENS, G., 1997: Effects of elevated CO₂ on leaf gas exchange in beech and oak at two levels of nutrient supply: consequences for sensitivity to drought in beech. *Plant, Cell and Environment* **20**, 57-67.
- HEES, v. A.F.M., 1997: Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. *Annales des science forestieres* **54**, 9-18.
- HELDT, H.W., 1996: Pflanzenbiochemie. Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg, Berlin, Oxford.
- HERSCHBACH, C., 1992: Untersuchungen zur Bedeutung von Glutathion (GSH) für die „inter-organ“ Regulation der Sulfatversorgung an Tabakpflanzen (*Nicotiana tabacum* L. var. „Samsun“). Dissertation Technische Universität München.
- HSIAO, T.C., XU, L.-K., 2000: Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany* **51**, 1595-1616.
- IBARRA-CABALLERO, J., VILLANUEVA-VERDUZCO, C., MOLLINA-GALAN, J., SANCHEZ-DE-JIMENEZ, E., 1988: Proline accumulation as a symptom of drought stress in maize: a tissue differentiation requirement. *Journal of Experimental Botany* **39**, 889-897.

- JONSON, D.W., 1992: Nitrogen retention in forest soils. *Journal of Environmental Quality* **21**, 1-12.
- KAO, W.-Y., TSAI, T.-T., 1998: Tropic leaf movements, photosynthetic gas exchange, leaf $\delta^{13}\text{C}$ and chlorophyll a fluorescence of three soybean species in response to water availability. *Plant, Cell and Environment* **21**, 1055-1062.
- KATO, T., 1986: Nitrogen metabolism and utilization in citrus. *Horticultural Reviews* **8**, 181-216.
- KERSTIENS, G., TOWNEND J., HEALTH, J., MANSFIELD, T.A., 1995: Effects of water and nutrient availability on physiological responses of woody species to elevated CO_2 . *Forestry* **68**, 303-315.
- KING R.W., ZEEVART A.D., 1974: Enhancement of phloem exsudation from cut petioles by chelating agents. *Plant Physiology* **53**, 96-103.
- KÖNIGSHOFER, H., 1990: Polyamine content in needles, shoot axes, buds and xylem exsudates of mature spruce trees (*Picea abies* L. Karst.). *Journal of Plant Physiology* **136**, 377-380.
- KOZLOWSKI, T.T., KRAMER, P.J., PALLARDY, S.G., 1991: The physiological ecology of woody plants. Academic press. San Diego, California.
- KRAMER, P.J., 1987: The role of water stress in tree growth. *Journal of Arboriculture* **13**, 33-38.
- KRAMER, P.J., KOZLOWSKI, T.T., 1960: Physiology of trees. Mc Graw-Hill. New York.
- KREUZWIESER, J., HERSCHBACH, C., STULEN, I., WIERSEMA, P., VAALBURG, W., RENNENBERG, H., 1997: Interactions of NH_4^+ and L-glutamate with NO_3^- transport processes of non-mycorrhizal *Fagus sylvatica* roots. *Journal of Experimental Botany* **48**, 1431-1438.
- LARCHER, W., 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart.
- LARSSON, M., LARSSON, C.M., WHITFORD, P.N., CLARKSON, D.T., 1989: Influence of osmotic stress on nitrate reductase activity in wheat (*Triticum aestivum* L.) and the role of abscisic acid. *Journal of Experimental Botany* **40**, 1265-1271.
- LEVY, D., 1983: Water deficit enhancement of proline and amino nitrogen accumulation in potato plants and its association with susceptibility to drought. *Physiologia plantarum* **57**, 169-173.

- MAIER-MAERCKER, U., 1998: Dynamics of change in stomatal response and water status of *Picea abies* during a persistent drought-period: a contribution to the traditional view of plant water relations. *Tree Physiology* **18**, 211-222.
- MARSCHNER, H., 1995: Mineral nutrition of higher plants, 2nd edition. Academic Press. London.
- MASOJIDEK, J., TRIVEDI, S., HALSHAW, L., ALEXIOU, A., HALL, D.O., 1991: The synergistic effect of drought and light stresses in sorghum and pearl millet. *Plant Physiology* **96**, 198-207.
- MATTIONI, C., LACERENZA, N.G., TROCCOLI, A., DE LEONARDIS, A.M., DI FONZO, N., 1997: Water and salt stress-induced alterations in proline metabolism of *Triticum durum* seedlings. *Physiologia Plantarum* **101**, 787-792.
- MILLARD, P., 1996: Ecophysiology of internal cycling of nitrogen for tree growth. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **159**, 1-10.
- MÖHREN, G.M.J.; KRAMER, K., 1997: Simulation of direct effects of CO₂ and temperature increase on forest growth: The LTEEF project. In: Impacts of global change on tree physiology and forest ecosystems. Eds.: MÖHREN, G.M.J.; KRAMER, K.; SABATÉ, S. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. S. 372.
- MULLER B., TOURAINE B., 1992: Inhibition of NO₃⁻ uptake by various phloem translocated amino acids in soybean seedlings. *Journal of Experimental Botany* **43**, 617-623.
- MÜLLER, F., 1995: Gibt es waldbauliche Strategien zur Bewältigung der drohenden Klimaänderung? *Österreichische Forstzeitung* **2**, 7-9.
- MUNNS, R., PASSIOURA, J.B., 1984: Effects of prolonged exposure to NaCl on the osmotic pressure of leaf xylem sap from intact, transpiring barley plants. *Australien Journal of Plant Physiology* **11**, 497-507.
- PALEG, L.G., STEWART, G.R., BRADBEER, J.W., 1984: Proline and glycine betaine influence protein solvation. *Plant Physiology* **75**, 974-978.
- 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.). *FZKA/PEF-Berichte*: <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.
- PEEVER, L., HIGGINS, V., 1989: Electrolyte leakage, lipoxygenase and lipid peroxidation induced in tomato leaf tissue by specific and non-specific elicitors of *Cladosporium fulvum*. *Plant Physiology* **90**, 867-875.
- PETTERSON, S., 1966: Artificially induced water and sulfate transport through sunflower roots. *Physiologia Plantarum* **19**, 581-601.
- PICON, C., FERHI, A., GUEHL, J.-M., 1997: Concentration and $\delta^{13}\text{C}$ of leaf carbohydrates in relation to gas exchange in *Quercus robur* under elevated CO_2 and drought. *Journal of Experimental Botany* **48**, 1547-1556.
- PLASSARD, C., SCHROMM, P., MOUSSAIN, D., SALSAC, L., 1991: Assimilation of mineral nitrogen and ion balance in the two partners of ectomycorrhizal symbiosis: data and hypothesis. *Experientia* **47**, 340-349.
- POLLE, A., RENNENBERG, H., 1993: Significance of antioxidants in plants adaptation to environmental stress. In: MANSFIELD, T., FOWDEN, L., STODDART, F. (eds.): Plant adaptation to environmental stress. James and James. London, UK.
- PRICE, A.H., HENDRY, A.F., 1991: Iron catalysed oxygen radical formation and its possible contribution to drought damage in nine native grasses and three cereals. *Plant Cell Environment* **14**, 477-484.
- RAY, J.D., SINCLAIR, T.R. 1998: The effect of pot size on growth and transpiration of maize and soybean during water deficit stress. *Journal of Experimental Botany* **49**, 1381-1386.
- RODRIGUEZ, H.G., ROBERTS, J.K.M., JORDAN, W.R., DREW, M.C., 1997: Growth, water relations, and accumulation of organic and inorganic solutes in roots of maize seedlings during salt stress. *Plant Physiology* **113**, 881-893.
- ROLOFF, A., 1992: Mögliche Auswirkungen des Treibhauseffektes auf die Konkurrenzsituation in Waldökosystemen. *Forstarchiv* **63**, 4-10.
- SAMARAS, Y., BRESSAN, R.A., CSONKA, L.N., GARCIA-RIOS, M.G., PAINO D'URZO, M., RHODES, D., 1995: Proline accumulation during drought and salinity. In: SMIRNOFF, N., 1995: Environment and plant metabolism. BIOS Scientific Publishers, Oxford.

- SCHNEIDER, S., GEßLER, A., WEBER, P., SENGBUSCH, V.D., HANEMAN, U.,
RENNENBERG, H., 1996: Soluble N compounds in trees exposed to high loads of
N: a comparison of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) grown
under field conditions. *New Phytologist* **134**, 103-114.
- SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., BRADSTREET, E.D., HEMMINGSEN, E.A., 1965: Sap
pressure in vascular plants. *Science* **148**, 339-346.
- SCHOLZ, F., 1993: Anforderungen an die forstliche Forschung aufgrund der
prognostizierten Klimaänderungen. *AFZ/Der Wald* **12**, 592-595.
- SCHULTE, M., 1997: Der Einfluß von erhöhtem atmosphärischen CO₂ auf den
Kohlenstoff-, Stickstoff- und Schwefelhaushalt von Eichen. Dissertation an der
Forstwissenschaftlichen Fakultät. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.
- SCHULZE, E.D., CHAPIN, F.S., 1987: Plant specialisation to environments of different
resource availability's. *Potential and Limitations of Ecosystem Analysis*, 120-
148.
- SCHWANZ, P., 1997: Einfluß von erhöhten CO₂-Konzentrationen und oxidativen Streß
auf das antioxidative System verschiedener Baumspezies. Dissertation an der
Fakultät für Chemie und Pharmazie. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.
- SCHWANZ, P., POLLE, A., 1998: Antioxidative systems, pigment and protein contents in
leaves of adult mediterranean oak species (*Quercus pubescens* and *Q. ilex*) with
lifetime exposure to elevated CO₂. *New Phytologist* **140**, 411-423.
- SEILER, W., HAHN J., 1998: Der natürliche und anthropogene Treibhauseffekt –
Veränderungen der chemischen Zusammensetzung der Atmosphäre durch
menschliche Aktivitäten. In: LOZAN J. L. GRAßL H., HUPFER P. (eds) Warnsignal
Klima. Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg.
- SIVARAMAKRISHNAN, S., PATELL, V.Z., FLOWER, D.J., PEACOCK, J.M., 1988: Proline
accumulation and nitrate reductase activity in contrasting sorghum lines during
mid-season drought stress. *Physiologia Plantarum* **74**, 418-426.
- SLAYTER, R.O., 1967: Plant-Water Relationship. Academic Press. New York.
- SUDACHKOVA, N.E., MILYUTINA, I.T., KUDASHOVA, F.N., SEMENOVA, G.P.,
KOZHEVNIKOVA, N.N., 1996: Drought impact on composition of free amino
acids in *Pinus sylvestris* and *Larix sibirica* tissues. *Lesovedenie* **3**, 57-67.

- TALOUIZITE, A., CHAMPIGNY, M.L., 1988: Responses of wheat seedlings to short-term drought with particular respect to nitrate utilization. *Plant, Cell and Environment* **11**, 149-155.
- TAMM, C.O., 1991: Nitrogen in terrestrial ecosystems. Ecological studies 81. Springer-Verlag. Berlin.
- TANNER, W., BEEVERS, H., 1990: Does transpiration have an essential function in long-distance transport in plants? *Plant Cell Environment* **13**, 745-750.
- TARDIEU, F., SIMONNEAU, T., 1998: Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* **49**, 419-432.
- TESCHE, M., 1995: Stress bei Pflanzen: Allgemeine und historische Aspekte. In: HOCK, B., ELSTNER, E. F. (Hrsg): *Schadwirkungen auf Pflanzen*. Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg, Berlin, Oxford.
- THOMAS D.S., EAMUS D., 1999: The influence of predawn leaf potential on stomatal responses to atmospheric water content at constant C_i and on stem hydraulic conductance and foliar ABA concentrations. *Journal of Experimental Botany* **50**, 243-251.
- TOGNETTI, R., JOHNSON, J.D., MICHELOZZI, M., 1995: The response of european beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from two Italian populations to drought and recovery. *Trees* **9**, 348-354.
- TREICHEL, S., BRUCKMANN, E., SCHEITLER, B., VON WILLERT, D.J., 1984: Occurrence and changes of proline content in plants in the southern Namib Desert in relation to increasing and decreasing drought. *Planta* **162**, 236-242.
- TULLY, R.E., HANSON, A.D., NELSEN, C.E., 1979: Proline accumulation in water-stressed barley leaves in relation to translocation and the nitrogen budget. *Plant Physiology* **63**, 518-523.
- VALENTINI, R., EPRON, D., DE ANDELIS, P., MATTUEUCCI, G., DREYER, E., 1995: In situ estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant Cell and Environment* **18**, 1-10.
- VOLAIRE, F., THOMAS, H., BERTAGNE, N., BOUGEOIS, E., GAUTIER, M.-F., LELIÈVRE F., 1998: Survival and recovery of perennial forage grasses under prolonged

- Mediterranean drought II. Water status, solute accumulation, abscisic acid concentration and accumulation of dehydrin transcripts in bases of immature leaves. *New Phytologist* **140**, 451-460.
- VOLKMER, C., RENNENBERG, H., 1997: Streßsensitivität von Ökotypen der Buche – unter sich ändernden Klimabedingungen. *AFZ/Der Wald* **18**, 1028-1030.
- WAGENKNECHT, E., 1997: Waldbauliche Konsequenzen der Klimaänderung – Beispiel Land Brandenburg. *AFZ/Der Wald* **1**, 5-7.
- WATSON, R.T., ZNYOWERA R.H., OESCHGER, H., SIEGENTHALER, U., 1996: Climate Change 1995. Impacts, adaptations and mitigation of climate change: scientific-technical analysis. Contribution of working group II to second assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- WILMANN, O., 1990: Pflanzen prägen Lebensräume. Die Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). *Biologie in unserer Zeit* **1**, 60-62.
- WILPERT, v. K., KOHLER, M., ZIRLEWAGEN, D., 1996: Die Differenzierung des Stoffhaushalts von Waldökosystemen durch die waldbauliche Behandlung auf einem Gneisstandort des Mittleren Schwarzwaldes. Ergebnisse aus der Ökosystemfallstudie Conventwald. *Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg* **197**.
- WINTER, H., LOHAUS, G., HELDT, W., 1992: Phloem transport of amino acids in relation to their cytosolic levels in barley leaves. *Plant Physiology* **99**, 996-1004.
- YOSHIBA, Y., KIYOSU, T., NAKASHIMA, K., YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K., SHINOZAKI, K., 1997: Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiologist* **38**, 1095-1102.

7 DANKSAGUNG

Für die finanzielle Unterstützung bedanken wir uns beim Land Baden-Württemberg. Wir danken Herrn Prof. Weiler, Universität Bochum, für die Überlassung der ABA-Antikörper und Herrn Prof Hartung, Universität Würzburg, für die ABA-Analysen.