

Sensitivität von Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) gegenüber Trockenstreß

Sensitivity of different ecotypes of beech trees (*Fagus sylvatica* L.) to drought stress

Von CARMEN SCHRAML und H. RENNENBERG

Zusammenfassung

In der vorliegenden Untersuchung¹ wurden Ökotypen² der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Freilandbedingungen im Rahmen eines Wasserausschlußversuchs von Juli bis Oktober 1997 auf ihre Sensitivität gegenüber Trockenstreß untersucht. Die eingesetzten Ökotypen stammten aus verschiedenen Regionen Baden-Württembergs und damit unterschiedlichen Standorts- und Klimabedingungen. Die Intensität des Wassermangels wurde anhand des „pre-dawn“ Wasserpotentials und des Wassergehaltes der Blätter untersucht. Zum Zeitpunkt der Messung lag das Wasserpotential der Pflanzen auf der Kontrollfläche bei $-1,18 \pm 0,24$ MPa; auf den Behandlungsflächen war das Wasserpotential mit $-1,96 \pm 0,35$ MPa deutlich niedriger. Signifikante Effekte des Wasserausschlusses auf das „pre-dawn“ Wasserpotential konnten bei den Ökotypen Conventwald und Zwiefalten gemessen werden. Der Wassergehalt der Blätter (FG/%) war jedoch bei keinem der untersuchten Ökotypen durch den Wasserausschluß beeinflusst. Von den untersuchten biometrischen Parametern zeigte der Terminaltriebzuwachs einen unmittelbaren Einfluß des Wasserausschlusses. Die Streßantwort der Buchen wurde anhand der Malondialdehyd-Konzentration, der Elektrolytleitfähigkeit und der Prolinakkumulation der Blätter quantifiziert. Dabei zeigte insbesondere die Prolinakkumulation der Blätter Ökotyp-spezifische Reaktionen. Die Ökotypen Forbach und Überlingen wiesen einen starken Anstieg des Prolinegehaltes unter Trockenstreß auf, wohingegen bei den Ökotypen Conventwald, Ravensburg und Zwiefalten kein nennenswerter Anstieg nachzuweisen war. In der Malondialdehyd-Konzentration wurde eine signifikante Zunahme unter Trockenstreß bei Betrachtung aller Ökotypen gemessen. Signifikante Unterschiede zwischen den untersuchten Ökotypen wurden in der Malondialdehyd-Konzentration nicht beobachtet. In der Elektrolytleitfähigkeit konnte tendenziell ein Anstieg bei den Ökotypen Conventwald und Zwiefalten gemessen werden.

Schlüsselwörter: *Fagus sylvatica* L., Wasserpotential, Wassergehalt, Membranschäden, Prolin, biometrische Parameter, Trockenstreß

Summary

In the present study, ecotypes of beech (*Fagus sylvatica* L.) were subjected to drought conditions from July to October 1997 in a water-exclusion experiment. The ecotypes originated from different regions of Baden-Württemberg with different environmental and climatic conditions. The intensity of drought-stress was determined by pre-dawn water potential and water content of the leaves. In the control plants, leaf water potential was $-1,18 \pm 0,24$ MPa, whereas values of $-1,96 \pm 0,35$ MPa were found under drought conditions. The reduction in leaf water potential was statistically significant in the ecotypes Conventwald and Zwiefalten. Still the water content (FW/%) of the leaves of all ecotypes did not respond to water exclusion. From the biometric parameters studied only the length of terminal branches was influenced by drought. The stress response of the ecotypes of beech was quantified by the concentration of malondialdehyde, electrolyte conductance and accumulation of proline in the leaves. The accumulation of proline showed ecotype-specific reactions to drought. Proline accumulated extensively in the leaves of the ecotypes Forbach and Überlingen, whereas the ecotypes Con-

¹ Aus Mitteln des Landes Baden-Württemberg finanziertes Projekt des Europäischen Forschungszentrums für Maßnahmen zur Luftreinerhaltung.

² Ökotyp: Population eines eng begrenzten Standorts, die sich durch selektive, von den ökologischen Verhältnissen des Standorts bestimmte Vorgänge genetisch den Standortsbedingungen angepaßt hat (SCHÜTT et al., 1992)

venwald, Ravensburg and Zwiefalten showed no appreciable increase in proline content. The concentration of malondialdehyde in the leaves, irrespective of ecotypes, was significantly increased under drought stress, but no significant differences in the concentrations of malondialdehyde between the ecotypes were observed. Water exclusion induced a slight increase in the electrolyte conductance of the leaves of the ecotypes Conventwald and Zwiefalten.

Key words: *Fagus sylvatica* L., water potential, water content, membrane damages, N-Status, proline, biometric parameters, drought stress

1 Einleitung

In Zusammenhang mit dem anthropogenen Treibhauseffekt wird für das kommende Jahrhundert eine Erhöhung der Jahrestemperatur im globalen Mittel um $3 \pm 1,5$ °C angenommen (BRÜNIG 1990). Die Konsequenzen dieser globalen Temperaturerhöhung für das regionale Klima und das Wachstum der Vegetation werden derzeit noch kontrovers diskutiert (SCHOLZ 1993, MÖHREN u. KRAMER 1997). Neben einer regional unterschiedlichen Temperaturerhöhung werden eine veränderte Niederschlagsverteilung mit längeren Trockenperioden im Sommer und intensiven Niederschlagsereignissen im Herbst, eine Zunahme von Frostereignissen nach Phasen relativ warmen Wetters im Frühjahr, sowie eine Zunahme der Häufigkeit und Intensität von Sturmereignissen erwartet. FABIAN u. MENZEL (1998) nehmen in diesem Zusammenhang an, daß bei einer Temperaturerhöhung eine Verlängerung der jährlichen Wachstumsperiode, vor allem durch vorzeitigen Knospenaustrieb im Frühjahr, zu erwarten ist. MENZEL (1997) untersuchte mit Hilfe eines europaweit gültigen phänologischen Modells die Auswirkungen zukünftiger Klimaänderungen auf die Phänophasen der Vegetation und stellte einen Zusammenhang zwischen dem Beginn von Frühjahrsphasen (z. B. Knospenaustrieb, Blattentfaltung, Maitrieb) und Temperaturverläufen fest, konnte jedoch keinen Einfluß von Photoperiode und Großwetterlage ermitteln. Andererseits konnten finnische Arbeitsgruppen eine Beeinflussung des Knospenaustriebs durch unterschiedliche Lichtregime bei verschiedenen Baumarten nachweisen (PARTANEN et al. 1998, HAKKINEN et al. 1998). Trotz dieser unterschiedlichen Aussagen kann generell angenommen werden, daß eine verlängerte jährliche Wachstumsperiode eine verstärkte Biomasseproduktion nach sich zieht, wie sie an verschiedenen Standorten in Europa bereits zu verzeichnen ist (SPIECKER 1999). Eine erhöhte Biomasseproduktion dürfte auch eine erhöhte Transpirationsoberfläche zur Folge haben, die die Effekte der prognostizierten Sommertrockenheit noch verstärken dürfte. Für die Forstwirtschaft sind diese Klimaveränderungen von besonderem Interesse, da sie trotz der herrschenden Ungewißheit über die regionale Entwicklung von Jahresmitteltemperatur und Niederschlagsverteilung in die langfristigen Entscheidungen der Forstwirtschaft einbezogen werden müssen. Momentan werden hierfür zwei Handlungsstrategien diskutiert. Zum einen soll durch planmäßiges Einbringen verschiedener Baumarten und Herkünfte eine größere genetische Vielfalt in Waldbeständen erreicht werden (EBERT 1996); zum anderen soll eine genetische Vielfalt möglichst am Ort ihrer natürlichen Entstehung erhalten und nicht durch willkürliche Mischungen von Herkünften im Rahmen einer künstlichen Verjüngung erzielt werden (HEINSDORF 1999). Dabei ist allerdings unklar, inwieweit verschiedene Ökotypen der wichtigsten mitteleuropäischen Waldbaumarten an die prognostizierten zukünftigen Klimabedingungen bereits angepaßt sind. Bei der Buche, der einerseits eine zunehmende Bedeutung in der deutschen Forstwirtschaft zukommt (ANONYMOS 1996), die aber andererseits als Trockenstreß-sensitiv gilt (KOZŁOWSKI et al. 1991), ist die Kenntnis herkunftsspezifischer Unterschiede in der Trockenstreßtoleranz deshalb von besonderem Interesse.

Ziel der vorliegenden Untersuchung war es zu überprüfen, ob Ökotypen der Buche aus verschiedenen Regionen und damit unterschiedlichen Klima- und Standortbedingungen sich in ihrer Trockenstreß-Sensitivität unterscheiden. Zum anderen sollte geklärt werden, ob Trockenstreß durch Wasserausschluß bei Buchen durch Akkumulation von Prolin in den Blättern kompensiert werden kann.

2 Material und Methoden

2.1 Versuchsfläche

Die Freilanduntersuchungen wurden am Standort „Conventwald“ durchgeführt, der am Westabfall des Mittleren Schwarzwaldes (700–860 m ü. N.N.) in Südexposition, ca. 10 km nordöstlich von Freiburg i. Br. bei Eschbach im Wuchsbezirk Mittlerer Schwarzwald (3/09) liegt. Es handelt sich um einen montanen Bu-, Ta(Fi)-Wald im Alter von ca. 160 bis 190 Jahren mit einer mittleren Jahrestemperatur von 6,6 °C und einem Niederschlag von ca. 1400 mm/a. Der Altbestand stockt auf einer tiefgründig, mäßig versauerten Braunerde (pH 4,4–4,9), deren Ausgangssubstrat sich aus dunklen Paragneisen zusammensetzt. Der Feinboden besteht aus grusigen Lehmen mit Grobskelettanteilen von 30–60 Vol.% (v. WILPERT u. MIES 1995). Aufgrund des hohen Skelettanteils weist der Boden eine gute Homogenität und Durchlässigkeit auf. Trockenstresssituationen aufgrund der guten Durchlässigkeit des Bodens treten 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 et al. 1996).

2.2 Pflanzenmaterial und Methodischer Ansatz

Auf der Versuchsfläche im „Conventwald“ wurden im Frühjahr 1996 unter dem lockeren Buchen-Altbestand 5 Ökotypen der Buche 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. Die Ökotypen stammten aus folgenden Regionen Baden Württembergs: Zwiefalten (WG Schwäbische Alb), Ravensburg und Überlingen (WG Südwestdeutsches Alpenvorland), Forbach und Conventwald (WG Schwarzwald) (Tab. 1). Die vier erstgenannten Ökotypen stammten aus dem Genressourcenprogramm des Landes Baden-Württemberg. Das geprüfte Saatgut wurde von mindestens 20 repräsentativen Bäumen eines Bestandes gesammelt und in einer Pflanzschule in Emmendingen angezogen. Der fünfte Ökotyp entspricht dem vorhandenem Bestand der Versuchsfläche „Conventwald“. Es wurden Pflanzen aus der reichlich vorhandenen Naturverjüngung verpflanzt, um die Ausgangsbedingungen gleich zu gestalten.

Nach einer einjährigen Anwuchsperiode wurde 1997 eine Trockenperiode von drei Monaten (Juli–Oktober) mit Hilfe von drei parzellenbezogenen Kleindächern auf einem Teil der Versuchsfläche künstlich induziert. Die Behandlungsfächen wurden mit einer UV-transparenten Folie (BP Chemicals Pas Tec GmbH, Pfullingen, Deutschland) in 1,5 bis 2 m Höhe überspannt, die auf Kanthölzern (Kantenlänge 7 cm) aufgezogen wurden (VOLKMER u. RENNENBERG 1997).

Über die gesamte Vegetationsperiode wurden Wachstumsparameter (Gesamthöhe, Stammdurchmesser und Terminaltrieblänge) bei allen Ökotypen und der jeweiligen Behandlung an sieben gekennzeichneten Pflanzen gemessen. Bis zum Abschluß des Terminaltriebwachstums erfolgten die Messungen zunächst zweimal wöchentlich, anschließend wurden die Meßintervalle auf eine, zum Ende der Trockenperiode auf zwei Wochen verlängert. Am Ende der Trockenperiode erfolgte die Ernte. Es wurden pro Ökotyp und Behandlung an Blättern von je sechs Pflanzen stressphysiologische Parameter gemessen.

2.3 Untersuchte Parameter

„Pre-dawn“ Wasserpotential

Die Bestimmung des Wasserpotentials erfolgte mit der Druckbombentechnik nach SCHOLLANDER et al. (1965). Hierzu wurde ein intakter Zweig in ein Druckgefäß mit Hilfe einer Silikondichtung eingespannt, so daß die Schnittstelle nach außen ragte und mit einer Lupe beobachtet werden konnte. Zuvor wurde die Rinde an der Schnittstelle auf einer Länge

Table 1. Standorts- und Klimadaten der Herkünfte der eingesetzten Ökotypen der Buche (Die Daten wurden von der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt, Baden-Württemberg zur Verfügung gestellt).

Table 1. Datas of habitat and climate of different ecotypes of beech.

Ökotyp	Conventwald	Überlingen	Ravensburg	Forbach	Zwiefalten
Wald-eigentümer	Land Baden-Württemberg	Spitalwald Überlingen	Land Baden-Württemberg	Land Baden-Württemberg	Land Baden-Württemberg
Wuchsgebiet/-bezirk	Mittlerer Schwarzwald (3/09) ¹	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, tils. Braune Rendzina

¹ Wuchsgebietsnummer in der Karte der Regionalen Gliederung von Baden-Württemberg.

von 1,5 cm entfernt. Der Druck in der Kammer wurde langsam durch Einleiten von Stickstoff 5.0 erhöht, bis Xylemwasser an der Schnittfläche erschien.

Wassergehalt

Der Wassergehalt der Blätter wurde gravimetrisch ermittelt, indem pro Ökotyp und Behandlung zunächst das Frischgewicht je eines Blattes pro Pflanze zum Zeitpunkt der Ernte gemessen wurde. Die Blätter wurden bei 95 °C für 76 h bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und die Differenz von Frischgewicht zu Trockengewicht bezogen auf die Frischmasse ermittelt.

Malondialdehyd-Konzentration

Die Konzentration von Malondialdehyd in Blättern wurde nach der Methode von PEEVER u. HIGGINS (1989) mit Hilfe von Thiobarbitursäure bestimmt. Das gefrorene Blattmaterial wurde hierzu unter flüssigem Stickstoff homogenisiert. Zur Extraktion von Malondialdehyd wurde ein Aliquot von 100 mg in 2 ml Reaktionsgefäße überführt, mit 1,5 ml 0,1 M Tris/HCl-Puffer mit 2 % Triton X-100 versetzt, für 10 Min. bei 4 °C im Dunkeln geschüttelt und anschließend bei 4 °C für weitere 10 Min. zentrifugiert. Von jeder Probe wurden je drei Ansätze zu 100 µl, 200 µl und 300 µl in 2 ml Reaktionsgefäße pipetiert und mit der Reaktionslösung aus 20 % (v/v) Trichloressigsäure und 0,5 % (v/v) Thiobarbitursäure auf ein Endvolumen von 1 ml aufgefüllt. 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 gemessen. Als Referenz wurde der Elutionspuffer verwendet (0,1 M Tris/HCl-Puffer und 2 % Triton X-100). Die gemessenen Malondialdehyd-Konzentrationen wurden auf das bei der Extraktion eingesetzte Frischgewicht bezogen.

Elektrolytleitfähigkeit

Die Elektrolytleitfähigkeit von Blattscheiben wurde nach der Methode von SCHWANZ (1997) bestimmt. Dazu wurden mit einem Korkbohrer 15 Blattscheiben (\varnothing 7 mm) aus Blättern der Versuchspflanzen ausgestochen und in 30 ml dest. Wasser, dessen Grundleitfähigkeit (G_0) vorher mit einem Leitwertmeßgerät (GLM 020 A, Greisinger electronic, Regenstrief, Deutschland) bestimmt wurde, „upside-up“ gelegt. Über einen Zeitraum von ca. 20 Stunden wurden mindestens 6 Leitfähigkeitsmessungen in der Inkubationslösung durchgeführt. Aus diesen Messungen wurde die Rate der Zunahme der Leitfähigkeit mittels linearer Regression errechnet und auf einen Zeitraum von 12 Stunden bezogen. Um die maximale Leitfähigkeit zu ermitteln, wurden die Blattscheiben eine Stunde bei 95 °C gekocht und nach Abkühlung auf Zimmertemperatur die „maximale Leitfähigkeit“ in der Inkubationslösung gemessen. Zur Ermittlung der relativen Leitfähigkeit wurde die Elektrolytleitfähigkeit der Blattscheiben zur maximalen Leitfähigkeit in Beziehung gesetzt.

Extraktion und Analyse von Prolin

Für die Extraktion von Prolin aus Gewebeproben wurde eine modifizierte Methode nach WINTER et al. (1992), verändert nach GESSLER et al. (1998) angewandt. Ca. 200–250 mg Blattmaterial wurden dazu unter flüssigem Stickstoff gemörsert. Ein Aliquot des tiefgefrorenen Pulvers von 100 mg wurde mit einem Gemisch aus 200 μ l HEPES Puffer (20 mM HEPES, 5 mM EGTA, 10 mM 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 μ l demineralisiertem Wasser ausgeschüttelt. Nach einer Zentrifugation von 5 Min. bei 4 °C und 14000 rpm wurden die wässrigen Überstände abpipetiert und in 2 ml Eppendorfgefäße überführt, das Pellet wurde verworfen. Anschließend wurden die wässrigen Phasen nochmals für 10 Min. bei 4 °C zentrifugiert und in einer Gefriertrocknungsanlage (ALPHA 2-4, Christ, Osterode) innerhalb von 4 Tagen vollständig getrocknet.

Das gefriergetrocknete Blattmaterial wurde in 500 μ l Lithiumcitratpuffer (pH 2,2; 0,2 M) aufgenommen und auf pH 2,2–2,5 mit 1 M HCl eingestellt. Nach 10 min. Zentrifugation bei 4 °C und 14 000 rpm wurden die Überstände mit Hilfe von Aminosäureanalysatoren der Typen Biochrom bzw. Alpha Plus (Pharmacia, Freiburg) analysiert (GESSLER et al. 1998).

Statistische Auswertung

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

Signifikante Unterschiede der Mittelwerte zweier unabhängiger Stichproben wurden mit dem Studentschen 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 Ergebnisse

3.1 Wachstumsparameter

Messungen der Terminaltrieblängen zeigten, daß bei Kontrolle und Behandlungsvariante der erste Wuchs im Mai begann und ab Juni stagnierte. Eine zweite Wuchperiode fand im August bei allen Ökotypen auf der Kontrollfläche statt (Abb. 1A), wurde bei den Ökotypen, die auf den Behandlungsflächen Trockenstreß ausgesetzt waren, jedoch nicht beobachtet (Abb. 1B). Die für die Buche typische Wuchsverteilung mit einer ersten Wachstumsphase zu Beginn der Vegetationsperiode und einer zweiten im Spätsommer wurde

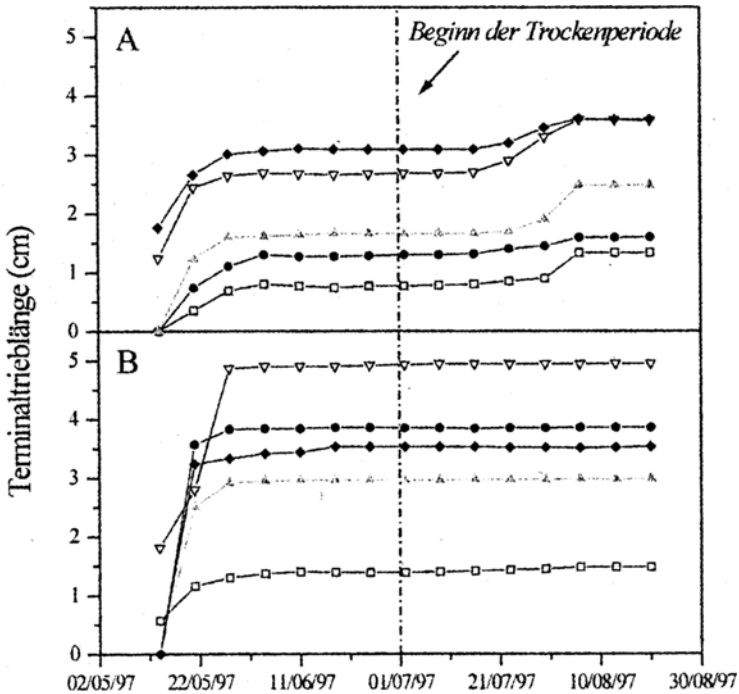


Abb. 1. Wachstum des Terminaltriebes von Ökotypen der Buche (A: Kontrollfläche; B: Behandlungsflächen). Über die gesamte Vegetationsperiode wurden Wachstumsparameter bei allen Ökotypen und der jeweiligen Behandlung gemessen. Bis zum Abschluß des Terminaltriebwachstums erfolgten die Messungen zunächst zweimal wöchentlich, anschließend wurden die Meßintervalle auf eine, zum Ende der Trockenperiode auf zwei Wochen verlängert. Conventwald \square , Forbach \blacktriangle , Ravensburg \bullet , Überlingen \blacklozenge , Zwiefalten ∇ . Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von je sieben Versuchspflanzen. Der durchschnittliche Standardfehler (SE) betrug bei den einzelnen Ökotypen auf der Kontrollfläche 0,14 % (Conventwald), 0,80 % (Forbach), 0,53 % (Ravensburg), 0,44 % (Überlingen), 1,05 % (Zwiefalten) und auf den Behandlungsflächen 0,14 % (Conventwald), 1,76 % (Forbach), 1,17 % (Ravensburg), 1,25 % (Überlingen), 1,23 % (Zwiefalten).

Fig. 1. Growth of the terminal branch of ecotypes of beech trees (A: control site; B: experimental site).

somit durch den Wasserausschluß gestört. Für die Gesamthöhe und den Stammdurchmesser wurde kein signifikanter Unterschied zwischen den Pflanzen auf den überdachten Behandlungsflächen und der Kontrollfläche festgestellt.

3.2 Streßphysiologische Parameter

Ausmaß des Trockenstresses

Zum Zeitpunkt der Ernte lag das Wasserpotential der Pflanzen auf der Kontrollfläche im Mittel bei $-1,18 \pm 0,24$ MPa. Auf den Behandlungsflächen war das mittlere Wasserpotential aller Ökotypen mit $-1,96 \pm 0,35$ MPa deutlich niedriger. Dabei waren die unter Wasserausschluß gemessenen „pre-dawn“-Wasserpotentiale 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 signifikant verschieden (Abb. 2).

In den Wassergehalten der Blätter konnte bei allen Ökotypen tendenziell niedrigere Werte unter Wasserausschluß nachgewiesen werden. Allerdings zeigten sich keine stati-

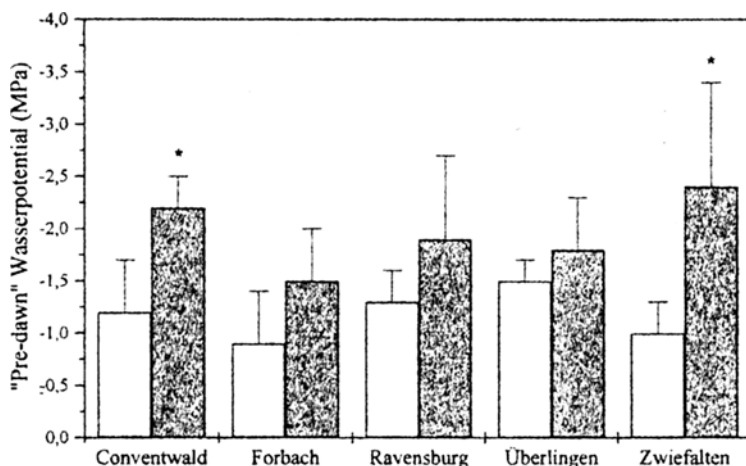


Abb. 2. „Pre-dawn“ Wasserpotential von Ökotypen der Buche (Kontrollfläche □; Behandlungsflächen ■). Nach einer dreimonatigen Trockenperiode von Juli bis Oktober wurde mit Hilfe der Druckbombentechnik nach SCHOLANDER et al. (1965) das „pre-dawn“ Wasserpotential gemessen. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von sechs Versuchspflanzen \pm SD zum Zeitpunkt der Ernte vom 9. 10. bis 12. 10. 97. Die Kennzeichnung * bezeichnet signifikante Unterschiede (ANOVA, Duncan-post-hoc-Test) bei $p \leq 0,05$.

Fig. 2. "Pre-dawn" waterpotential (SCHOLANDER et al. 1965) of different ecotypes of beech trees (□ control site; ■ experimental site).

stisch signifikanten Unterschiede. Der Wassergehalt lag auf der Kontrollfläche zwischen 54,6 % und 58,1 %, auf den Behandlungsflächen zwischen 51,6 % und 57,0 % (Tab. 2).

In der Prolin-Konzentration der Blätter wurde auf der Kontrollfläche zum Zeitpunkt der Ernte am Ende der Trockenperiode eine durchschnittliche Konzentration 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 Wasserausschluß, 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 wurde lediglich ein tendenzieller Anstieg in der Prolin-Konzentration auf den Behandlungsflächen beobachtet, der beim Ökotyp Ravensburg fehlte (Abb. 3).

Abschätzung von Membranschäden

Die Malondialdehyd-Konzentration der Blätter war bei allen Ökotypen auf den Behandlungsflächen tendenziell höher als auf der Kontrollfläche. Dieser Unterschied fiel bei den Ökotypen Ravensburg und Zwiefalten mit $4,18 \pm 0,82 \text{ nmol/gFG}$, bzw. $3,03 \pm 0,32 \text{ nmol/g}$ FG auf den Behandlungsflächen und

Tabelle 2. Wassergehalt (%/FG) der Blätter von Ökotypen der Buche. 5 Ökotypen wurden einer dreimonatigen Trockenperiode im Freiland ausgesetzt und der Wassergehalt der Blätter untersucht. 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 Versuchspflanzen \pm SD zum Zeitpunkt der Ernte vom 9. 10. bis 12. 10. 97. Signifikante Unterschiede wurden in keinem Fall beobachtet.

Table 2. Leaf water content (%/FG) of ecotypes of beech.

Ökotyp	VJ 1997	
	Kontrolle	Behandlung
Conventwald	$54,6 \pm 4,17$	$51,6 \pm 2,10$
Forbach	$58,1 \pm 2,51$	$57,0 \pm 2,89$
Ravensburg	$54,8 \pm 2,33$	$54,3 \pm 3,67$
Überlingen	$56,0 \pm 3,84$	$54,5 \pm 2,14$
Zwiefalten	$58,0 \pm 2,85$	$56,6 \pm 2,96$

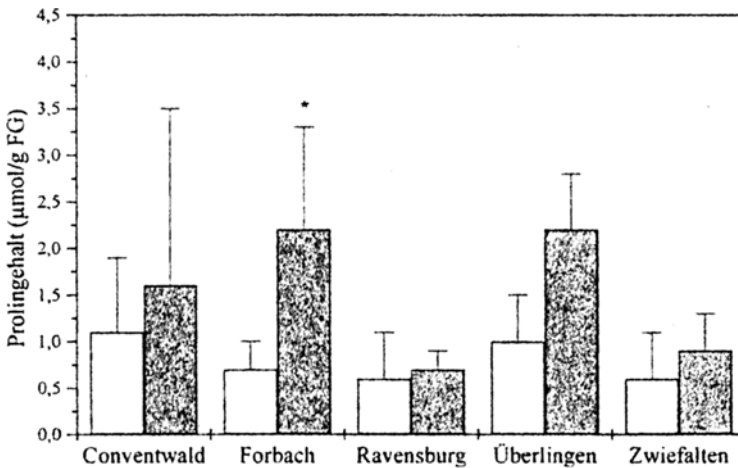


Abb. 3. Prolin Konzentration in Blättern von Ökotypen der Buche (Kontrollfläche □; Behandlungsflächen ■). Nach einer dreimonatigen künstlich induzierten Trockenperiode von Juli bis Oktober wurde das Blattmaterial geerntet, in Stickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei -85°C aufbewahrt. Das Pflanzenmaterial wurde homogenisiert und ein Aliquot in einem Gemisch aus HEPES-Puffer und Methanol/Chloroform extrahiert. Nach 30minütiger Inkubation auf Eis wurden die löslichen Aminoverbindungen zweimal mit demineralisiertem Wasser ausgeschüttelt. Die wässrigen Phasen wurden vereinigt, gefriergetrocknet und der Aminosäureanalytik zugeführt. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte \pm SD von 6 Pflanzen zum Zeitpunkt der Ernte vom 9. 10. bis 12. 10. 97. Die Kennzeichnung * bezeichnet signifikante Unterschiede (ANOVA, Duncan-post-hoc-Test) bei $p \leq 0,05$.

Fig. 3. Proline concentration in leaves of ecotypes of beech trees (□ control site; ■ experimental site).

$3,35 \pm 0,51$ nmol/gFG, bzw. $2,02 \pm 1,46$ nmol/gFG auf der Kontrollfläche besonders stark aus, war jedoch statistisch nicht signifikant (Tab. 3). Insgesamt wurden, unabhängig von den Ökotypen, bei den Versuchspflanzen 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) gefunden.

Die Messungen der Elektrolytleitfähigkeit von Blattscheiben ergaben unter Wasserausschluß generell höhere Werte als bei den Kontrollpflanzen. Bei den Ökotypen Conventwald (Behandlungsflächen: $5,50 \pm 1,41$ %; Kontrollfläche: $3,67 \pm 1,18$ %) und Zwiefalten (Behandlungsflächen: $4,16 \pm 1,89$ %; Kontrollfläche: $3,12 \pm 0,41$ %) fiel dieser Unterschied besonders deutlich aus, war aber aufgrund der großen Streuung der Werte nicht signifikant (Tab. 3).

4 Diskussion und Schlußfolgerung

Aus den hier vorgestellten Meßdaten können erste Schlüsse über die Auswirkungen von Trockenheit auf das Wachstumsverhalten verschiedener Ökotypen der Buche gezogen werden. Die Messung der biometrischen Parameter zeigten kaum Unterschiede im Höhen- und Dickenwachstum zwischen den trockengestreßten Pflanzen und den Kontrollpflanzen eines Ökotyps. Dabei muß jedoch beachtet werden, daß das Höhenwachstum wesentlich vom Klima des Vorjahres beeinflusst wird (ROLOFF 1988). Die Messungen im Untersuchungsjahr 1997 können deshalb keinen Aufschluß darüber geben, ob diese Wachstumsparameter von dem applizierten Trockenstreß beeinflusst wurden. Das Dickenwachstum wird dagegen weitgehend vom Klima desselben Jahres bestimmt. Allerdings war die erste Phase des Dickenwachstums zum Zeitpunkt des Dachbaus bereits abge-

Tabelle 3. Malondialdehyd Konzentration und Elektrolytleitfähigkeit der Blätter von Ökotypen der Buche. 5 Ökotypen der Buche wurden einer dreimonatigen Trockenperiode im Freiland ausgesetzt und verschiedene Streßparameter untersucht. Zur Bestimmung der Malondialdehyd Konzentration wurde Blattmaterial geerntet, vor Ort in flüssigem Stickstoff schockgefroren und bis zur Aufarbeitung bei -85°C gelagert. Die Malondialdehyd Konzentration in den Blättern wurde nach der Methode von PEEVER u. HIGGINS (1989) spektralphotometrisch bestimmt. Zur Erfassung der Elektrolytleitfähigkeit wurden mit einem Korkbohrer 15 Blattscheiben (Durchmesser 7 mm) aus Blättern der Versuchspflanzen ausgestochen, die Elektrolytleitfähigkeit wurde mit Hilfe eines Leitwertmeßgerätes über einen Zeitraum von 12 Stunden gemessen und zur maximalen Leitfähigkeit in Beziehung gesetzt. Signifikante Unterschiede wurden in keinem Fall beobachtet. Die dargestellten Ergebnisse sind Mittelwerte von sechs Versuchspflanzen \pm SD zum Zeitpunkt der Ernte vom 9. 10. bis 12. 10. 97.

Table 3. Concentration of malondialdehyde and the electrolyte conductance in the leaves of ecotypes of beech trees.

Ökotypen	Malondialdehyd-Konzentration (nmol/gFG)		Elektrolytleitfähigkeit (%)	
	Kontrolle	Behandlung	Kontrolle	Behandlung
Conventwald	2,83 \pm 0,19	3,28 \pm 0,31	3,67 \pm 1,18	5,50 \pm 1,41
Forbach	2,65 \pm 0,37	3,16 \pm 0,48	2,88 \pm 0,57	2,97 \pm 0,47
Ravensburg	3,35 \pm 0,51	4,18 \pm 0,82	3,46 \pm 1,04	3,99 \pm 1,20
Überlingen	3,13 \pm 0,25	3,40 \pm 0,62	3,79 \pm 1,90	4,11 \pm 2,14
Zwiefalten	2,02 \pm 1,46	3,03 \pm 0,32	3,12 \pm 0,41	4,16 \pm 1,89
Σ	2,79 \pm 0,55	3,41 \pm 0,51	3,33 \pm 0,93	4,04 \pm 1,16

schlossen, so daß die applizierte Trockenperiode zunächst ohne Einfluß auf das Dickenwachstum blieb. Der Terminaltriebzuwachs wurde dagegen von dem applizierten Trockenstress deutlich beeinflusst. Dies ist darauf zurückzuführen, daß der Wachstumsverlauf von Buchen dem „*Quercus*-Typ“ zuzuordnen ist. Bei diesem Typ wird das Längenwachstum des Sprosses nach dem Frühjahrsaustrieb im Mai unterbrochen und später durch eine oder mehrere Wuchsperioden fortgesetzt (LARCHER 1994). Der zweite Wuchs der Buche im Juli fiel in die künstlich induzierte Trockenperiode. Die Pflanzen, die auf den Behandlungsflächen Trockenheit ausgesetzt waren, stellten das Wachstum des Terminaltriebes ein und ihren Stoffwechsel damit anscheinend auf Erhaltungsreaktionen um (TESCHE 1995).

Die gemessenen streßphysiologischen Parameter geben Aufschluß über die Intensität der Wirkung des Wasserausschlusses bei den verschiedenen Ökotypen. Das „pre-dawn“ Wasserpotential auf der Kontrollfläche von $-1,18 \pm 0,24$ MPa liegt bereits in einem Bereich, bei dem man von einem geringen Trockenstress sprechen kann. Werden die drei überdachten Behandlungsflächen als Vergleich herangezogen, so zeigt sich, daß die Pflanzen mit einem Wasserpotential von $-1,96 \pm 0,35$ MPa deutlich größerem Trockenstress ausgesetzt waren. Davon waren die Ökotypen Conventwald und Zwiefalten mit Werten von bis zu $-2,4$ MPa besonders betroffen. Wobei bei der Interpretation der Ergebnisse des Ökotyps „Conventwald“ die schlechtere Ausgangsbedingung gegenüber den Ökotypen aus dem Genressourcenprogramm Baden-Württemberg mitberücksichtigt werden muß. Bei einem „pre-dawn“ Wasserpotential von $-0,9$ MPa wird bei einigen Pflanzen die Akkumulation von osmotisch wirksamen Substanzen gefördert (MATTIONI et al. 1997), um das osmotische Potential der Zellen zur Turgorerhaltung aktiv zu erhöhen. Dabei kann es sich um Zuckeralkohole wie Mannit, aber auch um Aminosäuren, wie z. B. Prolin handeln. Die Prolin-Gehalte in den Blättern zeigten bei dem Ökotyp Forbach eine signifikante und bei dem Ökotyp Überlingen eine sehr deutliche, aber statistisch nicht signifikante Erhöhung der Prolin-Konzentration der Blätter. Hierbei dürfte es sich um eine aktive Reaktion der Pflanze zur Kompensation von Trockenstress handeln, auch wenn der Wassergehalt der Blätter nicht signifikant erniedrigt war. Die Ökotypen Forbach und Überlingen zeigten

andererseits in allen untersuchten streßphysiologischen Parametern keine signifikanten Reaktion auf die applizierte Trockenheit.

Es kann deshalb angenommen werden, daß bei der Buche Regelmechanismen zur Anpassung an Trockenstreß existieren, die in verschiedenen Ökotypen unterschiedlich stark ausgeprägt sind.

Literatur

- ANONYMOS 1996: Fortseinrichtungstatistik der Landesforstverwaltung Baden-Württemberg.
- ASPINALL, D.; PALEG, L. G. 1981: Proline accumulation: physiological aspects. In: The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Eds.: Paleg, L.G., Aspinall, D. Sidney: Academic Press. S. 492.
- BRÜNIG, E. F., 1990: Forstwirtschaft und Klimaänderung. AFZ 11, 258-261.
- EBERT, H. P. 1996: Maßnahmen zur Steigerung der Umwelttoleranz von Waldbeständen AFZ/Der Wald 18, 1016-1018.
- FABIAN, P.; MENZEL, A. 1998: Wie sehen die Wälder von morgen aus – aus der Sicht eines Klimatologen. Forstw. Cbl. 117, 339-354.
- HEINSDORF, D. 1999: Land Brandenburg: Buchen- und Eichenanbau aus Sicht prognostizierter Klimaveränderung AFZ/Der Wald 11: 567-572.
- KOZŁOWSKI, T. T.; KRAMER, P. J.; PALLARDY, S. G. 1991: The physiological ecology of woody plants. San Diego, California: Academic press. S. 217-302.
- LARCHER, W. 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. 5., neubearb. Aufl. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer. S. 394.
- 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.
- 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.
- 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.
- POLLE, A.; RENNENBERG, H. 1993: Significance of antioxidants in plants adaption to environmental stress. In: Plant adaption to environmental stress. Eds.: MANSFIELD, T., FOWDEN, L., STODDART, F., London, UK.: James and James. S. 263-273.
- ROLOFF, A. 1988: Morphology of crown development of *Fagus sylvatica* L. (beech) in consideration of new modifications. II. Strategy of airspace conquest and modifications by environmental influences *Flora* 180, 297-339.
- 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.
- SPIEKER, H. 1999: Overview of recent growth trends in European forests *Water, Air and Soil Pollution* 116: 33-46.
- SCHWANZ, P. 1997: Einfluß von erhöhten CO₂-Konzentrationen und oxidativen Streß auf das antioxidative System verschiedener Baumspesies. Dissertation an der Fakultät für Chemie und Pharmazie. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. S. 201.
- SCHWANZ, P.; POLLE, A. 1998: Antioxidative systems, pigment and protein contents in leaves of adult mediterranean oak species (*Quercus pubescens* an *Q. ilex*) with lifetime exposure to elevated CO₂ *New Phytologist* 140, 411-423.
- TESCHE, M. 1995: Stress bei Pflanzen: Allgemeine und historische Aspekte. In: Schadwirkungen auf Pflanzen. Hrsg.: Hock, B., Elstner, E. F. Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum Akademischer Verlag. S. 418-426.
- WILPERT v. K.; MIES, E., 1995: The influence of stand and tree species on mineral cycling. In: EC Ecosystem Report 21. Eds.: Nilsson, L. D., Hüttl, R. F., Johansson, U. T., Mathy, P. S. 267-276.
- 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.
- VOLKMER, C.; RENNENBERG, H. 1997: Stresssensitivität von Ökotypen der Buche – unter sich ändernden Klimabedingungen *AFZ/Der Wald* 18, 1028–1030.
- 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.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Heinz Rennenberg, Dr. Carmen Schraml, Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie, Professur für Baumphysiologie, Am Flughafen 17, D-79085 Freiburg i. Br.