

Lehrstuhl für Forstbotanik

Die Ökophysiologie des Krankheitsbildes
Phytophthora-infizierter Stieleichen
an einem Altauen-Standort

Christian Olaf Heyne

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. Axel Göttlein

Prüfer der Dissertation: 1. Univ.-Prof. Dr. Rainer Matyssek
2. Univ.-Prof. Dr. Wolfgang Oßwald
3. Univ.-Prof. Dr. Dieter. J. von Willert
(Westfälische Wilhelms-Universität Münster)

Die Dissertation wurde am 14.02.2002 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 14.06.2002 angenommen

INHALTSVERZEICHNIS I
ABKÜRZUNGEN V
ABBILDUNGSVERZEICHNIS VI
TABELLENVERZEICHNIS XIII

1 EINLEITUNG – DIE LAUB-VERGILBUNG BEI EICHEN 1
1.1 Eichensterben – ein historischer Rückblick 1
1.2 Die Eichenvergilbung – eine Form des Eichensterbens 1
1.3 Die Gattung *Phytophthora* als möglicher Auslöser 2
1.4 Bisherige Befunde an mit *Phytophthora* infizierten Pflanzen – Stand des Wissens 3
 1.4.1 Wurzel- und Kronenzustand 3
 1.4.2 Nährstoffe 4
 1.4.3 Die Wirkung von Toxinen der Gattung *Phytophthora* 5
 1.4.4 Einwirkungen auf den CO₂-Gaswechsel 6
 1.4.5 Wassertransport und Transpiration 7
2 FORSCHUNGSFRAGEN 10
3 MATERIAL UND METHODEN 13
3.1 Untersuchungsgebiet 13
 3.1.1 Geographische Lage 13
 3.1.2 Klima 14
 3.1.3 Feuchte Depositionen 14
 3.1.4 Geologie 15
 3.1.5 Bodenwasserhaushalt 16
 3.1.5.1 Geschichtlicher Rückblick, Isareintiefung 16
 3.1.5.2 Grundwasserstände 17
 3.1.6 Boden 19
 3.1.6.1 Nährstoffverfügbarkeit im Boden 19
 3.1.7 Bestand 20
3.2 Methodisches Konzept 21
3.3 Statistik 22
3.4 Auswahl der Untersuchungsbäume 23
 3.4.1 Klassifikation der Blattfarben 23
 3.4.2 Systematische Einordnung 24
 3.4.3 Phytopathologische Beobachtungen 26
3.5 Zeitplan und Beprobungsschema 26
3.6 Untersuchungen zur Phänologie und Morphologie 28
 3.6.1 Synphänologischer Kalender von Holzgewächsen in der Erlau 28
 3.6.2 Symptomentwicklung im Jahresgang 28
 3.6.3 Zweigabsprünge 28
 3.6.4 Erfassung der Stomatadichte 28
 3.6.5 Ultrastruktur der Mesophyllzellen 29
 3.6.6 Keimfähigkeit 29
3.7 Untersuchungen zur Biomasse 30

3.7.1 Knospengewicht	30
3.7.2 Johannistrieb	30
3.7.3 Anzahl der Verzweigungen	30
3.7.4 Fruchtansatz pro Zweig	30
3.7.5 Spezifische Blattfläche.....	30
3.7.6 Bestimmung der gesamten Blattfläche der Bäume D und E	31
3.7.7 Jahrringanalyse	33
3.7.8 Dickenzuwachs der Stämme	33
3.8 ökophysiologische Messungen	34
3.8.1 Xylemflussmessungen	34
3.8.1.1 Ermittlung der leitenden Querschnittsfläche des Xylems.....	34
3.8.1.2 Messaufbau und Berechnungsformeln	34
3.8.2 Tagessummen der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) auf Laub ..	35
3.8.3 Isotopenverhältnis von Kohlenstoff in der Cellulose des Stammes.....	36
3.8.4 Gaswechseluntersuchungen.....	38
3.8.4.1 Geräte	38
3.8.4.2 Messprogramm	38
3.8.4.3 Gaswechselgrößen	39
3.8.4.4 Begriffsdefinition und Anmerkung zu den Berechnungsformeln	39
3.8.5 Wasserpotential	40
3.8.6 Chlorophyll-Fluoreszenzmessung.....	40
3.8.6.1 Messanordnung	42
3.9 Biochemische Untersuchungen der Blattinhaltsstoffe	43
3.9.1 Probennahme	43
3.9.2 Stärke und Zucker	44
3.9.2.1 Extraktion von niedermolekularen Kohlenhydraten sowie wasser- und alkohollöslichen Substanzen	44
3.9.2.2 Abbau der Stärke zu Glucose.....	45
3.9.2.3 Bewertung der Hemmfaktoren bei der enzymatischen Spaltung von Stärke.....	46
3.9.2.4 Bestimmung der Zucker	46
3.9.2.5 Bewertung der Extraktion und Aufstockungsversuch für nieder- molekulare Kohlenhydrate.....	46
3.9.2.6 Vergleich der Präparationsmethoden Stickstoff/Gefriertrocknung (SG) und Mikrowelle/Trockenschrank (MO) bei den Zuckern und der Stärke	47
3.9.3 Bestimmung der Chlorophyll- und Gesamtcarotinoidgehalte in Eichenblättern.....	48
3.9.3.1 Vergleich der Präparationsmethoden Stickstoff/Gefriertrocknung (SG) und Mikrowelle/Trockenschrank (MO) bei den Pigmenten.....	50
3.9.4 C/N-Verhältnis und Konzentration der Nährstoffe	51
4 ERGEBNISSE	52
4.1 Phänologische Charakterisierung	52
4.1.1 Synphänologischer Kalender	52
4.1.2 Symptomentwicklung im Jahresgang.....	54
4.1.3 Vergleich Phänologie mit Wurzelzustand und Fund von <i>Phytophthora</i>	56
4.1.4 Gesamtblattfläche	58
4.1.5 Keimungsversuch	59

4.2 Untersuchungen der Nährstoffe im Blatt.....	59
4.2.1 C/N-Verhältnis	59
4.2.2 Nährstoffkonzentrationen.....	62
4.3 Untersuchungen des Wasserhaushalts	65
4.3.1 Saftfluss.....	65
4.3.2 Blatt-Wasserpotential.....	71
4.3.3 Konzentration löslicher Substanzen.....	74
4.3.4 Dynamik von Saftfluss, Wasserpotential, Transpiration und VPD im Tagesgang.....	75
4.4 Untersuchungen zum Gaswechsel	77
4.4.1 Spezifische Blattfläche.....	77
4.4.2 Pigmentkonzentration	79
4.4.2.1 Einzelbaumvergleich	79
4.4.2.2 Jahresgang.....	80
4.4.2.3 Akzessorische Pigmente.....	82
4.4.3 Summen der photosynthetisch aktiven Strahlung auf Zweige.....	84
4.4.4 Stomatadichte.....	85
4.4.5 Netto-CO ₂ -Assimilationsrate bei Lichtsättigung und 350 oder 1500 ppm CO ₂	86
4.4.6 Stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf und CO ₂ -Konzentration in den Mesophyll-Interzellularen	87
4.4.7 Wassernutzungseffizienz	90
4.4.8 Messungen unter Umgebungsbedingungen	91
4.5 Untersuchungen zur Lichtreaktion und CO₂-Fixierung.....	92
4.5.1 Dunkelatmung.....	92
4.5.2 Kompensationspunkte für Licht und CO ₂	93
4.5.3 Lichtnutzungseffizienz.....	94
4.5.4 Carboxylierungseffizienz.....	95
4.5.5 Chlorophyll-Fluoreszenz vom Photosystem II	97
4.5.6 Ultrastruktur der Mesophyllzellen.....	101
4.5.7 Konzentrationen der Kohlenhydrate in den Blättern.....	102
4.5.8 Stärkekonzentration in den Blättern	105
4.6 Erhebungen der Biomasse	108
4.6.1 Gewicht der Triebknospen	108
4.6.2 Fruchtansatz.....	109
4.6.3 Anzahl von Verzweigungen und Johannistrieben, deren Länge und ihre Belaubung	110
4.6.4 Stamm-Dickenwachstum im Jahresgang 1998 und 1999	112
4.6.5 Dickenzuwachs an Stamm und Ästen von Baum D	113
4.7 Dendrochronologische Analyse.....	114
4.7.1 Jahrringanalysen von Eichen.....	114
4.7.2 Jahrringuntersuchung von Fichten als Vergleich zu den Eichen	119
4.7.3 Verhältnis der stabilen Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$).....	120
5 DISKUSSION	122
5.1 Entsteht die Laubvergilbung durch Nährstoffmangel?.....	122
5.1.1 Die Nährstoffversorgung der Untersuchungsbäume	123
5.1.2 Phänologie der Blätter	124
5.1.3 Lichtgenuss und Vergilbung.....	125

5.1.4 Einfluss der Mykorrhizierung auf die Blattspiegelwerte	125
5.1.5 Nährstoffversorgung bei Infektion mit <i>Phytophthora</i>	126
5.2 Wird die Wasserversorgung durch Wurzelschädigung limitiert?	127
5.2.1 Ausgangssituation Wurzelschaden	127
5.2.2 Ökophysiologische Reaktionen.....	128
5.2.2.1 Blatt-Wasserpotential, Xylemfluss und stomatäre Leitfähigkeit	128
5.2.2.2 Blattflächenausdehnung.....	131
5.2.2.3 Osmotica und Wasserzustand im Blatt.....	131
5.2.2.3.1 Saccharose/Stärke-Quotient und Saccharosekonzentration ..	132
5.2.2.3.2 Cyclitole	132
5.2.2.3.3 Lösliche Substanzen.....	133
5.3 Verengen sich die Stomata als Reaktion auf limitierte Wasserversorgung?	133
5.4 Wird die Photosynthese durch Unterversorgung mit Kohlendioxid eingeschränkt?.....	135
5.5 Ist die Vergilbung Ausdruck von Photoinhibition?	137
5.5.1 $A_{\max 1500}$ und Lichtnutzungseffizienz.....	137
5.5.2 Chlorophyll-Fluoreszenz und akzessorische Pigmente.....	138
5.5.3 Ist die Vergilbung mit verfrühter Seneszenz verbunden?.....	140
5.5.4 Mögliche Wirkung von Toxinen.....	141
5.6 Wird die Dunkelreaktion in vergilbten Blättern beeinträchtigt?	142
5.7 Zeigen Bäume mit Kronenvergilbung Einbußen im Biomassezuwachs?..	143
5.7.1 Dickenwachstum im Jahresgang	143
5.7.2 Kohlenhydrate und Infektion	144
5.7.3 Biomassezuwachs in der Baumkrone.....	144
5.8 Wird die Laubfläche als Konsequenz des Feinwurzerverlustes verringert?	145
5.8.1 Die Beziehung zwischen leitender Stammquerschnittsfläche und Laubfläche – ein funktionaler Ansatz	146
5.8.2 Die Laubfläche der Untersuchungsbäume in der Vergangenheit.....	146
5.9 Markiert das Verhältnis stabiler Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$) den Beginn der ökophysiologischen Schädigung?	148
5.9.1 Dendrochronologie	148
5.9.2 Isotopenverhältnisse in Jahrringen	150
5.10 Die Rolle von Umweltfaktoren bei der beschriebenen Eichenerkrankung	152
5.11 Szenario des Krankheitsablaufs	154
5.12 Empfehlungen für die Praxis.....	156
6 ZUSAMMENFASSUNG	157
7 SUMMARY	162
LITERATURVERZEICHNIS	167
ANHANG.....	193
NACHWORT UND DANKSAGUNG.....	196

ABKÜRZUNGEN – ABBREVIATIONS

$A_{\max 350}$	Netto-CO ₂ -Assimilationsrate bei Starklicht von 1200 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und bei einer CO ₂ -Konzentration von 350 ppm	net CO ₂ assimilation rate at high light of 1200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and at a CO ₂ concentration of 350 ppm
$A_{\max 1500}$	Netto-CO ₂ -Assimilationsrate bei Starklicht von 1200 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und bei einer CO ₂ -Konzentration von 1500 ppm	net CO ₂ assimilation rate at high light of 1200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and at a CO ₂ concentration of 1500 ppm
c_a	CO ₂ -Konzentration der Außenluft	CO ₂ concentration outside of the leaf
CE	Carboxylierungseffizienz	carboxylation efficiency
c_i	CO ₂ -Konzentration in den Mesophyll Interzellularen	CO ₂ concentration in mesophyll intercellular spaces
$\delta^{13}\text{C}$	Verhältnis der Kohlenstoffisotope ¹² C und ¹³ C in Beziehung zum PDB-Kohlenstoff-Standard	Ratio of the carbon isotopes ¹² C and ¹³ C in relation to the PDB carbon standard
F_v/F_m	Potenzielle Quantenausbeute der Chlorophyll a Fluoreszenz von Photosystem II	Potential quantum yield of chlorophyll a fluorescence of photosystem II
$g_{\text{H}_2\text{O}}$	Stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf	stomatal conductance for water vapour
MEZ	Mitteleuropäische Zeit	Central European Time (CET)
n	(Proben-) Anzahl	number of samples
PAR	Photosynthetisch aktive Strahlung, Spektralbereich 400-700 nm	photosynthetic active radiation, spectral range 400-700 nm
ppm	Konzentrationsangabe (Teil pro Millionen Teile)	concentration (parts per million)
QY_{350}	Lichtnutzungseffizienz der Netto-CO ₂ -Assimilationsrate bei einer CO ₂ -Konzentration von 350 ppm	Quantum yield of net CO ₂ assimilation rate at a CO ₂ concentration of 350 ppm
QY_{1500}	Lichtnutzungseffizienz der Netto-CO ₂ -Assimilationsrate bei einer CO ₂ -Konzentration von 1500 ppm	Quantum yield of net CO ₂ assimilation rate at a CO ₂ concentration of 1500 ppm
SLA	Spezifische Blattfläche	specific leaf area
VPD	Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft	vapour pressure deficit of the air
WUE	Wassernutzungseffizienz	water use efficiency

Statistische Symbole – statistical symbols

*	signifikant, $p \leq 0.05$	significant, $p \leq 0.05$
**	hoch signifikant, $p \leq 0.01$	very significant, $p \leq 0.01$
***	höchst signifikant, $p \leq 0.001$	highly significant, $p \leq 0.001$
r^2	Bestimmtheitsmaß	coefficient of determination

ABBILDUNGSVERZEICHNIS – LIST OF FIGURES

In der vorliegenden Arbeit sind die Abbildungen und Tabellen in englisch gehalten, um nicht-deutschsprachigen Lesern die Verständlichkeit zu erleichtern; aus diesem Grund wurden die Legenden ebenfalls in englischer Sprache verfasst.

Fig. 1 (A) Map of Germany, (B) area of Munich and (C) region of Dingolfing-Landau (with the experimental site “Erlau” within the frame)

Fig. 2 Climatic data of the meteorological station “Metten”, 30 km south-east of Landau/Isar

Fig. 3 Meteorological parameters (one-week intervals) from 1998 through 1999 at the experimental site (precipitation as sum of 7 days; VPD, air temperature and global radiation as mean values of 7 days; LWF 2000, LWF 2001)

Fig. 4 Mean annual water table of the river Isar at Landau/Isar (above 333.6 metres a.s.l., indicated by a broken line) from 1900 through 1980 (from FfW, München, unpublished, redrawn).

Fig. 5 Ground water table in weekly and two-year intervals along a transect from (A) the river Isar, (B) a floodplain area (Kleegarten), (C) an old flood plain area (Wallersdorf) to (D) the edge of the tertiary hills (Haunersdorf); (ground level is indicated by a broken line)

Fig. 6 Overview of the methods applied to temporal scales and to scales of tree internal organisation

Fig. 7 Projected crown area of the study trees A, B, C, D, E, F, G, H, I, J and K (in A radius and directions are indicated with large letters)

Fig. 8 Correlation between leaf dry mass versus leaf area, the slope indicates the specific leaf area (SLA). Each diagram represents one measured branch

Fig. 9 Correlation between leaf dry weight of a twig versus twig cross-sectional area at twig base

Fig. 10 Correlation between leaf area calculated by leaf mass versus leaf area calculated by twig cross-sectional area. The slope of the graph represents the converting factor of the two methods

- Fig. 11 Installation to adjust light sensors horizontally. The sensor is mounted into a plastic cylinder
- Fig. 12 (A) Mean yield of extraction in per cent of total quantity of sucrose, glucose and fructose; (B) mean difference between sample and co-injected standards (n=8 each sugar species and experiment, data columns and bars represent mean values and standard deviations respectively)
- Fig. 13 Comparison of the sugar concentrations taken by the two preparation methods for sugar analysis 1.) freezing with liquid nitrogen and freeze-drying and 2.) denaturing by microwave and oven-drying (the analysis is the same in both cases; n=8 each leaf colour class, sugar species and preparation; data points and bars represent mean values and standard deviation respectively; stars represent levels of statistical significance: **= $p > 0.01$, ***= $p > 0.001$)
- Fig. 14 Comparison of two preparation methods for starch analysis (1. freezing with liquid nitrogen and freeze drying and 2. denaturing by microwave and oven-drying; the method of analysis is the same in both cases; arrangement is the same as in Fig. 13)
- Fig. 15 Comparison of two preparation methods for analysis of (A) chlorophyll and (B) carotene (1. freezing with liquid nitrogen and freeze drying and 2. denaturing by microwave and oven-drying; the method of analysis is the same in both cases; n=5 each leaf colour class and preparation, each data point represents one measurement)
- Fig. 16 (A) Phenological calendar during 1999 of early and late flushing oak trees and another 20 woody plants with 2 to 3 individuals each at the experimental site 'Erlau'
- Fig. 17 Phenological calendar during 1999 of tree D with the leaf colour classes green, yellowish and yellow
- Fig. 18 Photographs of the study trees in summer 1999 (A) trees at the eastern part of the study site; (B) branch with yellow patchiness; (C) leaves of the colour classes green and yellow
- Fig. 19 Photographs of typical leaves of the leaf colour classes in summer 1999 (A) green; (B) yellowish and (C) yellow; (D) yellow leaf in detail (length of bars: 1 cm)
- Fig. 20 Foliage area given by exposition and the leaf colour classes of (A, B) tree D; (C, D) tree E
- Fig. 21 (A) Concentration of nitrogen, (B) concentration of carbon and (C) C/N ratio (n=5 leaves each leaf colour class, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations)
- Fig. 22 Box whisker plots of (A) nitrogen concentration, (B) carbon concentration and (C) C/N ratio (pooled data from each leaf colour class with n=25 for

green, n=15 for yellowish and n=10 for yellow leaves; horizontal line indicates median, square is arithmetical mean, boxes are 25 and 75% percentiles, whiskers are 5 and 95% percentiles and dots are extremes)

- Fig. 23 Concentrations of (A) magnesium; (B) calcium; (C) zinc and (D) boron in each tree/leaf colour class (n = 5; Data columns and bars represent mean and standard deviation respectively; entire lines: lower limit of sufficient nutrient supply after Bergmann (1993); broken line: mean value of oak trees of six Bavarian climate stations (LWF 1995)
- Fig. 24 Concentrations of (A) phosphorous; (B) sulfur; (C) copper and (D) aluminium in each tree/leaf colour class (same arrangement as in Fig. 23)
- Fig. 25 Concentrations of (A) manganese; (B) iron and (C) potassium in each tree/leaf colour class (same arrangement as in Fig. 23)
- Fig. 26 (A) Global radiation and VPD during the study period; (B) Xylem sap flow rates per unit of leaf area of the stem and of two major branches with green and with yellow foliage of tree D respectively; (C) Total daily flow through the stem and two major branches with green and with yellow foliage respectively
- Fig. 27 Daily sums of xylem sap flow per unit of leaf area during the vegetation period of 1999
- Fig. 28 Ratio of xylem sap flow through tree D versus VPD during a stable warm weather period in summer (A) seven days, from July 17 through 23, 1999, (B) one day, July 19
- Fig. 29 (A) Global radiation, VPD, air temperature and wind velocity and (B) Xylem sap flow rates per unit of leaf area through the stem and two major branches with green and with yellow foliage of tree D during August, 23-26, 1999
- Fig. 30 (A) Global radiation, VPD, air temperature and wind velocity during the years 1998 and 1999; (B) Xylem sap flow rates per unit of leaf area through the stem and two major branches with green and with yellow foliage respectively, of tree D
- Fig. 31 Xylem sap flow through stems of trees with green foliage only (trees E and B) and of trees with yellow and green foliage (trees H and D) during the period as described in Fig. 26
- Fig. 32 Leaf water potential at predawn of each tree and leaf colour combination in (A) a period of warm and humid weather, July 6, 1999; (B and C) periods of warm and dry weather August 12 and September 2, 1998, respectively (n=4, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)
- Fig. 33 Diurnal course of leaf water potential in branches with green or yellow foliage in the tree individual D on August 4, 1999 (n=4, data columns and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively, the

asterisk indicates the statistical significant difference ($p < 0.05$) by means of Mann-Whitney test)

- Fig. 34 Leaf water potential in leaves of the colour classes green, yellowish and yellow in the tree individual D early (5 to 6 hrs.) and late in the morning (9 to 10 hrs. Central European time) in July and August, 1999 ($n=4$, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 35 Total concentration of substances which are soluble in water and alcohol, see text ($n=3-6$ in spring and $n=4$ in summer; data columns and bars represent mean values and one-sided standard deviations, respectively)
- Fig. 36 Meteorological parameter and water relations of the stem, a green and a yellow branch of tree D during a summer day (August 24., 1999). (A) meteorological parameter from the Landau/Isar field station of the LWF; (B) xylems sap flow per unit of leaf area as mean of two measurements each; (C) leaf water potential and (D) stomatal conductance for water vapour (g_{H_2O} ; in C and D each data point represents one measurement)
- Fig. 37 Specific leaf area (SLA) of all tree/leaf colour classes ($n=4-11$; data columns and bars represent mean values and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 38 Leaf mass versus leaf area of each tree/leaf colour class ($n=4-11$; data points and bars represent mean values and two-sided standard deviations respectively)
- Fig. 39 Concentration of chlorophyll *a* + *b* of each tree-colour class (A) per unit of leaf dry mass (B) and per unit of leaf area ($n=6-8$, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 40 Annual courses of the year 1999: (A) total chlorophyll and (B) total carotenes ($n=10-20$, data points and bars represent means and two-sided standard deviations respectively)
- Fig. 41 Annual courses of the year 1999 (A) of the ratio of total carotenes versus total chlorophyll and (B) ratio of chlorophyll *a* versus chlorophyll *b* ($n=10-20$, data points and bars represent means and two-sided standard deviations respectively)
- Fig. 42 Ratio of (A) concentrations of xanthophylls per unit of leaf dry mass and (B) ratio of xanthophylls versus total chlorophyll (in molecular fractions; $n=5$; leaves of tree D only, A=anteraxanthine, L=lutein, N=neoxanthine, V=violaxanthine, Z=zeaxanthine; data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)
- Fig. 43 Ratio of (A) concentrations of carotene β versus total chlorophyll; (B) ratio of the concentrations of chlorophyll *a* versus chlorophyll *b* (tree D only, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

Fig. 44 Daily sums of photosynthetic active radiation (PAR) as mean of seven to ten days and two light sensors of each leaf colour class (data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)

Fig. 45 Number of stomata per square millimetre (n=3; data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)

Fig. 46 Mean net CO₂ assimilation rate at saturating light during summer 1999 and in relation to the total chlorophyll concentration per unit leaf area of each tree/leaf colour class; at ambient CO₂ concentrations of (A) 350 ppm and (B) 1500 ppm (in (A) n=3-8; in (B) n=2-5; data points and bars represent means and two-sided standard deviations respectively)

Fig. 47 Net CO₂ assimilation rate at saturating light and 350 ppm CO₂ in relation to (A) stomatal conductance for water vapour and to (B) CO₂ concentration in mesophyll intercellular spaces (each data point represents one measurement, symbols of tree/leaf colour classes as in Fig. 46)

Fig. 48 Mean net CO₂ assimilation rate at saturating light and at 350 ppm CO₂ in relation to the CO₂ concentration in mesophyll intercellular spaces during the annual course of 1999 (A) spring; (B) summer; (C) late summer (n=2-6, data points and bars represent means and two-sided standard deviation respectively)

Fig. 49 Stomatal conductance in relation to low light in the leaf colour classes green, yellowish and yellow of tree D (n=2-5)

Fig. 50 Net CO₂ assimilation rate at saturating light and at 1500 ppm CO₂ in relation to (A) stomatal conductance for water vapour and (B) CO₂ concentration in mesophyll intercellular spaces (each data point represents one measurement, symbols of tree/leaf colour classes as in Fig. 46)

Fig. 51 Net CO₂ assimilation rate at saturating light and at saturating or ambient CO₂ concentration versus transpiration rate in summer 1999. The slope indicates the water use efficiency (WUE; each data point represents one measurement, symbols of tree/leaf colour classes as in Fig. 46)

Fig. 52 Daily courses from green and yellow leaves of tree D in summer 1999 under given ambient light conditions: (A) net CO₂ assimilation rate, (B) CO₂ concentration in mesophyll intercellular spaces (each data point represents one measurement)

Fig. 53 Mean dark respiration rate during night of the leaf colour classes green and yellow of the trees D and H each (n=3-5; June 5., 1999; data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)

Fig. 54 (A) Mean dark respiration rate at 350 ppm CO₂ measured during day time after 10 minutes adaptation to darkness (n=2-10), (B) mean light compensation point at 1500 ppm CO₂ (n=4-9, calculated from light response curves); (C) mean CO₂ compensation point at saturating light conditions

(n=1-3, calculated from CO₂ response curves; data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)

Fig. 55 Mean quantum yield of net CO₂ assimilation of the tree/leaf colour classes versus chlorophyll concentration per unit of leaf area and (A) at ambient CO₂ concentration of 350 ppm and (B) at saturating CO₂ concentration of 1500 ppm (n=2-4; pooled data for each tree/leaf colour class; data points and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively; symbols of tree/leaf classes as in Fig. 46)

Fig. 56 Annual course of quantum yield of net CO₂ assimilation at ambient CO₂ concentration, data of the same leaf colour classes of the trees D and H were pooled (n=2-4, data points and bars represent means and two-sided standard deviations respectively; for graphical reasons data points of the same sampling time are given side by side)

Fig. 57 Carboxylation efficiency of the tree/leaf colour classes versus chlorophyll concentration per unit of leaf area in summer 1999 (each data point represents one measurement; symbols of tree/leaf colour classes as in Fig. 46)

Fig. 58 Annual course of carboxylation efficiency, data of the same leaf colour classes of the trees D and H (E only in summer) were pooled (n=2-4, data points and bars represent means and two-sided standard deviations respectively; for graphical reasons data points of the same sampling time are given side by side)

Fig. 59 Potential quantum yield (F_v/F_m) at predawn of green leaves of all study trees (n=12, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)

Fig. 60 Annual course of the potential quantum yield (F_v/F_m) at predawn of green and yellow leaves of tree D (n=12, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations)

Fig. 61 Effective quantum yield of rapid light curves of green and yellow leaves, being adapted to high or low light (each data point represents one measurement, leaves of tree D only)

Fig. 62 Potential and effective quantum yields of rapid light curves of green, yellowish and yellow leaves of tree D, being adapted to (A) darkness for eight hours; (B) low light of 200 $\mu\text{mol Photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for two hours and (C) high light of 1000 $\mu\text{mol Photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for two hours (leaves of tree D only, n=12, data points and bars represent means and two sided standard deviations, respectively)

Fig. 63 Non-photochemical quenching (NPQ) of the leaf colour classes green, yellowish and yellow which have been adapted to low and high light as described in Fig. 62 (tree D only, n=12, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)

- Fig. 64 Photographs by transmission electron microscopy, chloroplasts in total and in detail (A, B) a green leaf, (C, D) an autumnal leaf which had been green before and (E, F) a symptomatic yellow leaf (arrows show membranes and grana, the length of the bar is 0.5 μm)
- Fig. 65 Concentrations of sucrose, glucose, fructose, scyllo-inositol and quercitol of green, yellowish and yellow leaves in autumn 1998, detected by means of gas chromatography (n=7 in green and yellowish leaves and n=4 in yellow leaves; data columns and bars represent medians and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 66 Concentrations of sucrose in spring, summer and autumn 1999 for each tree and leaf-colour class (n=5-6; data columns and bars represent medians and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 67 Concentrations of glucose in spring, summer and autumn 1999 for each tree and leaf-colour class (n=5-6; data columns and bars represent medians and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 68 Concentrations of fructose in spring, summer and autumn 1999 for each tree and leaf-colour class (arrangement as in Fig. 67)
- Fig. 69 Concentrations of starch in units of glucose, of all tree/leaf colour classes in spring, summer and autumn of 1999 (n=4; data columns and bars represent median and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 70 Concentrations of starch in units of glucose of green, yellowish, and yellow leaves in (A) spring, (B) summer and (C) autumn 1999 (n=10-12, box whisker plots: horizontal line indicates median, square is arithmetical mean, box are 25 and 75% percentiles, whisker are 5 and 95% percentiles and dots are extremes)
- Fig. 71 Ratio of sucrose concentration versus starch concentration, in units of glucose for all tree/leaf colour classes in spring, summer and autumn 1999 (n=4-7, data columns and bars represent medians and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 72 Mean dry mass of buds in spring 1999 as related to the colour of the previous-year leaf bud and the time of bud break (n=20, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 73 Mean number of acorns in autumn 1999 from the terminal section of 60 lateral twigs each as related to the leaf colour of the branch (n=4, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 74 (A) Mean numbers of lateral twigs along 40 cm of main axes; (B) Mean numbers of second-flush twigs along 40 cm main axes (related to foliage colour of the branch; n=6, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)

- Fig. 75 (A) Mean length of second-flush twigs along 40 cm of main axes; (B) Mean of number of leaves of second-flush twigs of (A). (related to foliage colour class of the branch; n=6, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations respectively)
- Fig. 76 Time course of radial growth at 1.3 m height during the growing seasons of 1998 and 1999. Each line represents one tree individual, solid lines giving trees with only green and broken lines those with partially yellow foliage (I and IV are social classes after Kraft, in this case applied to trees at the edge of the stand: I=1st class (dominant) and IV=4rd class (suppressed))
- Fig. 77 Mean increment of annual ring growth of the stem of tree D during the last 20 years (with expositions West, North, East and South) and of two branches with green or yellow foliage respectively (with expositions West and East)
- Fig. 78 Annual stem increment in ring width of oak trees with green foliage only or trees carrying both yellow and green patches of leaves: (A) each line represents one tree individual (being the mean of four tree lines (of North, East, South and West); the beginning of the bar coincides with the first reports of leaf yellowing in the stand), (B) mean annual increment per group of trees (n=4 trees each group)
- Fig. 79 Mean annual stem increment of all study trees and (A) precipitation sums of the years and (B) groundwater level (study trees n=8, arrows indicate potential relationships between meteorological factors and annual ring growth made by qualitative correspondence: arrows upwards show positive and arrows downwards show negative potential relationships respectively)
- Fig. 80 Mean annual increment of oak tree (A) early wood and (B) late wood. Mean annual increment in cross-sectional area of (C) early wood and (D) late wood (arrangement as in Fig. 78)
- Fig. 81 Mean annual ring width of predominantly healthy spruce trees (*Picea abies* (L.) Karst.) at the experimental site from the year 1880 through 2000 (n=4, grey bar indicates time period of annual ring measurement made on oaks, compare Fig. 78)
- Fig. 82 (A) $\delta^{13}\text{C}$ in the cellulose of stem wood between 1973 through 2000. For 1973 through 1997, the neighbouring rings in a core were pooled by groups of five years, whereas the rings from 1998 to 2000 were analysed on an individual basis; (B) CO_2 -concentration in the mesophyll intercellulars, calculated from the ambient CO_2 -concentration and the values of (A); (n=5 for trees with green and yellow patchy foliage respectively; data points and bars represent means and two-sided standard deviations respectively, stars indicate significant differences ($p < 0.05$ by means of t-test) between trees with green and partially yellow foliage)

TABELLENVERZEICHNIS – LIST OF TABLES

- Tab. 1 Depositions from precipitations in 1998 outside and inside the experimental stand in 1998 (LWF 1999)
- Tab. 2 Characterisation of the study trees
- Tab. 3 Leaf pathogens and the impaired foliage area of the study trees (estimated)
- Tab. 4 Schedule of the field work in 1998, 1999 and 2000
- Tab. 5 System settings of the LI 6400
- Tab. 6 System settings of the MINI-PAM
- Tab. 7 Alphabetic identification of study trees, their leaf classes, crown transparency, status of the root system and finding of *Phytophthora* species
- Tab. 8 Concentrations of nitrogen and carbon and the C/N-ratio: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow
- Tab. 9 Total chlorophyll concentrations of the trees D and H respectively in summer 1999: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow
- Tab. 10 Pigment concentrations and ratios of pigments in spring, summer and autumn 1999: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow
- Tab. 11 Ratio of molecular fractions of xanthophylls versus total chlorophyll: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow of tree D
- Tab. 12 Ratio of molecular fractions of pigments: Test on significant differences between the leaf colour classes green and yellow of tree D
- Tab. 13 Concentrations of sucrose, glucose and fructose: Test on significant differences between the leaf colour classes green and yellow in tree D
- Tab. 14 The length of the second-flush twigs: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow in tree D and H respectively

1 EINLEITUNG – DIE LAUBVERGILBUNG BEI EICHEN

1.1 Eichensterben – ein historischer Rückblick

Seit dem 18. Jahrhundert wird immer wieder vom Absterben kleiner Bestände bis zum großflächigen Eichensterben in Mitteleuropa berichtet. Eine Reihe von Autoren hat nach den Ursachen des Absterbens gesucht (HARTMANN et al. 1989, ELLING 1992, BALDER 1993, BLANK & HARTMANN 1993, SCHÜTT 1993, BLANK 1997, SCHLAG 1994; für die Niederlande OOSTERBAAN & NABUURS 1991; Österreich HAGER 1993, TOMICZEK 1993; Ungarn DEBRECEN 1991, VARGA 1993; Rumänien DONITA et al. 1993 und Frankreich LANDMANN et al. 1993). Seit 1996 mehren sich auch Berichte vom schlechten Gesundheitszustand südeuropäischer Eichenbestände (u.a. BRASIER 1996, GALLEGO et al. 1999, BIANCO et al. 2000, LUQUE et al. 2000).

Vielfach wurden extreme Winterfröste, Spät- und Frühfröste oder außergewöhnliche Temperaturstürze, Absinken des Grundwasserstandes, anthropogene Luftverschmutzung sowie Insektenkalamitäten mit dem Eichensterben in Zusammenhang gebracht. In einzelnen Fällen ist es gelungen, überzeugende Ursachenketten zu erstellen (z.B. OOSTERBAAN & NABUURS 1991, LOBINGER 1999), meistens konnten die Zusammenhänge jedoch nicht vollständig geklärt werden. Unter den mitteleuropäischen Baumarten leidet die Eiche am stärksten unter Insektenbefall (BUTIN 1989). In jüngster Zeit werden vermehrt Pilzerkrankungen als Ursache der beobachteten Schadsymptome angenommen (BALDER 1993, LANDMANN et al. 1993, OßWALD et al. 1994, MARCAIS et al. 2000, BRUHN et al. 2000).

1.2 Die Eichenvergilbung – eine Form des Eichensterbens

Ab etwa 1980 wurden in den Niederungen entlang der Isar und ihrer Nebenflüsse Vergilbungen des Eichenlaubes beobachtet (SCHÜTT & FLEISCHER 1987). Im Gegensatz zu bekannten Mangelchlorosen, die vor allem Blätter an den Zweigenden vergilben lassen (BERGMANN 1986, CLAASSEN 1990), wurden bei diesem neuen Vergilbungstyp alle Blätter eines Jahrestriebs gleichmäßig gelb. Die verfärbten Blätter erschienen erst auf wenigen Ästen der Sonnenkrone und breiteten sich in den folgenden Jahren auch auf weniger besonnte Kronenteile aus. Die Verfärbungen traten zuerst an Einzel- und Randbäumen auf und griffen erst nach und nach auf das Innere der Bestände über (ELLING pers. Mittlg.). Luftschadstoffe erschienen als Auslöser für diese Erkrankung wenig wahrscheinlich, da kein Zusammenhang zur Schadstoffbelastung von Luft und Boden und dem Auftreten der Laubvergilbung festgestellt werden konnte (KANDLER & SENSER 1993).

1.3 Die Gattung *Phytophthora* als möglicher Auslöser

Die vergilbten Eichen wiesen einen starken Verlust an Feinwurzeln auf, sowohl hinsichtlich der Gesamtmasse und -länge als auch der Gesamtzahl der Wurzelspitzen (VINCENT 1990, BLASCHKE 1994a, b). JUNG (1996) konnte zeigen, dass Wurzelpathogene aus der Gattung *Phytophthora* bei Eichenblättern Verwelken und Chlorosen auslösen können. Er erfüllte die Koch'schen Postulate, indem er das Pathogen aus natürlich erkrankten Eichen isolierte und mit diesem Inokulum bei Eichensämlingen im Laborversuch erneut Vergilbungserscheinungen hervorrufen konnte (JUNG 1996).

Die Gattung *Phytophthora* hat eine große Bedeutung als Pflanzenschädling. Im Folgenden wird dieses Pathogen kurz vorgestellt: Die meisten Vertreter der Gattung *Phytophthora* sind Primärparasiten, die gesunde Wurzeln infizieren (WESTE 1983). Daneben werden auch andere Pflanzenorgane infiziert, wodurch zahlreiche Pflanzenkrankheiten ausgelöst werden können, beispielsweise Kraut- und Knollenfäule bei Tomate bzw. Kartoffel (GREGORY 1983) und Kragenfäulen bei Apfel und Erle (LONG 1983 bzw. GIBBS et al. 1999) sowie bei Sämlingen von Fichte und Buche (HARTIG 1900). In Australien ist die Gattung *Phytophthora* Auslöser des sogenannten „Eukalyptussterbens“, bei dem vor allem die Senker-Wurzeln befallen werden (ZENTMYER 1980, WESTE & MARKS 1987).

In der Systematik wurde die Gattung *Phytophthora* de Bary früher zur (Pilz-)Klasse der Oomycetes gezählt, nach neueren Überlegungen wird dieses Taxon zusammen mit Chrysophycen und Diatomeen unter ein separates Reich „Chromista“ gestellt (AGRIOS 1997). Die Vermehrung erfolgt geschlechtlich als Oogametangiogamie oder vegetativ über Zoosporen (ESSER 1986). Die Konidien sind sehr ausdauernd und gegen chemische Bekämpfung außerordentlich resistent (SCHWINN 1983). Für die Verbreitung der zweigeißeligen Zoosporen muss der Boden ausreichend feucht sein, mehrtägige Staunässe wirkt hier förderlich.

Die Gattung *Phytophthora* tritt kosmopolitisch auf mit je nach Spezies verschiedenen Optimalbereichen für Temperatur, pH-Wert und Feuchtigkeit im Boden (JUNG et al. 2000).

An den Eichen der vorliegenden Untersuchung wurden die folgenden Arten aus der Rhizosphäre isoliert: *Phytophthora citricola* Sawada, *P. megasperma* Drechsler und die neubeschriebene *P. quercina* Jung (JUNG et al. 1996a). Zusätzlich wurden in Bayern an Eichen noch *P. cactorum* (Lebert & Cohn) Schroeter, *P. cambivora* (Petri) Buisman, *P. gonopodyides* (Petersen) Buisman, *P. syringae* (Klebahn)

Klebahn, *P. undulata* (Petersen) Dick und ein paar nicht klassifizierbare Formen nachgewiesen (JUNG et al. 2000).

Neben der klassischen Bestimmung der Pathogene nach morphologischen Charakteristika ist der spezifische Nachweis auch durch PCR-RFLP (Polymerase-Kettenreaktion mit „restriction fragment length polymorphisms“) möglich (SCHUBERT et al. 1999, vgl. BÖHM et al. 1999, NECHWATAL 2000). Für die Zukunft ist diese Technik sehr wichtig, da nur so ein Zusammenhang zwischen der Menge an Inokulum und Schadausprägung festgestellt werden kann.

In der vorliegenden Studie waren nicht immer alle untersuchten Wurzeln infiziert (JUNG, pers. Mittlg.). Auch bei anderen Untersuchungen konnte manchmal im Wurzelraum von Bäumen mit starken Feinwurzelverlusten kein Inokulum von *Phytophthora* gefunden werden (JUNG et al. 2000). Daher vermuten Kritiker, dass das Symptom nicht ursächlich durch *Phytophthora* ausgelöst wird, sondern, dass dieser Pathogenbefall nur eine Folge der geschwächten Vitalität des Baumes sei (MARCAIS & DELATOUR 1996, HARTMANN & BLANK 1998).

Das Wissen, wie die *Phytophthora*-Infektion auf die Physiologie von Altbäumen und speziell Eichen wirkt, ist noch sehr begrenzt; im folgenden Kapitel werden bisherige Untersuchungsergebnisse in einer Literaturübersicht dargestellt.

1.4 Bisherige Befunde an mit *Phytophthora* infizierten Pflanzen – Stand des Wissens

1.4.1 Wurzel- und Kronenzustand

JUNG et al. (2000) haben auf 44 über ganz Bayern verteilten Beständen eine starke Präsenz von *Phytophthora* in der Rhizosphäre von Eichen festgestellt. Auf sandig-lehmigen bis tonigen Böden mit einem pH-Wert über 3,5 (in CaCl₂) wurden statistisch hoch signifikante Korrelationen zwischen dem Zustand der Krone und verschiedenen Wurzelparametern (z.B. visuell geschätzter Wurzelschaden, Index Feinwurzellänge zu Trägerwurzellänge, Index Feinwurzelspitzen pro Trägerwurzellänge), gefunden. Dabei zeigte sich, dass lediglich auf kalkreichem Untergrund die oben erwähnte Verfärbung auftrat. Bei einem Befall in einem Bestand bei Würzburg auf Trias- und Jurakalk vertrockneten die Blätter im grünen Zustand innerhalb weniger Wochen, worauf die Bäume abstarben (JUNG, pers. Mittlg.). Auf basenarmen, sandig bis sandig-lehmigen Böden mit einem pH-Wert unter 3,9 (in CaCl₂) konnte kein *Phytophthora*-Befall nachgewiesen werden. Auch waren hier die Korrelationen zwischen Wurzel- und Kronenzustand nicht oder schwach signifikant (JUNG et al. 2000). Möglicherweise stirbt das Wurzelsystem von

Eichen nicht als Ganzes ab, so dass die Wasserversorgung durch Wurzelabsenker teilweise noch erhalten bleibt (BLASCHKE & JUNG 1998).

In der vorliegenden Arbeit soll unter anderem untersucht werden, welche Beziehung zwischen der nachgewiesenen Wurzelinfektion mit *Phytophthora* und dem Zustand von Wurzelsystem und Baumkrone vorliegt.

1.4.2 Nährstoffe

Auf kalkreichen Böden hatten mit *Phytophthora* infizierte Eichen oft vergilbtes Laub (JUNG et al. 2000). In diesen Böden ist jedoch auch die Nährstoffverfügbarkeit von Eisen und Mangan eingeschränkt. Darüber hinaus wird infolge des Aufnahme-Antagonismus durch Calcium und Magnesium weniger Kalium aufgenommen. Die Verfügbarkeit von Phosphat ist ebenfalls in Böden mit hohem pH-Wert eingeschränkt, da es durch die hohe Ca-Aktivität der Bodenlösung zur Ausfällung von Calcium-Phosphaten kommt (SCHEFFER & SCHACHTSCHNABEL 1992).

Ausgehend von diesen Bodeneigenschaften, scheint die Eichenvergilbung auf Nährstoffmangel zurückzuführen sein (FLEISCHER 1989, vgl. THOMAS & HARTMANN 1996, THOMAS et al. 1998, THOMAS & HARTMANN 1998, THOMAS & BÜTTNER 1998a, b). Die Applikation von Mangan und Eisen als Blattdüngung ließ 13 bis 30 % der behandelten Blätter teilweise ergrünen (FLEISCHER 1989). Dabei zeigten sich hellgrüne Punkte bis zu großflächigen Ergrünungen von bis zu 70 % der Blattfläche (vgl. Abb. 38, 39 in FLEISCHER 1989). Wenn jedoch die Eichenvergilbung allein auf Nährstoffmangel zurückzuführen ist, stellt sich die Frage, warum auf kalkreichen Böden die Vergilbung erstmalig um 1980 auffiel (vgl. SCHÜTT & FLEISCHER 1987), obwohl in der Vergangenheit dort auch Blattchlorosen auftreten hätten müssen.

Auch die Infektion mit bodenbürtigen *Phytophthora*-Arten kann Blattchlorosen an Wirtspflanzen auslösen. In kontrollierten Laborexperimenten wurde festgestellt, dass es nach der Inokulation mit *Phytophthora cinnamomi* an *Eucalyptus marginata* bzw. an *Persea americana* zu Blattchlorosen kam (CAHILL et al. 1986a bzw. STOLZY et al. 1967).

Die Chlorosen können möglicherweise auf Nährstoffmangel zurückgeführt werden, da aus infizierten Wurzeln der Wirtspflanzen Ionen austreten. So wurde gefunden, dass infizierte Wurzeln von *Eucalyptus maculata*, *E. calophylla* und *Gahnia radula* (feldresistent) wie auch die anfälligen Arten *E. sieberi*, *E. marginata* und *Xanthorrhoea australis* Ionen freisetzen, was auf zerstörte Plasmamembranen hindeutet (CAHILL & WESTE 1983a, CAHILL et al. 1985). Bei den feldresistenten *Eucalyptus*-Arten trat die erhöhte Leitfähigkeit für Ionen nur innerhalb der Läsionen auf und ging nach wenigen Stunden wieder zurück, während bei den anfälligen

Spezies die Austrittszone ausgedehnter war und keine Erholung eintrat (CAHILL et al. 1985). In dem Wirtsgewebe, in dem sich das Pathogen ausbreitete, wurde ein Verlust an Elektrolyten nachgewiesen (CAHILL et al. 1985).

Ausgehend von diesen Sachverhalten soll untersucht werden, wie stark der Nährstoffmangel bei mit *Phytophthora* befallenen Eichen ist und ob sich die Vergilbung dadurch erklären lässt. Vermutlich wirkt *Phytophthora* nicht allein als Wurzelzerstörer, sondern beeinflusst über die Ausschüttung von Toxinen auch andere Prozesse in der Wirtspflanze (Kap. 1.4.3), so dass nur eine breit angelegte Untersuchung die Auswirkungen des Pathogenbefalls erschöpfend darstellen kann.

1.4.3 Die Wirkung von Toxinen der Gattung *Phytophthora*

Sämtliche Vertreter der Gattung *Phytophthora* scheiden toxische Polysaccharide aus, die in den Wirtspflanzen starke Abwehrreaktionen hervorrufen können (WOODWARD et al. 1980). Zuweilen werden diese Toxine auch Elicitine genannt (siehe DEVERGNE et al. 1992).

Die Toxine bleiben nicht nur am Infektionsort, sondern werden vermutlich durch den Saftstrom auch in andere Pflanzenteile transportiert. Das Elicitin Cryptogein wurde bei Tabak in Sproß und Blättern nachgewiesen, wenn die Pflanzen mit Cryptogein oder mit *P. cryptogea* in Berührung kamen (DEVERGNE et al. 1992, DEVERGNE et al. 1994). In jungen Tomatenpflanzen wurde nur einen Tag nach der Inokulation mit *P. capsici* Capsicin in Sproß, Blättern und Kotyledonen nachgewiesen (DEVERGNE et al. 1994, vgl. PERNOLLET et al. 1993). Zu diesem Zeitpunkt ließen sich noch keine optischen Anzeichen einer Pflanzenreaktion finden. Nach 2 bis 4 Tagen stieg die Elicitinmenge stark an, begleitet vom Absterben der Wurzeln und oberhalb davon mit der Bildung von Kollenchym. DEVERGNE et al. (1994) vermuten, dass *Phytophthora* bei beginnender Infektion sofort eine geringe Menge an Elicitin freisetzt und auf die Abwehrreaktionen der Wirtspflanze hin vermehrt Toxine ausschüttet.

Pflanzen reagieren sehr heftig, wenn sie direkt den Toxinen ausgesetzt werden. GIEFING (1997) legte Eichensämlinge in Kultursubstrat mit Ausscheidungen (Exsudaten) von *P. quercina*. Nach wenigen Tagen zeigten sich auf den Blättern Vergilbungserscheinungen in den Interkostalfeldern. Die Behandlung von Tabak mit den Exsudaten von *P. quercina* und *P. gonapodyides* führte zu Auflösungserscheinungen von Plasmalemma und Tonoplast, zusätzlich konnte durch immunohistochemische Befunde eine Blockade der Plasmodesmen durch das Elicitin von *P. gonapodyides* angenommen werden (HEISER et al. 1999, vgl.

MEZZETTI et al. 1994). Wurde Tabak mit dem Elicitin von *P. cryptogea* behandelt, so wurden histologische Veränderungen beobachtet, darunter eine schnelle Degradation der Chloroplasten bis hin zum Zelltod durch Auflösung der Membransysteme (MILLAT et al. 1991 in PERNOLLET et al. 1993).

Noch ist die genaue Wirkungsweise der Elicitine nicht vollständig verstanden. Die durch nicht-selektive Toxine ausgelösten Symptome sind chlorotische Läsionen und Welke (OSWALD 1995), meistens ausgelöst durch eine Zerstörung der Membranen in Wirtszellen (HEISER et al. 1998). In vielen Fällen fallen durch die Einwirkung der Toxine Entgiftungsmechanismen aus, so dass insbesondere unter Starklicht vermehrt reaktive Sauerstoffverbindungen gebildet werden (HEISER et al. 1998).

Die meisten der oben besprochenen Befunde stammen aus Untersuchungen mit Jungpflanzen. Um deutliche Effekte zu erzielen, wurden oft sehr hohe Dosen an Inokulum eingesetzt oder Exsudate von *Phytophthora* direkt auf die Blätter gegeben. Zunehmend werden auch längerfristige Auswirkungen von *Phytophthora*-Infektionen auf Buchensämlinge untersucht (z.B. FLEISCHMANN et al. 2002). Dagegen ist über die Langzeitwirkung von *Phytophthora*-Infektionen auf die Ökophysiologie von Alt-Eichen erst sehr wenig bekannt.

1.4.4 Einwirkungen auf den CO₂-Gaswechsel

Im Zuge der pathologischen Degradationserscheinungen auf Zell- und Gewebeebene wird auch die Photosynthese gehemmt: Die Gaswechselraten nahmen stark ab, wenn Sämlinge von *Quercus. robur* und *Q. suber* mit *Phytophthora quercina* bzw. *P. cinnamomi* infiziert wurden (OSWALD et al. 2000 bzw. LUQUE et al. 1999).

An sieben nativen australischen Pflanzenarten wurde die Dunkelatmung nach der Inokulation mit *P. cinnamomi* untersucht. Während bei toleranten Arten die Respiration nur an der Inokulationsstelle zunahm, stieg die Atmung bei anfälligen Arten auch in anderen Wurzelteilen an (CAHILL & WESTE 1983b).

Die Wirkung der *Phytophthora*-Infektion auf die Photosynthese wurde bisher nicht so detailliert untersucht, wie die Auswirkung von Blattpathogenen. Um einen Eindruck von möglichen Schadmustern zu geben, werden im folgenden kurz die Auswirkungen von Blattpathogenen auf die Photosynthese dargestellt.

Bei Befall mit Blattpathogenen sank in den meisten Untersuchungen die Aktivität der Ribulose-1,5-bis-Phosphat-Carboxylase-Oxygenase (RUBISCO). Klone von *Medicago sativa* L. (cv. Vertus, Klon 774), die mit *Verticillium albo-altrum* Reinke &

Berth. inokuliert wurden, zeigten statistisch signifikante Reduktionen von Nettophotosyntheserate, RUBISCO-Aktivität und stomatärer Leitfähigkeit (PENNYPACKER et al. 1990a). Dabei wurde die Assimilation nahezu ausschließlich durch die nachlassende Aktivität der RUBISCO verringert und nicht durch eine durch die verengten Stomata limitierte Versorgung mit CO₂ (PENNYPACKER et al. 1990b).

Im Laufe des Absterbens wurde die Stomataregulation oft beeinträchtigt. Bei mit *Verticillium dahliae* Kleb. inokulierten Tomaten verlief die Reaktion auf die Photosynthese in zwei Abschnitten: Zuerst verringerte sich die stomatäre Leitfähigkeit und maßgeblich dadurch die CO₂-Konzentration in den Mesophyllinterzellularen, ohne dass die Assimilation selbst limitiert wurde; später nahm auch die Assimilation stark ab (BOWDEN & ROUSE 1991a, b). Die Stomata reagierten gegenüber den Kontrollen verlangsamt auf Änderungen des Wasserdampf-Sättigungsdefizits der Luft. Die Blattemperatur nahm infolge abgesenkter Transpiration zu. Die Veränderungen zeigten sich zuerst am Gaswechsel; später wurden Vergilbungserscheinungen und Welke festgestellt.

Wenn die Blätter nach der Infektion nicht abstarben, blieb das Verhältnis der Struktur-Komponenten des Photosyntheseapparates zueinander unverändert: Wurde Gerste mit *Erysiphe graminis* DC. (Mehltau) infiziert, sank die Anzahl aller Elektronen-Carrier sowie die photochemischen Aktivitäten bezogen auf das Frischgewicht ab (HOLLOWAY et al. 1992), bezogen auf die Chlorophyllkonzentration ergaben sich jedoch keine Unterschiede zu nicht-infizierten Pflanzen.

Nachdem die Beeinflussung der Photosynthese durch die *Phytophthora*-Infektion bisher nur an Jungpflanzen untersucht worden ist, besteht großes Interesse, die Auswirkungen einer Infektion bei Altbäumen zu klären. Neben Studien über die Beeinflussung photosynthetischer Prozesse, erscheint es bei mehrjährigen Holzpflanzen sinnvoll, dass auch Speicherung und Allokation von Assimilaten untersucht werden.

1.4.5 Wassertransport und Transpiration

Die Auswirkungen der Infektion mit bodenbürtigen *Phytophthora*-Arten auf den Wasserhaushalt von Wirtspflanzen sind mannigfaltig.

1. Unstrittig ist, dass Wurzelverluste zu einer Wasserverknappung in der Pflanze führen. Mit zunehmender Limitierung von Wasser in der Pflanze sinkt das Wasserpotential ab und die Transpirationsrate wird eingeschränkt:

In Experimenten mit kontrollierter Inokulation von Sämlingen von *Q. robur* mit *P. quercina* kam es zu letalen Störungen innerhalb weniger Tage oder Wochen (OBWALD et al. 2000). Die Feinwurzeln starben ab, und die Blätter welkten oder verfärbten sich. An Sämlingen von *Q. suber*, die mit *P. cinnamomi* infiziert wurden, starben die Wurzeln ab, und die Pflanzen vertrockneten (LUQUE et al. 1999).

Auch bei anderen Holzpflanzen wurde durch eine *Phytophthora*-Infektion induzierter Wasser-Stress gefunden (DAWSON & WESTE 1984). Bei Eukalyptus-Bäumen in Australien wurden nach der Inokulation mit *P. cinnamomi* Welke und negativere Blatt-Wasserpotentiale gefunden als bei den Kontrollen (ZENTMYER 1980).

Persea americana Mill. cv. Bacon (Avocado), die mit *P. cinnamomi* infiziert wurden, zeigten bereits bei geringfügiger Trockenheit des Bodens gegenüber den uninfizierten Kontrollen eine verminderte Wasseraufnahme (STERNE et al. 1978). In kranken Bäumen war das predawn-Wasserpotential in den Blättern negativer und sank im Tagesverlauf weiter ab, gefolgt von nachlassender Transpirationsrate (STERNE et al. 1978).

2. Offenbar geht vom Infektionsort eine Fernwirkung auf andere Teile der Wurzel und auf den Spross aus. Diese Wirkung zeigt sich in Läsionen und auch in einer herabgesetzten hydraulischen Leitfähigkeit:

Die Blätter von *Glycine max* L. (Sojabohne) wurden mit *P. sojae* inokuliert (MCDONALD & CAHILL 1999). Am Ort des Eingriffs sowie 3 und 20 mm entfernt schlossen sich 2 Stunden nach der Inokulation die Stomata vollständig (da hierbei keine Zeitreihen durchgeführt wurden, ist möglicherweise die Reaktion noch schneller erfolgt, vgl. MCDONALD & CAHILL 1999). Nach 8 Stunden öffneten sich die Stomata wieder. MCDONALD & CAHILL (1999) vermuten, dass durch die hypersensitive Reaktion des Wirts auf das Pathogen ein nicht näher beschriebener „transmissible factor“ gebildet wird, der das Schließen der Spaltöffnungen auslöst.

Bei 4 Monate alten Sämlingen von *Eucalytus sieberi* I.A.S.Johnson wurden ca. 10 Stunden nach der Inokulation mit *P. cinnamomi* lange dunkelbraune Läsionen an den Grobwurzeln entdeckt, die sich in den folgenden Tagen erweiterten (DAWSON & WESTE 1984). Nach 3 bis 15 Tagen setzte die Welke des Sprosses ein. Obwohl *P. cinnamomi* nur in jeweils 8 bis 15 % der Wurzeln isoliert werden konnte, sank die hydraulische Leitfähigkeit der Wurzel auf 9 % des ursprünglichen Wertes ab.

Carthamus tinctorius L. (Färberdistel) wurde mit *P. drechsleri* Tucker inokuliert. DUNIWAY (1975) machte das beobachtete Absinken der hydraulischen Leitfähigkeit um 18 – 22 % für die Welke verantwortlich. Das Wurzelsystem war gegenüber der Kontrolle um 43 – 56 % reduziert, dennoch ließ sich die erniedrigte hydraulische

Leitfähigkeit nicht durch diese Abnahme allein erklären, sondern beruhte nach DUNIWAY (1975) auf einer physiologischen Veränderung der Wasserleitungsbahnen. Auch hier trat eine Wirkung an vom Infektionsort entfernten Pflanzenteilen auf: Das Xylem des Sprosses hatte im gesunden Wirtsgewebe 4 cm oberhalb der Ausbreitung des Pathogens noch einen deutlich höheren hydraulischen Widerstand.

3. Bei einigen Wirtspflanzen waren nach der Infektion mit *Phytophthora* die Gefäße verthyllt, bei anderen konnte keine Veränderung festgestellt werden:

Anatomisch ließen sich an infizierten Wurzeln und Sprossen der Färberdistel (inokuliert mit *P. drechsleri*) dunkle Verfärbungen und nicht näher beschriebenes „foreign material“ feststellen (DUNIWAY 1977, vgl. DUNIWAY 1975). Dagegen wurde bei mit *P. cinnamomi* infizierten *Eucalytus marginata*-Sämlingen keine Verthyllung der Xylem-Gefäße festgestellt (DAVISON & TAY 1987).

4. Die Wurzeln dienen nicht nur der Wasseraufnahme, sondern sind auch Bildungsort von Phytohormonen wie Cytokinin. Durch die Infektion mit *Phytophthora* kann die Synthese dieser Hormone eingeschränkt werden:

Wenn *E. marginata* Don ex. Sm. mit *P. cinnamomi* inokuliert wurde, begann die Konzentration von Cytokinin im Xylemwasser bereits nach drei Tagen abzusinken und betrug nach 14 Tagen nur noch durchschnittlich 26% der Eingangskonzentration (CAHILL et al. 1986b). Die ebenfalls befallene, feldresistente Art *E. calophylla* zeigte kein Absinken der Cytokininkonzentration (CAHILL et al. 1986b). Cytokinin gilt als wichtiger Regulator für den Ablauf der Blattseneszenz (BADENOCH-JONES et al. 1996).

5. Durch die *Phytophthora*-Infektion waren die Stomata in ihrer Regulation gestört:

An *Persea americana* Mill. cv. Bacon, die mit *P. cinnamomi* infiziert wurden, wurde beobachtet, dass die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf und die Transpiration sowohl bei Schwach- als auch bei Starklicht absanken. Dagegen öffneten gesunde Bäume die Stomata bei Starklicht, während sie bei Schwachlicht geschlossen wurden (STERNE et al. 1978). Wie in Kapitel 1.4.4 dargestellt, kann die Infektion mit Blattpathogenen bewirken, dass die Stomata träger auf Veränderungen des Wasserdampf-Sättigungsdefizits der Luft reagieren.

Vor dem Hintergrund der genannten Befunde wird vermutet, dass sich die Infektion mit *Phytophthora* auf den Nährstoff-, Wasser-, und Kohlenstoffhaushalt von Eichen auswirkt. Darüber hinaus sind Wechselwirkungen zwischen diesen Komponenten zu

erwarten, beispielsweise die Erniedrigung der CO₂-Assimilation durch verengte Stomata infolge von Wassermangel. Aus dem geschilderten Beispiel wird deutlich, dass nur eine breit angelegte Untersuchung Klarheit über primäre und sekundäre Ursachen der Eichenvergilbung bringen kann.

2 FORSCHUNGSFRAGEN

Nachdem die meisten Untersuchungen über die Auswirkungen der Infektion bodenbürtiger *Phytophthora*-Arten an Jungpflanzen durchgeführt wurden, besteht Bedarf, die Forschung auf Altbäume auszuweiten. Daher sollen an ausgewachsenen Eichen, deren Feinwurzeln mit *Phytophthora* infiziert sind, die Auswirkungen der Infektion auf ökophysiologische Prozesse untersucht werden. Zur Klärung der Krankheitserscheinungen, insbesondere der Laub-Vergilbungen der Eiche auf einem kalkreichem Standort, sind vor dem Hintergrund der nachgewiesenen Infektion mit *Phytophthora* verschiedene Ursachenketten denkbar. Es gilt herauszufinden, welche Symptome primär durch *Phytophthora* ausgelöst werden, und welche sich sekundär aus Wechselwirkungen ergeben.

Dazu wird die zentrale Hypothese aufgestellt, dass die massive Wurzelschädigung, die von einer Infektion mit dem Wurzelpathogen *Phytophthora* (insbesondere *P. quercina*) begleitet wird, schädigend auf oberirdische Organe einwirkt. Um das Konzept der vorliegenden Untersuchung zu verdeutlichen, werden neun aufeinander aufbauende Teil-Hypothesen aufgestellt:

Laubvergilbung durch Nährstoffmangel

Der Boden am Standort Erlau weist bei reicher Stickstoffversorgung und hohem pH-Wert eine geringe Pflanzenverfügbarkeit der Nährstoffe Eisen und Mangan auf. Die Unterversorgung mit diesen Elementen kann zu Mangelchlorosen führen. Zudem werden die Feinwurzeln durch die Infektion mit *Phytophthora* zerstört, so dass es dem Baum zusätzlich erschwert wird, Nährstoffe aufzunehmen. Daraus ergibt sich die **1. Hypothese: Die Gelbfärbung des Laubes ist auf Nährstoffmangel zurückzuführen.**

Limitierte Wasserversorgung durch Wurzelschädigung

Der Baum wird vor allem durch die Feinwurzeln mit Wasser versorgt, welches größtenteils über die Blätter durch die Transpiration wieder abgegeben wird. Das Blattwasserpotential gibt Auskunft über den Wasserzustand des Baumes. Die **2.**

Hypothese lautet: Das Blattwasserpotential ist bei Bäumen mit starken Feinwurzelschäden negativer als bei solchen ohne Wurzelschaden.

Verengung der Spaltöffnungen als Reaktion auf limitierte Wasserversorgung

Das Wasserpotential darf nicht zu negativ werden, damit die Saugspannung in den Gefäßen nicht zu Cavitationen und zum Ausfall der Wasserleitung führt. Die Schließbewegungen der Stomata können am effektivsten das Wasserpotential beeinflussen. Die **3. Hypothese lautet: Die Spaltöffnungen sind bei Bäumen mit sehr kleinem Wasserpotential stark verengt.**

Einschränkung der Photosynthese durch verringerte stomatare Leitfähigkeit

Landpflanzen befinden sich grundsätzlich in dem Dilemma, über die Stomata einerseits benötigtes Kohlendioxid aufnehmen zu müssen und andererseits auf dem gleichen Wege nicht zuviel Wasser zu verlieren. Je knapper das Wasser wird, um so frühzeitiger müssen die Stomata schließen, so dass die Blätter bei Licht unter CO₂-Mangel geraten können. Daher bestimmt die **4. Hypothese: Die CO₂-Konzentration nimmt in den Mesophyll-Interzellularen von vergilbten Blättern stark ab, so dass die Photosynthese einschränkt wird.**

Vergilbung als Ausdruck von Photoinhibition

Wird die Photosynthese durch eine Unterversorgung mit Kohlendioxid limitiert, kann die Lichtenergie nicht vollständig im Calvinzyklus verbraucht werden. Als Folge bilden sich reaktive Sauerstoffspezies, welche die Thylakoidmembran schädigen können. Um das Risiko der Photoinhibition zu senken, können Blätter durch die Chlorophyll-Fluoreszenz und den Xanthophyllzyklus Lichtenergie abführen. Jedoch enthalten gelbe Blätter möglicherweise weniger Chlorophyll als grüne Blätter, so dass sie auch weniger Lichtenergie aufnehmen können. Daher soll hier getestet werden, ob die maximale Netto-CO₂-Assimilation bei gelben Blättern geringer ist als bei grünen und in welcher Beziehung sie zur Chlorophyllkonzentration steht. Deshalb lautet die **5. Hypothese: Die gelben Blätter haben proportional zum Chlorophyllgehalt eine geringere maximale CO₂-Assimilation.**

Einschränkung der Photosynthese durch Einwirkung von Hemmfaktoren

Die Photosynthese kann auch noch durch weitere Faktoren gehemmt werden. Beispielsweise könnte ein verminderter Abtransport der Zucker und eine Anstauung von Stärke die CO₂-Fixierung durch Endprodukthemmung beeinträchtigen.

Möglich ist auch, dass eventuell freigesetzte Toxine sensitive Enzyme in ihrer Wirkung blockieren. Gerade bei der Carboxylierung findet man häufig eine Hemmung des Schlüsselenzyms RUBISCO durch Toxine (PENNYPACKER et al. 1990). Die **6. Hypothese lautet: Die Carboxylierungseffizienz ist in gelben Blättern geringer als in grünen.**

Im folgenden wird die Diagnose auf die Betrachtungsebene „Baum“ ausgedehnt. Es wird geprüft, ob die pathologischen Veränderungen im gelben Laub sich auf den Stammdickenzuwachs auswirken.

Vergilbte Bäume haben Einbußen im Stammdickenzuwachs

Die Vergilbung des Laubes wurde um 1980 erstmalig festgestellt. Wenn angenommen wird, dass die Photosynthese in gelben Blättern schwächer ist als in grünen, dann sollte auch der Kohlenstoffgewinn in Bäumen mit vergilbtem Laub geringer ausfallen als bei solchen mit ganz grünem Laub. Daher lautet die **7. Hypothese: Die Jahringbreite nahm ab 1980 bei den Bäumen mit partiell vergilbtem Laub stark ab.**

Verringertes Frühholzwachstum verweist auf abnehmende Laubfläche

Ringporige Bäume zeigen enge Korrelationen zwischen der Fläche des neugebildeten Frühholzrings und der Gesamtfläche des Laubes (vgl. ROGERS & HINCKLEY 1979). Durch die Jahringanalyse lassen sich die Laubflächen relativ zu heute zurückverfolgen. Daher bestimmt die **8. Hypothese: Ab 1980 bildete sich jährlich weniger Frühholzfläche, damit war auch die Laubfläche reduziert.**

Das C-Isotopenverhältnis markiert den Beginn der physiologischen Schädigung

Das Verhältnis der CO₂-Assimilationsrate zur Transpirationsrate wird Wassernutzungseffizienz (WUE) genannt. Aus dem ¹²C/¹³C-Verhältniss ($\delta^{13}\text{C}$) der Cellulose des Stamms kann WUE der Blätter errechnet werden (FARQUHAR et al. 1982a). Kombiniert man Jahringuntersuchungen mit der Analyse von $\delta^{13}\text{C}$, so lassen sich Aussagen über WUE in der Vergangenheit machen. Falls die gelben Blätter relativ zur Transpiration weniger assimilieren, dann ist WUE kleiner als bei grünen Blättern. Daher bestimmt die **9. Hypothese: Die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Cellulose im Stamm sind von Bäumen mit partiell vergilbten Laub ab 1980 negativer, als bei Bäumen mit grünem Laub.**

3 MATERIAL UND METHODEN

3.1 Untersuchungsgebiet

3.1.1 Geographische Lage

Die Untersuchungsfläche „Erlau“ liegt im unteren Isartal im östlichen Teil des Tertiär-Hügellandes im Landkreis Dingolfing-Landau zwischen der Stadt Landau an der Isar und Markt Wallersdorf (**Fig. 1A-C**) im Regierungsbezirk Niederbayern (48°40'N, 12°43'O). Die Höhe beträgt 339 Meter über NN. Der gesamte Waldbestand hat eine Größe von ca. 80 ha und ist auf mehrere private Besitzer aufgeteilt (Anhang A-1).

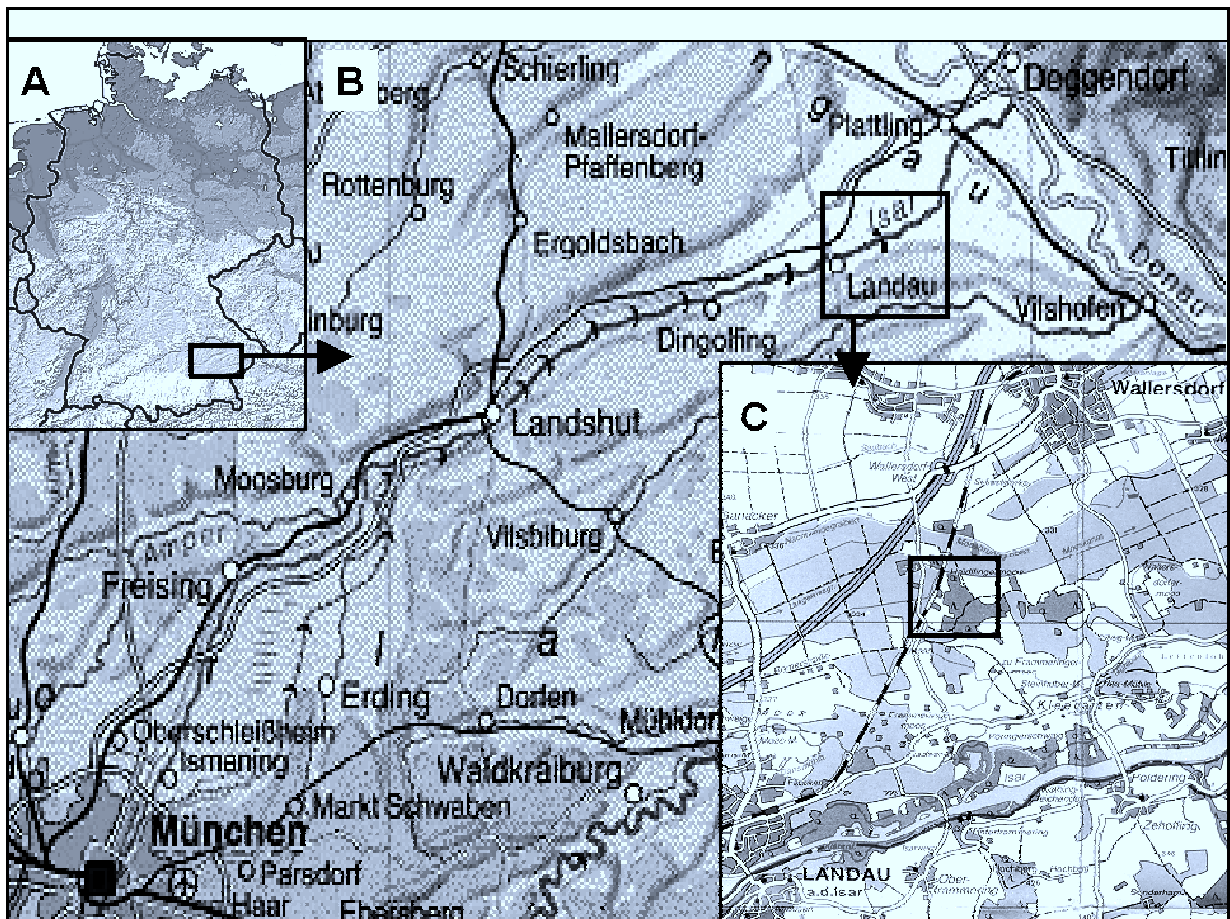


Fig. 1(A) (A) Map of Germany, (B) course of the river Isar from Munich to the mouth in the Danube and (C) region of Dingolfing-Landau (with the experimental site "Erlau" within the frame)

3.1.2 Klima

Das Klima ist subkontinental geprägt (DEUTSCHER WETTERDIENST 1952). Die durchschnittliche Jahresschwankung der Lufttemperatur beträgt 20 °C mit dem langjährigen Mittel zwischen 8,2 °C (Wetterstation Land shut) und 7,6 °C (Wetterstation

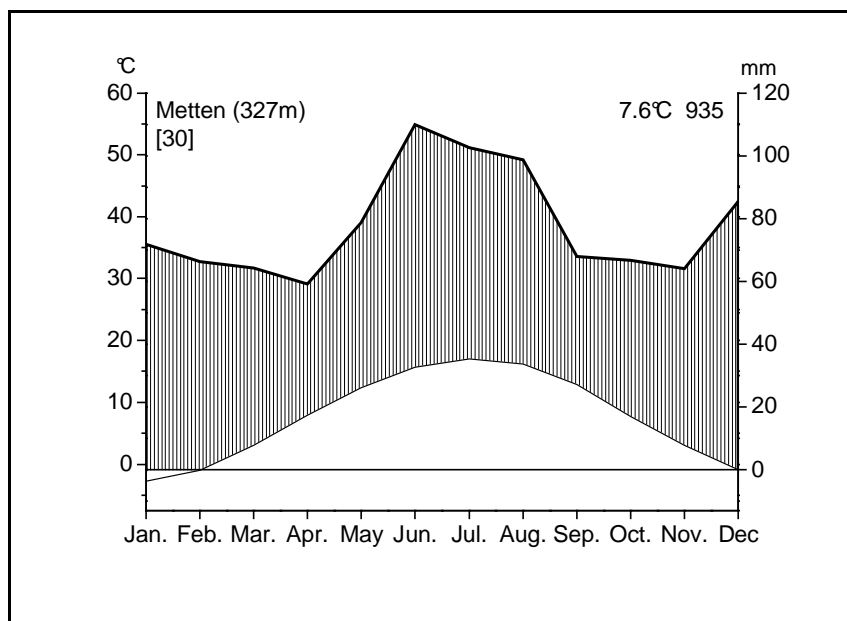


Fig. 2 Climatic data of the meteorological station "Metten", 30 km south-east of Landau/Isar

Metten; **Fig. 2**). Der mittlere Jahresniederschlag liegt bei 694 mm mit ausgeprägtem Sommermaximum von 70 bis 100 mm pro Monat. Im Jahresdurchschnitt überwiegen Winde aus westlicher und südwestlicher Richtung mit einem Anteil von 45 %, gefolgt von Ostwind mit ca. 15 %.

Windstille herrscht in 20 bis 25 % der Zeit (DWD 1980). In **Fig. 3** (Seite 15) werden wichtige Klimaparameter während des Untersuchungszeitraums von 1998 bis 1999 abgebildet.

3.1.3 Feuchte Depositionen

Belastungen durch anthropogene Luftschadstoffe beispielsweise Schwefeldioxid, Schwermetalle sowie Chloride und Fluoride sind vorhanden, aber unkritisch (vgl. **Tab. 1** ; LWF 1995, LWF 1999)

Tab. 1: Depositions from precipitations in 1998 beside and within the experimental stand in 1998 (LWF 1999)

Study area	Precipitation	Mg	Na	K	Mn	H	NH ₄	NO ₃	sum of N	SO ₄	Cl
	mm	kg ha ⁻¹ a ⁻¹									
Open area	647	0.55	1.12	1.35	0.32	0.09	3.77	3.03	6.80	2.89	3.24
Stand	582	6.95	1.27	26.07	0.29	--	5.65	5.48	11.13	5.85	7.23

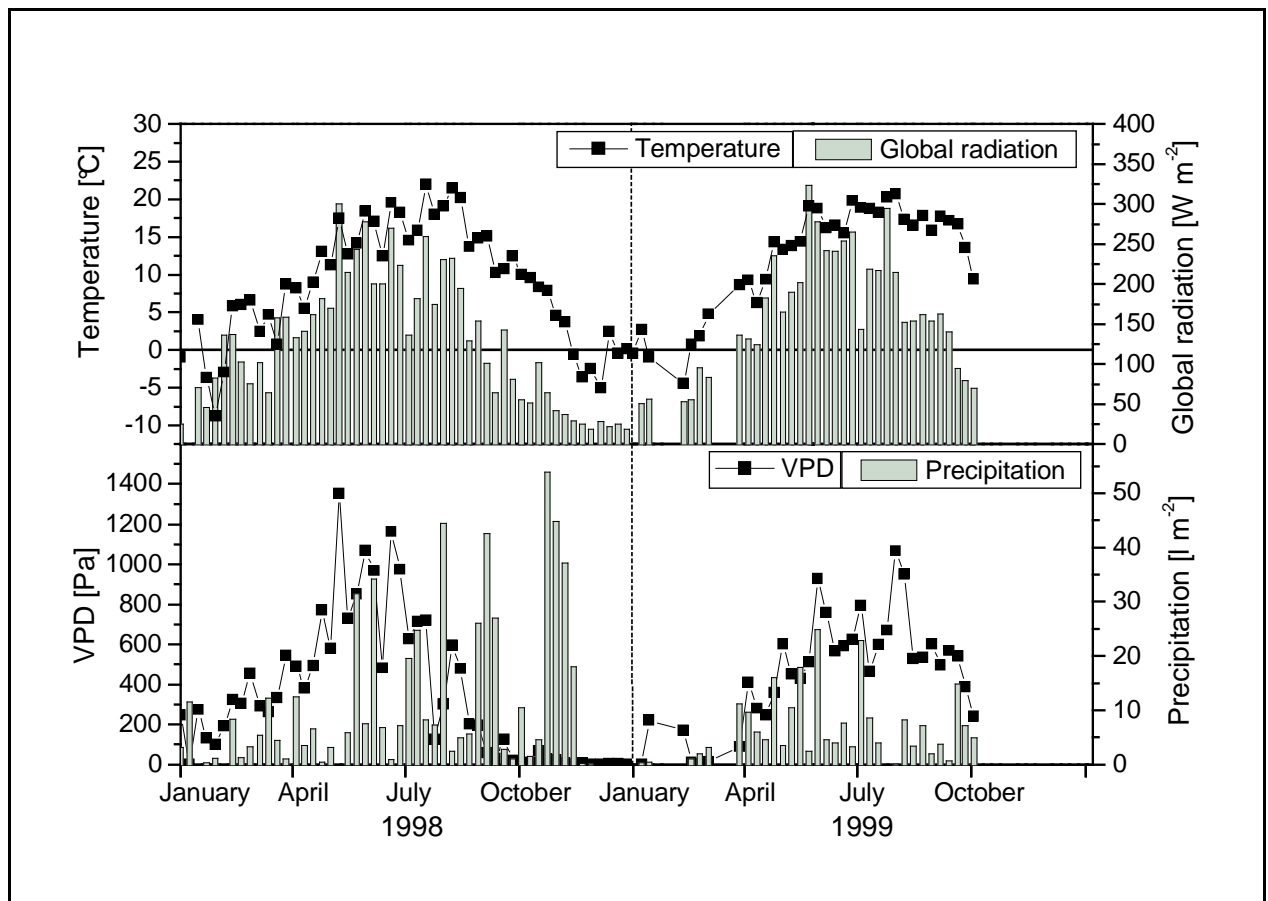


Fig. 3 Meteorological parameters (one-week intervals) from 1998 through 1999 at the experimental site (precipitation as sum of 7 days; VPD, air temperature and global radiation as mean values of 7 days; LWF 2000, LWF 2001)

3.1.4 Geologie

Den tieferen Untergrund bilden untermiozäne Sedimente der oberen Süßwassermolasse, auf dem mächtige Schotter-schichten im Holozän aufgelagert wurden. Darauf folgt die grobklastische Sarmat I-Schüttung, die als fluviale Schüttung mächtige Gerölle aus den Alpen lieferte (GLA 1996).

Das Untersuchungsgebiet wurde stark durch die Isar beeinflusst. Die Isar ist ein typischer Voralpenfluss, der mit starker Strömung große Mengen an Geröll aus den leicht verwitterbaren nördlichen Kalkalpen transportiert. Nach der flussmorphologischen Klassifizierung gehört die Isar zu den verzweigten Flüssen, die aufgrund des starken Geschiebetriebs und mittlerem bis starkem Gefälle in viele Rinnen zerspalten sind und oft ihre Gestalt ändern (WWA 1985). Aufgrund der Transportvorgänge finden sich in der Isarniederung alte Prallhänge, anmoorige Mäanderrelikte und lehmige, sandig-lehmige oder tonige Überdeckungen (GLA 1996). Die jüngsten Sedimente bestehen aus lehmigem Sand und sandigem Lehm.

3.1.5 Bodenwasserhaushalt

3.1.5.1 Geschichtlicher Rückblick, Isareintiefung

Das gesamte Gebiet der Isarniederung wurde früher relativ stark durch den Wasserstand der Isar beeinflusst, indem das Flusswasser bei Hochwasser durch das Kiesbett (vgl. Kap. 3.1.4) in die Ebene strömte und als Qualm- und Steigwasser auch auf flussfernen Senken zu Überschwemmungen führte (HUBER, pers. Mittlg.). Genauso erfolgte die großflächige Entwässerung bei Niedrigwasser durch die Schicht des Isarkieses. Durch den steten Nachschub von kalkalpinem Geröll floss die Isar relativ zur Umgebung auf hohem Niveau, so dass weite Teile der Isarniederung häufig Staunässe zeigten. So lässt sich im Bodenprofil durch Mangankonkretionen und Rostflecken in den reliktschen Oxidationshorizonten der Schwankungsbereich des Grundwassers rekonstruieren (LWF 1995).

Um 1850 wurde begonnen, die Isar flussaufwärts von Landshut (siehe Fig. 1) zu begradigen (**Fig. 4**). Dadurch steigerte sich die Strömungsgeschwindigkeit wie auch der Feststofftransport. An der Unteren Isar (u.a. Bereich Landau) landete ein Großteil der Feststoffmassen an, was zu steigendem Wasserspiegel und zunehmenden Überschwemmungen führte. Von 1880 bis 1905 wurde die Isar bis zur Mündung hin ausgebaut, um die starke Anlandung durch erhöhte Strömung zu verhindern. Durch diese Baumaßnahme sank der Wasserspiegel rasch ab (WWA 1989). Bald schon setzten Umbildungsvorgänge im Flussbett ein, die von Landshut bis Mamming zu Eintiefungen führten und von Landau bis zur Mündung zu Anlandungen. Gegen 1907 wurde ein erstes Stützwehr unterhalb von Landshut gebaut, um die Eintiefung aufzuhalten. Im Jahre 1948 wurde mit dem Bau einer

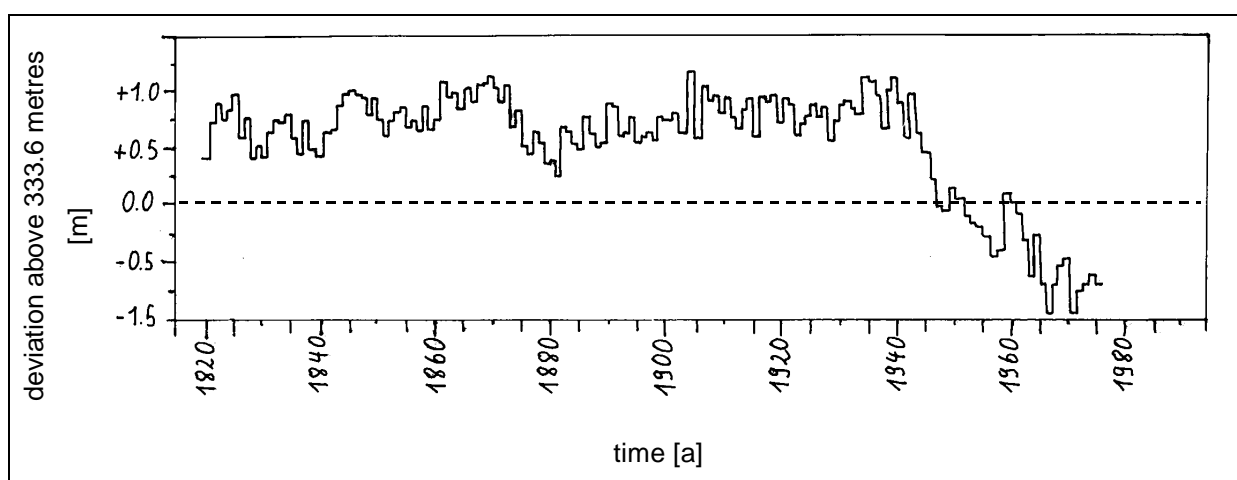


Fig. 4 Mean annual water table of the river Isar at Landau/Isar (above 333.6 metres a.s.l., indicated by a broken line) from 1900 through 1980 (from FfW, München, unpublished, redrawn)

insgesamt neunstufigen Kraftwerkstreppe begonnen, die von Landshut bis zur Mündung reichen sollte. Nach dem Bau der ersten vier Stufen, die von 1951 bis 1957 fertiggestellt wurden und bis Dingolfing reichten, kam es zu einem Baustopp. Die Kraftwerksstufen unterbrechen den Geschiebezulauf, so dass die Isar fortan Feststoffe aus ihrem eigenen Bett aufnahm. Nach kurzer Zeit war die alluviale Deckschicht der Flusssohle auf einer Länge von 10 km flussabwärts von Dingolfing abgeräumt, und die Isar begann sich in die wenig erosions-resistenten Schichten des Tertiärs einzugraben. Der Abbau der Flusssohle nahm immer stärkere Ausmaße an. Daher wurden weitere Stützkraftwerke gebaut (1977 bei Gottfrieding, 1985 bei Landau, 1988 bei Ettling), um weitere Eintiefungen zu vermeiden (WWA 1985, WWA 1989).

3.1.5.2 Grundwasserstände

Die gut durchlässige Schicht des quartären Talschotters bildet in der Isarniederung ein zusammenhängendes Grundwasserstockwerk, und die Molasseschichten des Tertiär-Untergrundes stellen einen wirksamen Stauhorizont dar (GLA 1996). Der örtliche Grundwasserstand wird von unmittelbar einfallenden Niederschlägen, von den Zuflüssen aus dem Tertiär-Hügelland, vom isarbegleitenden Grundwasserstrom der Talau und den Hoch- und Niedrigwasserständen der Isar selbst beeinflusst.

Durch die Eintiefung der Isar nach 1950 kam es insbesondere von Dingolfing flussaufwärts bis Landau (etwa 10 km oberhalb der Untersuchungsfläche) zu einer Absenkung des flussnahen Grundwasserstandes um 2 bis 3 Meter, und der Auwald trocknete aus. Diese Bereiche wurden hauptsächlich vom Oberflächenwasser aus dem Tertiär-Hügelland und von den örtlichen Niederschlägen gespeist. Je größer der Abstand von der Isar ist, um so geringer hat sich die Dynamik des Wasserregimes durch die Eintiefung der Isar verändert.

In **Fig. 5A-D** werden Pegelstände in einem Transekt von der Isar bis zu dem stark vom Hügelland beeinflussten Bereich „Hauersdorf“ dargestellt. Zwischen dem flussnahen Pegel „Kleegarten“ und der flussfernen Messstelle „Markt Wallersdorf“ befindet sich das Untersuchungsgebiet Erlau. Die Ganglinien der Inlandspegel zeigen die starke Absenkung des Wasserstands der Isar von 1940 bis 1970 nicht. Lediglich 1971/72 ist eine deutliche Auswirkung des tiefen Wasserstands der Isar auf die Grundwasser-Ganglinien zu erkennen (vgl. Fig. 79) Je weiter die Pegelstellen von der Isar entfernt sind, um so abgeschwächer zeigen sie die Dynamik des Flusspegels. Der Flusspegel seinerseits ist von Niederschlagsereignissen im Umland abhängig (vgl. Ganglinie Hauersdorf).

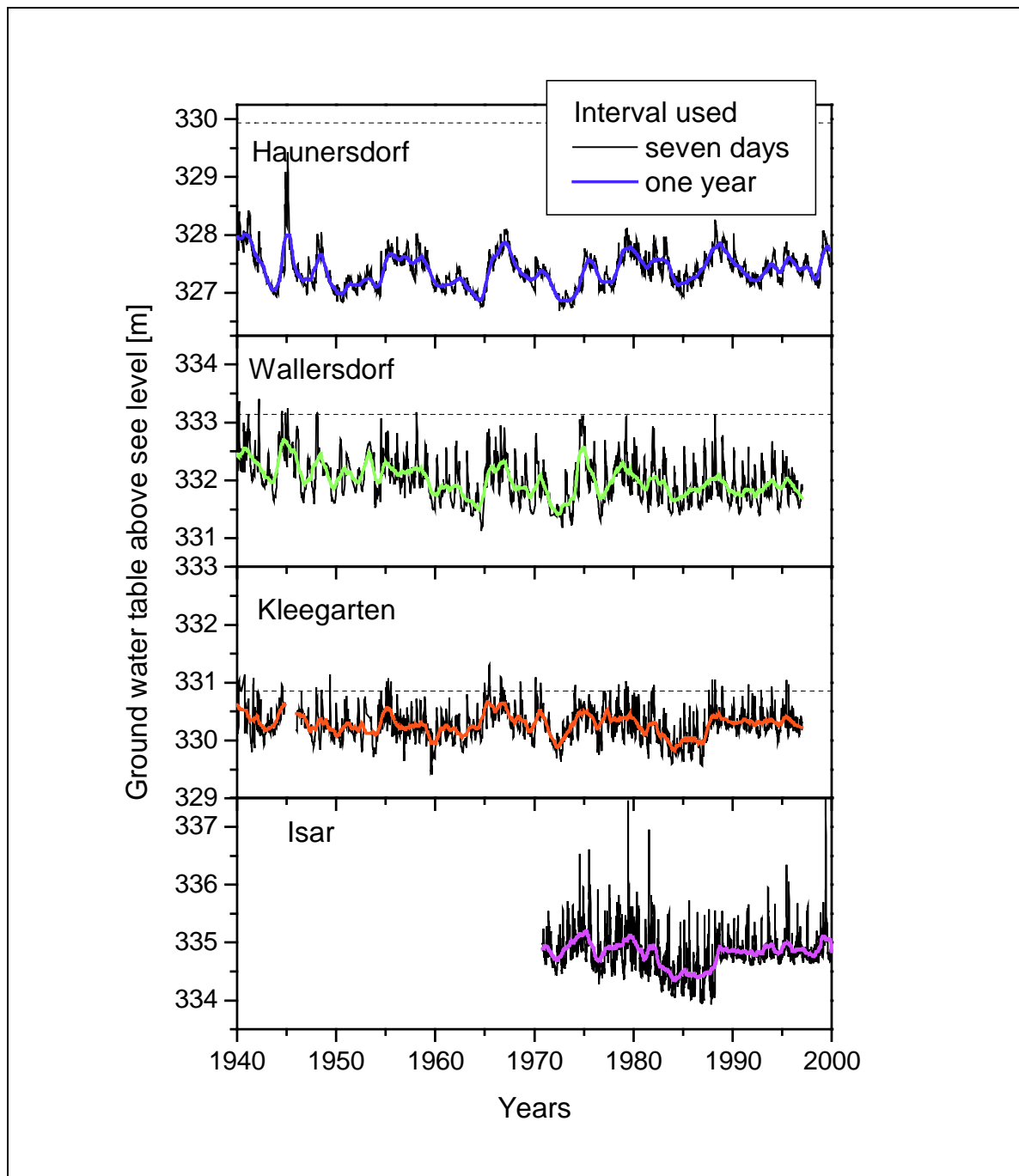


Fig. 5 Ground water table in weekly and two-year intervals along a transect from (A) the river Isar, (B) a floodplain area (Kleegarten), (C) an old flood plain area (Wallersdorf) to (D) the edge of the tertiary hills (Hauersdorf); (ground level is indicated by a broken line; data from the Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, München)

Seit 1989 wird der Wasserstand der Isar im Wassereinzugsbereich der Untersuchungsfläche durch die Stützkraftstufen auf einem gleichbleibenden Niveau gehalten, so dass es im Frühsommer nicht mehr zum kräftigen Ansteigen des Grundwassers durch die Isarhochwasser kommt. Dadurch kann die Aufsättigung des Oberbodens in Jahren mit schwachen Niederschlägen im Frühjahr nachlassen. Durch die Abdichtung der Ufer mit Schmalschlitzwänden beeinflusst die Isar das örtliche Grundwasser kaum noch. Erhalten bleiben aber die Schwankungen des

isarbegleitenden Grundwassers in der Talau sowie die Beeinflussung durch Zuflüsse aus dem Tertiär-Hügelland.

Die Vegetation am Standort Erlau wird als frische Hartholzaue beschrieben, ein weiterer Hinweis auf den Feuchtigkeitszustand des Bodens (LfW unveröff.). Die Grundwasserstände liegen zwischen 1 und 2 Meter unter der Geländeoberkante, und durch die Auenlehmauflagerungen kann Wasser durch Kapillare aufsteigen.

3.1.6 Boden

In der Erlau finden sich jungtertiäre Flussablagerungen kalkalpinen Ursprungs, die mit einer Auenlehmschicht überdeckt sind. Der Bodentyp ist eine Kalk-Paternie, die eine typische Schichtung der Bodenarten mit von oben nach unten zunehmenden Korngrößen aufweist (LWF 1995). Der obersten, lehmigen Schicht (Hochflutlehm) folgt feinsandiger Schluff in wechselnder Mächtigkeit und ab 80 bis 120 cm schluffig-sandiger Kies.

Typisch für Kalkpaternien, die nur noch selten überflutet werden, sind die stark ausgebildeten Ah-Horizonte (KUNTZE et al. 1994). Der starke Einfluss eines früher höher stehenden Grundwassers zeigt sich in der Ausbildung sehr humoser Horizonte. Nach der Klassifikation der FAO (Food and Agricultural Organisation der UNO) ist der Boden in die Gruppe der Fluvisole, nach der Soil Taxonomy (USA) zu den Udifluvents zu stellen (KUNTZE et al. 1994).

Die organische Auflage wird mit 0,5 bis 1 cm mächtigem L-Mull angegeben, die F-Lage ist kaum ausgebildet (LWF 1995). Das C/N-Verhältnis der humosen Ah-Horizonte ist mit 12 sehr eng und das C/P-Verhältnis liegt zwischen 50 und 100.

3.1.6.1 Nährstoffverfügbarkeit im Boden

Die Feuchtigkeit hat großen Einfluss auf die Verfügbarkeit von Nährstoffen. Durch die Baumaßnahmen an der Isar nahmen die jahreszeitlich starken Schwankungen des Grund- und Bodenwassers ab. In Bodensenken im Binnenland sank das Grundwasser ab, so dass vormals reduzierende Verhältnisse mit zufriedenstellender Pflanzenverfügbarkeit von Eisen und Mangan sich in oxidierende umgewandelt haben, was die Beweglichkeit dieser Kationen eingeschränkte.

Der Boden ist im ganzen Solum stark carbonathaltig mit pH-Werten um 8,5 (in H₂O) bzw. um 7,6 (in CaCl₂). Nach ULRICH (1981) kann der Bereich zwischen den in Wasser und in CaCl₂ gemessenen Werten als Schwingungsbreite des chemischen Bodenzustands für Pufferung von Protonen und Salzen angesehen werden. Die Amplitude von ca. 0,9 ist sehr groß, so dass Aluminium praktisch nicht in der Bodenlösung vorkommt. An Austauschkomplexen haben die Elemente Calcium und

Magnesium den weitaus größten Anteil, während Protonen-Eisen-Komplexe sich weniger stark auswirken. Bei Betrachtung der Elementsättigung nimmt Calcium den größten Teil der durch NH_4Cl -extrahierbaren Kationen ein mit 80 bis 94 % (von Ah- zum Go-Horizont), dann folgt Magnesium mit in der Tiefe abnehmender Sättigung von 19 bis 5 % sowie Kalium mit ca. 1 % im Ah-Horizont (LWF 1995). Grundsätzlich ist durch den hohen pH-Wert die Verfügbarkeit von Eisen, Mangan, Phosphat, Zink und Aluminium gehemmt, während im anmoorigen Boden große Mengen an Stickstoff gebunden vorliegen.

Die baumfreien Flächen der Erlau wurden früher als Weiden genutzt und in den 1970er Jahren in Ackerland umgewandelt (HOFMEISTER schriftl. Mittlg.). Vermutlich wurden die Flächen nach der Umstellung stärker gedüngt.

3.1.7 Bestand

Die regionale natürliche Waldzusammensetzung des Standorts wird zu den deutlich subkontinentalen, edelbaumreichen Auwäldern gezählt. In älteren Flussterrassen finden sich im Unterlaufbereich der Isar Stieleichen-Mischwälder (KREUTZER & FOERST 1978a). Nach WILLMANN (1989) kann die potenzielle natürliche Vegetation am Standort Erlau als Hartholzaue beschrieben werden, mit dem *Quercus-Ulmetum minoris* (= *Fraxino-Ulmetum*) als Assoziation. Die zunehmende Entwässerung lässt auch zunehmend Arten des *Stellario-Carpinetum* aufkommen (*Rosa arvensis*, *Convallaria majalis*, *Pulmonaria obscura* u.a.; vgl. WILLMANN 1989).

Der Wuchsbezirk wird angegeben mit Tertiär-Hügelland, Landschaftsgruppe Flussniederungen, Unteres Isartal (KREUTZER & FOERST 1978b). Die Erlau ist ein durchschnittlich 97jähriger Laubholzmischbestand mit führender Eiche und mit der Esche als häufigste Mischbaumart. In Einzelmischungen treten Berg- und Feldahorn, Winterlinde, Fichte, Hainbuche und Feldulme auf (vgl. Kap. 4.1.1). Die Bäume wurden zum Teil gepflanzt, oder sie sind durch Naturverjüngung aufgekommen. Um 1980 wurde der Bestand von einer Krankheitswelle des Ulmensterbens durch *Ceratocytis* spp. erfasst, der die meisten Ulmen zum Opfer fielen (HOBMEIER, schriftl. Mittlg.). Für die Eiche wurde die Bonität mit 1,8 festgestellt (JÜTTNER in LWF 1995). Der Bestand ist reich strukturiert mit großer Spanne der Durchmesserklassen, eingipfeliger Stammzahl-Höhenverteilung und unregelmäßiger Baumverteilung auf der Fläche (vgl. LWF 1995). Die Bewirtschaftungsform ist naturnahe, extensive Einzelbaumnutzung. Die Provenienzen der Eichen sind nicht bekannt (HOBMEYER pers. Mittlg.).

3.2 Methodisches Konzept

Die vorliegende Arbeit war eingebunden in das Projekt der Europäischen Union: „Long term dynamics of oak ecosystems: assessment of the role of root pathogens and environmental constraints as interacting decline inducing factors“ (PATHOAK, FAIR CT 97-3926). An dem Projekt waren Arbeitsgruppen von Ökophysiologen und Phytopathologen aus Frankreich, Großbritannien, Italien und Deutschland beteiligt. In dem hier behandelten Teilprojekt wurden zur Klärung der ökophysiologischen Auswirkungen der Laubvergilbung der Eiche Untersuchungen auf verschiedenen Skalenebenen durchgeführt. Beginnend bei Messungen der Chlorophyllfluoreszenz mit Aussagen über den momentanen Zustand der Photosysteme bis hin zu Jahrringanalysen, die über das gesamte Leben des Baumes berichten, wurden zahlreiche Untersuchungen durchgeführt (**Fig. 6**).

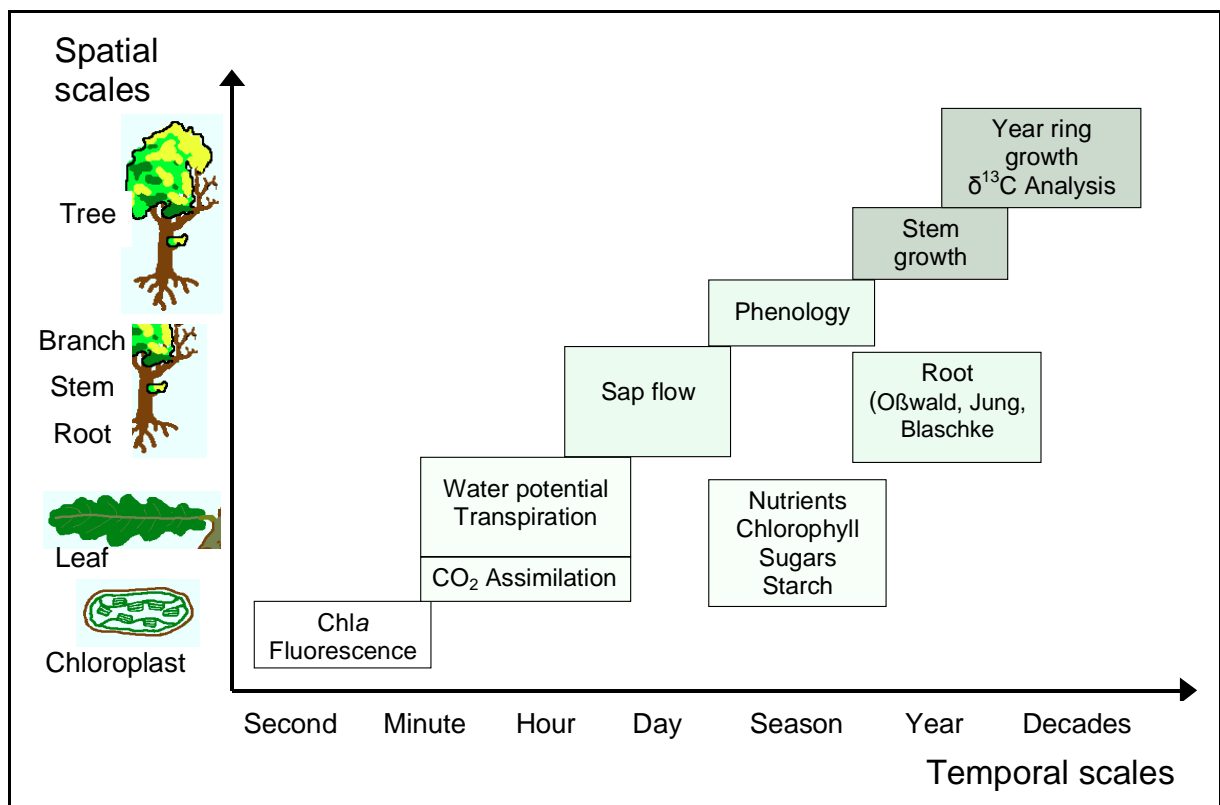


Fig. 6 Overview on the temporal scales and to scales of tree internal organisation (OßWALD, JUNG and BLASCHKE were local partners of the PATHOAK project)

Für die Untersuchung wurde die Laubfärbung als diagnostisches Merkmal der Vergilbung herangezogen. Dazu wurden die Farbklassen „Grün“, „Gelbgrün“ und „Gelb“ aufgestellt (Kap. 3.4.1). So konnten repräsentative grüne und partiell vergilbte Bäume, wie auch die verschieden gefärbten Blätter innerhalb der Baumindividuen verglichen werden. Die vorliegende Arbeit ist eine Fallstudie, in der sechs Bäume mit grünem und sechs Bäume mit partiell vergilbtem Laub intensiv untersucht wurden. Das experimentelle Design war so angelegt, dass Aussagen

über die Blätter und das Ast-, Stamm- und Wurzelsystem (letzteres untersucht von JUNG) hinsichtlich des Kohlenstoff-, Wasser- und Nährstoffhaushalts gemacht werden können.

3.3 Statistik

Mit statistischen Methoden sollte getestet werden, ob die Effekte der Vergilbung größer sind als die individuellen Unterschiede zwischen den Untersuchungsbäumen.

Dazu wurden mit Methoden der beschreibenden Statistik die erhobenen Messwerte pro Baum und Blatt-Farbklasse verglichen, um das Signifikanzniveau der Unterschiede zwischen den Baum/Blatt-Farbklassen zu ermitteln. Wenn die Mittelwerte oder Mediane der Baum/Blatt-Farbklassen keine signifikanten Unterschiede aufwiesen und vergleichbar waren, wurden die Messwerte von gleichfarbigen Bäumen gepoolt und statistische Tests angewendet, um das Signifikanzniveau des Unterschieds zwischen den Farbklassen zu berechnen.

Dazu wurden in der beschreibenden Statistik von den erhobenen Stichprobenmengen arithmetische Mittelwerte und deren Standardabweichungen angegeben. Zur besseren Beschreibung ungleich verteilter Daten wurde auch der Median (Zentralwert) herangezogen. Ab einer Stichprobenmenge von zehn wurden für Box-Whisker-Plots die I. und III. Quartile (25. bzw. 75. Perzentile), die Perzentile von 5 bzw. 95 % und die Spannweite (Variationsbreite) berechnet.

Es wurde das Bestimmtheitsmaß r^2 berechnet, um die Stärke der Beziehung der Messwerte (abhängige Variable) durch die Messmethode (unabhängige Variable) zu prüfen. Die Regressionsrechnung erfolgte nach der Methode der kleinsten Abweichungsquadrate; gegebenenfalls wurden die Daten transformiert.

In der analytischen Statistik wurde der F-Test zur Prüfung der Varianzen auf signifikante Unterschiede angewendet. Ergab der F-Test signifikante Unterschiede, so wurden unparametrische Tests für nicht-normalverteilte Grundgesamtheiten eingesetzt (s.u.). Lag Homogenität der Varianzen vor, wurde entweder der ungepaarte t-Test für den Vergleich von den zwei experimentellen Mittelwerten oder der Newmann-Keuls-Test für den Vergleich von drei Mittelwerten von verschiedenen gefärbten Blättern eines Baumes angewendet. Bei den untersuchten Parametern lag nach ZAR (1984) keine Abhängigkeit zwischen verschiedenfarbigen Blättern innerhalb eines Baumindividuums vor. Aus den Rechenvorschriften (vgl. KÖHLER et al. 1995) ergibt sich, dass die Signifikanzen für Mittelwertunterschiede im

unverbundenen Test gegenüber dem verbundenen Test kleiner werden und daher eine höhere Hürde für die Irrtumswahrscheinlichkeit α ausmachen.

Für nicht-normalverteilte Grundgesamtheiten wurde bei zwei Faktorstufen der Mann-Whitney Test (U-Test) benutzt. Bei mehr als zwei Faktorstufen wurde der Kruskal-Wallis-Test mit Dunns-Posttest für den Vergleich mehrerer Kombinationen angewendet.

Wenn mehrere Messwerte von jeweils verschiedenen Bäumen gepoolt wurden, schieden die vorgenannten Tests wegen ihrer Anfälligkeit gegenüber Autokorrelationen aus. Daher wurde ein allgemeines lineares Modell mit Messwertwiederholung und mit dem Post-Hoc-Test von Bonferroni angewendet.

Die Irrtumswahrscheinlichkeit α wurde nach der üblichen Abstufung von 5, 1 und 0,1 % Fehlerwahrscheinlichkeit, entsprechend $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,001$ angegeben (Abkürzungen und Zeichen s. Abkürzungsverzeichnis).

Verwendung fanden die Programme SPSS 10.0 (SPSS, USA), Prism 3.0 (Graph Pad, USA) und Origin 6.0 (Microcal, USA).

3.4 Auswahl der Untersuchungsbäume

Der Untersuchungsbestand „Erlau“ wurde ausgesucht, weil hier das Syndrom der Eichenvergilbung bereits seit den 1980er Jahren regelmäßig bonitiert wird und in seiner typischen Ausprägung vorliegt. Die Untersuchungsbäume wurden am südlichen Waldrand ausgewählt. Die Blattfarbe wurde als differentialdiagnostisches Merkmal herangezogen. Die Gruppe der Untersuchungsbäume setzte sich aus Individuen zusammen, auf denen die Vergilbung mit verschiedenen Intensitäten verteilt war.

3.4.1 Klassifikation der Blattfarben

Die Blattfarben wurden in drei Klassen eingeteilt. Dazu wurde der Pflanzenfarbenatlas nach BIESALSKY et al. (1957; nach DIN 6164) angewendet. Für die Farbklassen „Grün“ und „Gelb“ wurden sogenannte Vollfarben (aus dem Farbkreis von 24 Farbtönen) ausgewählt. Die Farbklasse „Gelbgrün“ wurde als Zwischenfarbton zwischen Grün und Gelb gestellt. Um eine exakte Bezeichnung der Blattfarben zu erhalten, wurden von den Voll- und Zwischenfarbtönen die Sättigung (zweite Zahl, siehe unten) und die Dunkelstufe (dritte Zahl, siehe unten) bestimmt. Was in der vorliegenden Arbeit als Farbklasse Grün bezeichnet wird, entspricht der Farbe „Malachitgrün“ (Nr. 21, in den Ausprägungen 21,2:7,8:4 bis 21:6:4,5, bei manchen besonders blaugrünen Blättern auch „Türkisgrün“ Nr. 20 in den Ausprägungen 20:7,5:3,5 bis 20:7:3,5).

Blätter der Farbklasse Gelb mussten mindestens „Schwefelgelb“ sein (Nr. 1 mit Ausprägung 1:7:1,5 bis 1:6:1). Bei starker Besonnung bildete sich auch intensives „Messinggelb“ heraus (Nr. 1,5 mit Ausprägungen 1,5:7:1,5 und 1,5:6,5:1). Im Spätsommer mussten Blätter der Farbklasse Gelb mindestens „Dottergelb“ aussehen (Nr. 2 mit Ausprägungen 2:6,5:1 und größerer Dunkelstufe).

Die Farbklasse Gelbgrün lag zwischen den oben angegebenen grünen und gelben Farbtönen. In Grenzfällen, beispielsweise bei der Farbe „Urangelb“ (Nr. 24,5 mit der Ausprägung 24,5:7:1 und 24,5:6,5:1,5) wurden die Blätter nicht untersucht, weil sie nicht zweifelsfrei zugeordnet werden konnten. Das gleiche galt für die blässeren und dunkleren Ausprägungen von „Schwefelgelb“ (Nr. 1).

Die Baumindividuen und ihre Blatt-Farbklassen ergaben zusammen mehrere Möglichkeiten von Baum/Blatt-Farbklassen: Bei Bäumen mit partiell vergilbtem Laub waren die drei Farbkombinationen Grün, Gelbgrün und Gelb möglich (beispielsweise Baum D mit Farbklasse Gelb), während vollkommen grün belaubte Bäume nur die Kombination Grün darstellten (beispielsweise Blätter der Farbklasse Grün von Baum E).

3.4.2 Systematische Einordnung

Für die Untersuchung wurden Eichen ausgesucht, die nach SCHWARZ (1936) und AAS (AAS 1990, AAS 1995) die Merkmale des Taxons *Quercus robur* L. s. str. repräsentieren.

Es war wichtig, alle Individuen klar *Q. robur* zuordnen zu können, da bekannt ist, dass *Q. robur* und *Q. petraea* (Matt.) Liebl. unterschiedliche Ansprüche an die Bodenfeuchtigkeit (z.B. OBERDORFER 1994) bei gleichzeitig verschiedener hydraulischer Leitfähigkeit haben (NARDINI & TYREE 1999). Darüber hinaus scheint *Q. robur* gegenüber *Phytophthora* spec. anfälliger zu sein (DREYER et al. 2001). Die morphologische Ähnlichkeit innerhalb der Individuen war Voraussetzung, um das ökophysiologische Verhalten miteinander vergleichen zu können.

Der Bestand Erlau wurde seit 1980 regelmäßig beobachtet. Die Wurzeln der Untersuchungsbäume wurden durch JUNG und BLASCHKE wiederholt untersucht und auf den Befall mit *Phytophthora* getestet. In **Fig. 7** wird die projizierte Kronenfläche der Untersuchungsbäume dargestellt. **Tab. 2** informiert über Blatt-Farbklassen, aus Jahrringanalysen geschätztes Alter, Stammdurchmesser in Brusthöhe, Höhe und Höhe des Kronenansatzes der Bäume.

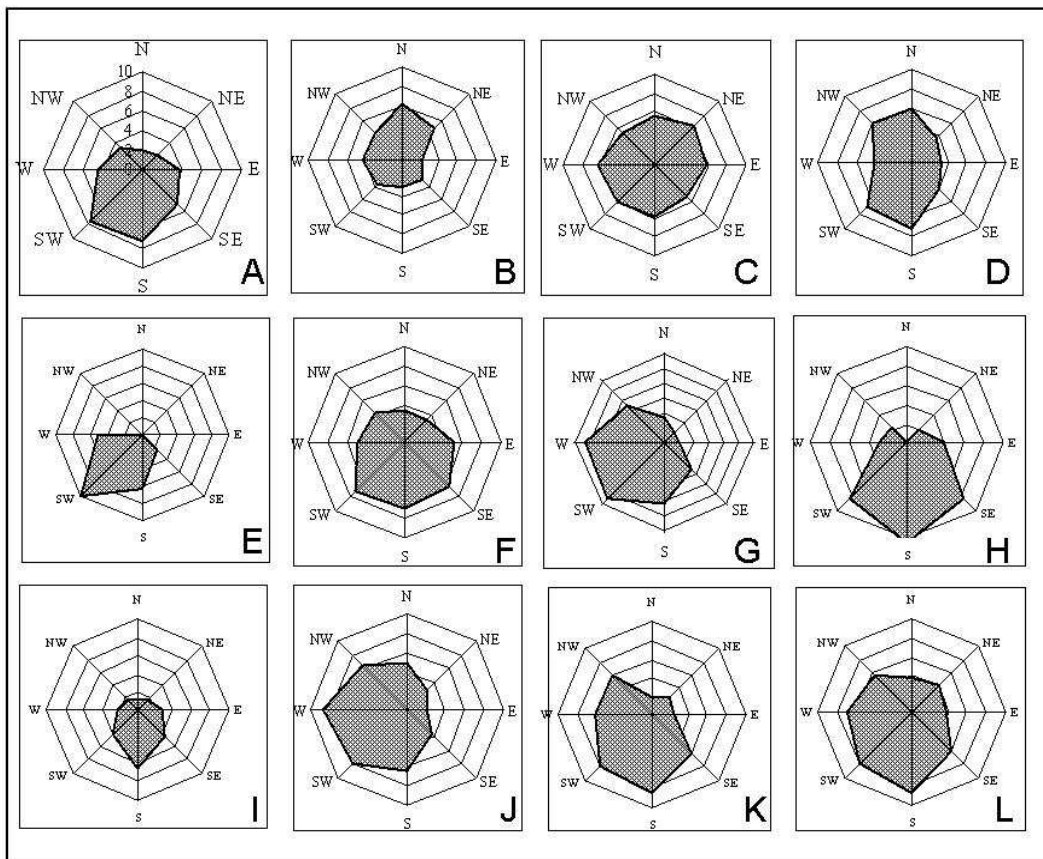


Fig. 7 Projected crown area of the study trees A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K and L (in A radius and directions are indicated with large letters)

Tab. 2: Characterisation of the study trees

Tree individual	Colour classes of the foliage	Age of core [a]	Diameter at breast height [cm]	Total tree height [m]	Height of crown basis [m]
A	green	68	42.97	22.4	5.3
B	green	69	42.13	19.8	6.0
C	green	70	48.71	19.6	7.9
E	green	84	31.85	15.9	7.6
G	green	80	66.6	33.1	4.8
L	green	66	45.1	23.7	9.2
F	yellowish, green	-	57.6	20.3	6.5
D	yellow, yellowish, green	78	46.99	18.8	3.2
H	yellow, yellowish, green	88	39.12	16.6	3.6
I	yellow, yellowish, green	67	46.8	17.7	6.1
J	yellow, yellowish, green	64	47.5	21.6	8.6
K	yellow, yellowish, green	71	47.9	17.8	7.3

3.4.3 Phytopathologische Beobachtungen

Bei der Entnahme von Eichenwurzelproben durch JUNG wurden häufig Rhizomorphen von Hallimasch (*Armillaria mellea* s. lat. [Vahl] Kumm.) gefunden. Der Eichenmehltau (*Microphaera alphitoides* Grif. & Maubl.) trat im Jahre 1998 vermehrt auf, begünstigt durch die feuchte Witterung im Frühling. Meist waren die Blätter nur leicht von Mehltau befallen, in einigen Fällen aber waren sie oberflächlich ganz von Mycel bedeckt und fielen vorzeitig ab. In **Tab. 3** werden die Blattpathogene und die geschätzte befallene Blattfläche der Probenbäume in den Jahren 1998 und 1999 aufgelistet. Die Bestimmung der Erreger wurde von LANG (Lehrstuhl für Forstbotanik, Studienfakultät für Forstwissenschaft und Ressourcenmanagement, TU-München) vorgenommen. An befallenen oder andersartig auffälligen Blättern wurden keine Messungen durchgeführt.

An Baum D wurde im Jahre 1999 an wenigen Blättern Gallenbildung durch *Biorhiza pallida* (Eichenschwammgalle) bemerkt. Linsengallen durch *Neuroterus quercus-baccarum* wurden vereinzelt in Gruppen an Blättern aller Untersuchungsbäume gefunden. Informationen über die Infektion mit *Phytophthora* finden sich in Kap. 4.1.3.

Tab. 3: Leaf pathogens and the impaired foliage area of the study trees (estimated)

Pathogens	Infected area (estimated)	
	1998	1999
Oak mildew	20 %	10 %; on second flush 70 %
Virus diseases of leaves	<5 %, in tree F 30 %	<5 %, in tree F 20 %
Soaty moulds ⁺	5 %	5 %
Dwarf leaf hoppers (Cicadellidae; mines and tipling damage)	<1 %	<1 %

⁺ several genera, see Butin (1989)

3.5 Zeitplan und Beprobungsschema

Die Untersuchungen lassen sich methodisch in vier Gruppen unterteilen: 1.) Untersuchungen zur Phänologie und Morphologie, 2.) Erhebung der Biomasse, 3.) ökophysiologische Messungen und 4. Biochemische Untersuchungen der Blatinhaltsstoffe. In **Tab. 4** wird der Zeitplan und das Beprobungsschema der Feldarbeiten der Jahre 1998 bis 2000 wiedergegeben.

Tab. 4: Schedule of the field work in 1998, 1999 and 2000

Method	Procedure	Number of measurements per each tree/leaf colour class	Interval of measurements
leaf gas exchange	light response curves, at 350 ppm or 1500 ppm CO ₂ ; CO ₂ response curves at saturating light gas exchange under ambient conditions	minimum 2 trees A, D, E, F, H	1998 summer ¹ , autumn 1999 spring, summer, autumn, 2000 summer
leaf water potential	predawn and minimum potentials, day courses	4 trees A, D, E, F, H	1998, 1999 summer, autumn, especially dry periods
chlorophyll fluorescence	Yield at predawn at variable PPFD, rapid light curves	12 trees A, D, E, F, H	1998, 1999 summer, autumn
harvest of leaves for histological analysis	preservation in formalin solution 4%	3 representative leaves for electron-microscopy of all tree colour combinations	1998 summer, autumn; 1999 spring, summer, autumn
	for electronmicroscopy in glutaraldehyde	2 representative leaves of tree D	2000 late summer for electronmicroscopy
harvest of leaves for biochemical analysis	1998 freezing in liquid nitrogen, freeze-drying 1999 short time heating with microwave, oven-drying 2000 both methods	in 1998 8 samples of 20 leaves each in 1999 8 samples of 10 leaves each in 2000 5 samples of 10 leaves each	1998 summer, autumn; 1999 spring, summer autumn 2000 summer
xylem sap flux	Granier sensors in trunks and branches	trees B, D, E, H	in 1999 during vegetation period continuously
phenology	phenological observation of the trees and the stand	trees A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L	in 1998 to 1999 during vegetation period continuously
stem growth	measurement of growth at breast height	trees A, B, C, D, E, H	in 1998 to 1999 during vegetation period every two weeks
dendro-chronology	taking cores from the trunk and branches, measurement of year rings	trunks of trees A, B, C, D, I, J, K, L branches of tree D	2000 in autumn

The root was analysed by Jung an Blaschke in the years 1998 and 2000

¹The seasons mean the following calendar data: In 1998: summer: 1. – 15. July; autumn: 10. – 18. October; in 1999: spring: 28. May – 19. June; summer: 29. June – 15. July; late summer: 23. August – 21. September; autumn: 23. – 28. October; in 2000: summer 1.-3. August

3.6 Untersuchungen zur Phänologie und Morphologie

3.6.1 Synphänologischer Kalender von Holzgewächsen in der Erlau

Im Jahre 1999 wurde ein synphänologischer Kalender der Holzgewächse in der Erlau erstellt. Dieser Kalender macht die phänologischen Stadien der Untersuchungsbäume untereinander vergleichbar.

Die folgenden phänologischen Parameter wurden an mindestens zwei Individuen aufgenommen: frühjährliche Blattentfaltung, Anthese der Blüten (bei Eiche nur der männlichen Blüten), bei Eiche die Bildung der Johannistriebe, Fruchtreife und Laubfall. Die Stadien galten als begonnen, sobald die Symptome bei mindestens 10 Ästen eines Baumes beobachtet wurden. Die Stadien galten als beendet, wenn die Symptome bei 90 % der Äste festgestellt wurden).

3.6.2 Symptomentwicklung im Jahresgang

Während der Vegetationszeiten 1998 und 1999 wurde das Aussehen des Laubes bonitiert. Die Laubflächenanteile der Farbklassen Grün, Gelbgrün und Gelb wurde im Frühling, Sommer, Spätsommer und Herbst anteilig an der Gesamtbelaubung geschätzt. Dazu wurden die Bäume im gleichen Abstand vom Bestandesrand aus fotografiert, da sich die Vergilbung an stark besonnten Kronenteilen auszubilden scheint. Später wurden von den Fotos die Flächen der jeweiligen Laub-Farbklasse mit dem Programm Delta T (Delta-T Devices, England) bestimmt.

3.6.3 Zweigabsprünge

In den Vegetationszeiten 1998 bis 2000 wurden nur 10 kleine abgefallene Zweige gefunden, so dass das Phänomen Clatopsis in der Erlau nur eine untergeordnete Rolle zu spielen scheint. Daher wurden Zweigabsprünge nicht weiter untersucht. Verschiedene Autoren vermuten, dass Astabsprünge ein Schadsymptom darstellen können (BECKER 1982, KRAPPENBAUER 1986, SCHÜTT & FLEISCHER 1987, KLUGMANN & ROLOFF 1999). Dagegen konnte FLEISCHER (1989) für Eichen keine Beziehung zwischen der Kronenverlichtung und Anzahl von Zweigabsprünge feststellen.

3.6.4 Erfassung der Stomatadichte

Nach den Messreihen der ökophysiologischen Untersuchungen im Frühling, Sommer und Herbst (Kap. 3.8) wurden je Baum/Blattfarb-Kombination drei repräsentative Blätter in 3-4%iger Formalinlösung konserviert (GERLACH 1969). Im Labor wurden die Blätter im Exsikkator unter Vakuum nochmals mit der Fixierungsflüssigkeit infiltriert.

Zur Erfassung der Anzahl der Stomata wurde jeweils das Interkostalfeld links der Mittelrippe, zwischen dem 3. und 4. Seitennerv von distal gesehen unter dem Mikroskop (Typ Dialux, Leitz, Wetzlar) untersucht. Von der Blattober- und unterseite wurden mit Collodium in Ethanol/Dietylster Abgüsse hergestellt (nach GERLACH 1969), welche nach den Abdrücken von Stomata abgesucht wurden. Auf der Blattoberseite wurden keine Stomata gefunden. Auf der Blattunterseite wurde die Anzahl der Stomata jeweils auf einer Fläche von $0,35 \text{ mm}^2$ ermittelt.

3.6.5 Ultrastruktur der Mesophyllzellen

Im Spätsommer 2000 wurden Blätter der Farbklassen Grün und Gelb gesammelt, die noch keine Herbstfärbung hatten, sowie Blätter der Farbklasse Grün, die herbstlich gelbbraun waren. Die Blätter wurden von ARENDT präpariert und mit dem Transmissionselektronenmikroskop untersucht (Methoden vgl. ARENDT & FROMM 2000). Die fotografischen Aufnahmen wurden gemeinsam mit FROMM interpretiert (ARENDT und FROMM: Lehrbereich angewandte Holzbiologie, Studienfakultät für Forstwissenschaft und Ressourcenmanagement, TU-München).

3.6.6 Keimfähigkeit

Im Spätherbst 1998 wurden 160 Eicheln pro Baum gesammelt. Zum Teil wurden sie direkt vom Baum gepflückt, teilweise vom Boden genommen. Da die Form und Größe der Eicheln innerhalb eines Mutterbaumes ziemlich einheitlich sind und zwischen den Probenbäumen variierten (vgl. BURGER 1947), konnten die am Boden liegenden Eicheln den Mutterbäumen wieder zugeordnet werden. Die Eicheln wurden zum Abtöten von Krankheitskeimen für 1 Stunde bei 42°C im Wasserbad inkubiert. Zum Lagern wurden sie in flachen Schalen auf feuchtes Fließpapier gelegt, mit einer Schichthöhe von etwa 3 Eicheln. Abgedeckt wurden die Eicheln erneut mit Fließpapier. Darüber hatten sie einen Luftraum von ca. 3 cm Höhe, der von einer Glasplatte abgeschlossen wurde. Die Schalen wurden im Kühlschrank bei 5°C gelagert. Wöchentlich wurde die Feuchtigkeit des Fließpapiers kontrolliert und schwammige oder schwarze Eicheln entfernt. Die Lagerung dauerte 7 Monate bis zum Keimungsversuch. Dazu wurden jeweils 70 Eicheln nach Mutterpflanzen getrennt ausgelegt in einem Substrat aus 2 Teilen Torf (TKS 1) und 1 Teil Sand. Der Boden wurde ausreichend feucht gehalten, und die Lufttemperatur betrug 10 bis 15°C . Die Bäumchen wurden 10 Monate kultiviert. Die Keimungsrate der Eicheln wurde von jedem Mutterbaum getrennt ermittelt.

3.7 Untersuchungen zur Biomasse

3.7.1 Knospengewicht

Im Frühjahr 1999 wurden vor dem Laubaustrieb je 20 Knospen pro Baum/Blatt-Farbklasse geerntet. Die Knospen wurden im Trockenschrank bei 65°C drei Tage lang getrocknet. Das Trockengewicht wurde für jede Knospe einzeln bestimmt.

3.7.2 Johannistrieb

Im August 1999 wurden die Johannistriebe bonitiert. Dazu wurden von jeder Baum/Blattfarbklasse sechs repräsentative Sonnenäste ausgesucht. An Ästen wurden entlang der äußeren 40 cm die Anzahl und die Gesamtlänge der unmittelbar und mittelbar daran wachsenden Johannistriebe ermittelt. An diesen Johannistrieben wurde auch die Anzahl der Blätter ermittelt.

3.7.3 Anzahl der Verzweigungen

Diese Untersuchung wurde an den gleichen Ästen durchgeführt an denen auch die Johannistriebe gezählt wurden (Kap. 3.7.2). Dazu wurde entlang der äußeren 40 cm der Sonnenäste die Anzahl der Zweigenden des Maiaustriebs (ohne die Johannistriebe) ermittelt.

3.7.4 Fruchtansatz pro Zweig

Im Eichenmastjahr 1998 wurde der Fruchtansatz bonitiert. Der Zeitpunkt der Messung war im Frühherbst, als die Eicheln schon zur vollen Größe entwickelt waren, aber noch nicht zu Boden fielen. Die Anzahl der Eicheln pro 60 Zweigenden wurde für jede Baum/Blatt-Farbklasse ermittelt. Dabei wurden von jeder Zählung vier Wiederholungen durchgeführt.

Im Jahre 1999 war der Fruchtansatz so gering, dass die Bonitur nicht wiederholt werden konnte.

3.7.5 Spezifische Blattfläche

Im Sommer 1999 wurde von Blättern, an denen Gaswechseluntersuchungen durchgeführt worden waren, die Fläche bestimmt. Dazu wurden die Blätter mit einem Scanner (Scan Jet 3c, Hewlett Packard, USA) und mit Hilfe des Programms DT-Scan 2.2 (Hewlett Packard, USA) abgelichtet und die Blattfläche mit dem Programm Delta-T (Delta-T Devices, England) ermittelt. Danach wurden die Blätter getrocknet (vgl. Kap. 3.9.1) und gewogen. Die spezifische Blattfläche (SLA) wurde aus der Blattfläche und dem Trockengewicht ermittelt (weitere Behandlung siehe Kap. 3.9).

3.7.6 Bestimmung der gesamten Blattfläche der Bäume D und E

Die Waldbesitzer gaben keine Erlaubnis, die Bäume nach der Untersuchung zu fällen. Somit wurde zur Bestimmung der gesamten Blattfläche der Bäume D und E eine Stichprobe von repräsentativen Ästen entnommen und vermessen. Über das Verhältnis zwischen Astquerschnitt und Blattfläche (BARTELINK 1997, MATYSSEK 1985) wurde auf die gesamte Blattmasse der Bäume hochgerechnet.

Dazu wurde von sämtlichen Ästen der Bäume D und E Umfang, Länge, Ansatzhöhe, Exposition und Laub-Farbklassen vermerkt. Bei Ästen außer Reichweite wurden der Umfang und die Länge in bezug auf bereits vermessene Äste geschätzt. Dann wurden 10 % aller Äste des Baumes, die repräsentative Durchmesser und Längen hatten, geerntet. Die Äste wurden für den Transport in Äste zweiter Ordnung abgetrennt und von jedem dieser Teile wurden je 10 Blätter zufällig ausgewählt und für die Bestimmung der spezifischen Blattfläche gesammelt (Fig. 8; vgl. Kap. 3.7.5).

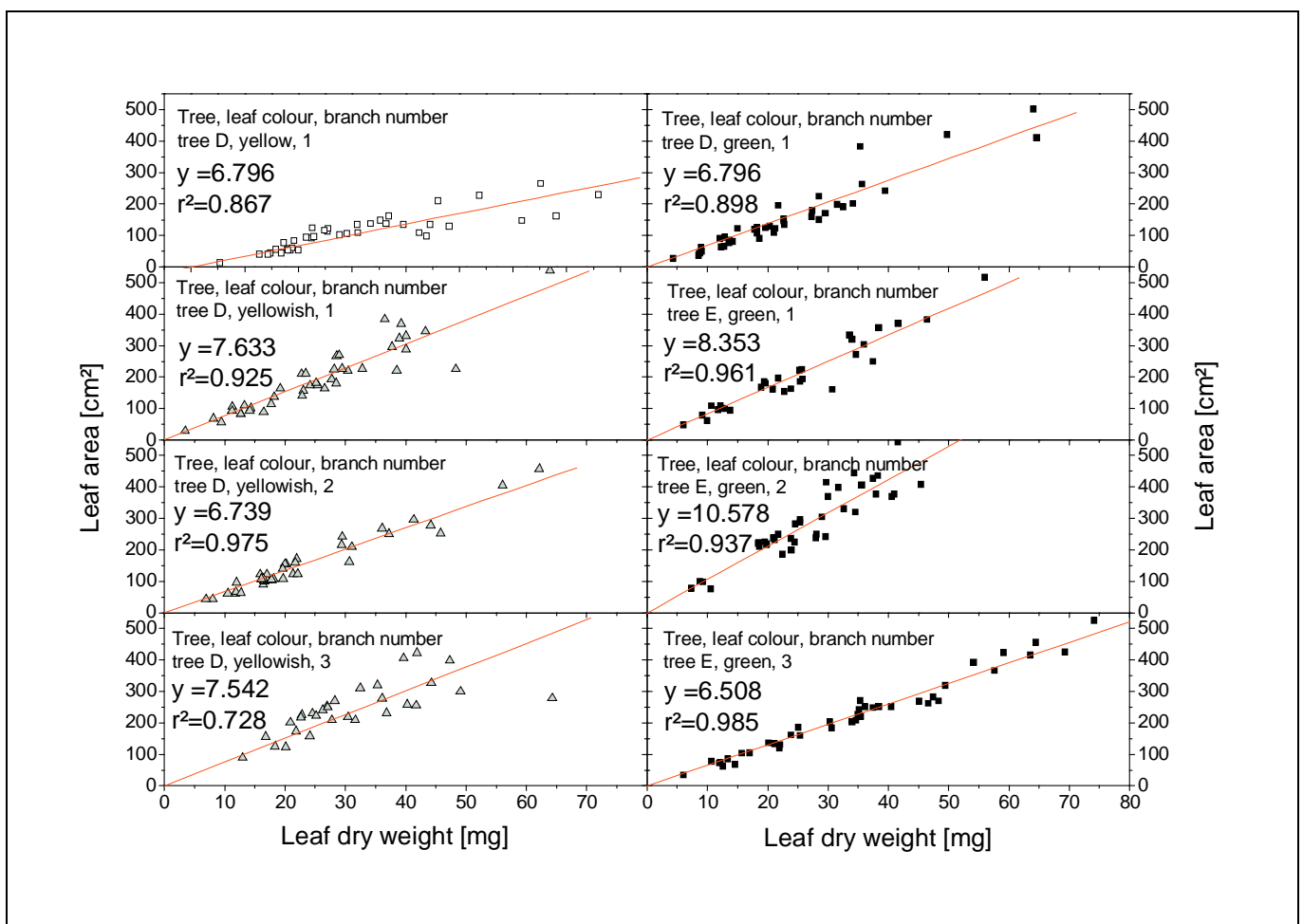


Fig. 8 Correlation between leaf dry mass versus leaf area, the slope indicates the specific leaf area (SLA). Each diagram represents one measured branch

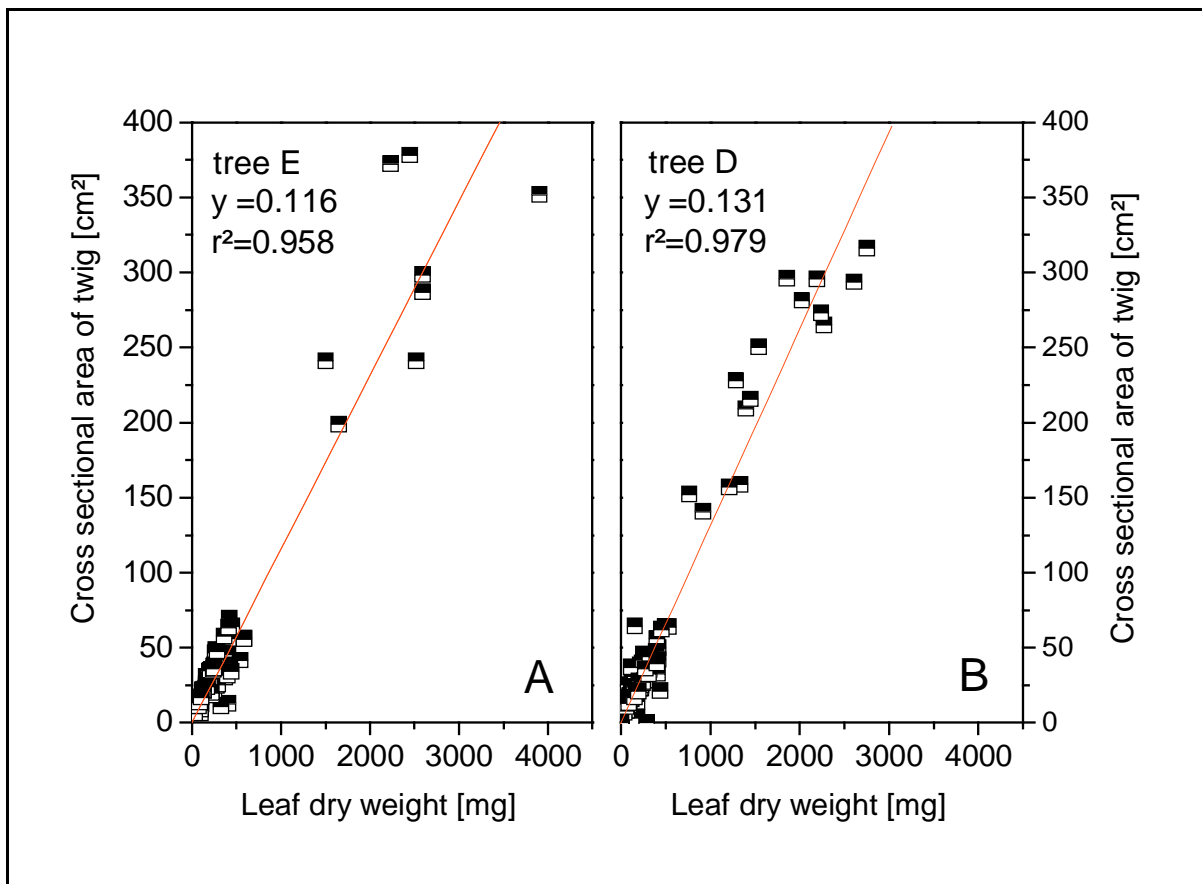


Fig. 9 Correlation between leaf dry weight of a twig versus twig cross-sectional area at twig base

Die Blattfläche wurde mit zwei unterschiedlichen Methoden errechnet. Dazu wurde von der Menge ganzer Äste bei der **1. Methode** ein Drittel in Trockenschränke gegeben und später das Trockengewicht der Blätter bestimmt. Bei der **2. Methode** wurde von den verbliebenen 2/3 der Äste sämtliche Querschnitte 2 bis 3 jähriger Zweige gemessen. Stichprobenartig wurden nach dem Messen die zu den Zweigen

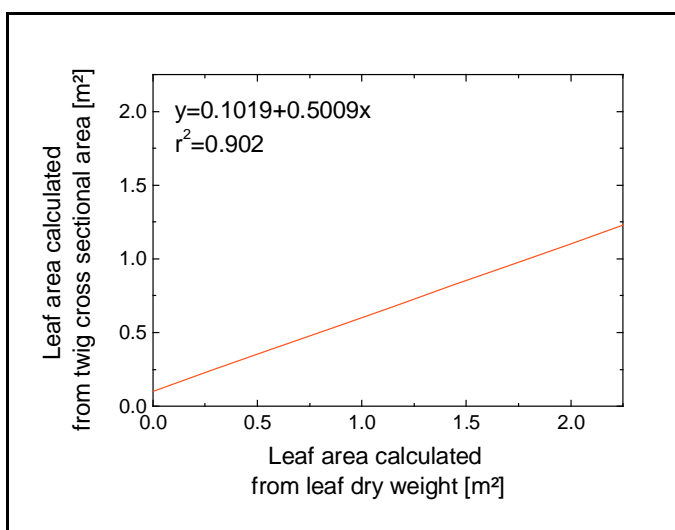


Fig. 10 Correlation between leaf area calculated by leaf mass versus leaf area calculated by twig cross-sectional area. The slope of the graph represents the converting equation of the two methods

gehörenden Blätter getrocknet und ihr Gewicht mit den Querschnitten der Zweige ins Verhältnis gesetzt (**Fig. 9**). Aus dem Verhältnis der Zweig-Querschnitte zum Blattgewicht wurde auf das gesamte Blattgewicht hochgerechnet. In **Fig. 10** werden die Ergebnisse der beiden Methoden miteinander verglichen. Die durchschnittlichen Blattflächen lagen bei Methode 1 niedriger als bei

Methode 2, mit Abhängigkeit von der Querschnittsfläche der Äste. Die erhöhten Werte bei Methode 2 gehen offensichtlich auf eine Überschätzung der Blattbiomasse des Feinreisigs zurück. Die starke Streuung geht vermutlich auf die unterschiedlich stark büschelige Belaubung der Zweige zurück, die bei Methode 1 immer erfasst wurde, bei Methode 2 aber nur stichprobenartig in die Berechnung mit einging. Um die Überschätzung der Blattbiomasse, die mit Methode 2 errechnet wurde, auszugleichen, wurden diese Werte mit der Formel aus Fig. 10 verrechnet. Die so gewonnenen astspezifischen Laubtrockenbiomassen wurden mit den spezifischen Blattflächen der verschiedenen Äste (siehe Fig 8) in Beziehung gesetzt, um die resultierenden Blattflächen auf Astebene zu erhalten. Die Blattflächen zerteilter Äste wurden rechnerisch addiert und auf den Querschnitt des Abstammungsastes bezogen. Ebenso wurde die gesamte Laubfläche je Exposition angegeben. Die Summe der Blattfläche aller Äste ergab die gesamte Blattfläche.

3.7.7 Jahrringanalyse

Im Herbst 1999 und 2000 wurden an vier Bäumen mit grünem und vier Bäumen mit partiell vergilbtem Laub Bohrkerne (Bohrer Typ Mora-Coretax, Haglöf, Schweden) in den vier Himmelsrichtungen gewonnen. Der Stamm wurde in 50 cm Höhe kurz oberhalb des Stammfußes angebohrt (vgl. DITTMAR & ELLING 1999).

Die Bohrkerne wurden in einem Bohrkernkasten getrocknet und anschließend auf dem Digitalpositiometer Aniol (ANIOL 1987) vermessen. Dabei wurden die Daten mit dem Programm Catras 4.0 aufgenommen (ANIOL 1987). Erst wurden nur die ganzen Jahrringe gemessen und alle 10 Jahrringe Markierungen angebracht. Danach wurden Früh- und Spätholz getrennt gemessen. Die Anzahl der Ringe konnte anhand der Markierungen überprüft werden. Die Verläufe der Jahrringkurven wurden anhand von Vergleichskurven auf Plausibilität geprüft. Aus den Werten für die vier Himmelsrichtungen wurde für jeden Baum ein Mittelwert gebildet. Die Bohrkerne wurden anschließend für die $\delta^{13}\text{C}$ -Analysen verwendet (siehe Kap. 3.8.3).

Im Sommer 2001 wurden an 4 offensichtlich gesunden Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) Bohrkerne zu Vergleichszwecken entnommen und die Breiten ganzer Jahrringe (Früh- und Spätholz zusammen) gemessen. Die Fichten standen 15 bis 30 Meter von den Eichen E, F und H entfernt.

3.7.8 Dickenzuwachs der Stämme

An 6 Bäumen wurden im März 1998 in Brusthöhe je ein Umfangsmessband aus Kunststoff (Typ D1-Permanent, UMS, München) zur visuellen Erfassung des

Dickenwachstums angebracht. Durch eine Noniuskala war es möglich, den Stammdurchmesser auf 0,1 mm genau zu bestimmen. In den Vegetationszeiten der Jahre 1998 und 1999 wurden die Bänder alle 14 Tage abgelesen.

3.8 ökophysiologische Messungen

3.8.1 Xylemflussmessungen

Die Wasseraufnahme wurde indirekt über den Xylemtransport bestimmt. Dabei wurde KRAMER & BOYER (1995) folgend angenommen, dass die Wassermenge, die durch Wachstum angelagert wird, im Gegensatz zur Menge des transpirierten Wassers unbedeutend ist.

3.8.1.1 Ermittlung der leitenden Querschnittsfläche des Xylems

Nach folgender Überlegung wurde die leitende Querschnittsfläche ermittelt: Für ringporige Bäume ist bekannt, dass sie in den jüngsten Jahrringen relativ hohe Saffflussraten zeigen, während schon ab dem 3. Jahrring die Wasserleitung stark zurück geht (CERMAK et al. 1992, PHILLIPS et al. 1996). Nach CERMAK & NADEZHDINA (1998) und FROMM et al. (2001) lässt sich die leitende Fläche im Stammquerschnitt nicht mit der Verteilung der Feuchtigkeit allein festlegen, da der Stamm gebundenes Wasser enthält, das nicht für die Weiterleitung zur Verfügung steht. Nach Berechnungen von CERMAK & NADEZHDINA (1998) wird die Saffflussrate bei großen Eichen bei Bezug auf die äußere Hälfte der Splintholzfläche am besten wiedergeben. Die untersuchten Eichen der Erlau hatten eine Splintholzbreite von durchschnittlich 3,9 cm. Aus diesen Gründen wurde die leitende Querschnittsfläche als 2 cm breiter Ring angenommen (Siehe Kap. 3.7.7).

3.8.1.2 Messaufbau und Berechnungsformeln

Die Messungen wurden mit sogenannten Granier-Fühlern (UP, Cottbus) ausgeführt (GRANIER 1985). Dabei wurde eine Heizsonde mit einem konstanten Strom beheizt und gleichzeitig ihre Temperatur gemessen. Die Sonde wurde in den vorbeifließenden Xylemsaft gerichtet und kühlte sich infolge der Wärmeaufnahme des Xylemsaftes ab. Zwischen der beheizten Sonde und einem Sensor im Xylem außerhalb des beheizten Bereichs ergab sich eine Temperaturdifferenz, die proportional zur Geschwindigkeit des Massenstromes war. Durch einen Temperaturabgleich bei einer Saffflussgeschwindigkeit von Null wurden die Holzeigenschaften ausgeschaltet (vgl. GRANIER 1985). Eine beheizte und eine unbeheizte Sonde bildeten zusammen ein Fühler-Paar.

Jeder Granier-Fühler eines Paares bestand aus einer Kanüle, die von außen mit einem Heizdraht umwickelt war, während sie innen ein Thermoelement besaß (vgl. GÜLPEN 1996). Als Stromquellen standen Autobatterien (12 Volt) zur Verfügung. In das Xylem der Baumstämme wurden 2 cm tiefe Löcher im diagonalen Abstand von 10 cm zueinander gebohrt. Die Fühler wurden in Hülsen aus Aluminiumblech gesteckt und in die Löcher eingesetzt. Die Fühler-Paare wurden am Baum fixiert und mit einer Verkleidung aus Hartschaumplatten nach außen isoliert. Die Messdaten wurden mit einem Daten-Speichergerät (Typ Delta-T Logger, Delta-T Devices, Großbritannien) alle 10 Minuten als Mittelung von Messwerten, die in einer Minute gemessen wurden, abgespeichert. An jedem Baum wurden drei Fühler-Paare im Stamm in den Himmelsrichtungen Osten, Norden und Westen angebracht; im Süden wurden keine Fühler installiert, weil die Besonnung der Baumstämme am Bestandesrand möglicherweise zu Temperaturdifferenzen zwischen den Fühler-Paaren führt, so dass die Saftflussraten verfälscht werden. Als Voruntersuchung im Jahre 1998 wurden die Bäume A (grün) D (partiell vergilbt) ausgestattet. Im Jahre 1999 wurden die Bäume B, E (grün) und D, H (partiell vergilbt) instrumentiert. Zusätzlich wurde im Jahre 1999 ein Ast mit der Laub-Farbklasse Grün und einer mit der Laub-Farbklasse Gelb von Baum D mit jeweils zwei Fühler-Paaren im Osten und Westen ausgestattet. An Eichenästen wird an der adaxialen Astseite vor allem Zugholz mit schmalen Tracheen gebildet, so dass der Xylemtransport daher vor allem auf der Astunterseite stattfindet (TIMELL 1986, ALONI et al. 1997). Zur Vergleichbarkeit der Messungen wurden die Fühler-Paare an zwei gleichmäßig stark geneigten Ästen jeweils in der Mitte angebracht.

Es wurde angenommen, dass in Nächten mit VPD-Werten unter zehn Pascal kein Saftstrom stattfindet. Daher wurden nur diese Nachtwerte von den Tageswerten abgezogen, um die Wärmeleitung durch nicht-xylemwasserleitende Strukturen heraus zu rechnen (GRANIER 1985). Alle weiteren Rechenschritte richteten sich nach GRANIER (1985) und GÜLPEN (1996).

Die Xylemflussraten wurden in Tagesgängen abgebildet, um die Dynamik darzustellen. Daneben wurden auch die Tagessummen ermittelt. Durch die Verrechnung mit den Blattflächen (siehe Kap. 3.7.6) wurden Aussagen über die Transpiration pro Blattflächen- und Zeiteinheit gemacht. Zwischen den Untersuchungsbäumen wurden die Saftflussraten verglichen.

3.8.2 Tagessummen der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) auf Laub

Der Strahlungsgenuss von Ästen mit unterschiedlichen Laub-Farbklassen wurde untersucht. Dazu wurden PAR-Sensoren (Typ G1118, Hamamatsu, Japan) zu je

zwei Stück auf je einem Ast mit der Laub-Farbklasse Grün, Gelbgrün oder Gelb in der Sonnenkrone angebracht. Die Äste waren seitlich ca. 10 bis 30 Zentimeter von einander entfernt. Die Lichtfühler wurden mit einer speziellen Drahtkonstruktion so installiert, dass sie stets horizontal ausgerichtet und nicht von Blättern bedeckt wurden (**Fig. 11**). Im Jahre 1998 wurden die Fühler an Baum D installiert und 1999 an Baum H.

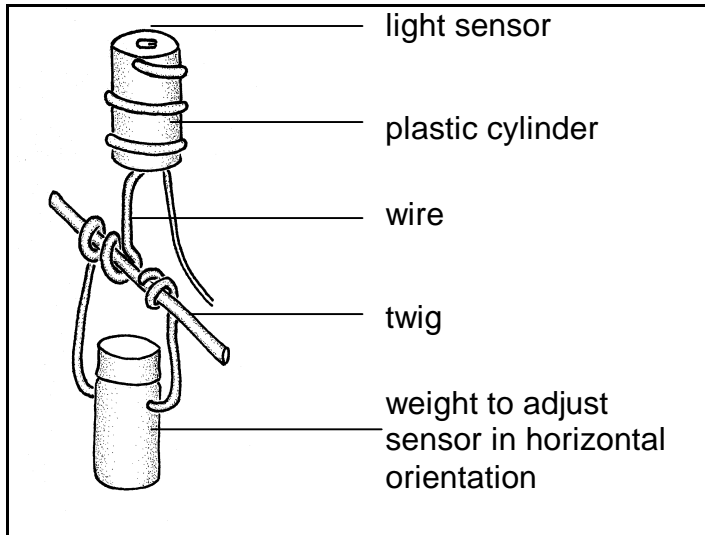


Fig. 11 Installation to adjust light sensors horizontally. The sensor is mounted into a plastic cylinder

Die Hamamatsu-Lichtsensoren wurden vor dem Einbau mit einem geeichten Lichtsensor (Typ LI-189, Licor, USA) abgeglichen. Die Daten wurden mit dem gleichen Daten-Speichergerät aufgenommen mit dem auch die Daten des Xylemflusses gespeichert wurden (siehe Kap. 3.8.1). Die Strahlungssummen wurden auf Zeiteinheiten von 24 Stunden berechnet.

3.8.3 Isotopenverhältnis von Kohlenstoff in der Cellulose des Stammes

Mit dem Isotopenverhältnis von Kohlenstoff ist es möglich, Aussagen über die Wassernutzungseffizienz und andere Parameter des Gaswechsels zu machen (FARQUHAR et al. 1982b). Dabei beziehen sich die Messwerte integrativ auf den gesamten Zeitraum, in dem der gemessene Kohlenstoff im Pflanzenkörper festgelegt wurde. Deshalb wurde in der vorliegenden Studie auch nur der Kohlenstoff der Cellulose gemessen, weil es sich hier um ein wenig verändertes Photosyntheseprodukt handelt (im Gegensatz zum Holz mit wechselnden $\delta^{13}\text{C}$ -Konzentrationen, vgl. PICON et al. 1997, GESSLER et al. 2001)

Die Isotopenverhältnisse wurden von Jahrringen bestimmt, die als Bohrkern vorlagen (siehe Kap. 3.7.7). Die Aufarbeitung und Analyse wurde von PONTON (INRA, Champenoux, Frankreich) vorgenommen. Dabei wurden die Jahrringe der Jahre 2000, 1999 und 1998 einzeln und die der vorausgegangenen Jahre in Gruppen von je 5 Jahren bis einschließlich 1973 zusammen untersucht. Aus dem Xylem wurde die Holocellulose nach DANZER & LEAVITT (1993) extrahiert und die Proben in einem Massenspektrometer (Typ Finnigan-MAT, Delta-S, Bremen) gemessen.

Kohlenstoff tritt hauptsächlich als stabiles ^{12}C -Isotop auf, jedoch kommen auch sehr kleine Mengen von stabilem ^{13}C vor. Man setzt die gemessenen Werte mit einem Standardwert (PeeDee-Belemnit in South Carolina; CRAIG 1957) in Beziehung und erhält den sogenannten $\delta^{13}\text{C}$ -Wert:

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{\text{Probe}}{\text{Standard}} - 1 \right] \times 1000 \quad [\text{‰}]$$

Bei enzymatisch katalysierten Reaktionen wie der CO_2 -Assimilation von Pflanzen werden Diskriminierungen von ^{13}C beim Aufbau biologischer Strukturen beobachtet. Die folgende Formel korrigiert den Konzentrationsunterschied von ^{13}C (Δ) zwischen Atmosphäre und Pflanze:

$$\Delta = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{Luft}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{Pflanze}}}{1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{Pflanze}} / 1000} \quad [\text{‰}]$$

Die Diskriminierungsrate der RUBISCO ist von einigen Pflanzen bekannt, so dass hier mit dem Literaturwert von 27 ‰ (FARQUHAR et al. 1982a) gerechnet wird. FARQUHAR et al. (1982a, b) entwickelten Berechnungen, um von der Diskriminierung von ^{13}C gegenüber ^{12}C c_i berechnen zu können. c_i steht über die stomatäre Leitfähigkeit in Beziehung zur Transpirationsrate.

Die kumulative Transpiration korreliert mit der Trockenmasseproduktion, da sowohl CO_2 als auch Wasserdampf durch die gleichen Stomata strömen (LIVINGSTON & SPITTLEHOUSE 1993). Es ist möglich, von einem Pflanzenorgan über seine ganze Wachstumszeit integriert die mittleren Werte von Wassernutzungseffizienz, Transpiration und c_i zu bekommen. Mit der folgenden Formel läßt sich c_i errechnen (FARQUHAR et al. 1982a):

$$c_i = (\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}} - a - \delta^{13}\text{C}_{\text{Pflanze}}) \times \frac{c_a}{b - a} \quad [\text{ppm}]$$

Wobei $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ die Fraktionierung von ^{13}C in der Atmosphäre und $\delta^{13}\text{C}_{\text{Pflanze}}$ die Fraktionierung durch die Pflanze ist, a die Diskriminierung durch Diffusion (4.4 ‰, O'LEARY 1993) b die Diskriminierung durch die Carboxylierung (s.o.) und c_i und c_a die CO_2 -Konzentrationen im Blatt bzw. in der Atmosphäre darstellen.

Nimmt man für das Jahr 1999 eine CO_2 -Konzentration von 360 ppm und ein $\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$ -Wert von -8,3 ‰ an, so kann man auch schreiben:

$$c_i = (8.3 - 4.4 - \delta^{13}\text{C}_{\text{Pflanze}}) \times \frac{360}{27 - 4.4} \quad [\text{ppm}]$$

beziehungsweise:

$$c_i = (-12 - \delta^{13}\text{C}_{\text{Pflanze}}) \times 15.93 \quad [\text{ppm}]$$

3.8.4 Gaswechseluntersuchungen

3.8.4.1 Geräte

Anwendung fand ein Porometer (LI 6400, Licor, USA), bei dem Temperatur, Photonenflussdichte und CO₂-Konzentration geregelt werden konnten. Es arbeitet als offenes System mit je einem Absolut-Infrarot-Gas-Analysator (Absolut-IRGA) für Proben- bzw. Referenzgas zur Bestimmung der CO₂- und Wasserdampfkonzentration. Während der Messungen wurden die IRGAs regelmäßig gegeneinander abgeglichen („match mode“). Es wurde die Netto-CO₂-Assimilation gemessen werden. In **Tab. 5** werden die Grundeinstellungen gezeigt.

Tab. 5: System settings of the LI 6400

Parameter	Setting
Leaf temperature	25 °C
Gas flux rate	500 ml min ⁻¹
Fan velocity	maximum
Distribution of stomata on leaf blades	hypostomatal

Zur Steuerung des Gerätes wurden für CO₂-Abhängigkeitskurven modifizierte, voreingestellte Programme benutzt, und für die Lichtkurven wurden Programme in der systemeigenen Sprache LPL geschrieben. Nach jeder Licht- bzw. CO₂-Veränderung wurde vor der Speicherung der Messwerte ein Warteintervall mit Minimal- und Maximalwerten festgelegt. Entscheidend für die Länge der Wartezeit war der stabile Verlauf von Fluss-, Photosynthese- und Transpirationsrate.

3.8.4.2 Messprogramm

Die Messungen wurden im Jahre 1998 im Sommer und Herbst und im Jahre 1999 im Frühling, Sommer, Spätsommer und Herbst durchgeführt. Je Baum/Blatt-Farbklasse und Licht- bzw. CO₂-Abhängigkeitskurven der CO₂-Assimilation wurden mindestens zwei Blätter gemessen (siehe Tab. 4).

Die CO₂-Abhängigkeitskurven der CO₂-Assimilation wurden bei Lichtsättigung von 1200 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und mit schrittweisem Absenken der CO₂-Konzentrationen von 2000, 1200, 800, 350, 200, 100, 50 und 0 ppm ausgeführt. Die Wartezeit vor der ersten Messung betrug 12 Minuten, zwischen den CO₂-Schritten mindestens sieben, maximal neun Minuten.

Die Lichtabhängigkeitskurven der CO₂-Assimilation wurden unter gleichbleibender CO₂-Konzentration von 350 ppm bzw. unter der Sättigungskonzentration von

1500 ppm CO₂ ausgeführt. Die Photonenflussdichten waren für alle Lichtkurven festgesetzt auf die Schritte von 0, 50, 100, 200, 700, 1200 und 2000 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Die Wartezeit vor der ersten Messung betrug neun Minuten und zwischen den Licht-Schritten lagen mindestens fünf, maximal sieben Minuten.

Am Intensivbaum D wurden im Sommer 1999 exemplarisch Messungen unter Umgebungsbedingungen gemacht (Nachlaufmessungen). Die Blätter wurden für sechs Minuten in der Küvette eingedichtet und die Messwerte wurden in Abständen von einer Minute aufgenommen.

In der Nacht vom 5. zum 6. Juni 1999 wurde die Dunkelatmung an Blättern der Bäume D und H gemessen.

3.8.4.3 Gaswechselgrößen

Sämtliche Formeln zur Quantifizierung des Gaswechsels wurden von CAEMMERER & FARQUHAR (1982) übernommen. Die Netto-CO₂-Assimilation bei Starklicht wurde in Lichtabhängigkeitskurven bei 350 ppm CO₂ ($A_{\text{max}350}$) und bei 1500 ppm CO₂ ($A_{\text{max}1500}$) ermittelt. Die Netto-CO₂-Assimilationsrate wurde in Abhängigkeit mit dem Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit aufgetragen, um den Einfluss der Blattdicke und des Chlorophyllgehalts mit einzubeziehen.

Aus den Lichtabhängigkeitskurven wurden aus dem linearen Teil der Assimilationskurve die Lichtausnutzungseffizienz QY_{350} bei 350 ppm CO₂ und QY_{1500} bei 1500 ppm CO₂ errechnet, und zusätzlich wurden aus den Lichtabhängigkeitskurven die Lichtkompensationspunkte errechnet. Die Dunkelatmung wurde über Tag nach 15 Minuten Verdunkelung bzw. in der Nacht gemessen. Aus der CO₂-Abhängigkeitkurve wurde aus dem linearen Teil der Assimilationskurve die Carboxylierungseffizienz (CE) als auch der CO₂-Kompensationspunkt bestimmt.

3.8.4.4 Begriffsdefinition und Anmerkung zu den Berechnungsformeln

Die Entwicklung der Gaswechselgleichungen, namentlich für $g_{\text{H}_2\text{O}}$ und c_i , fußen auf der Enzymkinetik nach Michaelis-Menten. Im Prinzip gehen die Berechnungen von einer stabilen, statischen Kinetik aus, d.h. die Prozesse haben Zeit zur Einstellung des Gleichgewichts (z.B. zwischen der CO₂-Konzentration in der Außenluft (c_a) und im Mesophyll (c_i) durch gleichmäßige Öffnung der Stomata und ausreichende Diffusion im substomatären Raum; vgl. BEYSCHLAG & ECKSTEIN 1997). In der vorliegenden Arbeit wurden jedoch aus messtechnischen Gründen relativ schnelle Untersuchungen angewendet. Auch in der natürlichen Umgebung treten

wahrscheinlich seltener stabile Zustände auf: Wind, Sonnenstand und gegenseitige Beschattung verhindern gleichbleibenden Bedingungen. Durch die unterschiedlichen Diffusionskonstanten von Wasserdampf und Kohlendioxid kommt es jedoch durch die Formeln von CAEMMERER & FARQUHAR (1982) bei ungleichmäßigem Austausch über die Fläche zu Fehleinschätzungen von c_i und g_{H_2O} . Auf dieses Problem haben auch BEYSLAG & ECKSTEIN (1997) in einem Artikel über stomatal patchiness hingewiesen.

Ausgehend von diesem Hintergrund wird in der vorliegenden Studie die CO_2 -Konzentration im Mesophyll im Sinne von CAEMMERER & FARQUHAR als „apparentes c_i “ verstanden (im folgenden einfach als c_i abgekürzt). Gleiches gilt auch für g_{H_2O} .

3.8.5 Wasserpotential

Zur Bestimmung des Wasserpotentials der Blätter wurde die Druckbombe nach SCHOLANDER et al. (1965) eingesetzt und die Messung nach den Empfehlungen von WILLERT et al. (1995) durchgeführt.

Dazu wurde ein Blatt vom Zweig geschnitten und in eine Plastiktüte gelegt, um seine Transpiration einzuschränken. Da die Blätter der Stieleiche sehr kurze Blattstiele haben, wurde die Lamina am Grunde mit einer Rasierklinge auf einer Länge von 2 cm parallel zum Mittelnerv eingeschnitten und die entstehenden Lappen umgefaltet. Nach Aussage von DREYER (schriftl. Mittlg., INRA, Campenoux, Frankreich) wird bei Eichenblättern der Messwert nicht durch solche Einschnitte in die Lamina verändert. Die Zeit zwischen dem Abschneiden der Blätter und der Messung betrug maximal 30 Sekunden.

Die Messungen wurden morgens vor der Morgendämmerung („predawn“) und mittags gemacht. Darüber hinaus wurden mehrere Tagesgänge aufgenommen. Bei jeder Messung wurden vier Blätter pro Baum/Blatt-Farbklasse untersucht.

3.8.6 Chlorophyll-Fluoreszenzmessung

Die Chlorophyll-Fluoreszenzmessungen wurden mit dem Mini-PAM, (Walz, Effeltrich) ausgeführt. Die PAM-Technik (Puls-Amplitude-Modulation) erlaubt es, auch bei Tageslicht Messungen durchzuführen (detaillierte Beschreibung bei SCHREIBER et al. 1988). Das Gerät ist insbesondere darauf ausgerichtet, die Quantenausbeute (Quantum Yield) von Photosystem II zu messen.

Die Blätter wurden immer links neben der Mittelrippe im distalen 3. Interkostalfeld gemessen. Im Sommer 1998 wurden in den Morgenstunden an allen Farbklassen der Bäume A, D, E, F und H jeweils 12 Messungen der potentiellen Quantenausbeute durchgeführt.

Im Frühling, Sommer, Spätsommer und Herbst 1999 wurden von Baum D an je 12 Blättern der Farbklassen Grün und Gelb vor der Morgendämmerung die potentielle Quantenausbeute ermittelt.

An einem Spätsommertag (2. September 1999, 13 Uhr Mitteleuropäischer Zeit) wurden an Blättern der Farbklassen Grün und Gelb von Baum D sogenannte „schnelle Lichtkurven“ nach WHITE & CRITCHLEY (1999) durchgeführt. Die Photonenflussdichten wurden schrittweise erhöht (0, 60, 100, 160, 220, 320, 500, 750 und 1200 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mit jeweils einer Dauer von 10 Sekunden bis zur Messung. Die Geräteeinstellungen für sämtliche Messungen werden in **Tab. 6** aufgelistet.

Tab. 6: Settings of the Mini-PAM

Parameter	Settings
Intensity of measuring light (LED, maximum emission 655 nm)	level 4 (standard), 0.15 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Intensity of saturation light impulse	> 3000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Duration of saturation light impulse	0.8 second
Distance of fibre optics to leaf lamina	10 millimetres
Inclination of fibre optics to leaf lamina	60°

Im Sommer 2000 wurden die Lichtkurven an jeweils 12 Blättern der Farbklassen Grün, Gelbgrün und Gelb von Baum D wiederholt. Um eine kontrollierte und einheitliche Belichtung der Blätter zu gewährleisten, wurden die Experimente im Labor ausgeführt. Dazu wurden kleine Äste mit Blättern der Farbklassen abgesägt und in eine Vase gestellt. Darüber wurde eine Tüte zusammengebunden, um die Transpiration gering zu halten. Nach STRASSER et al. (1987) und HOTZ et al. (1990) liefern Fluoreszenzmessungen an Blättern, die mehrere Stunden zuvor vom Baum geschnitten wurden, noch vergleichbare Ergebnisse. Im Labor wurden die Blätter drei Beleuchtungsregimen ausgesetzt und danach gemessen: Ein Drittel wurde für acht Stunden in einen absolut dunklen Raum gebracht, ein Drittel der Zweige wurde so montiert, dass die Blätter für zwei Stunden gleichmäßig einer photosynthetisch aktiven Bestrahlung von 200 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ausgesetzt wurden, und das letzte Drittel wurde zwei Stunden mit 1000 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bestrahlt. Die Bestrahlungen fanden mit einer Tageslichtlampe statt (Dr. Hönle, Martinsried). Um bei Starklicht eine gleichmäßige Beleuchtung der Blätter zu gewährleisten und andererseits eine Überhitzung zu vermeiden, wurden die Blätter geerntet und in

Petrischalen mit gekühltem Leitungswasser gelegt. Bei allen Messungen wurden abwechselnd immer ein Blatt der Farbklasse Grün, Gelbgrün und Gelb gemessen.

3.8.6.1 Messanordnung

Bei einem an absolute Dunkelheit adaptierten Blatt wird die Grundfluoreszenz F_o ermittelt. Es empfiehlt sich, diese Messung vor der Morgendämmerung bzw. nach einer nachtgleichen Dunkelphase vorzunehmen, wenn alle Reaktionszentren im oxidierten Zustand vorliegen. Danach folgt ein Sättigungsblitz mit dem Fluorometer. Dieser führt zu einer starken Zunahme der Fluoreszenzstrahlung bis auf ein Maximum F_m , worauf die Strahlung wieder auf einen Wert kurz oberhalb von F_o absackt. Mit folgender Formel wird die potentielle Quantenausbeute (F_v/F_m) für dunkeladaptierte Blätter errechnet:

$$\frac{(F_m - F_o)}{F_m} = \frac{F_v}{F_m} = 0.83...0.85$$

Die Werte von F_v/F_m liegen bei gesunden Blättern bei verschiedenen Taxa in einem bemerkenswert engen Rahmen ($0,832 \pm 0,004$, entsprechend $0,106 \pm 0,001$ mol O_2 pro mol absorbierter Photonen; DEMMING & BJÖRKMAN 1987).

Aufschlussreich sind die Veränderungen, die sich bei der Messung belichteter Blätter zeigen: Die Grundfluoreszenz ist gegenüber der von dunkeladaptierten Blättern angehoben und wird als F_t bezeichnet. Den Reaktionszentren wird Lichtenergie zugeführt, welche in photochemischen Prozessen verbraucht wird. Überschüsse werden als Wärme und Fluoreszenzstrahlung abgegeben oder im Xanthophyllzyklus verbraucht (nicht-photochemisches Quenching).

Wird nun ein Sättigungsblitz auf das Blatt gegeben, so steigt die Fluoreszenz wieder schnell an, wobei das Maximum F_m' genannt wird und der Wert infolge photochemischer und nicht-photochemischer Prozesse nicht so hoch wie bei dunkeladaptierten Blättern ist. Danach schwächt sich die Fluoreszenzstrahlung bis etwa zum Grundwert F_t' ab. Mit folgender Formel berechnet man die effektive Quantenausbeute oder „Genty-Faktor“ (QY; GENTY et al. 1989) für lichtadaptierte Blätter:

$$\frac{(F_m' - F_t')}{F_m'} = \frac{\Delta F}{F_m'} = QY$$

Die effektive Quantenausbeute ist der Anteil des eingestrahnten Lichts, der vom Chlorophyll absorbiert wird und in den photosynthetischen Prozess eingeht. Im Verlauf einer Lichtkurve verkleinert sich der Wert von ca. 0,8 mit zunehmend

eingestrahler Lichtmenge und Untersuchungszeit. Die Lichtenergie wird also verstärkt in nicht-photochemisches Quenching abgeführt. Mit einer weiteren Formel lässt sich der Anteil dieses Quenchings im Verhältnis zur aufgenommenen Energiemenge (NPQ) berechnen (BILGER & BJÖRKMAN 1990):

$$\text{NPQ} = \frac{(F_m^{\circ} - F_m')}{F_m'}$$

Dabei ist F_m° die maximale Fluoreszenz dunkeladaptierter Blätter. NPQ hängt linear mit der Dissipation von Wärme zusammen und nimmt bei gesunden Pflanzen Werte von 0,5 bis 3,5 an (MAXWELL & JOHNSON 2000).

3.9 Biochemische Untersuchungen der Blattinhaltsstoffe

3.9.1 Probennahme

Im Sommer und Herbst 1998 und im Frühling, Sommer und Herbst 1999 wurden Sonnenblätter für die biochemischen Untersuchungen geerntet. Die Proben wurden nur an Tagen mit wolkenlosem Himmel gesammelt, um eine gleichmäßige Bestrahlung der Blätter zu gewährleisten. Es wurden dazu die strahlungsreichen Stunden von 11 bis 13 Uhr Mitteleuropäischer Zeit genutzt.

Je Baum/Blatt-Farbklasse und Termin wurden 8 Mischproben geerntet. Die Anzahl der Blätter in den Mischproben und die Vorbehandlung war 1998 und 1999 verschieden.

Im Jahre 1998 wurden pro Mischprobe je 20 Blätter in Tüten aus Aluminium geerntet und in flüssigem Stickstoff schockgefroren. Anschließend wurden die Blätter gefriergetrocknet (Beta 1-8, Christ, Osterode) und bei $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ aufbewahrt (**Methode SG**). In Folge von Stromausfällen und Fehlfunktionen der Kühltruhen tauten die Proben vom Sommer 1998 auf und mussten verworfen werden, die Proben vom Herbst waren nicht betroffen.

Im Jahre 1999 wurden je 10 Blätter gleich nach der Ernte 30 Sekunden in der Mikrowelle mit 600 Watt bestrahlt (POPP et al. 1996), um blatteigene Enzyme, insbesondere die Hydrolasen, zu deaktivieren. Die Blätter wurden im Exsikator mit Silikagel ins Labor gebracht. Dort wurden sie im Trockenschrank bei $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 24 Stunden lang getrocknet und anschließend bis zur Aufarbeitung bei $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ gelagert (**Methode MO**).

Zum Vergleich der Methoden SG und MO wurden im Sommer 2000 je 5 Mischproben mit jeweils 10 Blättern der Farbklassen Grün und Gelb mit den beiden oben beschriebenen Methoden vorbehandelt. Die Analysen der Zucker und Pigmente wurden bei allen Proben gleich durchgeführt und die Ergebnisse verglichen (siehe Kap. 3.9.2.6).

Alle Blattproben wurden in einer Kugelmühle (Typ MM2, Retsch, Haan) zu Staub gemahlen. Die Einsätze und Kugeln waren aus Zirkoniumoxid, um die Verunreinigung durch Stahl zu verhindern.

3.9.2 Stärke und Zucker

Stärke und Zucker wurden jeweils aus der selben Blattprobe bestimmt. Dazu wurden 1.) die niedermolekularen Kohlenhydrate extrahiert und für die Bestimmung der Zucker eingesetzt; 2.) wurde das ausgewaschene Blattmaterial für die Stärkebestimmung weiter behandelt. Die Vorgehensweise bei der Extraktion richtete sich nach POPP (Arbeitsanleitung 25, Abteilung für chemische Physiologie der Pflanzen, Institut für Pflanzenphysiologie, Universität Wien) und wurde für Eichenblätter optimiert.

3.9.2.1 Extraktion von niedermolekularen Kohlenhydraten und wasser- sowie alkohollöslichen Substanzen

Von dem pulverisierten Blattmaterial wurden 20 mg abgewogen (Probengewicht), und zusammen mit den Reaktionsgefäßen erneut gewogen (Gesamtgewicht). Zugewogen wurde 1 ml bidestilliertes Wasser, geschüttelt (Typ Capmix, Espe, Seefeld) und bei 13.000 U/min 4 Minuten zentrifugiert (Biofuge 13, Heraeus, Osterode) und der Überstand aufgefangen. Erneut wurde 0,5 ml bidestilliertes Wasser zugewogen, geschüttelt, zentrifugiert wie oben und der Überstand mit dem ersten vereinigt. Schließlich wurde 1 ml Ethanol 96 % (p.A. Qualität, Merck, Darmstadt) zugegeben, geschüttelt und 5 Minuten bei 60 °C inkubiert, dann zentrifugiert wie oben und der Überstand mit den anderen vereinigt. Die gesammelten Überstände wurden eingefroren und für die Bestimmung der Zucker aufbewahrt. Das Pellet wurde im Exsikkator unter Vakuum und mit Trocknungsmittel (Silikagel) getrocknet.

Das Gesamtgewicht (vom trockenen Pellet und Probengefäß) wurde erneut ermittelt. Die Differenz aus den Wäageergebnissen vor und nach der Extraktion ist gleich der Menge kaltwasser- und alkohollöslicher Stoffe. Neben Zuckern wie

Saccharose, Fructose und Glucose gehören dazu auch Cyclitole, organische Säuren, Kationen und Anionen. Die Menge gelöster Pigmente lag unter der Nachweisgrenze des Photometers.

3.9.2.2 Abbau der Stärke zu Glucose

Der getrocknete Rückstand wurde mit 1 ml alpha-Amylase-Lösung (500 Units) versetzt, bei 85 °C für 30 Minuten inkubiert und danach bei 13.000 U/min für 4 Minuten zentrifugiert. Vom Überstand wurden 400 µl abpipettiert und mit 300 µl Amyloglucosidase-Lösung (3 Units) versetzt und bei 37 °C im Schüttelbad über Nacht inkubiert. Dann wurden die Proben in Eis abgekühlt und zur Glucosebestimmung eingesetzt.

Möglicherweise werden aus dem Blattmaterial Stoffe freigesetzt, die den enzymatischen Abbau der Stärke beeinträchtigen können. Dadurch fallen die Messwerte von Glucose geringer aus, als bei den tatsächlich vorhandenen Stärkekonzentrationen in den Proben zu erwarten wären. Deshalb muss die Größe dieser Hemmfaktoren bestimmt werden, um die tatsächliche Stärkekonzentration ermitteln zu können. Für jede Probe wurde daher eine Wiederholung mit Zusatz einer definierten Stärkelösung angesetzt (Interner Standard). Der Zusatz wurde so bemessen, dass im Mittel die gemessene Glucosekonzentration um 50 % anstieg. Zur Bestimmung der maximalen Umsetzung (Sollwert) wurde die gleiche Menge an Stärke in Reaktionsgefäße abgefüllt, abgebaut und die entstehende Glucose gemessen. Aus Formel 1 ergibt sich die Größe des Hemmfaktors

$$\text{Hemmfaktor} = \frac{\text{Sollwert}}{(\text{InternerStandard} - \text{Probe})}$$

In einem dritten Schritt wurden die Reagentienleerwerte (Nullprobe) gemessen. Aus der folgenden Formel ergibt sich die tatsächliche Stärkekonzentration der Probe in Glucoseeinheiten:

$$\text{Stärke (in Glucoseeinheiten)} = (\text{Probe} - \text{Reagentienleerwert}) * \text{Hemmfaktor}$$

Für die Analyse wurde eine HPLC-Anlage (High Pressure Liquid Chromatography) benutzt, wie sie bei HOFFMANN (1996) beschrieben wird. Zur Trennung wurde eine Säule mit Kunstharz verwendet (Typ Aminex HPX-87 H aus Styrol-Devenybenzol, Bio Rad, USA). Als Eluent wurde 5 mM H₂SO₄ verwendet, der mit 0,6 ml/min

isokratisch gepumpt wurde. Die Säulentemperatur war 30 °C (zur Methode vgl. TOMLINS et al. 1990, LINKE & MOSS 1992, ANGERS & NADEAU 1988, siehe auch HOFFMANN 1996). Eine Beispielkurve wird in **Anhang A-3** gezeigt.

3.9.2.3 Bewertung der Hemmfaktoren bei der enzymatischen Spaltung von Stärke

Die Größe der Hemmfaktoren ließ keinen Zusammenhang mit dem Erntetermin oder der Blattfarbe erkennen. Die Hemmfaktoren schwankten zwischen Zahlenwerten von 0,9 bis 6,7 mit einem Mittelwert von 2,6 und einer Standardabweichung von 1,3.

3.9.2.4 Bestimmung der Zucker

Die Überstände (Kap. 3.9.2.1) wurden aufgetaut und mit der oben genannten HPLC-Anlage nachgewiesen. Neben Saccharose, Glucose, Fructose, und anderen Zuckern konnte auch myo-Inositol bestimmt werden.

3.9.2.5 Bewertung der Extraktion und Aufstockungsversuch für niedermolekulare Kohlenhydrate

Im Pellet verblieben je nach Zuckerart nur noch Reste von 0,6 bis 1,7 % der ursprünglichen Konzentration (**Fig. 12A**). Die Ergebnisse der Co-Injektion (Aufstockung) hatten eine mittlere Abweichungen von durchschnittlich zwischen 1 und 5 % je nach Zuckerart (**Fig. 12B**).

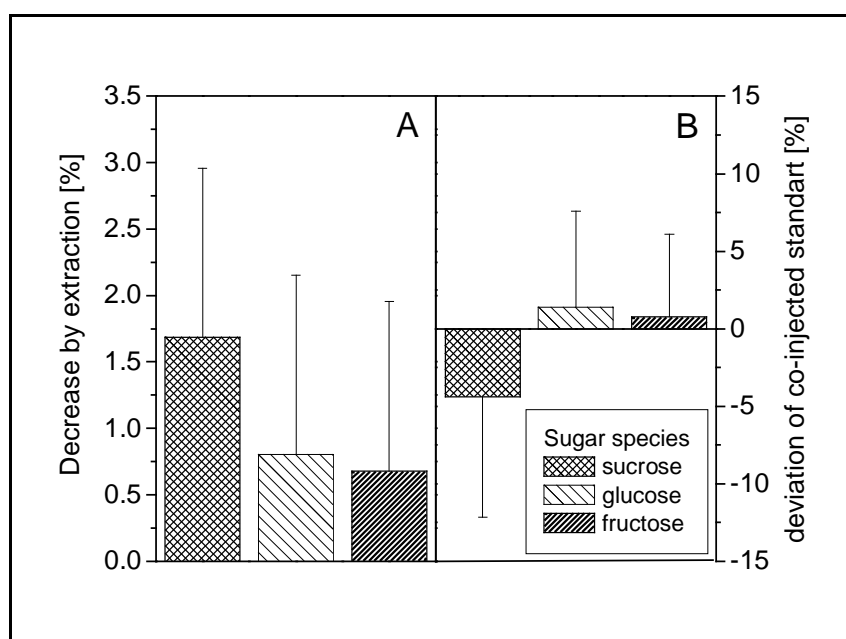


Fig. 12 (A) Mean yield of extraction in per cent of total quantity of sucrose, glucose and fructose; (B) mean difference between sample and co-injected standards (n=8 each sugar species and experiment)

Im Dezember 1998 wurden Zucker und Cyclitole von Proben, die im Herbst 1998 gesammelt wurden, im Labor von WILLERT (Institut für Ökologie der Pflanzen, Westfälische Wilhelms Universität Münster) gaschromatographisch (GC) nachgewiesen (Methode und Geräte siehe ORTHEN 1995). Im Vergleich zum GC-Nachweis wichen die mittleren Zuckerkonzentrationen beim Nachweis mit HPLC bei Saccharose um -17,2 %, bei Glukose um 5 % und bei Fruktose um 19,1 % ab (Anhang A-4).

3.9.2.6 Vergleich der Präparationsmethoden Stickstoff/Gefriertrocknung (SG) und Mikrowelle/Trockenschrank (MO) bei den Zuckern und der Stärke

Zucker

Saccharose war bei Methode MO gegenüber Methode SG stärker konzentriert (174% in der Blatt-Farbklasse Grün und 178% in der Blatt-Farbklasse Gelb) während die Konzentration von Glucose geringer war (46% in der Blatt-Farbklasse Grün und 36% in der Farbklasse Gelb; **Fig. 13**). Die Unterschiede zwischen den Be

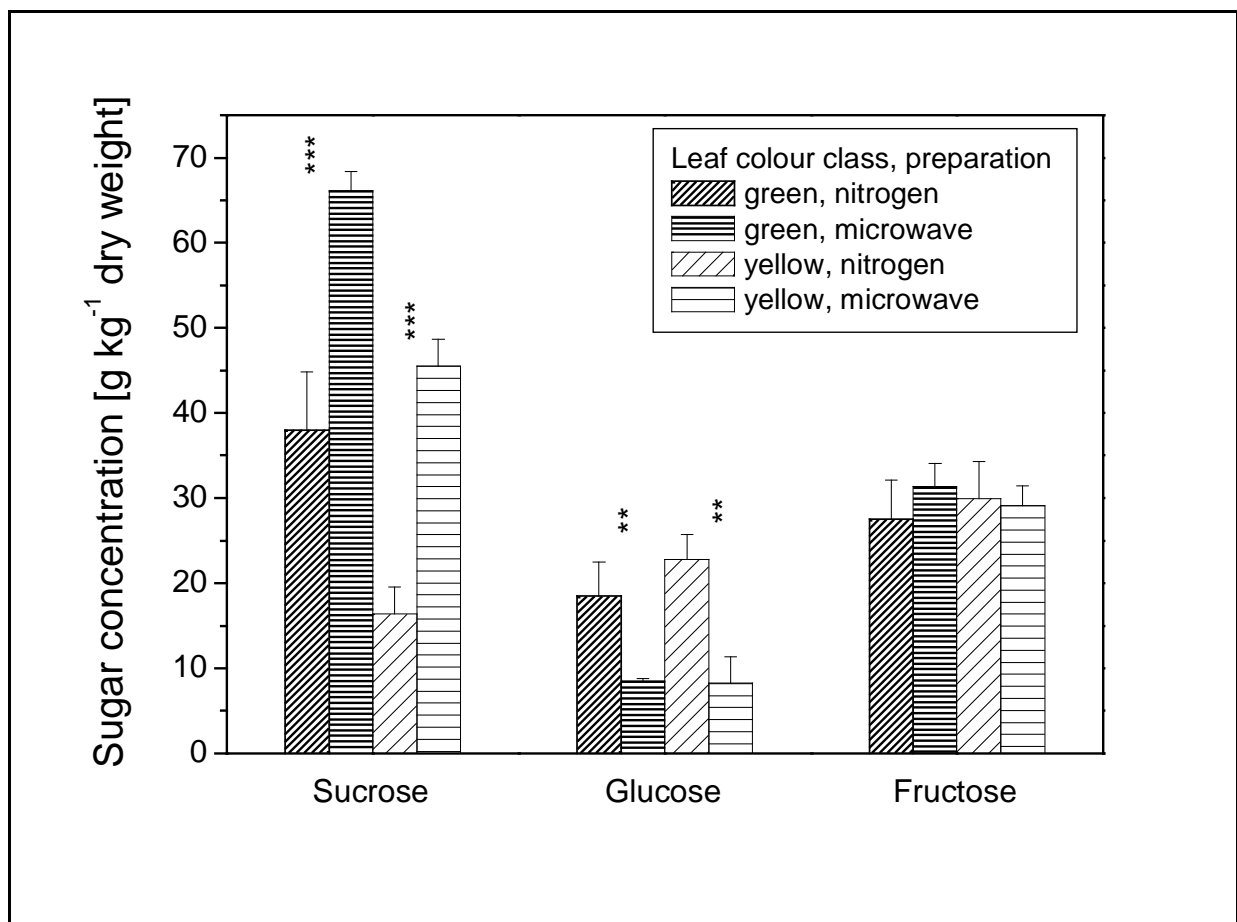


Fig. 13 Comparison of the sugar concentrations taken by the two preparation methods for sugar analysis 1.) freezing with liquid nitrogen and freeze-drying and 2.) denaturing by microwave and oven-drying (the analysis is the same in both cases; n=8 each leaf colour class, sugar species and preparation; data points and bars represent mean values and standard deviation, respectively; stars represent levels of statistical significance: **=p>0.01, ***=p>0.001)

handlungen waren bei Saccharose statistisch höchst signifikant und bei Glucose statistisch hoch signifikant. Der Unterschied der Behandlungen war bei Fructose gering (14% in der Blatt-Farbklasse Grün und 3% in der Farbklasse Gelb).

Die geringe Konzentration von Saccharose bei Methode SG wurde nicht durch geringe Zunahme der Glucosekonzentration erklärt. Gleichzeitig waren die Konzentrationen von Fructose bei den Methoden SG und MO ähnlich, was gegen eine Spaltung von Saccharose spricht. Möglicherweise wurde die Saccharose bei Methode SG in andere, nicht erfasste Zucker, umgewandelt.

Die Konzentrationen von Saccharose, Glucose und Fructose deckten sich bei Methode SG gut mit Angaben aus der Literatur, während bei Methode MO die Konzentration von Saccharose über den Angaben lag und die Glucosekonzentration niedriger war. Bei Fructose stimmte die Konzentration mit den Literaturdaten (vgl. EPRON & DREYER 1996, PICON et al. 1997, TOGNETTI & JOHNSON 1999).

Stärke

Im Vergleich der Methoden MO und SG fanden sich große Unterschiede bei beiden Blattfarben in Bezug auf die Stärkekonzentration, angegeben in Glucoseeinheiten: Bei MO ergab gegenüber SG bei Blättern der Farbklasse Grün um 36 % erniedrigte Glucosekonzentrationen und bei Blättern der Farbklasse Gelb um 44 % abgesenkte Werte (**Fig. 14**).

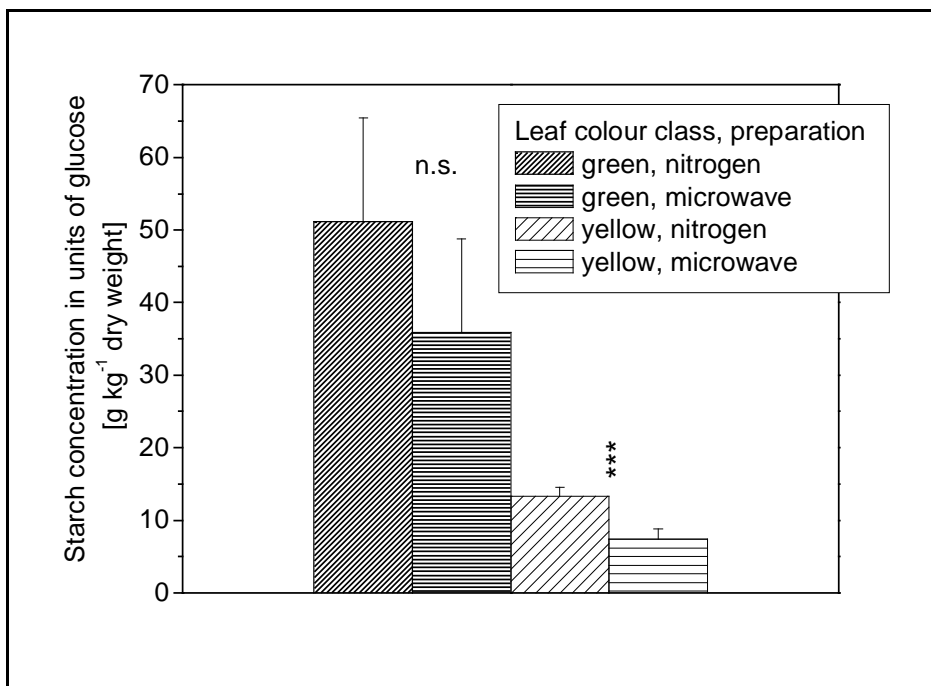


Fig. 14 Comparison of two preparation methods for starch analysis (1. freezing with liquid nitrogen and freeze drying and 2. denaturing by microwave and oven-drying; the method of analysis is the same in both cases; arrangement is the same as in Fig. 13)

3.9.3 Bestimmung der Chlorophyll- und Gesamtcarotinoidgehalte in Eichenblättern

Die Bestimmung der Pigmentkonzentrationen erfolgte auf photometrischem Wege. Diese Bestimmung beruht auf der unterschiedlichen Lichtabsorption bzw. Extinktion von einer Substanz zu ihrem Lösungsmittel bei verschiedenen Wellenlängen.

Die Chlorophyll-Extraktion wurde nach ZIEGLER & EGGLE (1965) ausgeführt, das Extraktionsmittel Aceton wurde jedoch in reiner Form verwendet, da es nach LICHTENTHALER (1987) auch die weniger polaren Gruppen von Chlorophyll *a* sowie das polyene β Carotin herauslöst. Nach LICHTENTHALER & WELLBURN (1983) ist die spezifische Absorption um so höher, je konzentrierter d.h. je wasserärmer das Extraktionsmittel ist.

15 mg pulverisiertes Blattmaterial wurden mit 2 ml reinem Aceton (p.A. Qualität, Merck, Darmstadt) versetzt und eine Stunde im Schüttler in Eiswasser und bei Dunkelheit inkubiert. Danach wurde die Probe 6 Minuten bei 13.000 U/min zentrifugiert und der Überstand aufgenommen. Das Pellet wurde erneut mit 2 ml Aceton versetzt, geschüttelt und abzentrifugiert (6 min bei 13.000 U/min). Die Überstände wurden vereint und am Spektralphotometer (Uvikon 940, Kontron Instruments, Japan) mit den Wellenlängen 750,0, 661,6, 644,8 und 450,0 nm gegen einen Aceton-Blindwert gemessen (LICHTENTHALER & WELLBURN 1983). Um den Bereich der größten Empfindlichkeit auszunutzen (SCHWEDT 1995), wurde die Probe nach Vormessungen so verdünnt, dass die Extinktionswerte zwischen 0,2 und 0,7 lagen. Es wurde stets eine Dreifachbestimmung ausgeführt. Die Berechnung der Konzentration erfolgte in den zwei Schritten:

1. wurde die Absorption ausgerechnet:

$$A_{\text{Probe}} = E_{\text{Probe}} - (E_{\text{StreuungProbe}} - E_{\text{StreuungNullwert}}) - E_{\text{Nullwert}}$$

Wobei A_{Probe} die Absorption der Probe darstellt, wie sie weiter in die Berechnung eingeht (s.u.), E_{Probe} der Extinktionswert der Probe, $E_{\text{StreuungProbe}}$ die Streuung der Probe, $E_{\text{StreuungNullwert}}$ die Streuung des Nullwertes und E_{Nullwert} die Extinktion des Nullwertes ist.

2. wurde die Konzentration der Chlorophylle und der Gesamtcarotinoide nach LICHTENTHALER (1987) berechnet:

$$\text{Chlorophyll } a = 11,24 A_{661,6} - 2,04 A_{644,8}$$

$$\text{Chlorophyll } b = 20,13 A_{644,8} - 4,19 A_{661,6}$$

[mg l⁻¹]

$$\text{Gesamt - Carotinoide} = \frac{1000A_{470} - 1,9 \text{ Chl } a - 63,14 \text{ Chl } b}{214}$$

Wobei $A_{661,6}$, $A_{644,8}$ und A_{470} die Absorptionswerte bei den jeweiligen Wellenlängen sind und Chl a und Chl b Chlorophyll a bzw. b bedeuten.

Die Gehalte an Chlorophyll a und b sowie der Gesamtcarotinoide wurden unter Berücksichtigung der Volumina der Extraktion und der Verdünnung sowie der exakten Einwaage auf Trockengewichtsbasis berechnet. Zur Korrektur der Messwerte wurden die Faktoren eingesetzt, die sich aus dem Vergleich der verschiedenen Vorbehandlungen ergeben haben (Kap. 3.9.3.1). Danach wurde der Pigmentgehalt auf Basis der Blattfläche errechnet (siehe Kap. 3.7.5).

Zur Bestimmung von α und β Carotin sowie der Xanthophylle Antheraxanthin, Lutein, Neoxanthin, Violaxanthin und Zeaxanthin wurden Blattproben mit der HPLC analysiert (TEGISCHER, Institut für Pflanzenphysiologie, Universität Graz, Österreich). Verwendung fanden je 5 Proben von Blättern der Farbklassen Grün und Gelb von Baum D im Sommer 2000.

3.9.3.1 Vergleich der Präparationsmethoden Stickstoff/Gefriertrocknung (SG) und Mikrowelle/Trockenschrank (MO) bei den Pigmenten

Die Abweichungen zwischen den Präparationen MG und SG waren weniger stark als bei der Analyse von Zucker und Stärke. Sie waren für die Gesamtkonzentrationen von Carotin und Chlorophyll jeweils ähnlich (**Fig. 15**). Aus dem Vergleich der beiden Präparationsmethoden wurden Faktoren errechnet, die zur Korrektur der Werte bei MO herangezogen wurden (siehe Fig. 15).

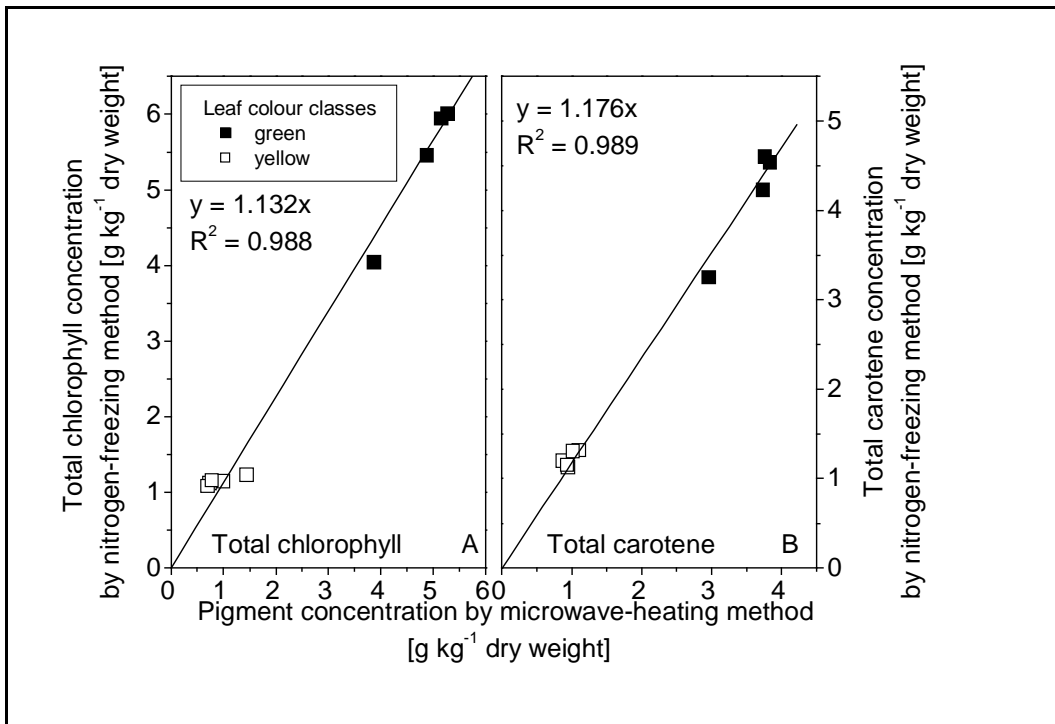


Fig. 15
 Comparison of two preparation methods for analysis of (A) chlorophyll and (B) carotene (1. freezing with liquid nitrogen and freeze drying and 2. denaturing by microwave and oven-drying; the method of analysis is the same in both cases; n=5 each leaf colour class and preparation, each point represents one measurement)

Die niedrigen Pigmentkonzentrationen bei MO waren wahrscheinlich auf die Erhitzung in der Mikrowelle und im Trockenofen zurückzuführen (siehe Kap. 3.9.1; vgl. LICHTENTHALER 1987).

3.9.4 C/N-Verhältnis und Konzentration der Nährstoffe

Die Analysen von Kohlenstoff und Stickstoff sowie der Nährstoffe Aluminium, Brom, Calcium, Eisen, Kalium, Kupfer, Magnesium, Mangan, Schwefel und Zink wurden an je fünf Mischproben je Baum/Blatt-Farbklasse von GÖTTLEIN (Lehrbereich Waldernährung, Wissenschaftszentrum Weihenstephan) mit einem C/N-Analysator bzw. einem ICP-Emissionspektrograph (Inductively coupled-plasma) durchgeführt. Im Juni 1999 wurden auf Blätter der Farbklassen Grün, Gelbgrün und Gelb von Baum D eine Blattdüngung 1.) mit einem Spurenelementdünger (Wuxal super, Aglukon, Düsseldorf) in Verdünnung von 0,2 % sowie 2.) mit einem Eisendünger (Ferramin, Neudorff, Emmerthal) in Verdünnung von 0,3 % auf die Ober- und Unterseite der Blätter gesprüht. In der Kontrolle wurden die Blätter mit Leitungswasser besprüht. Die Experimente wurden dreimal wiederholt, jeweils mit dem Abstand von einer Woche. Bei Kontrolle und Behandlung wurden die Blattfarben visuell bonitiert.

4 ERGEBNISSE

4.1 Phänologische Charakterisierung

4.1.1 Synphänologischer Kalender

Im Jahre 1999 dauerte der Blattaustrieb, vom Aufbrechen der Knospen bis zur vollständigen Entfaltung der Blattspreiten, einheitlich bei allen Untersuchungsbäumen vier Tage. Dabei lagen Blattaustrieb und Anthese der männlichen Blüten bei den Eichenbäumen E, F, G, H, I, J, K und L im östlichen Teil der Untersuchungsfläche jeweils eine Woche vor Austrieb und Anthese der männlichen Blüten der Eichen A, B, C und D im westlichen Teil der Fläche, ohne Abhängigkeit vom Vergilbungsgrad der Bäume (**Fig. 16**). Die Eichen im östlichen Teil der Fläche begannen mit der Blattentfaltung Ende April, gleichzeitig mit dem Austrieb von *Acer campestre*, *Euonymus europea*, *Prunus spinosa*, *Rosa canina*, und *Ulmus minor*. Der Austrieb der Eichen im westlichen Teil der Fläche fiel zusammen mit der Blattentfaltung von *Cornus sanguinea*, *Crateagus monogyna* und *Frangula alnus*. Bei den östlich und westlich stehenden Eichen begann die Anthese der männlichen Blüten jeweils eine Woche nach Beginn des Laubaustriebs. Dabei fiel auf, dass Zweige mit der Blatt-Farbklasse Gelb deutlich weniger männliche Blüten ausbildeten, während zwischen Zweigen der Blatt-Farbklassen Grün und Gelbgrün kein Unterschied zu erkennen war (vgl. Kap. 4.6.2). Baum C trug mit Abstand die meisten männlichen Blüten; dagegen war an Zweigen mit der Laub-Farbklasse Grün bei allen anderen Bäumen in der Blütenzahl kein Unterschied festzustellen.

Die Zeitspanne, in der sich Johannistriebe ausbildeten, betrug bei allen Bäumen etwa drei Wochen. Bei den grün belaubten Bäumen begann der Johannistrieb Mitte Juni, wenn *Frangula alnus* gerade abblühte. An Baum D mit partiell vergilbtem Laub begann die Johannistriebebildung an Ästen mit Blättern der Farbklasse Grün Anfang Juli, etwa eine Woche nach Beginn der Blütezeit von *Tilia cordata* und *Rubus* sp. zu wachsen. Ende September, nachdem die Blätter der Farbklasse Gelb nekrotisch oder schon abgefallen waren, bildeten sich Johannistriebe an Ästen der Laub-Farbklasse Gelb. Die Blätter des Johannistriebs hatten die grüngelbe Farbe des Maiaustriebs. Die östlich stehenden Bäume mit partiell vergilbtem Laub bildeten den Johannistrieb erst im August aus, zu Beginn der Fruchtreife von *Cornus sanguinea* und *Sambucus nigra*. Bei diesen Eichen fanden sich zum Austriebszeitpunkt des Johannistriebs keine Unterschiede zwischen Ästen mit unterschiedlichen Laub-Farbklassen innerhalb eines Baumindividuums.

Die Fruchtreife setzte bei der östlich stehenden Eichengruppe eine Woche früher ein (Mitte September; Fruchtreife von *Euonymus europaeus*) als bei der westlich wachsenden Gruppe (Ende September; Fruchtreife von *Prunus spinosa*) und folgte damit der gleichen Dynamik wie schon beim Blattaustrieb.

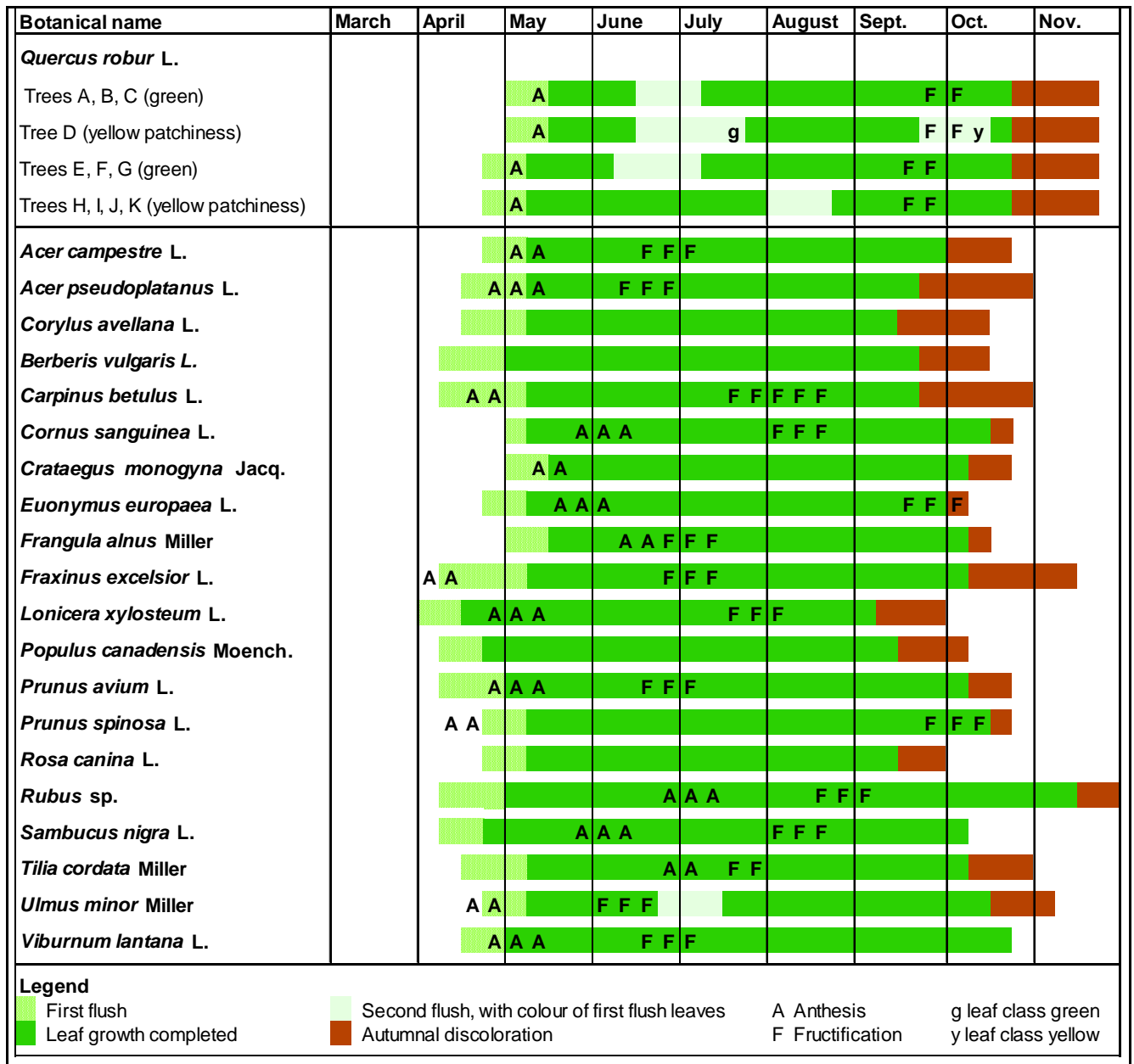


Fig. 16 (A) Phenological calendar during 1999 of early and late flushing oak trees and another 20 woody plants with 2 to 3 individuals each at the experimental site 'Erlau'

Die herbstliche Verfärbung der Blätter der Farbklassen Grün und Gelbgrün erfolgte bei den untersuchten Bäumen Ende Oktober (zu den Blättern der Farbklasse Gelb siehe Kap. 4.1.2), wenn die meisten anderen Holzpflanzen schon ihre Blätter verloren hatten (z.B. *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *Crataegus monogyna* und *Prunus avium*). Der Blattfall schließlich erfolgte Ende November mit den Herbststürmen.

4.1.2 Symptomentwicklung im Jahresgang

Alle Blätter eines Baumes trieben zur gleichen Zeit aus und zeigten zunächst die gleiche hellgrüne Farbe. In diesem Stadium ergaben sich noch keine Hinweise auf die sich später entwickelnden Farbunterschiede der Blattspreiten.

Nach dem Erreichen der vollen Größe (ca. 14 Tage nach dem Austrieb) verdunkelten sich jene Spreiten der Blätter, die später mit der Farbklasse Grün bezeichnet wurden (**Fig. 17**). Dagegen war bei den anderen Blättern zunächst keine Veränderung der hellgrünen Blattfarbe zu erkennen. Ungefähr einen Monat nach dem Austrieb konnten die verbliebenen hellgrünen Blätter den Farbklassen Gelbgrün oder Gelb zugeordnet werden.

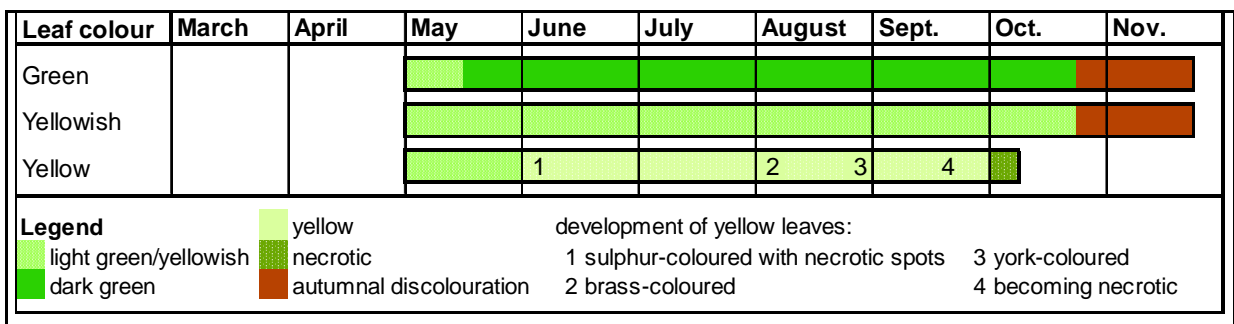


Fig. 17 Phenological calendar during 1999 of tree D with the leaf colour classes green, yellowish and yellow

Blätter der Farbklasse Gelb zeigten unregelmäßig geformte Nekrosen von 100 bis 800 µm Durchmesser, die durch ein helleren Hof zum umliegenden Gewebe abgegrenzt wurden (**Fig. 18**). Nach der Klassifikation der Blattfarben nach BIESALSKY et al. (1956) wurde der gelbe Farbton der Blattspreite im Laufe der Vegetationsperiode intensiver und ließ sich mit den Farben „Schwefelgelb“, „Messinggelb“ und schließlich „Dottergelb“ beschreiben. Die Mittelnerven waren bei allen Farbklassen zuerst grünlich und ab einem Monat nach der Blättentfaltung bis zum Herbst von beige-grüner Farbe.

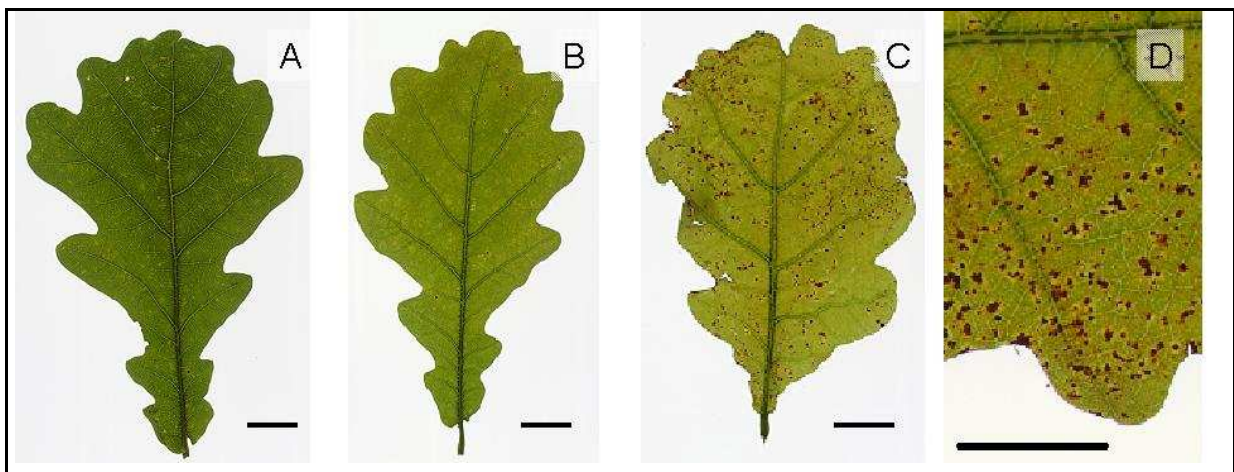


Fig. 18 Photographs of typical leaves of the leaf colour classes in summer 1999 (A) green; (B) yellowish and (C) yellow; (D) yellow leaf in detail (length of bars: 1 cm)

Die Auswertung der Fotos, die in monatlichen Intervallen aufgenommen worden waren, ergab, dass sich die Anteile der Blatt-Farbklassen Grün, Gelbgrün und Gelb an den Ästen innerhalb der Baumindividuen nach der vollständigen Ausdifferenzierung der Blätter nicht mehr veränderten. Innerhalb des Untersuchungszeitraums von 1998 bis 2000 traten an den untersuchten Ästen jedes Jahr jeweils die gleichen Laub-Farbklassen auf. In der Regel waren sämtliche Blätter an einem Ast von einer bestimmten Blatt-Farbklasse (**Fig. 19**), bei Baum H zeigten auch kleine, benachbarte Zweige Blätter unterschiedlicher Laubfarben (Fig. 19B). In keinem Fall wurden an Zweigen abwechselnd die Blatt-Farbklassen Grün und Gelb beobachtet.



Fig. 19 Photographs of the study trees in summer 1999 (A) trees at the eastern part of the study site; (B) branch with yellow patchiness; (C) leaves of the colour classes green and yellow

Etwa ein Drittel der Blätter der Farbklasse Gelb rollte sich im Sommer von der Spitze und vom Rand her nach unten ein, so dass sich die Blattspreiten hochwölbten. Im Spätsommer wurden die Blätter der Farbklasse Gelb vom Rand her ohne eine abgrenzbare Zwischenstufe nekrotisch. Später zogen sich die nekrotischen Bereiche innerhalb der großen Interkostalfelder bis zur Mittelrippe hin. Nur noch entlang der Seitennerven und zuletzt der Mittelrippe war die Blattspreite von der Farbklasse Gelb. Diese Blätter fielen entweder vorzeitig ab oder verblieben in trockenem Zustand bis zum Herbstfall der Blätter der Farbklassen Grün und Gelbgrün noch an den Zweigen (vgl. Fig 17).

Zwischen den Blatt-Farbklassen Grün und Gelbgrün bestanden im Ablauf der herbstlichen Verfärbung keine Unterschiede. Auf den Blättern bildeten sich größer werdende Bereiche von braungelber Farbe mit grünlich-bräunlichen Übergängen. Die Bereiche entstanden zerstreut auf den Blättern, breiteten sich dann insbesondere von der Spitze her aus. Im weiteren Verlauf blieben die großen Interkostalfelder von gelbbrauner Farbe, während in direkter Nähe der Nerven eine Braunfärbung auftrat. Die meisten dieser Blätter fielen noch vor einer vollkommenen Verbräunung ab.

Im Jahr 1999 wurden an Zweigen aller Laub-Farbklassen viele Johannistriebe gebildet. Die Blätter daran waren sehr lang und von hellerem Grün waren als die Blätter des Maiaustriebs (vgl. Kap. 4.1.1).

4.1.3 Phänologie, Wurzelzustand und Nachweis von Phytophthora

Tab. 7 zeigt phänologische Daten mit verschiedenen Wurzelparametern und den identifizierten Spezies von *Phytophthora* (Wurzelparameter und Identifikation von *Phytophthora* durch JUNG und BLASCHKE, vgl. JUNG et al. 2000). Die Kronenverlichtung wurde nach den Richtlinien für die Erhebung des Waldzustands aufgenommen (LWF 1995).

Es konnte kein Zusammenhang zwischen Kronenverlichtung und Verfärbungsgrad des Laubes festgestellt werden.

Auffallend waren die durchgängig hohen Feinwurzelverluste von 50 bis 85 %. Die Feinwurzelverluste wurden visuell eingeschätzt durch Erhebung von Nekrosen, Totwurzeln, Feinwurzelanteil und Wurzelnarben.

Der Quotient der Feinwurzelspitzen pro Trägerwurzellänge stellt ein Maß für die Verzweigungsintensität dar. Mit einem Durchschnittswert von 2,7 bei oberirdisch erkrankten Eichen (in Spitzen pro cm Trägerwurzel) verdeutlichen die geringe Verzweigungsintensität, im Gegensatz zu 3,5 bei oberirdisch offenbar gesunden Bäumen (siehe JUNG et al. 2000). Eine Beziehung dieser Werte zur Laubfärbung oder Kronenverlichtung war nicht erkennbar. An Wurzeln von partiell vergilbten

Untersuchungsbäumen wurde tendenziell ein geringerer Besatz mit Mycorrhiza gefunden als an einheitlich grün belaubten Bäumen (BLASCHKE pers. Mittlg.).

Tab. 7: Alphabetic identification of study trees, their leaf classes, crown transparency, status of the root system and finding of *Phytophthora* species

Tree individual	Leaf colour class	Crown transparency [%]	Fine root loss [%]	<i>Phytophthora</i> species found at the study site
A	green	30	n.a.*	<i>citricola</i> , <i>megasperma</i> and <i>quercina</i>
B		20	70	
C		30	70	
E		10	70	
G		45	60	
L		20	60	
F	yellowish and green	25	70	
D	yellow, yellowish and green	30	50	
H		30	85	
I		25	65	
J		30	70	
K		30	80	

* n.a.=not analysed

An den meisten Untersuchungsbäumen wurde im Jahr 1998 eine Infektion mit *Phytophthora* nachgewiesen. Nach Aussage von JUNG und BLASCHKE (pers. Mittlg.) wurde in der Rhizosphäre und an den Wurzeln von Eichen in dem gesamten Bestand eine so starke Präsenz von verschiedenen *Phytophthora*-Arten gefunden, dass davon ausgegangen werden konnte, dass auch alle in der vorliegenden Studie untersuchten Eichen mit *Phytophthora* infiziert waren.

Unter den ermittelten *Phytophthora*-Arten ist auf das Vorkommen der für Eichen besonders aggressiven *P. quercina* hinzuweisen, welche an den Bäumen E, G und F nachgewiesen wurde. Darüber hinaus wurde auch *P. citricola* und *P. megasperma* gefunden.

4.1.4 Gesamtblattfläche

Exemplarisch wurde die Gesamtblaubung der Intensivmessbäume D (partiell vergilbt) und E (grün belaubt) getrennt nach acht Expositionen und den jeweiligen Anteilen der Farbklassen erhoben. Dabei waren die Kronen der Bäume, wie für Randbäume typisch, zum offenen Gelände im Süden hin stärker ausgeprägt (Fig. 20; vgl. Fig. 7).

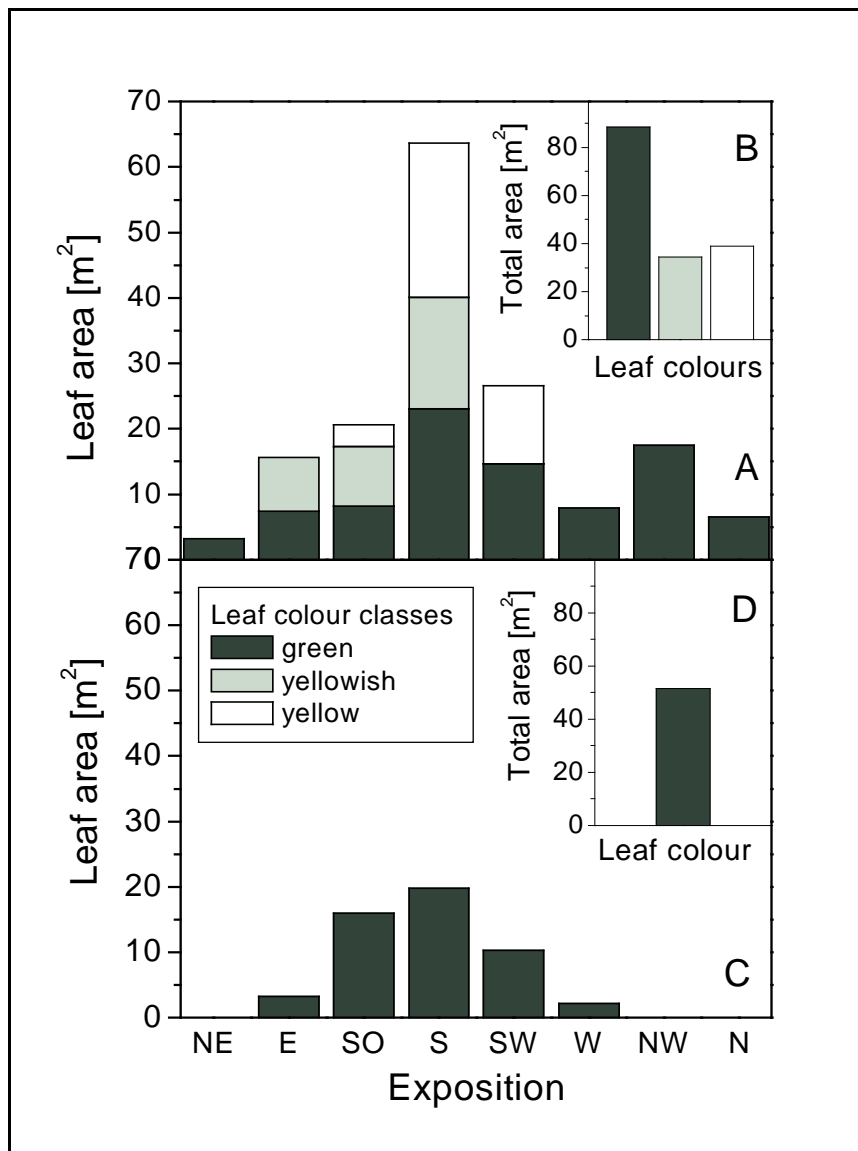


Fig. 20 Foliage area given by exposition and the leaf colour classes of (A, B) tree D; (C, D) tree E

Auffällig war, dass bei Baum D das Laub der Farbklasse Gelb nur in südlichen Himmelsrichtungen (Süd-Ost, Süden, Süd-West) auftrat, während das Laub der Farbklasse Gelbgrün im Osten, Süd-Osten und Süden vorhanden war (Fig. 20A). Offenbar fördert starke Besonnung die Gelbfärbung. Das Laub der Farbklasse Grün wurde an Ästen in allen Himmelsrichtungen gefunden, dabei trat im Norden, Nord-Osten und Nord-Westen nur die Farbklasse Grün auf.

In Fig. 20B sind für Baum D die Summen der Blattflächen pro

Farbklasse aufgetragen. Dabei lag der Anteil des Laubes der Farbklasse Grün mehr als doppelt so hoch wie die jeweils etwa gleich großen Anteile der Farbklassen Gelbgrün und Gelb.

Der grün belaubte Baum E war stark nach Süden geneigt und hatte in den Himmelsrichtungen Nord-Ost, Norden und Nord-West keine Belaubung (Fig. 20C).

Obwohl die Krone im Süd-Osten und Süden frei der Sonne ausgesetzt war, bildeten sich die Blatt-Farbklassen Gelb und Gelbgrün nicht aus. In Fig. 20D ist die gesamte Blattfläche des Baumes E aufgetragen.

4.1.5 Keimungsversuch

Eicheln sind Recalcitranten, d.h. sie haben keine Ruhephase und sind gleich nach Entwicklungsabschluss keimfähig. Im Herbst wurden auf den Mutterpflanzen

vereinzelt schon auskeimende Eicheln gefunden, und die meisten der auf den Boden gefallenen Eicheln begannen sogleich zu keimen. Durch die Erhitzung im Wasserbad auf 42°C (zur Abtötung von Krankheitskeimen, vgl. Kap. 3.6.6) wurden die Keimwurzeln beschädigt. Die Spitze der Keimwurzeln starb ab und aus weiter proximal gelegenen Gewebe bildete sich erneut eine Wurzelspitze. Die Eicheln wurden über den Winter in Schalen gelagert (vgl. Kap. 3.6.6). Nachdem sie etwa eine Woche in den Schalen gelegen hatten, bildete sich weißer Schimmel aus, der die Eicheln zum Teil ganz bedeckte. Nach Auskunft von EICKE (Amtliche Prüfstelle für forstliches Saatgut, Bayrische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Freising) wuchsen diese Pilze nur auf der Oberfläche. Nach etwa 2 Monaten verschwand der weiße Belag. Von den 100 Eicheln pro Schale wurden 2 bis 4 wegen Schwarzfäule entfernt. Zwischen dem Vergilbungsgrad des Mutterbaumes und dem Anteil der Eicheln mit Schwarzfäule war keine Abhängigkeit erkennbar.

Im Frühjahr wurden die Eicheln zum Anwachsen in Pflanzerde ausgelegt. Von den insgesamt 420 vorgekeimten Eicheln wuchsen 418 an. Es konnte kein Zusammenhang zwischen dem Vergilbungsgrad des Mutterbaums und der Keimfähigkeit der Eicheln hergestellt werden. Alle jungen Bäumchen entwickelten dunkelgrüne Blätter. Bei den Jungpflanzen konnten innerhalb von 10 Monaten Kulturdauer keine Schadsymptome entdeckt werden.

4.2 Untersuchungen der Nährstoffe im Blatt

4.2.1 C/N-Verhältnis

Die Stickstoffkonzentrationen in den Blättern lagen bei allen Farbklassen zwischen 2,3 und 2,6 % der Trockenmasse (**Fig. 21A**). Die Blätter der Farbklassen Gelbgrün und Gelb hatten im Vergleich zur Farbklasse Grün geringfügig erniedrigte Werte. Die Anteile von Kohlenstoff an der Biomasse lagen in den verschiedenen Farbklassen ebenfalls in einem engen Bereich zwischen 46,3 und 47,7 % der Trockenmasse (**Fig. 21B**).

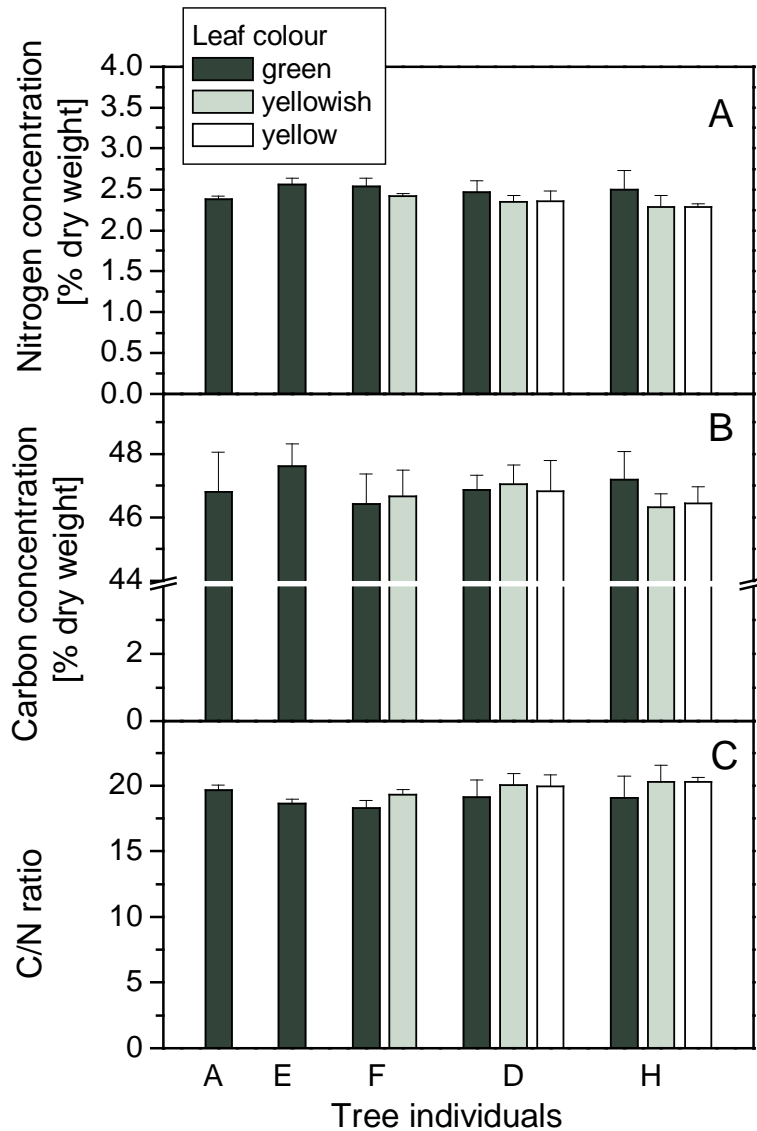


Fig. 21 (A) Concentration of nitrogen, (B) concentration of carbon and (C) C/N ratio (n=5 leaves each leaf colour class, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

Bei Baum D waren die Konzentrationen von Kohlenstoff in den Farbklassen Grün, Gelbgrün und Gelb ähnlich, während bei Baum H die Werte in den Farbklassen Gelbgrün und Gelb gegenüber denen in der Farbklasse Grün geringfügig niedriger waren.

Das C/N-Verhältnis in den verschiedenen Farbklassen war mit Werten zwischen 18,2 und 20,3 ähnlich (**Fig. 21C**). Dabei war das C/N-Verhältnis in den Farbklassen Gelbgrün und Gelb weiter als in der Farbklasse Grün.

Die Unterschiede zwischen den Baum/

Blatt-Farbklassen waren weder bei Stickstoff, Kohlenstoff noch beim C/N-Verhältnis statistisch signifikant.

Wenn die jeweiligen Konzentrationen von Stickstoff, Kohlenstoff bzw. das C/N-Verhältnis einer Farbklasse – unabhängig vom Baumindividuum – gepoolt wurden, ergaben sich zum Teil statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Farbklassen (**Tab. 8, Fig. 22**).

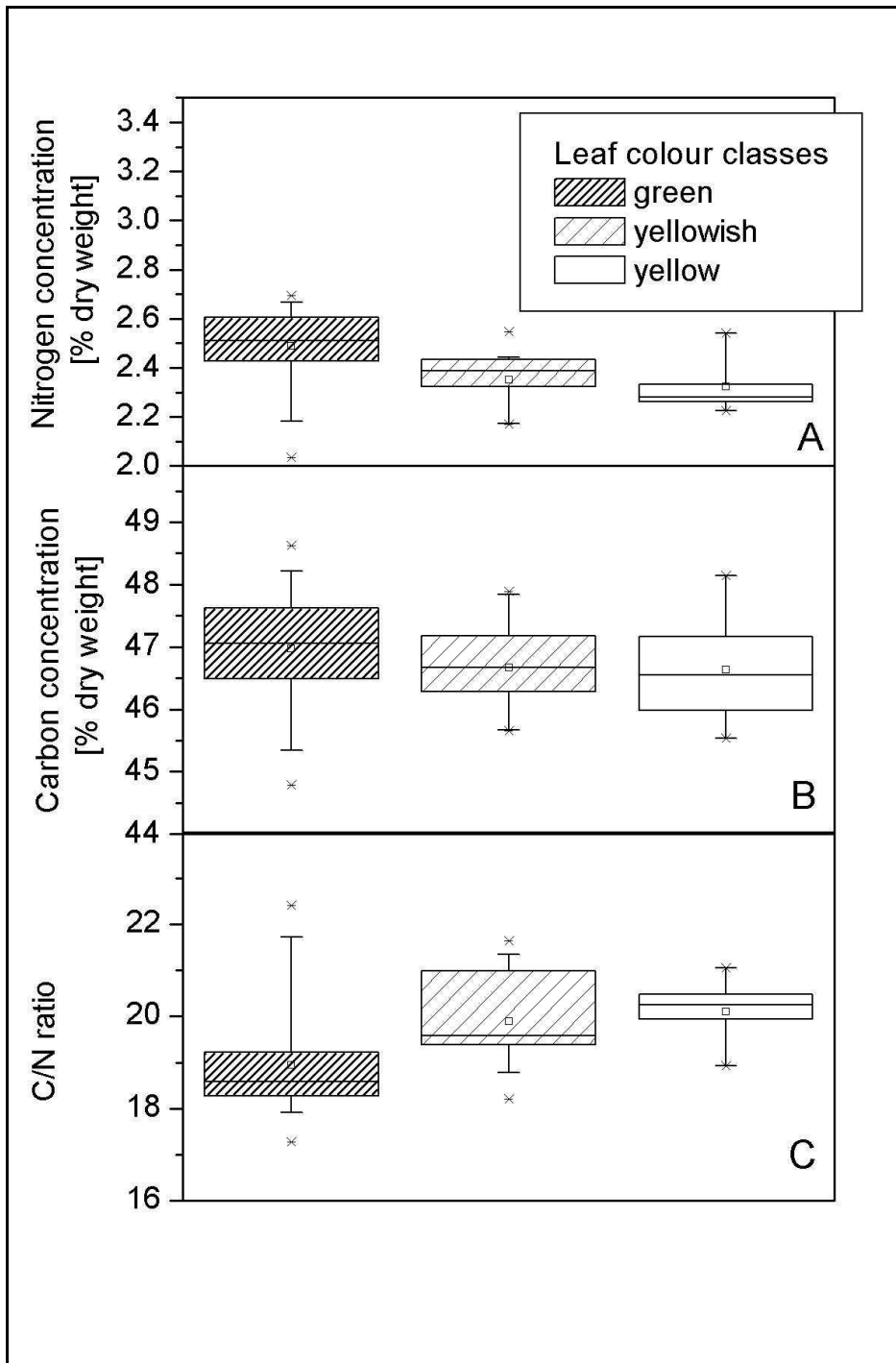


Fig. 22 (A) nitrogen concentration, (B) carbon concentration and (C) C/N ratio (pooled data from each leaf colour class with n=25 for green, n=15 for yellowish and n=10 for yellow leaves; box whisker plots: horizontal lines indicate medians, little squares are arithmetical means, boxes are 25 and 75% percentiles, whiskers are 5 and 95% percentiles and dots are extremes, respectively)

Tab. 8: Concentrations of nitrogen and carbon and the C/N-ratio: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow (n=10-25)

Comparison of leaf colours	Nitrogen	Carbon	C/N-ratio
green : yellowish	n.s	n.s.	n.s
green : yellow	p<0.05	n.s.	p<0.05
yellowish : yellow	n.s.	n.s.	n.s.

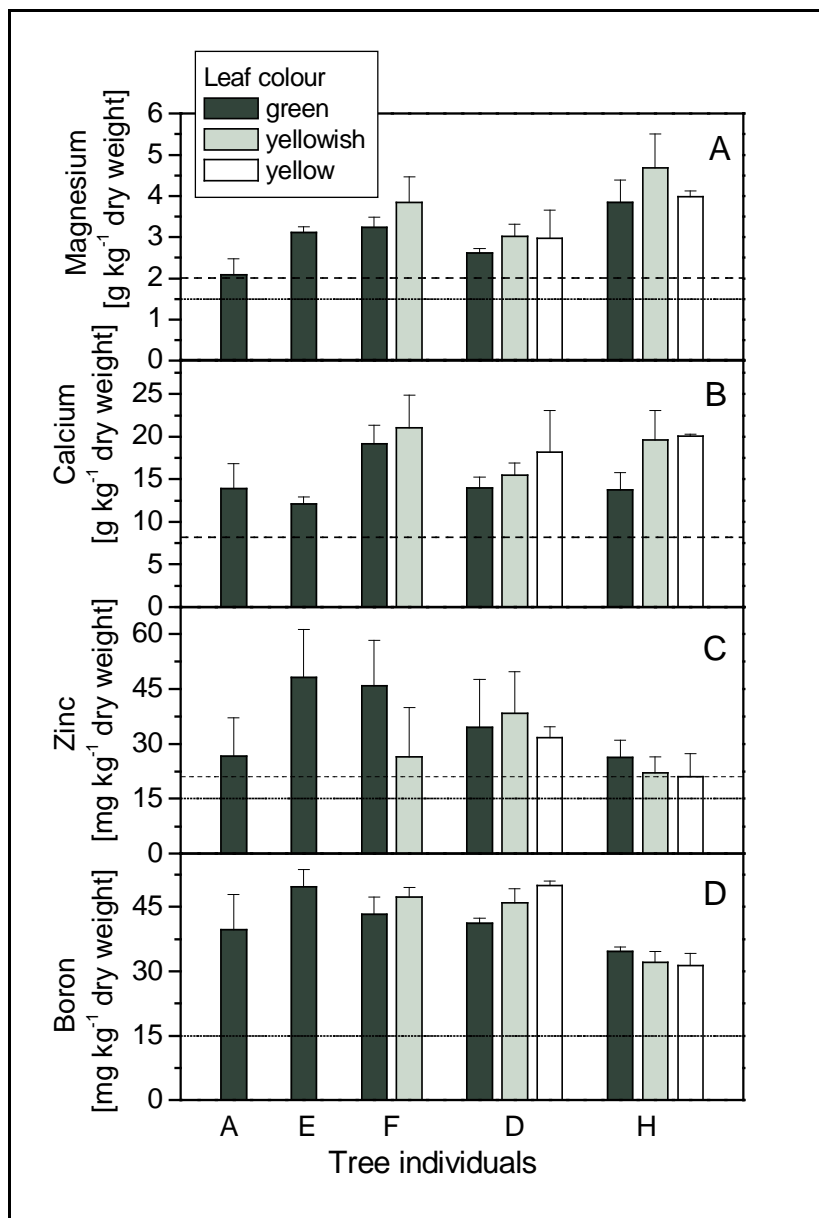
statistical test: general linear model with repeated measures; post-hoc test: Bonferroni; n.s.= not significant

4.2.2 Nährstoffkonzentrationen

Der Boden in der Erlau ist im ganzen Solum stark carbonathaltig, so dass die Pflanzenverfügbarkeit von Eisen, Mangan und Phosphat stark eingeschränkt ist, während durch den hohen Anteil von Dolomitmalk Calcium und Magnesium reichlich vorhanden sind (vgl. Kap. 3.1.6.1).

Im Folgenden werden zuerst Nährelemente angesprochen, die in relativ hohen Konzentrationen in den Blättern auftraten, dann werden Elemente besprochen mit leicht erniedrigten Konzentrationen und schließlich werden die Nährelemente genannt, die stark erniedrigte Konzentrationen aufwiesen.

Die Konzentrationen von Magnesium im Blatt (**Fig. 23A**) lagen in allen Baum/Farb-Kombinationen weit über der Grenze für eine ausreichende Mineralstoffversorgung nach BERGMANN (1993; in Figs. 23-25 siehe gepunktete Linie), sowie über dem

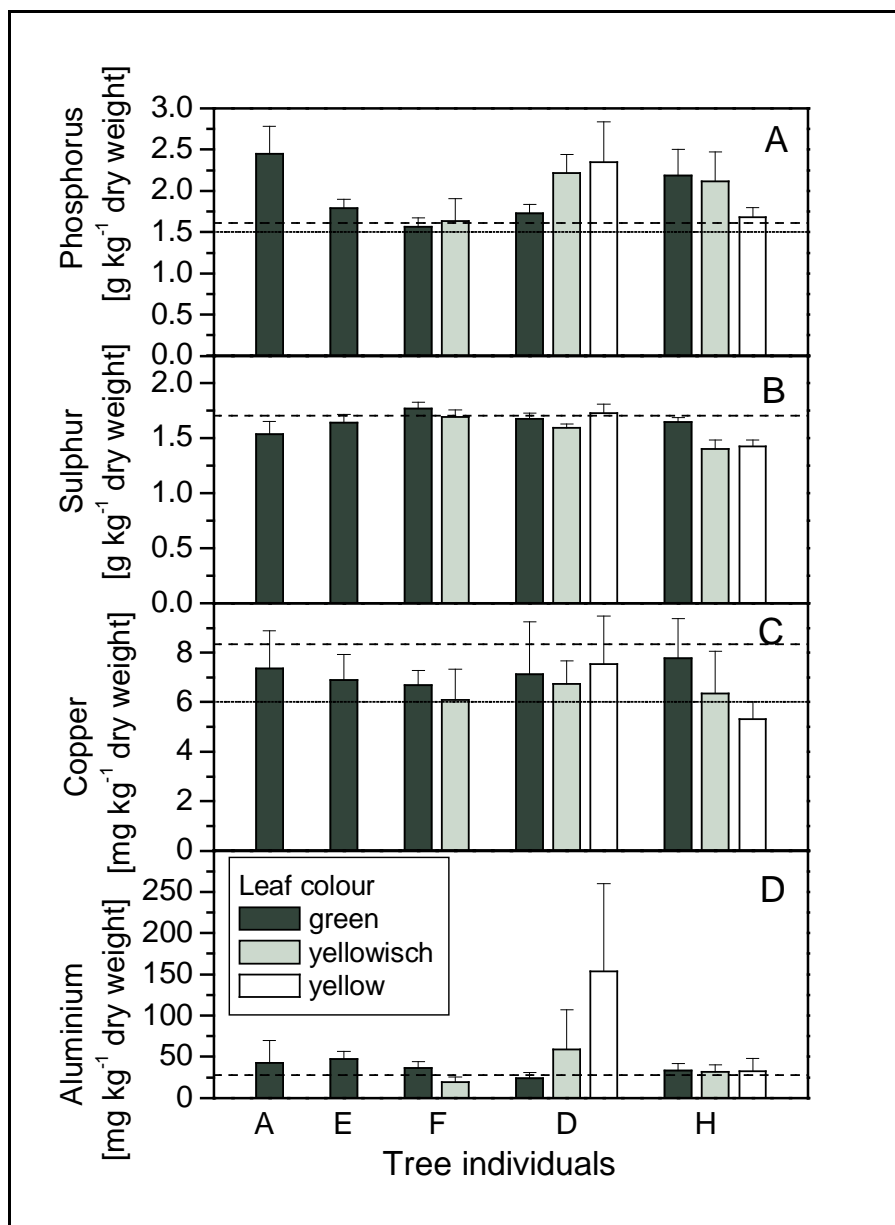


Mittelwert von Eichenblättern aus sechs bayrischen Standorten (LWF 1995; in Figs. 23-25 siehe gestrichelte Linie). Ebenso lagen die Konzentrationen von Calcium (**Fig. 23B**), Zink (**Fig. 23C**) und Brom (**Fig. 23D**) in allen Baum/Blatt-Farbklassen weit über den Mangelgrenzen nach BERGMANN (1993).

Fig. 23 Concentrations of (A) magnesium; (B) calcium; (C) zinc and (D) boron in each tree/leaf colour class (n = 5; Data points and bars represent means and standard deviations, respectively; entire lines: lower limit of sufficient nutrient supply after BERGMANN (1993); broken line: mean value of oak trees of six Bavarian meteorological stations (LWF 1995))

Bei Magnesium und Calcium lag die Konzentration jeweils innerhalb eines Baumindividuums in Blättern der Farbklasse Gelb höher als in Blättern der Farbklasse Grün. Bei Zink war die Konzentration in der Farbklasse Gelb geringer und bei Bor ließ sich kein konsistenter Trend in der Blatt-Farbklasse Gelb zwischen den Baumindividuen finden.

Im Unterschied dazu lagen die Konzentrationen von Phosphor, Schwefel und Kupfer (**Fig. 24A-C**) in Blättern aller Baum/Blatt-Farbklassen an der unteren Grenze der als ausreichend erachteten Mineralstoffgehalte nach BERGMANN (1993) sowie vergleichbar hoch wie die Mittelwerte von sechs bayrischen Eichenstandorten (LWF 1995). Auch bei diesen Elementen war kein in allen Bäumen konsistenter Zusammenhang mit den Farbklassen erkennbar. Bei Baum D (**Fig. 24D**) wurde in der Farbklasse Gelb eine im Vergleich hohe Konzentration an Aluminium gefunden, je



doch schwankten die Werte innerhalb der Stichprobe stark. Eine Schädigung durch die zum Teil hohen Konzentrationen an Aluminium in den Blättern der Farbklasse Gelb des Baumes D erscheint jedoch unwahrscheinlich (vgl. Kap. 5.1.1).

Fig. 24 Concentrations of (A) phosphorous; (B) sulfur; (C) copper and (D) aluminium in each tree/leaf colour class (same arrangement as in Fig. 23)

Die Konzentrationen von Mangan und Eisen in den Blättern (**Fig. 25 A, B**) lagen bei den meisten Baum/Blatt-Farbklassen weit unter den Grenzen für ausreichende Mineralstoffgehalte nach BERGMANN (1993) bzw. deutlich unterhalb des Mittelwerts von sechs bayrischen Eichenstandorten (LWF 1995). Auch hier war kein konsistenter Zusammenhang zwischen der Konzentration der Elemente und den Farbklassen zu erkennen, jedoch traten innerhalb der Baumindividuen durchaus Trends hervor: Die Mangankonzentration bei Baum H nahm in Blättern der Farbklasse Grün nach Gelb mit statistisch höchst signifikantem Unterschied ab; jedoch lagen alle diese Werte über dem Durchschnitt aller Baum/Blatt-Farbklassen. Bei Baum D nahm die Eisenkonzentration von der Farbklasse Grün nach Gelb hin zu. Sowohl bei Mangan

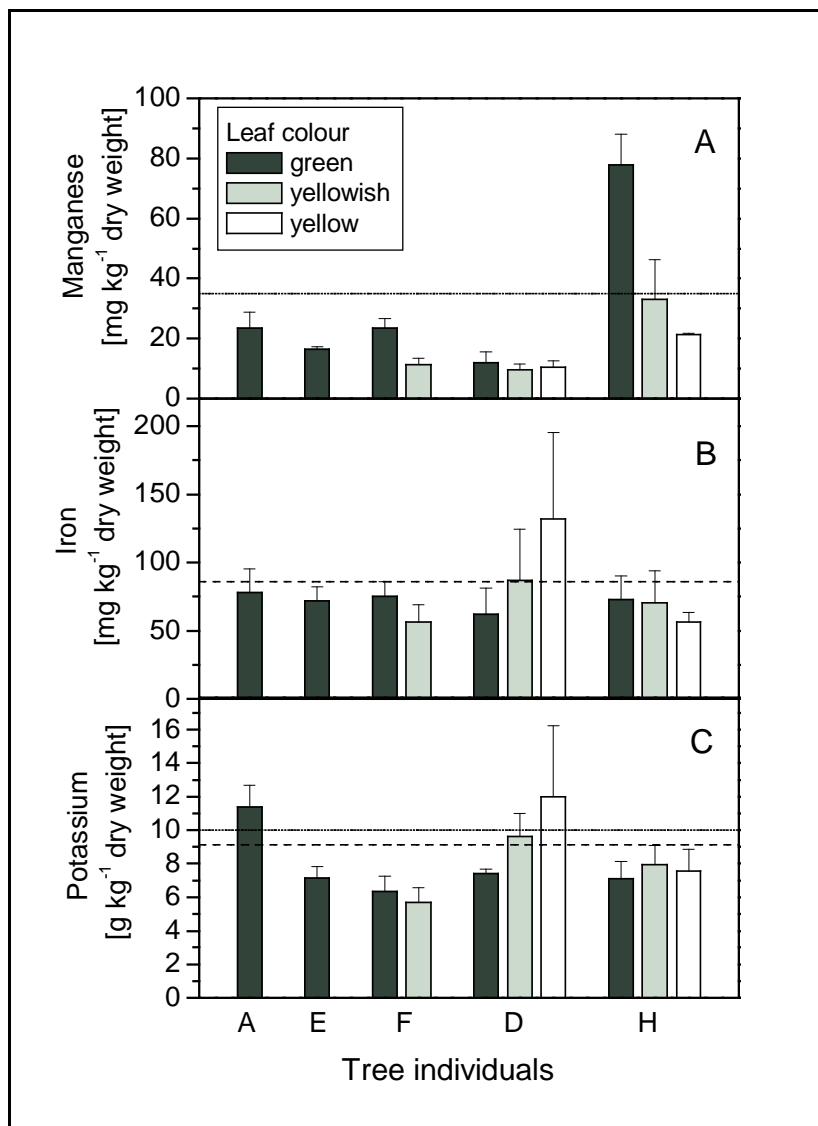


Fig. 25 Concentrations of (A) manganese; (B) iron and (C) potassium in each tree/leaf colour class (same arrangement as in Fig. 23)

als auch bei Eisen wurden die aufgeführten Trends vom jeweils anderen Baum mit der Blatt-Farbklasse Gelb nicht wiederholt, bei Eisen lagen auch keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen den Farbklassen Grün und Gelb innerhalb der Baumindividuen vor.

Auch die Konzentration von Kalium (**Fig. 25C**) lag in Blättern fast aller Baum/Blatt-Farbklassen unter dem Durchschnitt der sechs bayrischen Eichenstandorte und der unteren Grenze der als ausreichend erachteten Mineralstoffgehalte nach BERGMANN (1993), lediglich die Konzentrationen

in der Farbklasse Grün bei Baum A und in der Farbklasse Gelb bei Baum D lagen über dem Mangelgrenzwert von BERGMANN (1993).

Es zeigt sich abschließend, dass zwischen den Blättern der Baum/Farbklassen und den Nährstoffkonzentrationen keine in allen Baumindividuen durchgängige Trends zu finden waren. Die Konzentrationen von Eisen, Mangan und Kalium waren in den meisten Baum/Blatt-Farbklassen unterhalb der als ausreichend erachteten Grenzwerte nach BERGMANN (1993).

4.3 Untersuchungen des Wasserhaushalts

4.3.1 Saftfluss

Bei Baum D teilte sich der Stamm in 10 Metern Höhe in vier etwa gleich starke Äste. Am Stamm sowie an einem dieser Äste mit der Laub-Farbklasse Grün und an einem Ast der Farbklasse Gelb wurde der Saftfluss ermittelt. Zum besseren Vergleich der Saftflussraten wurden sie auf die Blattfläche des gemessenen Astes bzw. des Stammes bezogen. (Zur Berechnung des Saftflusses während der Nacht siehe Kap. 3.8.1.2.)

Im abgebildeten Zeitraum (**Fig. 26**) herrschte in den ersten vier Tagen feuchte Witterung und danach brach eine Schönwetterperiode an (**Fig. 26A**). An den Tagen mit feuchter Witterung waren die Saftflussraten pro Blattflächeneinheit gegenüber Tagen mit sonnigem Wetter erniedrigt (**Fig. 26B**). Die Höhe der Saftflussraten pro Blattfläche waren in den Ästen und im Baumstamm verschieden hoch: Bei feuchtem Wetter lagen die Flussraten pro Blattfläche im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb bei ca. 60 % der Transportrate des Astes mit der Laub-Farbklasse Grün und des Stammes. In der Schönwetterperiode wurden im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb 50 bis 90 % der Saftflussraten pro Blattfläche des Astes mit der Laub-Farbklasse Grün erreicht. Im Stamm wurden höhere Flussraten pro Blattfläche gefunden als im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün (eventuell weil die beiden anderen, nicht gemessenen grün belaubten Äste sehr hohe Raten hatten).

Im Tagesgang des Saftflusses war die Dynamik vom Ast mit der Laub-Farbklasse Grün und vom Baumstamm ähnlich, während der Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb eine zeitlich verzögerte Reaktion zeigte: Die Saftflussrate pro Blattfläche ging hier am Abend nicht so rasch zurück wie im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün, und an einigen Tagen hielt der erhöhte Saftfluss noch bis in die Morgenstunden des folgenden Tages an.

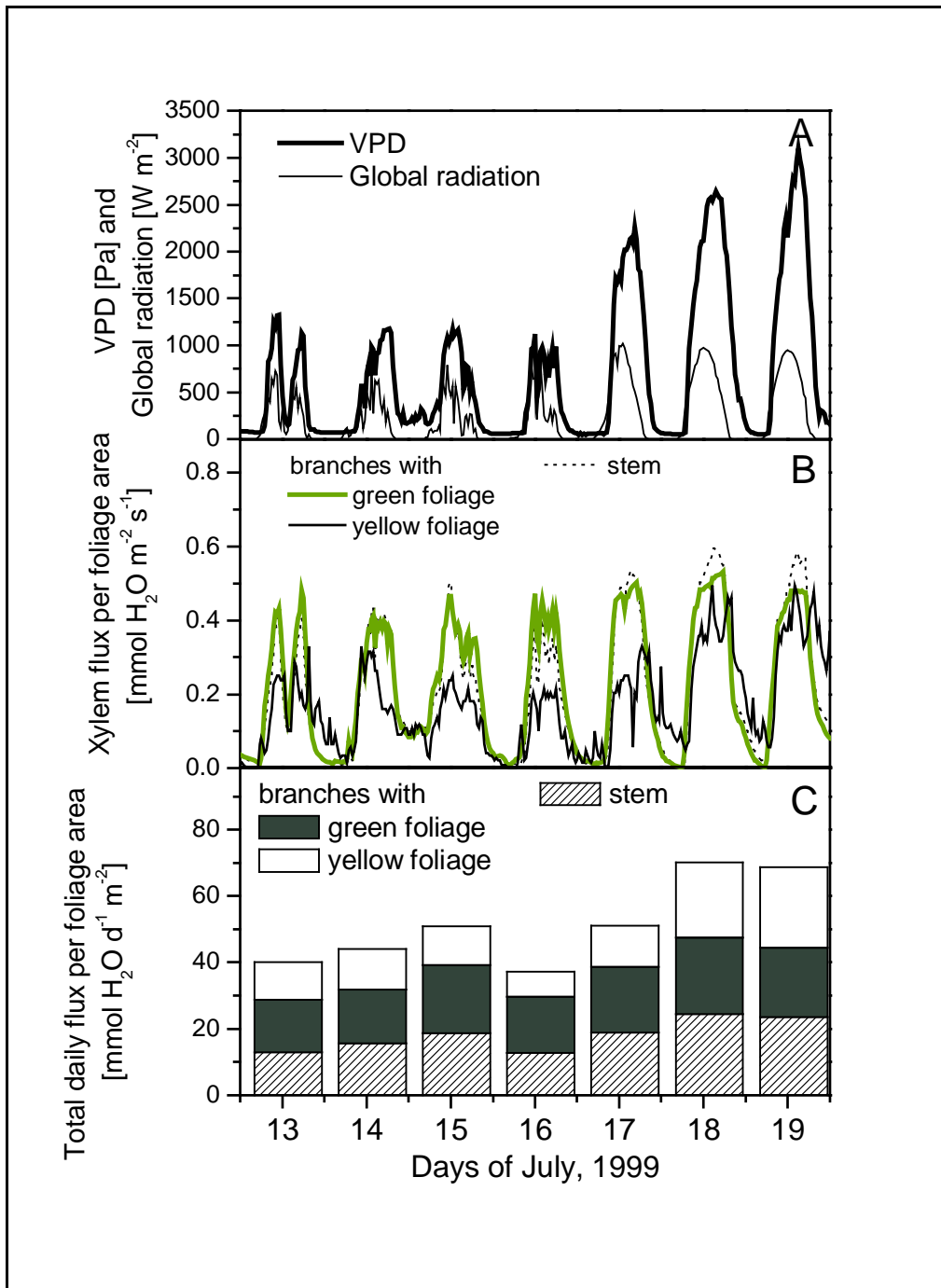


Fig. 26 (A) Global radiation and VPD during the study period; (B) Xylem sap flow rates per unit of leaf area of the stem and of two major branches with green and with yellow foliage of tree D, respectively; (C) Total daily flow through the stem and two major branches with green and with yellow foliage, respectively

In **Fig. 26C** werden die Saftflussraten pro Blattfläche als Tagessummen gezeigt. In dieser Darstellung wird deutlich, dass im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün bei jeder Witterung vergleichbare Mengen von Xylemwasser pro Tag transportiert wurden, während im Stamm und auch im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb bei feuchter Witterung geringere Mengen von Xylemwasser pro Tag transportiert wurden.

Der Jahresgang der Saftflussraten pro Blattfläche als Tagessummen wird in **Fig. 27** gezeigt. Die Saftflussraten im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb sind dabei bis auf den Herbst in allen Jahreszeiten geringer als im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün.

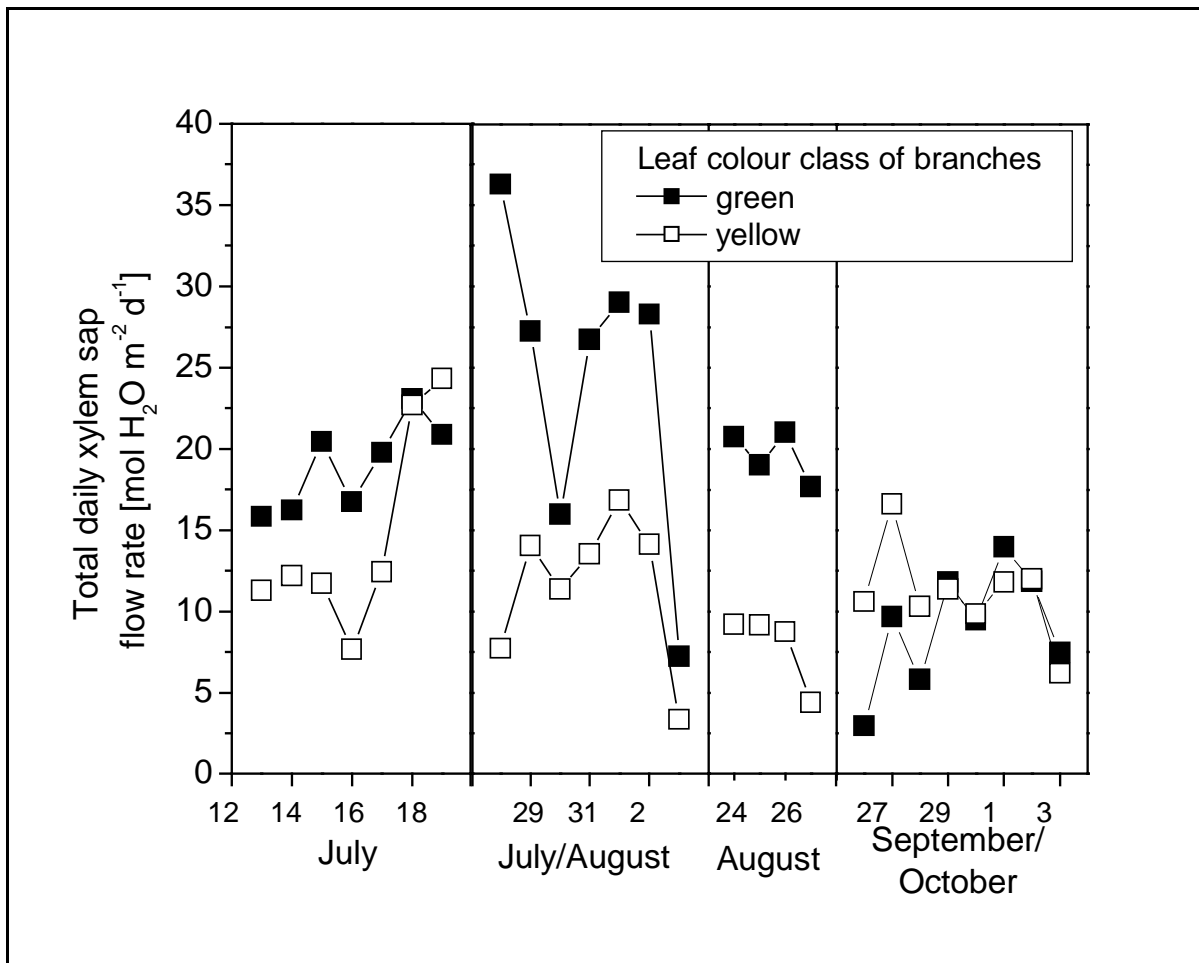


Fig. 27 Daily sums of xylem sap flow per unit of leaf area during the vegetation period of 1999

Während der stabilen Hochdruckwetterlage vom 17. bis zum 23.7.1999 (vgl. Fig. 3) wurde in den frühen Morgenstunden bei niedrigem VPD ein Anstieg der Saftflussrate im Stamm und im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün beobachtet (**Fig. 28A**). Der Anstieg der Saftflussrate war im Stamm besonders hoch und proportional zum VPD, bis sich die Zunahme der Saftflussrate bei sehr trockener Luft von ca. 2750 Pa allmählich abschwächte. Auch im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün war ein Anstieg bei geringem VPD zu erkennen, bald aber nahm die Saftflussrate weniger stark zu und der Saftfluss erreichte schon bei einem VPD von ca. 2000 Pa sein Maximum. Im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb stieg die Saftflussrate am Morgen schwach an; ab einem VPD von 400 Pa sank der Saftstrom sogar leicht ab, und er stieg erneut bei ca. 2500 Pa leicht an. In **Fig. 28B** ist der Verlauf des Saftflusses an einem einzelnen Tag abgebildet. Zu erkennen sind die jeweils höheren Saftflussraten am Vormittag

und die erniedrigten am Nachmittag (was auf eine am Nachmittag auftretende Verknappung des zur Verfügung stehenden Wassers hindeutet).

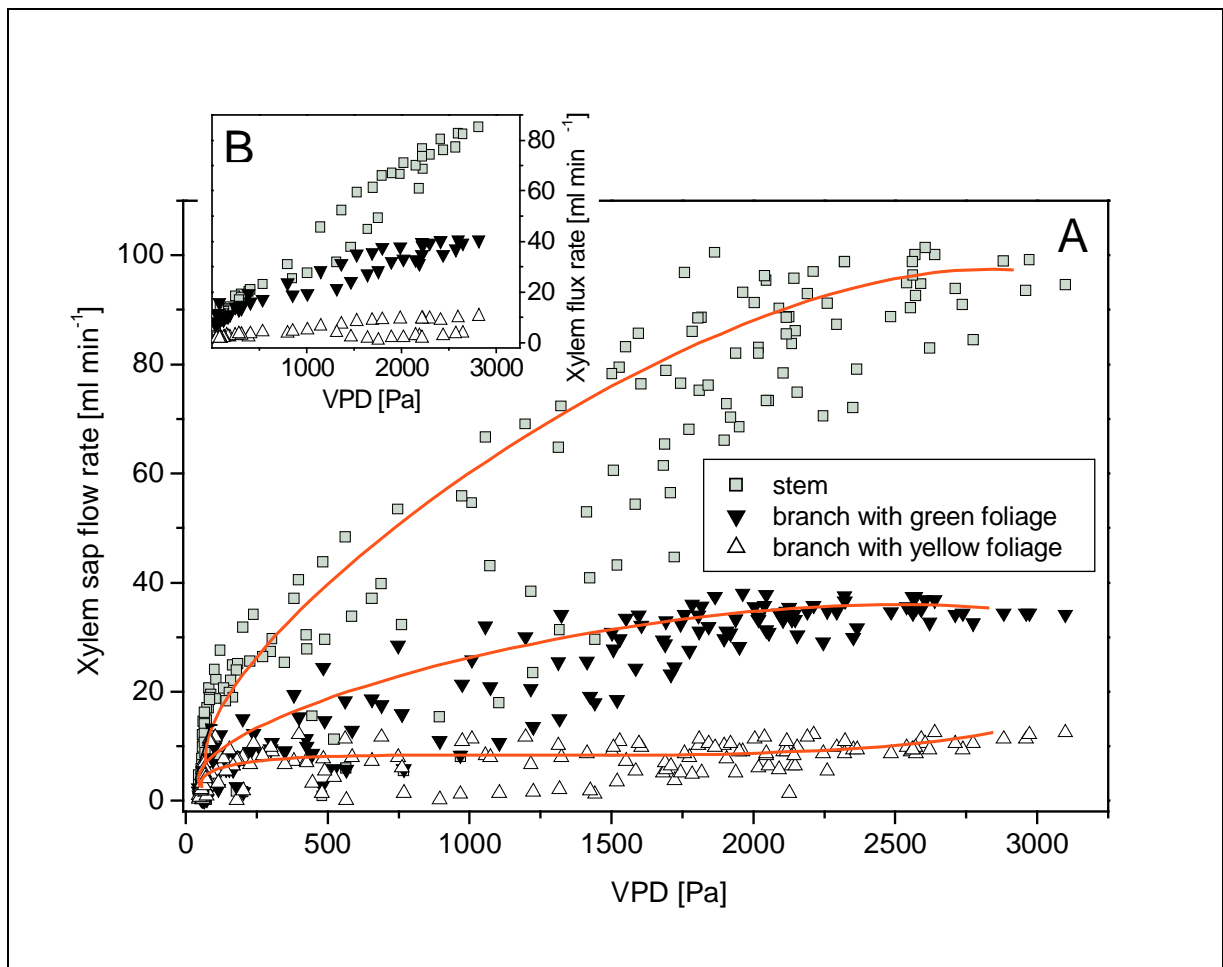


Fig. 28 Ratio of xylem sap flow through tree D versus VPD during a stable warm weather period in summer (A) seven days, from July 17 through 23, 1999, (B) one day, July 19

Während einer weiteren trocken und heißen Wetterperiode im Spätsommer 1999 (**Fig. 29A**) waren die Saftflussraten pro Blattfläche im Stamm und im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün vergleichbar hoch, während im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb eine um etwa 50 bis 60 % verringerte Saftflussrate pro Blattfläche gemessen wurde (**Fig. 29B**).

Nachmittags von 15 bis 17 Uhr Mitteleuropäischer Zeit (MEZ) sank die Saftflussrate pro Blattfläche in den Ästen oft ab und stieg nach einer halben Stunde rasch auf die höchsten Werte des Tages an. Im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün waren diese Schwankungen besonders stark ausgeprägt. Dagegen fiel die Saftflussrate pro Blattfläche beim Stamm nachmittags nicht kurzfristig ab. (Möglicherweise sind die Schwankungen der Saftflussraten auf die unterschiedliche Besonnung der Kronenteile zurückzuführen.) In Nächten mit relativ hohen Windgeschwindigkeiten und einem VPD über 70 Pa wurde im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün noch

Xylemwasser transportiert, während im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb der Transport fast zum Erliegen kam.

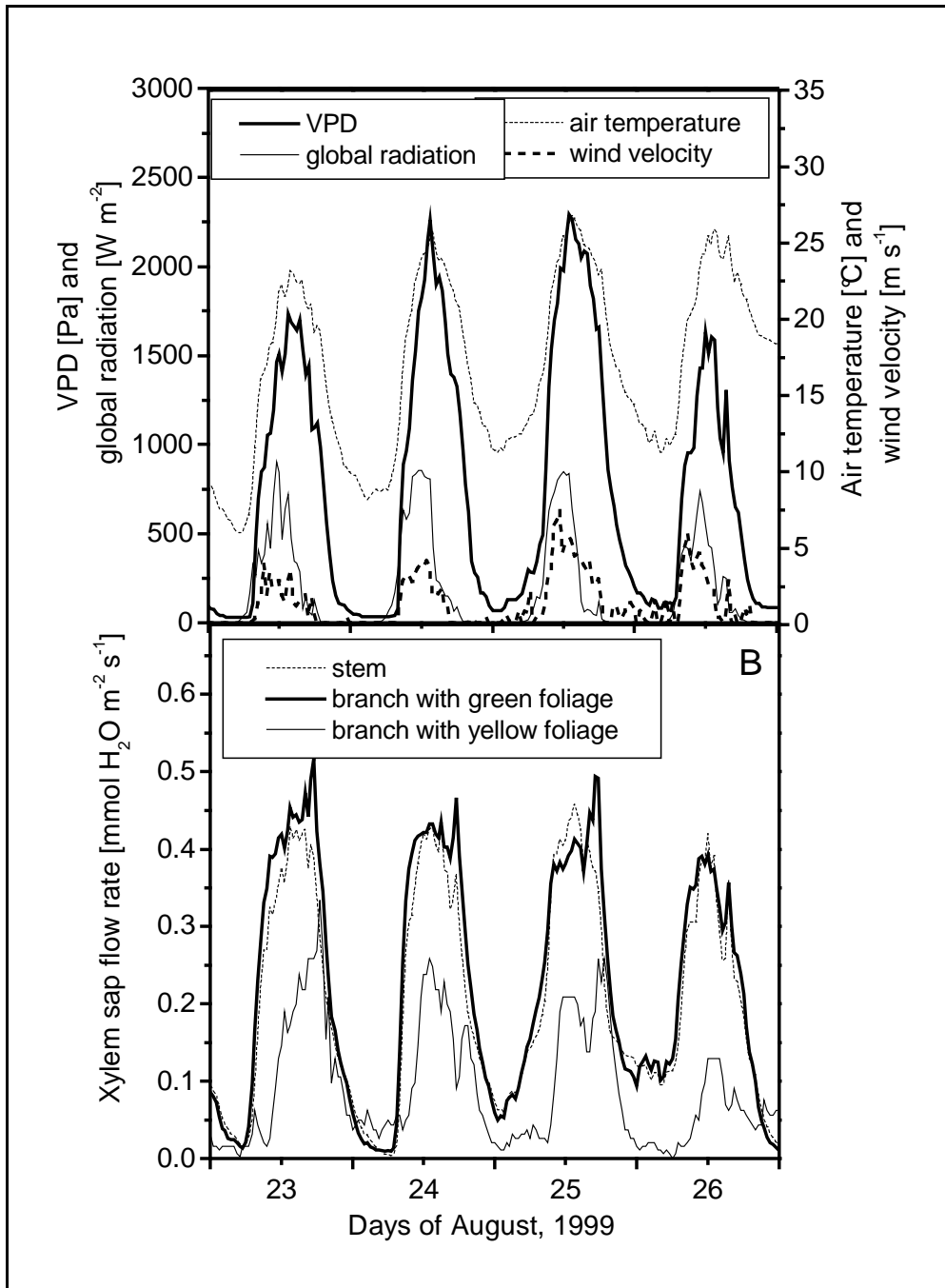
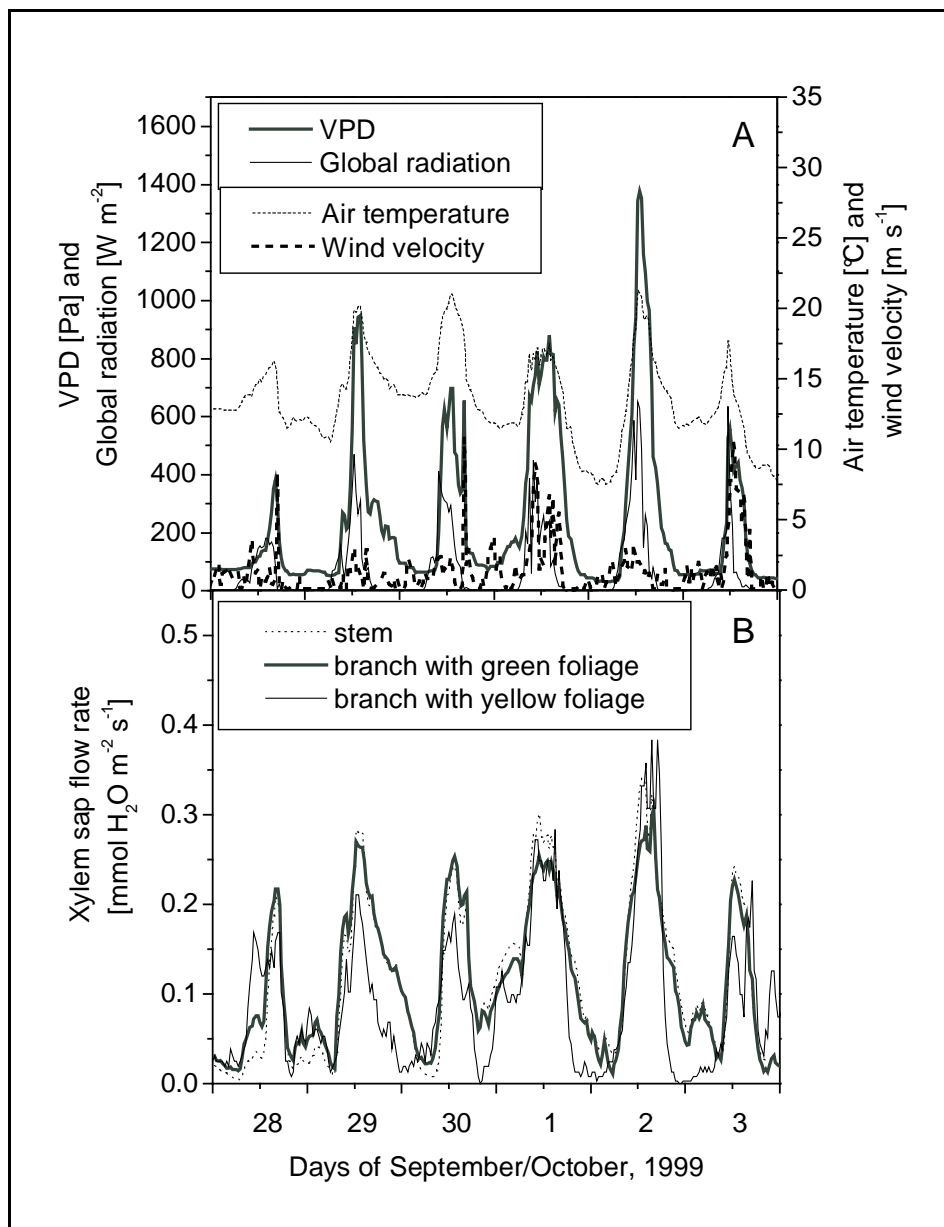


Fig. 29 Global radiation, VPD, air temperature and wind velocity and (B) Xylem sap flow rates per unit of leaf area through the stem and two major branches with green and with yellow foliage of tree D during August, 23-26, 1999

Im Herbst waren die Tagesgänge der Saftflussraten pro Blattfläche nicht mehr so regelmäßig ausgebildet wie im Frühling und Sommer (**Fig. 30A, B**). Die Saftflussrate im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün sank in Nächten mit hohen Windgeschwindigkeiten nicht mehr ganz ab, während der Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb in der Nacht den Saftfluss einstellte. Die Saftflussraten pro Blattfläche im Stamm und in den Ästen mit den Laub-Farbklassen Grün bzw. Gelb waren im Herbst nicht mehr zu unterscheiden.



Insgesamt nahmen die Saftflussraten im Herbst gegenüber dem Sommer stark ab (was neben geringerer Globalstrahlung auch auf die kleinen VPD-Werte zurückzuführen sein dürfte).

Fig. 30 (A) Global radiation, VPD, air temperature and wind velocity during the years 1998 and 1999; **(B)** Xylem sap flow rates per unit of leaf area through the stem and two major branches with green and with yellow foliage of tree D, respectively

Die Saftflussraten in den Stämmen waren in den jeweiligen Versuchsbäume je nach Größe und Position der Krone unterschiedlich (**Fig. 31**; Klimaparameter siehe Fig. 26): Der völlig grün belaubte Baum E und der benachbarte, partiell vergilbte Baum H, hatten relativ kleine Baumkronen (vgl. Fig. 7) und dementsprechend geringe Saftflussraten, dagegen war die Saftflussrate im vollkommen grün belaubten Baum B und im benachbarten Baum D mit partiell vergilbtem Laub, entsprechend der größeren Baumkronen, erhöht. Die Tagesdynamik der Saftflussraten von Bäumen mit unterschiedlichen Vergilbungsgraden war gleichartig.

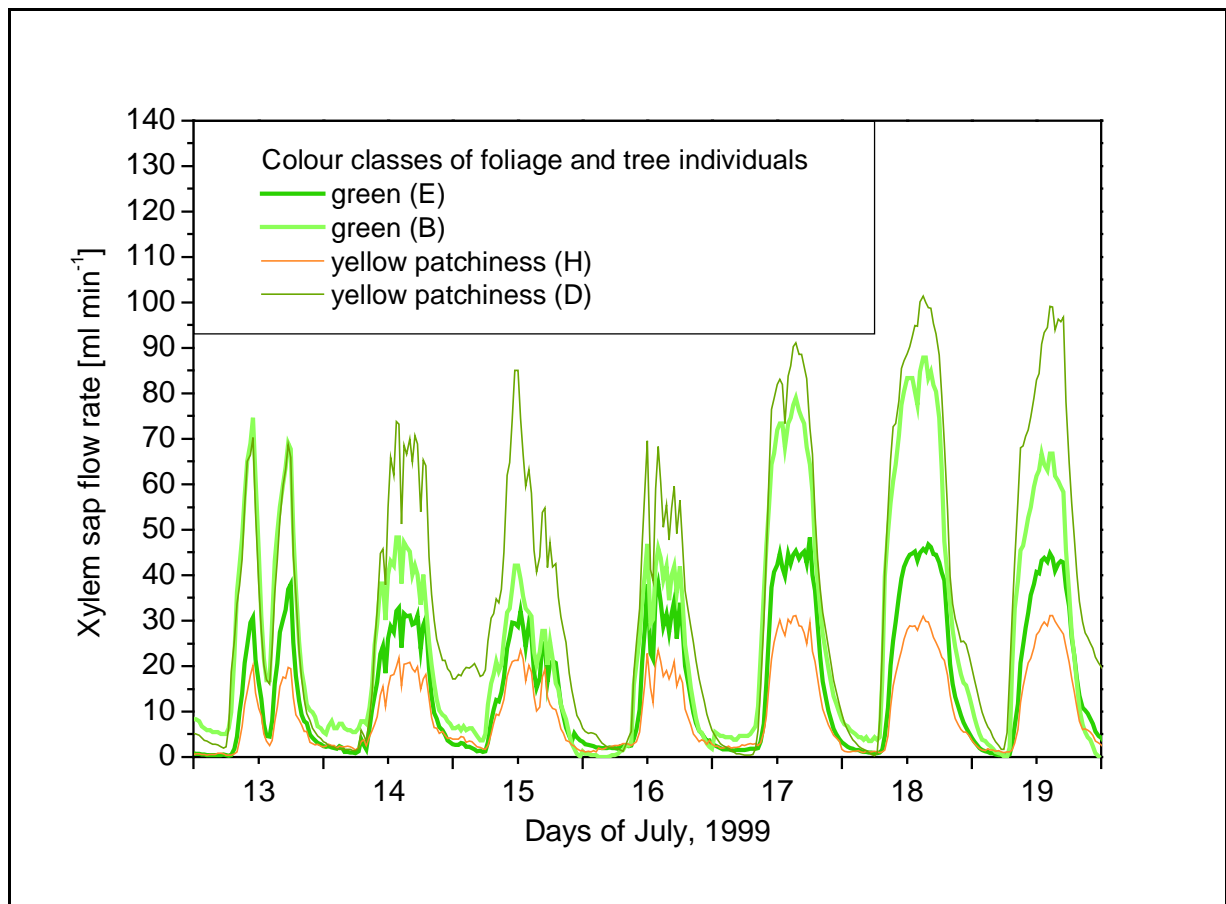


Fig. 31 Xylem sap flow through stems of trees with green foliage only (trees E and B) and of trees with yellow and green foliage (trees H and D) during the period as described in Fig. 26

In dem vorliegenden Kapitel wurde dargestellt, dass die Saffflussrate pro Blattflächeneinheit in einem Ast der Laub-Farbklasse Gelb gegenüber einem Ast der Laub-Farbklasse Grün im Frühling und Sommer leicht aber durchgängig erniedrigt war, morgens später einsetzte und bis in die Nacht hinein anhielt.

4.3.2 Blatt-Wasserpotential

Im Sommer 1999 während einer Periode mit feuchter Witterung war das Blatt-Wasserpotential vor der Morgendämmerung (predawn) bei Bäumen, die auch Blätter der Farbklasse Gelb hatten (Bäume D und H) in allen Blatt-Farbklassen statistisch signifikant negativer als in allen Blatt-Farbklassen von Bäumen, die keine Blätter der Farbklasse Gelb hatten (Bäume A, E und F; **Fig. 32A**). Innerhalb von Bäumen mit vergilbtem Laub waren in Blättern der Farbklasse Gelb die Wasserpotentiale am kleinsten. Bei Baum D waren die Wasserpotentiale in Blättern der Farbklassen Grün und Gelbgrün sehr ähnlich, während beim Baum H die Blätter der Farbklasse Grün geringfügig negativere Werte aufwiesen als Blätter der Farbklasse Gelbgrün.

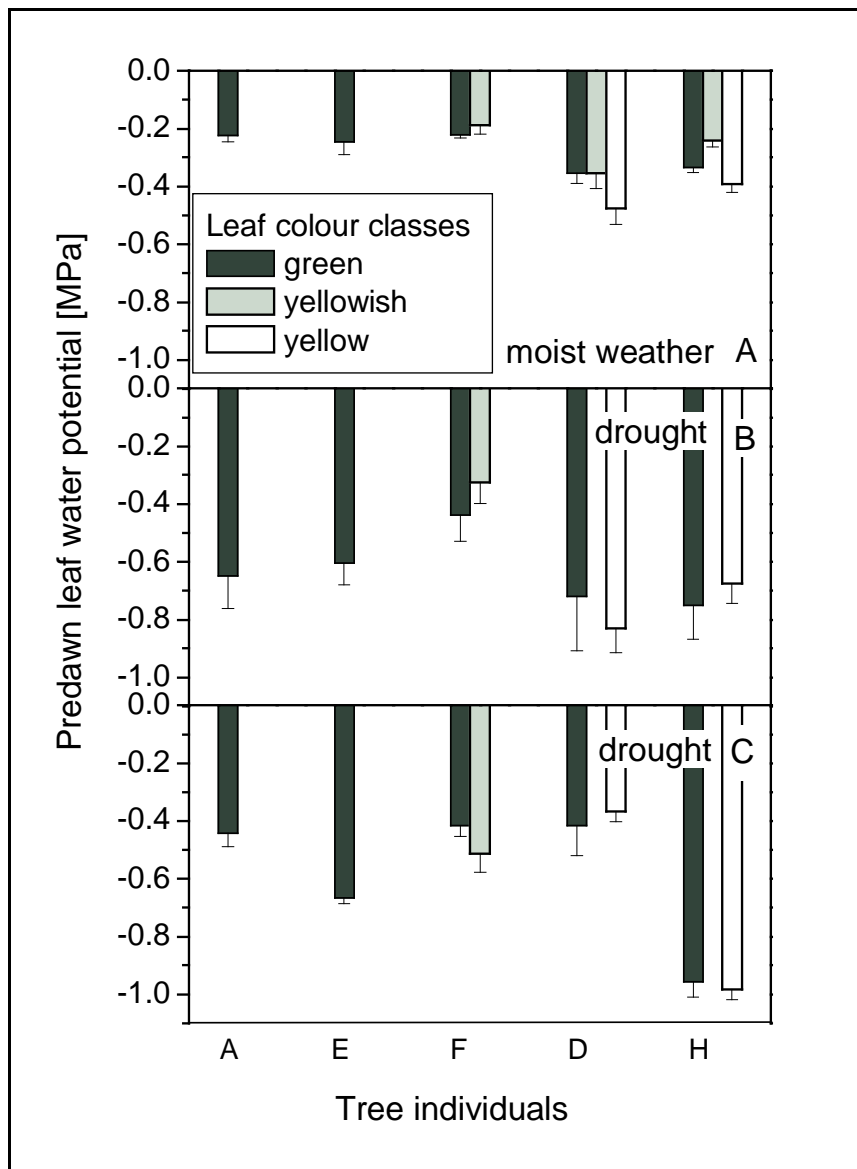


Fig. 32 Leaf water potential at predawn of each tree and leaf colour combination in (A) a period of warm and humid weather, July 6, 1999; (B and C) periods of warm and dry weather August 12 and September 2, 1998, respectively (n=4, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

Im Sommer 1998 während einer lang anhaltenden Trockenheit war das Blatt-Wasserpotential in allen Bäumen sehr negativ (**Fig. 32B**). Die Bäume, die auch Blätter der Farbklasse Gelb hatten, wiesen in allen Farbklassen negativere Wasserpotentiale auf, als Bäume ohne Blätter der Farbklasse Gelb; die Unterschiede waren jedoch statistisch nicht signifikant. Beim Baum D waren die Wasserpotentiale in Blättern der Farbklasse Gelb noch negativer als in Blättern der Farbklasse Grün, jedoch verhielten sich die Werte beim Baum H

umgekehrt, hier war das Wasserpotential in Blättern der Farbklasse Grün am kleinsten. Die Unterschiede an diesem Messtermin waren statistisch nicht signifikant. Ende September 1998 (**Fig. 32C**) war der Boden nach nur schwachen Niederschlägen sehr trocken und zeigte Risse (vgl. Fig. 3). An diesem Messtermin zeigten die Wasserpotentiale ein verändertes Bild: In den Bäumen A (grün belaubt), F (gelbgrün und grün belaubt) und D (gelb, gelbgrün und grün belaubt) lag das Wasserpotential in allen Blatt-Farbklassen etwa gleich niedrig, während bei den Bäumen E (grün belaubt) und H (gelb, gelbgrün und grün belaubt) in allen Blatt-Farbklassen deutlich negativere Wasserpotentiale gemessen wurden. Innerhalb der Baumindividuen lagen keine statistisch signifikanten Unterschiede vor. Bei Baum H

waren die Wasserpotentiale in den verschiedenen Blatt-Farbklassen statistisch signifikant unterschiedlich zu allen anderen Baum/Blatt-Farbklassen.

Bei Baum D wurde in Blättern der Farbklasse Grün und Gelb das Wasserpotential im Tagesgang gemessen (**Fig. 33**). Das predawn-Wasserpotential war in Blättern der Farbklasse Gelb negativer als in Blättern der Farbklasse Grün. Im Laufe des Vormittags wurden die Unterschiede zwischen den Wasserpotentialen der Blatt-Farbklassen Grün und Gelb kleiner, und gleichzeitig sanken die Wasserpotentiale ab. Im Zeitraum von ca. 8 bis 12 Uhr MEZ waren die Werte in Blättern der Farbklasse Grün negativer als in der Farbklasse Gelb. Ab 16 Uhr bis zur letzten Messung um 22 Uhr MEZ war das Wasserpotential in Blättern der Farbklasse Gelb wieder negativer als in der Blatt-Farbklasse Grün, mit einem statistisch signifikanten Unterschied um 22 Uhr MEZ.

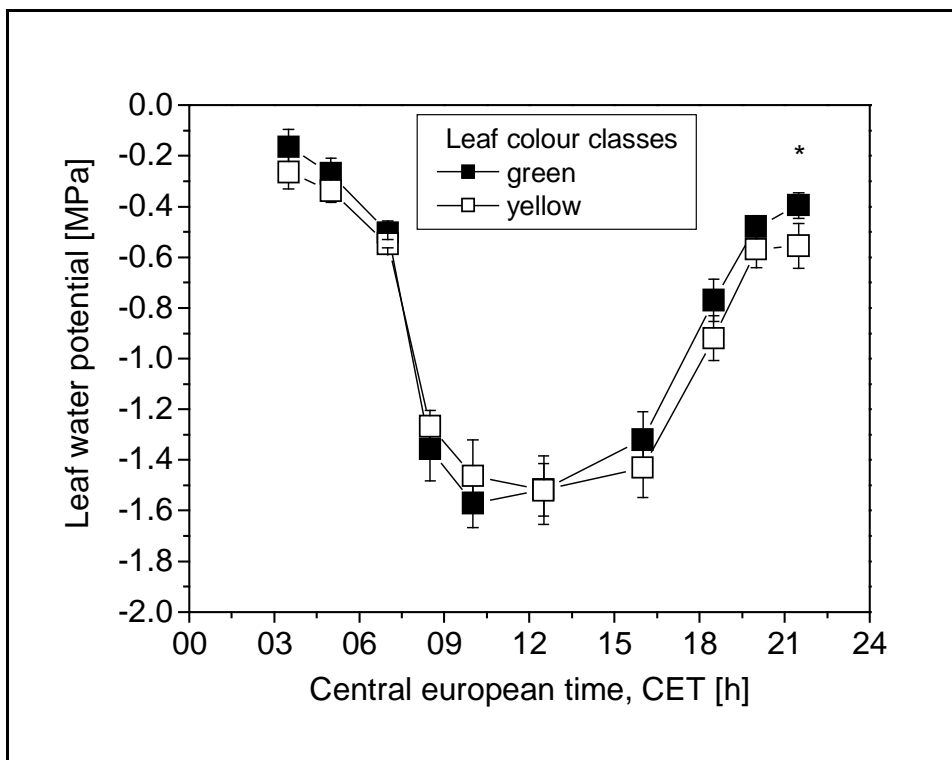


Fig. 33 Diurnal course of leaf water potential in branches with green or yellow foliage in the tree individual D on August 4, 1999 (n=4, data columns and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively, the asterisk indicates the statistical significant difference (p<0.05) by means of Mann-Whitney test)

Die Ergebnisse aus dem Tagesgang wurden mehrfach bestätigt. Im Sommer 1999 wurden Messungen bei Sonnenaufgang und im Laufe des Vormittags gemacht (**Fig. 34**). An beiden Tagen war das Wasserpotential in den Blättern der Farbklasse Gelb bei Sonnenaufgang negativer als das in der Farbklasse Grün. Zum Mittag hin wurde das Wasserpotential in den Blättern der Farbklasse Grün negativer als das in der Farbklasse Gelb. Das Wasserpotential in den Blättern der Farbklasse Gelbgrün war im Verhalten im Tageslauf ähnlich mit Blättern der Farbklasse Grün.

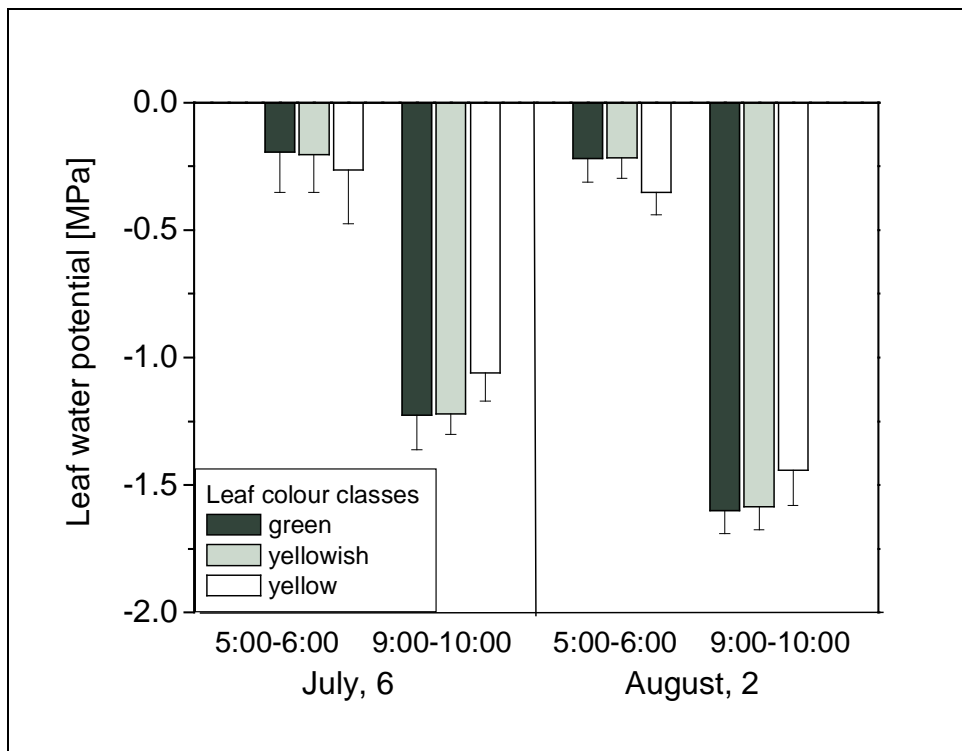


Fig. 34 Leaf water potential in leaves of the colour classes green, yellowish and yellow in the tree individual D early (5 to 6 hrs.) and late in the morning (9 to 10 hrs. Central European time) in July and August, 1999 (n=4, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

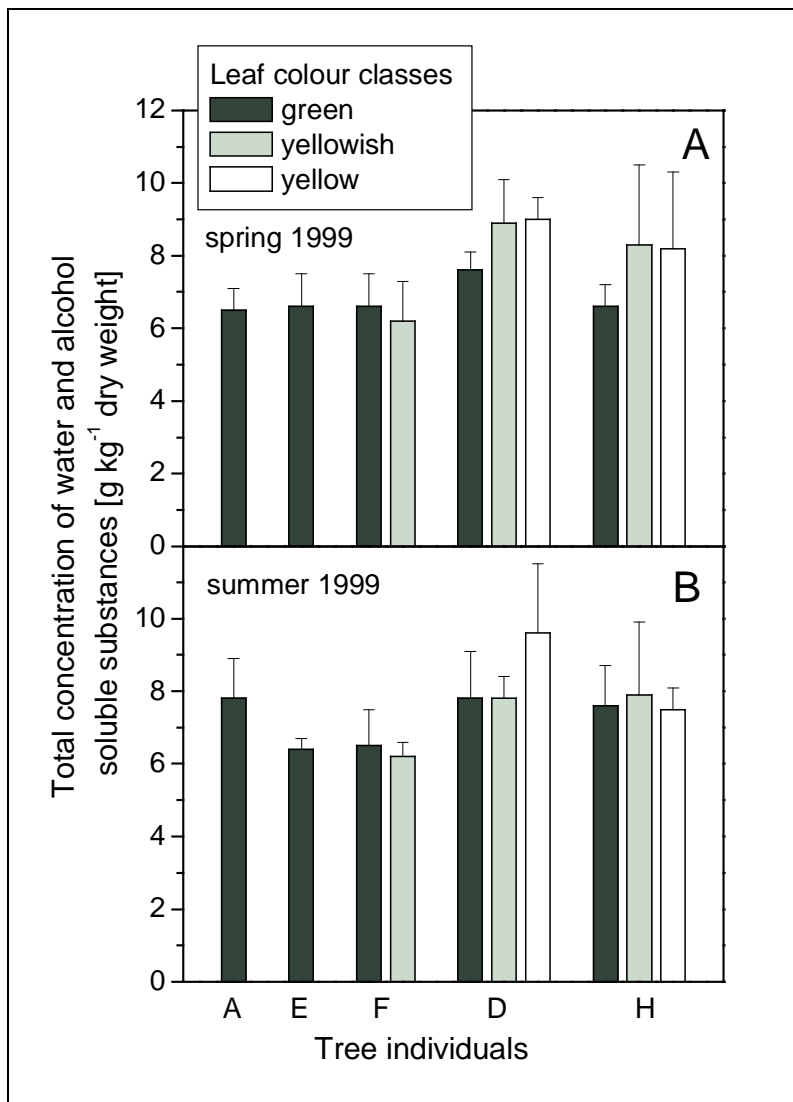
Im vorliegenden Kapitel wurde gezeigt, dass das predawn-Wasserpotential in allen Blatt-Farbklassen von Bäumen, die auch Blätter der Farbklasse Gelb hatten, geringfügig negativer war als in Blättern von grün belaubten Bäumen. Jedoch nur bei Baum D zeigte sich durchgängig, dass in Blättern der Farbklasse Gelb ein negativeres predawn-Wasserpotential vorlag als in Blättern der Farbklasse Grün.

4.3.3 Konzentration löslicher Substanzen

Für die Stärkeanalysen (Kap. 4.5.8) wurden die niedermolekularen Kohlenhydrate aus dem Blattmaterial extrahiert. Zugleich wurden auch andere Stoffe wie organische Säuren und Mineralsalze heraus gewaschen. Alle löslichen Substanzen haben eine osmotische Wirkung (MORTIMER 1987), so dass die gesamte Konzentration dieser Stoffe als ein Maß für das osmotische Potential des Zellsafts der Blätter angesehen werden kann.

In **Fig. 35** wird die Gesamtkonzentration dieser kaltwasser- und alkohollöslichen Substanzen in allen Baum/Blatt-Farbklassen dargestellt. Im Frühling 1999 waren die Konzentrationen löslicher Substanzen in Blättern der Farbklassen Gelb und Gelbgrün bei den Bäumen D und H fast gleich hoch; diese Blätter enthielten 18 bzw. 25 % mehr lösliche Substanzen als Blätter der Farbklasse Grün der jeweiligen Bäume. Die Unterschiede waren allerdings statistisch nicht signifikant. In Baum D lag die

Konzentration löslicher Substanzen in Blättern der Farbklasse Grün 12 % über dem Durchschnitt aller Baum/Blatt-Farbklassen.

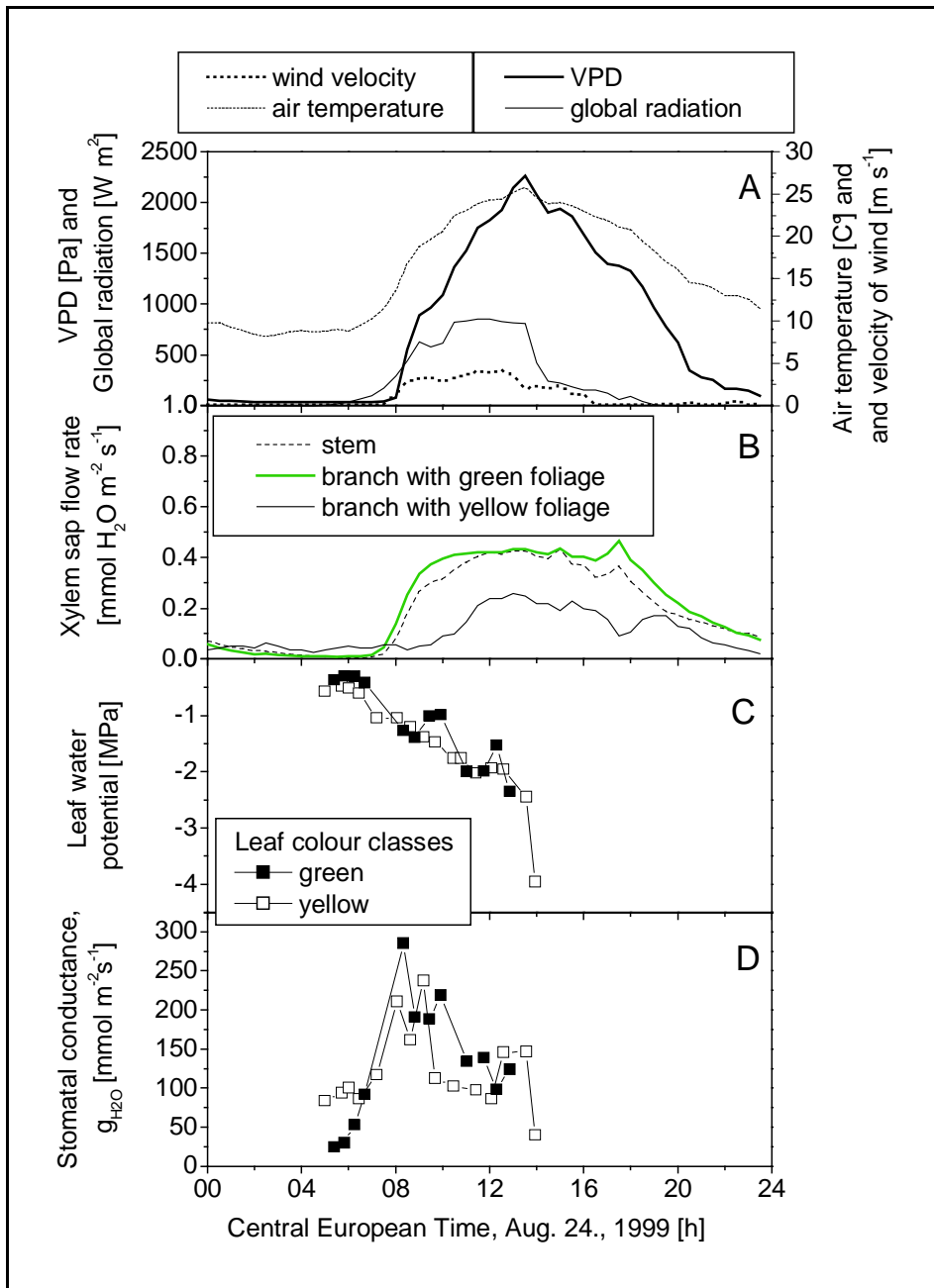


Im Sommer 1999 senkten sich gegenüber dem Frühling die Konzentrationen der löslichen Substanzen in allen Blatt-Farbklassen der Bäume D und H, nur in Blättern der Farbklasse Gelb von Baum D nahmen die Konzentrationen weiter zu. Weder zwischen den Blatt-Farbklassen noch zwischen den Jahreszeiten lagen statistisch signifikante Unterschiede vor.

Fig. 35 Total concentration of substances which are soluble in water and alcohol, see text (n=3-6 in spring and n=4 in summer; data columns and bars represent mean values and one-sided standard deviations, respectively)

4.3.4 Dynamik von Saftfluss, Wasserpotential, Transpiration und VPD im Tagesgang

In **Fig. 36** wurden Klimaparameter, Saftflussrate pro Blattflächeneinheit (in diesem Kapitel einfach Saftflussrate genannt) Blattwasserpotential und stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf an einem ausgewählten Sommertag (24. 8. 1999) aufgetragen. Die Klimaparameter zeigten den für einen Sommertag typischen Verlauf (**Fig. 36A**): Bei Tagesanbruch stiegen Lufttemperatur und Globalstrahlung an. Zeitverzögert stieg VPD an und erreichte gegen 14 Uhr MEZ den Maximalwert, um gegen Abend wieder gegen Null abzusinken. Die Globalstrahlung erreichte von 11 bis 15 Uhr die höchsten Werte von ca. 800 W m⁻² und fiel, durch aufziehende Bewölkung, danach rasch auf Werte von 300 bis 100 W m⁻² ab. Der Wind reagierte in der gleichen Weise wie die Globalstrahlung; die Windstärke nahm in den Morgen-



stunden bis etwa 13 Uhr MEZ zu. Danach flaute der Wind langsam und unregelmäßig bis zum Abend ab.

Fig. 36 Meteorological parameters and water relations of the stem, a green and a yellow branch of tree D during a summer day (August 24., 1999). (A) meteorological parameters from the Landau/Isar field station of the LWF; (B) xylem sap flow per unit of leaf area as mean of two measurements each; (C) leaf water potential and (D) stomatal conductance for water vapour (g_{H_2O} ; in C and D each data point represents one measurement)

Die Saftflussrate im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün reagierte, verglichen mit der des Stammes, ähnlich: Sie stieg am Morgen mit zunehmendem VPD stark an und verblieb fast unverändert auf dem Niveau von ca. $0,40 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Um ca. 18 Uhr Mitteleuropäischer Zeit (MEZ) stieg die Saftflussrate rasch bis auf $0,45 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ an, und fiel danach zögerlich auf ein nächtliches Niveau von $0,08 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ab. Die Saftflussrate im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb reagierte abweichend: Sie lag am frühen Morgen auf einem etwas höherem Niveau von ca. $0,04 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und stieg erst gegen 10 Uhr MEZ (um ca. 3 Stunden gegenüber der Saftflussrate im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün verzögert) an. Die Saftflussrate im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb erreichte einen Maximalwert von $0,26 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und schwankte über Tag viel stärker als die Saftflussrate im

Ast mit der Laub-Farbklasse Grün. Gegen 18 Uhr MEZ sank die Saftflussrate im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb auf $0,18 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ abrupt ab, erholte sich danach aber wieder und stieg auf das vorherige Niveau an, bevor sie gegen Abend wieder absank. Diese nachmittägliche Absenkung der Saftflussrate im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb erfolgte im gleichen Zeitraum wie der steile Anstieg der Saftflussrate im Ast mit der Laub-Farbklasse Grün und im Stamm. Es wurde mehrfach beobachtet, dass die Saftflussraten in Ästen mit den Laub-Farbklassen Grün und Gelb nachmittags (bei potentieller Wasserverknappung) sich gegenläufig verhielten.

Das Wasserpotential in Blättern der Farbklasse Gelb war von 5 bis ca. 8 Uhr MEZ bei geringfügigen Unterschieden im Trend negativer als in Blättern der Farbklasse Grün. Gegen 8 Uhr MEZ sank das Wasserpotential in Blättern der Farbklasse Grün stärker ab als in Blättern der Farbklasse Gelb. Ab etwa 8:30 Uhr MEZ war das Wasserpotential in den Blatt-Farbklassen Grün und Gelb insgesamt ähnlich.

Das in Gaswechseluntersuchungen ermittelte $g_{\text{H}_2\text{O}}$ war in Blättern der Farbklasse Gelb in der Zeit von 5 bis ca. 6:30 Uhr MEZ deutlich größer als in Blättern der Farbklasse Grün. Danach stieg $g_{\text{H}_2\text{O}}$ zuerst in Blättern der Farbklasse Grün, später auch in Blättern der Farbklasse Gelb steil an. Über Tag war $g_{\text{H}_2\text{O}}$ in Blättern der Farbklasse Grün meist größer als in der Blatt-Farbklasse Gelb.

In der Gegenüberstellung der verschiedenen Messmethoden zeigte sich übereinstimmend, dass Blätter der Farbklasse Gelb nachts stärker transpirierten als Blätter der Farbklasse Grün, während tagsüber das Verhältnis umgekehrt war.

4.4 Untersuchungen zum Gaswechsel

4.4.1 Spezifische Blattfläche

Von den Blättern, an denen im Sommer 1999 Gaswechseluntersuchungen durchgeführt worden waren, wurde die spezifische Blattfläche (SLA) ermittelt. In **Fig. 37** wird SLA gezeigt. Die durchschnittliche SLA variierte in den Farbklassen innerhalb eines Baumes nur wenig. Bei Baum F war SLA in der Farbklasse Gelbgrün kleiner als in der Farbklasse Grün. Bei den Bäumen D und H war die durchschnitt-

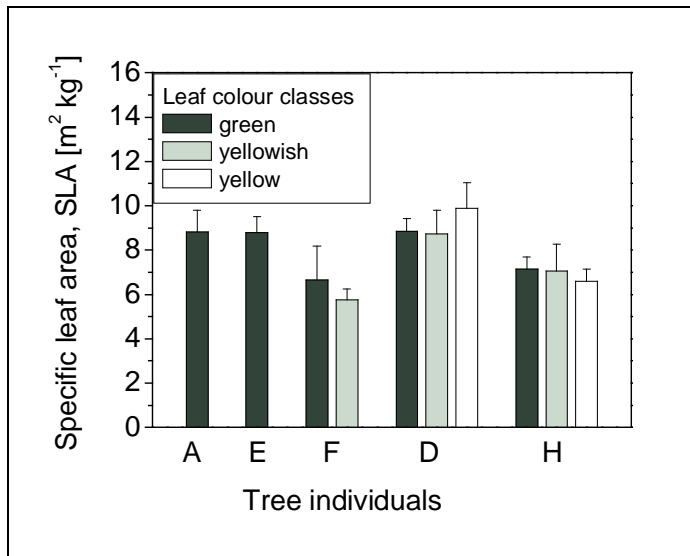


Fig. 37 Specific leaf area (SLA) of all tree/leaf colour classes (n=4-11; data columns and bars represent mean values and one-sided standard deviations, respectively)

liche SLA zwischen den Farbklassen Grün und Gelbgrün kaum unterschiedlich. Dagegen war SLA bei Baum D in der Farbklasse Gelb größer. Bei den Bäumen D und H waren die Unterschiede von SLA zwischen den Blatt-Farbklassen jedoch nicht statistisch signifikant. Die Blätter der Farbklasse Grün der Bäume A, E und D hatten fast die gleiche SLA von $8,8 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, die Farbklasse Grün von Baum H hatte eine kleinere SLA mit $7,1 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und die Farbklasse Grün von Baum F hatte die kleinsten Werte mit $6,6 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$. Der Mittelwert der SLA sämtlicher Blatt-Farbklassen von $7,8 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ deutet darauf hin, dass es sich hier um Sonnenblätter handelt, denn bei im Schatten wachsenden

Blättern lag SLA durchschnittlich mit $14,7 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ deutlich darüber.

Blättern lag SLA durchschnittlich mit $14,7 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ deutlich darüber.

Blättern lag SLA durchschnittlich mit $14,7 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ deutlich darüber.

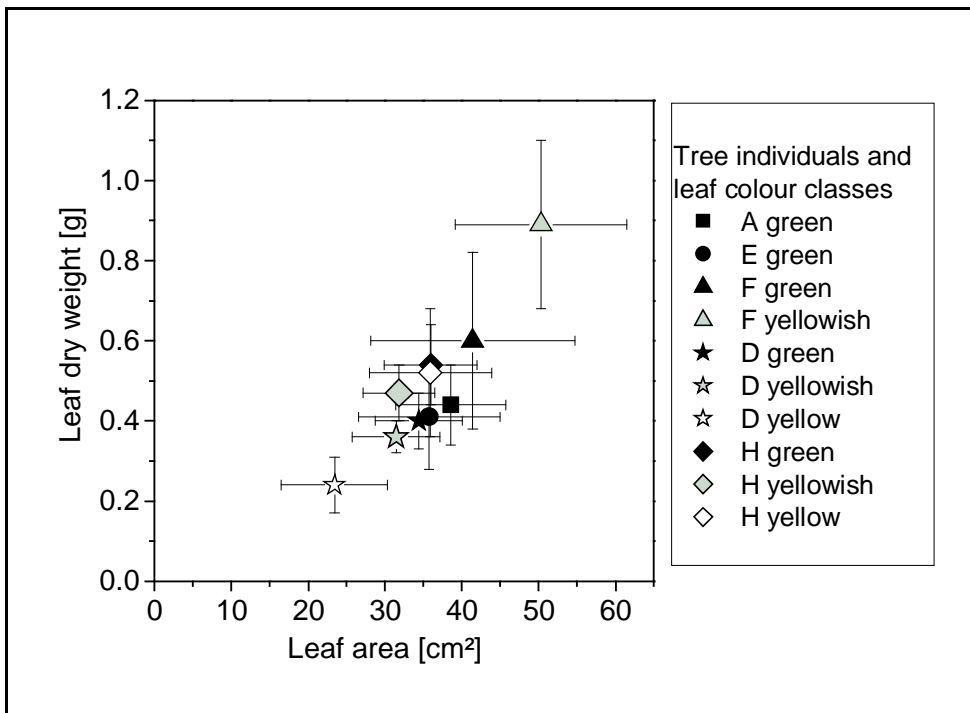


Fig. 38 Leaf mass versus leaf area of each tree/leaf colour class (n=4-11; data points and bars represent mean values and two-sided standard deviations, respectively)

Innerhalb von Baum D nahm die Blattgröße von den Farbklassen Grün über Gelbgrün zu Gelb ab mit einem statistisch signifikanten Unterschied zwischen den Farbklassen Grün und Gelb (**Fig. 38**). Gleichzeitig nahm die Blattmasse ab mit einem statistisch hoch signifikanten Unterschied zwischen den Farbklassen Grün und Gelb.

Bei Baum H waren die Flächenausdehnung und die Blattmasse in den Blatt-Farbklassen Grün und Gelb dagegen ähnlich.

4.4.2 Pigmentkonzentration

4.4.2.1 Einzelbaumvergleich

Die Konzentration von Gesamtchlorophyll (Chlorophyll *a+b*) nahm innerhalb der Baumindividuen von den Blatt-Farbklassen Grün über Gelbgrün nach Gelb ab und

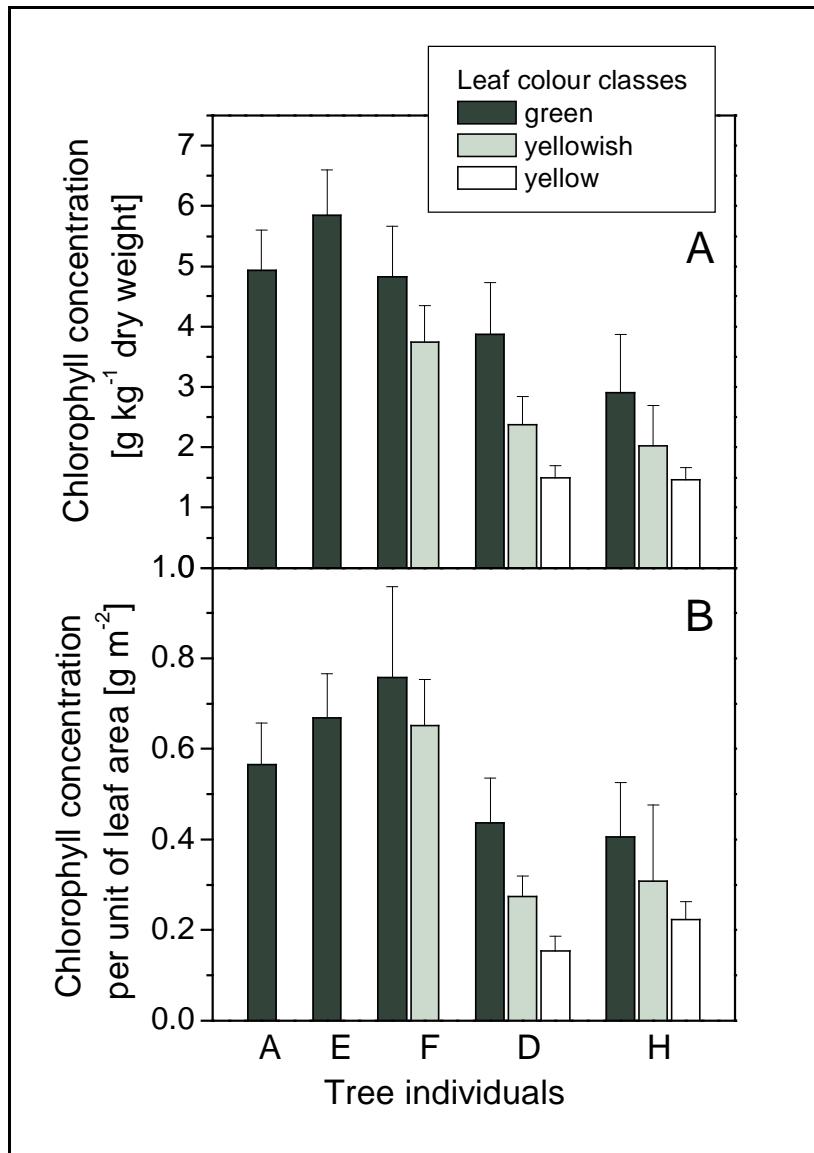


Fig. 39 Concentration of chlorophyll *a + b* of each tree-colour class (A) per unit of leaf dry mass (B) and per unit of leaf area (n=6-8, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

zwar sowohl bei Bezug auf Blattmasse (**Fig. 39A**) als auch auf Blattfläche (**Fig. 39B**; Informationen zum Signifikanzniveau der Unterschiede siehe **Tab. 9**). Die visuell begründeten Blatt-Farb-klassen enthielten nicht eine bestimmte Konzentration an Gesamtchlorophyll. Auffällig war, dass Bäume, die auch Blätter der Farbklasse Gelb hatten, statistisch höchst signifikant weniger Gesamtchlorophyll in Blättern der Farbklasse Grün enthielten, als Bäume, die nur Blätter der Farbklasse Grün hatten.

Baum F wich von den anderen partiell vergilbten Bäumen ab: In den Farb-klassen Grün und Gelb-

grün ließ sich auch bei Bezug auf die Blattfläche relativ viel Gesamtchlorophyll nachweisen.

Tab. 9: Total chlorophyll concentrations of the trees D and H , respectively in summer 1999: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow (n=6-8)

Comparison of leaf colour classes	Tree D	Tree H
green : yellowish	n.s.	n.s.
green : yellow	p<0.001	p<0.01
yellowish : yellow	p<0.05	n.s.

statistical test: Kruskal Wallis and Dunn's post-hoc test; n.s.= not significant

4.4.2.2 Jahresgang

Die Chlorophyllkonzentrationen in den Blättern wurden für die Darstellung des Jahresgangs pro Farbklasse und unabhängig vom Baumindividuum zusammengefasst (jedoch ohne Baum F, weil dieses Baumindividuum, wie schon bei SLA (Kap. 4.4.1) gesehen, nicht mit der Gruppe der anderen Individuen homogen war).

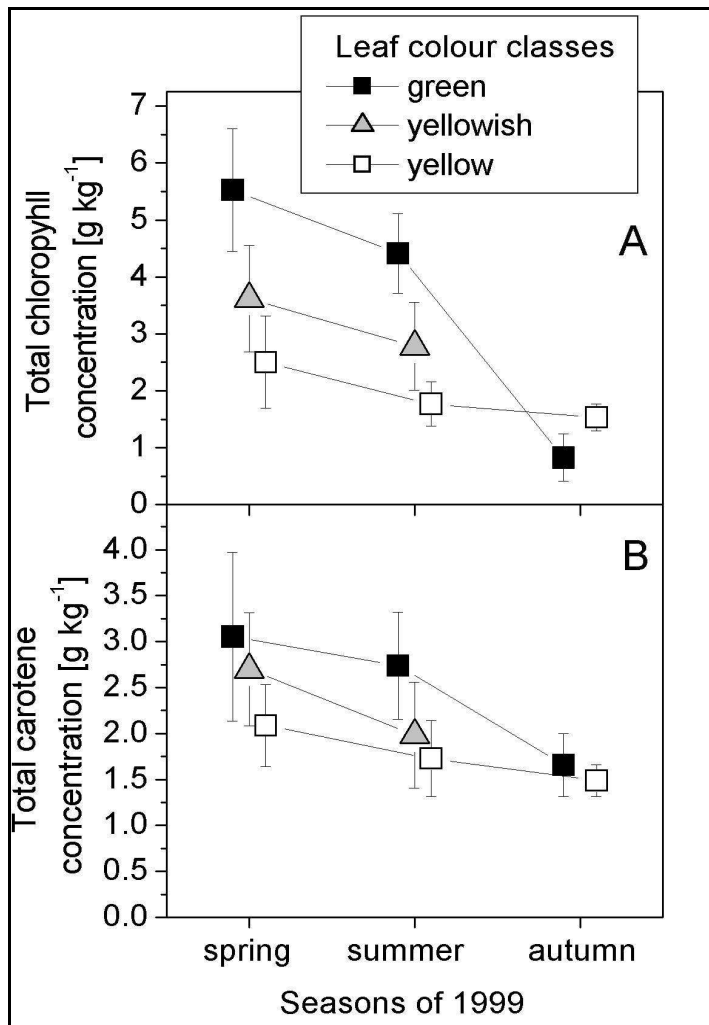


Fig. 40 Annual courses of the year 1999: (A) total chlorophyll and (B) total carotenes (n=10-20, data points and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively)

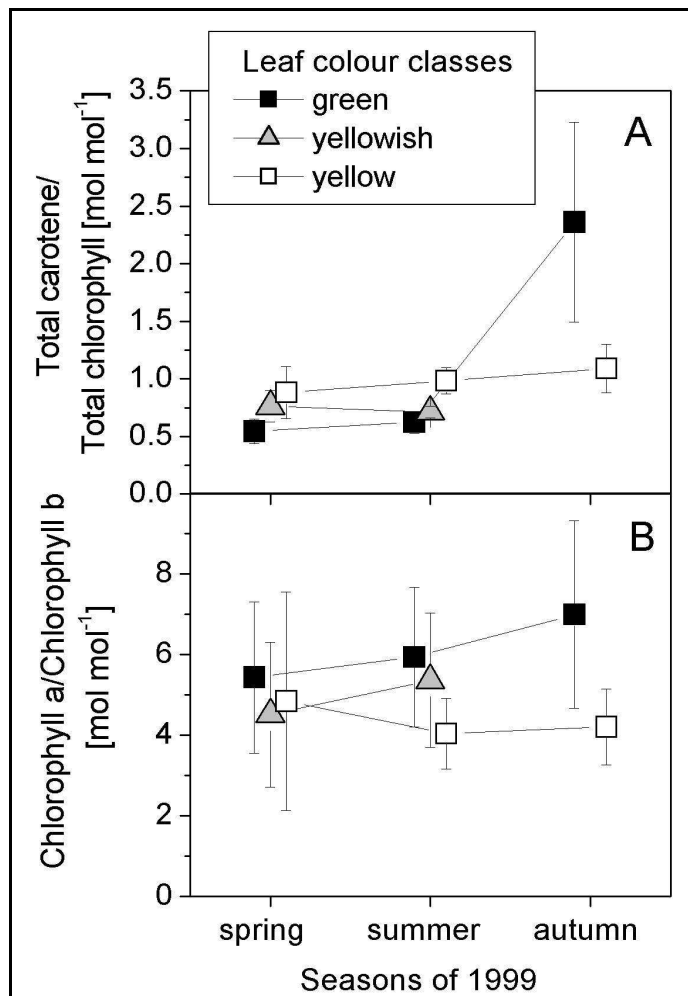
Die Konzentrationen von Gesamtchlorophyll (**Fig. 40A**) sowie von den Gesamtcarotinoiden ($\alpha+\beta$ Carotin) waren im Frühjahr 1999 bei allen Blatt-Farbklassen am höchsten (**Fig. 40B**) und nahmen über den Sommer bis zum Herbst kontinuierlich ab. Der Unterschied in der Konzentration von Gesamtchlorophyll war zwischen den Blatt-Farbklassen Gelb und Grün im Frühling sehr groß und nahm im Sommer ab (zu Signifikanzniveau des Unterschieds siehe **Tab. 10**).

Im Herbst war die Konzentration von Gesamtchlorophyll in der Farbklasse Grün geringer als in der Farbklasse Gelb, während die Konzentration der Gesamtcarotinoide in den Farbklassen Grün und Gelb ähnlich war.

Tab. 10: Pigment concentrations and ratios of pigments in spring, summer and autumn 1999: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow (n=10-20)

Pigment	Comparison of leaf colour classes	Spring	Summer	Autumn
Chlorophyll a + b	green : yellowish green : yellow yellowish : yellow	p<0.05 p<0.001 n.s.	p<0.001 p<0.001 n.s.	p<0.001
Carotenes $\alpha+\beta$	green : yellowish green : yellow yellowish : yellow	n.s. p<0.05 n.s.	p<0.05 p<0.001 n.s.	n.s.
Chlorophyll a/ Chlorophyll b	green : yellowish green : yellow yellowish : yellow	n.s. n.s. n.s.	n.s. p<0.01 n.s.	n.s.
Carotenes $\alpha+\beta$ / Chlorophyll a + b	green : yellowish green : yellow yellowish : yellow	p<0.01 p<0.001 n.s.	p<0.05 p<0.001 p<0.01	p<0.001

statistical tests: spring and summer general linear model with repeated measures, post-hoc test: Bonferroni, autumn: Mann Whitney; n.s.= not significant



Das Verhältnis Gesamtcarotinoide zu Gesamtchlorophyll war für alle Blatt-Farbklassen im Frühling und Sommer ähnlich (**Fig. 41A**). Im Herbst wurde das Verhältnis in der Farbklasse Grün weiter, was auf den starken Abbau von Chlorophyll (vgl. Fig. 39A) zurückzuführen war. Dagegen veränderte sich das Verhältnis Gesamtcarotinoide zu Gesamtchlorophyll in der Farbklasse Gelb gegenüber dem Sommer nur unwesentlich.

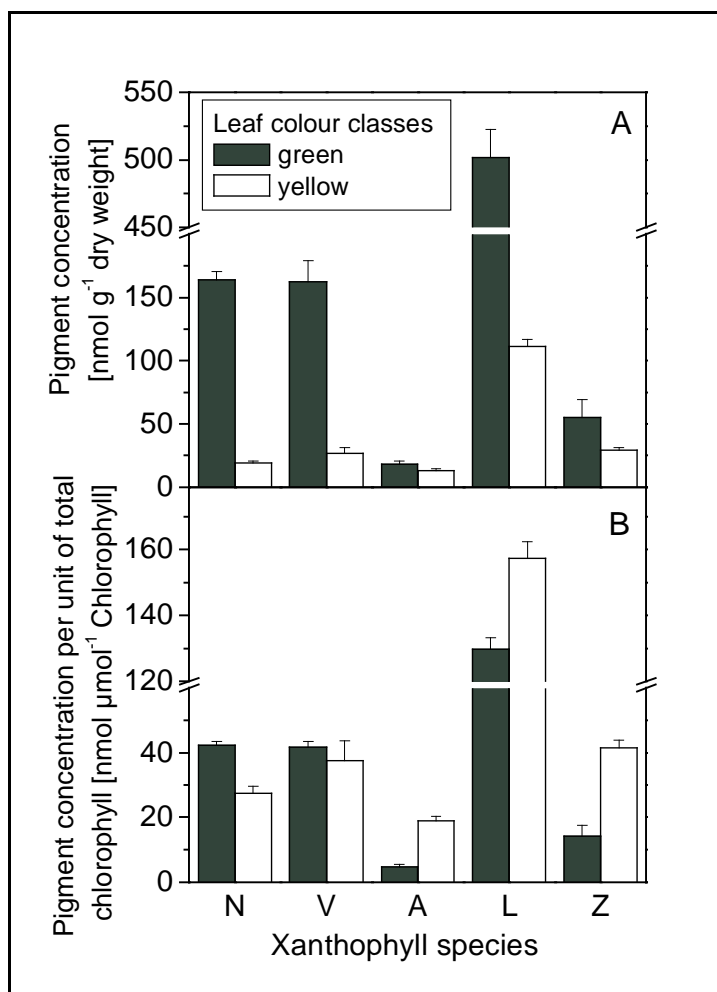
Fig. 41 Annual courses of the year 1999 (A) of the ratio of total carotenes versus total chlorophyll and (B) ratio of chlorophyll a versus chlorophyll b (n=10-20, data points and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively)

Das Verhältnis Chlorophyll *a* zu Chlorophyll *b* war im Frühling für alle Farbklassen annähernd gleich (**Fig. 41B**), im Sommer wurde das Verhältnis in der Farbklasse Gelb enger und in den Farbklassen Grün und Gelbgrün weiter. Im Herbst war das Verhältnis Chlorophyll *a* zu Chlorophyll *b* in der Farbklasse Grün erweitert, während sich das Verhältnis in der Farbklasse Gelb gegenüber dem Sommer kaum verändert hatte.

4.4.2.3 Akzessorische Pigmente

Von Baum D wurden die Blatt-Farbklassen Grün und Gelb mittels HPLC auf Pigmente untersucht. Dabei wurden neben Chlorophyll *a* und *b* auch α und β Carotin sowie die Xanthophylle Antheraxanthin, Lutein, Neoxanthin, Violaxanthin und Zeaxanthin nachgewiesen. Die Konzentrationen aller Xanthophylle waren in der Farbklasse Grün viel größer als in der Farbklasse Gelb (**Fig. 42A**) und zwar bei Antheraxanthin um das 1,3fache, bei Zeaxanthin um das 1,9fache höher und bei Neoxanthin, Violaxanthin und Lutein waren die Konzentrationen der Farbklasse Grün um das 8,4fache, 6,1fache bzw. 4,5fache höher als in der Farbklasse Gelb.

Auch die Quotienten der Xanthophylle zu Gesamtchlorophyll (jeweils als Molmenge)



sind von Interesse, weil durch die Menge an Chlorophyll ein Maß für die Aufnahme von Lichtenergie gegeben wird (MASONI et al. 1996; **Fig. 42B**).

Der Quotient Neoxanthin/Gesamtchlorophyll war in der Farbklasse Grün größer als in der Farbklasse Gelb (1,5fach) und der Quotient Violaxanthin/Gesamtchlorophyll war in beiden Farbklassen ähnlich.

Fig. 42 Ratio of (A) concentrations of xanthophylls per unit of leaf dry mass and (B) ratio of xanthophylls versus total chlorophyll (in molecular fractions; n=5; leaves of tree D only, A=antheraxanthine, L=lutein, N=neoxanthine, V=violaxanthine, Z=zeaxanthine; data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

Dagegen waren in der Farbklasse Gelb die Quotienten von Antheraxanthin/ Gesamtchlorophyll, Lutein/Gesamtchlorophyll und Zeaxanthin/ Gesamtchlorophyll um das 4fache, 1,2fache bzw. das 2,9fache größer als in der Farbklasse Grün (zum Signifikanzniveau des Unterschieds siehe **Tab. 11**).

Die Blätter der Farbklasse Gelb hatten doppelt so hohe Werte von Xanthophyllen im de-epoxidierten Zustand $((Z+A)/(V+Z+A))$ wie die der Farbklasse Grün; zum Signifikanzniveau des Unterschieds siehe **Tab. 12**).

Tab. 11: Ratio of molecular fractions of xanthophylls versus total chlorophyll: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow of tree D (n=5)

Comparison of leaf colour classes	Quotient of xanthophylls and total chlorophyll				
	Antheraxanthin	Lutein	Neoxanthin	Violaxanthin	Zeaxanthin
green : yellow	p<0.05	p<0.05	p<0.05	not significant	p<0.05

statistical test: Mann Whitney

Tab. 12: Ratio of molecular fractions of pigments: Test on significant differences between the leaf colour classes green and yellow of tree D (n=5)

Comparison of leaf colours	Carotene β /Total chlorophyll	$(Z+A)/(V+Z+A)$ ¹
green : yellow	p<0.001	p<0.001

¹ Ratio of Zeaxanthin and Antheraxanthin to Violaxanthin, Zeaxanthin and Antheraxanthin
 statistical test: Mann Whitney

In der Farbklasse Grün lag das Verhältnis der Stoffmengen von β Carotin zu Gesamtchlorophyll 1,5fach höher als in der Farbklasse Gelb (**Tab. 12, Fig. 43A**).

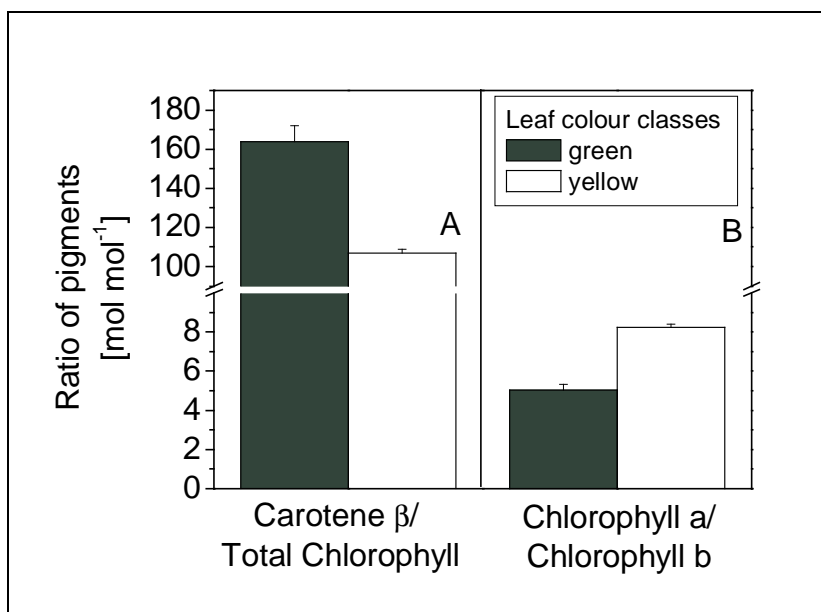


Fig. 43 Ratio of (A) concentrations of carotene β versus total chlorophyll; (B) ratio of the concentrations of chlorophyll a versus chlorophyll b (tree D only, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

Dagegen lag das Verhältnis Chlorophyll *a* zu Chlorophyll *b* in der Farbklasse Gelb um das 1,6fache höher als in der Farbklasse Grün (**Fig. 43B**).

Es ist festzustellen, dass Blätter der Farbklasse Gelb geringere Konzentrationen hatten von Chlorophyll, Carotinoiden und Xanthophyllen als Blätter der Farbklasse Grün. Die Blätter der Farbklasse Gelb hatten gegenüber Blättern der Farbklasse Grün höhere Quotienten von Antheraxanthin/Gesamtchlorophyll, Lutein/Gesamtchlorophyll und Zeaxanthin/Gesamtchlorophyll und einen niedrigeren Quotienten von β Carotin /Gesamtchlorophyll.

4.4.3 Summen der photosynthetisch aktiven Strahlung auf Zweige

Die photosynthetisch aktive Strahlung wurde an Baum D von August bis Oktober 1998 und im Mai 1999 gemessen. Bei Baum H fanden die Messungen von Juli bis Oktober 1999 statt. In **Fig. 44** sind die täglichen Strahlungssummen als Mittelwerte von sieben bis zehn Tagen aufgetragen.

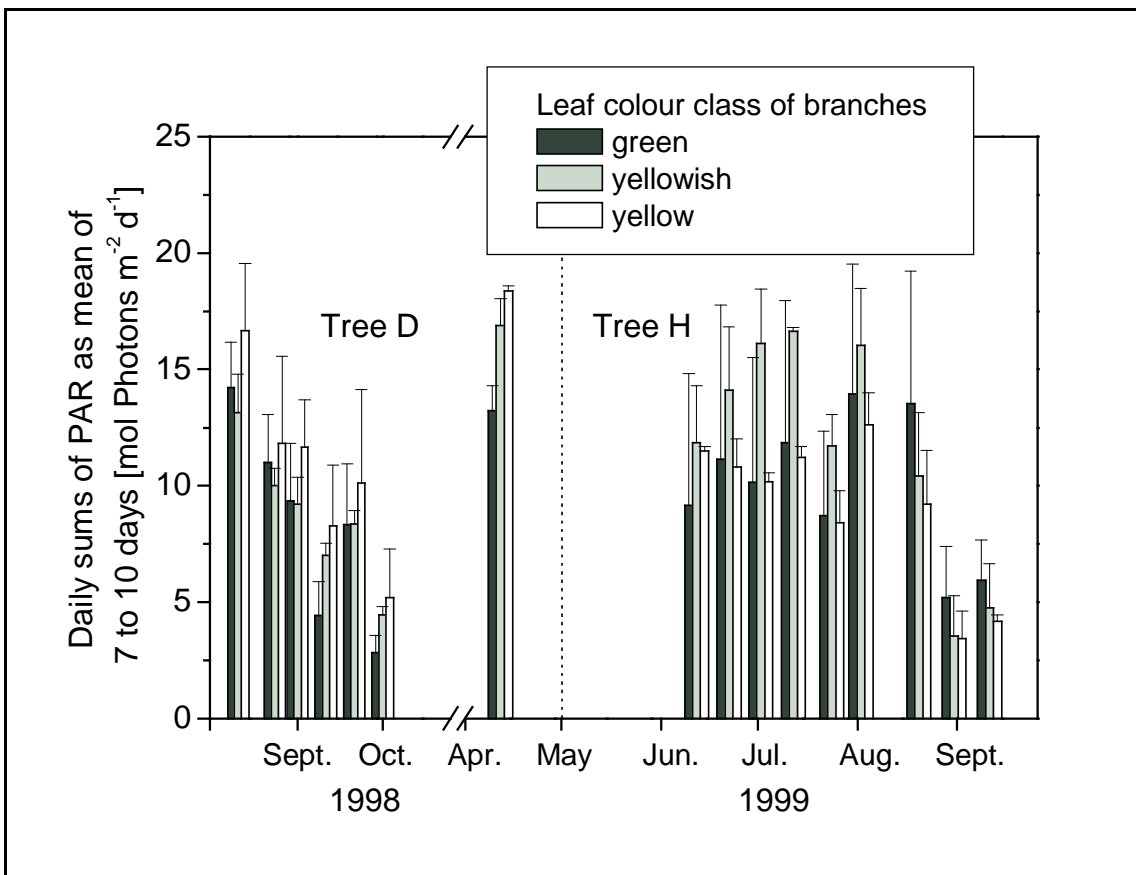


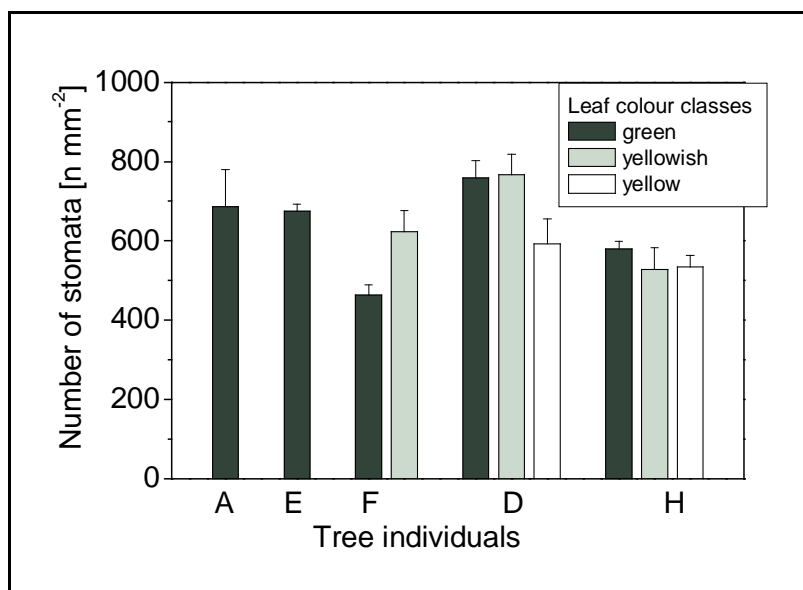
Fig. 44 Daily sums of photosynthetic active radiation (PAR) as mean of seven to ten days and two light sensors of each leaf colour class (data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

Bei Baum D war die tägliche Strahlungssumme im Zeitraum von August bis Oktober 1998 und im Mai 1999 an Zweigen mit der Blatt-Farbklasse Gelb um den Faktor 1,1 bis 1,9 größer als bei Zweigen mit der Blatt-Farbklasse Grün. Im Spätsommer, Herbst und Frühling lagen die Strahlungssummen auf Zweigen der Blatt-Farbklasse Gelbgrün zwischen den Werten der Farbklassen Gelb und Grün.

Bei Baum H war im Juli 1999 die Strahlungssumme auf Zweigen mit der Laub-Farbklasse Gelb um das 1,3fache höher als bei denen mit der Blatt-Farbklasse Grün. Im August waren die Strahlungssummen vergleichbar, jedoch lagen im September und Oktober die Strahlungssummen auf Zweigen mit der Blatt-Farbklasse Gelb unter den Werten für die Zweige mit der Laub-Farbklasse Grün. Die Zweige mit der Blatt-Farbklasse Gelbgrün wiesen von Juli bis Anfang September die höchsten Werte auf. Sie lagen um das 1,3 bis 1,6fache über den Werten für die Zweige mit der Laub-Farbklasse Grün, ab Mitte September fielen die Strahlungssummen dann auf das Niveau der Zweige mit der Blatt-Farbklasse Gelb ab. (Die Strahlungssummen auf den Zweigen veränderten sich wahrscheinlich durch den unterschiedlichen Sonnenstand im Jahresgang.)

4.4.4 Stomatadichte

Die Anzahl der Stomata pro Quadratmillimeter schwankte bei Betrachtung aller Untersuchungsbäume zwischen 464 und 766 (**Fig. 45**). In den Bäumen D und H wurden in der Blatt-Farbklasse Gelb weniger Stomata pro Blattflächeneinheit gefunden als in der Farbklasse Grün, der Unterschied war bei Baum D statistisch signifikant.

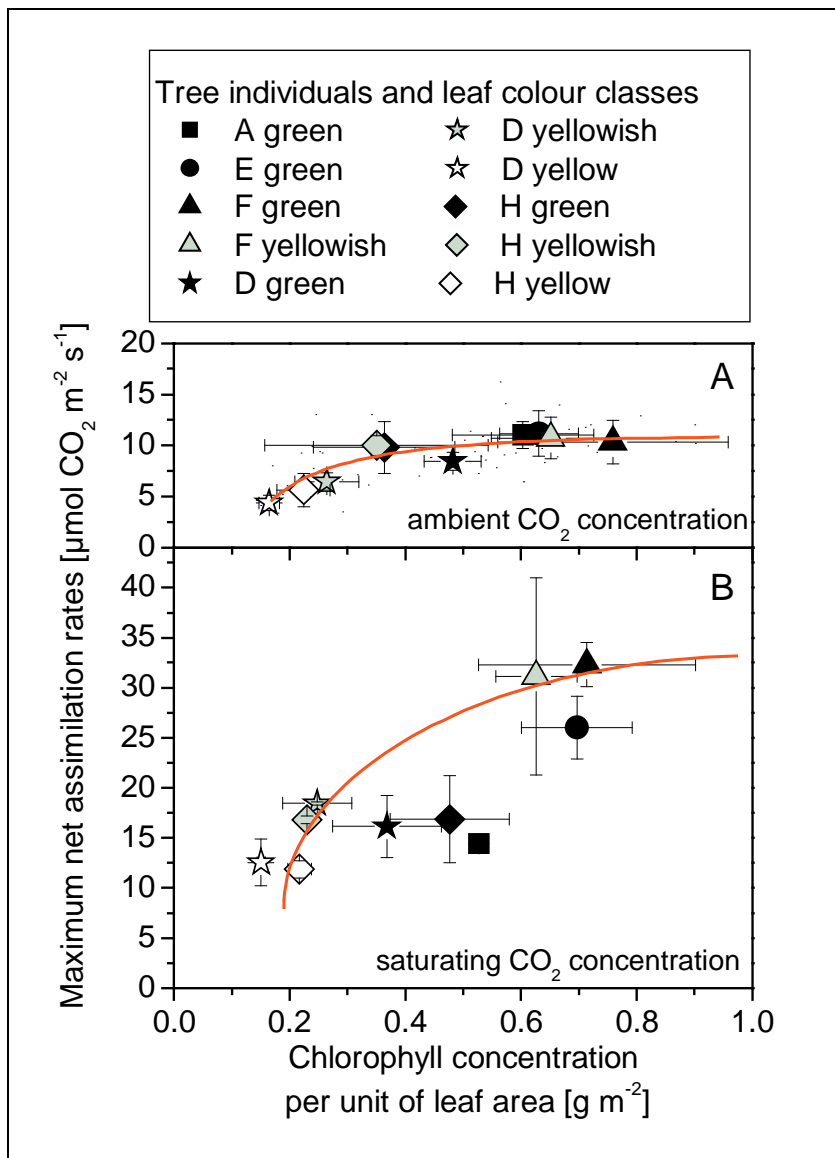


In den beiden Bäumen D und H wurde in der Farbklasse Gelbgrün gleich viele Stomata pro Blattfläche gefunden wie in der Farbklasse Grün bzw. in der Farbklasse Gelb. Bei Baum F war die Stomatadichte am geringsten, sie betrug auf Blättern der Farbklasse Grün 464 Stomata pro mm².

Fig. 45 Number of stomata per square millimetre (n=3; data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

4.4.5 Netto-CO₂-Assimilationsrate bei Lichtsättigung und 350 oder 1500 ppm CO₂

Die Netto-Assimilationsraten unter Lichtsättigung vom Sommer 1999 wurde gegen den Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit aufgetragen. Dabei nahm $A_{\max350}$ in Blättern der Blatt-Farbklassen von Grün zu Gelb mit Werten von 11,2 bis 4,4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ab (**Fig. 46A**). Bei Baum D war $A_{\max350}$ zwischen den Blatt-Farbklassen Grün und Gelb hoch signifikant verschieden, und bei Baum H lagen signifikante Unterschiede zwischen den Farbklassen Gelbgrün und Gelb vor. Bei geringen Chlorophyllgehalten pro Blattflächeneinheit stieg $A_{\max350}$ in einer kurvilinearen Beziehung zum Chlorophyllgehalt an. Ab einem Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit von ca. 0,6 g m^{-2} stieg $A_{\max350}$ nicht weiter an. Die Farbklasse Gelbgrün lag innerhalb der Baumindividuen zwischen den Farbklassen Grün und Gelb.



Bei der Sättigungs-CO₂-Konzentration von 1500 ppm wirkte sich die stomatäre Limitierung auf die CO₂-Aufnahme nicht mehr aus. (**Fig. 46B**). Die $A_{\max1500}$ -Werte bei den Bäumen D und H zeigten kaum Unterschiede zwischen den Farbklassen Gelb-

Fig. 46 Mean net CO₂ assimilation rate at saturating light during summer 1999 and in relation to the total chlorophyll concentration per unit leaf area of each tree/leaf colour class; at ambient CO₂ concentrations of (A) 350 ppm and (B) 1500 ppm (in (A) n=3-8; in (B) n=2-5; data points and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively)

grün und Grün. Dagegen sank $A_{\max1500}$ von der Blatt-Farbklasse Gelbgrün zur Farbklasse Gelb stark und ohne Beziehung zum Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit ab.

$A_{\max1500}$ war in Blättern der Farbklasse Grün der Bäume A, D und H vergleichbar, gegenüber den Blättern der Bäume E (Farbklasse Grün) und F (Farbklassen Grün und Gelbgrün) war sie jedoch deutlich erniedrigt. Insgesamt zeichneten sich die Bäume E und F durch erhöhte Chlorophyllgehalte pro Blattfläche und dazu zusätzlich erhöhte Netto-Assimilationsraten aus (vgl. Kap. 4.4.2).

Die unproportionale Abnahme von $A_{\max1500}$ gegenüber dem Chlorophyllgehalt pro Blattfläche in Blättern der Farbklasse Gelb wird in Kap. 5.5 ausführlich behandelt.

4.4.6 Stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf sowie CO_2 -Konzentration in den Mesophyll-Interzellularen

Im Sommer stieg $A_{\max350}$ bei allen Baum/Blatt-Farbklassen proportional zu $g_{\text{H}_2\text{O}}$ an (Fig. 47A). In Blättern der Farbklasse Gelb und Gelbgrün der Bäume D und H war $A_{\max350}$ gegenüber der Blatt-Farbklasse Grün erniedrigt, obwohl c_i hoch war (Fig. 47B).

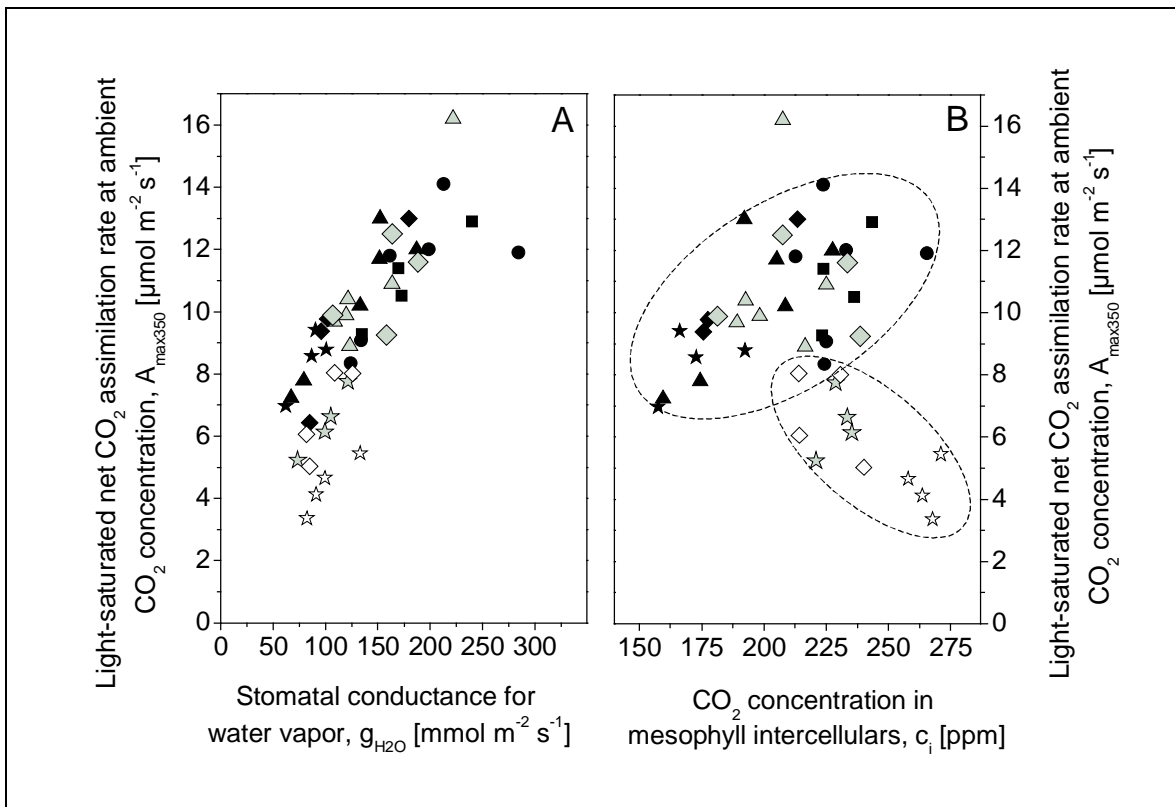


Fig. 47 Net CO₂ assimilation rate at saturating light and 350 ppm CO₂ in relation to (A) stomatal conductance for water vapour and to (B) CO₂ concentration in mesophyll intercellular spaces (each data point represents one measurement, symbols of tree/leaf colour classes as in Fig. 46)

Sowohl im Frühling, Sommer und Spätsommer (**Fig. 48**) war die Versorgung mit CO₂ größer als der Verbrauch durch die Photosynthese in der Blatt-Farbklasse Gelb. Im Sommer sank A_{max350} in der Farbklasse Grün von Baum D und in einigen Blättern der Farbklasse Grün von Baum F offensichtlich in Folge eines geringen c_i ab (vgl. Fig. 47B).

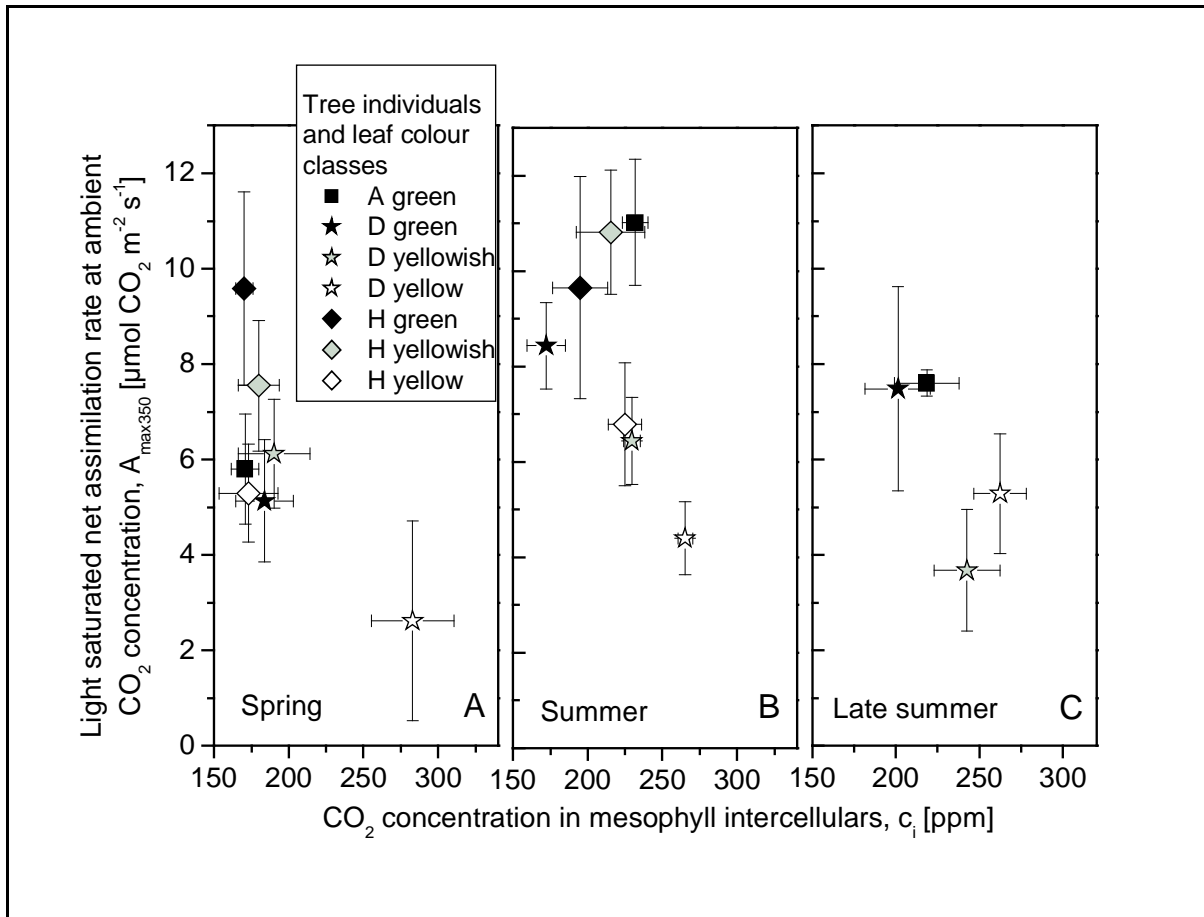
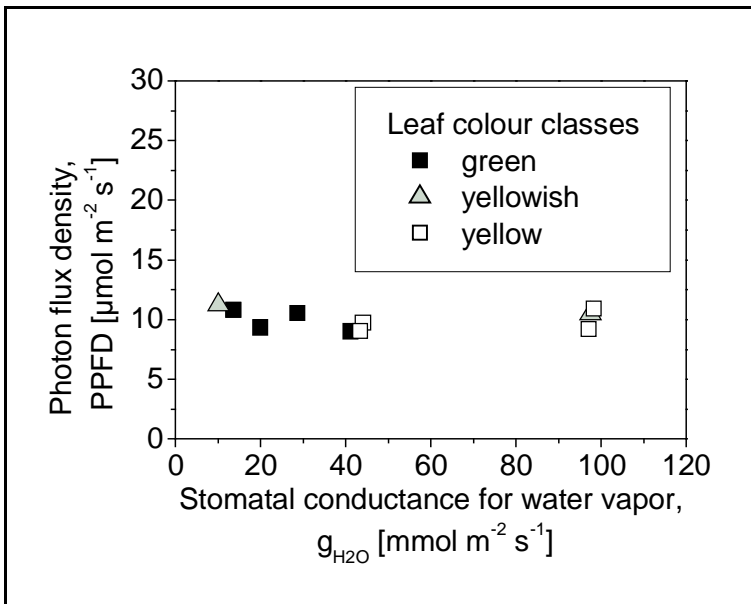


Fig. 48 Mean net CO₂ assimilation rate at saturating light and at 350 ppm CO₂ in relation to the CO₂ concentration in mesophyll intercellular spaces during the annual course of 1999 (A) spring; (B) summer; (C) late summer (n=2-6, data points and bars represent means and two-sided standard deviation, respectively)

Bei Voruntersuchungen im Sommer 1998 wurde gefunden, dass in Blättern der Farbklasse Gelb die Stomata bei niedrigen Lichtstärken nicht so stark schlossen wie in Blättern der Farbklasse Grün. In **Fig. 49** wurde an Blättern der Farbklassen Grün, Gelbgrün und Gelb, die für 20 Minuten an niedrige Lichtstärken adaptiert worden waren, die stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf bei der CO₂-Umgebungskonzentration von 350 ppm gemessen. In der Blatt-Farbklasse Grün waren die Stomata alle stark geschlossen, während in der Farbklasse Gelb die Stomata weniger stark geschlossen waren. Die Stomata der Farbklasse Gelbgrün verhielten sich uneinheitlich. Auch bei längeren Wartezeiten von bis zu 45 Minuten



schlossen sich die Stomata in der Blatt-Farbklasse Gelb nicht so weit wie die in der Blatt-Farbklasse Grün.

Fig. 49 Stomatal conductance in relation to low light in the leaf colour classes green, yellowish and yellow of tree D (n=2-5)

Bei der CO₂-Konzentration von 1500 ppm lag bei den meisten Baum/Blatt-Farbklassen eine lineare Abhängigkeit zwischen A_{max1500} und g_{H2O} vor (**Fig. 50A**). Lediglich bei Baum D zeigte die Blatt-Farbklasse Gelb bei geringer CO₂-Assimilation relativ weit geöffnete Stomata.

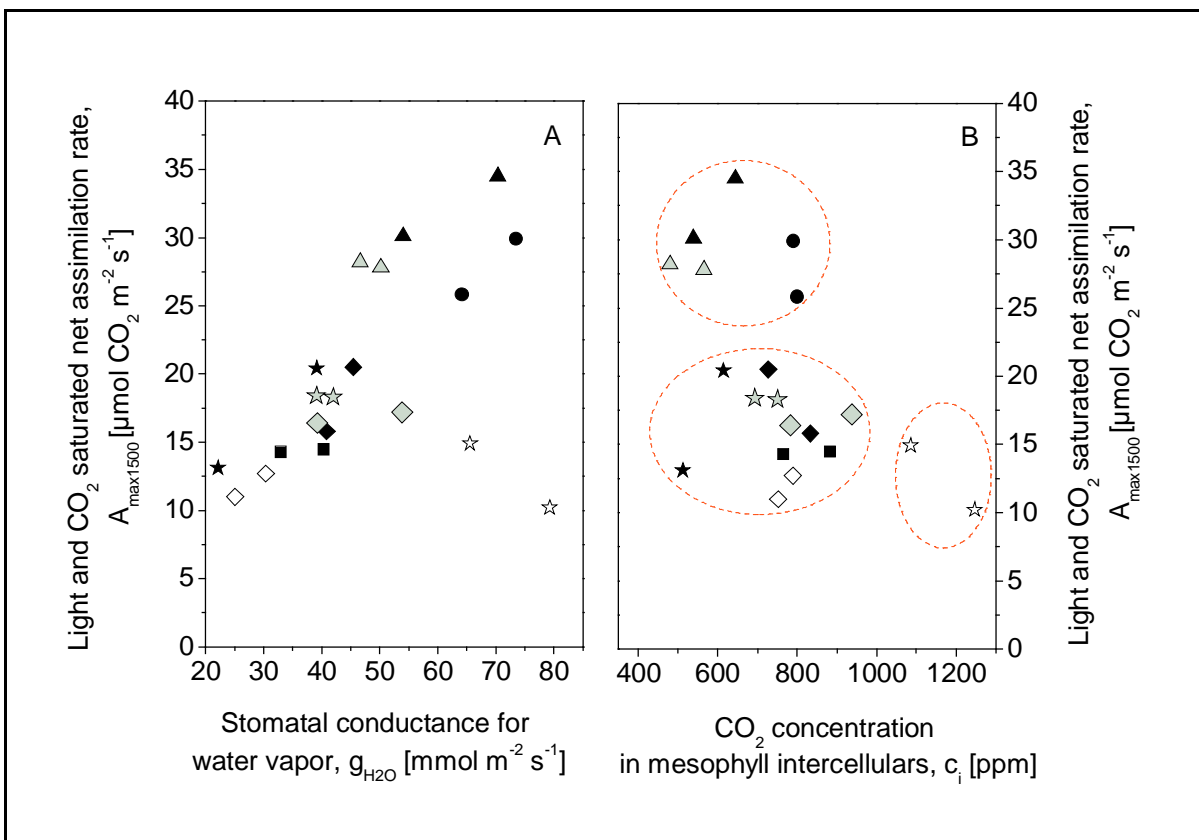
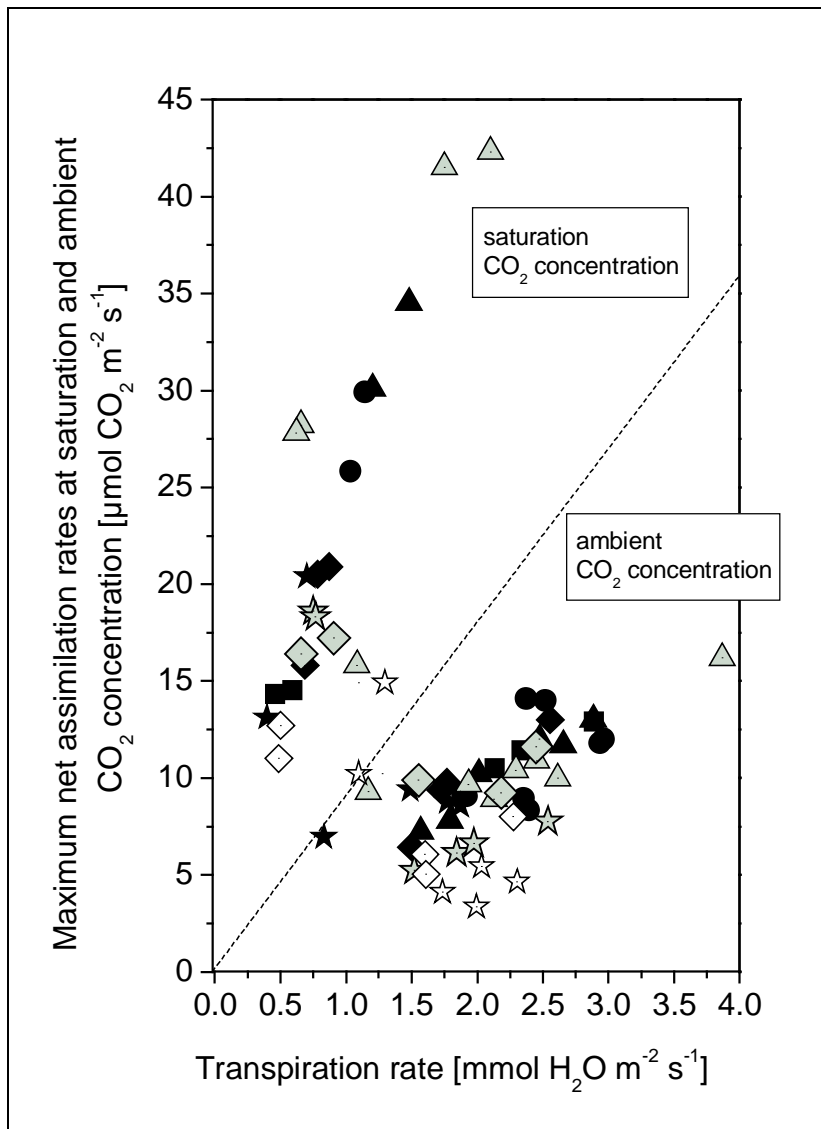


Fig. 50 Net CO₂ assimilation rate at saturating light and at 1500 ppm CO₂ in relation to (A) stomatal conductance for water vapour and (B) CO₂ concentration in mesophyll intercellular spaces (each data point represents one measurement, symbols of tree/leaf colour classes as in Fig. 46)

Die Auftragung von $A_{\max1500}$ gegen c_i zeigt, dass alle Blatt-Farbklassen der Bäume E und F eine erhöhte CO_2 -Assimilation gegenüber den anderen Baum/Blatt-Farbklassen aufwiesen (**Fig. 50B**, vgl. Fig. 46B). Die im Verhältnis dazu niedrigere $A_{\max1500}$ der Bäume A, D und H hatte jedoch ein ähnliches c_i wie die stärker assimilierenden Bäume E und F. Bei Blättern der Farbklasse Gelb von Baum D war c_i sogar besonders hoch – was sowohl auf die verringerte Assimilationsleistung als auch auf die große Öffnungsweite der Stomata zurückzuführen war (Fig. 49A). Bei den CO_2 -Konzentrationen von 350 und 1500 ppm konnte die erniedrigte Netto-Assimilation in Blättern der Farbklasse Gelb nicht durch eine Unterversorgung mit CO_2 erklärt werden.

4.4.7 Wassernutzungseffizienz

$A_{\max350}$ war in den Farbklassen Gelb und Gelbgrün von Baum D und H niedrig (Fig. 46A). Da ebenfalls die Transpiration gegenüber der Blatt-Farbklasse Grün in



diesen Bäumen ähnlich war, folgt, dass die Wassernutzungseffizienz (WUE) gering war (**Fig. 51**). WUE lag im Mittel bei $2,88 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ in den Blatt-Farbklassen Gelb und Gelbgrün der Bäume D und H. Dagegen lag WUE in allen anderen Baum/Blatt-Farbklassen im Mittel bei $4,62 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ und war damit 1,6mal so hoch wie

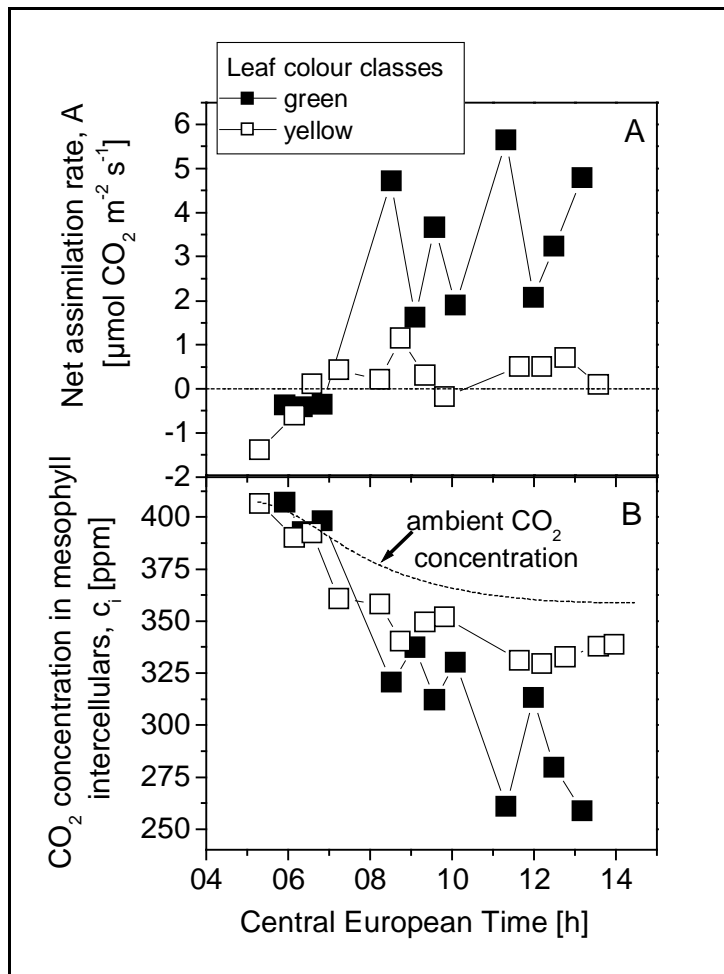
Fig. 51 Net CO_2 assimilation rate at saturating light and at saturating or ambient CO_2 concentration versus transpiration rate in summer 1999. The slope indicates the water use efficiency (WUE; each data point represents one measurement, symbols of tree/leaf colour classes as in Fig. 46)

in Blättern der Farbklassen Gelb und Gelbgrün von Baum D bzw. der Farbklasse Gelb von Baum H.

Bei einer CO₂-Konzentration von 1500 ppm lag WUE in der Blatt-Farbklasse Gelb von Baum D im Mittel bei 10,56 und in allen anderen Baum/Blatt-Farbklassen bei 22,16 μmol CO₂ mmol⁻¹ H₂O.

4.4.8 Messungen unter Umgebungsbedingungen

In **Fig. 52** wird die Netto-Assimilation und c_i an einem Sommertag (24. August 1999) an Blättern der Farbklassen Gelb und Grün von Baum D dargestellt (Klimaparameter siehe Fig. 36A). Die Netto-Assimilationsraten in Blättern der Farbklassen Grün und Gelb waren in den frühen Morgenstunden etwa gleich hoch (**Fig. 52A**). Ab ca. 8 Uhr MEZ stieg die Netto-Assimilationsrate in Blättern der Farbklasse Grün rasch an. Die Besonnung war wechselhaft. Die Netto-Assimilationsrate schwankte stark in der Farbklasse Grün, während sie in der Farbklasse Gelb ausgeglichener war. Die Netto-Assimilationsraten von Blättern der Farbklasse Gelb waren so niedrig, dass zeitweise sogar der CO₂-Kompensationspunkt unterschritten wurde und die Netto-Atmung überwog.



c_i war in den frühen Morgenstunden bei den Farbklassen Grün und Gelb ähnlich (**Fig. 52B**). Die gestrichelte Linie markiert die durchschnittliche CO₂-Konzentration der Umgebungsluft. Nach 8:00 Uhr MEZ fiel c_i bei den Blättern der Farbklasse Grün deutlich ab und schwankte aufgrund wechselnder Besonnung und damit verbundener Assimilation (**Fig. 52A**).

Fig. 52 Daily courses from green and yellow leaves of tree D in summer 1999 under given ambient light conditions: (A) net CO₂ assimilation rate, (B) CO₂ concentration in mesophyll intercellular spaces (each data point represents one measurement)

In Blättern der Farbklasse Grün war der Schwankungsbereich aufgrund der höheren Assimilationsleistung größer als in Blättern der Farbklasse Gelb. c_i lag in der Blatt-Farbklasse Grün ab 8 Uhr MEZ unter c_i in der Farbklasse Gelb.

Wie bereits in Kap. 4.3.4 beschrieben, war g_{H_2O} an dem ausgewählten Tag in der Farbklasse Gelb tagsüber meist geringer als in der Farbklasse Grün. Trotzdem war c_i hoch, so dass in den Blättern der Farbklasse Gelb die niedrige Netto-Assimilationsrate nicht durch eine mangelhafte CO_2 -Versorgung verursacht wurde.

4.5 Untersuchungen zur Lichtreaktion und CO_2 -Fixierung

4.5.1 Dunkelatmung

Die Dunkelatmung wurde bei den Bäumen D und H in der Nacht vom 5. zum 6. Juni 1999 bestimmt (Fig. 53). In Baum D lag die Dunkelatmung in Blättern der Farbklasse Gelb geringfügig höher als in Blättern der Farbklasse Grün, während in Baum H in Blättern der Farbklasse Grün die Dunkelatmung höher war als in der Farbklasse Gelb.

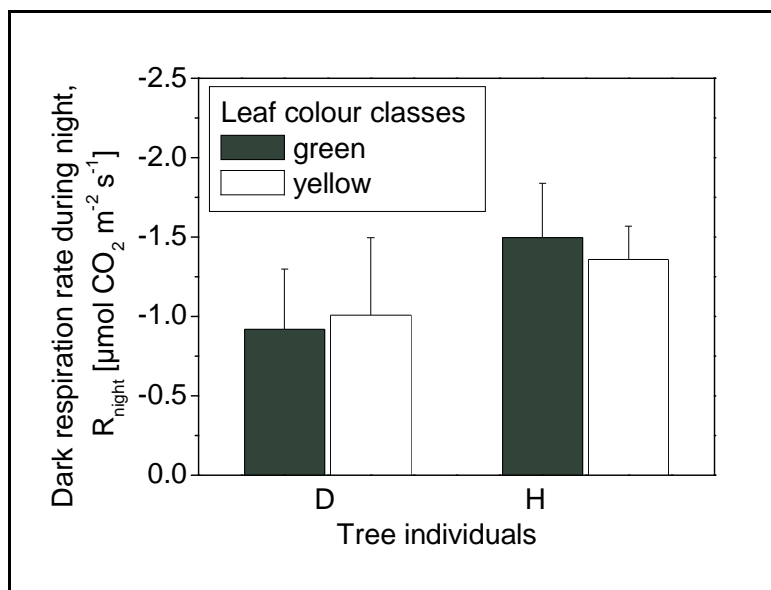


Fig. 53 Mean dark respiration rate during night of the leaf colour classes green and yellow of the trees D and H each ($n=3-5$; June 5., 1999; data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

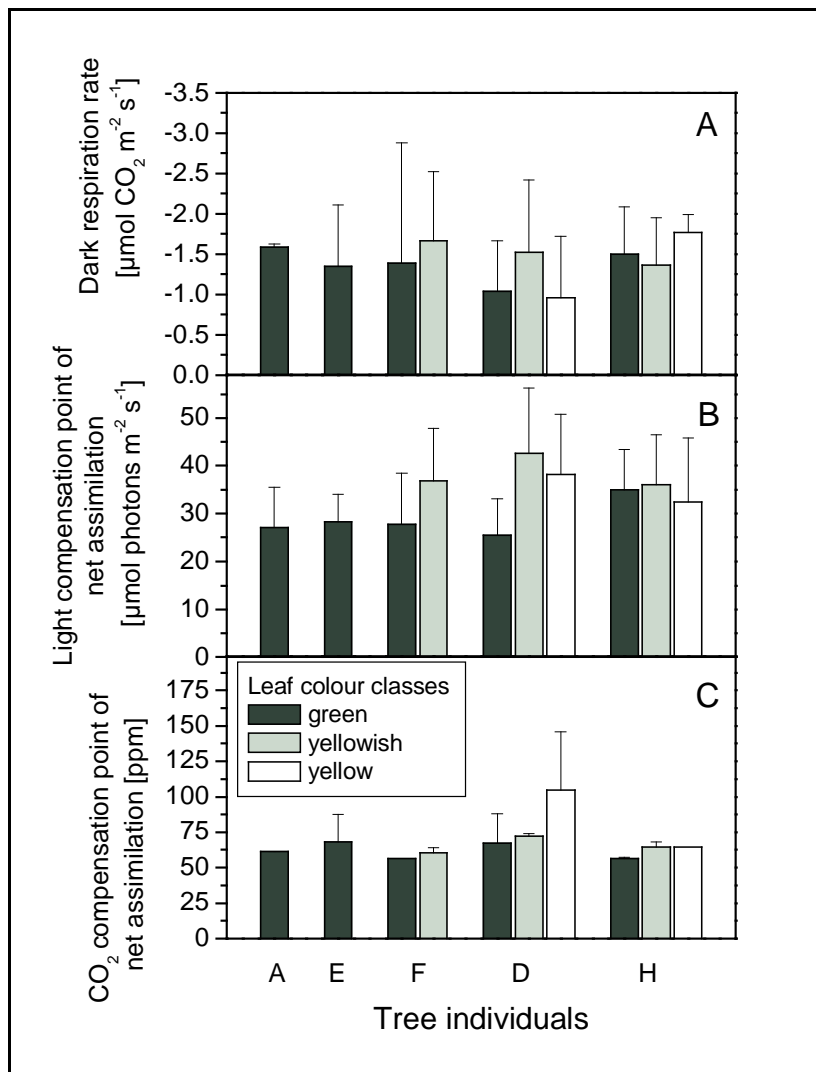
Im Sommer 1999 wurde vormittags die Dunkelatmung nach 10 Minuten Verdunkelung gemessen (Fig. 54A). Im Gegensatz zur Nachtmessung (Fig. 52) kehrten sich hier die Verhältnisse in den Bäumen D und H um: Bei Baum D lagen die durchschnittlichen Dunkelatmungsraten in Blättern der Farbklasse Grün und Gelb mit 1,04 bzw. 0,96 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ niedrig, während bei Baum

H die Farbklasse Gelb den höchsten Wert mit 1,77 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ hatte. Alle anderen Baum/Blatt-Farbklassen hatten ähnliche Dunkelatmungsraten zwischen 1,34 und 1,66 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Die Unterschiede waren in keinem Fall statistisch signifikant. Die Dunkelatmungsraten zeigten keine in allen Bäumen durchgängige Abhängigkeit von der Blatt-Farbklasse.

4.5.2 Kompensationspunkte für Licht und CO₂

Die Lichtkompensationspunkte in Blättern der Farbklasse Gelbgrün waren gegenüber allen anderen Farbklassen innerhalb eines Baumindividuums erhöht (**Fig. 54B**). Bei Baum D war der Lichtkompensationspunkt in der Blatt-Farbklasse Gelb gegenüber denen der Farbklasse Grün erhöht, während in Baum H der Lichtkompensationspunkt in der Farbklasse Grün gegenüber der Farbklasse Gelb erhöht war. Die Lichtkompensationspunkte in der Farbklasse Grün der Bäume A, E, F und D waren untereinander mit einem Durchschnittswert von 27,1 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ähnlich. In keinem Fall waren die Unterschiede zwischen den Blatt-Farbklassen statistisch signifikant.

Der CO₂-Kompensationspunkt (bei Starklicht) zeigte in der Blatt-Farbklasse Gelb zum Teil stark erhöhte Werte (bei Baum D mit 105.5 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$, wohingegen alle anderen Baum/Blatt-Farbklassen nahe am Mittelwert von 63,6 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lagen; **Fig. 54C**). Auch die CO₂-Kompensationspunkte in Blättern



der Farbklasse Gelbgrün waren jeweils gegenüber denen in der Farbklasse Grün leicht erhöht. Die Unterschiede zwischen den Baum/Blatt-Farbklassen waren in keinem Fall statistisch signifikant.

Fig. 54 (A) Mean dark respiration rate at 350 ppm CO₂ measured during day time after 10 minutes adaptation to darkness (n=2-10), **(B)** mean light compensation point at 1500 ppm CO₂ (n=4-9, calculated from light response curves); **(C)** mean CO₂ compensation point at saturating light conditions (n=1-3, calculated from CO₂ response curves; data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

4.5.3 Lichtnutzungseffizienz

Sowohl bei einer CO₂-Konzentration von 350 ppm als auch von 1500 ppm zeigte die Lichtnutzungseffizienz (QY₃₅₀ bzw. QY₁₅₀₀) in der Blatt-Farbklasse Gelb die gleiche Abhängigkeit vom Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit wie alle anderen Blatt-Farbklassen, dabei war die Abhängigkeit bei QY₁₅₀₀ höher (**Fig. 55B**) als bei QY₃₅₀ (**Fig. 55A**).

In Blättern der Farbklassen Gelbgrün und Gelb bei Baum D war trotz abnehmendem Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit kein Unterschied von QY₃₅₀ zu erkennen; ebenso wie bei den Farbklassen Grün und Gelb von Baum H.

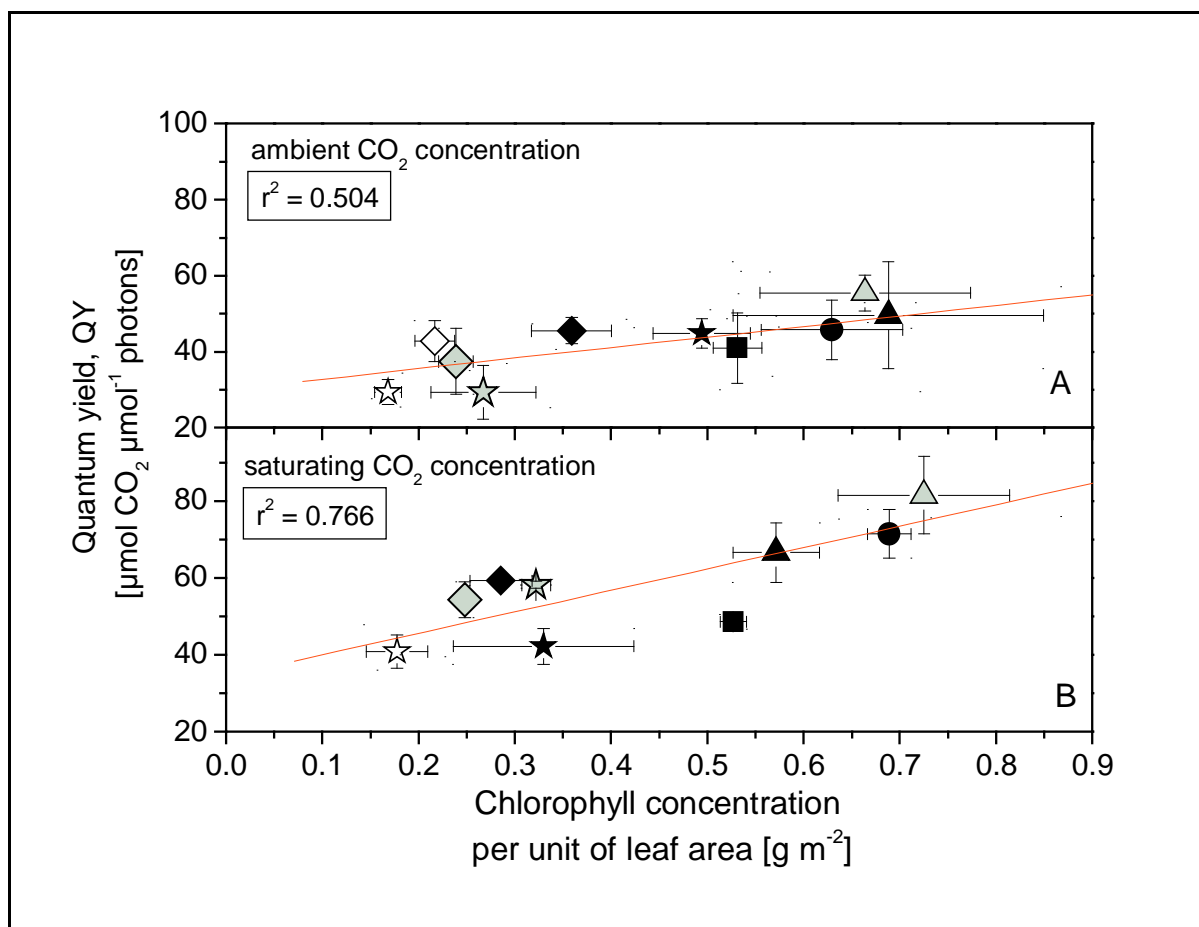


Fig. 55 Mean quantum yield of net CO₂ assimilation of the tree/leaf colour classes versus chlorophyll concentration per unit of leaf area and (A) at ambient CO₂ concentration of 350 ppm and (B) at saturating CO₂ concentration of 1500 ppm (n=2-4; pooled data for each tree/leaf colour class; data points and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively; symbols of tree/leaf classes as in Fig. 46)

Auch bei einer CO₂-Konzentration von 1500 ppm waren die Werte von QY in den Farbklassen Grün und Gelb bei Baum D auf ähnlich hohem Niveau, trotz abnehmender Chlorophyllkonzentration.

Im Jahresgang nahm QY₃₅₀ in allen Blatt-Farbklassen vom Frühling über Sommer zum Herbst hin immer weiter ab (**Fig. 56**). In Blättern der Farbklasse Gelb war QY₃₅₀

bereits im Frühling gegenüber der Farbklasse Grün stark erniedrigt. In Blättern der Farbklasse Gelbgrün lag QY_{350} zwischen den Werten der Farbklassen Gelb und Grün.

Zwischen den Blatt-Farbklassen Grün bei Baum E und Gelb bei Baum D waren die Unterschiede im Herbst statistisch signifikant verschieden, sonst waren die Unterschiede zwischen den Blatt-Farbklassen statistisch nicht signifikant.

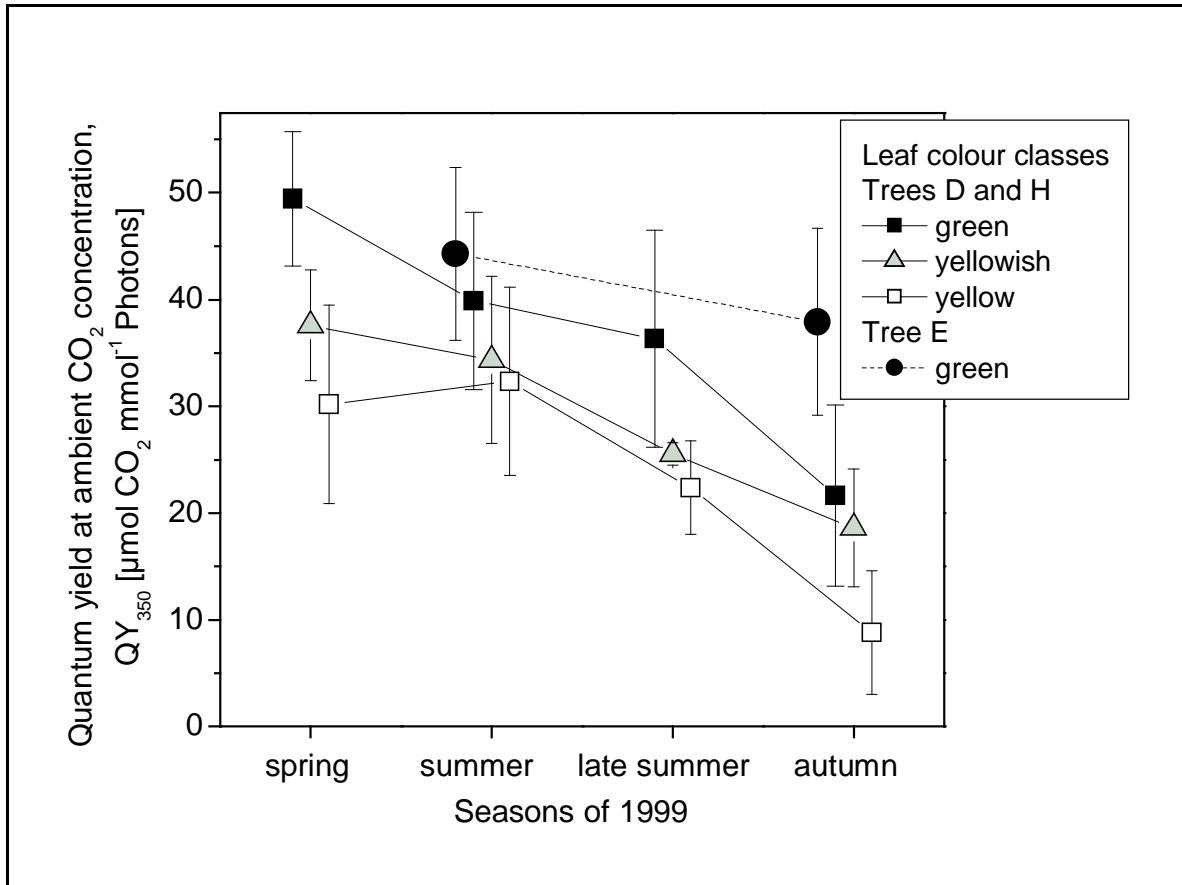


Fig. 56 Annual course of quantum yield of net CO₂ assimilation at ambient CO₂ concentration, data of the same leaf colour classes of the trees D and H were pooled (n=2-4, data points and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively; for graphical reasons data points of the same sampling time are given side by side)

4.5.4 Carboxylierungseffizienz

Die Carboxylierungseffizienz (CE) zeigte eine schwache Abhängigkeit vom Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit mit $r^2 = 0,447$ (Fig. 57). Bei Baum D lag CE bei allen Blatt-Farbklassen auf niedrigem Niveau, unabhängig vom Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit. Dagegen war bei Baum H in den Blatt-Farbklassen Gelbgrün und Gelb eine deutliche Reduktion von CE gegenüber der Blatt-Farbklasse Grün zu erkennen, obwohl der Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit von der Blatt-Farbklasse Grün zu Gelb nur wenig abnahm.

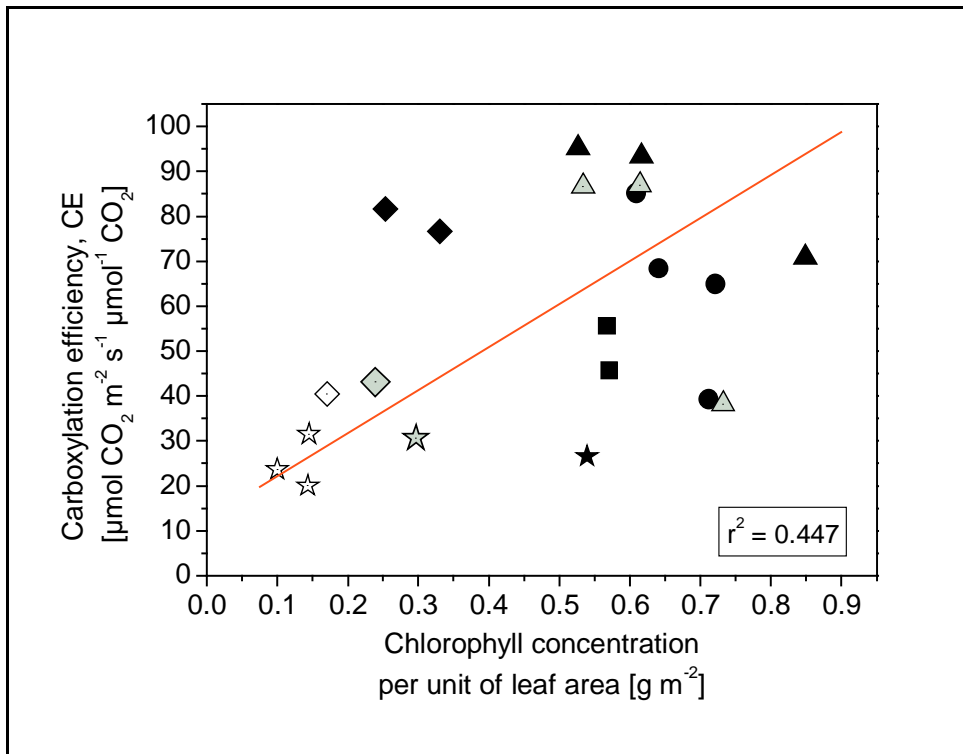


Fig. 57 Carboxylation efficiency of the tree/leaf colour classes versus chlorophyll concentration per unit of leaf area in summer 1999 (each data point represents one measurement; symbols of tree/leaf colour classes as in Fig. 46)

Im Jahresgang war CE im Frühling im Mittel von allen Blatt-Farbklassen der Bäume D und H ähnlich (Fig. 58). Im Sommer nahm CE in der Farbklasse Grün stark zu, in der Blatt-Farbklasse Gelbgrün stieg CE leicht an, während in der Farbklasse Gelb eine Abnahme festgestellt wurde.

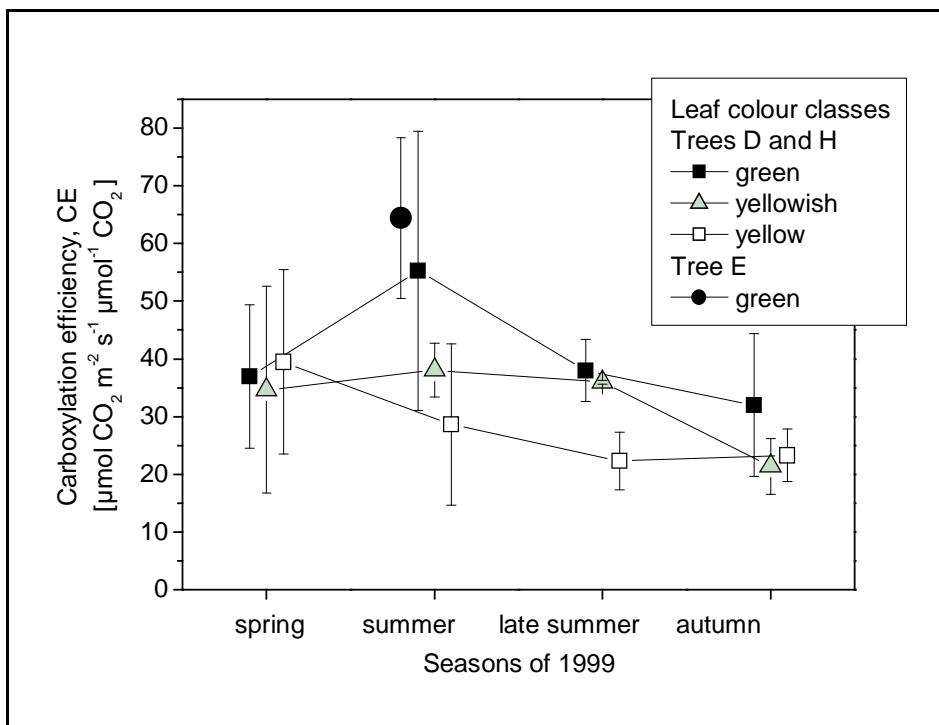


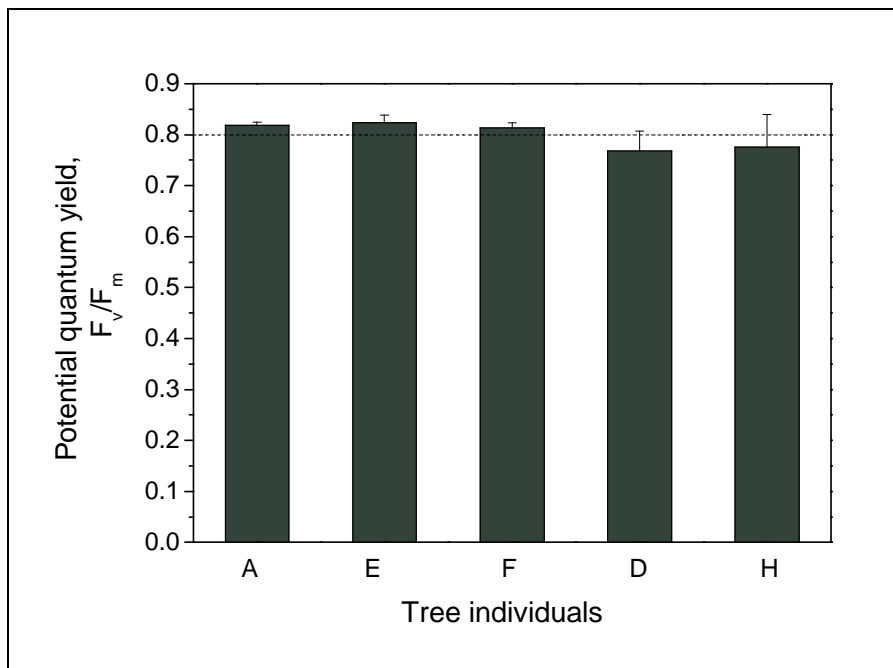
Fig. 58 Annual course of carboxylation efficiency, data of the same leaf colour classes of the trees D and H (E only in summer) were pooled (n=2-4, data points and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively; for graphical reasons data points of the same sampling time are given side by side)

Daher wurden im Sommer in den Farbklassen Grün und Gelbgrün die CE-Maxima erreicht. Zum Spätsommer und Herbst sank CE in allen Farbklassen ab. Beim

Kontrollbaum E (grün belaubt) lag CE im Sommer über dem Wert der Farbklasse Grün der Bäume D und H. Zwischen der Blatt-Farbklasse Grün von Baum E und der Farbklasse Gelb der Bäume D bzw. H war der Unterschied von CE im Sommer statistisch signifikant.

4.5.5 Chlorophyll-Fluoreszenz vom Photosystem II

Die potentielle Quantenausbeute von Chlorophyll a im Photosystem II (F_v/F_m), die vor der Morgendämmerung gemessen wurde, lag in der Farbklasse Grün bei allen Bäumen in einem engen Bereich um 0,80 (**Fig. 59**). Auffallend war, dass die Bäume,



die auch Blätter der Farbklassen Gelb und Gelbgrün hatten (D und H) mit 0,76 bzw. 0,77 niedrigere Werte aufwiesen als solche, die nur Blätter der Farbklasse Grün hatten (A und E mit 0,81 bzw. 0,82). Die Unterschiede waren statistisch nicht signifikant.

Fig. 59 Potential quantum yield (F_v/F_m) at predawn of green leaves of all study trees (n=12, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

In **Fig. 60** sind die Mittelwerte von F_v/F_m im Jahresgang in den Farbklassen Grün und Gelb von Baum D aufgetragen. Im Frühling lag F_v/F_m in der Farbklasse Gelb geringfügig höher als in der Blatt-Farbklasse Grün. Bereits im Sommer sank F_v/F_m in der Farbklasse Gelb im Gegensatz zur Farbklasse Grün ab (0,71 bzw. 0,79, mit statistisch höchst signifikantem Unterschied). Im Spätsommer sank F_v/F_m in der Farbklasse Gelb weiter ab, jedoch auch in der Farbklasse Grün sanken die Werte (0,67 bzw. 0,71, mit statistisch höchst signifikantem Unterschied). Im Herbst nahm F_v/F_m in den Farbklassen Gelb und Grün auf 0,58 bzw. 0,61 ab und die Werte unterschieden sich statistisch nicht mehr signifikant.

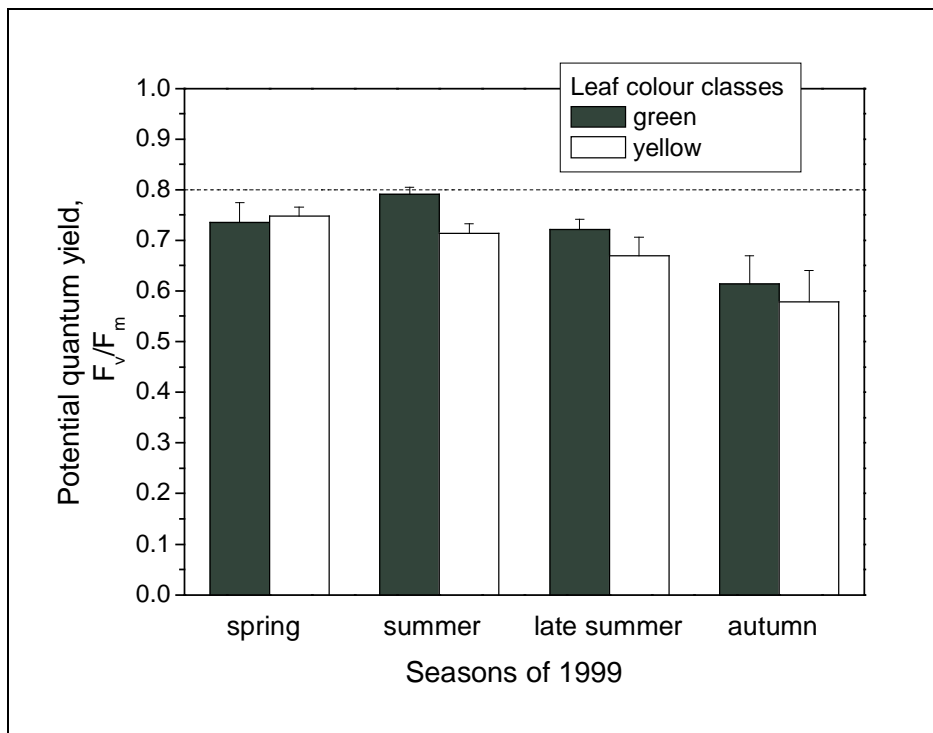


Fig. 60 Annual course of the potential quantum yield (F_v/F_m) at predawn of green and yellow leaves of tree D (n=12, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

In der Mittagszeit am 19. September 1999 wurden an Sonnenblättern der Farbklassen Grün und Gelb von Baum D Untersuchungen der Chlorophyllfluoreszenz während sogenannter schneller Lichtkurven nach WHITE & CRITCHLEY (1999) durchgeführt. Dabei wurden die Blätter sechs jeweils zunehmenden Lichtintensitäten innerhalb von insgesamt 90 Sekunden Dauer ausgesetzt. Je Farbklasse wurde an zwei Blättern gemessen, die zuvor unterschiedlich stark bestrahlt worden waren (1. in direktem Sonnenlicht und 2. vorübergehend im Schatten). Mit einem dunklen Tuch wurde der Messaufbau gegenüber dem Außenlicht abgeschirmt.

Bei Dunkelheit war die effektive Quantenausbeute bei allen Blättern gegenüber der potentiellen Quantenausbeute (vgl. Fig. 59) deutlich erniedrigt und zwar besonders stark bei Blättern, die vorher von direktem Sonnenlicht bestrahlt worden waren (**Fig. 61**). Während der Messung sank die effektive Quantenausbeute mit zunehmender Lichtintensität ab.

Dabei war zu beobachten, dass zuvor beschattete Blätter – ausgehend von einer höheren effektiven Quantenausbeute bei Dunkelheit – mit zunehmender Lichtintensität einen steilen Rückgang der Quantenausbeute zeigten. Dagegen ging die effektive Quantenausbeute der zuvor besonnenen Blätter von einem niedrigeren Niveau aus, so dass hier der Kurvenverlauf insgesamt flacher war. Bei der höchsten Lichtintensität lag die effektive Quantenausbeute der Blätter der Farbklasse Gelb unabhängig von der vorherigen Besonnung bei ca. 0,035, während

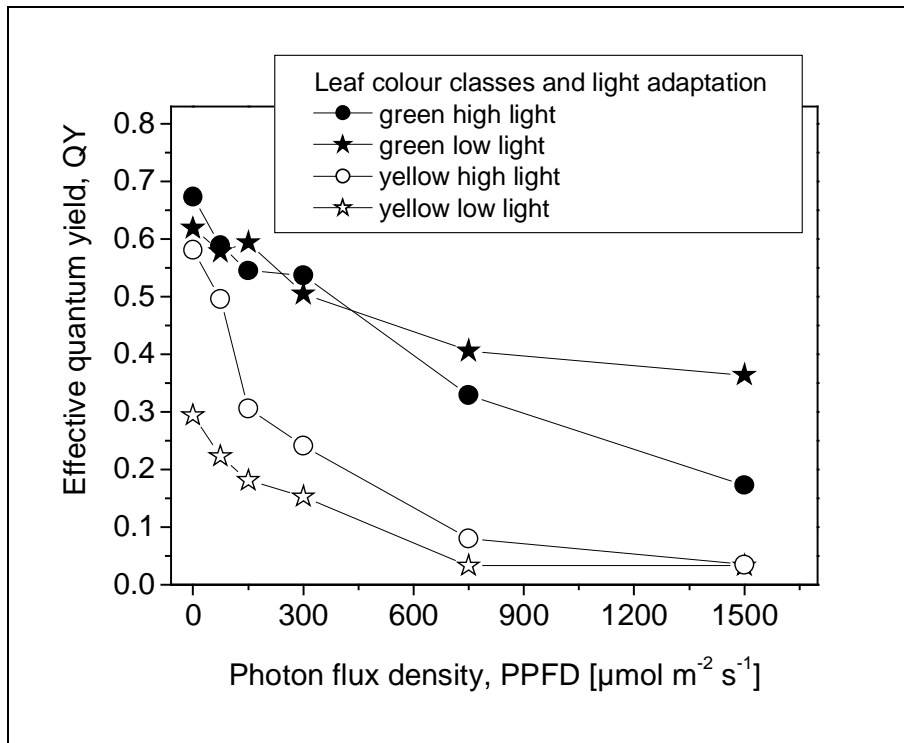


Fig. 61 Effective quantum yield of rapid light curves of green and yellow leaves, being adapted to high or low light (each data point represents one measurement, leaves of tree D only)

die Blätter der Farbklasse Grün unterschiedlich reagierte. Das vorher beschattete Blatt hatte eine effektive Quantenausbeute von 0,17, und das zuvor besonnte Blatt einen Wert von 0,36.

Für die folgende Untersuchung wurden im Spätsommer 2000 Zweige von Baum D abgeschnitten und die Blätter an diesen Zweigen im Labor kontrollierten Lichtverhältnissen ausgesetzt. Nachfolgend wurden sogenannte schnelle Lichtkurven nach WHITE & CHRITCHLEY (1999; siehe oben) ausgeführt. In Blättern, die für acht Stunden an Dunkelheit adaptiert waren, lag F_v/F_m unabhängig von der Farbklasse bei 0,80 (Fig. 62A). Bei der anschließenden Belichtung war F_v/F_m in der Farbklasse Grün größer als in den Farbklassen Gelbgrün und Gelb mit jeweils statistisch höchst signifikanten Unterschieden.

Bei den Blättern, die an Schwachlicht von $200 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ adaptiert waren (Fig. 62B), sank die effektive Quantenausbeute zu Beginn der Lichtkurve gegenüber den Werten bei dunkeladaptierten Blättern etwas ab, wobei in der Farbklasse Grün der höchste und in der Farbklasse Gelb der niedrigste Wert gemessen wurde. Bei zunehmender Lichtintensität reagierten die Blätter aller Farbklassen gleichartig. Es traten keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen den Blatt-Farbklassen auf.

Die Blätter, die an Starklicht von $1000 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ adaptiert waren (Fig. 62C), hatten zu Beginn der Lichtkurve eine stark erniedrigte effektive Quantenausbeute (mit 0,54 bei der Farbklasse Grün, 0,57 bei Gelbgrün und 0,27 bei

Gelb, mit statistisch hochsignifikanten Unterschieden zwischen der Farbklasse Gelb im Gegensatz zu den untereinander ähnlichen Farbklassen Grün und Gelbgrün).

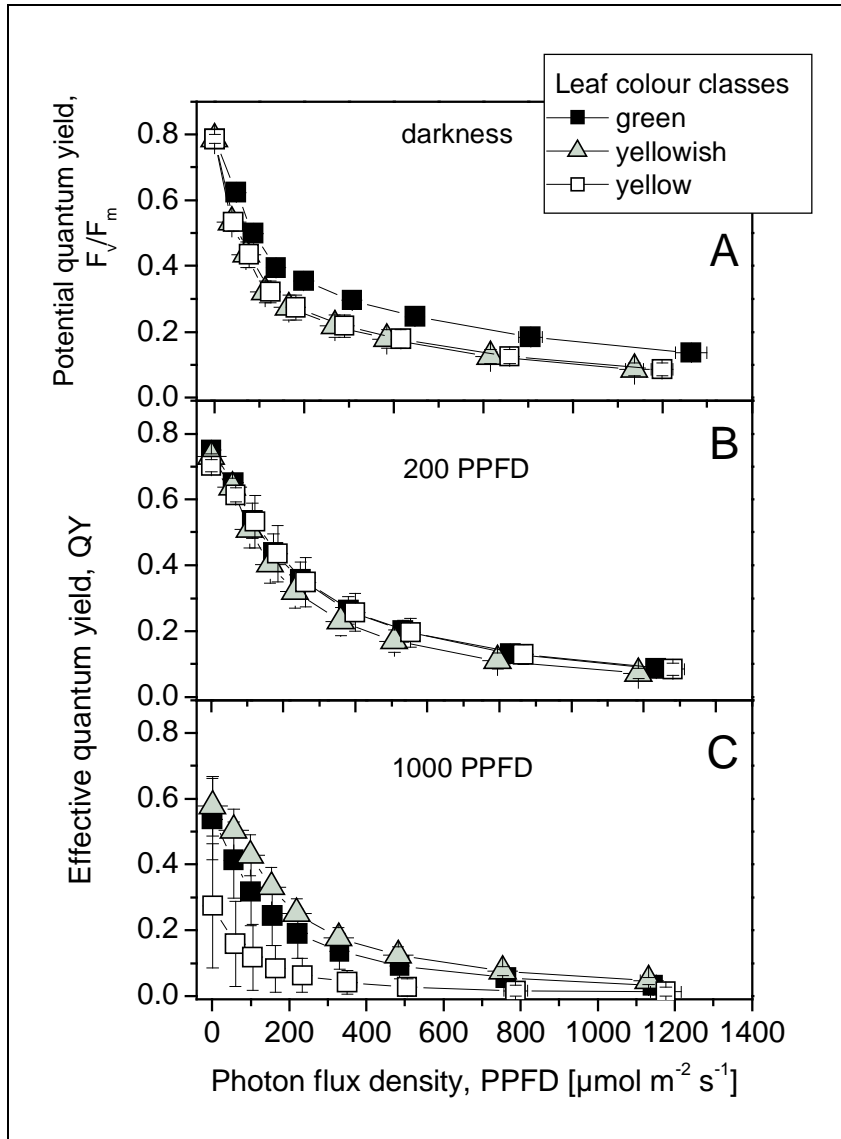


Fig. 62 Potential and effective quantum yields of rapid light curves of green, yellowish and yellow leaves of tree D, being adapted to (A) darkness for eight hours; (B) low light of $200 \mu\text{mol Photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for two hours and (C) high light of $1000 \mu\text{mol Photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ for two hours (leaves of tree D only, $n=12$, data points and bars represent means and two sided standard deviations, respectively)

In der Farbklasse Gelbgrün wurde gegenüber der Farbklasse Grün eine geringfügig erhöhte effektive Quantenausbeute gemessen. Mit zunehmender Lichtintensität sank die effektive Quantenausbeute in der Farbklasse Gelb rasch auf ein sehr tiefes Niveau nahe Null. Die Farbklassen Gelbgrün und Grün reagierten untereinander gleichartig auf die stärkeren Lichtintensitäten und bei ca. $1200 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lag die effektive Quantenausbeute bei 0,03 und 0,04 in Blättern der Farbklasse Grün bzw. Gelbgrün.

In Blättern, die an 200 und an $1000 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ adaptiert waren, wurde das nicht-photochemische Quenching (NPQ) ermittelt, welches das Verhältnis zwischen aufgenommener Lichtenergie und nicht-photochemischer Energiedissipation wiedergibt (**Fig. 63**). Auffallend war, dass NPQ bei Blättern in der Farbklasse Gelb bei Schwachlicht am höchsten war, während in Blättern der Farbklasse Grün die niedrigsten Werte auftraten.

Bei Starklicht war NPQ dagegen bei allen Blatt-Farbklassen vergleichbar.

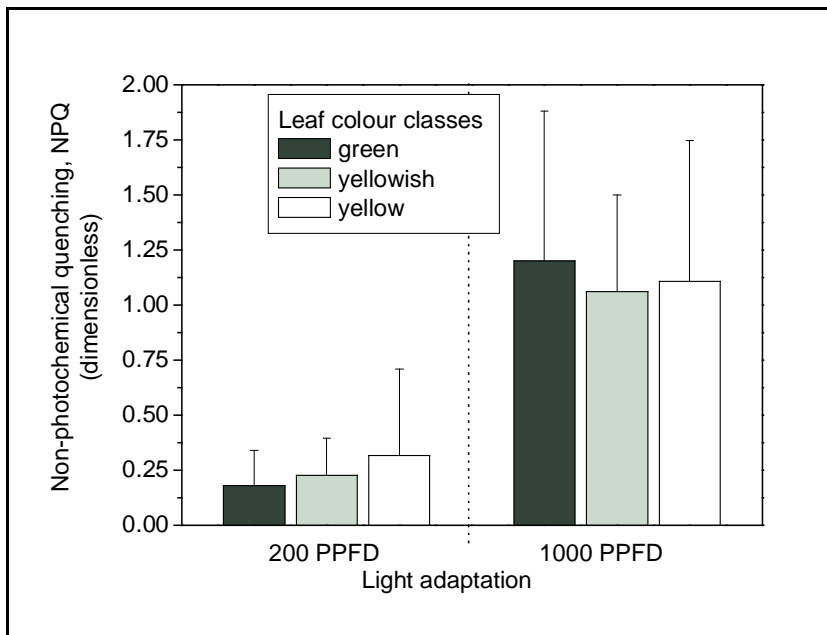


Fig. 63 Non-photochemical quenching (NPQ) of the leaf colour classes green, yellowish and yellow which have been adapted to low and high light as described in Fig. 62 (tree D only, n=12, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

Wiederholt konnte gefunden werden, dass in der Blatt-Farbklasse Gelb, im Gegensatz zur Farbklasse Grün F_v/F_m meist geringfügig erniedrigt war und auch bei Schwachlicht die effektive Quantenausbeute ähnlich war, während bei Starklicht die effektive Quantenausbeute rasch sehr klein wurde.

4.5.6 Ultrastruktur der Mesophyllzellen

Mit dem Transmissions-Elektronenmikroskop wurde in Blättern, die im Spätsommer (14. September 2000) geerntet worden waren, die Ultrastruktur der Mesophyllzellen untersucht. Verwendung fanden Blätter der Farbklasse Grün, die noch keine Anzeichen von herbstlicher Verfärbung hatten, sowie solche, die beim Zeitpunkt der Ernte herbstlich gelbbraun waren. Daneben wurden Blätter der Farbklasse Gelb untersucht, die noch keine Anzeichen von herbstlicher Seneszenz bzw. Übergang zu großflächigen Nekrosen aufwiesen (vgl. Kap. 4.1.2).

In Blättern der Farbklasse Grün waren die Zellen kompartmentiert und Vakuole und Chloroplasten hatten runde Formen (**Fig. 64A, B**). Aufgrund der klaren Abgrenzung verschieden elektronendichter Bereiche konnte auf einen intakten Tonoplast und Plasmalemma geschlossen werden. Die Vakuole war kontrastreich (vermutlich durch phenolische Inhaltsstoffe). Gut zu erkennen war die Doppelmembran der Chloroplasten und die ausgeprägten Granastapel.

In herbstlich verfärbten Blättern der Farbklasse Grün hatten die Chloroplasten eine unregelmäßige Form, und die Doppelmembran schien sich an einigen Stellen aufzulösen (**Fig. 64C, D**). Die Granastrukturen dagegen waren gut zu erkennen, aber

die Stapel waren nicht so groß wie bei den nicht-herbstlich verfärbten Blättern der Farbklasse Grün.

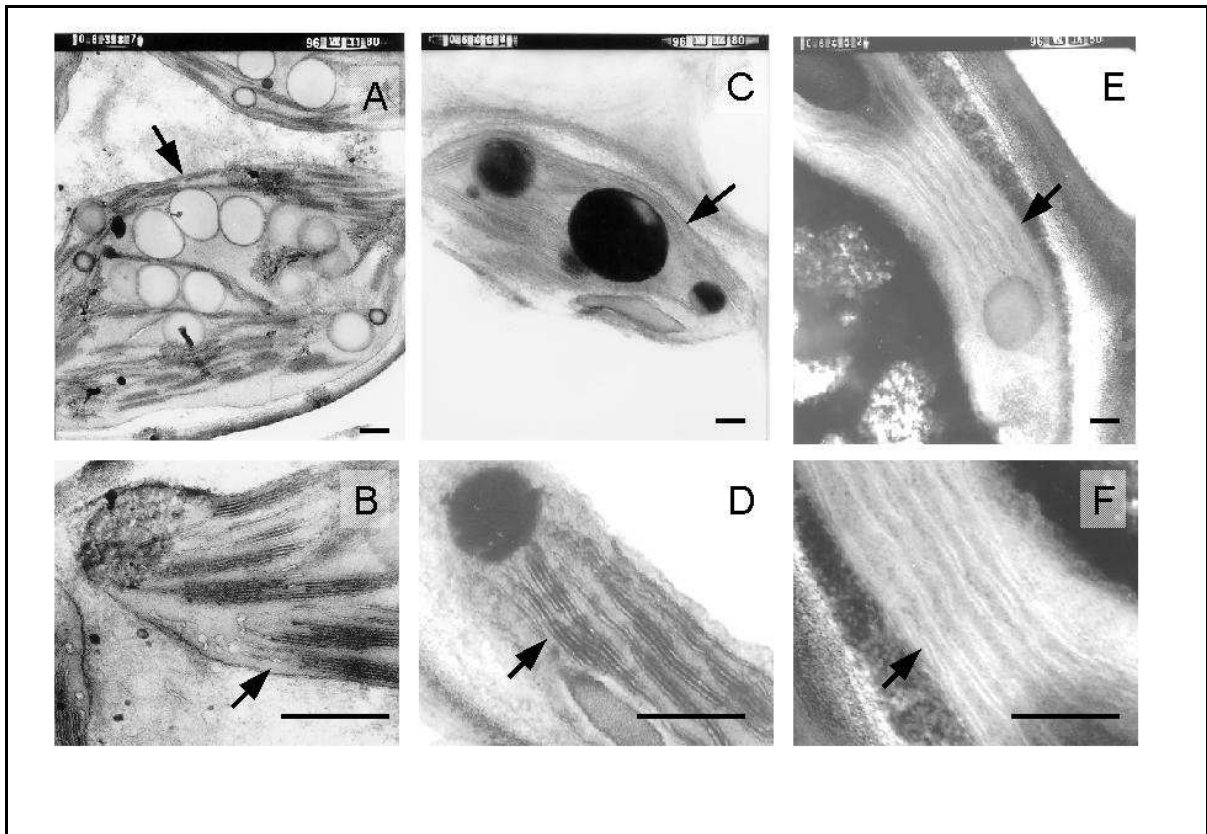


Fig. 64 Photographs by transmission electron microscopy, chloroplasts in total and in detail (A, B) a green leaf, (C, D) an autumnal leaf which had been green before and (E, F) a symptomatic yellow leaf (arrows show membranes, the length of the bar is 0.5 μm)

In Blättern der Farbklasse Gelb waren die Membranen der Zellorganellen nicht mehr zu erkennen; die Vakuole löste sich auf und die Chloroplasten hoben sich nur durch verschwommene Kontraste vom Cytosol ab (**Fig. 64E, F**). Die Zellwände wurden nicht durch das Plasmalemma vom Cytosol abgegrenzt, sondern es schien, dass ein kontinuierlicher Übergang von kontrastreichen Cytosol-Substanzen zu den kontrastärmeren Zellwänden existierte. Die Tylakoide in den Chloroplasten erschienen weniger deutlich, und sie durchzogen ungestapelt das Stroma.

4.5.7 Konzentrationen der Kohlenhydrate in den Blättern

Vom Jahr 1998 wurden Proben vom Herbst und aus dem Jahr 1999 Proben von Frühling, Sommer und Herbst auf Kohlenhydrate untersucht. Aufgrund einer linksgipfeligen Größenverteilung wurden die Einzelwerte der Baum/Blatt-Farbklassen jeweils zu Medianen zusammengefasst.

Von den Proben vom Herbst 1998 wurden mittels Gaschromatographie auch Cyclitole nachgewiesen. Die Eichenblätter enthielten weder im Herbst 1998 noch bei

allen anderen Ernteterminen nachweislich *myo*-Inositol, allerdings konnte Quercitol und *scyllo*-Inositol nachgewiesen werden (**Fig. 65**). Bei Saccharose und *scyllo*-Inositol war eine deutliche Abstufung der Konzentration in den Blatt-Farbklassen Grün über Gelbgrün zu Gelb zu erkennen, mit statistisch hoch signifikanten Unterschieden jeweils zwischen den Farbklassen Grün und Gelb, während zwischen den anderen Farbklassen die Unterschiede statistisch nicht signifikant waren. Bei Glukose und Fruktose lag die Konzentration in der Farbklasse Gelbgrün am niedrigsten, danach folgte die Konzentration in der Farbklasse Grün, und die Farb-

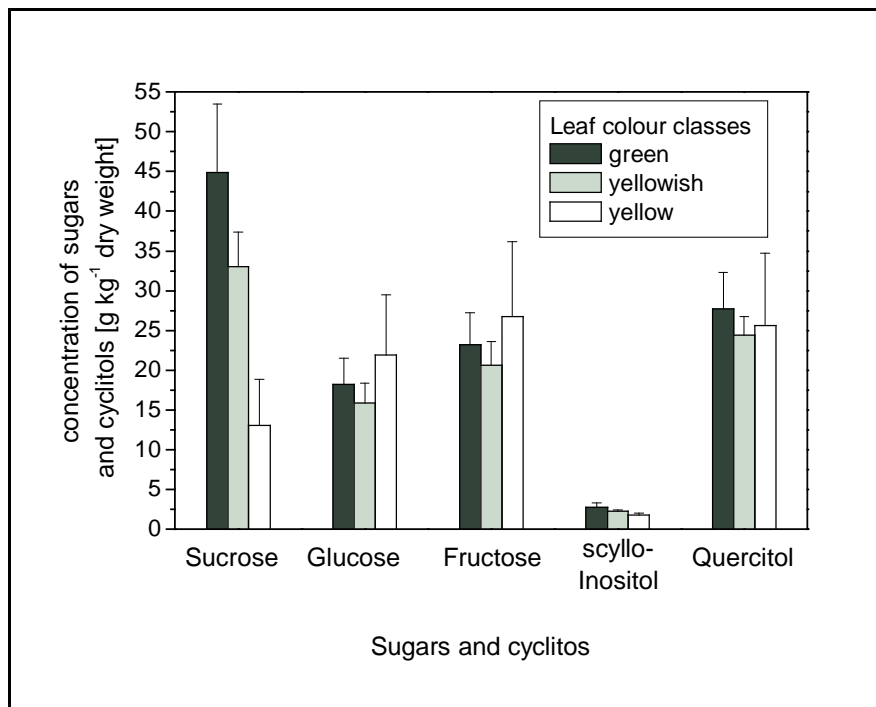


Fig. 65 Concentrations of sucrose, glucose, fructose, *scyllo*-inositol and quercitol of green, yellowish and yellow leaves in autumn 1998, detected by means of gas chromatography (n=7 in green and yellowish leaves and n=4 in yellow leaves; data columns and bars represent medians and one-sided standard deviations, respectively)

klasse Gelb hatte die höchste Konzentration.

Bei Quercitol hatte die Farbklasse Grün die höchsten Konzentrationen, danach folgten die Farbklassen Gelb und schließlich Gelbgrün.

Bei Glukose, Fruktose und Quercitol lagen keine statistisch signifikanten Unterschiede

zwischen den Farbklassen vor.

Für die Proben aus dem Jahre 1999 wurden mittels HPLC die Zucker Saccharose, Glukose und Fruktose nachgewiesen. Die Zuckerkonzentrationen wurden einzeln nach Baum/Farb-Klassen in den Jahreszeiten aufgetragen (**Figs. 66, 67, 68**).

Bei Baum D lagen die Konzentrationen von Saccharose, Glukose und Fruktose bei allen Ernteterminen in den Blättern der Farbklasse Gelb unter denen der Farbklasse Grün. In **Tab. 13** wird die statistische Signifikanz des Unterschieds zwischen der Blatt-Farbklasse Grün und der Blatt-Farbklasse Gelb bei Baum D wiedergegeben.

Tab. 13: Concentrations of sucrose, glucose and fructose: Test on significant differences between the leaf colour classes green and yellow in tree D (n=5-6)

Sugar species	Spring	Summer	Autumn
Sucrose	n.s.	p<0.05	n.s.
Glucose	n.s.	n.s.	p<0.01
Fructose	n.s.	p<0.05	p<0.05

statistical test: Mann Whitney; n.s. = not significant

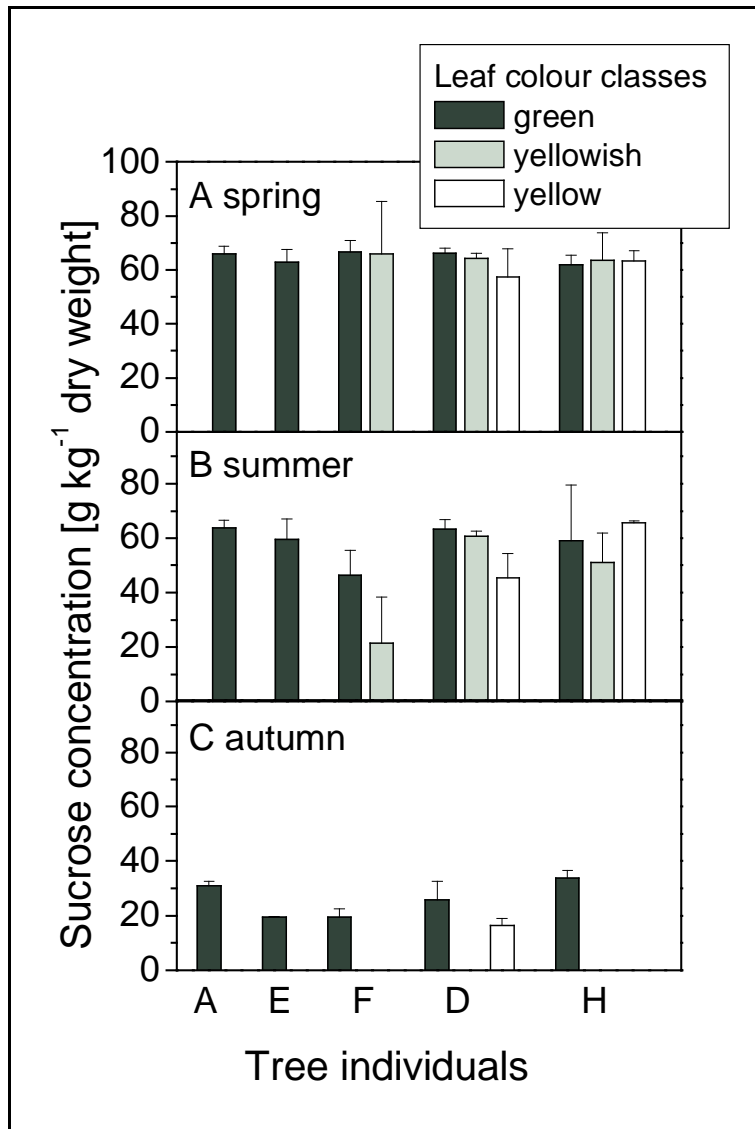


Fig. 66 Concentrations of sucrose in spring, summer and autumn 1999 for each tree and leaf-colour class (n=5-6; data columns and bars represent medians and one-sided standard deviations, respectively)

Im Frühling waren die Konzentrationen von Saccharose, Glukose und Fruktose bei allen Blatt-Farbklassen ähnlich.

Im Sommer war bei Saccharose kein einheitlicher Trend zwischen den Farbklassen zu erkennen, während bei Glukose und Fruktose die Farbklasse Gelb durchgehend geringere Konzentrationen aufwies als die Farbklassen Grün und Gelbgrün.

Im Herbst sanken die Konzentrationen von Saccharose und Fruktose bei allen Blatt-Farbklassen während die Glukosekonzentration der Farbklasse Grün bei allen Bäumen anstieg. Die Konzentrationsunterschiede von Saccharose und Fruktose blieben

zwischen den Farbklassen in der gleichen Größenordnung wie im Sommer, während bei Glukose die Unterschiede zwischen den Farbklassen Grün und Gelb hingegen größer wurden.

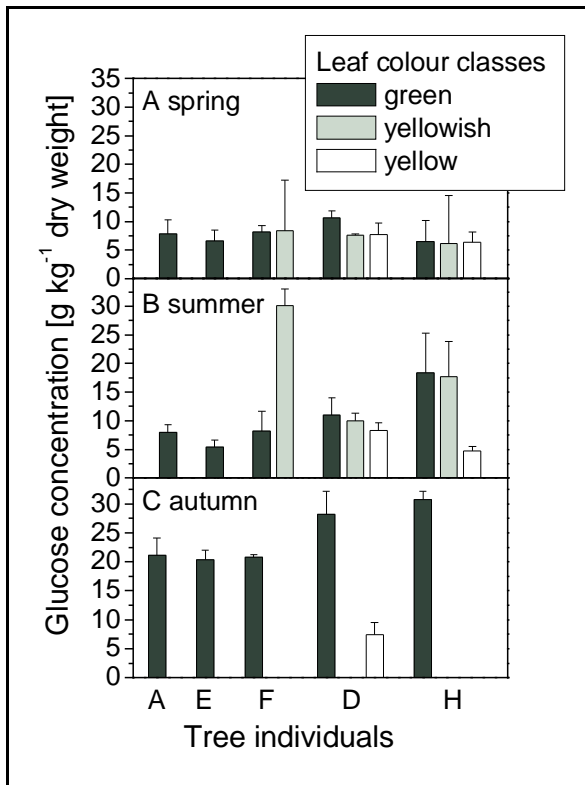


Fig. 67 Concentrations of glucose in spring, summer and autumn 1999 for each tree and leaf-colour class (n=5-6; data columns and bars represent medians and one-sided standard deviations, respectively)

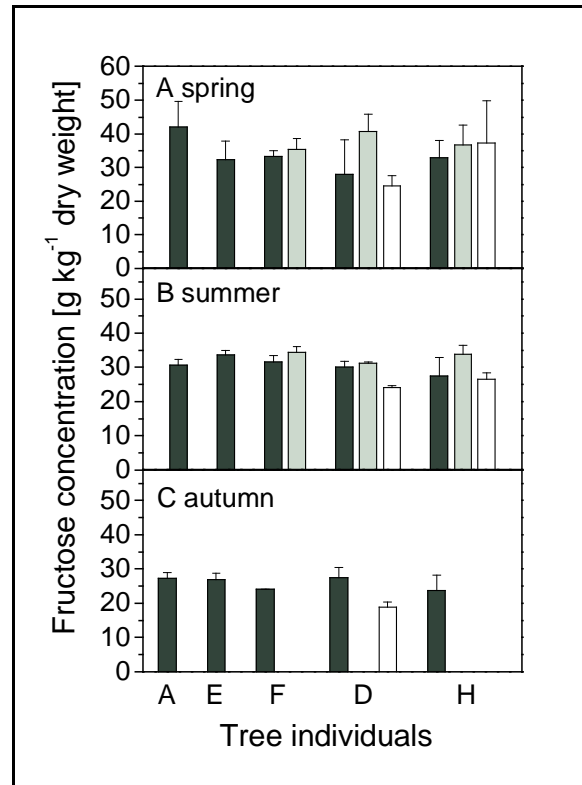


Fig. 68 Concentrations of fructose in spring, summer and autumn 1999 for each tree and leaf-colour class (arrangement as in Fig. 67)

4.5.8 Stärkekonzentration in den Blättern

Für die Analyse der Stärke wurden die niedermolekularen Kohlenhydrate ausgewaschen, und in dem verbleibenden Rückstand wurde die Stärke enzymatisch in Glukose umgewandelt. Daher wird die Stärkekonzentrationen in Glukoseeinheiten angegeben. Die Stärkekonzentrationen lagen oft in linksgipfeligen Verteilungen vor, daher wurde für den Vergleich der Blatt-Farbklassen der Medianwert herangezogen. Die Stärkekonzentrationen ließen weder im Frühling, Sommer oder Herbst 1999 eine in allen Baumindividuen durchgängige Abhängigkeit von den Farbklassen erkennen (**Fig. 69**). Im Frühling (**Fig. 69A**) war die Stärkekonzentration innerhalb der Bäume D und H in der Farbklasse Gelbgrün am höchsten. Bei Baum F war die Stärkekonzentration in der Farbklasse Gelbgrün geringer als in der Farbklasse Grün. Bei den Bäumen, die nur die Blatt-Farbklasse Grün hatten (A und E) traten sehr hohe bzw. sehr niedrige Stärkekonzentrationen auf.

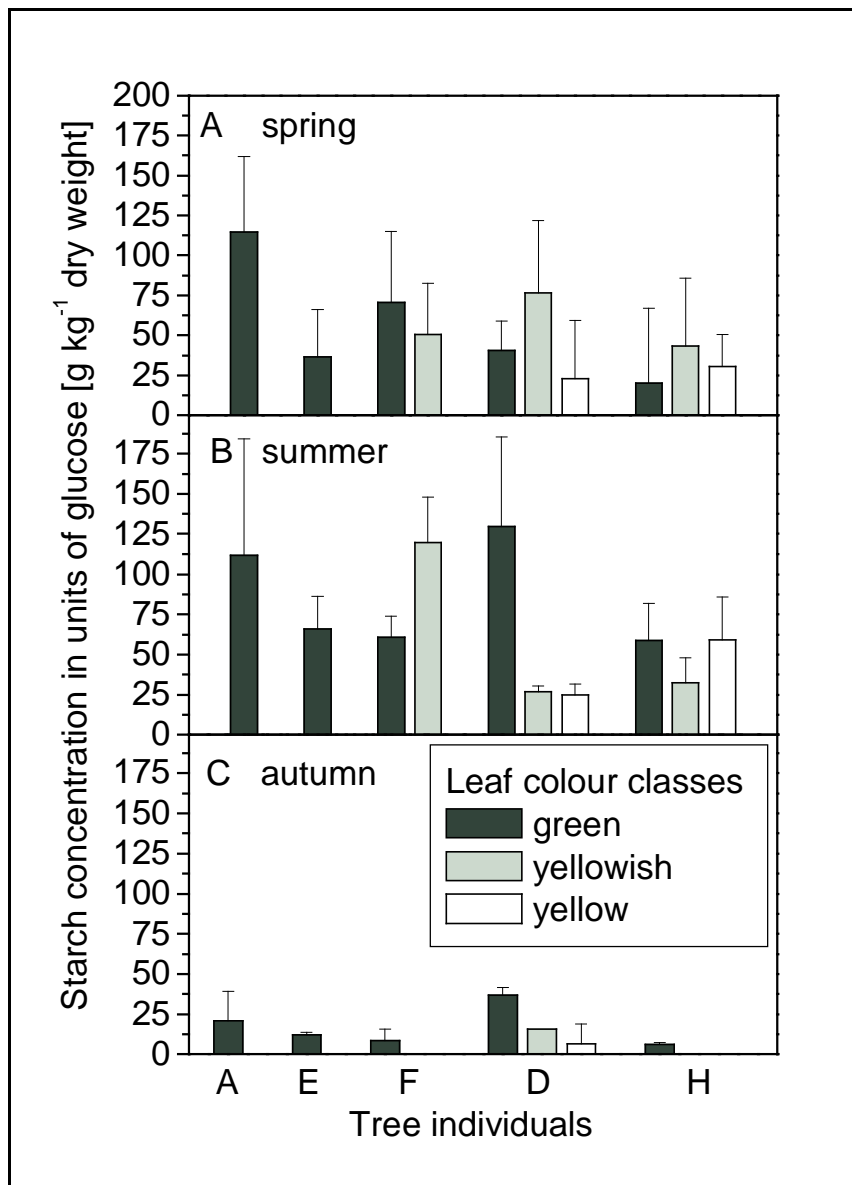


Fig. 69 Concentrations of starch in units of glucose, of all tree/leaf colour classes in spring, summer and autumn of 1999 (n=4; data columns and bars represent median and one-sided standard deviations, respectively)

Farbklasse Grün. Die Bäume, die ausschließlich Blätter der Farbklasse Grün hatten (A und E), enthielten auch im Sommer unterschiedlich viel Stärke. Im Herbst sanken die Stärkekonzentrationen bei allen Blatt-Farbklassen stark ab, und insbesondere in der Farbklasse Gelb von Baum D (**Fig. 69C**).

Im Sommer (**Fig. 69B**) änderten sich die Verhältnisse: Innerhalb des Baumes D war die Stärkekonzentration in der Farbklasse Grün 5,2fach erhöht gegenüber der Farbklasse Gelb, und auch in der Farbklasse Gelbgrün war die Stärkekonzentration gering. Bei Baum H war die Konzentration von Stärke in den Farbklassen Grün und Gelb etwa gleich hoch und in der Farbklasse Gelbgrün war die Stärkekonzentration etwa halb so hoch, während bei Baum F die Stärkekonzentration in der Farbklasse Gelbgrün etwa doppelt so hoch war wie die in der

Um einen besseren Überblick über die Stärkekonzentrationen zu geben, wurden die Stärkekonzentrationen von gleichen Blatt-Farbklassen gepoolt (**Fig. 70**): Die Konzentrationen von Stärke zeigten in den Farbklassen Grün und Gelb einen Jahresgang mit einer Steigerung der Stärkekonzentrationen (in Fig. 69 geben die Linien in den Boxen die Mediane wieder) im Sommer und einem starkem Abfall zum Herbst, während die Stärkekonzentration der Farbklasse Gelbgrün bereits zum

Sommer hin absanken. (Im Vergleich der arithmetischen Mittelwerte (in Fig. 68 kleines Quadrat) lag die Farbklasse Gelbgrün in der jahreszeitlichen Dynamik zwischen dem Verhalten der Farbklassen Grün und Gelb.)

Im Vergleich der Blattfarben lag im Frühling ein deutlicher Trend vor, von hohen Stärkekonzentrationen (Mediane) bei der Farbklasse Grün zu niedrigeren Konzentrationen bei Gelbgrün und den niedrigsten Konzentrationen bei Gelb. Im Sommer verstärkten sich die Unterschiede zwischen den Farbklassen Grün und Gelb, während im Herbst die Unterschiede zwischen den Blatt-Farbklassen nur noch schwach ausgeprägt waren.

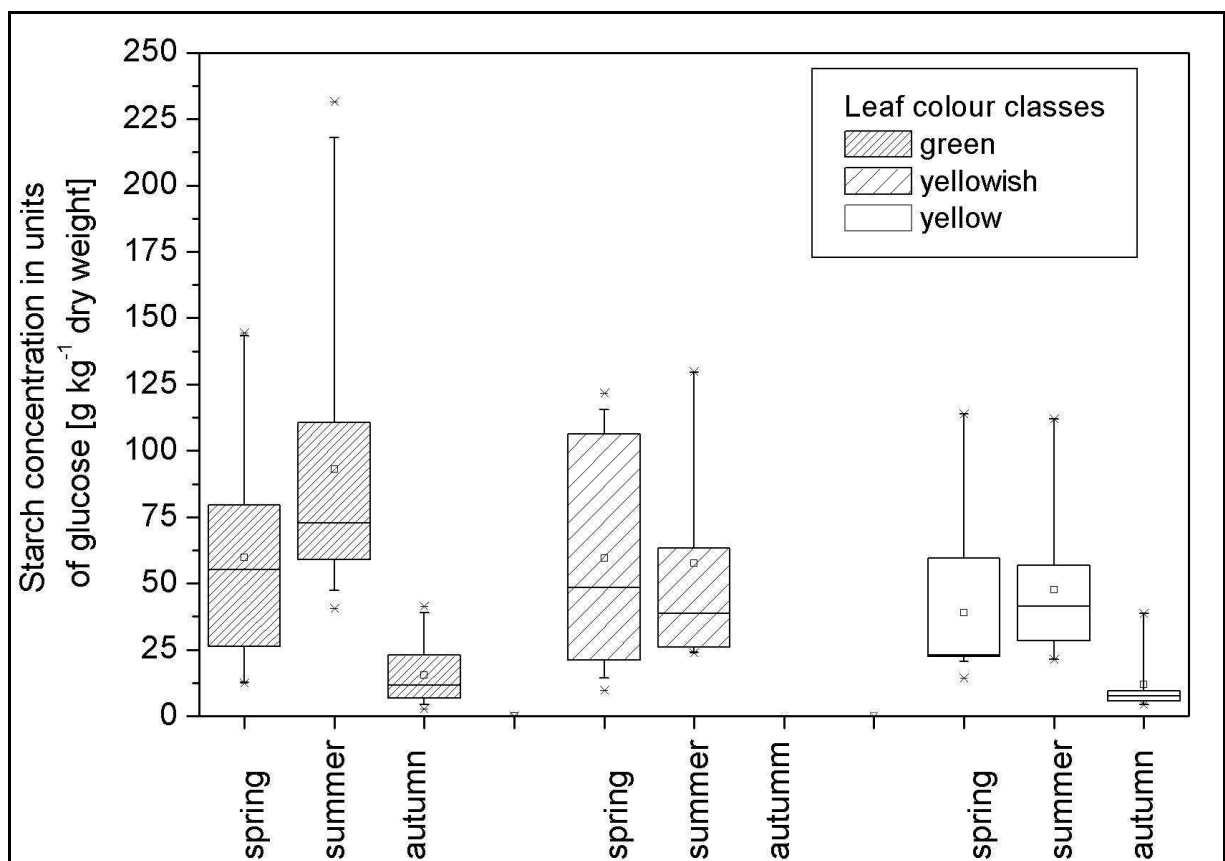
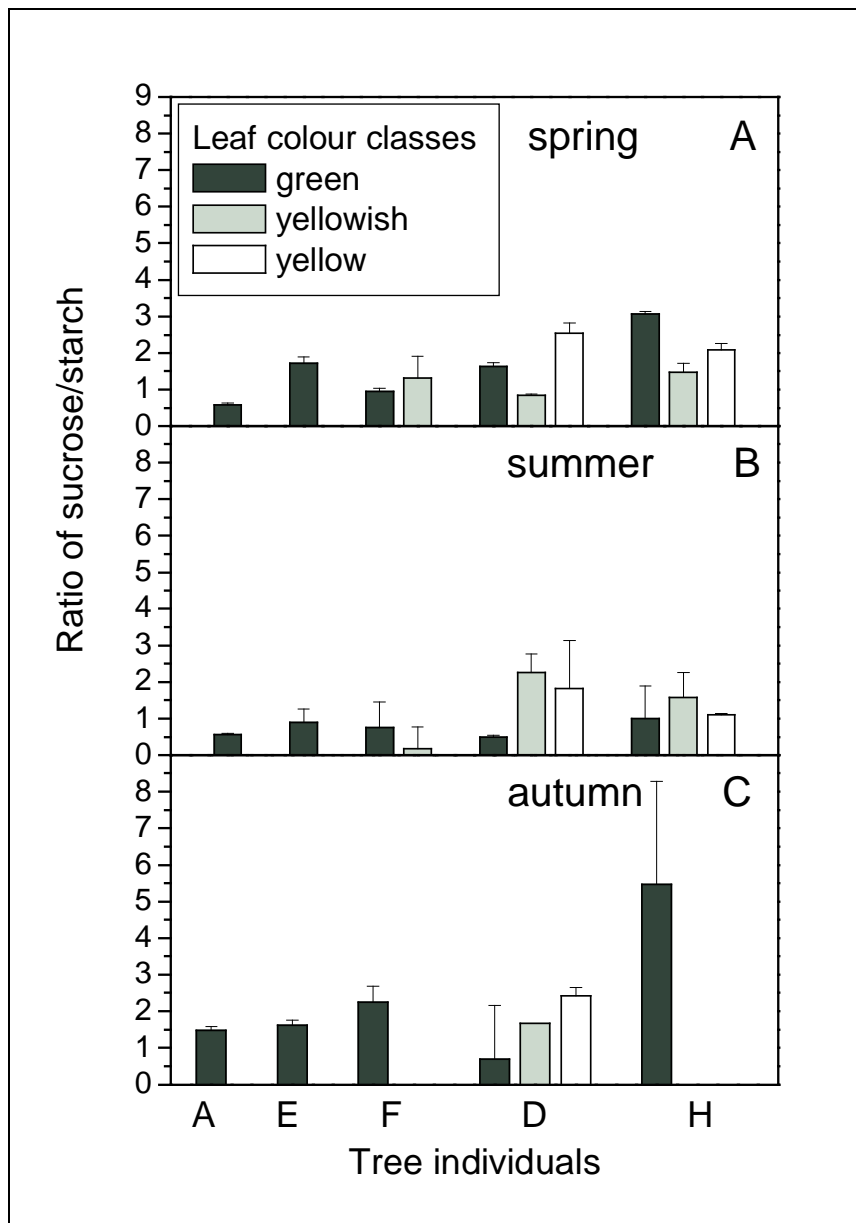


Fig. 70 Concentrations of starch in units of glucose of green, yellowish, and yellow leaves in (A) spring, (B) summer and (C) autumn 1999 (n=10-12, box whisker plots: horizontal line indicates median, square is arithmetical mean, box are 25 and 75% percentiles, whisker are 5 and 95% percentiles and dots are extremes)

Der Quotient Saccharose/Stärke schwankte stark zwischen den Probenahmeterminen und den Baum/Blatt-Farbklassen (Fig. 71). Dabei war der Quotient Saccharose/Stärke im Sommer in den Blättern der Farb-



klasse Grün niedriger als im Frühling oder Herbst. In den Blättern der Farbklasse Gelb war der Quotient Saccharose/ Stärke bei allen Ernteterminen relativ hoch und lag innerhalb der gleichen Baumindividuen meist über den Werten der Blatt-Farbklasse Grün.

Fig. 71 Ratio of sucrose concentration versus starch concentration, in units of glucose for all tree/leaf colour classes in spring, summer and autumn 1999 (n=4-7, data columns and bars represent medians and one-sided standard deviations, respectively)

4.6 Erhebungen der Biomasse

4.6.1 Gewicht der Triebknospen

Die Triebknospen wurden vor dem Laubaustrieb gesammelt und ihr Gewicht mit der Farbklasse der Blätter, die sich später an diesen Zweigen entwickelten, in Beziehung gesetzt.

Bei einem Teil der Bäume (E, F und H) begann der Laubaustrieb schon zwei Wochen nach dem Sammeln der Knospen, so dass die Knospen schwerer waren, während solche von anderen Bäumen (A und D), die erst nach drei Wochen austrieben und die Knospen leichter waren; **Fig. 72**, vgl. Fig. 16). Das Knospengewicht war für jeden Baum individuell verschieden. Innerhalb der Bäume

nahm es an Zweigen mit der Laub-Farbklasse von Grün zu Gelb ab. Dabei waren die Unterschiede bei Baum F zwischen den Laub-Farbklassen Grün und Gelbgrün

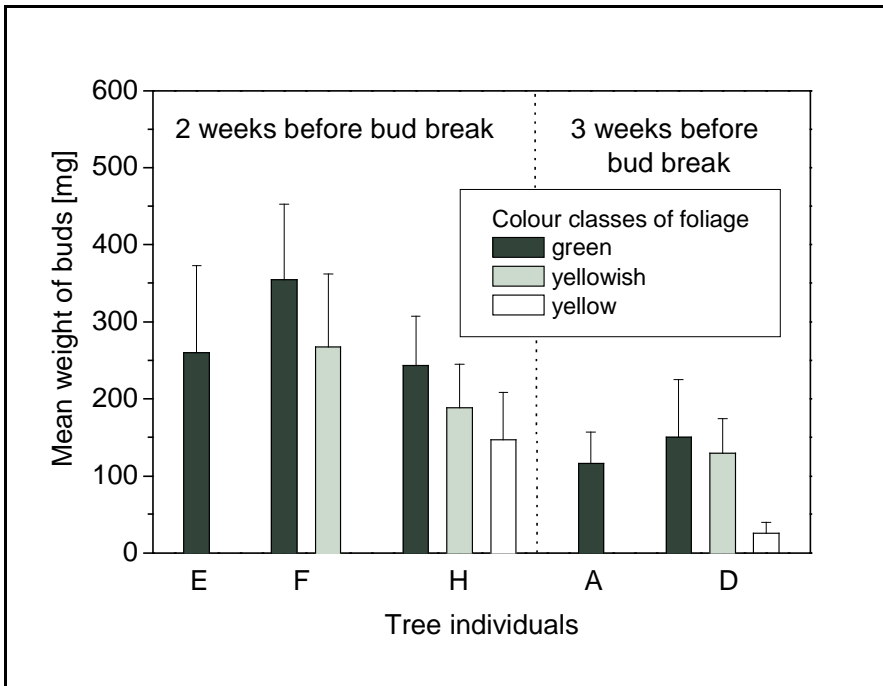
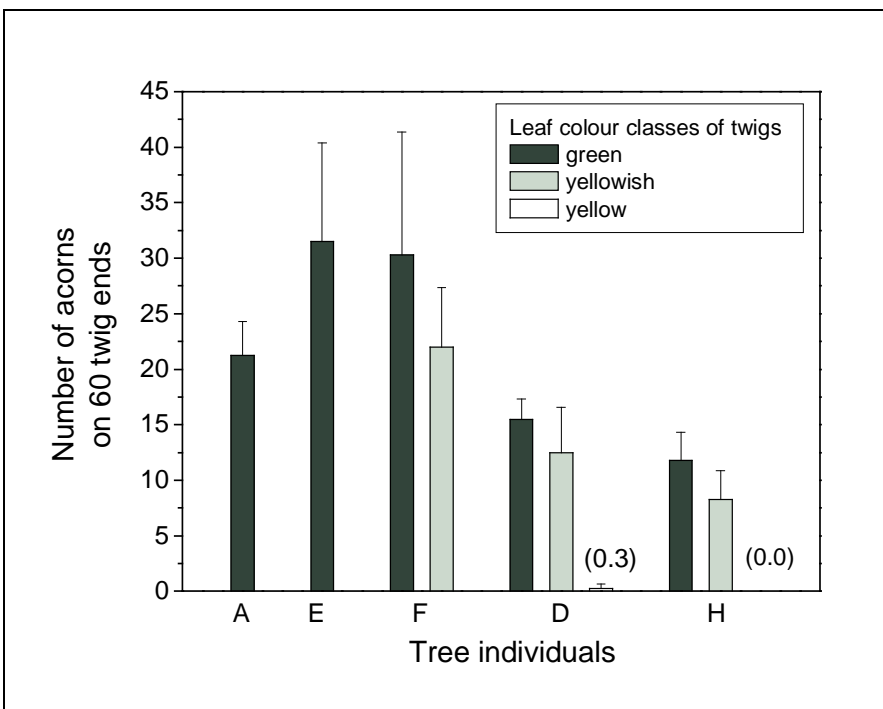


Fig. 72 Mean dry mass of buds in spring 1999 as related to the colour of the previous-year leaf bud and the time of bud break (n=20, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

statistisch signifikant verschieden, bei Baum H zwischen den Farbklassen Grün und Gelb statistisch höchst signifikant verschieden und bei Baum D sowohl zwischen der Farbklasse Grün und Gelbgrün als auch zwischen Gelbgrün und Gelb statistisch höchst signifikant verschieden.

4.6.2 Fruchtansatz

Die Anzahl von Eicheln auf 60 Zweigenden wurde pro Baum/Blatt-Farbklasse bestimmt. Die Anzahl der Eicheln variierte stark zwischen den verschiedenen Baum-



individuen (**Fig. 73**). Auffällig war, dass Bäume, die auch Blätter der Farbklasse Gelb hatten (D und H),

Fig. 73 Mean number of acorns in autumn 1999 from the terminal section of 60 lateral twigs each as related to the leaf colour of the branch (n=4, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

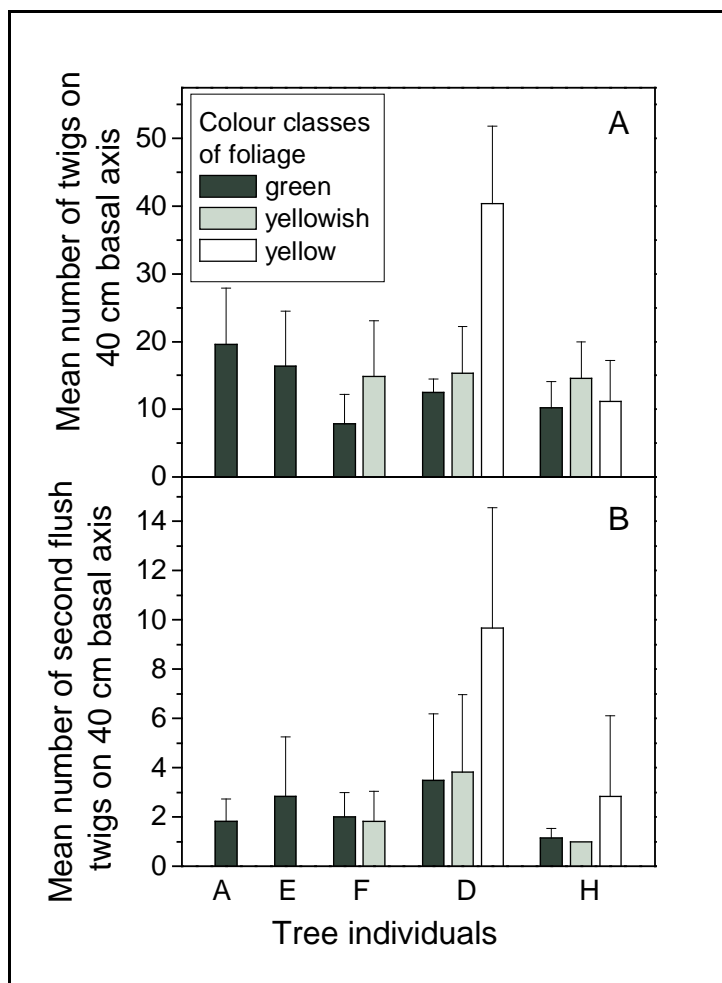
an Zweigen mit der Laub-Farbklasse Grün statistisch höchst signifikant weniger Eicheln trugen als Bäume, die nur die Laub-Farbklasse Grün hatten (Bäume A und E)

Innerhalb partiell vergilbter Bäume wurden an Zweigen der Laub-Farbklasse Grün die meisten Eicheln gefunden, Zweige mit der Laub-Farbklasse Gelbgrün waren weniger produktiv und Zweige mit der Farbklasse Gelb hatten die geringste Anzahl von Früchten. Dabei war der Unterschied zwischen den Laub-Farbklasse Gelb und Grün statistisch signifikant.

Phänologische Beobachtungen ergaben im Frühling 1998 und 1999, dass Zweige mit der Blatt-Farbklasse Gelb auch eine schwache Ausbildung von männlichen Blüten hatten, während zwischen Zweigen der Blatt-Farbklasse Grün und Gelbgrün unterschiedslos reicher Blütenansatz festgestellt wurde (vgl. Kap. 4.1.1).

4.6.3 Anzahl von Verzweigungen und Johannistrieben, deren Länge und Belaubung

An den Untersuchungsbäumen wurde die Anzahl der Seitenzweige des Maiaustriebs (ohne Johannistriebe) an den vorderen 40 Zentimetern von größeren Zweigen der



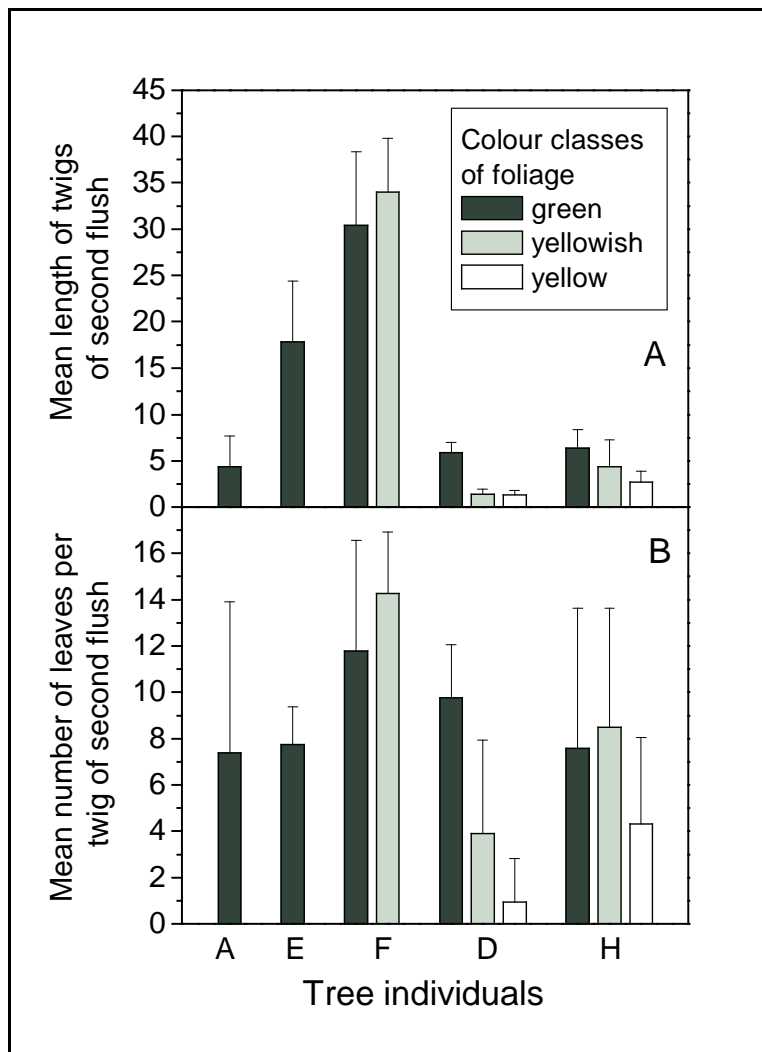
Sonnenkrone ermittelt. Die Anzahl der Seitenzweige lag bei den meisten Untersuchungs-bäumen in einem Bereich von 10 bis 16 (Fig. 74A). Die Zweige der Blatt-Farbklasse Grün von Baum F fielen durch geringe Verzweigungen auf, während bei Baum D die Zweige mit der Blatt-Farbklasse Gelb etwa 2,5fach mehr Seitenverzweigungen aufwiesen als der Durchschnitt

Fig. 74 (A) Mean numbers of lateral twigs along 40 cm of main axes; (B) Mean numbers of second-flush twigs along 40 cm main axes (related to foliage colour of the branch; n=6, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

aller Baum/Blatt-Farbklassen. Innerhalb von Baum D hatten die Zweige der Blatt-Farbklasse Gelb deutlich mehr Seitenzweige als die Zweige der Farbklassen Grün und Gelbgrün mit statistisch signifikantem Unterschied.

Die Anzahl der Johannistriebe wurde ebenfalls in den vorderen 40 Zentimetern der größeren Zweige ermittelt. Hier zeigte sich ein ähnliches Bild wie bei den Seitenverzweigungen: Die meisten Baum/Farbklassen hatten untereinander eine ähnliche Anzahl von Johannistrieben pro Längeneinheit der Abstammungsachse, jedoch hatten die Zweige der Blatt-Farbklasse Gelb der Bäume D und H durchschnittlich das 2,5 bzw. das 2,3fache an Johannistrieben als die Zweige der Blatt-Farbklassen Grün und Gelbgrün an diesen Bäumen (**Fig. 74B**). Die Unterschiede waren aber in keinem Fall statistisch signifikant.

Die Länge der Johannistriebe war bei den Baumindividuen stark unterschiedlich (**Fig. 75A**). Die Bäume E und F hatten an Zweigen der Blatt-Farbklasse Grün die längsten Johannistriebe, während an den Bäumen A, D und H die Johannistriebe an den Zweigen der Blatt-Farbklasse Grün viel kürzer waren.



Johannistriebe, während an den Bäumen A, D und H die Johannistriebe an den Zweigen der Blatt-Farbklasse Grün viel kürzer waren. Innerhalb der Bäume D und H waren die Johannistriebe an Zweigen der Blatt-Farbklassen Gelbgrün und Gelb kürzer als an Zweigen mit der Blatt-Farbklasse Grün (zum Signifikanzniveau des Unterschieds siehe Tab. 14).

Fig. 75 (A) Mean length of second-flush twigs along 40 cm of main axes; **(B)** Mean of number of leaves of second-flush twigs of (A). (related to foliage colour class of the branch; n=6, data columns and bars represent means and one-sided standard deviations, respectively)

Ein ähnliches Bild zeigte sich beim Vergleich der Anzahl der Blätter pro Johannistrieb, was offenbar auf die unterschiedlichen Längen zurückzuführen war (**Fig. 75B**). Die Johannistriebe bei Baum F waren an Zweigen mit den Blatt-Farbklassen Grün und Gelbgrün reich beblättert, während die Johannistriebe an Zweigen mit der Blatt-Farbklasse Grün bei allen anderen Bäumen weniger Blätter hatten. In den Bäumen D und H hatten die Johannistriebe an Zweigen mit der Blatt-Farbklasse Gelb deutlich weniger Blätter als Johannistriebe der Blatt-Farbklassen Grün und Gelbgrün (mit statistisch hoch signifikantem Unterschied zwischen den Zweigen mit den Blatt-Farbklassen Grün und Gelb bei Baum D).

Der Intensivmessbaum D produzierte an Zweigen mit der Blatt-Farbklasse Gelb mehr Johannistriebe als die Zweige der anderen Baum/Blatt-Farbklassen, jedoch waren diese Triebe kürzer und trugen weniger Blätter.

Tab. 14: The length of the second-flush twigs: Test on significant differences between the leaf colour classes green, yellowish and yellow in tree D and H , respectively (n=6)

Comparison of leaf colours	Tree D	Tree H
green : yellowish	p<0.05	n.s.
green : yellow	p<0.01	p<0.05
yellowish : yellow	n.s.	n.s.

statistical tests: Kruskal Wallis with Dunn´s post-hoc test; n.s. = not significant

4.6.4 Stamm-Dickenwachstum im Jahresgang 1998 und 1999

In den Jahren 1998 und 1999 zeigten die Stämme der Bäume, die nur grünes Laub hatten (Bäume A, B, C und E) ein stärkeres sekundäres Dickenwachstum als Bäume, die partiell vergilbtes Laub hatten (Bäume D und H; **Fig. 76**). Dabei spielte die Kraft´sche Klasse, die die soziale Stellung beschreibt, innerhalb des Kollektivs eine untergeordneter Rolle. Das Dickenwachstum setzte kurz vor dem Laubaustrieb ein, verlangsamte sich über den Sommer und setzte gegen August erneut ein, bevor das Dickenwachstum zum Winter hin zum Erliegen kam.

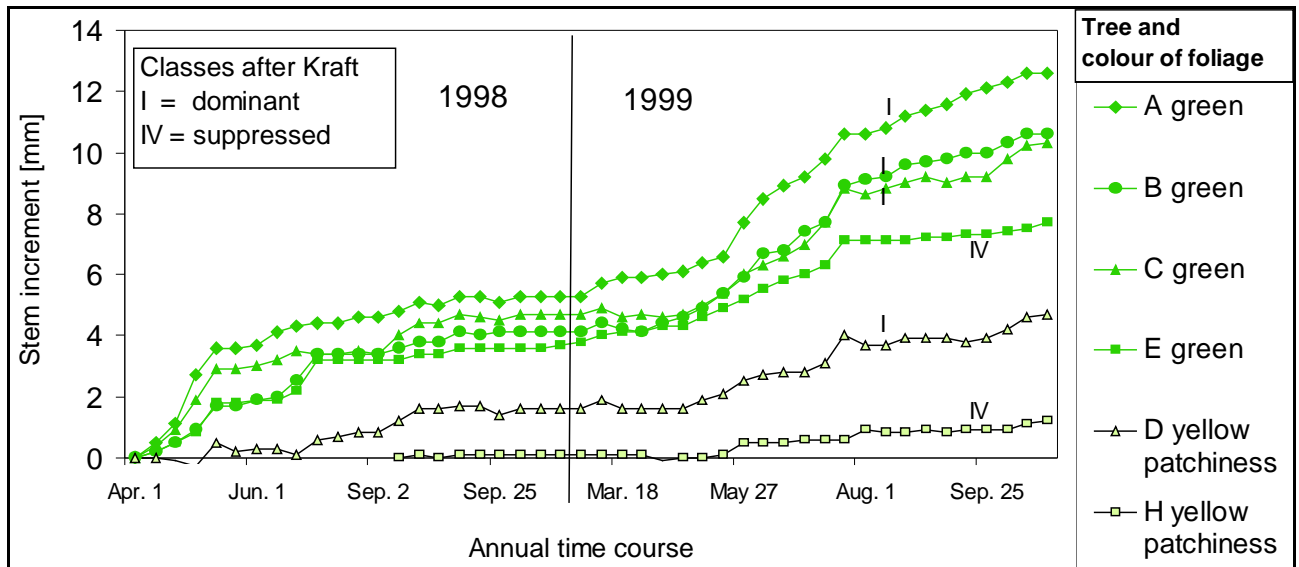


Fig. 76 Time course of radial growth at 1.3 m height during the growing seasons of 1998 and 1999. Each line represents one tree individual, solid signs giving trees with only green and open signs those with partially yellow foliage (I and IV are social classes after Kraft, in this case applied to trees at the edge of the stand: I=1st class (dominant) and IV=4rd class (suppressed))

4.6.5 Dickenzuwachs an Stamm und Ästen von Baum D

Am Intensivmessbaum D wurden Jahrringuntersuchungen am Stamm (vgl. Kap. 4.7.1) und an zwei Ästen durchgeführt, an denen auch der Xylemfluss bestimmt wurde. Ein Ast hatte die Laub-Farbklasse Grün und der andere die Laub-Farbklasse Gelb. Jeweils von den letzten 20 Jahrringen wurden Mittelwerte gebildet, um eine Aussage über den langfristigen Zuwachstrend machen zu können (**Fig. 77**).

Am größten war der durchschnittliche Dickenzuwachs am Stamm, gefolgt von dem des Astes mit der Blatt-Farbklasse Grün. Am geringsten fiel der durchschnittliche jährliche Dickenzuwachs des Astes mit der Blatt-Farbklasse Gelb aus.

Beim Stamm war der durchschnittliche Dickenzuwachs für die Expositionen Westen, Norden und Osten beim Früh- und Spätholz vergleichbar hoch, während im Süden das Frühholz stärker und das Spätholz schwächer zuwuchs. In der Krone zweigte nach Süden ein Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb ab, von dem möglicherweise nicht viele Assimilate in den Stamm transportiert wurden (zu der Laubverteilung nach Expositionen siehe Kap. 4.1.4). Bei den beiden Ästen zeigte der Dickenzuwachs sowohl beim Früh- als auch beim Spätholz keine signifikanten Unterschiede zwischen den Himmelsrichtungen. Daher wurde im folgenden der Dickenzuwachs der letzten 20 Jahre je Achse über alle untersuchten Himmelsrichtungen gepoolt. Beim Ast der Blatt-Farbklasse Gelb betrug der Dickenzuwachs ca. 30% beim Frühholz und ca. 20% des Spätholzes im Vergleich zum Stamm, und die Unterschiede waren jeweils statistisch höchst signifikant.

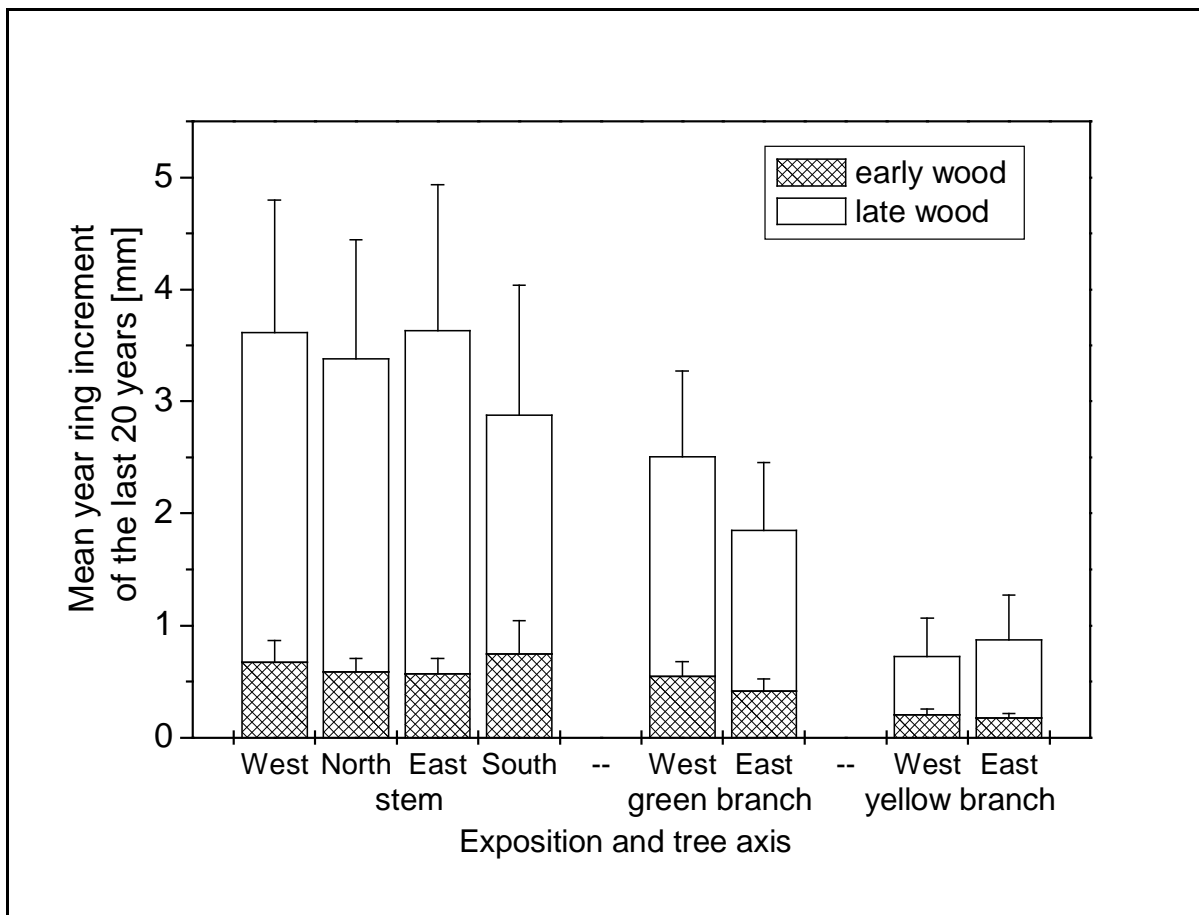


Fig. 77 Mean increment of annual ring growth of the stem of tree D during the last 20 years (with expositions West, North, East and South) and of two branches with green or yellow foliage , respectively (with expositions West and East)

Der Dickenzuwachs des Spätholzes vom Ast mit der Blatt-Farbklasse Grün betrug 65 % von dem des Stammes. Der Unterschied war statistisch hoch signifikant. Dagegen war der Dickenzuwachs vom Ast mit der Blatt-Farbklasse Grün gegenüber dem Stamm beim Frühholz kaum verringert. Zwischen den Ästen der Blatt-Farbklassen Grün und Gelb war der Dickenzuwachs von Früh- und Spätholz jeweils höchst signifikant verschieden.

4.7 Dendrochronologische Analyse

4.7.1 Jahrringanalysen von Eichen

In **Fig. 78A** ist die Kurvenschar von Jahrringmessungen von den Untersuchungsbäumen abgebildet. Die Bäume, die während des Untersuchungszeitraums (1998 bis 2000) vergilbtes Laub zeigten, wurden in den Graphiken über die gesamte Zeitachse durch breite, graue Linien gekennzeichnet, obwohl von der Eichenvergilbung in der

Erlau erst seit 1980 berichtet wurde im nachfolgenden werden diese Eichen als „im Untersuchungszeitraum partiell vergilbt“ bezeichnet.

Bemerkenswert ist, dass die ausschließlich grün belaubten Bäume in ihrem Zuwachsverhalten zum Teil über lange Zeiträume hinweg von den im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen deutlich zu unterscheiden waren.

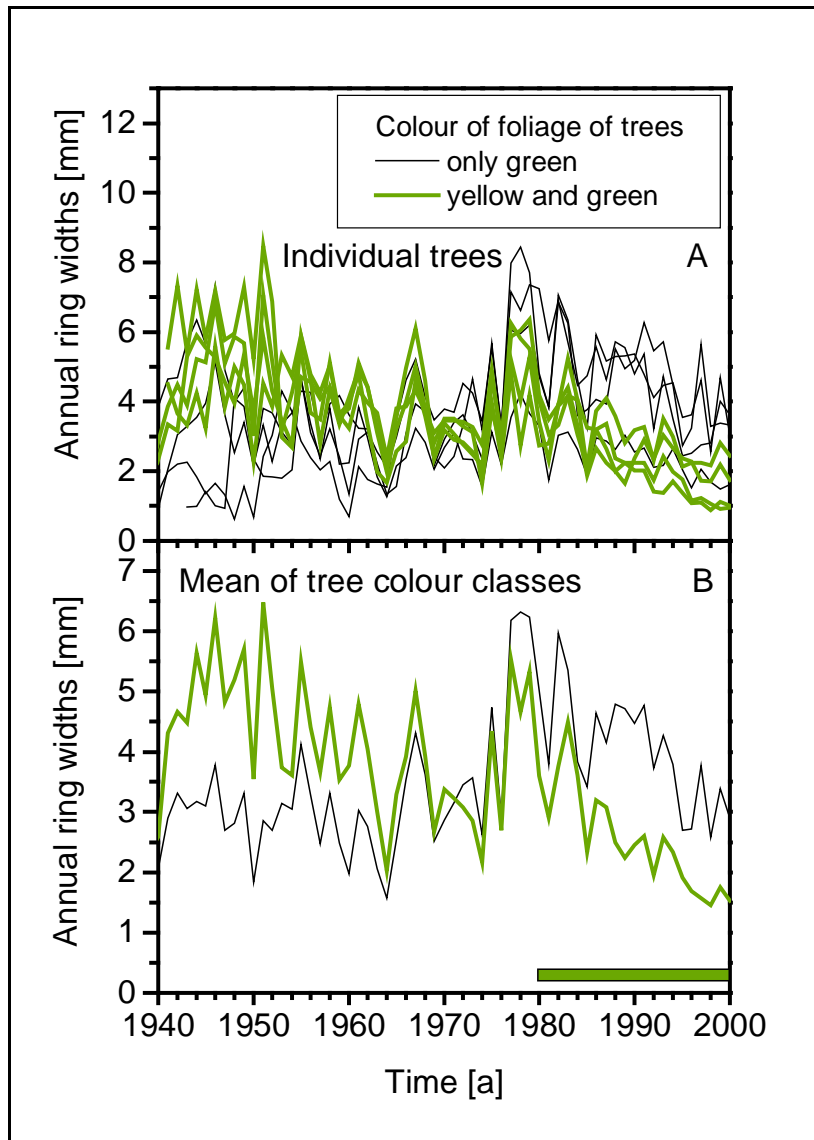


Fig. 78 Annual stem increment in ring width of oak trees with green foliage only or trees carrying both yellow and green patches of leaves: (A) each line represents one tree individual (being the mean of four tree lines (of North, East, South and West); the beginning of the bar coincides with the first reports of leaf yellowing in the stand), (B) mean annual increment per group of trees (n=4 trees each group)

Die Jahrringbreiten der Baumindividuen mit grünem und im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub wurden jeweils zusammengefasst **Fig. 78B**. Das Alter der Bäume lag nach Zählung der Jahrringe zwischen 64 und 88 Jahren und war zwischen den Bäumen mit grünem und im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub gleichmäßig verteilt (vgl. Tab. 2). Daher wirken sich auf die mittleren Zuwachsverläufe von Bäumen mit grünem und im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub keine (vorstellbaren) unterschiedlichen Alterstrends aus.

Auffällig war das starke Dickenwachstum von

Bäumen mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub in der Zeit von 1940 bis 1972. Doch schon ab 1964 ging der jährliche Dickenzuwachs der Bäume mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub im Mittel zurück und war nunmehr nur unwesentlich stärker als bei Bäumen mit grüner Belaubung. Ab ca. 1973 sank der Dickenzuwachs der im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten

Bäume leicht unter das Niveau der grün belaubten und ab 1977 ließ das Dickenwachstum der Bäume mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub stark nach, gefolgt vom leicht nachlassenden Dickenwachstum grün belaubter Bäume ab 1981. In der Zeit von 1964 bis 1976 war auffällig, dass der jährliche Dickenzuwachs sämtlicher Bäume ähnlich groß war (Fig. 78A). Der starke Anstieg des Dickenwachstums im Jahre 1978 ist beachtenswert, ebenso das langfristige Absinken ab 1983.

Im folgenden wird das Zuwachsverhalten in Beziehung mit der jährlichen Niederschlagssumme, dem mittleren Grundwasserstand und dem Auftreten von strengen Wintern (mit außergewöhnlich tiefem Frost, Spätfrösten und starken Temperaturschwankungen, pers. Mittlg. ELLING) untersucht. Es wird darauf hingewiesen, dass die Beziehungen zwischen den Klimaparametern und dem Zuwachsverhalten aufgrund von qualitativen Übereinstimmungen aufgestellt wurden, so dass die Klimaparameter nicht zwangsläufig die Ursache der Zuwachsveränderung wiedergeben.

Obwohl die Zuwachsraten von Bäumen mit grünem bzw. im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub auf unterschiedlichem Niveau lagen, verhielten sich die Schwankungen des Zuwachses ähnlich. Daher wird nachfolgend der Dickenzuwachs aller Untersuchungsbäume mittels einer Gesamtmittelkurve untersucht.

In Jahren mit wenig Niederschlag oder niedrigem Grundwasserstand war der Dickenzuwachs oft auch im Folgejahr erniedrigt (**Fig. 79A,B**). Innerhalb des Zeitraumes von 1940 bis 2000 stieg die jährliche Niederschlagssumme annähernd beständig an. Dagegen sank der Grundwasserspiegel 1959 rasch auf ein tieferes Niveau ab, möglicherweise aufgrund des Niedrigwasserstandes der Isar (vgl. Fig. 4). Auch in den nachfolgenden Jahren schwankten die Grundwasserstände im mehrjährigen Wechsel. So war der Wasserspiegel 1963/64 und 1972/73 sehr hoch, während er 1965/66, 1974/75, 1978/79 und 1987/88 sehr niedrig war. Der Zuwachs reagierte stark auf den wechselnden Grundwasserstand. Insbesondere im Jahre 1964 ging der Dickenzuwachs bei allen Bäumen stark zurück in Übereinstimmung mit dem tiefen Grundwasserstand, schwachen Niederschlägen und möglicherweise auch in Folge des strengen Winters von 1962/63 (vgl. Fig. 78A). Trotz der starken Grundwasserschwankungen erholte sich der Dickenzuwachs im darauf folgenden Jahr wieder. In den Jahren 1964 bis 1976 wurden die Unterschiede im Dickenzuwachs zwischen Bäumen mit grünem und im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub geringer. Gleichzeitig reagierten die Zuwachskurven aller Bäume

relativ ähnlich, was ein Hinweis auf einen gleichmäßig auf die Bäume wirkenden Stressauslöser, beispielsweise ein schwankender Grundwasserstand, sein kann.

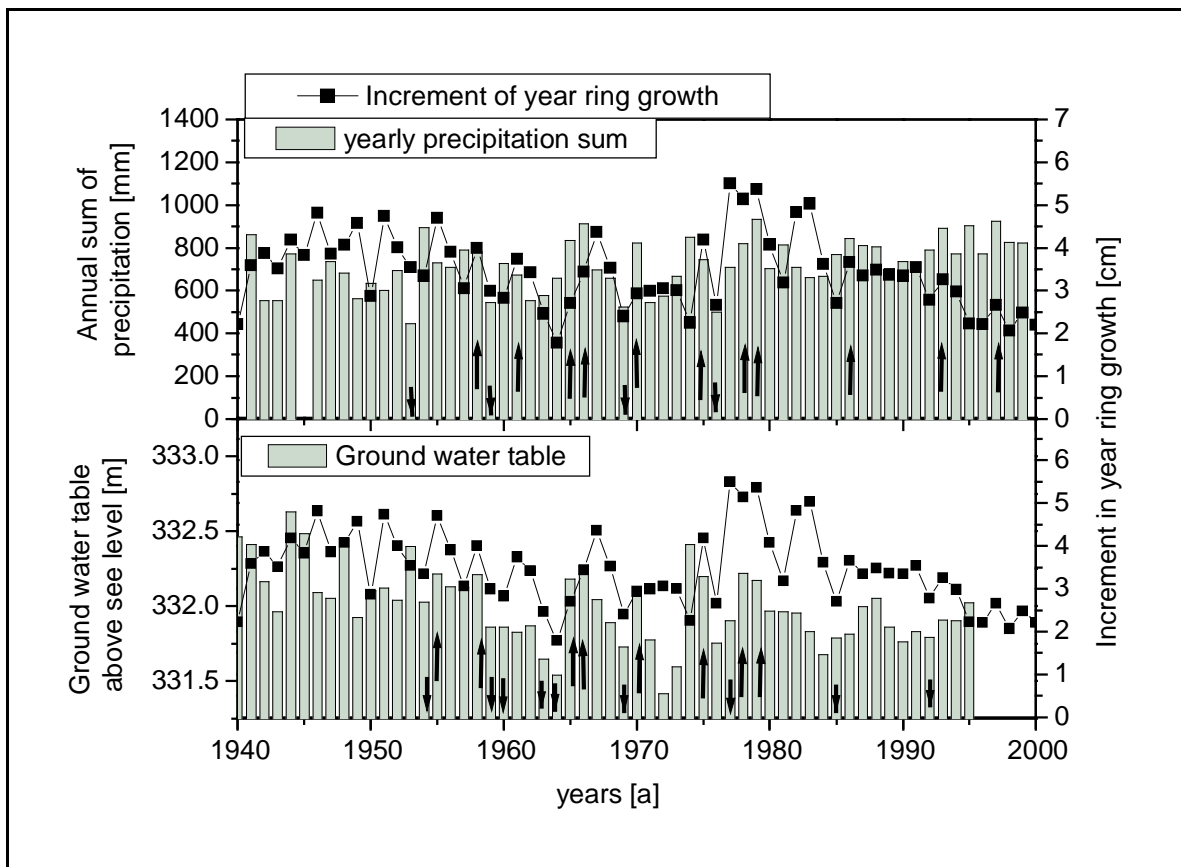


Fig. 79 Mean annual stem increment of all study trees and (A) precipitation sums of the years and (B) ground water level (study trees n=8, arrows indicate potential relationships between meteorological factors and annual ring growth made by qualitative correspondence: arrows upwards show positive and arrows downwards show negative potential relationships, respectively)

Nach dem erneuten langjährigen Anstieg des Grundwasserstandes ab 1974 nahm der Dickenzuwachs die höchsten Werte in den Jahren 1977 bis 1979 an. Möglicherweise besteht ein Zusammenhang zwischen der starken Zunahme des Dickenzuwachses und der Umstellung der Landwirtschaft im Untersuchungsgebiet von der Grünlandnutzung zum Ackerbau in der Zeit von 1960 bis 1975 (pers. Mittlg. HOFMEISTER). Im Jahr 1984 sank der Dickenzuwachs, möglicherweise wegen des strengen Winters 1984/85. Danach erholte sich der Zuwachs in den nächsten zwei Jahren und sank erst nach dem strengen Winter 1986/87 ab. Seitdem geht der Dickenzuwachs beständig bis zum Jahr 2000 zurück. Obwohl die Bäume, die im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtes Laub hatten, in der Zeit der heftigen Grundwasserschwankung hinsichtlich des Jahrringwachstums von Bäumen mit grünem Laub nicht unterscheidbar waren, wuchsen sie beim erneuten Anstieg des Grundwassers nicht so stark zu wie die grün belaubten Bäume.

Der Zuwachs des Frühholzes (**Fig. 80A**) von im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen war im Zeitraum von 1940 bis 1970 meist höher als von Bäumen mit grünem Laub. Doch ab 1968 wuchs das Frühholz von Bäumen mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub beständig geringer zu als von Bäumen mit grünem Laub.

Ab 1977 stagnierte das Wachstum des Spätholzes von Bäumen mit grünem Laub, während Bäume mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub zunehmend geringere Zuwächse des Frühholzes hatten (**Fig. 80B**).

Der jährliche Flächenzuwachs des Frühholzes, ließ bei im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen erst 1973 nach (**Fig. 80C**). Wie sich aus Fig. 78B ergibt, liegt die Ursache möglicherweise in den physiologischen Folgen des plötzlich erniedrigten Grundwasserstandes.

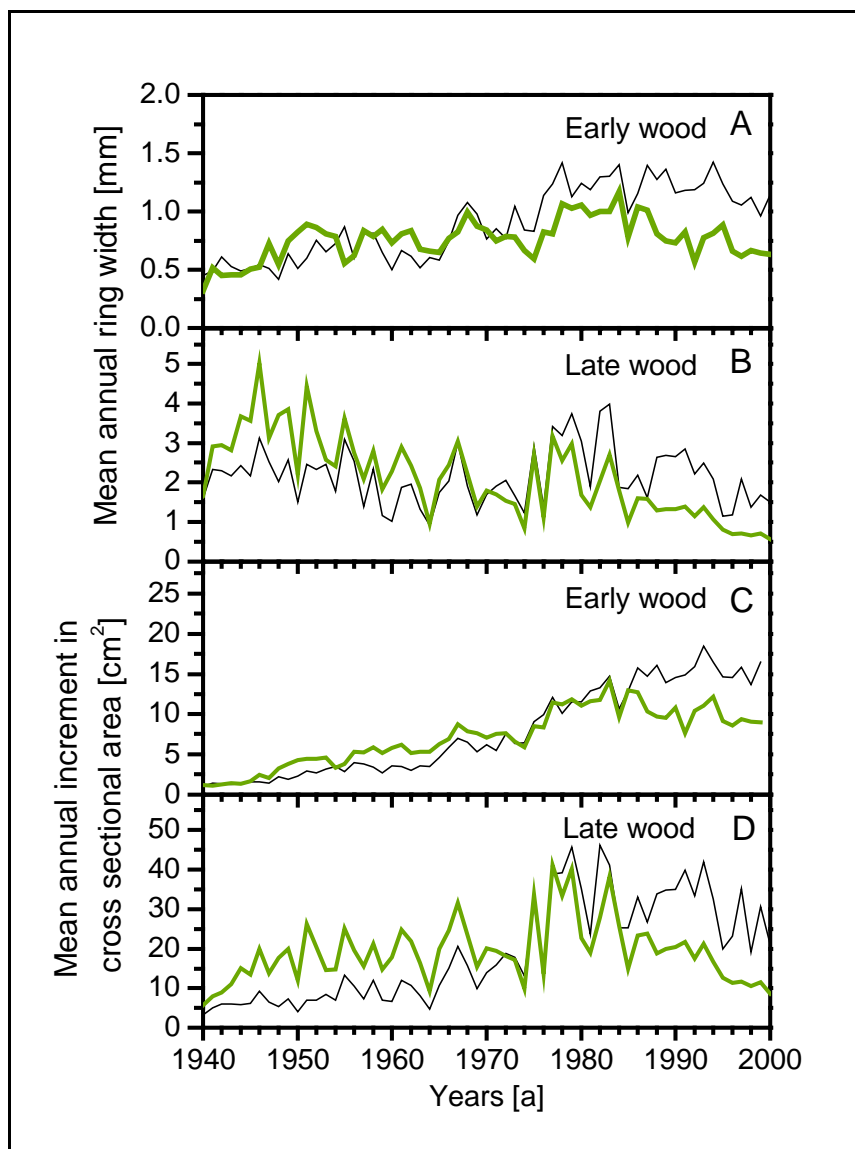


Fig. 80 Mean annual increment of oak tree (A) early wood and (B) late wood. Mean annual increment in cross-sectional area of (C) early wood and (D) late wood (arrangement as in Fig. 78)

Der Unterschied im Wachstum zwischen grün belaubten und im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen ist seit 1984 bei der Frühholzfläche besonders ausgeprägt. Wenn die Frühholzfläche mit der Gesamtfläche des Laubes in Beziehung gesetzt wird (vgl. ROGERS & HINCKLEY 1979), lässt sich im Laufe der Jahre eine Steigerung der Laubfläche in Folge des Wachstums des ganzen Baumes aus der Kurve ablesen.

Dementsprechend verringerte sich ab 1985 die Laubfläche bei Bäumen mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub, während das Wachstum der Laubfläche bei grün belaubten Bäumen über den Zeitraum von 1986 bis 2000 stagnierte.

Die Unterschiede zwischen grün belaubten und im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen waren in der jährlich gebildeten Spätholzfläche noch ausgeprägter als beim jährlichen Flächenzuwachs des Frühholzes (**Fig. 80D**). Das Spätholz wird angelegt, nachdem die Blätter ausgetrieben sind (BRAUN 1983). Daher ist die Breite des Spätholzes Ausdruck des saisonalen Kohlenstoffgewinns des Baumes. Bereits ab 1978 war der jährliche Flächenzuwachs des Spätholzes bei grün belaubten Bäumen bis auf das Jahr 1984 stets größer als bei im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen. Im langjährigen Vergleich blieb die jährlich gebildete Spätholzfläche von im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen von 1940 bis 1993 (mit Ausnahme des gesteigerten Wachstums im Zeitraum von 1977 bis 1983) gleich und sank ab 1992 ab. Die grün belaubten Bäume zeigten nach einer stagnativen Phase, die bis zur Mitte der 1960er Jahre dauerte, ein erhöhtes jährliches Wachstum der Spätholzfläche. Seit 1993 geht die jährlich gebildete Spätholzfläche auch bei grün belaubten Bäumen zurück.

4.7.2 Jahrringuntersuchung von Fichten als Vergleich zu den Eichen

An vier Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.), die in ca. 15 bis 30 m Abstand zu den Eichen E, F und H wuchsen, wurden Jahrringuntersuchungen durchgeführt, um insbesondere in den Jahren 1959 bis 1980 einen Vergleich zu den in dieser Zeit auffälligen Dickenzuwachs der Eichen zu erhalten (vgl. Fig. 78).

In der Jahrringmittelkurve der Fichten war ein gleichmäßig ansteigendes Dickenwachstum von 1880 bis etwa 1935 zu sehen (**Fig. 81**). Ab 1936 ließ das Wachstum erst langsam nach, und fiel im Jahre 1948 stark ab, ohne dass ein Zusammenhang mit Grundwasserstand, Niederschlag noch mit strengen Wintern zu erkennen war (vgl. Fig. 78A,B). Darauf hin erholte sich das Jahrringwachstum nach und nach und erreichte 1957 einen Höchstwert. Im Jahre 1964 fiel das Jahrringwachstum erneut stark ab, dieses Mal möglicherweise aufgrund des trockenen Sommers und des tiefen Grundwasserstandes (vgl. Fig. 78A,B). Seitdem nahm das Dickenwachstum in der Tendenz stetig zu und erreichte 1997 den bisher höchsten Wert.

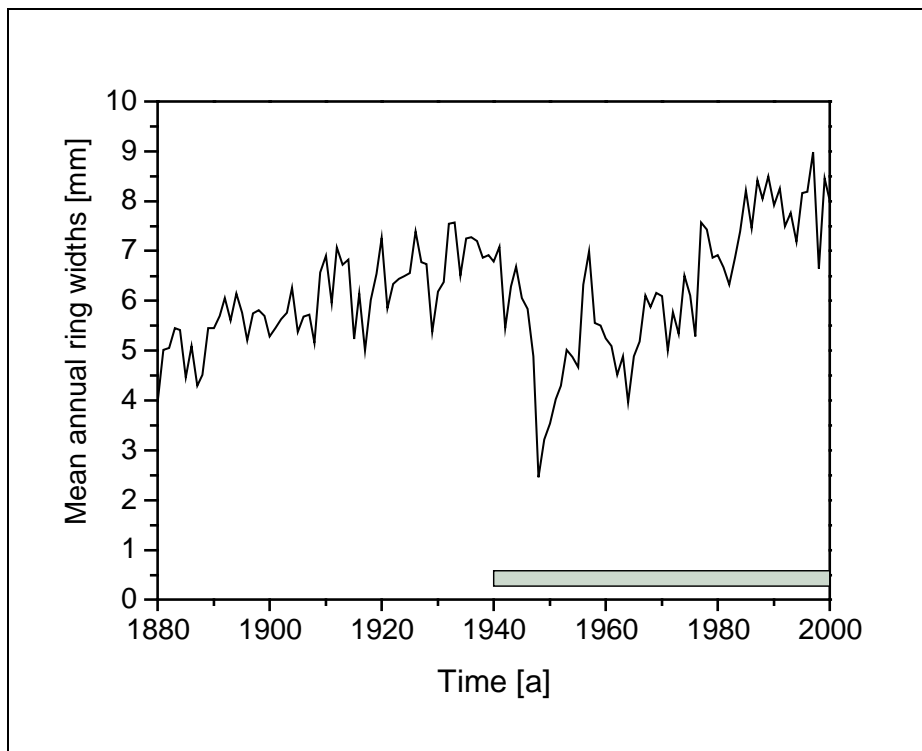


Fig. 81 Mean annual ring width of predominantly healthy spruce trees (*Picea abies* (L.) Karst.) at the experimental site from the year 1880 through 2000 (n=4, grey bar indicates time period of annual ring measurement made on oaks, compare Fig. 78)

Der Jahrringzuwachs der Fichten verhielt sich über große Zeiträume anders als bei den Eichen. Lediglich im Trockenjahr war 1964 ein nachlassendes Dickenwachstum (wie auch bei den Eichen) zu verzeichnen.

4.7.3 Verhältnis der stabilen Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$)

Aus der Cellulose von Stämmen der Untersuchungsbäume wurde das Verhältnis der stabilen Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$) ermittelt. Die Mittelwerte von $\delta^{13}\text{C}$ in Bäumen mit grünem Laub waren im Zeitraum von 1973 bis 1997 fast konstant (**Fig. 82A**). Ab 1997 fiel $\delta^{13}\text{C}$ unregelmäßig um ca. 0,85 ‰ ab. Bei im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen lagen die Mittelwerte von $\delta^{13}\text{C}$ von 1973 bis 1987 auf einem relativ konstantem Niveau, allerdings um -0,48 bis -0,76 ‰ niedriger als bei grün belaubten Bäumen, und schon ab 1987 fiel $\delta^{13}\text{C}$ relativ gleichbleibend mit den Jahren ab. Dadurch erniedrigte sich $\delta^{13}\text{C}$ von im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen im Vergleich mit grün belaubten Bäumen um -0,51 bis -1,37 ‰. Trotz der großen Unterschiede sind nur die Wertepaare in den Jahren 1993-97 und 1999 statistisch signifikant verschieden.

In der Berechnung von c_i wird der Anstieg der CO_2 -Konzentration in der Umgebungsluft mit einbezogen (**Fig. 82B**).

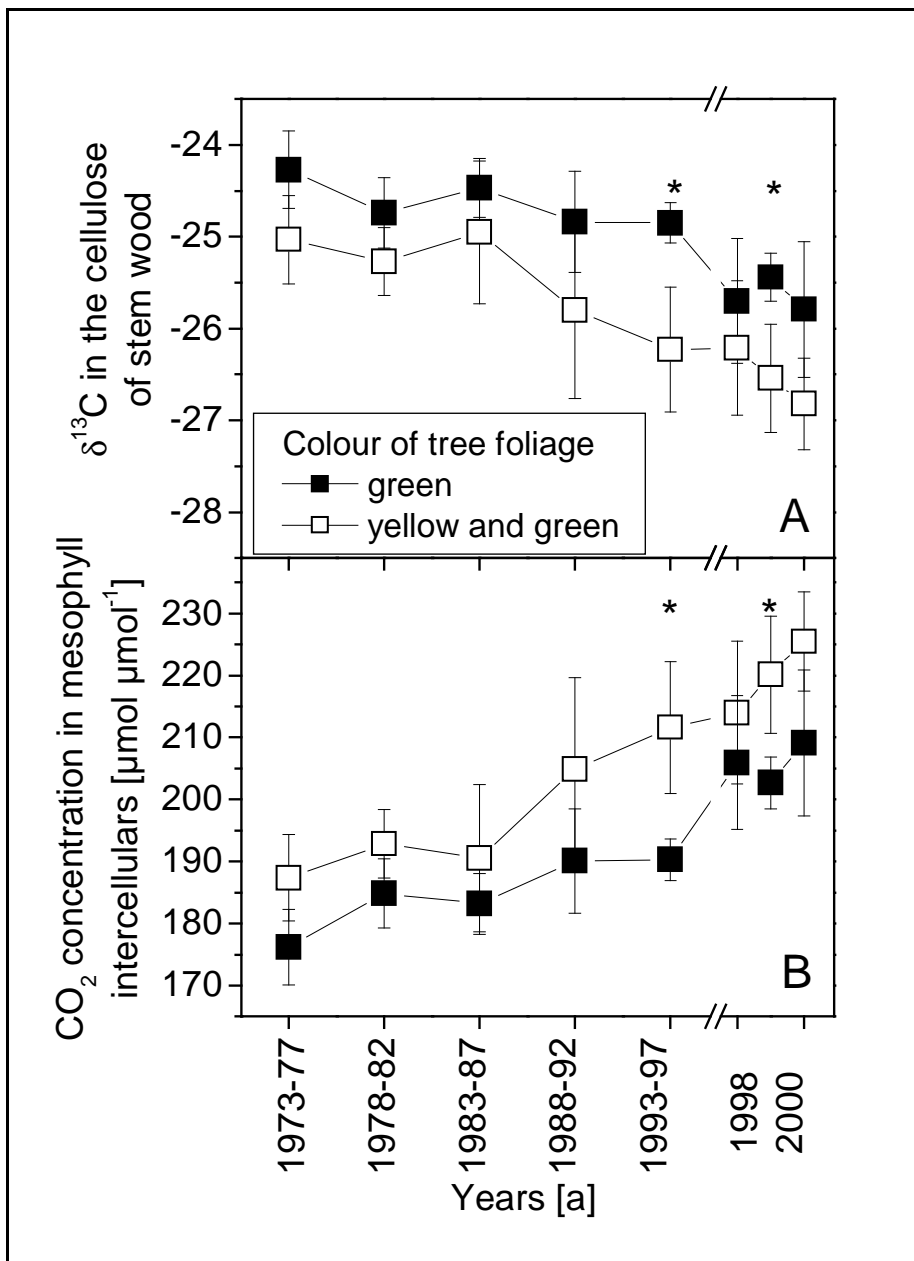


Fig. 82 (A) $\delta^{13}\text{C}$ in the cellulose of stem wood between 1973 though 2000. For 1973 though 1997, the neighbouring rings in a core were pooled by groups of five years, whereas the rings from 1998 to 2000 were analysed on an individual basis; (B) CO_2 -concentration in the mesophyll intercellulars, calculated from the ambient CO_2 -concentration and the values of (A); (n=5 for trees with green and yellow patchy foliage, respectively; data points and bars represent means and two-sided standard deviations, respectively, asterisks indicate significant differences ($p < 0.05$ by means of t-test) between trees with green and partially yellow foliage)

Es fällt auf, dass die ausschließlich grün belaubten Bäume bereits von 1973 bis 1997 ein leicht ansteigendes c_i hatten, und seit 1997 steigt c_i stark an. Bei Bäumen mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub war ebenfalls von 1973 bis 1987 nur ein leichter Anstieg von c_i zu erkennen, seit 1987 steigen die Werte kontinuierlich stark an. So lag c_i 1973 bei ausschließlich grün belaubten bzw. bei im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen bei 176 bzw. bei 187 $\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$, während c_i im Jahre 2000 bei grün belaubten bzw. bei im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen bei 209 bzw. bei 225 $\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$ lag (zum Vergleich der c_i -Werte, die aus Gaswechseluntersuchungen bei Umgebungsbedingungen erhalten wurden, siehe Kap. 4.4.8).

Bei Übertragung der Ergebnisse aus den Gaswechseluntersuchungen auf die $\delta^{13}\text{C}$ -Analyse bedeutet eine Erhöhung von c_i eine Erniedrigung von WUE, da gefunden

wurde, dass in Blättern der Farbklasse Gelb sich die Assimilation erniedrigt, während die Transpiration gleich blieb (Kap. 4.4.7). Demnach verringerte sich WUE in grün belaubten Bäumen ab 1997 zögerlich, während WUE in Bäumen, die im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten waren, bereits ab 1987 beständig abnahm. In Kap. 5.9.2 wird diskutiert, welche Folgen sich aus Dickenwachstum und WUE in Bäumen mit der Blatt-Farbklasse Gelb ableiten lassen.

5 DISKUSSION

Während der Bearbeitung des Projekts PATHOAK stellte sich in Zusammenarbeit mit JUNG et al. heraus, dass an den meisten Untersuchungsbäumen in der Erlau eine *Phytophthora*-Infektion an den Wurzeln nachgewiesen werden konnte und, dass der daraus resultierende Feinwurzelschaden bei allen Eichen etwa gleich groß war (vgl. JUNG et al. 2000). Wie auch bei Studien zur Wirkung von Luftschadstoffen auf Wälder, konnten in der vorliegenden Untersuchung keine unbeeinflussten Kontrollpflanzen am Standort gefunden werden (vgl. MATYSSEK & INNES 1999).

Aus diesem Grund wurde bei den Eichen in der Erlau die Laubvergilbung als differentialdiagnostisches Merkmal herangezogen. Mit Hilfe der Blatt-Farbklassen Grün, Gelbgrün und Gelb wurden innerhalb der Baumindividuen verschieden gefärbte Blätter und Kronenteile mit ökophysiologischen Methoden verglichen. Auf der Basis dieser Vergleiche wurde die zentrale Hypothese überprüft, dass sich die Feinwurzelschädigung, die auf eine Infektion mit *Phytophthora* zurückgeführt wird, schädigend auf die oberirdischen Organe auswirkt. Im folgenden werden die Teilhypothesen (aus Kap. 2) wieder aufgegriffen und als teilweise aufeinander aufbauende Forschungsfragen formuliert, um die Ursachen der Eichenvergilbung und die sich daraus ergebenden Auswirkungen auf ökophysiologische Prozesse aufzuzeigen.

5.1 Entsteht die Laubvergilbung durch Nährstoffmangel?

Im folgenden werden die bei den Eichen in der Erlau gefundenen Nährstoffkonzentrationen mit Literaturangaben von Eichenbäumen verglichen. Aufgrund der vielfältigen, den Nährstoffanspruch der Pflanzen beeinflussenden Faktoren, werden auch die Phänologie des Blattaustriebs, das Lichtklima, die Mykorrhizierung und die Nährstoffversorgung bei Infektion mit *Phytophthora* mit in die Diskussion einbezogen.

Es wird kontrovers diskutiert, wo die Grenzwerte von ausreichenden bzw. im Mangel befindlichen Nährstoffkonzentrationen festzusetzen sind (BERGMANN 1993, MARSCHNER 1995). Neben der Pflanzenart, wirken sich auch die Jahreszeit, Klima, Boden, Kulturform bzw. Vegetationssoziologie, Alter der Pflanze und andere Faktoren auf den Nährstoffanspruch der Pflanzen aus (BURG 1985, FINCK 1991, MENGEL 1991).

5.1.1 Die Nährstoffversorgung der Untersuchungsbäume

Bei den Eichen im Untersuchungsgebiet „Erlau“ stellte sich bei Mangan, Eisen und Kalium heraus, dass die Nährstoffkonzentrationen unter der Grenze der für Eiche als ausreichend erachteten Konzentrationen lagen (BERGMANN 1993, vgl. LWF 1995). Bei Eisen und Mangan werden die Konzentrationen auch von BURG (1978) und BURG (1982) als im Mangelbereich angesehen. Über die ausreichende Konzentration von Kalium liegen widersprüchliche Angaben vor: demnach kann die in der Erlau gefundene Konzentration auch noch ausreichend sein (LEROY 1968, CZERNEY & FIEDLER 1969, VAN DEN BURG 1981). In der vorliegenden Studie war jedoch weder bei den Konzentrationen von Eisen, Mangan noch Kalium ein Zusammenhang mit den Blatt-Farbklassen zu erkennen. In Norddeutschland dagegen wurde die Eichenvergilbung mit einer verschlechterten Versorgung von Eisen und Mangan erklärt (THOMAS et al. 1998, THOMAS & HARTMANN 1998, THOMAS & BÜTTNER 1998a,b).

In der vorliegenden Studie führte die Behandlung der Blätter mit mangan- und eisenhaltigen Blattdüngern auch nicht zu einer Wiederergrünung gelber Blätter, wie sie von FLEISCHER (1989) festgestellt wurde. Möglicherweise konnte der Blattdünger nicht aufgenommen werden. Ebenfalls spricht gegen Eisenmangel, dass keine erhöhten Phosphatkonzentrationen gefunden wurden (MENGEL & BÜBL 1983 in MENGEL 1991).

Bei den Eichen in der Erlau wurde nur die Konzentration an Gesamt-Eisen in den Blättern untersucht. Daher können keine Aussagen gemacht werden, ob das Eisen in Blättern der Farbklasse Gelb in physiologisch unwirksamen Komplexen vorlag (MENGEL 1991, MARSCHNER 1995).

Die anderen untersuchten Nährstoffe Aluminium, Bor, Calcium, Kupfer, Magnesium, Phosphor, Schwefel, Stickstoff und Zink lagen über dem Mittelwert von sechs bayrischen Eichenstandorten (LWF 1995) sowie über den Grenzen für eine

ausreichende Versorgung nach BERGMANN (1986) und anderen (JARO 1967, CZERNEY & FIEDLER 1969, FIEDLER et al. 1973, BURG 1976, BURG 1978, HÖHNE 1978, BURG 1981, BURG 1982).

In der Farbklasse Gelb bei Baum D lag die Aluminium-Konzentration um das dreifache über dem Durchschnitt, jedoch noch unterhalb kritischer Werte (ROUT et al. 2001).

Obwohl kein direkter Zusammenhang zwischen der Eichenvergilbung und den Nährstoffen besteht, scheint ein Mangel an Mangan und Eisen nichtsdestotrotz die Voraussetzung für die Vergilbung zu sein. Es wurde nämlich gefunden, dass neben den untersuchten Eichen nur solche Bäume die typischen Vergilbungen zeigten, die auf Böden mit potentiell schlechter Pflanzenverfügbarkeit von Mangan und Eisen wuchsen (JUNG et al. 2000).

Auch bei der Chlorose der Fichte scheint ein Zusammenhang der Verfärbung mit schlechter Nährstoffverfügbarkeit auf kalkhaltigen Böden zu bestehen: So wurde bei der Fichte (*Picea abies*) in den Kalkalpen seit vielen Jahren die sogenannte Kalkchlorose beobachtet, eine auffällige Verstärkung dieser Vergilbung aber fand Anfang der 1980er Jahre statt (REHFUESS 1983). Zwar konnte ein Mangel von Kalium und Mangan bei dieser Erkrankung festgestellt werden (BOSCH 1986), jedoch wurde im Substrat gegenüber den früher ermittelten Werten von ZECH (1968) und KREUTZER (1970, beide zitiert in BOSCH 1986) keine Abnahme der Nährstoffkonzentration nachgewiesen. Ob auch bei Fichten ein Wurzelpathogen (Mit-)Auslöser der Vergilbung ist, ist Gegenstand laufender Studien (vgl. NECHWATAL 2000).

Es wird zusammengefasst, dass die Blattspiegelwerte der Nährstoffe weder erkennen lassen, dass die Blätter der Farbklasse Gelb einen höheren Nährstoffmangel hatten als die der Farbklasse Grün, noch dass in Bäumen mit partiell vergilbtem Laub weniger hohe Nährstoffkonzentrationen gefunden wurden als in Bäumen mit grünem Laub.

5.1.2 Phänologie der Blätter

Wenn die über den Winter gespeicherten Nährstoffe während der Blattentfaltung in kurzer Zeit auf das neugebildete Laub verteilt werden, kann eine Verdünnung stattfinden (MENGEL 1991). Daher können bei laubabwerfenden Bäumen während

der Blattentfaltung (oft reversible) Nährstoffmangelsymptome auftreten, welche dann vor allem die jüngsten Blätter betreffen (KAIML 1977, BERGMANN 1993).

In der Erlau wurde in den Jahren 1998 bis 2000 beobachtet, dass während des ersten Austriebs alle Blätter der Bäume von der gleichen hellgrünen Farbe waren. Die Blattentfaltung erfolgte bei den Baumindividuen innerhalb von drei bis vier Tagen, und bis zum Johannistrieb wurden keine neuen Blätter gebildet. Die unterschiedlichen Blatt-Farbklassen Grün und Gelbgrün begannen sich erst 10 bis 14 Tage nach Beendigung des Austriebs herauszubilden, während die Farbklasse Gelb erst nach einem Monat von der Farbklasse Gelbgrün zu unterscheiden war. Diese Beobachtung wird als weiteres Indiz gewertet, dass die Laubvergilbung nicht (oder nicht allein) durch einen Mangel an Nährstoffen ausgelöst wird.

Bei den Eichen in der Erlau war die Chlorophyllkonzentration in Blättern der Farbklasse Grün von Bäumen, die auch Blätter der Farbklasse Gelb hatten, geringer als in Bäumen mit grünem Laub. Daher scheint die ganze Krone von Bäumen, die auch die Blatt-Farbklasse Gelb tragen, geschädigt zu sein.

5.1.3 Lichtgenuss und Vergilbung

Bei den Eichen in der Erlau waren die Äste mit Blättern der Farbklasse Gelb oder Gelbgrün meist lichtexponierter als Äste mit der Blatt-Farbklasse Grün. Darüber hinaus wurde beobachtet, dass die Laub-Farbklasse Gelb ausschließlich in nach Süden exponierten Teilen der Sonnenkrone auftrat.

Es wurde beschrieben, dass der Einfluss von Starklicht Mangelsymptome von Mangan und Eisen verstärkt (POLLE et al. 1992 bzw. BERGMANN 1993), was auch in Norddeutschland bei schlechter Pflanzenverfügbarkeit dieser Nährstoffe zu Vergilbungserscheinungen, insbesondere an Waldrändern führt (THOMAS et al. 1998).

Die Beobachtung einer lichtabhängigen Vergilbung spricht dafür, dass das Zusammentreffen von Eisen- und Manganmangel zusammen mit hohem Lichtgenuss die Vergilbung des Laubes fördert (der Zusammenhang von Vergilbung und Photoinhibition wird in Kap. 5.5 diskutiert).

5.1.4 Einfluss der Mykorrhizierung auf die Blattspiegelwerte

Eichen sind obligat auf die Symbiose mit Ecto-Mykorrhiza-Pilzen angewiesen (SMITH & READ 1997). Bei den Eichen in der Erlau waren die verbliebenen Feinwurzeln an Bäumen mit partiell vergilbtem Laub tendenziell weniger dicht mykorrhiziert als an Bäumen mit ausschließlich grünem Laub (BLASCHKE pers.

Mittlg.). Ein Zusammenhang zwischen der Mykorrhizierung und dem Feinwurzelverlust konnte hier jedoch nicht gefunden werden, wie auch nicht an einem Standort mit vergilbten Eichen in Dinkelsbühl auf Podsol-Braunerde (VINCENT 1990). Dagegen war auf Braunerde mit einem pH von sechs bis sieben zwischen 50 bis 55 jährigen *Quercus robur* mit unterschiedlichen Kronenverlichtungen auch der Grad der Mykorrhizierung verschieden (CAUSIN et al. 1996).

VINCENT (1990) fand dagegen eine unterschiedliche Häufigkeit von zwei Mykorrhiza-Morphotypen an Feinwurzeln grün belaubter und partiell vergilbter Eichen. Auch in zwei österreichischen Eichenstandorten wurde bei *Q. robur* und *Q. petraea* eine starke Korrelation zwischen Kronenverlichtung und Vorhandensein von bestimmten Mykorrhiza-Morphotypen gefunden (KOVACS et al. 2000). Vermutlich sind die Morphotypen, die an Bäumen mit hoher Kronenverlichtung gefunden wurden, weniger effektiv in der Aufnahme von Nährstoffen und Wasser, als Morphotypen, die an stärker belaubten Bäumen vorgefunden wurden (KOVACS et al. 2000, vgl. BLASCHKE 1986). Beispielsweise können bestimmte Mykorrhiza-Pilze Fe^{3+} -Komplexe bilden, so dass Eisen auch in alkalischen Böden noch relativ leicht pflanzenverfügbar ist (MENGEL 1991).

In zahlreichen Arbeiten wurde gezeigt, dass mykorrhizierte Wurzeln weniger leicht von Pathogenen befallen werden als Wurzeln, die frei oder nur schwach von Mykorrhiza-Pilzen besetzt sind (MARX 1969, MARX 1973, PFLEGER & LINDERMAN 1994, CAUSIN et al. 1996).

Am Standort nimmt die Neuinfektion von wachsenden Wurzeln jedoch je nach den Phasen im Lebenszyklus der Mykorrhiza-Pilze unterschiedlich viel Zeit in Anspruch (SMITH & READ 1997). Beim Zusammentreffen von Ruhestadien der Mykorrhiza-Pilze und aktiven Diasporen von *Phytophthora* kann sich daher an wachsenden Wurzeln, die noch nicht mykorrhiziert sind, ein ausreichend großes Inokulum von *Phytophthora* aufbauen, so dass es zum Absterben der Feinwurzeln kommt (BLASCHKE, pers. Mittlg.).

5.1.5 Nährstoffversorgung bei Infektion mit Phytophthora

Wie bereits in Kap. 1.4 dargelegt, werden die Nährstoffkonzentrationen in Blättern von Avokado-Sämlingen durch die Infektion mit *Phytophthora cinnamomi* nur wenig beeinflusst (LABANAUSKAS et al. 1976). Auch in der vorliegenden Untersuchung konnte zwischen Blättern der Farbklassen Grün und Gelb kein Unterschied in Konzentrationen der Nährstoffe gefunden werden. Jedoch bestand bei allen Untersuchungsbäumen ein relativ starker Feinwurzelschaden von 50 bis 85 %, so

dass nicht ausgeschlossen werden kann, dass für alle Bäume bereits die Nährstoffkonzentrationen gegenüber einer (hypothetischen) nicht-beeinträchtigten Kontrolle vermindert waren.

Die Forschungsfrage, ob die Vergilbung auf Nährstoffmangel zurückzuführen ist, wird wie folgt beantwortet: Es konnte zwar keine direkte Beziehung zwischen Vergilbung und Nährstoffkonzentrationen gefunden werden – im Zusammenhang mit einem erhöhten Lichtgenuss an Zweigen mit vergilbten Blättern und einer geringeren Mykorrhizierung des Wurzelsystems von partiell vergilbten Bäumen – jedoch scheint die insgesamt schwache Nährstoffversorgung von Eisen und Mangan die Vergilbung (mit-)auszulösen.

Im nachfolgenden Kapitel wird diskutiert, inwiefern die nachgewiesene Wurzelschädigung und die geringere Mykorrhizierung sich auf die Wasserversorgung in partiell vergilbten Bäumen und speziell in Blättern und Ästen mit der Laub-Farbklasse Gelb auswirken.

5.2 Wird die Wasserversorgung durch Wurzelschädigung limitiert?

5.2.1 Ausgangssituation Wurzelschaden

An allen Eichen in der Erlau wurden starke Feinwurzelverluste in einer Bodentiefe von 0 bis 40 cm festgestellt. Nach Untersuchungen von VINCENT (1990) an Sturmwürfen von Eiche waren in der Erlau auch in tieferen Bodenschichten die Feinwurzeln von starken Verlusten betroffen.

Oft wurde gezeigt, dass ein intaktes Wurzelsystem offenbar eine höhere Aufnahmekapazität für Wasser hatte als für die Beibehaltung einer bestimmten Transpirationsrate nötig war (DAWSON & WESTE 1984, MAUREL et al. 2001). Eine Untersuchung an *Q. robur*, *Q. petraea* und *Q. rubra*, die teilweise mit *Collybia fusipes* (Bull. ex Fr.) Quel. infiziert waren, ergab, dass erst bei einem starken Grob-Wurzelverlust von 72 bis 79 % die Krone zurückstarb (MARCAIS & DELATOUR 1996, vgl. MARCAIS et al. 2000). Vergleichbare Befunde sind von Buchensämlingen (FLEISCHMANN et al. 2002) und Alt-Eichen (KRAHL-URBAN 1959) bekannt. Dabei erhöht die Ausbildung von Mykorrhiza die hydraulische Leitfähigkeit in Stamm und Wurzeln bei Bezug auf die Blattfläche (NARDINI et al. 2000, vgl. Kap. 5.1.4).

Vor diesem Hintergrund ist eine deutliche Wasserverknappung erst bei einer massiven Schädigung des Feinwurzelsystems zu erwarten, wie sie auch an den Eichen in der Erlau auftritt. Im Gegensatz zu akuten Wurzelerkrankungen, an denen Bäume aufgrund von starkem Wassermangel rasch absterben können (DAWSON & WESTE 1984), handelt es sich bei den Eichen in der Erlau jedoch um eine chronische Erkrankung (BLASCHKE 1994a, JUNG 1996). Es wird davon ausgegangen, dass in den Eichen in der Erlau trotz der starken Wurzelschädigung nur eine moderate Wasserverknappung auftritt (vgl. CAHILL et al. 1986b). Daher wird im folgenden auch kleinen Unterschieden im Wasserhaushalt zwischen den Blatt-Farbklassen eine Bedeutung zugemessen, soweit sie wiederholt gemessen wurden.

5.2.2 Ökophysiologische Reaktionen

5.2.2.1 Blatt-Wasserpotential, Xylemfluss und stomatäre Leitfähigkeit

Bei diversen Holzpflanzen führte die Infektion der Wurzeln mit verschiedenen *Phytophthora*-Arten zu Einschränkungen in der Fernleitung von Xylemwasser (DUNIWAY 1975, DAWSON & WESTE 1984, LUQUE et al. 1999, vgl. ORWALD et al. 2000). Diese Beeinträchtigung könnte auf unterschiedliche Ursachen zurückzuführen sein: Durch die Zerstörung der Feinwurzeln sank die Wasseraufnahmekapazität des Wurzelsystems und/oder die Leitfähigkeit des Xylems verringerte sich (ZENTMYER 1980, DAVISON & TAY 1987, DAWSON & WESTE 1984, PLOETZ & SCHAFFER 1989, McDONALD & CAHILL 1999).

Ausgehend von diesen Vorinformationen wurde in der vorliegenden Studie das Blatt-Wasserpotential untersucht, um zu klären, ob die Eichen in der Erlau unter verringerter Wasseraufnahme und erniedrigtem Wassertransport in die Blätter litten. Es konnte jedoch keine bei allen Bäumen durchgängige Beziehung gefunden werden zwischen dem Wasserpotential vor der Morgendämmerung (predawn) und dem gemessenen Feinwurzelverlust bzw. dem Vergilbungsgrad der Untersuchungsbäume: Während eines Zeitraums mit feuchter Witterung waren die predawn-Wasserpotentiale in allen Blatt-Farbklassen von Bäumen, die auch Blätter der Farbklasse Gelb trugen (Bäume D und H) negativer als in der Blatt-Farbklasse grün belaubter Bäume. Dagegen sank während einer mehrwöchigen Zeitspanne ohne nennenswerten Niederschlag (so dass der Boden Risse zeigte) das predawn-Wasserpotential in den Bäumen D und H im Gegensatz zu dem in den anderen Bäumen nicht stärker ab. Die Werte des predawn-Blatt-Wasserpotentials der Untersuchungsbäume lagen immer weit oberhalb von -2,4 MPa. TYREE et al. (1993)

und TYREE & COCHARD (1996) gehen davon aus, dass erst ab $-2,4$ MPa in den Gefäßen der Eiche Cavitationen zu erwarten sind (vgl. ARANDA et al. 2000).

Im Vergleich mit Literaturangaben (ABRAMS 1990, EPRON et al. 1992, COCHARD et al. 1996, DICKSON & TOMILSON 1996) gab das predawn-Blatt-Wasserpotential bei den Eichen in der Erlau kein Indiz für krankhaft erhöhten baum-internen Trockenstress. Im Gegensatz dazu senkte sich das Blatt-Wasserpotential in Avokado und Eukalyptus in Folge der Feinwurzelschädigung bei der Infektion mit *Phytophthora* stark ab (STERNE et al. 1978, ZENTMYER 1980, DAWSON & WESTE 1984). In den beschriebenen Fällen starben die Pflanzen häufig nach den Untersuchungen ab, so dass die starken Unterschiede im Blatt-Wasserpotential zwischen Behandlung und Kontrolle die Endphase der Erkrankung darstellten, bzw. die Todesursache repräsentierten (vgl. LUQUE et al. 1999).

Während in der vorliegenden Studie das predawn-Blatt-Wasserpotential der einzelnen Untersuchungsbäume stärker von individuellen Eigenschaften der Pflanze (bzw. vom Mikrostandort, vgl. GÖTTLEIN & MANDERSCHIED 1998) abzuhängen schien als von den Blatt-Farbklassen, war das predawn-Wasserpotential innerhalb des partiell vergilbten Baumes D in Blättern der Farbklasse Gelb meist gegenüber denen der Farbklasse Grün erniedrigt. Gleichzeitig war die stomatäre Leitfähigkeit in Blättern der Farbklasse Gelb bei predawn gegenüber Blättern der Farbklasse Grün erhöht, so dass das Wasserpotential bei predawn in Blättern der Farbklasse Gelb anscheinend deshalb erniedrigt war, weil sie mehr transpirierten.

Um zu prüfen, ob in der Blatt-Farbklasse Gelb das Wasserpotential – über die erhöhte morgendliche stomatäre Leitfähigkeit hinaus – durch eine Beeinträchtigung der Wasserfernleitung erniedrigt war, wurde das Wasserpotential im Tagesgang gemessen. Falls die Wasserfernleitung beeinträchtigt wäre, sollte sich der Unterschied im Blatt-Wasserpotential zwischen den verschiedenen Farbklassen während der Mittagszeit noch vergrößern.

Im Laufe des Vormittags erniedrigte sich das Wasserpotential in Blättern der Farbklasse Grün stärker als in Blättern der Farbklasse Gelb. Vermutlich sank das Blatt-Wasserpotential in Blättern der Farbklasse Grün deshalb stark ab, weil die Transpirationsrate (errechnet aus der Tagessumme der Saftflussrate; vgl. SCHULZE et al. 1985) bei dieser Farbklasse gegenüber Blättern der Farbklasse Gelb erhöht war. Die Transpirationsraten von Blättern der Farbklasse Grün deuteten nicht auf eine baum-interne Wasserverknappung hin (RENSBURG et al. 1997). In der

Mittagszeit senkte sich das Wasserpotential auch in der Blatt-Farbklasse Gelb, sank aber nicht weiter ab als in der Blatt-Farbklasse Grün.

Der Einfluss einer möglicherweise beeinträchtigten Wasserfernleitung auf das Wasserpotential in der Blatt-Farbklasse Gelb konnte womöglich deshalb nicht erkannt werden, weil die beiden Blatt-Farbklassen Grün und Gelb unterschiedliche Transpirationsraten hatten. Daher wurden die Beziehungen zwischen stomatärer Leitfähigkeit, Saftflussrate und Wasserpotential im Tagesgang untersucht: Während eines typischen Sommertages war die stomatäre Leitfähigkeit in Blättern der Farbklasse Gelb in der Morgendämmerung hoch, während die Saftflussrate in einem Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb erst ca. zwei Stunden später anstieg. Zugleich war das Blatt-Wasserpotential nicht deutlich erniedrigt, so dass dieser Ast insbesondere in den Morgenstunden offensichtlich vermehrt gespeichertes Wasser durch Transpiration abgab. Wenn in der Nacht bei niedrigem VPD Saftfluss stattfindet, handelt es sich um Aufsättigung von Rindengewebe sowie zu einem geringeren Teil auch von Xylem (ZIMMERMANN 1983, ZWEIFEL et al. 2000, DOMEK & GARTNER 2001, KOBAYASHI & TANAKA 2001). Die treibende Kraft der Aufsättigung ist vor allem das osmotische Potential des wasserspeichernden Gewebes (TOGNETTI et al. 1996, GOLDSTEIN et al. 1998).

Über Tag stieg der Saftfluss bei ansteigendem VPD im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb nicht so stark an wie im Ast mit der Farbklasse Grün. Aufgetragen gegen VPD zeigte der Saftfluss dieser beiden Äste eine deutliche Hysterese mit höheren Raten in den Morgenstunden und niedrigeren am Nachmittag, was bei beiden Ästen auf eine Wasserverknappung hindeutet (vgl. STERNE et al. 1978), aber beim Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb aufgrund der geringen Tagessumme der Saftflussrate besonders hervorzuheben ist. Demnach ist anzunehmen, dass in beiden Ästen am Tag die Wasserreserven in den Rindenbereichen zugunsten der Transpiration geleert wurden, so dass nachts diese Reserven – im Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb in einem höheren Maße als beim Ast mit der Farbklasse Grün – wieder aufgefüllt wurden (vgl. UEDA & SHIBATA 2001). SCHULZE et al. 1985 berichten, dass Nadelhölzer 14 bis 24 % des über Tag transpirierten Wassers nachts im Stamm speichern (vgl. PHILLIPS et al. 1997, OFFENTHALER et al. 2001). Auch bei Laubbäumen werden zeitliche Verzögerungen zwischen Saftfluss und Transpiration als Hinweis für eine Aufsättigung von Speichergewebe in Stamm und Ästen verstanden (JOYCE & STEINER 1995, MEINZER et al. 1997, ANDRADE et al. 1998).

Im Ast der Farbklasse Grün war im Frühsommer kein nächtlicher Saftfluss zu erkennen, erst mit zunehmender Austrocknung des Bodens im Sommer trat dieses

Phänomen auf, wohingegen der nächtliche Saftfluss im Ast der Farbklasse Gelb vom Frühsommer zum Sommer hin abnahm. Dieses gegensätzliche Verhalten der nächtlichen Saftflussraten in den beiden Ästen kann auf eine eingeschränkte hydraulische Leitfähigkeit im Ast der Laub-Farbklasse Gelb zurückgeführt werden und/oder darauf, dass der Ast der Farbklasse Grün gegenüber dem der Farbklasse Gelb einen stärkeren Transpirationssog ausbildet und insofern eine baum-interne Konkurrenz in Bezug auf das aufgenommene Wasser darstellt. Konkurrenz um Xylemwasser wurde auch bei Fichte zwischen Ästen beobachtet, welche unterschiedlich stark besonnt wurden (HERZOG et al. 1998).

Aus der Diskussion der Ergebnisse wird geschlossen, dass der Ast mit der Laub-Farbklasse Gelb aufgrund des eingeschränkten Wassertransports und einer gestörten stomatären Sensitivität zumindest bei trockener Witterung und während der Mittagszeit unter einem stärkerem Wassermangel leidet als der Ast mit der Laub-Farbklasse Grün.

5.2.2.2 Blattflächenausdehnung

Wenn Bäume während des Austriebs unter Wassermangel leiden, bilden sich kleinere Blätter aus (DAVIES & ZHANG 1991, PALLADY & ROADS 1993, DAVIES et al. 1994). Bei den Eichen in der Erlau nahm die Blattgröße bei Baum D von der Farbklasse Grün über Gelbgrün zu Gelb ab, mit einem statistisch signifikanten Unterschied zwischen den Farbklassen Grün und Gelb. Bei Baum H war die Blattgröße der Farbklassen Grün und Gelb ähnlich. Auch alle Blätter der Farbklasse Grün waren unabhängig vom Vergilbungsgrad der Baumindividuen in der Größe vergleichbar. Der Einfluss von Nährstoffmangel auf die Blattflächenausdehnung, insbesondere durch Stickstoff wird ausgeschlossen, da in der Blatt-Farbklasse Gelb kein stärkerer Mangel gefunden wurde als in der Farbklasse Grün (vgl. Kap. 5.1.1) und die Stickstoffkonzentrationen sogar leicht zunahmen.

Daher lässt die Blattgröße nur für Baum D den Schluss zu, dass die Blätter der Farbklasse Gelb während des Austriebs unter Wassermangel gelitten haben können.

5.2.2.3 Osmotica und Wasserzustand im Blatt

In zahlreichen Studien wurde gezeigt, dass trockengestresste Pflanzen in den Blättern die Konzentration von Osmotica erhöhen (WALTER 1972, FORD & WILSON 1981, NIU et al. 1997, POPP et al. 1997).

Nachfolgend werden die Konzentrationen von Saccharose, Glukose und Fruktose, ausgewählten Cyclitolen sowie die Konzentration der gesamten wasser- und alkohollöslichen Substanzen im Zusammenhang mit ihrer möglichen osmotischen Wirkung diskutiert.

5.2.2.3.1 Saccharose/Stärke-Quotient und Saccharosekonzentration

In der Literatur wurde beschrieben, dass bei Trockenstress insbesondere Stärke in Saccharose umgewandelt wird, um das osmotische Potential in den Blattzellen zu erhöhen (FORD & WILSON 1981, GORHAM et al. 1981, DIAMANTOGLU & KULL 1984, COLLET & GUEHL 1997). Die Saccharose reichert sich im Cytosol an, so dass der Quotient von Saccharose/Stärke zunimmt (MORGAN 1984, CHAVES 1991).

In Versuchen mit trocken-gestressten Traubeneichen-Stecklingen nahmen die Konzentrationen von Stärke und Saccharose je um ca. 47 % gegenüber den bewässerten Bäumchen ab (EPRON & DREYER 1996). Im Gegensatz dazu stiegen die Konzentrationen von Glukose und Fruktose auf das fünffache an, so dass sich damit die Gesamtkonzentration aller gemessenen Kohlenhydrate um 76 % gegenüber der Kontrolle erhöhte.

PELTIER et al. (1997) fanden, dass dürre-gestresste Pflanzen zum Teil auch nur deshalb eingeschränktes Wachstum zeigten, weil strukturfähige Kohlenhydrate zur Aufrechterhaltung eines hohen osmotischen Potentials eingesetzt wurden. Übertragen auf die Eichen in der Erlau, war das eingeschränkte Wachstum der Äste der Blatt-Farbklasse Gelb möglicherweise a) auf die geringere Photosyntheserate in den Blättern und b) auf eine vermehrte Freisetzung von Struktur-Kohlenhydraten zur Aufrechterhaltung des osmotischen Potentials im Blatt zurückzuführen (vgl. LÖSCH 2001).

Bei den Eichen in der Erlau war die Saccharosekonzentration zwischen den Baum/Blatt-Farbklassen im Frühling und Sommer ähnlich. Auch der Quotient Saccharose/Stärke ließ keine Abhängigkeit zu den Blatt-Farbklassen erkennen, so dass hier kein Anhaltspunkt für baum-internen Trockenstress vorlag.

5.2.2.3.2 Cyclitole

Zur Analyse der osmotischen Regulation wurden auch nicht-strukturfähige Kohlenhydrate untersucht. Dazu zählen vor allem die Cyclitole wie Inositol, Quercitole und Conditole (NGUYEN & LAMANT 1988, POPP et al. 1997).

Für Proben vom Herbst 1998 wurden Nachweise von Cyclitolen durchgeführt, bei denen Quercitol und *scyllo*-Inositol identifiziert wurden. Während die Konzentration

von Quercitol in allen Blatt-Farbklassen ähnlich war, stieg die Konzentration von *scyllo*-Inositol in Blättern der Farbklassen Grün über Gelbgrün zu Gelb an, was möglicherweise auf Trockenstress hindeutet (vgl. BÜCKER & GUDERIAN 1994, POPP & SMIRNOFF 1995, WANEK & RICHTER 1997, ORTHEN et al. 2000). In den Blättern der Eichen in der Erlau wurde weder mittels Gaschromatographie noch HPLC *myo*-Inositol gefunden, was bemerkenswert ist, da *myo*-Inositol das Ausgangssubstrat für die Biosynthese anderer Inositole zu sein scheint (vgl. POPP & SMIRNOFF 1995).

5.2.2.3.3 Lösliche Substanzen

Die Gesamt-Konzentration an kaltwasser- und alkohollöslichen Substanzen war im Frühling 1999 zwischen den Blattfarbklassen geringfügig unterschiedlich mit höheren Konzentrationen bei der Farbklasse Gelb bei Baum D. Die Unterschiede waren jedoch statistisch nicht signifikant. Im Sommer glichen sich die Konzentrationen der löslichen Substanzen zwischen den verschiedenen Blattfarbklassen weiter an. Die leicht erhöhten Konzentrationen bei Blättern der Farbklasse Gelb bei Baum D deuten auf einen geringfügig erhöhten Trockenstress hin (vgl. NIU et al. 1997, NGUYEN & LAMANT 1988) und sind konsistent mit den Messungen von Blatt-Wasserpotential, Xylemsaftfluss, stomatärer Leitfähigkeit und Blattflächenausdehnung.

Die eingangs gestellte Forschungsfrage, ob die Wurzelschädigung sich auf den Wasserhaushalt auswirkt, wird für die Bäume differenziert beantwortet: Trotz der starken Wurzelschädigungen an den Untersuchungsbäumen lagen keine Anzeichen für eine deutliche baum-interne Wasserverknappung vor, es wurde aber wiederholt gefunden, dass vergilbte Kronenteile innerhalb der Bäume weniger mit Wasser versorgt wurden. In den Kapiteln 5.3 und 5.8. wird diskutiert, welche Mechanismen die Bäume genutzt haben können, um begrenzend auf eine potentielle, baum-interne Wasserverknappung einzuwirken.

5.3 Verengen sich die Stomata als Reaktion auf limitierte Wasserversorgung?

Wenn einerseits starke Wurzelschädigungen vorliegen und andererseits die Bäume keinen baum-internen Trockenstress erleiden, sollte angenommen werden, dass die Transpiration eingeschränkt wird. Jedoch war die Transpiration an Blättern der Farbklasse Grün an Eichen in der Erlau gegenüber Literaturangaben nicht

eingeschränkt (vgl. Kap. 5.2.2.1). Auch war zwischen dem Feinwurzelverlust der Untersuchungsbäume und g_{H_2O} bei Lichtsättigung kein Zusammenhang ersichtlich. Dagegen war g_{H_2O} bei Lichtsättigung in Blättern der Farbklasse Gelb gegenüber denen der Farbklasse Grün geringfügig erniedrigt, möglicherweise aufgrund der moderaten Wasserlimitierung innerhalb der Äste mit der Laub-Farbklasse Gelb (vgl. Kap. 5.2).

Dagegen waren bei Messungen unter Umgebungsbedingungen in den Bäumen D und H die Stomata in der Blatt-Farbklasse Gelb nachts nicht so weit geschlossen wie die in der Farbklasse Grün. Im Laufe des Vormittags näherte sich g_{H_2O} der beiden Blatt-Farbklassen an. Auch bei Lichtabhängigkeitsmessungen der Netto- CO_2 -Assimilation und Messungen in der Dämmerung unter Umgebungsbedingungen wurde beobachtet, dass g_{H_2O} in Blättern der Farbklasse Gelb nicht so weit abnahm wie in der Farbklasse Grün.

Der Regulationsbereich der Stomata der Blatt-Farbklasse Gelb war also eingeschränkt: sie schlossen und öffneten sich nicht so stark wie in der Farbklasse Grün. Die Empfindlichkeit der Stomata auf sich ändernde Bedingungen von Strahlung und VPD war bei der Farbklasse Gelb gegenüber den Blatt-Farbklassen Gelbgrün und Grün deutlich herabgesetzt. Dieser Befund wurde sowohl bei Licht- und CO_2 -Abhängigkeitskurven gemacht, als auch bei Messungen unter Umgebungsbedingungen.

Wie sich an Gaswechseldaten aus dem Herbst zeigte, reagierten bereits herbstlich verfärbte Blätter der Farbklasse Grün noch schneller auf veränderte Untersuchungsbedingungen als (nicht-herbstliche) Blätter der Farbklasse Gelb. Bei anderen Untersuchungen wurde gefunden, dass alternde Blätter die Schließbewegungen verlangsamten und dass der Regulationsbereich gegenüber jüngeren Blättern eingeschränkt war (LÖSCH 2001). Daher war in der Erlau wahrscheinlich in Blättern der Farbklasse Gelb die stomatäre Trägheit nicht auf die normale Blattalterung zurückzuführen wie sie von Blättern der Farbklasse Grün vollzogen wurde (vgl. Kap. 5.5).

Zur Beantwortung der Forschungsfrage, ob die Stomata aufgrund limitierter Wasserversorgung schließen, wird zusammengefasst, dass in Bäumen mit starken Schädigungen der Feinwurzeln die Transpirationsrate nicht auffällig verringert war. Das hohe Wasserpotential (Kap. 5.2) wurde demnach nicht durch eine Verengung der Stomata aufrecht erhalten. Daher wird in Kap. 5.8 diskutiert, inwiefern die Eichen durch Verringerung der Laubfläche den Wasserhaushalt regulierten.

Vorher werden die Auswirkungen der Stomatabewegungen auf die Photosynthese untersucht. Es wurde gefunden, dass die Stomata in der Blatt-Farbklasse Gelb träger auf gegebene Lichtverhältnisse reagierten als in der Blatt-Farbklasse Grün, so dass als Folge in der Blatt-Farbklasse Gelb eine Unterversorgung mit Kohlendioxid auftreten könnte (siehe Kap. 5.4).

5.4 Wird die Photosynthese durch Unterversorgung mit Kohlendioxid eingeschränkt?

Normalerweise wird die Öffnungsweite der Stomata durch Bestrahlung, Wasserverfügbarkeit in der Pflanze, VPD, Blattemperatur und c_i (siehe LÖSCH 2001) bestimmt. Oftmals sind die auslösenden Faktoren untereinander abhängig. Die Bestrahlung beispielsweise beeinflusst die CO_2 -Assimilation und damit auch c_i (SHERIFF 1979).

Obwohl $g_{\text{H}_2\text{O}}$ in Blättern der Farbklasse Gelb tendenziell verringert war, war c_i – aufgrund der im Gegensatz zu den Farbklassen Gelbgrün und Grün signifikant erniedrigten Netto-Assimilationsraten – erhöht. Bei Lichtsättigung nahm c_i in der Blatt-Farbklasse Grün stärker ab als in den anderen Farbklassen, so dass die Assimilation durch Unterversorgung mit CO_2 erniedrigt werden konnte. In Blättern der Farbklassen Gelb und Gelbgrün lag in keinem Fall eine erkennbare Limitierung der Assimilation durch c_i vor, wie sie von TERASHIMA et al. (1988) beschrieben wird. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass c_i zeitweise durch die träge Reaktion der Stomata in der Farbklasse Gelb erniedrigt wurde. Nichtsdestotrotz lag c_i in Blättern der Farbklassen Gelb und Gelbgrün immer noch so hoch, dass die Netto-Assimilationsrate dadurch nicht limitiert werden konnte.

Bei der Fixierung von CO_2 kommt es durch die unterschiedliche Diskriminierung von Seiten der Enzyme hinsichtlich der stabilen Kohlenstoffisotope zu einer Fraktionierung dieser Isotope in den Assimilaten (O'LEARY 1993). Durch Verrechnung mit einem Kohlenstoffstandard erhält man den $\delta^{13}\text{C}$ -Wert (vgl. Kap. 3.8.3). Aus dem $\delta^{13}\text{C}$ -Wert kann unter Zuhilfenahme der Diskriminierungsraten und der CO_2 -Konzentration der Umgebungsluft c_i ermittelt werden (FARQUHAR et al. 1982a, b). Die Analyse der Kohlenstoffisotope aus Jahrringen des Stammes bestätigte die Befunde der Gaswechseluntersuchungen auf der Baum-Ebene: Das über das Jahr 1999 integrierte c_i war in partiell vergilbten Bäumen signifikant höher als in grün belaubten Bäumen. Auch bei diesen Langzeitanalysen lagen keine

Anzeichen vor, dass die verringerte Assimilation in partiell vergilbten Bäumen auf Unterversorgung mit CO₂ zurückzuführen war.

c_i ist umgekehrt proportional zur WUE, da ein Anstieg von c_i gleichbedeutend ist mit einer erniedrigten Netto-Assimilation und/oder mit einer erhöhten Transpiration (FARQUHAR et al. 1982a, b; LIVINGSTON & SPLITTLEHOUSE 1993). Daher gilt für die Untersuchungen des Gaswechsels, dass WUE in Blättern der Farbklasse Gelb erniedrigt war, und genauso war WUE in partiell vergilbten Bäumen im Gegensatz zu grün belaubten Bäumen verringert (zur chronologischen Entwicklung vgl. Kap. 5.9).

Wenn die Stomata in der gesamten Blattspreite nicht gleich weit geöffnet sind und „stomatal patchiness“ vorliegt (vgl. BEYSCHLAG & ECKSTEIN 1997), kann c_i überschätzt werden (LAISK 1983), da die Formeln, nach denen die Gaswechselraten errechnet werden, von einem stabilen Zustand (steady-state) ausgehen (CAEMMERER & FARQUHAR 1982, vgl. TERASHIMA et al. 1988). Es wird berichtet, dass unter anderem Trockenstress und Starklicht stomatal patchiness auslösen kann (ORT et al. 1994, BEYSCHLAG & ECKSTEIN 1997, KÜPPERS et al. 1999).

Bei den Eichen in der Erlau wurden keine Untersuchungen zum Aspekt von stomatal patchiness durchgeführt. Es ist daher nicht auszuschließen, dass eine inhomogene Verteilung der Spaltenöffnung in den Blättern vorlag und c_i überschätzt wurde. In Anbetracht der erhöhten c_i -Werte von Blättern der Farbklasse Gelb gegenüber denen der Farbklasse Grün, erscheint eine potentielle Fehleinschätzung von c_i aber nicht allzu schwerwiegend, zumal auch in den von stomatal patchiness-unabhängigen $\delta^{13}\text{C}$ -Analysen von partiell vergilbten Bäumen ein höheres c_i gefunden wurde. Auch liegen Befunde vor, dass die Effekte von stomatal patchiness auf c_i beim Vergleich zu Kontrollen mit gleichmäßiger Öffnung eher zu vernachlässigen waren (CHEESEMAN 1991).

Es wird zusammengefasst, dass in Blättern der Farbklasse Gelb die Netto-Assimilation gering war bei gleichzeitig hohem c_i . Die Photosynthese war also nicht ursächlich durch eine Unterversorgung mit CO₂ verringert, so dass die Photosysteme durch eine andere Ursache gehemmt wurden. Daher wird im Kap. 5.5 analysiert, inwiefern die Erniedrigung der CO₂-Assimilation durch Photoinhibition bedingt wurde und was die Ursache für den Abbau von Chlorophyll darstellt.

5.5 Ist die Vergilbung Ausdruck von Photoinhibition?

Unter Photoinhibition wird die lichtabhängige Beeinträchtigung der photosynthetischen Lichtreaktion verstanden (OSMOND 1994). Photoinhibition tritt vor allem bei Starklicht auf, kann kurzzeitig und dynamisch (reversibel) auftreten oder einen chronischen Zustand darstellen (irreversible Zerstörung der Photosysteme; KRAUSE 1988). Die chronische Photoinhibition macht sich durch Erniedrigung der Lichtausnutzungseffizienz und der maximalen Netto-Assimilationsrate bemerkbar, während die dynamische Photoinhibition nur bei Starklicht gemessen werden kann, da sie bei Schwachlicht nicht in Erscheinung tritt (ÖGREN 1991, OSMOND 1994). Die dynamische Photoinhibition ist Anzeichen physiologischer Reaktionen, mit denen das Blatt überschüssige Lichtenergie abbaut (nicht-photochemische Energiedissipation).

Die chronische Photoinhibition dagegen kann zu einer dauerhaften Beeinträchtigung der Photosynthese bis hin zur Zerstörung der Photosysteme führen („photodamage“; TELFER & BARBER 1994).

5.5.1 $A_{max1500}$ und Lichtausnutzungseffizienz

$A_{max1500}$ wurde unter Starklichtbedingungen ermittelt, so dass die Netto-Assimilationsrate nur limitiert wird von Lichtabsorption durch Chlorophyll sowie Regeneration von Triosephosphaten und RUBISCO-Aktivität (FARQUHAR et al. 1980).

$A_{max1500}$ war in Blättern der Farbklasse Gelbgrün gegenüber Blättern der Farbklasse Grün innerhalb eines Baumes in Abhängigkeit zum Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit erniedrigt (vgl. TERASHIMA & EVANS 1988), was wiederum auf die Abhängigkeit der Lichtabsorption vom Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit zurückzuführen ist (CHENG et al. 2000, MASONI et al. 1996). Eine Verdopplung des Chlorophyllgehalts bedingte in der Blatt-Farbklasse Grün aber weniger als eine Verdopplung der Netto-Assimilationsrate, was auf Grenzen der Leistungsfähigkeit der CO_2 -Fixierung hindeutet und/oder den Bereich der Chlorophyllsättigung für die Netto-Assimilation bei CO_2 -Sättigung markiert (LOUWERSE & ZWEEDE 1977, REICH et al. 1986).

Dagegen war $A_{max1500}$ in Blättern der Farbklasse Gelb gegenüber denen der Farbklasse Gelbgrün bei kaum weiter verringertem Chlorophyllgehalt deutlich erniedrigt, was als Hinweis auf Photoinhibition gewertet werden kann.

Um zu klären, ob diese Photoinhibition dynamischer oder chronischer Natur war, werden im folgenden Messungen unter Schwachlicht diskutiert:

Die Lichtausnutzungseffizienz der CO_2 -Assimilation QY_{350} wird ebenso wie $A_{\text{max}350}$ vor allem limitiert von der Lichtausnutzung durch Chlorophyll und von $g_{\text{H}_2\text{O}}$ (vgl. FARQUHAR et al. 1980). QY_{350} von Blättern der Farbklasse Grün folgte einem Jahresgang mit den höchsten Werten im Sommer, wie es für gesunde Eichenblätter typisch ist (MORECROFT & ROBERTS 1999). Dabei war QY_{350} bereits im Frühling in Blättern der Farbklasse Gelb gegenüber denen der Farbklasse Grün deutlich erniedrigt, was auf die geringen Chlorophyllgehalte pro Blattflächeneinheit zurückzuführen sein dürfte.

Wenn die Lichtausnutzung unter CO_2 -Sättigung (QY_{1500}) ermittelt wird und die stomatäre Limitierung der CO_2 -Aufnahme wegfällt, bleibt dessen ungeachtet die Lichtausnutzung durch Chlorophyll als limitierender Faktor der CO_2 -Assimilation. In der vorliegenden Untersuchung zeigte QY_{1500} bei den Blatt-Farbklassen Grün, Gelbgrün und Gelb die gleiche lineare Korrelation zum Chlorophyllgehalt pro Blattfläche, was dem Verhalten von chronischer Photoinhibition widerspricht. Daher wird die vorher erwähnte Erniedrigung der Netto- CO_2 -Assimilation in der Blatt-Farbklasse Gelb, die nur unter Starklicht auftritt, als Ausdruck dynamischer Photoinhibition gewertet. Nachfolgend wird diskutiert, inwiefern diese Ergebnisse bei Untersuchungen mit anderen Messverfahren bestätigt wurden.

5.5.2 Chlorophyll-Fluoreszenz und akzessorische Pigmente

Die potentielle Quantenausbeute der Chlorophyll *a*-Fluoreszenz, F_v/F_m , wurde bei Morgendämmerung gemessen und war in Blättern der Farbklasse Gelb gegenüber denen der Farbklasse Grün, außer im Frühling, im weiteren Jahresgang stets schwach erniedrigt.

F_v/F_m nahm insgesamt im Jahresgang ab, auch in Blättern der Farbklasse Grün. Die geringen Unterschiede von F_v/F_m zwischen den Blatt-Farbklassen lassen darauf schließen, dass die Blätter der Farbklasse Gelb gegenüber denen der Farbklasse Grün nur unwesentlich stärker von einer Beeinträchtigung der Photosysteme betroffen waren. Möglicherweise war das abgesenkte F_v/F_m in Blättern der Farbklasse Gelb auch nicht auf Photoinhibition zurückzuführen – dafür waren die Unterschiede zur Blatt-Farbklasse Grün zu gering – sondern auf einen anhaltenden de-epoxidierten Zustand des Xanthophyllzyklus (d.h. mit einem relativ hohen Anteil an Zeaxanthin) zurückzuführen (vgl. ADAMS et al. 1994). Der Xanthophyllzyklus ist ein nicht-photochemischer Prozess, mit dem Pflanzen bei Überfluss von Licht Energie verbrauchen können (LAWLOR 1990).

Im Spätsommer wurden schnelle Lichtkurven von an Dunkelheit adaptierten Blättern durchgeführt. Dabei lag F_v/F_m in der Farbklasse Gelb deutlich unterhalb der Farbklasse Grün womit die Messungen vor der Morgendämmerung bestätigt wurden. Dagegen war die effektive Quantenausbeute in an Schwachlicht adaptierten Blättern in allen Farbklassen ähnlich. Die unterschiedlichen Reaktionen der Blatt-Farbklassen Gelb und Grün bei den Untersuchungen an dunkel- und schwach-lichtadaptierten Blättern lassen vermuten, dass in den verschiedenen Blatt-Farbklassen unterschiedliche Wege der Energiedissipation ablaufen. Möglicherweise wurden in Blättern der Farbklasse Gelb jene Reaktionswege der nicht-photochemischen Energiedissipation beeinträchtigt, die nach einer Dunkelphase rasch induziert werden. Die zeitliche Abfolge, in der in dunkeladaptierten Blättern die Reaktionswege der nicht-photochemischen Energiedissipation anlaufen können, ist nämlich verschieden: Nach wenigen Sekunden setzt die Wärmeabgabe ein (DEMMIG-ADAMS et al. 1998), nach ca. drei bis fünf Minuten läuft der Xanthophyllzyklus an (MUNNE-BOSCH & ALEGRE 2000a) und nach etwa 20 Minuten wird das D1-Protein umgesetzt (RICHTER et al. 1990). Wenn also ausreichend Zeit für die Induktion der angeführten Reaktionswege zur Verfügung steht, können mehrere dieser Prozesse nebeneinander ablaufen (DEMMIG & BJÖRKMAN 1987, ÖQUIST et al. 1992, SCHREIBER & BILGER 1993, MUNNE-BOSCH & ALEGRE 2000b).

Wenn in den verschiedenen Blatt-Farbklassen die Prozesse der nicht-photochemischen Energiedissipation mit unterschiedlichen Anteilen ablaufen, sollten auch die akzessorischen Pigmente, die in diesen Prozessen eine Rolle spielen, mit unterschiedlichen Anteilen gefunden werden. Tatsächlich traten zwischen den Blattfarbklassen Grün und Gelb große Unterschiede im Verhältnis akzessorische Pigmenten pro Gesamtchlorophyll (Chlorophyll $a+b$) auf. In Blättern der Farbklasse Grün wurde ein erhöhter Quotient β Carotin/Gesamtchlorophyll gefunden. β Carotin kann die Energie von angeregtem Triplett-Chlorophyll direkt übernehmen und als Wärme abführen (MUNNE-BOSCH & ALEGRE 2000a). Carotine allgemein und insbesondere β Carotin sind sehr anfällig gegenüber oxidativer Zerstörung (MUNNE-BOSCH & ALEGRE 2000b), so dass in Blättern, die zuvor Lichtstress (z.B. Starklicht bei ungenügender CO_2 -Versorgung) ausgesetzt waren, die Dissipation von Wärme, durch Abbau von β Carotin, beeinträchtigt wird. Bei Lichtstress kann die Konzentration von Zeaxanthin innerhalb von 24 Stunden verdoppelt werden, wobei Zeaxanthin aus β Carotin umgewandelt wird (DEMMIG-

ADAMS et al. 1998), so dass die in Blättern vorkommenden Konzentration der beiden Pigmente gegenläufig sind.

Die Blätter der Farbklasse Gelb hatten gegenüber denen der Farbklasse Grün mehr als doppelt so hohe Konzentrationen an Zeaxanthin pro Gesamtchlorophyll. Dadurch wurde die nicht-photochemische Energiedissipation über den Xanthophyllzyklus potenziell erhöht (DEMMIG-ADAMS 1990), was darauf hindeutet, dass bei der Probennahme die Blatt-Farbklasse Gelb wesentlich stärker von dynamischer Photoinhibition beeinträchtigt war als die Blatt-Farbklasse Grün (vgl. BILGER & BJÖRKMAN 1990, vgl. KRONFUß et al. 1998, vgl. VERHOVEN et al. 1999). Auch bei Pfirsich, Zuckerrübe und Erbse wurde an Blättern mit Eisen-Chlorose eine erhöhte nicht-photochemische Energiedissipation bei gleichzeitig erniedrigter Netto-CO₂-Assimilation festgestellt (ABADIA et al. 2000).

Im Frühjahr nach der Entfaltung hellgrüner Blätter kam es zu einem Abbau von Chlorophyll durch eine noch ungeklärte Ursache. Es liegen Hinweise vor, dass der Chlorophyllgehalt pro Blattflächeneinheit so stark verringert wurde, dass es bereits vier Wochen nach dem Laubaustrieb nur noch bei hohen Photonenflussdichten zu einer dynamischen Photoinhibition kam. Da F_v/F_m vor der Morgendämmerung in der Blatt-Farbklasse Gelb im Gegensatz zur Farbklasse Grün nur geringfügig verringert war, führte diese Art der Photoinhibition jedoch nicht zu einer irreversiblen Zerstörung des Photosystems.

5.5.3 Ist die Vergilbung mit verfrühter Seneszenz verbunden?

Unter Seneszenz wird ein Abbauprozess verstanden, der das Lebensende kennzeichnet (MIKKELSEN et al. 1996), während die Blattalterung den Prozess fortgeschrittener Reife beschreibt (LYR et al. 1992). Übereinstimmend wird die Meinung vertreten, dass Seneszenz von Blättern mit einer herbstlichen Verfärbung einhergeht (LERCH 1991, LARCHER 1994, RICHTER 1998). LARCHER (1994) beschreibt die damit verbundenen physiologischen Reaktionen mit einem kontrolliert ablaufenden Abbau von Pigmenten, dem sich ein Abbau der Photosysteme sowie ein Abtransport von Nährstoffen anschließt. Es hat sich jedoch gezeigt, dass die physiologischen Prozesse, die mit Seneszenz in Verbindung gebracht werden, experimentell nicht klar unterscheidbar sind von Reaktionen auf äußere Stressauslöser wie Ozon (REICH 1983, MATYSSEK et al. 1991, MIKKELSEN et al. 1996), Schwermetalle (ERNST 1996) oder Blattalterung während der Vegetationsperiode (FUHRER 1996).

In der vorliegenden Studie setzte die Vergilbung in der Blatt-Farbklasse Gelb wenige Wochen nach dem Austrieb ein. Gleichzeitig mit der Verringerung der Chlorophyllkonzentration in Blättern der Farbklasse Gelb schien die zeitliche Entwicklung des Photosyntheseapparates gegenüber Blättern der Farbklasse Grün schneller abzulaufen (zur ausführlichen Diskussion dieses Aspekts siehe Kap. 5.6). Darüber hinaus wurden an den Untersuchungsbäumen Aspekte einer natürlichen Blattalterung gefunden, die offenbar von der Vergilbung überlagert wurden: Die Blätter der Farbklasse Gelb zeigten innerhalb von etwa fünf Monaten einen typischen Jahresgang von $A_{\max 350}$ (vgl. ADAMS et al. 1990, WILSON et al. 2000), jedoch insgesamt mit niedrigeren Werten als Blätter der Farbklasse Grün.

Im Gegensatz zu seneszenten Blättern, in denen im Herbst die Gehalte pro Blattfläche an Kohlenstoff, Calcium, Kalium, Magnesium, Stickstoff, Phosphor und Schwefel absanken (ADAMS et al. 1990, vgl. MATYSSEK et al. 1991) waren die Nährstoffgehalte bei den Eichen in der Erlau in Blättern der Farbklassen Gelb und Gelbgrün gegenüber denen der Farbklasse Grün nicht erniedrigt (Kap. 5.1).

Im Herbst schließlich wurde an Blättern der Farbklasse Gelb ein physiologischer Zusammenbruch beobachtet, der äußerlich gekennzeichnet war mit sich rasch ausbreitenden nekrotischen Bereichen auf der Blattspreite. Vorausgegangen war eine fortschreitende Dekompartimentierung in den Mesophyllzellen, was den bald einsetzenden Zelltod ankündigte (vgl. FINK 1999). Im Zuge dieses Zusammenbruchs sank die Netto-CO₂-Assimilation stark ab und das Chlorophyll wurde nicht weiter abgebaut. Nach der oben angeführten Definition von LARCHER (1994) kann der beschriebene Zusammenbruch nicht als Seneszenz gedeutet werden, vielmehr zeigten sich Aspekte eines endogenen Vergiftungsprozesses (vgl. KUHNERT 1996).

5.5.4 Mögliche Wirkung von Toxinen

Es ist denkbar, dass die in Kap. 5.5.1 und 5.5.2 postulierte dynamische Photoinhibition nur eine Folge von anderen Ursachen ist, wie beispielsweise der möglichen Einwirkung von Toxinen. Nach den vorliegenden Erkenntnissen über die *Phytophthora*-Infektion von Eiche können die Elicitine, die von *Phytophthora* freigesetzt werden, Vergilbung und Zelltod bewirken (GIEFING 1997).

Die Einwirkung von Elicitinen auf Wirtspflanzen äußerte sich meistens in Form von Blattchlorosen (HEISER et al. 1999, LUQUE 1999, MILLAT et al. in PERNOLLET et al. 1993). Es ist jedoch fraglich, ob die Toxine von den mit *Phytophthora* befallenen

Wurzeln bis in die Blätter der Eichen gelangen. Zwar wurde unter anderem bei Tomate gezeigt, dass Elicitine bis in die Kotyledonen transportiert wurden (DEVERGNE et al. 1992, DEVERGNE et al. 1994, PERNOLLET et al. 1993), jedoch sind die Elicitine in der Pflanze auch Abbauvorgängen unterworfen (RICCI et al. 1989), was der Grund sein könnte, dass bisher keine Elicitine in den Blättern von Bäumen gefunden wurden (OSWALD pers. Mittlg.).

Bei den Eichen in der Erlau wurde gefunden, dass Äste der Blatt-Farbklasse Gelb oder Gelbgrün stärker lichtexponiert waren. Daher ist denkbar, dass bereits geringe Konzentrationen von Elicitinen unter Starklicht in Blättern eine Schädigung, beispielsweise des Photosystems, hervorrufen können (vgl. ELSTNER 1996).

Dabei scheint der Lichtsammelkomplex im Frühjahr nicht durch Toxine geschädigt zu sein, weil noch genügend Lichtenergie aufgenommen wurde, so dass dynamische Photoinhibition gefunden wurde. Auch die Carboxylierung und der Abtransport der Zucker wurden nicht gehemmt (Kap. 5.6). Innerhalb der Photosysteme bleibt demnach nur die Elektronentransportkette übrig, welche von den Elicitinen beschädigt sein könnte. Von einigen Pathogenen ist bekannt, dass sie die photosynthetische Elektronentransportkette schädigen können (KOCH et al. 1994, HEISER et al. 1998, PINTO et al. 2000)

In der vorangegangenen Diskussion wurde unter anderem deutlich, dass Blätter der Farbklasse Gelb unter Starklicht dynamischer Photoinhibition unterworfen wurden, welche offenbar als Folge einer erhöhten nicht-photochemischen Energiedissipation (durch den Xanthophyllzyklus) zustande kam. Erstaunlich ist in diesem Zusammenhang, dass in der Blatt-Farbklasse Gelb relativ zur aufgenommenen Lichtenergie mehr Energie nicht-photochemisch abgegeben wurde als in Blättern der Farbklasse Grün.

Daher werden im folgenden auch Aspekte der Dunkelreaktion untersucht, um herauszufinden, ob in der Blatt-Farbklasse Gelb die Lichtenergie zu einem geringeren Anteil photochemisch verbraucht werden konnte (siehe Kap. 5.6).

5.6 Wird die Dunkelreaktion in vergilbten Blättern beeinträchtigt?

Die Carboxylierungseffizienz (CE) wird unter Lichtsättigung ermittelt und ist infolgedessen abhängig von dem durch Chlorophyll eingefangenen Licht sowie der Versorgung mit CO₂. CE war in Blättern der Farbklasse Gelb im Gegensatz zu denen der Farbklasse Grün im Sommer einer linearen Beziehung zum

Chlorophyllgehalt pro Blattfläche folgend erniedrigt. Im Frühling jedoch war CE in allen Blatt-Farbklassen ähnlich, obwohl die Chlorophyllkonzentrationen in Blättern der Farbklasse Gelb gegenüber denen der Farbklasse Grün bereits stark verringert waren. Offenbar veränderte sich die Beziehung zwischen CE und der Chlorophyllkonzentration im Jahresgang (vgl. KONIGER et al. 2000).

Im Hinblick auf den in Kap. 5.5.3 als vorzeitige Seneszenz gedeuteten Chlorophyllabbau ist es denkbar, dass Blätter der Farbklasse Gelb in der Organisation der Photosysteme eine schnellere zeitliche Entwicklung durchmachten, als Blätter der Farbklasse Grün. Nach dieser These hätten die Blätter der Farbklasse Gelb bereits im Frühling die größte Effektivität der Carboxylierung, während die Blätter der Farbklasse Grün diesen Zustand erst im Sommer erreichen.

Eine potentielle Endprodukthemmung durch die Assimilate war in der Blatt-Farbklasse Gelb war aufgrund nicht erhöhter Konzentration von Saccharose, Glucose und Fructose auch nicht stärker als in der Farbklasse Grün (vgl. KOVTUN & DAIE 1995, EINIG et al. 1997).

Es wird zusammengefasst, dass die Dunkelreaktion in der Blatt-Farbklasse Gelb im Jahresgang einem schnelleren Alterungsprozess unterliegt. Sie wird vor allem aufgrund des verringerten Chlorophyllgehalts pro Blattflächeneinheit erniedrigt.

Im folgenden Kapitel werden die Auswirkungen der schwächeren CO₂-Assimilation in den vergilbten Blättern (Kap. 5.4, 5.5 und 5.6) auf den Biomassezuwachs diskutiert.

5.7 Zeigen Bäume mit Kronenvergilbung Einbußen im Biomassezuwachs?

5.7.1 Dickenwachstum im Jahresgang

In der Erlau hatten die Eichen mit partiell vergilbtem Laub einen geringeren Dickenzuwachs als solche mit grünem Laub. Die soziale Stellung dagegen spielte beim Dickenwachstum keine Rolle, da alle Bäume vom Waldrand offensichtlich ausreichend Licht bekamen (vgl. NIINEMETS 1998). Im Jahresgang wurde nur bei grün belaubten Bäumen kurz vor dem Laubaustrieb eine deutliche Zunahme des

Stammradius festgestellt, während partiell vergilbte Bäume erst im Sommer stärker zuwuchsen.

Die gespeicherten Assimilate aus dem Vorjahr bestimmen die Frühholzbreite (BRAUN 1983, Braun 1988). Es wird vermutet, dass die Vorräte, aus denen das Frühholz im Folgejahr aufgebaut wird, erst im Herbst angelegt werden (HÖLL 1981). Bei Eiche sind die makroporen Frühholzgefäße durch eine Halbscheide von paratrachealem Kontaktparenchym umgeben (KAUSMANN & SCHIEWER 1989), welches große Mengen an Stärke speichert (ESCHRICH 1995). Im zeitigen Frühjahr beginnt der Stärkeabbau zuerst in den Wurzeln und dann im Stamm. Gleichzeitig werden neue Gefäße angelegt, deren Lumen nun vor allem mit Saccharose gefüllt werden, so dass durch den hohen, osmotisch bedingten Turgor Wasser aus den Wurzeln bis in die sich entfaltenden Knospen gelangen kann (ESCHRICH 1995). Dieser Turgor bedingt gleichzeitig die Großlumigkeit der neuen Frühholzgefäße (BRAUN 1983).

Aufgrund der geringen Assimilationsleistung der Bäume mit partiell vergilbtem Laub werden jedoch weniger Assimilate gespeichert, so dass verständlich wird, dass das Wachstum des Frühholzes hier geringer ausfällt (zu den Auswirkungen auf den Wasserhaushalt siehe Kap. 5.8).

5.7.2 Kohlenhydrate und Infektion

Neben der geringen Assimilationsleistung von Bäumen mit partiell vergilbtem Laub ist es denkbar, dass die *Phytophthora*-Infektion den Kohlenhydratspeicher direkt beeinflusst: Bei Kartoffelpflanzen sank einen Tag nach der Inokulation mit *P. infestans* der Gesamtgehalt an Kohlenhydraten ab (ENGSTRÖM & STRÖMBERG 1996). *Phytophthora* ist hemibiotroph und entzieht dem Medium unter anderem Kohlenhydrate und speziell Saccharose (HOHL 1983, ENGSTRÖM & STRÖMBERG 1996, NDOUMOU et al. 1996) und stellt somit eine zusätzliche Senke für Kohlenhydrate dar. Darüber hinaus ist bekannt, dass bodenbürtige *Phytophthora* auch Sterole von ihren Wirten aufnimmt (PONCHET et al. 1999). In den Zuckerkonzentrationen in den Blättern der Eichen in der Erlau war jedoch kein Unterschied zwischen Baumindividuen mit grünem und partiell vergilbtem Laub zu erkennen.

5.7.3 Biomassezuwachs in der Baumkrone

Die Netto-CO₂-Assimilation in Blättern der Farbklasse Gelb war gegenüber denen der Farbklasse Grün erniedrigt (Kap. 5.5 und 5.6). Der Umstand, dass an Ästen mit der Laub-Farbklasse Gelb nach dem Maiaustrieb weniger in Biomasse

(Johannistriebe und Früchte) investiert wurde, lässt den Schluss zu, dass nach dem Maiaustrieb keine oder nur wenig Assimilate von Ästen der Farbklasse Grün zu denen der Farbklasse Gelb transportiert wurden (vgl. HONKANEN & HAUKIOJA 1994, KAITANIEMI & HONKANEN 1996, LOVELOCK et al. 1999). Wenn die Mechanismen, die eine unterschiedliche Produktivität von Zweigen auslösen, außer Betracht gelassen werden, ist die abweichende Allokation an verschiedenfarbig belaubten Zweigen in der vorliegenden Studie vergleichbar mit Ergebnissen anderer Untersuchungen: Beispielsweise ist an Schattenästen die Biomasseproduktion geringer als an Sonnenästen (STOLL & SCHMID 1998, CERMAK 1998, KUBISKE et al. 1997). Diese Beobachtung stützt die These, dass Zweige einen autonomen Kohlenstoff-Haushalt haben (LUXMOORE et al. 1995, HENRIKSSON 2001). Daher sterben die Zweige ab, deren Assimilation nicht ausreicht, um die Energie für den Erhaltungsstoffwechsel bereitzustellen (LUXMOORE et al. 1995, CERMAK 1998).

Wenn die Symptomatik der Eichenvergilbung in den kommenden Jahren gleichbleibt, ist für die Bäume in der Erlau zu vermuten, dass die Kronenteile mit der Laub-Farbklasse Gelb aufgrund von Einbußen im Biomassezuwachs nach und nach absterben werden. Dagegen ist zu erwarten, dass die Kronenteile mit der Laub-Farbklasse Grün dadurch nicht direkt betroffen sein werden. Allerdings könnte das nachlassende Dickenwachstum in vergilbten Kronenbereichen indirekt über eine herabgesetzte Wasserleitfähigkeit die Produktivität grüner Kronenteile beeinträchtigen, weil bei schwacher Wasserverfügbarkeit g_{H_2O} eingeschränkt wird, wodurch die Photosynthese mit CO_2 unterversorgt würde (vgl. Kap. 5.2.2 und 5.8).

5.8 Wird die Laubfläche als Konsequenz des Feinwurzelverlustes verringert?

Alle Eichen in der Erlau hatten einen hohen Feinwurzelverlust, und gleichzeitig waren die Baumkronen verlichtet. Das Blatt-Wasserpotential und die Transpirationsraten bei Lichtsättigung waren gegenüber Literaturangaben nicht auffällig (Kap. 5.2), so dass wahrscheinlich ist, dass sich die Laubflächen der Untersuchungsbäume im Laufe der Jahre verringert haben. JUNG et al. (2000) fanden in der Erlau eine enge Korrelation zwischen Feinwurzelschaden und Kronenverlichtung bei Bäumen im Bestandsinneren.

5.8.1 Die Beziehung zwischen leitender Stammquerschnittsfläche und Laubfläche – ein funktionaler Ansatz

Zur Abschätzung der Laubfläche haben sich verschiedene Ansätze bewährt: Für viele Baumarten wurden enge Beziehungen zwischen der Splintholzquerschnittsfläche und der Belaubungsfläche gefunden (GRIER & WARING 1974, ROGERS & HINCKLEY 1979, KAUFMANN & TROENDLE 1981, DEAN & LONG 1986). Diese Korrelationen gelten sowohl für den Durchmesser auf Brusthöhe und die ganze Baumkrone als auch für einzelne Äste und ihre Belaubung (KAUFMANN & TROENDLE 1981, EBERT & RIEGER 2000). R. HARTIG (1893) setzte das Feinreisig mit der Gesamtblattfläche ins Verhältnis. Dabei folgerte er, dass eine definierte Blattmenge über ihre Transpiration auf die vermehrte Bildung von Leitgewebe hinwirkt (vgl. Modell von TYREE & EWERS 1991, vgl. Kap. 3.7.6).

Es hat sich gezeigt, dass auch die Fläche einzelner Jahrringe eine hohe Korrelation zur Laubfläche hat. Insbesondere bei ringporigen Hölzern stellt die Fläche des Frühholzes ein Maß für die Laubfläche dar (ROGERS & HINCKLEY 1979). In der vorliegenden Untersuchung wurde die Querschnittsfläche der Frühholzringe als Maß für die Laubfläche betrachtet, daher wird nachfolgend die Ursächlichkeit der Beziehung Frühholzquerschnittsfläche-Laubfläche diskutiert: Wie auch T. HARTIG (1857) schon beschrieben hatte, beginnen die Eichen im Frühjahr zuerst mit dem Aufbau des Frühholzes, bevor die Knospen anschwellen (vgl. auch PRIESTLY 1935, WAREING 1951, ALONI et al. 1997). Ausgehend von den Knospen entwickeln sich die Xylemgefäße annähernd gleichzeitig durch den ganzen Stamm, was nach PRIESTLY (1935) auch die Erklärung für die außerordentliche Länge dieser Zellen ist. Es zeigte sich, dass die Gefäße Wasser aus dem Vorjahresholz aufnahmen (PRIESTLY 1935, BRAUN 1983). Eine Schädigung des Spätholzes oder trockene Frühjahre haben folglich Auswirkungen auf das Frühholz (ORWIG & ABRAMS 1997, vgl. Kap. 5.9.1). Bei gesunden Eichen wird das Wachstum des Frühholzes mit dem Laubaustrieb eingestellt, so dass vermutlich die Leitbündelsysteme der Blätter mehr mit Frühholz als mit Spätholz in Verbindung stehen (PRIESTLY 1935, WAREING 1951). Aus den angeführten Ausführungen geht hervor, dass zwischen Frühholzquerschnittsfläche und Gesamtblattfläche bei den Eichen eine enge anatomisch-funktionale Beziehung besteht.

5.8.2 Die Laubfläche der Untersuchungsbäume in der Vergangenheit

Mittels der Flächen der Frühholzringe wurde die zeitliche Entwicklung der Laubfläche rekonstruiert. Bei den Eichen in der Erlau stieg die jährlich gebildete

Frühholzquerschnittsfläche bis 1982 annähernd stetig an, was der „normalen“ Entwicklung einer sich mit den Jahren vergrößernden Baumkrone entspricht. Ab dem besonders trockenen Jahr 1984 verlangsamte sich bei grün belaubten Bäumen der Anstieg der jährlich gebildeten Frühholzquerschnittsfläche. Bei Bäumen mit partiell vergilbtem Laub wurde fortan jedes Jahr weniger Frühholzquerschnittsfläche gebildet. Letzteres ist gleichbedeutend mit einer deutlichen Abnahme der Laubfläche. Bei Bäumen mit partiell vergilbtem Laub nahm das Stammdickenwachstum (Früh- und Spätholz) aufgrund der sich gegenseitig verstärkenden Entwicklungen von erniedrigter Assimilationsrate (vgl. Kap. 5.5, 5.6, 5.9.2) und dadurch verringerter Laub- bzw. Assimilationsfläche immer stärker ab.

Nachfolgend wird näher auf die Verteilung von Assimilaten mit besonderer Berücksichtigung des Frühholzwachstums eingegangen: In den Eichen stellt neben dem Wurzelsystem das Frühholz die stärkste Senke für Assimilate dar (DREXHAGE et al. 1999). Es wurde beobachtet, dass die Breite der Frühholzringe in gesunden Eichenbäumen innerhalb langer Zeitspannen konstant blieb (BLANK 1997). Die Abnahme der Frühholzringbreite in der vorliegenden Untersuchung muss daher als empfindliche Abnahme an Assimilatspeicher angesehen werden.

Neben der bereits angesprochenen verringerten Assimilationsrate wirkt sich möglicherweise die Zerstörung der Feinwurzeln durch *Phytophthora* ebenfalls auf den Assimilatspeicher aus. Es wurde nämlich herausgefunden, dass Eichen in Mitteleuropa das größte Wurzelwachstum in den Monaten September, Januar und Februar hatten (JUNG et al. 1996b, BLASCHKE pers. Mittlg.), so dass wachsende Wurzeln theoretisch auf den gesamten Speicher an Assimilaten zurückgreifen können (KRÜGER & TRAPPE 1967 in LUXMOORE et al. 1995). Jedoch wird im zeitigen Frühjahr auch die höchste Dichte an Zoosporen von *Phytophthora* im Boden gefunden, so dass in dieser Jahreszeit die Wurzeln vermehrt infiziert werden können (JUNG 1996). Daher wird vermutet, dass eine erhöhte Menge an Reservestoffen für das Wachstum und die Reparatur des von *Phytophthora* angegriffenen Wurzelsystems aufgewendet wird.

Die Forschungsfrage wird so beantwortet, dass sich die Laubfläche in partiell vergilbten Bäumen ab dem besonders trockenen Jahr 1984 von Jahr zu Jahr weiter zurückbildete.

Nachfolgend wird diskutiert, ob über die Verringerung der assimilierenden Fläche hinaus eine physiologische Beeinträchtigung in der Vergangenheit festzustellen war

und inwiefern eine solche Schädigung mit Klimaereignissen zusammenfiel (Kap. 5.9).

5.9 Markiert das Verhältnis stabiler Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$) den Beginn der ökophysiologischen Schädigung?

5.9.1 Dendrochronologie

In der vorliegenden Studie wurden die Jahrringe untersucht, um den Beginn des Zuwachsrückgangs des Stammes zeitlich festlegen zu können. Nachlassendes Wachstum wird als Beginn der Kronenschädigung angesehen.

Es wurde gefunden, dass der jährliche Dickenzuwachs von grün belaubten Bäumen und solchen, die im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtes Laub trugen, in den letzten 60 Jahren über lange Zeiträume hinweg deutlich verschieden waren. Die Bäume mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub hatten im Verhältnis zu den grün belaubten Bäumen von 1940 bis 1964 ein höheres Dickenwachstum. Bei den Bäumen, die im Untersuchungszeitraum grünes bzw. partiell vergilbtes Laub hatten, scheint es sich um Physiotypen mit unterschiedlichen Wachstumsstrategien zu handeln. Es wird vermutet, dass Pflanzen, die mehr in die Biomasseproduktion investieren, den Sekundärstoffwechsel weniger fördern (LORIO 1988, HERMS & MATTSON 1992). So wurde berichtet, dass Fichten-Individuen, die einen relativ hohen Zuwachs hatten, schneller von Hallimasch (*Armillaria* spp.) infiziert wurden (HRIB et al. 1983). Dagegen ließ in den letzten Jahren vor ihrem Tod das Dickenwachstum von Eichen genauso wie bei Fichten stark nach (PEDERSON 1998 bzw. MÄKINEN et al. 2001).

In der Erlau ist die Pflanzenverfügbarkeit insbesondere der Elemente Eisen und Mangan erniedrigt, so dass es bei einer geringen Aufnahme in schnell wachsenden Baumindividuen zusätzlich zu einer stärkeren Verdünnung von diesen Nährelementen kommen kann (HEINZE & FIEDLER 1992). Aufgrund des Nährstoffmangels könnte der Sekundärstoffwechsel in solchen Bäumen weniger gefördert werden, so dass sie anfälliger für die Einwirkung von Pathogenen werden (TOGNETTI & JOHNSON 1999).

Nach Aussage der Waldbesitzer in der Erlau sind in der Vergangenheit mehrere Bäume pro Hektar abgestorben, ohne dass die Ursache des Absterbens bekannt wurde (HUBER pers. Mittlg.). Möglicherweise litten diese Bäume ebenfalls an der

Auswirkung der *Phytophthora*-Infektion. Es muss als Spekulation angesehen werden, dass die Bäume, die im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtes Laub hatten, deshalb bis heute überlebt haben, weil sie in der Vergangenheit einen erhöhten Zuwachs hatten.

Nach niederschlagsarmen Jahren wurden an Eichen in der Erlau oft mehrjährige Wachstumseinbußen beobachtet, wie sie auch aus anderen dendrochronologischen Untersuchungen bekannt sind (ORWIG & ABRAMS 1997, KRAMER & BOYER 1995, LEBOURGEOIS 2000, RUBINO & MCCARTHY 2000). Die mehrjährigen Zuwachseinbußen nach Trockenjahren wurden von ORWIG & ABRAMS (1997) auf eine Einschränkung der hydraulischen Leitfähigkeit zurückgeführt.

In den Jahren von 1960 bis 1974 wirkten sich starke Grundwasserschwankungen nachhaltig auf den Dickenzuwachs aus. In diesem Zeitraum waren die Jahrringbreiten der Bäume ähnlich, die im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtes bzw. grünes Laub hatten. Die Oszillation der Jahrringbreiten schwächte sich zwischen den Jahren ab. Auch bei Tannen und Fichten war eine nachlassende Oszillation ein Zeichen für eine beginnende Schädigung, bevor äußerliche Symptome erkennbar waren (KIENNEN & SCHUCK 1983, SCHWEINGRUBER 1983, SCHWEINGRUBER 1993).

Bereits 1973 stieg der Grundwasserstand ungleichmäßig wieder auf ein höheres Niveau an. Alle Bäume reagierten mit kräftigen Gewinnen an Dickenzuwachs, jedoch war der Zuwachs an Jahrringen bei Bäumen, die im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtes Laub hatten, schon geringfügig kleiner als bei grün belaubten Bäumen. Ursache könnte der starke Einbruch im Frühholzwachstum 1974/75 (infolge von niedrigem Grundwasserstand und geringem Niederschlag im Jahr 1973) sein, der sich nur bei Bäumen mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub zeigte. Das bekannte Trockenjahr 1976 war in den Klimadaten in der Erlau nicht auffällig.

Der Rückgang der jährlich gebildeten Frühholzringquerschnittsfläche ist gleichbedeutend mit einer verringerten Laubfläche (vgl. Kap. 5.8), so dass die Biomasseproduktion in den nachfolgenden Jahren durch die verringerte Assimilationsfläche erniedrigt wurde (vgl. ORWIG & ABRAMS 1997).

Neben der physiologischen Schädigung der Eichen durch einen schwankenden Wasserstand (BRECKLE 1989) spielt andererseits die Bodenfeuchtigkeit für die Infektion von *Phytophthora* eine ausschlaggebende Rolle: Im Frühjahr sind die freigesetzten Zoosporen auf freies Bodenwasser angewiesen, um sich mit Hilfe ihrer Geißeln den Wurzeln ihrer Wirtspflanzen zu nähern (CARLIE 1983). In Folge einer

jährlich ansteigenden Niederschlagssumme am Standort Erlau (LWF 2001) mit einer allgemein auftretenden Verschiebung der Niederschläge vom Sommer- zum Winterhalbjahr (RAPP & SCHÖNWIESE 1995) ist mit einem jährlich ansteigenden Infektionsdruck von *Phytophthora* auf die Eichen zu rechnen (JUNG et al. 1996b).

Das Dickenwachstum von partiell vergilbten Bäumen geht seit 1977 zurück und auch die Bäume mit grünem Laub wachsen seit 1981 weniger stark zu. Letzteres deutet darauf hin, dass auch diese Bäume durch die nachgewiesene Infektion mit *Phytophthora* geschädigt werden.

Auch die Zuwächse von Altbuchen waren geringer, wenn sie mit *Phytophthora* infiziert waren (HARTMANN & BLANK 1998). Teilweise waren hier die Zuwachseinbußen nach Trockenjahren so dramatisch, dass die Buchen abstarben. Vielfach wurde gefunden, dass Bäume mit durch pathogen-beeinflussten geringeren Zuwächsen gegenüber zusätzlich auftretendem Stress anfälliger werden (KOZLOWSKI et al. 1991, AYRES & WEST 1993).

In zwei- bis dreijährigem Abstand zu den Grundwasserschwankungen erscheint die Gleichzeitigkeit von ansteigender Bodenfeuchte und Rückgang des Wachstums bemerkenswert. In diesem Zusammenhang wird auf die bei stärker und gleichmäßiger durchfeuchtetem Boden möglicherweise erleichterte Infektion durch *Phytophthora* hingewiesen (vgl. JUNG 1996, siehe Kap. 5.10).

Die durch die *Phytophthora*-Infektion ausgelöste Erkrankung ist bei Alt-Eichen eine langwierige Erkrankung (JUNG et al. 1996a). Wie auch bei *Phytophthora*-infizierten *Eucalyptus*-Bäumen wird davon ausgegangen, dass die Pflanzen nicht notwendigerweise an der Infektion selbst sterben. Vielmehr verhindert der durch die Infektion ausgelöste Verlust an Wuchskraft die Bewältigung von zusätzlichem Stress wie beispielsweise Wasserverknappung bei Trockenheit oder Insektenbefall (CAHILL et al. 1986b).

5.9.2 Isotopenverhältnisse in Jahrringen

Aus der Cellulose der Jahrringe wurde $\delta^{13}\text{C}$ ermittelt und über die Formeln von FARQUHAR et al. (1982) c_i errechnet (vgl. Kap. 5.4). Seit dem Beginn der Untersuchungen im Jahr 1973 stieg c_i bei allen Untersuchungsbäumen mehr oder minder stetig an. Bei der Berechnung von c_i wird der Anstieg der Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre (c_a) mit einbezogen, so dass diese Erhöhung c_i nicht beeinflusst (FARQUHAR et al. 1982). POLLEY et al. (1993) und FENG (1998) haben gefunden, dass das c_i/c_a -Verhältnis von *Quercus*-Arten innerhalb

einer Außenkonzentration von 200 bis 350 ppm CO₂ konstant bleibt. Das bedeutet, dass bei der bekannten Erhöhung von c_a wahrscheinlich auch c_i ansteigt. Die gleichmäßige Erhöhung von c_i bei den Eichen in der Erlau geht daher vermutlich nicht auf eine Schädigung zurück.

Innerhalb des untersuchten Zeitraums von 1973 bis 2000 war WUE in Bäumen mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub niedriger als bei Bäumen mit grünem Laub. Wenn die im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäume auch vor 1973 ein geringeres WUE hatten (wovon nach ROBERTSON et al. (1997) bei geringer zwischenjähriger Variation über eine Zeitreihe von 27 Jahren ausgegangen werden kann), dann resultiert aus dem höheren jährlichen Flächenzuwachs dieser Bäume bis 1972 (vgl. Kap. 5.9.1) auch ein weitaus höherer Wasserverbrauch. Ausgehend von diesem erhöhten Wasserverbrauch bei den im Untersuchungszeitraum partiell vergilbten Bäumen erscheint es plausibel, dass sie durch starke Schwankungen im Grundwasser, wie sie zwischen 1960 bis 1974 auftraten, stärker beeinträchtigt werden konnten als grün belaubte Bäume mit geringerem Wasserverbrauch.

Bei offensichtlich gesunden Stieleichen wurde gefunden, dass WUE zunimmt, wenn die leitende Frühholzquerschnittsfläche abnimmt (vgl. PONTON et al. 2001). Dagegen sank im Jahr 1988 (zehn Jahre früher als bei grün belaubten Bäumen) WUE in Bäumen mit im Untersuchungszeitraum partiell vergilbtem Laub stark ab, was auf eine fortschreitende physiologische Beeinträchtigung der Photosynthese zurückzuführen ist.

Für die Beantwortung der Forschungsfrage wird zusammengefasst, dass die Eichen in der Erlau nach starken Schwankungen im Grundwasserstand kurzzeitig Wachstumseinbußen erlitten. Die partiell vergilbten Bäume waren vermutlich durch diese Schwankungen stärker betroffen, weil sie generell ein niedrigeres WUE hatten und gleichzeitig stärker zuwuchsen. Daher verbrauchten die partiell vergilbten Bäume viel mehr Wasser als die grün belaubten Bäume. Durch ein stetig ansteigendes Grundwasser erholte sich das Dickenwachstum aber wieder.

Die physiologische Schädigung, die ihren Ausdruck in einer weiteren Erniedrigung von WUE findet, setzte bei partiell vergilbten Bäumen erst dann ein, nachdem der Grundwasserstand auf dauerhaft hohem Niveau angestaut wurde.

Es wird vermutet, dass die ansteigende Bodenfeuchte die Infektion mit *Phytophthora* gefördert hat.

5.10 Die Rolle von Umweltfaktoren bei der beschriebenen Eichenerkrankung

Grundsätzlich hat die Diskussion um die Waldschäden gezeigt, dass es sehr schwierig ist, im Freiland die Einwirkung von Umweltfaktoren auf die Bäume zu exakt bestimmen (ELLING 1992, BALDER 1993, BLANK & HARTMANN 1993, SCHÜTT 1993). Vielfach hat dieser Umstand dazu geführt, dass mehrere Ursachen mehr oder weniger gleichwertig als Auslöser für die Schädigungen beschrieben wurden (vgl. MATYSSEK & INNES 1999). Je enger die Untersuchung räumlich begrenzt ist, umso deutlicher lassen sich die Zusammenhänge darstellen. Doch auch in einem so kleinräumigen Gebiet wie der Erlau erscheinen von den untersuchten Umwelteinflüssen mehrere, namentlich insbesondere Nährstoffverfügbarkeit, Grundwasserstand sowie die *Phytophthora*-Infektion an dem Syndrom der Eichenvergilbung beteiligt zu sein:

Die geringe Nährstoffverfügbarkeit von Eisen und Mangan scheint zwar als alleinige Ursache für die Vergilbung auszufallen (vgl. Kap. 5.1). Allerdings wurden die Infektionen mit *Phytophthora* vor allem dann von Laubverfärbungen begleitet, wenn die Böden eine schlechte Verfügbarkeit von Eisen und Mangan aufwiesen (JUNG et al. 2000).

Ansteigendes Grundwasser mit höherer Wasserverfügbarkeit im Boden kann eine positive Wirkung auf das Dickenwachstum von Bäumen ausüben (SCHWEINGRUBER 1983). Bei den Eichen, die in der vorliegenden Arbeit untersucht wurden, fällt der Einbruch des Dickenzuwachses in eine Zeitphase mit gleichmäßig erhöhtem Grundwasserstand. Eine mögliche Vor-Schädigung der Bäume durch die vorherigen Grundwasserschwankungen ist zwar nicht auszuschließen, erscheint aber als einzige Ursache unwahrscheinlich, da die Bäume auf den nachfolgenden Grundwasseranstieg in den ersten Jahren mit gesteigertem Wachstum reagierten. Eine erhöhte Wasserverfügbarkeit im Boden kann sich ebenfalls positiv auf den Infektionsdruck von *Phytophthora* auswirken (JUNG 1996).

Es zeigte sich, dass je weiter die Eichen im Bestand wuchsen, die Einbrüche im Dickenwachstum in immer größerem zeitlichen Abstand zum Grundwasseranstieg erfolgten (siehe FORSTENAICHER 2002). Der Jahr für Jahr vom Bestandesrand ins Waldinnere fortschreitende Zuwachseinbruch der Eichen erinnert an Schädigungen durch die langsame Ausbreitung von Pflanzenschädlingen, wie sie in der Literatur, auch im Zusammenhang mit *Phytophthora* beschrieben wurde (ZENTMYER 1980, WESTE & MARKS 1987). Wenn eine Infektionswelle von *Phytophthora* in Betracht

gezogen wird, könnte sie vom Freiland kommend, innerhalb mehrerer Jahre in den Bestand hineingewandern.

Nach den vorgestellten Indizien erscheint der folgende Ursachenkomplex für die beobachtete Eichenerkrankung verantwortlich:

1.) Alle Eichen sind mit *Phytophthora* infiziert. Die Erkrankung ist bei den Bäumen offensichtlich unterschiedlich weit fortgeschritten. Möglicherweise ist die unterschiedliche Krankheitsausprägung auf genetische Unterschiede zurückzuführen.

2.) Es wurde beobachtet, dass die *Phytophthora*-Infektion auf nährstoffarmen Böden von Vergilbung der Blätter begleitet wird. Möglicherweise begünstigt die geringe Pflanzenverfügbarkeit von Eisen- und Mangan eine Wurzelinfektion mit *Phytophthora*.

3.) Eine erhöhte Bodenfeuchte erhöht den Infektionsdruck von *Phytophthora* aber auch das Dickenwachstum von Eichen. Die dauerhaft erhöhte Bodenfeuchte im Untersuchungsgebiet zog nach wenigen Jahren erhöhten Dickenzuwachses einen plötzlich einsetzenden Zuwachseinbruch nach sich.

4.) Aus diesem Komplex resultiert bei den Bäumen mit unterschiedlich raschem Verlauf die Ausbildung des Krankheitsbildes, dessen ökophysiologische Mechanistik in der vorliegenden Studie aufgedeckt wurde.

5.11 Szenario des Krankheitsablaufs

Nach Auswertung der Ergebnisse erscheint das folgende Wirkungsgefüge als Auslöser des Syndroms der untersuchten Eichenerkrankung plausibel (siehe Numerierung in **Fig. 83**): Am Ausgangspunkt des Syndroms steht die Infektion der Wurzeln mit *Phytophthora* (1). *Phytophthora* zerstört das Feinwurzelsystem (2). Dadurch wird weniger Wasser aufgenommen und die Wasserversorgung der Blätter wird ungünstiger (3). Gleichzeitig nehmen die Wurzeln weniger Nährstoffe auf, insbesondere Eisen und Mangan (4), die am Standort durch einen hohen pH-Wert des Bodens ohnehin schwer pflanzenverfügbar sind.

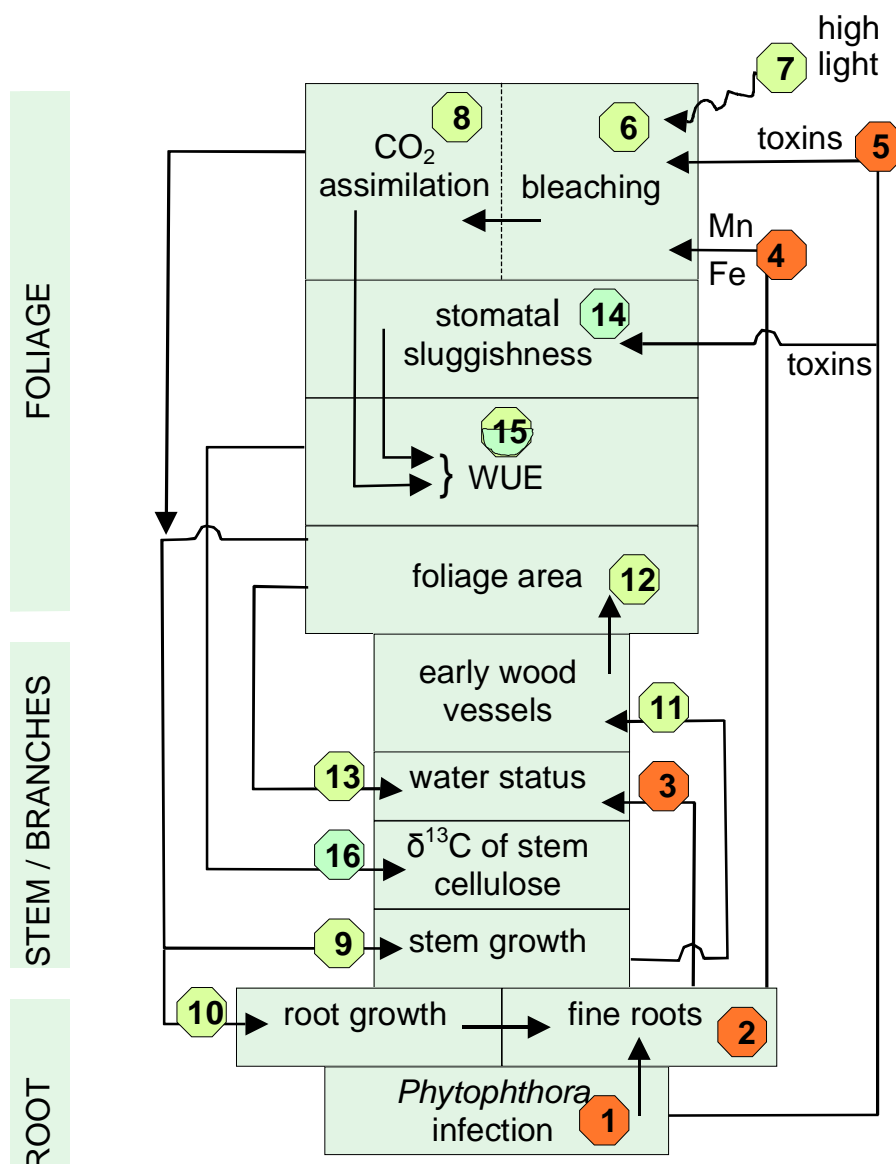


Fig. 83 Synopsis of the syndrome of the investigated oak decline (arrows indicate pathways of decline process; red numbers indicate responses originated by *Phytophthora*, yellow numbers are effects originated by the decreasing photosynthesis and blue numbers are responses originated by the stomatal sluggishness, numbering see text)

Phytophthora scheidet Toxine aus (WOODWARD et al. 1980), welche möglicherweise mit dem Saftstrom bis in die Blätter gelangen (5). Die Vergilbung (6) tritt im Frühjahr dann auf, wenn die folgenden Bedingungen erfüllt sind: geringe Konzentrationen von Eisen und Mangan in den Blättern (4), verstärkt durch den Befall der Wurzeln mit *Phytophthora* (5) und gleichzeitige Wirkung von Starklicht (7).

Unter diesen Voraussetzungen wird die Vergilbung auf die folgenden Prozesse zurückgeführt: Die Elektronentransportkette wird vermutlich durch Toxine und Nährstoffmangel blockiert (vgl. HEISER et al. 1998), so dass bei Überangebot von Licht angeregtes Chlorophyll den zerstörerischen Singulett-Sauerstoff bildet (HEISER et al. 1999). Der reaktive Singulett-Sauerstoff zerstört das Chlorophyll soweit, bis die Elektronentransportkette durch die eingefangene Lichtenergie nicht mehr überlastet ist und eine weitere Vergilbung durch photochemische Nutzung der Lichtenergie unterbleibt.

In Folge des Chlorophyllabbaus wird die Lichtreaktion eingeschränkt. Die CO₂-Assimilation wird erniedrigt (8), so dass dem Baum weniger Kohlenhydrate zur Verfügung stehen. Dadurch sinkt der Biomassezuwachs im Stamm (9) und nach dem Wurzel/Spross-Verhältnis (DREXHAGE et al. 1999) nimmt vermutlich auch das Wachstum der Wurzeln ab (10).

Mit der nachlassenden Produktivität sinkt die Reservestoffspeicherung, so dass das vor dem Laubaustrieb gebildete Frühholz weniger stark zunimmt (11). Ausgehend von der Beziehung der Querschnittfläche des Frühholzes zur Gesamt-Laubfläche des Baumes (vgl. ROGERS & HINCKLEY 1979) wird geschlossen, dass die Laubfläche im Folgejahr abnimmt (12). Dadurch verringert sich die transpirierende, aber auch die produzierende Oberfläche der Bäume. Als weitere Folge wird ein ausgeprägtes Absinken des Wasserpotentials bei der gegebenen Wurzelschädigung verhindert (13) und andererseits die CO₂-Assimilationsleistung des Baumes weiter eingeschränkt. Daher sinkt das Wachstum von Stamm (9) und Wurzeln (10) weiter ab.

Da die Stomata (14) aufgrund einer (möglicherweise durch Toxine (5) ausgelösten) Trägheit immer relativ weit offen sind und die CO₂-Assimilation in Folge der Vergilbung absinkt (8), wird die Wassernutzungseffizienz (WUE) kleiner (15). Seit Jahren ist die stärker werdende Abnahme von WUE auch im „negativer“ werdenden $\delta^{13}\text{C}$ in der Cellulose der Baumstämme (16) nachweisbar.

Es verstärkt sich der Konflikt, dass einerseits für den Aufbau von Kohlenhydraten mehr Wasser verbraucht wird und andererseits die Wasseraufnahme durch die Feinwurzeln und wasserleitendes Gewebe abnimmt.

Das untersuchte Syndrom der Eichenvergilbung zeigt einen chronischen Krankheitsverlauf und kann nach mehreren Jahren zu so starken Zuwachsverlusten führen, dass die Bäume absterben.

5.12 Empfehlungen für die Praxis

Nachfolgend wird kritisch beleuchtet, welche Möglichkeiten bestehen, um der Erkrankung entgegen zu treten:

Mit *Phytophthora* infizierte Eichenbäume sind mit Fungiziden nicht behandelbar, da weder das Wurzelsystem noch der Boden ausreichend desinfiziert werden können (OBWALD pers. Mittlg.).

In befallenen Beständen sollten Neuanpflanzungen von auf *Phytophthora* anfälligen Baumarten (z.B. Eiche und Buche) erst dann erfolgen, wenn im Boden kein Inokulum mehr nachweisbar ist.

Da sich Staunässe im Frühjahr günstig auf die Neubesiedelung mit *Phytophthora* auswirkt, sollten anfällige Baumarten nur auf solchen Böden angepflanzt werden, die nach Niederschlägen rasch abtrocknen und insbesondere im Frühjahr nicht zu Staunässe neigen.

Die Beobachtung, dass neben krankhaft vergilbten Bäumen auch grün belaubte stehen, weist auf genetische Unterschiede hin, was einen vielversprechenden Ausgangspunkt für die Züchtung von toleranten oder resistenten Eichen darstellt. Ferner sollte untersucht werden, wie Eichen verschiedener Herkünfte auf die Infektion mit *Phytophthora* reagieren.

6 ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Studie charakterisiert das Syndrom der astweisen Vergilbung der Eiche (*Quercus robur* L.). Es wurde die zentrale Hypothese aufgestellt, dass eine massive Feinwurzelschädigung, die auf eine Infektion mit dem Wurzelpathogen *Phytophthora*, insbesondere *P. quercina* zurückgeführt wird, am Beginn einer Wirkungskette steht, die zur Schädigung der Baumkrone und schließlich zum Absterben der Bäume führt.

Ein Nachweis einer eindeutigen Kausalität zwischen *Phytophthora*-bedingtem Wurzelschaden und Eichenvergilbung konnte in dem Versuchskollektiv nicht erbracht werden. Von allen untersuchten Einflüssen erscheint die *Phytophthora*-Infektion im Ursachenkomplex mit der zunehmenden Bodenfeuchte sowie der gegebenen Nährstoffarmut von Eisen und Mangan die schlüssigste Erklärung für die beobachtete Eichenvergilbung darzustellen.

Das Untersuchungsgebiet "Erlau" (48° 40' N, 12° 43' E) liegt zwischen der Stadt Landau an der Isar und Markt Wallersdorf in Niederbayern, Deutschland. Die Bodenart ist eine Kalkpaternia mit einem pH-Wert von 7,3 (CaCl₂) im Ah-Horizont. Ausgangsmaterial des Bodens sind holozäne Flussablagerungen. Der mittlere Grundwasserstand lag im Jahr 1999 bei 1,6 Metern unter der Geländeoberkante und der mittlere langjährige Niederschlag wird mit 675 mm angegeben. Das Klima ist sub-kontinental geprägt.

An fünf Baumindividuen wurde eine intensive ökophysiologische Analyse durchgeführt, und weitere sieben Bäume wurden phänologisch und dendrochronologisch untersucht. Die Untersuchungsbäume waren bis 200 Meter von einander entfernt und wuchsen am süd-exponierten Waldrand. Die Kronen der Untersuchungsbäume waren entweder grün belaubt oder partiell vergilbt. Der Grad der Vergilbung wurde mittels der Blatt-Farbklassen Grün, Gelbgrün und Gelb klassifiziert.

Für die Analyse des Syndroms wurden Untersuchungen von Wurzelzustand, Phänologie der Kronenvergilbung, Jahrringwachstum, Stamm-Dickenwachstum, Verhältnis der stabilen Kohlenstoffisotope ¹²C/¹³C (δ¹³C) im Holz, Gaswechsel, Xylemsaftfluss, Blatt-Wasserpotential, spezifische Blattfläche, Lichtgenuss in der Baumkrone, Chlorophyll-Fluoreszenz, Konzentrationen von Zuckern, Stärke und

photosynthetischen Pigmenten, Nährstoffe in Blättern sowie der Ultrastruktur der Mesophyllzellen und der Chloroplasten durchgeführt.

Bei den ökophysiologischen Untersuchungen auf Blattebene wurde je Baum jede vorgefundene Blatt-Farbklasse mehrmals untersucht und mit den anderen Baum/Blatt-Farbklassen verglichen.

6.1 Ergebnisse

Phänologie

Untersuchungen des Wurzelsystems ergaben, dass weitgehend alle Eichenbäume von *Phytophthora* spp. infiziert waren und gleichzeitig starke Schädigungen der Feinwurzeln aufwiesen. Der Grad der Wurzelschädigung korrelierte weder mit der Kronenverlichtung der Bäume noch mit dem Vergilbungsgrad der Krone. Jedoch waren die Wurzeln der partiell vergilbten Bäume weniger stark mykorrhiziert. Die Kronen waren bei einigen Bäumen grün, bei anderen zeigten sich astweise Vergilbungen, die bis ein Drittel der Krone umfassen konnten. Die folgende Analyse soll die Wirkungspfade zwischen unter- und oberirdischer Schädigung herausarbeiten und insbesondere die ökophysiologischen Prozesse des Syndromverlaufs in der Baumkrone offenlegen.

Die Blattvergilbung und deren Auswirkungen auf die Photosynthese

Aufgrund der geringen Pflanzenverfügbarkeit der Elemente Eisen und Mangan in dem kalkhaltigen Boden zeigten die Blätter aller Untersuchungsbäume eine Unterversorgung dieser Elemente. Weder bei Bezug der Nährstoffe auf Trockengewicht noch auf die Blattfläche konnte ein Zusammenhang mit den Blatt-Farbklassen gefunden werden. Jedoch scheint Mn-Mangel eine Voraussetzung für die durch *Phytophthora* ausgelöste Vergilbung zu sein, da über den Untersuchungsstandort hinaus die typischen Vergilbungssymptome an Eiche nur auf Böden mit ungenügender Pflanzenverfügbarkeit von Mangan beobachtet werden.

Die Konzentration von Chlorophyll nahm in Blättern von der Farbklasse Grün nach Gelb erwartungsgemäß ab. Darüber hinaus war aber die Chlorophyllkonzentration in der Blatt-Farbklasse Grün in Bäumen, die auch die Blatt-Farbklasse Gelb aufwiesen, geringer als in Bäumen mit ausschließlich grünem Laub. Das deutet darauf hin, dass die gesamte Krone partiell vergilbter Bäume beeinträchtigt war.

Die Carboxylierungseffizienz (CE) sank zusammen mit erniedrigten Chlorophyllmengen pro Blattflächeneinheit ab. Im Frühling war CE in den Blatt-Farbklassen Grün und Gelb ähnlich, während im Sommer und Herbst CE in der Blatt-Farbklasse

Grün anstieg und CE in der Blatt-Farbklasse Gelb absank. Es wird vermutet, dass die Blätter der Farbklasse Gelb während des Jahresgangs eine verfrühte Blattalterung zeigten, was durch die vorzeitige Reduktion von CE ausgedrückt wird. In Blättern der Farbklasse Gelb wurde die Photosynthese offenbar nicht durch Endprodukt-Hemmung beeinträchtigt, da in den Blatt-Farbklassen Grün und Gelb ähnliche Zuckerkonzentrationen auftraten. Es wurde gefolgert, dass die Beeinträchtigung der Photosynthese bei den Lichtreaktionen beginnt.

Im Spätsommer wurde in der Ultrastruktur des Mesophylls in Blättern der Farbklasse Gelb eine fortschreitende Dekompartimentierung festgestellt. In den Chloroplasten wurden nur Stromathylakoide gefunden. Ungefähr drei Wochen später wurden solche Blätter der Farbklasse Gelb innerhalb weniger Tage nekrotisch. Vergleichbare Befunde wurden an mit *Phytophthora*-Toxinen behandelten Tabakblättern gemacht (HEISER et al. 1999).

Zweige mit Blättern der Farbklasse Gelb oder Gelbgrün waren lichtexponierter als Zweige mit der Blatt-Farbklasse Grün. Möglicherweise wird die Wirkung von Starklicht unter der gegebenen Nährstoffunterversorgung verstärkt. Beim Zusammenspiel von Starklicht, Manganmangel und *Phytophthora*-Toxinen können vermehrt reaktive Sauerstoffspezies entstehen, welche die Thylakoidmembran oxidativ zerstören. Die Beobachtung zeigt, dass kurz nach dem Blattaustrieb der Chlorophyllgehalt pro Blattfläche reduziert wurde.

Im Sommer wurde die Lichtausnutzungseffizienz der Netto-CO₂-Assimilation in einer linearen Beziehung zur Chlorophyllmenge pro Blattflächeneinheit reduziert. Bei Messungen der Chlorophyllfluoreszenz nach acht-stündiger Dunkeladaptation lag F_v/F_m bei allen Blatt-Farbklassen bei 0,8. Dagegen sank das apparente Quantum Yield (gemessen mit Chlorophyll-Fluoreszenz) in der Blatt-Farbklasse Gelb bei Starklicht stark ab, analog zur maximalen Netto-CO₂-Assimilationsrate. Nachdem das Chlorophyll nach dem Blattaustrieb größtenteils zerstört war, zeigten Blätter der Farbklasse Gelb nur unter Starklicht eine dynamische Photoinhibition. Eine weitere Zerstörung der Photosysteme durch chronische Photoinhibition war nicht nachzuweisen.

In der Blatt-Farbklasse Gelb war die nicht-photochemische Energiedissipation (relativ zur aufgenommenen Lichtenergie) größer als in der Blatt-Farbklasse Grün. Aus den angeführten Ergebnissen wird geschlossen, dass die Ursache der dynamischen Photoinhibition auf eine Limitierung der Elektronentransportkette zurückzuführen ist.

Auswirkungen der Wurzelzerstörung auf Stomatafunktion und Wasserhaushalt

Die Stomata in Blättern der Farbklasse Gelb reagierten träger. Das Blatt-Wasserpotential war vor der Morgendämmerung (predawn) in Bäumen, die auch die Blatt-Farbklasse Gelb hatten, in allen Blättern niedriger („stärker negativ“) als in Bäumen nur mit grünen Blättern. Außerdem war das Wasserpotential innerhalb eines partiell vergilbten Baumes in der Blatt-Farbklasse Gelb am niedrigsten. Die Unterschiede im predawn-Blatt-Wasserpotential waren klein und statistisch meist nicht signifikant, jedoch wurden sie wiederholt gefunden. Das Minimum-Wasserpotential war gegen Mittag in den Blatt-Farbklassen Grün und Gelb ähnlich. Jedoch erreichte die Farbklasse Gelb dieses Minimum ein paar Stunden später und blieb für den Rest des Tages geringfügig niedriger als in der Farbklasse Grün. Zusätzlich zeigten Messungen von Xylemsaftfluss und Gaswechsel, dass Blätter der Farbklasse Gelb über Tag eine geringere Transpirationsrate hatten, die jedoch am Spätnachmittag und in der Nacht erhöht war. Andererseits behielten alle Untersuchungsbäume auch noch während trockener Witterung ein hohes Blattwasserpotential, so dass die Bäume, trotz träger Stomataregulation und Wurzelschädigung, nicht an starker baum-interner Trockenheit litten.

Entsprechend der Beziehung zwischen der Frühholzfläche und der Laubfläche der Krone (ROGERS & HINKLEY 1979) wurde aus Jahrringuntersuchungen gefolgert, dass sich in partiell vergilbten Bäumen die Laubfläche ab 1985 reduzierte, während in grün belaubten Bäumen die Laubfläche ab 1986 nicht mehr zunahm. Es wurde gefolgert, dass der massive Verlust der Feinwurzeln von den Bäumen mit einer Verringerung der transpirierenden Laubfläche beantwortet wurde. Daher blieb die Wasservorsorgung pro Blattflächeneinheit gleich, und die Stomata waren nicht gezwungen auf den Wurzelverlust mit stärkerem Schließen zu reagieren.

Tagesgänge und Lichtabhängigkeitskurven der Netto-CO₂-Assimilation zeigten, dass die apparente CO₂-Konzentration in den Mesophyll-Interzellularen (c_i), in der Blatt-Farbklasse Grün bei Starklicht bis auf 250 ppm CO₂ absank, während c_i in der Blatt-Farbklasse Gelb im Bereich der CO₂-Konzentration der Umgebungsluft von 350 ppm blieb. Daher war in der Blatt-Farbklasse Gelb die Versorgung mit CO₂ größer als der Bedarf seitens der Photosynthese, so dass die Photosynthese nicht durch die Stomata limitiert wurde. Da die Blätter der Farbklasse Gelb eine erniedrigte CO₂-Assimilation hatten und gleichzeitig die Stomata nicht auf das zunehmende c_i im Blatt mit verstärktem Schließen reagierten, war die Wassernutzungseffizienz (WUE) gering.

Auch bei der $\delta^{13}\text{C}$ -Analyse in den Jahrringen wurde gefunden, dass c_i über die gesamte untersuchte Zeitspanne von 1973 bis 2000 in partiell vergilbten Bäumen gegenüber grün belaubten Bäumen erhöht war. Ab 1987 stieg c_i in partiell vergilbten Bäumen noch stärker an und auch in grün belaubten Bäumen erhöhte sich c_i ab 1997 stark. Das Syndrom der Eichenvergilbung wird sowohl begleitet von einem nachlassenden Kohlenstoffgewinn als auch von einer verringerten WUE in der gesamten Biomasseproduktion.

Dendrochronologische Untersuchung am Standort

Bereits seit 1980 liegen Berichte über Vergilbungserscheinungen an Eichenkronen auf der Untersuchungsfläche vor. In einer dendrochronologischen Analyse wurde gezeigt, dass die Bäume, die im Jahre 2000 partiell vergilbt waren, von 1940 bis 1972 im Mittel einen größeren Zuwachs hatten als Bäume, die im Untersuchungszeitraum grün belaubt waren. Die wiederholten Baumaßnahmen am Fluss Isar in einer Entfernung von sechs Kilometern zur Untersuchungsfläche führten nur in den Jahren 1960 bis 1977 zu relativ starken Schwankungen in den Grundwasserständen und auch im Jahrringwachstum bei allen Bäumen. Ab 1978 schwankte der Grundwasserstand weniger und stieg auf ein höheres Niveau. Der Bodenwasserhaushalt änderte sich auch durch die langjährig ansteigenden Niederschlagsmengen am Standort, was den Infektionsdruck von *Phytophthora* begünstigt. Nach einem kurzzeitig starken Zuwachs sank das Dickenwachstum insbesondere von Bäumen, die im Untersuchungszeitraum partiell vergilbt waren. Nach Abwägung der wesentlichen Einflussgrößen wird gefolgert, dass das Dickenwachstum hauptsächlich infolge der Wurzelinfektion mit *Phytophthora* abnahm.

Die Entwicklung des Syndroms erstreckt sich über Dekaden, was charakteristisch für eine chronische Erkrankung ist. Die partiell vergilbten Untersuchungsbaume sind nicht durch einen plötzlich eintretenden Zusammenbruch gefährdet. Wenn jedoch die Infektion mit *Phytophthora* nicht zurückgeht, werden sie allmählich absterben. Auch Bäume, die bis heute ausschließlich grünes Laub haben, werden vermutlich in den kommenden Jahren Einschränkungen im Kohlenstoffhaushalt erfahren.

7 SUMMARY

Eco-physiology of the syndrome of crown decline in *Phytophthora*-infested *Quercus robur* L. at an old floodplain site

The syndrome was characterised by patchy yellowing of the foliage in the crowns of oak trees (*Quercus robur* L.). The central hypothesis was tested that the massive fine root injury associated with infestation by root pathogens of the genus *Phytophthora*, in particular *P. quercina*, presented the cause of the functional pathway leading to the crown decline.

A causal relationship between root damage and oak decline could not be found in the investigated tree collective. All investigated environmental influences show that the infection with *Phytophthora* in relation to the increased soil moisture and the limitation of iron and manganese most likely cause the crown decline observed.

The study site "Erlau" (48°40' N, 12°43' E) is located between Landau-on-Isar and Markt Wallersdorf (Dingolfing-Landau District) in Lower Bavaria, Germany. The soil type is paternia of clay with a pH value of 7.3 (CaCl₂) at Ah horizon on holocenic alluvials. In the year 1999 the mean groundwater table was at 1.6 meters below the soil surface. Annual mean precipitation is 675 mm and the climate is sub-continental.

Five tree individuals were selected for detailed, ecophysiological analysis, and another seven trees for the visual assessment of the crown status and year ring analysis. All selected trees were located within a distance of 200 m along the southern edge of the stand. The degree of discolouration of the leaves was assessed by means of the colour classes green, yellow and intermediate yellowish.

For the analysis of the syndrome of the crown decline, condition of root and crown, phenology, year rings width, seasonal stem increment, the ratio of the stable carbon isotopes ¹²C/¹³C (δ^{13} C), gas exchange, xylem sap flow, leaf water potential, specific leaf area, photon flux density above branches, chlorophyll fluorescence, concentration of sugars, starch and photosynthetic pigments, ultrastructure of mesophyll cells and chloroplasts were investigated.

For eco-physiological measurements at the leaf level, each leaf colour class of the trees was investigated repeatedly and compared with the other tree/leaf colour classes.

7.1 RESULTS

Phenology

It was revealed that all study trees were infected by *Phytophthora* spp. and showed massive fine root injury. The degree of root injury did neither significantly correlate with crown transparency of the tree nor the degree of discolouration of the foliage. It was seen, however, that in partially discoloured trees the roots were less occupied with mycorrhizae. It is remarkable that the tree crown displayed a broad spectrum of overall green foliage and gradual transitions towards patchy yellowing as well as discolouration of one third of the entire crown. The functional basis of this aboveground syndrome was the subject of the following analysis.

Leaf discolouration and consequences for photosynthesis

Due to the low availability of nutrients in the calcareous soil at the study site, all trees showed deficiencies in iron, potassium and manganese in the leaves, irrespective of the leaf colour class. No relationship between leaf discolouration and nutrients neither related to a dry weight basis nor to a leaf area basis could be found. Nevertheless manganese deficiency seems to play a role because *Phytophthora* mediated leaf discolouration on oak is exclusively reported on substrates being poor in manganese.

The chlorophyll concentration decreased from green to yellow leaves. In trees containing also yellow leaves, the green leaves showed lower chlorophyll concentrations than in trees with only green foliage, indicating that partially discoloured trees are physiologically affected at the whole-crown level.

The carboxylation efficiency (CE) was reduced with decreasing chlorophyll content per unit of leaf area. In spring CE was similar in green and yellow leaves, whereas in summer and autumn CE increased in green but decreased in yellow leaves. It is supposed that the yellow leaves show early senescence due to a more rapid decline of carboxylation efficiency in summer.

Inhibition of photosynthesis by accumulation of sugars in yellow leaves is unlikely due to similar sugar concentrations in green and yellow leaves. One may conclude that the photosynthetic impairment is initiated in the light reactions.

In yellow leaves the ultrastructure of mesophyll cells showed a decomposition of membranes in late summer. The chloroplasts had only stroma thylakoids. About three weeks later in autumn the yellow leaves became necrotic within a few days. Similar results were found in tobacco leaves treated with *Phytophthora* toxins (HEISER et al. 1999).

The daily sums of photon flux density were higher in twigs with yellow leaves within a tree. It is discussed that nutrient deficiencies became more critical under high light conditions. The interaction of high light intensities, nutrient deficiency and *Phytophthora* toxins can cause enhanced production of reactive singlet oxygen which causes oxidative injury to the thylakoid membrane ('bleaching'). Observations have shown that short time after leaf flushing the chlorophyll content per unit of leaf area was reduced.

The apparent quantum yield of net CO₂ uptake was reduced by linear relationship to chlorophyll content per unit leaf area. Also in measurements of chlorophyll fluorescence after dark adaptation of eight hours, F_v/F_m was around 0.8 in all leaf colour classes. In contrast high-light exposed yellow leaves showed strong decrease in the apparent quantum yield (measured by chlorophyll fluorescence) as well as decreased maximum photosynthetic rate. It is concluded that yellow leaves suffer from dynamic photoinhibition only during exposure to high-light. Enhanced photodamage by chronic photoinhibition was not detected.

In yellow leaves the non-photochemical energy quenching was enhanced on the basis of the intercepted light energy. One may conclude, therefore, that the dynamic photoinhibition was caused by a limitation in the electron transport chain.

Effects of fine root loss on stomatal function and water status

Stomata of yellow leaves tended to be sluggish in responsiveness. Trees with partial discolouration tended to have lower ("more negative") predawn leaf water potentials, and within these trees yellow leaves had even lower water potentials than the green leaves. These differences were small and rarely statistically significant, nevertheless they were consistently found in the various measurements. The minimum leaf water potential reached around noon was rather similar in green as well as in yellow leaves. There was a tendency, however, that this minimum was reached with a delay of a few hours in yellow compared to green leaves, and that the water potential tended to be lower in the yellow leaves for the rest of the day. In addition, measurements of xylem sap flow and gas exchange revealed that in yellow leaves the transpiration rate was lower during the day time, but tended to be higher during late afternoon and during the night. Nevertheless, all experimental trees maintained fairly high predawn leaf water potentials, even during drought periods and did not suffer from severe tree-internal drought, being caused either from excessive water loss through the foliage or impeded water uptake through the root system.

According to the relationship of early-wood ring area to total leaf area (ROGERS & HINKLEY 1979), it is concluded that in partially discoloured trees total leaf area was reduced from 1985 onwards, while in green trees the total leaf area did not increase anymore since 1986. It is concluded that in the trees studied the extensive loss of fine-roots by a reduction of the transpiring foliage area rather than by stomatal closure. Therefore, the trees did maintain a balanced water status.

Diurnal courses and light response curves of net CO₂ assimilation showed the CO₂ concentration in the mesophyll intercellular spaces, the apparent c_i , of green leaves to decrease to levels as low as 250 ppm CO₂ during high light, whereas c_i of yellow leaves stayed close to the ambient concentration of about 350 ppm. In yellow leaves, the supply of CO₂ was higher than the photosynthetic demand and the stomata did not limit the photosynthesis. When photosynthetic productivity is low in yellow leaves and the stomata do not respond to the increasing c_i in the leaf with pronounced closure, the water use efficiency (WUE) of such leaves is low.

Also in the analysis of $\delta^{13}\text{C}$ in annual rings of trees, it was found that c_i was higher in trees with partially discoloured foliage, confirming the results from gas exchange measurements. In all year rings from 1973 through 2000, $\delta^{13}\text{C}$ was consistently lower in discoloured trees but in 1987, this difference became larger. Since 1997 $\delta^{13}\text{C}$ was also decreasing in trees with green foliage. It is concluded that in trees with green foliage WUE tends to reflect incipient decline. The syndrome of the investigated oak decline is not only characterised by a weakened productivity, but also by a low WUE of the whole-tree production.

Dendrochronological study at the experimental site

Crown discoloration has been observed at the study site since 1980. In a dendrochronological analysis it was revealed that those trees with leaf discoloration showed higher vigour during former decades, i.e. from 1940 to 1972, as compared with the trees which have maintained a green crown colouration. The repeated manipulation on the water table of the river Isar in a distance of six kilometres caused variations of the groundwater table near the study area only in the years of 1960 through 1977. During this time, year ring widths were irregular in all trees. In 1978 the groundwater table increased and tended to be more stable. The changed soil water relations as being caused also by increasing precipitation at the experimental site may have supported the infection with *Phytophthora*. After a short-time increase of year ring widths, the trees being partially discoloured in the year 2000 showed severe

reductions in diameter growth relative to the trees which maintained green leaves. It is concluded that the growth of the trees was reduced in summary as a consequence by the infection of *Phytophthora*.

The time course of the syndrome development extending across decades is characteristic for a chronic decline which may eventually lead to the death of the trees. Thus, these trees do not face an acute risk of break-down. Rather, they may survive on a long-term scale, however, suffering from severe limitations on crown development and stem growth. In this respect, also those trees which have maintained green crowns to date are likely to experience restrictions during the years to come.

8 LITERATUR

- Aas, G. (1990) Kreuzbarkeit und Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche. AFZ 9-10: 219-212
- Aas, G. (1995) Die Behaarung der Blätter von Traubeneiche und Stieleiche (*Quercus petraea* und *Quercus robur*): Variabilität und taxonomische Bedeutung. IN: W. Maurer & U. Tabel (Hrsg.). Genetik und Waldbau unter besonderer Berücksichtigung der heimischen Eichenarten. Mittlg. der Forstl. Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz Nr. 34, Trippstadt: 297-309
- Abadia, J., Morales, F. & Abadia, A. (2000) Photosystem II efficiency in low chlorophyll, iron-deficient leaves. Plant and Soil 215: 183-192
- Abrams, M.D. (1990) Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. Tree Physiol. 7: 227-238
- Adams III, W.W., Demmig-Adams, B., Verhoeven, A.S & Baker, D.H. (1994) "Photoinhibition" during winter stress: involvement of sustained xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. Aust. J. Plant Physiol 22: 261-276
- Adams III, W.W., Winter, K., Schreiber, U. & Schramel, P. (1990) Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in relationship to changes in pigment and element composition of leaves of *Platanus occidentalis* L. during autumnal leaf senescence. Plant Physiol. 93: 1184-1190
- Agrios, G.N. (1997) Diseases caused by Chromistian fungal like Oomycetes. Plant Pathology, Academic Press, San Diego
- Aloni, R., Alexander, J.D. & Tyree, M.T. (1997) Natural and experimentally altered hydraulic architecture of branch junctions in *Acer saccharum* Marsh. and *Quercus velutina* Lam. trees. Trees 11: 255-264
- Andrade, J.L., Meinzer, F.C., Goldstein, G., Holbrook, N.M., Cavellier, J., Jackson, P. & Silvera, K. (1998) Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. Oecologia 115: 463-471
- Angers, D.A. & Nadeau, P. (1988) Determination of carbohydrate composition of soil hydrolysates by high-performance liquid chromatography. Journal of Chromatography 454: 444-449
- Aniol, R.W. (1987) A new device for a computer assisted measurement of tree ring widths. Dendrochronologia 5: 127-133
- Aranda, I., Gil, L. & Pardos, J.A. (2000) Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. Trees 14: 344-352

- Arend, M. & J. Fromm. 2000. Seasonal changes in the cambial ultrastructure of *Populus trichocarpa* in conjunction with alterations in potassium content and distribution of plasma membrane H⁺-ATPase. IN: Spatz, H.-C. and Speck, T. (eds.): Plant Biomechanics 2000, Thieme Verlag Stuttgart-New York: 195-200
- Ayres, P.G. & West, H.M. (1993) Stress responses in plants infected by pathogenic and mutualistic fungi. IN: Fowden, L., Mansfield, T. & Stoddart, J. Plant adaptation to environmental stress. Chapman & Hall, London: 295-313
- Badenoch-Jones, J., Parker, C.W., Letham, D.S. & Singh, S. (1996) Effect of cytokinins supplied via the xylem at multiples of endogenous concentrations on transpiration and senescence in derooted seedlings of oat and wheat. Plant, Cell and Environment 19: 504-516
- Balder, H. (1993) Absterbeerscheinungen an Eichen – Symptome, Ursachen und Verbreitung. Rundgespräche der Kommission für Ökologie 5: 33-44
- Bartelink, H.H. (1997) Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica*). Ann. Sci. For. 54: 39-50
- Becker, A. (1982) Eichen-Absprünge - ein neuer Umweltschaden? Mittlg. der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung 7: 31-32
- Bergmann, W. (1986) Farbatlas Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Fischer Verlag, Jena
- Bergmann, W. (1993) Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen – Entstehung und Diagnose. Fischer Verlag, Jena
- Beyschlag, W. & Eckstein, J. (1997) Stomatal patchiness. Progress in Bot. 59, Cell Biol. Physiol.: 283-298
- Bianco, M.C., de Gioia, T, Luisi, N & Lerario, P. (2000) Spread of *Phytophthora* spp. in oak woods of Southern Italy. IN: E. Hansen & Sutton (Hrsg.). *Phytophthora* diseases of forest trees: 95-98
- Biesalsky, E., Maatsch, R. & Benary, F.E. (1957). Pflanzenfarbenatlas. Musterschmidt Verlag, Göttingen, Berlin
- Bilger, W. & Björkman, O. (1990) Role of the xanthophyll cycle in photoproduction elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. Photosynthesis Research 25: 173-185
- Blank, R. (1997) Ringporigkeit des Holzes und häufige Entlaubung durch Insekten als spezifische Risikofaktoren der Eichen. Forst und Holz 52(9): 235-242
- Blank, R. & Hartmann, G. (1993) Eichensterben in Norddeutschland – Symptomatik und mögliche Ursachen. Rundgespräche für Ökologie 5: 45-57

- Blaschke, H. (1994a). Decline symptoms on roots of *Quercus robur*. Eur. J. For. Path. 24: 386-398
- Blaschke, H. (1994b). Veränderungen durch Pilzbefall an Wurzeln geschädigter Stieleichen. Allgemeine Forst und Jagtzeitung 14: 775-777
- Blaschke, H. (1986) Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung mycorrhizierter Feinwurzeln von Fichten in Waldschadensgebieten. Forstw. Cbl. 105(6): 477-487
- Blaschke, H. & Jung, T. (1998) Symptome und Nachweis eines *Phytophthora*-Befalls an Eichen. Mitteilungen der BBA, Berlin-Dahlem, Nr. 316: 61-78
- Böhm, J., Hahn, A., Schubert, R., Bahnweg, G., Adler, N., Nechwatal, J., Oehlmann, R. & Oßwald, W. (1999) Real-time quantitative PCR: DNA Determination in isolated spores of the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and monitoring of *Phytophthora infestans* and *Phytophthora citricola* in their respective host plants. J. Phytopathology 147: 409-416
- Bosch, C. (1986) Standorts- und ernährungskundliche Untersuchungen zu den Erkrankungen der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in höheren Gebirgslagen. Forstliche Forschungsberichte, Forstwissenschaftliche Fakultät der LMU München
- Bowden, R.L. & Rouse, D.I. (1991a) Effects of *Verticillium dahliae* on gas exchange of potato. Phytopathology 81(3): 293-301
- Bowden, R.L. & Rouse, D.I. (1991b) Chronology of gas exchange effects and growth effects of infection by *Verticillium dahliae* in potato. Phytopathology 81(3): 301-310
- Brasier, C.M. (1996) *Phytophthora cinnamomi* and oak decline in southern Europe. Environmental constraints including climate change. IN: Dreyer, E. & Aussenac, G. (Hrsg.) Ecology of oaks in a changing environment. Ann. Sci. For. 53(2-3): 347-358
- Braun, H.J. (1983) Zur Dynamik des Wassertransports in Bäumen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 96: 29-47
- Braun, H.J. (1988) Bau und Leben der Bäume. Rombach Wissenschaft Verlag, Freiburg
- Breckle, S.W. (1989) Dendroklimatologische Untersuchung zum Grundwassereinfluss auf den Holzzuwachs von Buche und Eiche. Dendrochronologia (Verona) 7: 27-39
- Bruhn, J.N., Wetteroff JR, J.J., Mihail, J.D., Kabrick, J.M. & Pickens, J.B. (2000) Distribution of *Armillaria* species in upland Ozark Mountain forests with respect to site, overstory species composition and oak decline. Eur. J. For. Path. 30: 43-60

- Bücker, J. & Guderian, R. (1994) Accumulation of *myo*-Inositol in *Populus* as a possible indication of membrane disintegration due to air pollution. *J. Plant Physiol.* 144: 121-123
- Burg, J., van den (1976) Zinkovermaat en magnesiumgebrek bij beuk, zomereik, Amerikaanse eik en groveden in Oost-Noord-Brabant en West-Limburg. Uitvoerig Verslag Rijksinstituut "De Dorschkamp", Wageningen 1(14)
- Burg, J., van den (1978) Enge gegevens over de minerale voedingstoestand van beplantingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders in Oostelijk Flevoland, De Grevelingen en de Lauwerszeepolder 1973 t/m 1977. Rapport Rijksinstituut "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 165
- Burg, J., van den (1981) De invloed van zout (NaCl) in het wortelmilieu op elf loofboomsoorten. Rapport Rijksinstituut "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 280
- Burg, J., van den (1982) Resultaten van incidenteel uitgevoerd naad-, blad en grondonderzoek in de periode 1978 t/m (1981) Rapport Rijksinstituut "De Dorschkamp", Wageningen, nr. 311
- Burg, J., van den (1985) Foliar analysis for determination of tree nutrient status – a compilation of literature data. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos – en Landschapsbouw "De Dorschkamp", Wageningen
- Burger, H. (1947) Holz, Blattmenge und Zuwachs, die Eiche. *Mitl. Schweizer. Anst. f. Forstl. Versuchswesen.* 25(1): 211-279
- Butin, H. (1989) *Krankheiten der Wald- und Parkbäume.* Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York
- Cahill, D.M. & Weste, G.M. (1983a) Changes in root tissue permeability associated with infection by *Phytophthora cinnamomi*. Parker, C.A., Rovira, D.A., Moore, K.J., Wong, P.T.W. & Kollmorgen, J.F. (Hrsg.) *Ecology and management of soilborne plant pathogens.* APS (American Phytopathological Society) Publ., St. Paul: 162-164
- Cahill, D. & Weste, G. (1983b) Changes in respiration of seedling roots inoculated with *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopath. Z.* 106: 51-62
- Cahill, D., Wookey, C., Weste, G. & Rouse, J. (1986a) Changes in Mineral content of *Eucalyptus marginata* and *E. calophylla* grown under controlled conditions and inoculated with *Phytophthora cinnamomi*. *J. Phytopathology* 116: 18-29
- Cahill, D.M., Weste, G.M. & Grand, B.R. (1986b) Changes in cytokinin concentrations in xylem extrudate following infection of *Eucalyptus marginata* Donn ex Sm with *Phytophthora cinnamomi* Rands. *Plant Physiol.* 81: 1103-1109

- Caemmerer, S., von & Farquhar, G.D. (1982) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387
- Carlie, M.J. (1983) Motility, taxis, and trophism in *Phytophthora*. IN: Erwin, D.C., Bartnicki-Garcia, S. & Tsao, P.H. (Hrsg.). *Phytophthora*, its biology, taxonomy, ecology and pathology: 41-54
- Causin, R., Montecchio, L. & Mutto Accordi, S. (1996) Probability of ectomycorrhizal infection in a declining stand of common oak. IN: Dreyer, E. & Aussenac, G. (Hrsg.) Ecology of oaks in a changing environment. *Ann. Sci. For.* 53(2-3): 743-752
- Cermak, J. (1998) Leaf distribution in large trees and stands of the floodplain forest in southern Moravia. *Tree Physiology* 18: 727-737
- Cermak, J. & Nadezhdina, N. (1998) Sapwood as scaling parameter – defining according to xylem water content or radial pattern of sap wood. *Ann. Sci. For.* 55(5): 509-521
- Cermak, J., Cienciala, E., Kuchera, J. & Hällgren, J.-E. (1992) Radial velocity profiles of water flow in trunks of Norway spruce and oak and the response of spruce to severing. *Tree Physiol.* 10: 367-380
- Charves, M.M. (1991) Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.* 42: 1-16
- Cheeseman, J.M. (1991) PATHCY: simulating and visualizing the effects of stomatal pachtiness on photosynthetic CO₂ exchange studies. *Plant, Cell and Environment* 14: 593-599
- Cheng, L., Fuchigami, L.H. & Breen, P.J. (2000) Light absorption and partitioning in relation to nitrogen content in `Fuji` apple leaves. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 12(5): 581-587
- Claassen, N. (1990) Nährstoffaufnahme höherer Pflanzen aus dem Boden, Ergebnis von Verfügbarkeit und Aneignungsvermögen. Severin Verlag, Göttingen (Habilitation Agrarwissenschaften, Georg-August-Universität, Göttingen)
- Cochard, H., Bréda, N. & Granier, A. (1996) Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? IN: Dreyer, E. & Aussenac, G. (Hrsg.) Ecology of oaks in a changing environment. *Ann. Sci. For.* 53(2-3): 197-206
- Collet, C. & Guehl, J.M. (1997) Osmotic adjustment in sessile oak seedlings in response to drought. *Ann. Sci. For.* 54: 389-394
- Craig, H. (1957) Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochim. Cosmochim. Acta* 12: 133-149

- Czerney, P. & Fiedler, H.J. (1969) Über die Auswirkungen einer Phosphatdüngung auf den Ernährungszustand der Eiche im Staatlichen Forstwirtschaftsbetrieb Oschatz. *Archiv für Forstwesen* 18: 37-40
- Danzer & Leavitt. (1993) A method for batch processing small wood samples to holocellulose for stable-carbon isotope analysis. *Analytical Chemistry* 65: 87-89
- Davies, W.J. & Zhang J. (1991) Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann. Rev. Plant Physiol Plant Mol. Biol.* 42: 55-76
- Davies, W.J., Tardieu, F. & Trejo, C.L. (1994) How do chemical signals work in plants that grow in drying soils. *Plant Physiol* 104: 309-314
- Davison, E.M. & Tay, F.C.S. (1987) The effect of waterlogging on infection of *Eucalyptus marginata* seedlings by *Phytophthora cinnamomi*. *New Phytol.* 105: 585-594
- Dawson, P. & Weste, G. (1984) Impact of root infection by *Phytophthora cinnamomi* on the water relations of two *Eucalyptus* species that differ in susceptibility. *Phytopathology* 74(4): 486-490
- Dean, T.J. & Long, J.N. (1986) Variation in sapwood area – leaf area relations within two stands of lodgepole pine. *Forest. Sci.* 32(3): 749-758
- Debrecen, P.J. (1991) Ökologie des Absterbens der ungarischen Traubeneiche. Projektgruppe Bayern zur Erforschung der Wirkung von Umweltschadstoffen (PBWU) (Hrsg.). Expertentagung Waldschadensforschung im östlichen Mitteleuropa und in Bayern, 13. - 15. Nov. 1991: 225-265
- Demmig, B. & Björkman, O. (1987) Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171: 171-184
- Demmig-Adams, B. (1990) Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta.* 1020: 1-24
- Demmig-Adams, B., Moeller, D.L., Logan, B.A. & Adams III, W.W. (1998) Positive correlation between levels of retained zeaxanthin + antheraxanthin and degree of photoinhibition in shade leaves of *Schefflera arboricola* (Hayata) Merrill. *Planta* 205: 367-374
- Devergne, J.C., Bonnet, P., Panabieres, F., Blein, J.P. & Ricci, P. (1992) Migration of the fungal protein cryptogein within tobacco plants. *Plant Physiology* 99: 843-847
- Devergne, J.C., Fort, M.A., Bonnet, P., Ricci, P., Vergnet, C., Delaunay, T. & Grosclaude, J. (1994) Immunodetection of elicitors from *Phytophthora* spp. using monoclonal antibodies. *Plant Pathology* 43: 885-896

- Diamantoglou, S. & Kull, U. (1984) Kohlenhydrategehalte und osmotische Verhältnisse bei Blättern und Rinden von *Arbutus unedo* L. und *Arbutus andrachne* L. im Jahresgang. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 97: 433-441
- Dickson, R.E. & Tomlinson, P.T. (1996) Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. In: Dreyer, E. & Aussenac, G. (Hrsg.) Ecology of oaks in a changing environment. Ann. Sci. For. 53(2-3):181-196
- Dittmar, C. & Elling, W. (1999) Radial growth of Norway spruce and European beech in relation to weather and altitude. Forstwiss. Centralbl. 118(4): 251-270
- Domec, J.-C. & Gartner, B.L. (2001) Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. Trees 15: 204-214
- Donita, N., Alexe, A. & Toader, T. (1993) Forstökologische Untersuchungen über das Eichensterben in Rumänien. Rundgespräche der Kommission für Ökologie 5:91-96
- Drexhage, M., Huber, F. & Colin, F. (1999) Comparison of radial increment and volume growth in stems and roots of *Quercus petraea*. Plant and Soil 217: 101-110
- Dreyer, E. (2001) Dendroecological assessment of decline induction in oak ecosystems. Final report, PATHOAK (FAIR CT 97-3926) 01.01.1998-31.03.2001
- Duniway, J.M. (1975) Water relations in safflower during wilting induced by *Phytophthora* root rot. Phytopathology 65: 886-891
- Duniway, J.M. (1977) Role of physical factors in the development of *Phytophthora* diseases. Am. Soc. Phytopathol., St. Paul, USA
- DWD (Deutscher Wetterdienst in der US-Zone). (1952) Klimaatlas von Bayern. Verlag Deutscher Wetterdienst, Bad Kissingen
- DWD (Deutscher Wetterdienst). (1980) Das Klima der Bundesrepublik Deutschland. Verlag Deutscher Wetterdienst, Offenbach/Main
- Ebert, H.-P. & Rieger, T. (2000) Die Baumkrone als Maßstab für den Zuwachs von Eiche. Allgem. Forst. Z. 8: 403-406
- Einig, W., Lauxmann, U., Hauch, B., Hampf, R., Landolt, W., Mauerer, S. & Matyssek, R. (1997) Ozone-induced accumulation of carbohydrates changes enzyme activities of carbohydrate metabolism in birch leaves. New Phytol. 137: 673-680
- Elling, W. (1992) Waldschäden und Waldschadensforschung. Naturwissenschaftliche Rundschau 45(5): 184-189

- Elstner, E.F. (1996) Sauerstoffaktivierung als Basis pflanzlicher Stressreaktionen. IN: Brunold, C., Rügsegger, A. & Brändle, R. (Hrsg.) Stress bei Pflanzen, Verlag Paul Haupt (UTB), Bern. pp. 345-364
- Engström, K. & Strömberg, A. (1996) Changes in sugar content during induction of systemica acquired resistance to late blight caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in potato. J. Phytopathology 114: 33-36
- Epron, D. & Dreyer, E. (1996) Starch and soluble carbohydrates in leaves of water-stressed oak saplings. Ann. Sci. For. 53: 263-268
- Epron, D., Dreyer, E. & Breda, N. (1992) Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) during drought under field conditions: diurnal course of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. Plant Cell Environ. 15: 809-820
- Epron, D., Dreyer, E. & Aussenac, G. (1993) A comparison of photosynthetic responses to water stress in seedlings from three oak species: *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. rubra* L., *Q. cerris* L. Ann. Sci. For. 50 (Suppl. 1): 48-60
- Ernst, W. H.O . (1996) Schwermetalle. IN: Brunold, C., Rügsegger, A. & Brändle, R. (Hrsg.) Stress bei Pflanzen, Verlag Paul Haupt (UTB), Bern pp. 191-220
- Eschrich, W. (1995) Funktionelle Pflanzenanatomie. Springer Verlag, Berlin
- Esser, K. (1986) Kryptogamen, Cyanobakterien, Algen, Pilze, Flechten. Springer Verlag, Berlin
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S. & Berry, J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species . Planta 149: 78-90
- Farquhar, G.D., O'Leary, M.H. & Berry, J.A. (1982a) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration of leaves. Aust. J. Plant Physiol. 9: 121-137
- Farquhar, G.D, Ball, M.C., Caemmerer, S. von & Roksandic, Z. (1982b) Effect of salinity and humidity on d¹³C value of halophytes: evidence for diffusional isotope fractionation determined by the ratio of intercellular/atmospheric partial pressure of CO₂ under different environmental conditions. Oecologia 52: 121-124
- Feng, X. (1998) Long-term c_i/c_a response of trees in western North America to atmospheric CO₂ concentration derived from carbon isotope chronologies. Oecologia 117: 19-25
- Fiedler, H.J., Nebe, W. & Hoffmann, P. (1973) Forstliche Pflanzenernährung und Düngung. Fischer Verlag, Stuttgart
- Finck, A. (1991) Pflanzenernährung in Stichworten. Ferdinand Hirt Verlag, Berlin

- Fink, S. (1999) Pathological and regenerative plant anatomy. Gebrüder Borntraeger Verlag, Berlin
- Fleischer, M. (1989) Untersuchungen über zwei neue Eichenerkrankungen in Bayern. Dissertation, Forstwissenschaftliche Fakultät, Ludwig-Maximilians-Universität München
- Fleischmann, F., Schneider, D., Matyssek, R. & Oßwald, W.F. (2002) Investigations on net CO₂ assimilation, transpiration and root growth of *Fagus sylvatica* infested with four different *Phytophthora* species. Plant Biology 4:144-152
- Ford, C.W. & Wilson, J.R.. (1981) Changes in levels of solutes during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. Austr. J. Plant Physiol 8: 77-91
- Fromm, J.H., Sautter, I., Matthies, D., Kremer, J., Schumacher, P. & Ganter, C. (2001) Xylem water content and wood density in spruce and oak trees detected by high-resolution computed tomography. Plant Physiol. 127: 416-425
- Fuhrer, J. (1996) Gasförmige Luftschadstoffe . IN: Brunold, C., Rügsegger, A. & Brändle, R. (Hrsg.) Stress bei Pflanzen, Verlag Paul Haupt (UTB), Bern: 221-246
- Gallego, F.J., Perez de Algaba, A. & Fernandez-Escobar, R. (1999) Etiology of oak decline in Spain. Eur. J. For. Path. 29: 17-27
- Genty, B., Briantais, J.-M. & Baker, N.R. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochimica et Biophysica Acta 990: 87-92
- Gerlach, D. (1969) Botanische Mikrotechnik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Gessler, A., Schrempp, S., Matzarakis, A., Mayer, H., Rennenberg, H. & Adams, M.A.. (2001) Radiation modifies the effect of water availability on the carbon isotope composition of beech (*Fagus sylvatica*). New Phytol. 150(3): 653-664
- Gibbs, J.N., Lipscombe, M.A. & Peace, A.J. (1999) The impact of *Phytophthora* disease on riparian populations of common alder (*Alnus glutinosa*) in southern Britain. European J. Forest Path. 29(1): 39-50
- Giefing, M. (1997): Untersuchung von *Phytophthora*-Toxinen (Elicitinen) im Zusammenhang mit dem Eichensterben. Diplomarbeit, Lehrstuhl für Phytopathologie, Technische Universität München
- GLA (Bayrisches Geologisches Landesamt München). (1996) Erläuterungen zur Geologische Karte von Bayern 1:500000. Bayrisches Geologisches Landesamt München

- Goldstein G, Andrade JL, Meinzer FC, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P, Celis A. (1998) Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell and Environment* (4): 397-406
- Gorham, J., Hughes, L.I. & Jones, R.G. (1981) Low-molecular-weight carbohydrates in some salt-stressed plants. *Physiol. Plant.* (Copenhagen) 53: 27-33
- Göttlein, A. & Manderscheid, B. (1998) Spatial heterogeneity and temporal dynamics of soil water tension in a mature Norway spruce stand. *Hydrological Process* 12(3): 417-428
- Granier, A. (1985) Une nouvelle methode pour la mesure du flux de seve brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42:193-200
- Gregory, P.H. (1983) Some mayor epidemics caused by *Phytophthora*. IN: Erwin, D.C., Bartnicki-Garcia, S. & Tsao, P.H. (Hrsg.). *Phytophthora*, its biology, taxonomy, ecology and pathology: 271-278
- Grier, C.C. & Waring, R.H. (1974) Conifer foliage mass related to sapwood area. *Forest Sci.* 20: 205-206
- Gülpen, M. (1996) XylemFluss, Elementtransport und Bindung von Calcium und Magnesium in Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) von den ARINUS-Versuchsflächen im Schwarzwald. Freiburger Bodenkundliche Abhandlungen Nr. 36, Freiburg/Br.
- Hager, H.. (1993) Das Programm zur Erforschung der Eichenerkrankungen in Österreich und einige vorläufige Ergebnisse. *Rundgespräche der Kommission für Ökologie* 5:69-81
- Hartig, T. (1857) Beiträge zur physiologischen Forstbotanik. *Allgemeine Forst- und Jagtzeitung* 33: 281-296
- Hartig, R. (1893) Über die Spessarteichen. *Forstlich-naturwiss. Zeitschr. H. von v. Tubeuf*
- Hartig, R. (1900) *Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten*. Julius Springer Verlag, Berlin
- Hartmann, G. & Blank, R. (1998) Buchensterben auf zeitweise nassen Standorten unter Beteiligung von *Phytophthora*-Wurzelfäule. *Forst und Holz* 53(7): 187-193
- Hartmann, G. Blank, R. & Lewark, S. (1989) Eichensterben in Norddeutschland: Verbreitung, Schadbilder, mögliche Ursachen. *Forst und Holz* 44: 475-487
- Heinze, M. & Fiedler, H.-J. (1992) Ernährung der Gehölze. IN: Lyr, H., Fiedler, H.-J. & Tranquillini, W. *Physiologie und Ökologie der Gehölze*. Gustav Fischer Verlag, Jena: 471-497

- Heiser, I., Oßwald, W. & Elstner, E.F. (1998) The formation of reactive oxygen species by fungal and bacterial phytotoxins. *Plant Physiol. Biochem.* 36: 703-713
- Heiser, I., Fromm, J., Giefing, M., Koehl, J., Jung., T. & Oßwald, W. (1999) Investigation on the action of *Phytophthora quercina*, *P. citricola* and *P. gonapodyides* toxins on tobacco plants. *Plant Physiol. Biochem.* 37(1): 73-81
- Henriksson, J. (2001) Differential shading of branches or whole trees: survival, growth, and reproduction. *Oecologia* 126: 482-486
- Herms, D.A. & Mattson, W.J. (1992) The dilemma of plants: to growth or to defend. *The Quarterly Review of Biology* 67: 283-335
- Herzog, K.M., Thum, R., Kronfuß, G., Heldstab, H.-J. & Häsler, R. (1998) Patterns and mechanisms of transpiration in a large supalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Ecological Research* 13:105-116
- Hoffmann, C. (1996) Aufbau einer HPLC-Anlage zur Zuckeranalytik im Rahmen einer Zustandscharakterisierung von Buchen im Bayrischen Wald. Diplomarbeit, Fachhochschule München, Fachbereich Physikalische Technik
- Hohl, H.R. (1983) Nutrition of *Phytophthora*. IN: Erwin, D.C., Bartnicki-Garcia, S. & Tsao, P.H. (Hrsg.). *Phytophthora*, its biology, taxonomy, ecology and pathology: 95-109
- Höhne, H. (1978) Untersuchungen über Mineralstoff- und Stickstoffgehalt der Flora in einem Waldbestand auf Serpentin im sächsischen Granulitgebirge. *Flora* 167: 177-196
- Höll, W. (1981) Eine dünnschichtchromatographische Darstellung des Jahrgangs löslicher Zucker im Stammholz von drei Angiospermen und einer Gymnosperme. *Holzforschung* 35: 173-175.
- Holloway, P.J., MacLean, D.J. & Scott, K.J. (1992) Electron transport in thylakoids isolated from barley leaves infected by the powdery mildew fungus (*Erysiphe graminis* DC. ex Merat f.sp. *hordei* Marchal). *New Phytol.* 120: 145-151
- Honkanen, T. & Haukioja, E. (1994) Why does a branch suffer more after branch-wide than after tree-wide defoliation? *Oikos*, 71(3): 441-450
- Hotz, A., Bilger, W., Kaiser, W.M. & Lange, O.L. (1990) Chlorophyll-Fluoreszenz, Photosynthesekapazität, Chlorophyll- und Nährstoffgehalt der Blätter "ungeschädigter" und als "geschädigt" eingestufteter Buchen (*Fagus sylvatica* L.) im Gebiet um Würzburg. *Forstw. Cbl.* 109:40-54

- Hrib, J., Kyncl, J. & Cerny, A. (1983) A tree-ring study of Norway spruce infected with the wood-destroying fungus *Armillaria mellea*. Eur. J. For. Path. 13: 160-165
- Jaro, Z. (1967) Die Bedeutung der Nadel- und Laubanalyse bei der Feststellung von Mangel oder Unzulänglichkeit an Nährstoffen. Erdeszeti Kutatasok 63: 119-127
- Joyce, B.J. & Steiner, K.C. (1995) Systematic variation in xylem hydraulic capacity within the crown of white ash (*Fraxinus americana*). Tree Physiol. 15(10): 649-656
- Jung, T. (1996) Untersuchungen zur *Phytophthora*-Erkrankung europäischer Eichenarten mit besonderer Berücksichtigung der Stieleiche (*Quercus robur* L.): Ein Beitrag zur Klärung des Phänomens Eichensterben. Dissertation Ludwig Maximilians Universität, München
- Jung, T., Blaschke, H. & Neumann, P. (1996a) Isolation, identification and pathogenicity of *Phytophthora* species from declining oak stands. Eur. J. For. Path. 26: 253-272
- Jung, T., Blaschke, H. & Oßwald, W. (2000) Involvement of soilborne *Phytophthora* species in Central European oak decline and the effect of site factors on the disease. Plant Pathology 49: 706-718
- Jung, T., Blaschke, H., Lang, K.-J. & Oßwald, W. (1996b) *Phytophthora*-Wurzelfäule der Stiel- und Traubeneiche. Allgemeine Forst und Jagtzeitung 16: 1-5
- Kaiml, J. (1977) Untersuchungen an chlorotischen Balsampappeln in den Isarauen. Diplomarbeit, Lehrstuhl für Bodenkunde, Forstliche Fakultät, Ludwig Maximilians Universität, München
- Kaitaniemi P, Honkanen T. (1996) Simulating source-sink control of carbon and nutrient translocation in a modular plant. Ecological Modelling 88 (1-3): 227-240
- Kandler, O. & Senser, M. (1993) Eichenvergilbung im Raum München: eine Fallstudie. Rundgespräche der Kommission für Ökologie 5:153-169.
- Kaufmann, M.R. & Troendle, C.A. (1981) The relationship of leaf area and foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine forest tree species. Forest. Sci. 27(3): 477-482
- Kaussmann, B. & Schiewer, U. (1989) Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena
- Kiennen, L. & Schuck, H.J. (1983) Untersuchungen über die Zuwachsentwicklung bei erkrankten Tannen. Eur. J. For. Path. 13: 289-295

- Klugmann, K., Roloff, A. (1999) Twig abscission (cladotopsis) and its ecophysiological significance for decline symptoms in *Quercus robur* L. Forstwiss. Centralblatt 118(4): 271-286
- Kobayashi Y, Tanaka T. (2001) Water flow and hydraulic characteristics of Japanese red pine and oak trees. Hydrological processes 15 (10): 1731-1750
- Koch, C., Noga, G. & Strittmatter, G. (1994) Photosynthetic electron-transport is differentially affected during early stages of cultivar/race-specific interactions between potato and *Phytophthora infestans*. Planta 193(4): 551-557
- Köhler, W., Schachtel, G. & Voleske, P. (1995) Biostatistik. Springer Verlag Stuttgart, New York
- Koniger, M., Harris, G.C. & Kibler, E. (2000) Seasonal changes in the physiology of shade leaves of *Acer saccharum*. Journal of Plant Physiology 157(6): 627-636
- Kovacs, G., Pausch, M. & Urban, A. (2000) Diversity of ectomycorrhizal morphotypes and oak decline. Phytion (Austria) special issue: Root-soil interactions 40(4): 109-116
- Kovtun, Y. & Daie, J. (1995) End-product control of carbon metabolism in culture-grown sugar-beet plants – molecular and physiological evidence on accelerated leaf development and enhancing gene-expression. Plant Physiology 108(4): 1647-1656
- Kozlowski, T.T., Kramer, P.J. & Pallardy, S.G. (1991) The physiological ecology of woody plants. Academic Press, Harcourt Brace & Company, Publ., San Diego
- Krahl-Urban, J. (1959) Die Eichen. Paul Parey Verlag, Berlin
- Kramer, P.J. & Boyer, J.S. (1995) Water relations of plants and soils. Academic Press, Harcourt Brace & Company, Publ., San Diego
- Krapfenbauer, A. (1986) Schadbilder bei Eiche: Zweigabwurf. Holzkurier 40: 8
- Krause, G.H. (1988) Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. Physiologia Plantarum 74: 566-574
- Kreutzer, K. & Foerst, K. (1978a). Regionale natürliche Waldzusammensetzung Bayerns. Bayerisches Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten
- Kreutzer, K. & Foerst, K. (1978b) Bayrische Wuchsgebiete. Bayerisches Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten
- Kronfuß, G., Polle, A., Tausz, M., Havranek, W.M. & Wieser, G. (1998) Effects of ozone and mild drought stress on gas exchange antioxidants and

chloroplast pigments in current-year needles of young Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst]. *Trees* 12: 482-489

- Kubiske, M.E., Pregitzer, K.S., Mikan, C.J., Zak, D.R., Maziasz, J.L. & Teeri, J.A. (1997) *Populus tremoides* photosynthesis and crown architecture in response to elevated CO₂ and soil N availability. *Oecologia* 110: 328-336
- Kuhnert, K.J. (1996) Xenobiotica. IN: Brunold, C., Rügsegger, A. & Brändle, R. (Hrsg.) *Stress bei Pflanzen*, Verlag Paul Haupt (UTB), Bern: 247-262
- Kuntze, H. & Roeschmann, G. & Schwerdtfeger, G. (1994) *Bodenkunde*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart (UTB)
- Küppers, M., Heiland, I., Schneider, H. & Neugebauer, P.J. (1999) Light-flecks cause non-uniform stomatal opening - studies with special emphasis on *Fagus sylvatica* L. *Trees*: 14(3): 130-144
- Labanauskas, C.K., Stolzy, L.H. & Zentmyer, G.A. (1976) Effect of root infection by *Phytophthora cinnamomi* on nutrient uptake and translocation by avocado seedings. *Soil Sci.* 122: 292-296
- Laisk, A. (1983) Calculations of leaf photosynthetic parameters considering the statistical distribution of stomatal apertures. *Journal of Exp. Botany* 31: 49-58
- Landmann, G., Becker, M., Delatour, C., Dreyer, E. & Dupouey, J.-L. (1993) Oak dieback in France: historical and recent records, possible causes, current investigations. *Rundgespräche der Kommission für Ökologie* 5: 97-114.
- Larcher, W. (1994) *Ökophysiologie der Pflanzen*. Ulmer Verlag Stuttgart
- Lawlor, D.W. (1990) *Photosynthese*. Gustav Thieme Verlag, Stuttgart
- Lebourgeois, F. (2000) Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. *Ann. For. Sci.* 57: 155-164
- Lerch, G. (1991) *Pflanzenökologie*. Akademie Verlag, Berlin
- Leroy, P. (1968) Etudes de nutrition-production sur lar chene: perspectives de fertilisation. *Revue Forestiere Francaise* 20: 323-341
- Lichtenthaler, H.K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic miomembranes. *Methodes Enzymology* 148: 350-382
- Lichtenthaler, H.K. & Wellburn, A.R. (1983) Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemistry Society Transactions* 2: 1329-1337
- Linke, H.A.B. & Moss, S.J. (1992) Quantitation of carbohydrate sweeteners and organic acids in human oral fluid using HPLC analysis. *Zeitschrift für Ernährungswissenschaften* 31(2): 147-154

- Livingston, N.J. & Spittlehouse, D.L. (1993) Carbon isotope fractionation in tree rings in relation to the growing season water balance. IN: J.R. Ehleringer, A.E. Hall & G.D. Farquhar (Hrsg.). Stable isotopes and plant carbon – water relations: 141-153. Academic Press, San Diego, USA
- Lobinger, G. (1999) Zusammenhänge zwischen Insektenfraß, Witterungsfaktoren und Eichensterben. Berichte aus der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, 19, Freising
- Long, P.G. (1983) Susceptibility of apple trees to *Phytophthora cactorum* and effect of systemic fungicides. Parker, C.A., Rovira, D.A, Moore, K.J., Wong, P.T.W. & Kollmorgen, J.F. (Hrsg.) Ecology and management of soilborne plant pathogens. APS (American Phytopathological Society) Publ., St. Paul: 243-245
- Lorio Jr., P.L. (1988) Growth and differentiation balance relationships in pines affect their resistance to bark beetles (Coleoptera: Scoloytidae). IN: Mattson, W.J., Leveux, J. & Bernard-Dagan, C. (Hrsg.). Mechanisms of woody plant defenses against insects: Search for pattern. Springer Verlag, New York: 73-92.
- Lösch, R. (2001) Wasserhaushalt der Pflanzen. Quelle & Meyer Verlag, Wiebelsheim
- Louwerse, W. & von der Zweerde, W. (1977) Photosynthesis, transpiration and leaf morphology of *Phaseolus vulgaris* and *Zea mays* grown at different irradiances in artificial and sunlight. Photosynthetica 11(1): 11-21
- Lovelock CE, Virgo A, Popp M, Winter K. (1999) Effects of elevated CO₂ concentrations on photosynthesis, growth and reproduction of branches of the tropical canopy tree species, *Luehea seemannii* Tr. & Planch. Plant Cell and Environment 22 (1): 49-59
- Luque, J., Cohen, M., Save, R., Biel, C. & Alvarez, I.F. (1999) Effects of three fungal pathogens on water relations, chlorophyll fluorescence and growth of *Quercus suber* L. Ann. Sci. For. 56: 19-26
- Luque, J., Parlade, J. & Pera, J. (2000) Pathogenicity of fungi isolated from *Quercus suber* in Catalonia (NE Spain). Forest Pathology 30: 247-263
- Luxmoore, R.J., Oren, R., Sheriff, D.W. & Thomas, R.B. (1995) Source-sink-storage relationships of conifers. IN: Smith, K. & Hinckley, T.M. Resorse physiology of conifers, aquisition, allocation and utilization. Academic Press, Harcourt Brace & Company, Publ., San Diego
- LWF (Bayerische Landesanstalt für Wald und Forsten, Freising). (1995) Bayerische Waldklimastationen Jahrbuch 1995
- LWF (Bayerische Landesanstalt für Wald und Forsten, Freising). (1998) Waldzustandsbericht Bayern 1997

- LWF (Bayrische Landesanstalt für Wald und Forsten, Freising). (1999) Bayrische Waldklimastationen Jahrbuch 1998
- LWF (Bayrische Landesanstalt für Wald und Forsten, Freising). (2000) Bayrische Waldklimastationen Jahrbuch 1999
- LWF (Bayrische Landesanstalt für Wald und Forsten, Freising). (2001) Bayrische Waldklimastationen Jahrbuch 2000
- Lyr, H, Schachler, G. & Matschke, J. (1992) Alterung und Lebensdauer. IN: Lyr, H., Fiedler, H.-J. & Tranquillini, W. Physiologie und Ökologie der Gehölze. Gustav Fischer Verlag, Jena: 43-116
- Mäkinen, H., Nöjd, P. & Mielikäinen, K. (2001) Climatic signal in annual growth variation in damaged and healthy stands of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in southern Finland. *Trees* 15: 177-185
- Marcais, B. & Delatour, C. (1996) Inoculum of oak (*Quercus robur* and *Q. rubra*) with *Collybia fusipes*. *Plant Disease* 80(12): 1391-1394
- Marcais, B., Cael, O. & Delatour, C. (2000) Relationship between presence of basidiomes, above-ground symptoms and root infection by *Collybia fusipes* in oaks. *Eur. J. For. Path.* 30: 7-17
- Marschner, H. (1995) Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, Harcourt Brace & Company, Publ., San Diego
- Marx, D.H. (1969) The influence of ectrotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology* 59: 153-164
- Marx, D.H. (1973) Mycorrhizae and feeder root diseases. Marks, G.C. & Kozlowski, T.T. (Hrsg.) *Ectomycorrhizae, their ecology and physiology*: 351-382
- Masoni, A., Ercoli, L. & Mariotti, M. (1996) Spectral properties of leaves deficient in iron, sulfur, magnesium and manganese. *Agron. J.* 88(6): 937-943
- Matyssek, R. (1985) Der Kohlenstoff-, Wasser-, und Nährstoffhaushalt der wechselgrünen und immergrünen Koniferen Lärche, Fichte, Kiefer. Dissertation Universität Bayreuth, Fakultät Biologie, Chemie, Geowissenschaften
- Matyssek, R. & Innes, J.L. (1999) Ozone - a risk factor for trees and forests in Europe: areas of uncertainty. *Water, Air and Pollution* 116: 199-226
- Matyssek, R., Günthardt-Georg, M.S., Keller, T. & Scheidegger, C. (1991) Impairment of gas exchange and stucture in birch leaves (*Betula pendula*) caused by low ozone concentrations. *Trees* 5: 5-13

- Maurel, M., Robin, C., Capdevielle, X., Loustau, D. & Desprez-Loustau, M.-L. (2001) Effects of variable root damage caused by *Phytophthora cinnamomi* on water relations of chesnut saplings. *Ann. Sci. For.* 58: 639-651
- Maxwell, K. & Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51(345): 659-668
- McDonald, K.I. & Cahill, D.M. (1999) Evidence for a transmissible factor that causes rapid stomatal closure in soybean at sites adjacent to and remote from hypersensitive cell death induced by *Phytophthora sojae*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 55: 197-203
- Meinzer, F.C., Andrade, J.L., Goldstein, G., Holbrook, N.M., Cavelier, J. & Jackson, P. (1997) Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant, Cell and Environment* 20(10): 1242-1252
- Mengel, K. (1991) Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Gustav Fischer Verlag, Jena
- Mezzetti, B., Capasso, R., Evidente, A., Hammerschlag, F.A., Zimmermann, R.H., Cristinzio, G. & Rosati, P. (1994) Interaction of partially purified phytotoxins from *Phytophthora cactorum* on apple cell plasma membrane. *Phytopathology* 142:219-226
- Mikkelsen, T.N. & Heide-Jorgensen, H.S. (1996) Acceleration of leaf senescence in *Fagus sylvatica* L. by low levels of tropospheric ozone demonstrated by leaf colour, chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure. *Trees* 10: 145-156
- Morecroft, M.D. & Roberts, J.M. (1999) Photosynthesis and stomatal conductance of mature canopy oak (*Quercus robur*) and sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees throughout the growing season. *Funct. Ecol.* 13(2): 332-342
- Morgan, J.M. (1984) Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol* 35: 299-316
- Mortimer, C.E. (1987) Chemie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Munne-Bosch, S. & Alegre, L. (2000a) Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery, and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants. *Planta* 210: 925-931
- Munne-Bosch, S. & Alegre, L. (2000b) The xanthophyll cycle is induced by light irrespective of water status in field-grown lavender (*Lavandula stoechas*) plants. *Physiol. Plantarum* 108: 147-151
- Nardini, A., Salleo, S., Tyree, M.T. & Vertovec, M. (2000) Influence of the ectomycorrhizas formed by *Tuber melanosporum* Vitt. on hydraulic

- conductance and water relations of *Quercus ilex* L. seedlings. Ann. For. Sci. 57: 305-312
- Ndoumou, D.O., Ndzomo, G.T. & Djocgoue, P.F. (1996) Changes in carbohydrate, amino acid and phenol contents in cocoa pods from three clones after infection with *Phytophthora megakarya* Bra. and Grif. Annals of Botany 77: 153-158
- Nechwatal, J. (2000) Wurzeluntersuchungen an Fichten und Buchen im Bayrischen Alpenraum: mögliche Beteiligung von Wurzelpathogenen am Krankheitsgeschehen sowie Methoden zu deren Nachweis. Dissertation, Lehrstuhl Forstbotanik, Forstwissenschaftliche Fakultät, TU-München
- Ngueyen, A. & Lamant, A. (1988) Pinitol and *myo*-Inositol accumulation in water-stressed seedlings of maritime pine. Phytochemistry 27(11): 3423-3427
- Niinemets U. (1998) Growth of young trees of *Acer platanoides* and *Quercus robur* along a gap-understory continuum: Interrelationships between allometry, biomass partitioning, nitrogen, and shade tolerance. International Journ. Plant Science 59 (2): 318-330
- Niu DK, Wang MG, Wang YF. (1997) Plant cellular osmotica. Acta Biotheoretica 45 (2): 161-169
- Oberdorfer, E. (1994) Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart
- Offenthaler, I., Hietz, P. & Richter, H. (2001) Wood diameter indicates diurnal and long-term patterns of xylem water potential in Norway spruce. Trees 15: 215-221
- Ögren, E. (1991) Prediction of photoinhibition of photosynthesis from measurements of fluorescence quenching components. Planta 184: 538-544
- O'Leary, M.H. (1993) Biochemical basis of carbon isotope fractionation. IN: J.R. Ehleringer, A.E. Hall & G.D. Farquhar (Hrsg.). Stable isotopes and plant carbon – water relations: 19-28. Academic Press, San Diego, USA
- Oosterbaan, A. & Nabuurs, G.J. (1991) Relationships between oak decline and groundwater class in The Netherlands. Plant and Soil 136: 87-93
- Öquist, G., Chow, W.S. & Anderson, J.M.. (1992) Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II. Planta 186: 450-460
- Ort, D.R., Oxborough, K. & Wise, R.R. (1994) Depressions of photosynthesis in crops with water deficits. IN: Baker, N.R. & Boyer, J.R. Photoinhibition of photosynthesis. Academic Press, Harcourt Brace & Company, Publ., San Diego, pp. 315-330

- Orthen B, Popp M, Barz W. (2000) Cyclitol accumulation in suspended cells and intact plants of *Cicer arietinum* L. *Journal of Plant Physiology* 156 (1): 40-45
- Orthen, B. (1995) Bedeutung und Funktion von Cycliten in intakten Pflanzen und Zellen in Suspensionskultur von *Cicer arietinum* L. Dissertation, Fachbereich Biologie, Universität Münster
- Orwig, D.A. & Abrams, M.D. (1997) Variation in radial growth responses to drought among species, site, and canopy strata. *Trees* 11: 474-484
- Osmond, C.B. (1994) What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. IN: Baker, N.R. & Boyer. *Photoinhibition of photosynthesis*. Academic Press, Harcourt Brace & Company, Publ., San Diego, J.R. pp. 1-24
- Oßwald, W., Brummer, M., Fromm, J., Schlenzig, A., Koehl, J., Jung, T., Heiser, I. & Matyssek, R. (2000) Investigations on photosynthesis of oak seedlings infected with *Phytophthora quercina* and characterization of the *P. quercina* toxin quercinin. In: Hansen EM, Sutton W (Hrsg.) *Phytophthora Diseases of Forest Trees*. Proceedings from the first international meeting on Phytophthoras in forest and wildland ecosystems (IUFRO Working Party 7.02.09), Oregon State University, Corvallis, USA
- Oßwald, W., Jung, T., Schlenzig, A. & Blaschke, H. (unveröff.) *Phytophthora*-Kartierung für Stiel- und Traubeneiche in Bayern auf der Grundlage der Waldzustandserfassung 1994 (WZE-Vollstichprobe): Versuch einer Korrelation mit Kronentransparenz, Wurzelschäden und Standortfaktoren. Abschlußbericht zum 15.07.1999, Projekt F44
- Oßwald, W.F. (1995) Die Wirt-Parasit-Beziehungen – Bakterien und Pilze als Parasiten. IN: Hock, B., Elstener, E.R. (Hrsg.) *Schadwirkungen auf Pflanzen Spektrum Akademischer Verlag*, 3. Auflage, Heidelberg, Berlin, Oxford: 315-369
- Pallady, S.G. & Roads, J.L. (1993) Morphological adaptations to drought in seedings of deciduous angiosperms. *Can. J. For. Res.* 23: 1766-1774
- Pederson, B.S. (1998) The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79(1): 79-93
- Peltier, J.P., Marigo, D. & Marigo, G. (1997) Involvement of malate and mannitol in the diurnal regulation of the water status in members of Oleaceae. *Trees* 12: 27-34
- Pennypacker, B.W., Knievel, D.P., Leath, K.T., Pell, E.J. & Hill Jr., R.R. (1990a) Analysis of photosynthesis in resistant and susceptible alfalfa clones infected with *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology* 80: 1300-1306
- Pennypacker, B.W., Leath, K.T. & Hill, R.R.Jr. (1990b) Growth and Physiological Response of Resistant Alfalfa Clones Infected with *Verticillium albo-atrum*. *Phytopathology* 80(11):1247-1253

- Pernollet, J.-C., Sallantin, M., Salle-Tourne, M. & Huet, J.-C. (1993) Elicitin isoforms from seven *Pythophthora* species: comparison of their physico-chemical properties and toxicity of tobacco and other plant species. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 42: 53-67
- Pfleger, F.L. & Linderman, R.G. (1994) *Mycorrhizae and plant health*. APS Press (American Phytopathological Society), St. Paul
- Phillips, N., Nagchaudhuri, A., Oren, R. & Katul, G. (1997) Time constant for water transport in loblolly pine trees estimated from time series of evaporative demand and stem sapflow. *Trees* 11: 412-419
- Phillips, N., Oren, R. & Zimmermann, R. (1996) Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring-porous tree species. *Plant Cell Environment* 19:983-990
- Picon, C., Ferhi, A. & Guehl, J.-M. (1997) Concentration and $d^{13}C$ of leaf carbohydrates in relation to gas exchange in *Quercus robur* under elevated CO_2 and drought. *J. Exp. Bot.* 48: 1547-1556
- Pinto L.S.R.C., Azevedo J.L., Pereira J.O., Vieira M.L.C. & Labate C.A. (2000) Symptomless infection of banana and maize by endophytic fungi impairs photosynthetic efficiency. *New Phytol.* 147(3): 609-615
- Ploetz, R.C. & Schaffer, B.. (1989) Effects of flooding and *Phytophthora* root rot on net gas exchange and growth of avocado. *Phytopathology* 79: 204-208
- Polle, A., Mössnang, M., Schönborn, A. von, Sladkovic, R. & Rennenberg, H. (1992) Field studies on Norway spruce trees at high altitudes. I. Mineral, pigment and soluble protein contents of needles as affected by climate and pollution. *New Phytol.* 121: 89-99
- Polley, H.W., Johnson, H.B., Marino, B.D. & Mayeux, H.S. (1993) Increase in C_3 plant water-use efficiency and biomass over Glacial to present CO_2 concentrations. *Nature* 361: 61-64
- Ponchet, M., Panabieres, F., Milat, M.-L., Mikes, V., Montillet, J.-L., Suty, L., Triantaphylides, C., Tirilly, Y. & Blein, J.-P. (1999) Are elicitors cryptogams in plant-Oomycete communications? *Cell. Mol. Life Sci* 56: 1020-1047
- Ponton, S., Dupouey, J.-L., Breda, N., Feuillat, F., Bodenes, C. & Dreyer, E. (2001) Carbon isotope discrimination and wood anatomy variations in mixed stands of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Plant, Cell and Environment* 24: 861-868
- Popp, M. & Smirnoff, N. (1995) Polyol accumulation and metabolism during water deficit. IN: Smirnoff, N. (Hrsg.) *Environment and plant metabolism, flexibility and acclimation*. Oxford. BIOS Scientific Publ.: 199-215

- Popp, M., Lied, W., Meyer, A.J., Richter, A., Schiller, P. & Schwitte, H. (1996) Sample preservation for determination of organic compounds: microwave versus freeze-drying. *Journal for Experimental Botany* 47(303): 1469-1473
- Popp, M., Lied, W., Bierbaum, U, Gross, M., Große-Schulte, T., Hams, S., Oldenettel, J., Schüler, S. & Wiese, J. (1997) Cyclitols – stable osmotica in trees. *Trees*: 257-270
- Priestly, J.H. (1935) Radial growth and extension growth in the tree. *Forestry* 9: 84-95
- Rapp, J. & Schönwiese, C.D. (1995) Trendanalyse der räumlich-jahreszeitlichen Niederschlags- und Temperaturstruktur in Deutschland 1891-1990 und 1961-(1990) *Annalen der Meteorologie* 31: 33-34
- Rehfuess, K.E. (1983) Nutrient imbalances in coniferous stands in southern Germany. IN: Kolari, K.K. (Hrsg.) *Growth disturbances of forest trees*, Helsinki
- Reich, P. B., Schoettle, A.W., Raba, R.M. & Amundson, R.G. (1986) Response of soybean to low concentrations of ozone: I. Reductions in leaf and whole plant net photosynthesis and leaf chlorophyll content. *J. Environ. Qual.* 15(1): 31-36
- Reich, P.B. (1983) Effects of low concentrations of O₃ on net photosynthesis, dark respiration, and chlorophyll contents in aging hybrid poplar leaves. *Plant Physiol* 73: 291-296
- Rensburg, L. van, Krüger, G.H.J., Ubbink, B., Stassen, J. & van Hamburg, H. (1997) Seasonal performance of *Quercus robur* L. along an urbanization gradient. *S. Afr. J. Bot.* 63(1): 32-36
- Ricci, P., Bonnet, P., Huet, J.-C., Sallantin, M., Beauvais-Cante, F., Bruneteau, M., Billard, V., Michel, G. & Pernoulet, J.-C. (1989) Structure and activity of proteins from pathogenic fungi *Phytophthora* eliciting necrosis and acquired resistance in tobacco. *Eur. J. Biochem.* 183: 555-563
- Richter, M., Rühle, W. & Wild, A. (1990) Studies on the mechanism of photosystem II photoinhibition I. A two-step degradation of D1-protein. *Photosynthesis Research* 24: 229-235
- Richter, G. (1998) *Stoffwechselphysiologie der Pflanzen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Robertson, I., Switsur, V.R., Carter, A.H.C., Barker, A.C., Waterhouse, J.S., Briffa, K.R. & Jones, P.D. (1997) Signal strength and climate relationships in C¹³/C¹² ratios of tree ring cellulose from oak in east England. *J. Geographical Research - Atmospheres* 102(D): 19507-19516
- Rogers, R. & Hinckley, T.M. (1979) Foliar weight and area related to current sapwood area in oak. *Forest Sci.* 25: 298-303

- Rout, G.R., Samantaray, S. & Das, P. (2001) Aluminium toxicity in plants: a review. *Agronomie* 21(1): 3-21
- Rubino, D.L. & McCarthy, B.C. (2000) Dendroclimatological analysis of white oak (*Quercus alba* L., Fagaceae) from an old-growth forest of southeastern Ohio, USA. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127(3): 240-250
- Scheffer, F. & Schachtschnabel, P. (1992) *Lehrbuch der Bodenkunde*. Verlag F. Enke, Stuttgart
- Scholander, P.E., Hammel, H.T., Bradstreet, E.D. & Hemmingsen, E.A. (1965) Sap pressure in vascular plants. *Sci* 148: 339-346
- Schreiber, U. & Bilger, W. (1983) III. Progress in chlorophyll fluorescence research: major developments during the past years in Retrospect. IN: H. Behnke, U. Lüttge, K.E. Esser, J.W. Kadereit & M. Runge (eds). *Progress in Botany* 54: 151-173. Springer, Berlin
- Schreiber, U., Bilger, W., Klughammer, C. & Neubauer, C. (1988) Application of the PAM fluorometer in stress detection. IN: H.K. Lichtenthaler (Hrsg.). *Applications of chlorophyll fluorescence*: 151-155
- Schubert, R., Bahnweg, B., Nechwatal, J., Jung, T., Cooke, D.E.L., Duncan, J.M., Müller-Starck, G., Langebartels, C., Sandermann JR, H. & Oßwald, W. (1999) Detection and quantification of *Phytophthora* species which are associated with root-rot diseases in European deciduous forests by species-specific polymerase chain reaction. *Eur. J. For. Path.* 29: 169-188
- Schulze, E.-D., Cermak, J., Matyssek, R., Penka, M., Zimmermann, R., Vasíček, F., Gries, W. & Kuchera, J. (1985) Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea trees* – a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia* (Berlin) 66: 475-483
- Schütt, P. (1993) Oak decline in Central and Eastern Europe – A critical review of a little understood phenomenon. IN: Luisi, N., Leradio, N. & Vannini, A. (Hrsg.) *Recent advances in studies on oak decline*. Proc. Int. Cong. Selva di Fassano (Brindisi) Italy, 13.-18. Sept. 1992: 235-239
- Schütt, P. & Fleischer, M. (1987) Eichenvergilbung – eine neue, noch ungeklärte Krankheit der Stieleiche in Süddeutschland. *Österr. Forstzeitung*. 3: 60-62
- Schwarz, O. (1936) Entwurf zu einem natürlichem System der Cupuliferen und deren Gattungen. *Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Darlem* 13: 1-22
- Schwedt, G. (1995) *Analytische Chemie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York
- Schweingruber, F.H. (1983) *Der Jahrring*. Verlag Paul Haupt, Bern

- Schweingruber, F.H. (1993) Jahrringe und Umwelt – Dendroökologie. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf
- Schwinn, F.J.. (1983) New developments in chemical control of *Phytophthora*. IN: Erwin, D.C., Bartnicki-Garcia, S. & Tsao, P.H. (Hrsg.). *Phytophthora*, its biology, taxonomy, ecology and pathology: 327-334
- Sheriff, D.W. (1979) Stomatal aperture and the sensing of the environment by guard cells. *Plant, Cell and Environment* 2: 15-22
- Smith, S.E. & Read, D.J. (1997) Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, Harcourt Brace & Company, Publ., San Diego
- Sterne, R.E., Kaufmann, M.R. & Zentmyer, G.A. (1978) Effect of *Phytophthora* root rot on water relations of avocado: Interpretation with a water transport model. *Phytopathology* 68: 595-602
- Stoll, P. & Schmid, B. (1998) Plant foraging and dynamic competition between branches of *Pinus sylvestris* in contrasting light environments. *Journal of Ecology* 86: 934-945
- Stolzy, L.H., Zentmyer, G.A., Klotz, L.J. & Labanauskas, C.K. (1967) Oxygen diffusion, water and *Phytophthora cinnamomi* in root decay and nutrition of avocados.. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 90: 67-76
- Strasser, R.J., Schwarz, B. & Bucher, J.B. (1987) Simultane Messungen der Chlorophyll Fluoreszenz-Kinetik bei verschiedenen Wellenlängen als rasches Verfahren zur Frühdiagnose von Immissionsbelastungen an Waldbäumen: Ozonwirkung auf Buchen und Pappeln. *Eur. J. For. Path.* 17: 149-157
- Telfer, A. & Barber, J. (1994) Elucidating the molecular mechanisms of photoinhibition by studying isolated photosystem II reaction centres. IN: Baker, N.R. & Boyer, J.R. (Hrsg.). *Photoinhibition of photosynthesis*. Academic Press, Harcourt Brace & Company, Publ., San Diego: 25-50
- Terashima, I. & Evans, J.R. (1988) Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant Cell Physiol* 29(1): 143-155
- Terashima, I., Wong, S.-C., Osmond, B. & Farquhar, G.D. (1988) Characterization of nonuniform photosynthesis induced by abscisic acid in leaves having different mesophyll anatomies. *Plant Cell Physiol.* 29: 385-394
- Thomas, F. & Hartmann, G. (1998) Tree rooting patterns and soil water relations of healthy and damaged stands of mature oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Plant Soil* 203:145-158

- Thomas, F.M. & Büttner, G. (1998a) Zusammenhänge zwischen Ernährungstatus und Belaubungsgrad in Alteichenbeständen Nordwestdeutschlands. *Forstw. Cbl.* 117: 115-128
- Thomas, F.M. & Büttner, G. (1998b) Nutrient relations in healthy and damaged stands of mature oaks on clayey soils: two studies in northwestern Germany. *Forest Ecology and Management* 108: 301-319
- Thomas, F.M. & Hartmann, G. (1996) Soil and tree water relations in mature oak stands of northern Germany differing in the degree of decline. IN: Dreyer, E. & Aussenac, G. (Hrsg.) *Ecology of oaks in a changing environment*. *Ann. Sci. For.* 53(2-3): 697-720
- Thomas, F.M., Brand, T. & Hartmann, G. (1998) leaf chlorosis in pedunculate oaks (*Quercus robur* L.) on calcareous soils resulting from lime-induced manganese/iron-deficiency: soil conditions and physiological reactions. *Angew. Bot.* 72: 28-36
- Tognetti, R. & Johnson, J.D. (1999) The effect of elevated atmospheric CO₂ concentration and nutrient supply on gas exchange, carbohydrates and foliar phenolic concentration in live oak (*Quercus virginiana* Mill.) seedlings. *Ann. For. Sci.* 56: 379-389
- Tognetti, T., Giovannelli, A., Longobucco, A., Miglietta, F. & Raschi, A. (1996) Water relations of oak species growing in the natural CO₂ spring of Rapolano (central Italy). IN: Dreyer, E. & Aussenac, G. (Hrsg.) *Ecology of oaks in a changing environment*. *Ann. Sci. For.* 53(2-3): 475-485
- Tomiczek, C. (1993) Untersuchungen über Eichenerkrankungen in Österreich. *Rundgespräche der Kommission für Ökologie* 5: 81-84
- Tomlins, K.I., Baker, D.M. & McDowell, I.J. (1990) HPLC analysis of organic acids, sugars and alcohol in extracts of fermenting cocoa beans. *Chromatographia* 29(11/12): 557-561
- Tyree, M.T. & Cochard, H. (1996) Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. IN: Dreyer, E. & Aussenac, G. (Hrsg.) *Ecology of oaks in a changing environment*. *Ann. Sci. For.* 53(2-3):173-180
- Tyree, M.T. & Ewers, F. (1991) Tansley Review No. 34, The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* 119:345-360
- Tyree, M.T., Sinclair, B., Lu, P. & Granier, A. (1993) Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Ann. Sci. For.* 50: 417-423
- Ueda, M. & Shibata, E. (2001) Diurnal changes in branch diameter as indicator of water status of Hinoki cypress *Chamaecyparis obtusa*. *Trees* 15: 315-318
- Ulrich, B. (1981) Ökologische Guppierung von Böden nach ihrem chemischen Bodenzustand. *Z. Pflanzenernaehr. u. Bodenk.* 144: 289-305

- Varga, F. (1993) Epidemiologie und Ursachen der Eichenerkrankungen in Ungarn. Rundgespräche der Kommission für Ökologie 5:85-89.
- Verhoeven, A.S., Adams III, W.W. & Demmig-Adams, B. (1999) The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress. *Oecologia* 118: 277-287
- Vincent, J.M. (1991) Oak decline: Alteration of the fine root biomass with the progress of the disease. IN: R. Siwecki & W. Liese (Hrsg.). Proceedings of an international symposium, Kornik, Poland, May 15-18, 1990, Polish Academy of Science, Institute of Dendrology, Kornik, Poland: 173-175
- Vincent, J.M. (1990) Waldsterben an Eiche – Schäden am Feinwurzelsystem" Projekt F 39, Laufzeit 1.1.1989-31.12.1990 (Abschlussbericht)
- Willert, D.J., von, Matyssek, R. & Herppich, W. (1995) Experimentelle Pflanzenphysiologie. Springer Verlag Stuttgart, New York
- Walter, H. 1972. Der Wasserhaushalt der Pflanzen in kausaler und kybernetischer Betrachtung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 85(7-9): 301-313
- Wanek, W. & Richter, A. (1997) Biosynthesis and accumulation of D-ononitol in *Vigna umbellata* in response to drought stress. *Physiologia Plantarum* 101 (2): 416-424
- Wareing, P.F. (1951) Growth studies in woody species IV. The initiation of cambial activity in ring-porous species. *Physiologia Plantarum* 4: 546-562
- Weste, G. (1983) Population dynamics and survival of *Phytophthora*. IN: Erwin, D.C., Bartnicki-Garcia, S. & Tsao, P.H. (Hrsg.). *Phytophthora*, its biology, taxonomy, ecology and pathology: 237-258
- Weste, G. & Marks, G.C. (1987) The biology of *Phytophthora cinnamomi* in Australasian forests. *Annual Review of Phytopathology* 25: 207-229
- White, A.J. & Critchley, C. (1999) Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research* 59: 63-72
- Wilmanns, O. (1989) Ökologische Pflanzensoziologie. Verlag Quelle & Meyer (UTB)
- Wilson, K.B., Baldocchi, D.D. & Hanson, P.J. (2000) Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree species. *Tree Physiology* 20: 787-797
- Woodward, J.R., Keane, P.J. & Stone, B.A. (1980) Structures and properties of wilt-inducing polysaccharides from *Phytophthora* species. *Physiological Plant Physiology* 16: 439-454

- WWA (Landesamt für Wasserwirtschaft Landshut). (1985) Stützkraftstufe Landau. Informationsblatt
- WWA (Landesamt für Wasserwirtschaft Landshut). (1989) Stützkraftstufe Ettling. Informationsblatt
- Zar, J.H. (1984) Biostatistical analysis. Prentice Hall Publ., Englewood Cliffs
- Zentmyer, G.A. (1980) *Phytophthora cinnamomi* and the diseases it causes. Monogr. 10, American Phytopathol. Soc., St. Paul, USA
- Ziegler, E. & Egle, K. (1965) Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. I. Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyll-Bestimmung. Beitr. Biol. d. Pflanze 41: 11-37
- Zimmermann, M.H. (1983) Xylem structure and the ascent of sap. Springer Berlin, New York, Tokio
- Zweifel, R., Item, H. & Häsler, R. (2000) Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. Trees 15: 50-57

ANHANG

A-1 Wald- und Feldbesitzer sowie Pächter im Untersuchungsgebiet „Erlau“

Bund für Naturschutz (Herr Huber), Landau an der Isar

Josef Geiger, Haidlfing

Mathilde und Josef Gritsch, Haidlfing

Familie Krinner, Haidlfing

Anton Maidl, Haidlfing

Karl Sagstetter, Haidlfing

Berta Weber, Haidlfing

A-2 Blütenpflanzeninventar

Tab. A-1 Phanerogams at the experimental site "Erlau"

site		
meadow	edge of forest	forest
herbs		
<i>Agropyron repens</i> (L.) Beauv.	<i>Adenophora liliifolia</i> (L.) Ledeb.	<i>Aegopodium podagraria</i> L.
<i>Agrostis capillaris</i> L.	ex A. DC.	<i>Anemone nemorosa</i> L.
<i>Allium vineale</i> L.	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	<i>Anemone ranunculoides</i> L.
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	<i>Colchicum autumnale</i> L.	<i>Campanula rapunculoides</i> L.
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	<i>Filipendula ulmaria</i> L.	<i>Carex alba</i> Scop.
<i>Calystegia sepium</i> (L.) R.Br.	<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.	<i>Colchicum autumnale</i> L.
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	<i>Galium aparine</i> L.	<i>Convallaria majalis</i> L.
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	<i>Glechoma hederacea</i> L.	<i>Geum urbanum</i> L.
<i>Colchicum autumnale</i> L.	<i>Lamium pupureum</i> L.	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.
<i>Dactylis glomerata</i> L.	<i>Lilium martagon</i> L.	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.)
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	<i>Primula elatior</i> (L.) Hill.	F.W. Schmidt
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	<i>Rosa arvensis</i> Huds.	<i>Paris quadrifolia</i> L.
<i>Galium aparine</i> L.	<i>Stachys sylvatica</i> L.	<i>Poligonatum multiflorum</i> (L.) All.
<i>Geranium pratense</i> L.	<i>Urtica dioica</i> L.	<i>Pulmonaria obscura</i> Dum.
<i>Geranium robertianum</i> L.	<i>Urtica urens</i> L.	<i>Viola mirabilis</i> L.
<i>Glechoma hederacea</i> L.		<i>Viola reichenbachiana</i> Jord. ex
<i>Lamium pupureum</i> L.		Bor.
<i>Latyrus laevigatus</i> (Waldst. & Kit.) Gren.		
<i>Lolium perenne</i> L.		
<i>Medicago lupulina</i> L.	woody plants	
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill.	<i>Acer campestre</i> L.	<i>Acer campestre</i> L.
<i>Papaver rhoeas</i> L.	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	<i>Acer pseudopatanus</i> L.
<i>Plantago lanceolata</i> L.	<i>Berberis vulgaris</i> L.	<i>Carpinus betulus</i> L.
<i>Plantago major</i> L.	<i>Cornus sanguinea</i> L.	<i>Corylus avellana</i> L.
<i>Poa minor</i> L.	<i>Corylus avellana</i> L.	<i>Fraxinus excelsior</i> L.
<i>Poa pratensis</i> L.	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	<i>Lonicera xylosteum</i> L.
<i>Polygonum aviculare</i> L.	<i>Euonymus europaea</i> L.	<i>Populus alba</i> L.
<i>Ranunculus arvensis</i> L.	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	<i>Quercus robur</i> L.
<i>Ranunculus repens</i> L.	<i>Prunus spinosa</i> L.	<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	<i>Quercus robur</i> L.	<i>Ulmus minor</i> Mill. emend.
<i>Symphytum officinale</i> L.	<i>Rhamnus frangula</i> L.	Richens
<i>Taraxacum officinale</i> Web.	<i>Rosa arvensis</i> Huds.	
<i>Trifolium pratense</i> L.	<i>Rubus ideaus</i> L.	
<i>Trifolium repens</i> L.	<i>Rubus</i> spp.	
<i>Tussilago farfara</i> L.	<i>Sambucus nigra</i> L.	
<i>Valeriana officinalis</i> L.	<i>Viburnum opulus</i> L.	
<i>Veronica chamaedrys</i> L.		
<i>Veronica persica</i> Poir.		
<i>Viola arvensis</i> Murr.		

A-3 Beispiel-Plot der HPLC-Anlage

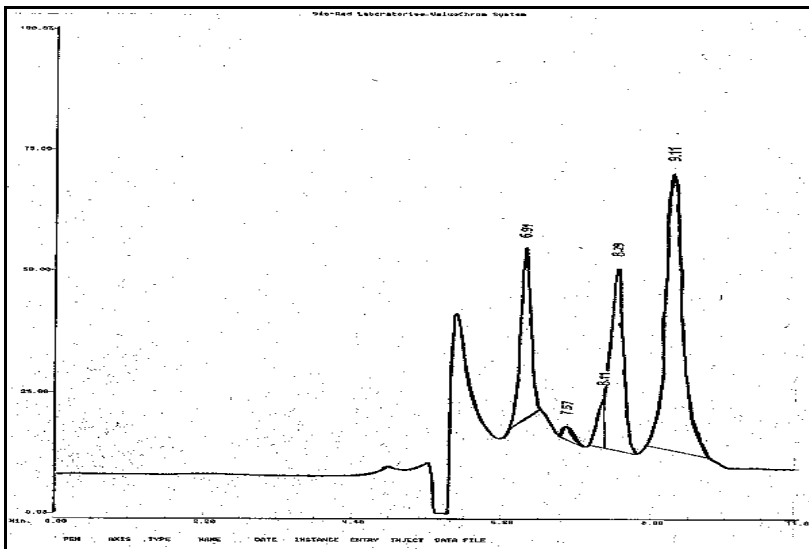


Fig. A-1 Example plot for detection of carbohydrates with HPLC

A-4 Vergleich der Nachweismethoden Gaschromatographie (GC) und HPLC (high pressure liquid chromatography)

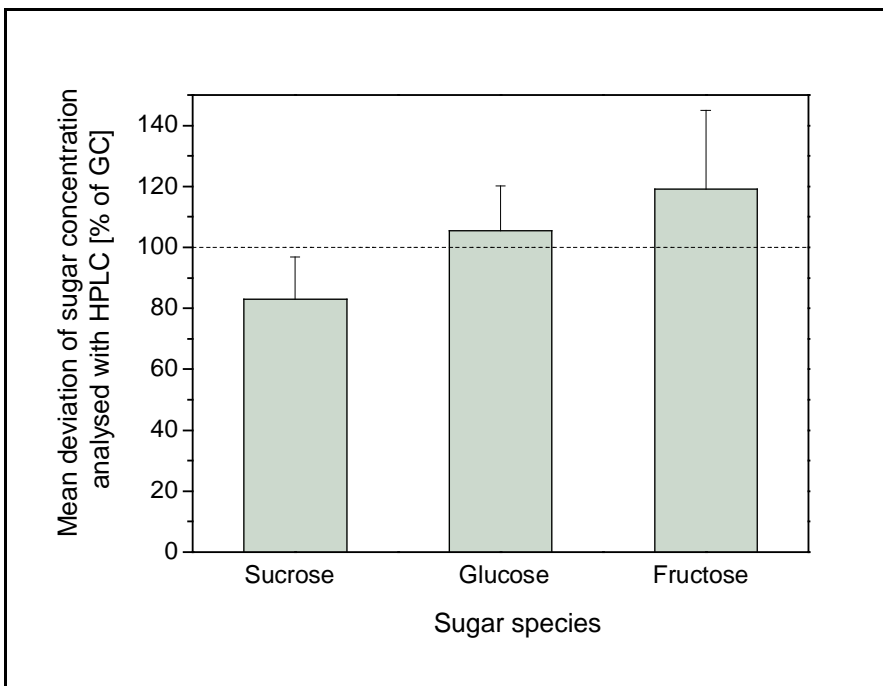


Fig. A-2 Mean deviation of concentrations of sucrose, glucose and fructose analysed with HPLC in comparison with GC in per cent (n=6, columns and bars represent mean values and standart deviation respectively)

A-5 Mangan- und Eisengehalte pro Blattflächeneinheit

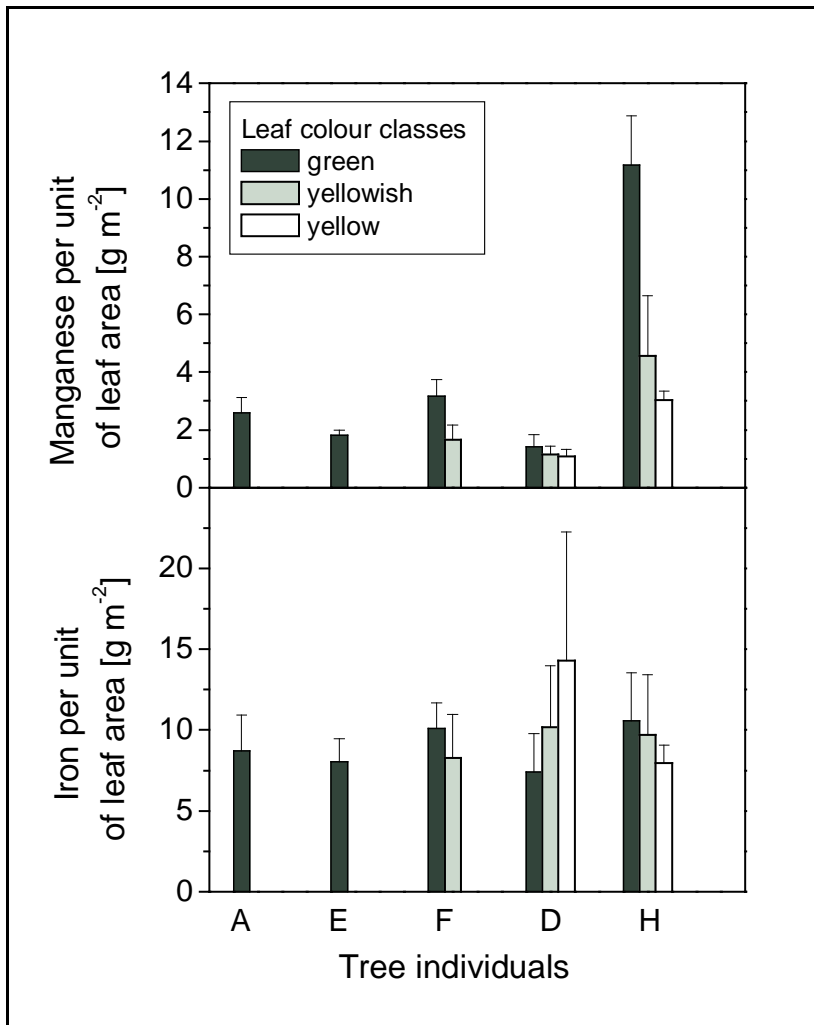


Fig. A-3 Manganese and iron content per unit of leaf area (n=5, columns and bars represent mean values and standart deviation respectively

NACHWORT UND DANKSAGUNG

Als ich im Frühjahr 1998 nach Weihenstephan an den Lehrstuhl für Forstbotanik kam wußte ich nicht, was mich erwartete. Das Arbeitsgebiet war neu für mich. Als ich mich vorstellte, war mir die fröhliche Stimmung der Mitarbeiter aufgefallen und ich fühlte mich gleich freundlich aufgenommen.

Nachdem ich mich mit den Geräten vertraut gemacht hatte, musste die Feldstation mit den Gerüsten in Landau aufgebaut werden, hier hatte ich mit Herrn Hofmann und Herrn Kuba zwei unersetzliche Techniker. Später kam Herr Dipl. Ing. Feuerbach hinzu und löste manches scheinbar unlösbare Problem. An dieser Stelle sei auch den Waldbesitzern und Pächtern gedankt, dass sie die Untersuchungen an den Eichen ermöglicht haben, namentlich waren das die Familien Geiger, Gritsch, Krinner, Maindl, Sagstetter und Weber sowie Herr Huber von der örtlichen Sektion vom Bund für Naturschutz. Besonders gedankt sei Familie Loibl, die uns vor Ort jede nur denkbare Hilfe gegeben hat!

Ebenfalls hervorzuheben ist die gute Zusammenarbeit mit dem Forstamt Landau-Dingolfing! Herr Forstdirektor Strobl, Herr Oberamtsrat Hofmeister und Herr Oberforstinspektor Hobmeier waren bei Problemlösungen sehr entgegenkommend. Gedankt sei auch allen weiteren Mitarbeitern des Forstamtes, die mir den Aufenthalt in einem Wohnwagen im Garten des Forstamtes in den Vegetationsperioden 1998 und 1999 erträglich gemacht haben.

Während meiner Zeit in Freising veränderte sich die Uni-Landschaft in Weihenstephan: Die Forstwissenschaftliche Fakultät ging von der Ludwig-Maximilians-Universität an die Technische Universität München und wurde schließlich in das Wissenschaftszentrum Weihenstephan eingegliedert.

Die Nähe und die Freundschaften zu anderen Instituten erleichterte mir viele Arbeiten; so danke ich dem Lehrstuhl für Waldwachstumskunde für das bereitwillige Ausleihen von Gerätschaften, Dr. Heitland (Lehrstuhl für Angewandte Zoologie) für die Einführung in die Statistik, Prof. Dr. Quetnau (Lehrbereich für Biometrie) für Hilfe bei der analytischen Statistik, Prof. Dr. Fromm und Dr. Arendt (Fachbereich Holzkunde) für die transelektronenmikroskopische Untersuchungen von Blättern sowie Prof. Dr. Göttlein (Lehrbereich für Bodenkunde und Standortlehre) für die Elementanalysen. Herr Prof. Dr. Elling (Fachbereich Forstwirtschaft, Fachhochschule Weihenstephan) wies mich in die Methodik der Jahrringanalyse ein. Dank auch an Herrn Dr. Dittmar (Institut für Bodenkunde, Bayreuth) für die Lösung von Problemen mit der Software für die Jahrringanalysen.

Herrn Gietl sei gedankt für die Weitergabe von Daten der Waldklimastation Landau und Frau Dr. Eicke für die Hilfe bei der Lagerung der Eicheln (Gietl und Eicke: Bayrische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Freising).

Frau Tegischer (Institut für Pflanzenphysiologie, Universität Graz, Österreich) danke ich für die Analysen der Xanthophylle. Dank auch Herrn Dipl. Ing. Staudinger (Wasserwirtschaftsamt Landshut) sowie Herrn Baudirektor Schubert (Landesamt für Wasserwirtschaft, München) für die Weitergabe von Wasserstandsdaten.

Dank auch an Kollegen vom EU-Projekt PATHOAK, in dessen Rahmen die vorliegende Arbeit entstanden ist, insbesondere Herrn Ponton für die Analyse der stabilen Kohlenstoffisotope, Herrn Prof. Dr. Dreyer für kritische Hinweise sowie Herrn Prof. Dr. Delatour für die freundliche Koordination des Projekts (Ponton, Dreyer und Delatour: I.N.R.A., Champenoux, Frankreich).

Einige Kollegen am Lehrstuhl haben besonderen Anteil an meiner Arbeit: An erster Stelle danke ich Herrn Dr. Häberle für die organisatorischen Vorarbeiten und die fachliche und freundschaftliche Beratung. Insbesondere bei Fragen nach Wurzeln und *Phytophthora* berieten mich Herr Prof. Dr. Oßwald, Herr Dr. Blaschke und Herr Dr. Jung. Systematische Hilfe bekam ich von Herrn Dr. Schuck, und Herr Dr. Lang bestimmte die Blattpathogene. Herr Dr. Grams wies mich in die Benutzung der Chlorophyll-Fluoreszenzmessung und Herr Dipl. Ing. Hoffmann in die HPLC ein. Meinen Doktoranden-Kollegen Frau Dr. Manuela Baumgarten und den Diplom Biologen Maria Brummer, Ilja Reiter, Angela Nunn, Katja Patzner und Alessandra Kozovits sowie Frau Dipl. Forstwiss. Christiane Koziolok möchte ich besonders für die vielen fruchtbaren Diskussionen und die angenehme Arbeitsatmosphäre danken. Bei der Aufarbeitung der Blattproben, vor allem dem Mahlen, half mir Frau Leberherz sowie die Hilfskräfte Alex und Micha. Die Jahrringkurven der Fichten erstellte der Hiwi Wolfgang. In diesem Team habe ich gerne gearbeitet!

Nicht zu vergessen die fleißigen Korrekturleser Achim, Andi, Hellen und Karo.

Durch Vermittlung von Herrn Prof. Dr. Dieter-J. von Willert (Institut für Pflanzenökologie, Westfälische Wilhelms-Universität, Münster) kam ich nach Freising. Trotz der großen Entfernung Münster-Freising zeigte von Willert reges Interesse an meiner Arbeit, so dass ich in seinem Labor und mit Unterstützung von Frau Dr. Orthen und Frau Schwitte Analysen von Kohlenhydraten und Blatt-Stickstoff durchführen konnte. Von Willert war für mich ein kritischer und immer interessierter Ratgeber.

Als ich an den Lehrstuhl für Forstbotanik kam, wußte ich nicht, was mich erwartete. Mich erwartete ein geschichtsträchtiger Ort: Hier hatte R. Hartig gelehrt; Tubeuf und Münch vertieften das Wissen von der forstlichen Phytopathologie. Huber entwickelte eine Methode zur Messung des Safflusses in Bäumen. Schütt widmete sich der Erforschung der Waldschäden und Koch verbesserte die Gasweschemessungen.

Durch den jetzigen Lehrstuhlinhaber lernte ich die Ökophysiologie von Bäumen zu erforschen. Und so fehlt noch ein Name an dieser Stelle: Für mich war Herr Prof. Dr. Rainer Matussek ein steter Ratgeber, ein aufmerksamer Leser und ein guter Doktorvater.

Die Studie wurde von der Europäischen Union gefördert (FAIR CT 97-3926). Der Technischen Universität München wird gedankt für das gewährte Doktoranden-Stipendium

CURRICULUM VITAE

Christian Olaf Heyne

Geburt:	30.10.1969 in Münster
Schulbildung:	Einschulung 1976, Abitur 1989
Studium:	Westfälische Wilhelms-Universität Münster: Abschluss Biologie-Diplom Schwerpunkt: Botanik Nebenfächer: Zoologie, Landschaftsökologie und Biochemie Titel der Diplomarbeit: Systematische Studien an Gattungen der Tribus Asclepiadeae (Asclepiadaceae) unter besonderer Berücksichtigung chilenischer Taxa
Wissenschaftlicher Mitarbeiter	Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Institut für Pflanzen-Ökologie März – Mai 1998, Technische Universität München, Lehrstuhl für Forstbotanik (vormals Ludwig Maximilians Universität München) Juni 1998 – Dezember 2001
Auslandsstudium:	Costa Rica 1993-94, Universidad Nacional de Heredia (Stipendium vom DAAD)
Auslandsaufenthalt:	Chile Sept. – Nov. 1997, Universidad de Concepción, Concepción

Freising, den

(Christian Heyne)