

# Bedeutung trockener Sommer für die Photosynthese und Transpiration von verschiedenen Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.)

Wolf-Ulrich Kriebitzsch\* und Maik Veste\*\*

## Zusammenfassung

In den Vegetationsperioden 2006 und 2007 wurden an sechs Buchenherkünften (*Fagus sylvatica* L.) (2x Deutschland, Österreich, Rumänien, Spanien und Tschechien) auf der Versuchsfläche Schädtkbek bei Kiel (Schleswig-Holstein) die Auswirkungen von Trockenstress auf ökophysiologische Wachstumsparameter und den Wasserverbrauch untersucht. Photosyntheseaktivität (gemessen als Elektronentransportrate), effektive Quantenausbeute, Transpiration und Blattleitfähigkeit für Wasserdampf wurden unter unterschiedlichen Klimabedingungen gemessen. Der Mittelwertvergleich der untersuchten Parameter zeigt, dass nicht nur zwischen verschiedenen Herkünften sondern auch innerhalb einer Herkunft zwischen den Wiederholungen bzw. zwischen den Untersuchungsjahren bei allen der untersuchten Parameter signifikante Unterschiede bestehen können. Bei nahezu allen Herkünften besteht eine positive Beziehung zwischen Elektronentransportrate und Blattleitfähigkeit. Vor allem die Herkünfte aus Südosteuropa reagieren offenbar empfindlicher auf die niedrigere Luftfeuchte. Sie minimieren mit einer Stomataverengung den Wasserverbrauch insbesondere an trocken-heißen Tagen mit hohem Sättigungsdefizit der Luft. Das ökophysiologische Verhalten der Bäume unterstreicht die hohe Anpassbarkeit an Klimabedingungen auf Populationsebene deutlich. Signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Populationen sind anhand der Messgrößen nur gelegentlich festzustellen und betreffen dann in der Regel nur die Extremwerte. Somit ist Verwendung von vermeintlich besser an künftige Klimate angepassten Herkünften kritisch zu sehen.

**Schlüsselwörter:** Rot-Buche, *Fagus sylvatica*, Herkünfte, Photosynthese, Transpiration, Klimabedingungen

## Abstract

### Importance of dry summer for photosynthesis and transpiration of different provenances of beech (*Fagus sylvatica* L.)

Six European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances (2x Germany, Austria, Romania, Spain and Czech Republic) were investigated at the study site Schädtkbek near Kiel (Schleswig-Holstein) during the growing seasons of 2006 and 2007. Aim of the investigation was to study the influence of drought stress on ecophysiological growth parameters and water consumption under field conditions. We measured electron transport rates, effective quantum yield, transpiration and leaf conductance for water vapor under different environmental conditions. The comparison of mean values of these parameters shows not only between but also within different provenances significant differences between the repeats and between the years. In almost all provenances a positive relationship between electron transport rates and leaf conductance could be observed. Furthermore, trees from SE Europe seem to react more sensitively to low air humidity. The reduction of stomata opening minimizes water consumption, especially on hot days with high water vapor pressure deficits. The ecophysiological performance of the trees emphasize the high adaptation and adaptability of the beech to climate conditions on the level of populations. Significant differences between populations can be identified on the basis of the measured variables only occasionally and then usually they affect only the extreme values. Therefore, the use of putative better to future climates adapted provenances is to see critically.

**Keywords:** European beech, *Fagus sylvatica*, provenances, photosynthesis, transpiration, climate conditions

\* Johann Heinrich von Thünen-Institut, Institut für Weltforstwirtschaft, Leuschnerstr. 91, 21031 Hamburg

\*\* Centrum für Energietechnologie Brandenburg e.V., Friedlieb-Runge-Straße 3, 03046 Cottbus

Kontakt: ukriebitzsch@kabelmail.de

## Einleitung

Der Klimawandel wird in den nächsten Jahrzehnten in Deutschland zu einem mittleren Temperaturanstieg von 0,1 bis 0,45 K pro Dekade führen (Röckner et al., 2006), wobei die Erwärmung in Süddeutschland schneller vorstättgehen könnte als im Norden. Zu ähnlichen Ergebnissen kommt auch IPCC (2009), wenn auch die in dem Bericht zitierten Modelle etwas unterschiedliche Prognosen liefern. Mit der Temperaturerhöhung einher geht eine verstärkte Variabilität von Witterungsereignissen und -extremen, wie Hitze- und Trockenperioden, Starkregen, Stürme (Röckner et al., 2006; Czajkowski et al., 2009). Nach IPCC (2012) haben in vielen Regionen der Erde bereits jetzt die Länge und Dauer von Wärmeperioden und Hitzewellen zugenommen. Für die Niederschläge ist ein sehr viel komplizierterer Trend als für die Temperaturen zu erwarten (Jessel, 2008). So soll es in vielen Teilen Deutschlands zu einer Verschiebung der Niederschläge vom Sommer in den Winter hinein geben, dies gilt vor allem für Süd- bzw. Südwest- und für Nordostdeutschland (UBA, 2006). Damit ist insbesondere die Vegetationsperiode von sommergrünen Baumarten wie die der Buche betroffen. Für die Wälder ist hierbei die erwartete schnellere Abfolge von trockenen und heißen Jahren von erheblicher Bedeutung. Bereits in den vergangenen Jahren, wie im Sommer 2003, haben anhaltende Trockenperioden in den Wäldern der norddeutschen Tiefebene zu erheblichen Problemen geführt (Anders et al., 2004). So nahm im Folgejahr 2004 der Prozentsatz stark geschädigter Bäume deutlich zu (Lorenz et al., 2004).

Die Angepasstheit und die Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen an veränderte Klimabedingungen gründen sich auf deren genetische Ausstattung. Diese bestimmt die ökophysiologische Anpassungsfähigkeit an veränderliche Umweltbedingungen (phänotypische Flexibilität). Für das Wachstum der Wälder – einschließlich der Baumartenverteilung – ist dabei von Bedeutung, inwieweit die derzeitig vorherrschenden Baumarten auch an die künftigen Klimabedingungen angepasst sind bzw. in der Lage sind, sich anzupassen (Bolte, 2005; Jump und Penuelas, 2005; Gessler et al., 2007). Nach Roloff und Rust (2008) gibt es bei Buchenherkünften aus ganz Europa große Unterschiede in der Trockenstresstoleranz. Bei stressphysiologischen Untersuchungen an Buchenjungepflanzen aus verschiedenen Regionen halten in Gewächshausversuchen (Tognetti et al., 1995) bzw. bei Auspflanzung von vier Jahre alten Jungpflanzen in einen Buchenaltbestand (Schraml und Rennenberg, 2002) Buchen-Herkünfte aus Regionen mit wenig Niederschlag bei experimentell induziertem Wassermangel länger einen günstigen Pflanzenwasserstatus aufrecht oder erreichten einen kritischen Status später als Vergleichsherkünfte aus niederschlagsreicheren Gebieten.

In der hier vorgelegten Arbeit wird auf einer Fläche eines ca. 20 Jahre alten Buchenherkunftsversuches (Liesebach M et al., 1998; Liesebach M, 2012) untersucht, wie sich Trockenstress auf ökophysiologische Wachstumsparameter und den Wasserverbrauch (Photosynthese, Transpiration) verschiedener Buchenherkünfte unter Freilandbedingungen an ein- und demselben Wuchsort auswirkt.

## Methoden

### Herkünfte

Als Versuchsfläche dient ein von dem Thünen-Institut für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung 1995 angelegter Herkunftsversuch in der Nähe von Kiel, für den Saatgut von Buchenherkünften aus ganz Europa (Abbildung 2) an verschiedenen Orten des Verbreitungsgebiets gesammelt, unter einheitlichen Bedingungen zu Pflanzenmaterial angezogen und zweijährig in einem Feldversuch ausgepflanzt wurde. Die Versuchsfläche ist als randomisierter Blockversuch mit drei Wiederholungen (im weiteren Text Blöcke genannt) angelegt. In jeder Parzelle stehen 50 Bäume (fünf Reihen mit je zehn Pflanzen) im Verband 2 m x 1 m (Liesebach M, 2012; Liesebach M et al., 1998). Eine Beschreibung der Bodenverhältnisse findet sich bei Müller (2012). Für die Erfassung der Wachstumsparameter und der ökophysiologischen Reaktionen wurden sechs Herkünfte (Tabelle 1), die von klimatisch sehr unterschiedlichen Standorten stammen, ausgewählt. Drei der Herkünfte kommen aus relativ kühlen Gebieten mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 4,5 und 6,0 °C, die übrigen drei aus Gebieten mit Jahresmitteltemperaturen zwischen 8,5 und 9,9 °C. Die jährlichen Niederschlagssummen liegen an den Herkunftsorten zwischen 575 und 1400 mm. Die Untersuchungen wurden auf zwei (Oderhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. allen drei (Gransee /DE, Beius-B. /RO, Kladská /CZ, Neuberg-M /AT) Blöcken durchgeführt (Kriebitzsch et al., 2005).

**Tabelle 1**

Untersuchte Herkünfte und Angaben zur Höhe ü. NN, Jahresmitteltemperatur und jährlichen Niederschlagssumme an den Einsammlungsorten

Herkunft	Land	Höhe ü. NN	Tempera- tur	Nieder- schlag
Anguiano	Spanien (ES)	950 m	9,9 °C	861 mm
Beius-Bihor/Prisaca	Rumänien (RO)	265 m	9,0 °C	720 mm
Gransee, Abt. 3082 a1	Deutschland (DE)	70 m	8,5 °C	575 mm
Kladská/Kynzvalt	Tschechien (CZ)	690 m	6,0 °C	750 mm
Neuberg-Mürzsteg	Österreich (AT)	1050 m	5,6 °C	1190 mm
Oderhaus	Deutschland (DE)	710 m	4,5 °C	1400 mm

### Ökophysiologische Parameter

Als Parameter werden die Photosyntheseaktivität (gemessen als Elektronentransportrate, ETR; effektive Quantenausbeute, Yield), die Transpiration (E) und die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (L.C.) als Maß für die Stomataöffnung erfasst. Die ökophysiologischen Untersuchungen erfolgten an Strah-

lungstagen Anfang Juli 2006 und Mitte Juli bis Mitte August 2007. 2006 waren die Monate Juni und Juli warm und trocken, die Monatsniederschläge erreichten nur die Hälfte des langjährigen Mittels. In diesem Zeitraum sank die Klimatische Wasserbilanz (KWB) als Indikator für die meteorologische Trockenheit auf minus 170 mm und die Bodenwassermengen lagen unter 50 % der nutzbaren Feldkapazität (Müller, 2012). Im Juni/Juli 2007 waren die Niederschläge hoch. Die Bodenfeuchtwerte lagen im Sättigungsbereich. Der August wies dagegen trockene Abschnitte auf und war im Vergleich zum vieljährigen Mittel etwas zu trocken.

Die Messungen der Chlorophyllfluoreszenz und der Transpiration erfolgten grundsätzlich im Bereich der Sonnenkrone der Bäume bei hoher Einstrahlung. Es wurden zehn Blätter pro Baum (LI-1600) bzw. zwanzig Blätter pro Baum (PAM-2100) von jeweils fünf Bäumen pro Block und Herkunft gemessen.

### Photosynthese-Aktivität

Ein Pulsamplituden-moduliertes Fluorometer (PAM-2100, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland), ausgerüstet mit einer Glasfaseroptik (Ø 6 mm) als Lichtleiter, wurde genutzt, um die in vivo Photosynthese-Aktivität zu messen (von Willert et al., 1995). Die Glasfaseroptik wurde in 10 mm Abstand von der Blattoberfläche im Winkel von 60° mit einer Blattklammer befestigt. Mit Standardroutineprogrammen der PAM wird die effektive Quantenausbeute des Photosystem II ( $\Delta F/F_m'$ ) gemessen (zur Nomenklatur der verwendeten Fluoreszenz-Signale (siehe Genty et al., 1989; Schreiber et al., 1995). Alle Chlorophyll-Fluoreszenz Parameter werden direkt berechnet, auf einem LCD-Schirm angezeigt und auf einem internen Datenlogger gespeichert. Die Photonenflussdichte (PPFD) wird mit einem kalibrierten Mikro-Quantumsensor (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) registriert, der auf der Blattklammer montiert ist. Die lineare Elektronentransportrate des Photosystems II (ETR) wird mit folgender Gleichung aus der effektiven Quantenausbeute des PSII ( $\Delta F/F_m'$ ) und der dazugehörige Lichtintensität PPFD und der Lichtabsorption (= 84 %) berechnet ( $ETR = \Delta F/F_m' \times PPFD \times 0.5 \times 0.84$ , siehe Genty et al., 1989):

Die Chlorophyll-Fluoreszenz wurde jeweils pro Herkunft an 100 Blättern von fünf Bäumen auf den einzelnen Blöcken gemessen.

### Transpiration und stomatäre Leitfähigkeit der Blätter

Die Bestimmung der stomatären Leitfähigkeit für Wasserdampf (L.C.) und der Transpiration (E) erfolgte mit einem LI-1600 steady-state-Porometer (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA; von Willert et al., 1995). Die Messungen wurden im Sommer 2006 an Blättern der gleichen Bäume, an denen auch die Chlorophyllfluoreszenz bestimmt wurde, durchgeführt. Auf den einzelnen Blöcken wurden L.C. und E jeweils an 50 Blättern von fünf Bäumen pro Herkunft gemessen.

Das LI-1600 ist ein offenes Messsystem, in dem während der Messung die Luftfeuchte entsprechend den Umgebungsbedingungen in der Küvette konstant gehalten wird. Dazu

wird vor Beginn der Messung die relative Luftfeuchte der Umgebungsluft bestimmt. Wird danach ein Blatt in die Messkammer eingespannt, so erhöht sich in dieser die relative Luftfeuchte durch die Transpiration des Blattes. Durch ein Einströmen von trockener Luft (mit 2 % relativer Feuchte) in die Messkammer wird der vom Blatt verursachte Anstieg der Luftfeuchte bis zu dem Punkt ausgeglichen, an dem die relative Luftfeuchte wieder den Wert der Umgebungsluft erreicht hat. Nun sind steady-state-Bedingungen bezüglich der Luftfeuchte in der Messkammer gegeben und die ermittelte Einstromrate der trockenen Luft dient als Berechnungsgrundlage für die Transpirationsrate (E) der Blätter. Nach Slavik (1974) lässt sich zudem die Blatt-Leitfähigkeit (L.C.) aus dem Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und umgebender Luft (ALVPD) und der Transpiration berechnen. Parallel zu diesen Messungen werden die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), die Luft ( $T_{air}$ )- und die Blatttemperatur ( $T_{leaf}$ ) und die relative Feuchte aufgezeichnet. Aus der relativen Feuchte und der Temperatur wird das Sättigungsdefizit der Luft (VPD) berechnet.

### Statistik

Die Abhängigkeit der Elektronenaustauschrate vom Licht folgt einer Sättigungsfunktion (Abbildung 1), die nach dem von Webb et al. (1974) entwickelten Modell berechnet wurde:

$$P_n = f(I) = -a + b(I - e^{-cI})$$

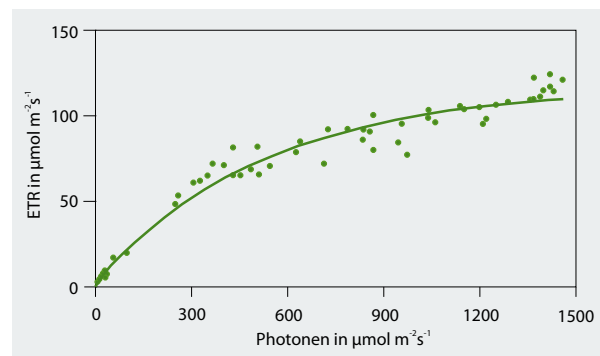


Abbildung 1

Lichtabhängigkeit der Photosynthese abgeleitet aus einem Tagesgang der ETR

Zur Berechnung der Parameter a, b und c wurde die SAS-Prozedur NLIN genutzt (SAS Version 9.1, SAS Institute, Cary, NC), die „least squares“-Parameterschätzungen für nicht-lineare Modelle liefert. Aus der so gewonnenen Funktionsgleichung lassen sich charakteristische Größen der Photosynthese – u. a. Lichtsättigung und Quantenausbeute der Photosynthese – ableiten (Kriebitzsch, 1992).

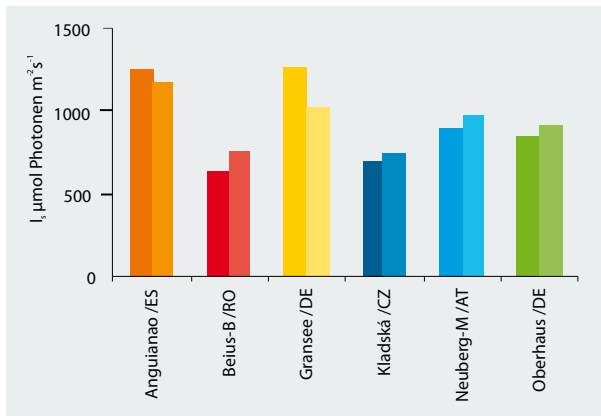
Die maximale ETR und Transpirations-Rate sowie die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf wurden pro Baum, pro Block sowie pro Herkunft berechnet. Dafür wurden nur die Werte berücksichtigt, die bei Lichtwerten im bzw. über der Lichtsättigung der Photosynthese lagen. Mittelwerte und Standardabweichungen sowie die Mittelwertsunterschiede wurden mit Hilfe

der SAS-Prozedur „PROC GLM“, die bei ungleich besetzten Stichproben eingesetzt wird, und anschließendem t-Test berechnet (SAS Version 9.1, SAS Institute, Cary, NC).

## Ergebnisse und Diskussion

### Lichtabhängigkeit der Photosynthese

Die aus Tagesgängen der Photosynthese abgeleiteten Lichtsättigungswerte variieren zwischen den Herkünften stark (Abbildung 2). Besonders hohe Werte sind bei den Bäumen der Herkünfte Anguiano /ES bzw. Gransee /DE mit Werten z. T. deutlich über 1000  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  zu beobachten. Die Herkünfte aus Südosteuropa zeigen dagegen bereits bei 600 bis 800  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  lichtgesättigte Elektronentransportraten. Die Herkünfte Oderhaus /DE und Neuberg-M. /AT liegen mit Werten um 1000  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  im mittleren Bereich.



**Abbildung 2**

Lichtabhängigkeit der Photosynthese der verschiedenen Buchenherkünfte. Werte für die Jahre 2006 (links, dunkel) und 2007 (rechts, hell), abgeleitet aus Lichtkurven von bis zu zehn bzw. fünfzehn Pflanzen aus zwei bzw. drei Blöcken

Zwischen den Jahren 2006 und 2007 sind die Unterschiede im Erreichen lichtgesättigter ETR-Werte relativ geringfügig. Die Herkunft Gransee /DE, die sich 2006 durch einen besonders hohen Wert auszeichnete, erreicht 2007 früher die Lichtsättigung. Die übrigen Herkünfte haben dagegen 2007 gegenüber 2006 leicht erhöhte Werte.

Ein Vergleich der Lichtsättigungswerte auf den Blöcken bzw. in den beiden Versuchsjahren zeigt eine erhebliche Variation der Werte bei einigen Herkünften (Tabelle 2). Insbesondere bei der Herkunft Gransee /DE bestehen große Unterschiede sowohl zwischen den Blöcken wie auch zwischen den Versuchsjahren auf den jeweiligen Blöcken. Mit Ausnahme von den Bäumen auf einigen Blöcken der Herkünfte Anguiano /ES und Gransee /DE werden lichtgesättigte ETR bei Lichtwerten z. T. deutlich unter 1000  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  erreicht.

**Tabelle 2:**

Lichtsättigung der Photosynthese in  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  auf den Blöcken und Versuchsjahren

	2006	2007	2006	2007	2006	2007
	Block 1	Block 1	Block 2	Block 2	Block 3	Block 3
Anguiano /ES	1137	1227	1484	905	n.d.	n.d.
Beius-B. /RO	677	840	753	816	945	580
Gransee /DE	1629	1107	1454	930	1865	1361
Kladská /CZ	638	585	799	560	912	736
Neuberg-M. /AT	856	929	735	936	1099	845
Oderhaus /DE	900	1058	865	1073	n.d.	n.d.

### Maximale ETR-Rate sowie Quantenausbeute der Photosynthese bei Lichtsättigung, Vergleich der mittleren Werte auf den Blöcken

Im Folgenden werden die lichtgesättigten ETR-Werte sowie die effektive Quantenausbeute des Photosystems II (Yield) unter Freilandbedingungen besprochen. Zunächst wird nur auf die Streuung der Werte zwischen den drei Blöcken und zwischen den beiden Versuchsjahren eingegangen. Die verschiedenen Herkünften zeigen dabei sehr unterschiedlich Verhaltensmuster.

**Tabelle 3**

ETR (a) und effektive Quantenausbeute (b) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Anguiano /ES auf den Versuchspartellen der Blöcke eins und zwei in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchspartellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für  $H_0: \text{LSMean}(i) = \text{LSMean}(j) / \text{Pr} > |t|$ .  $t > 0,05$ : ns = nicht signifikant;  $t \leq 0,05$ : signifikant.

	Block	2006		2007					
		MW	SE	1	2			1	2
a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$									
2006	1	104,5	2,81	-	ns	ns	ns		
2006	2	101,6	2,34	-	ns	ns	ns		
2007	1	108,6	3,48	-	-	ns	ns		
2007	2	95,6	5,36	-	-	-	-		
b) Quantenausbeute PS II									
2006	1	0,191	0,0066	-	ns	ns	ns		
2006	2	0,179	0,0055	-	ns	ns	ns		
2007	1	0,186	0,0082	-	-	ns	ns		
2007	2	0,179	0,0126	-	-	-	-		

Die Werte der Herkunft Anguiano /ES sind weder zwischen den Blöcken noch zwischen den Jahren 2006 und 2007 signifikant unterschieden (Tabelle 3). Dies gilt auch für die mittleren ETR-

Werte der Herkunft Oderhaus /DE (Tabelle 4 oben). Die Quantenausbeute der Photosynthese (Tabelle 4 unten) ist dagegen im Jahr 2006 auf Block 1 signifikant höher als auf Block 2, während im Jahr 2007 keine Unterschiede zwischen den Werten auf den beiden Blöcken auftreten. Die mittleren ETR-Raten der Bäume auf Block 1 sind 2007 niedriger als 2006 auf dem entsprechenden Block. Im Jahresvergleich sind die ETR-Raten auf Block 2 im Jahr 2006 höher als die Werte auf Block 1 im Jahr 2007. Die effektiven Quantenausbeuten sind dagegen 2006 auf Block 2 niedriger als die Werte auf Block 1 im Jahr 2007.

**Tabelle 4**

ETR- (oben) und Quantenausbeute(unten) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Oderhaus /DE auf den Versuchspartellen der Blöcke eins und zwei in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchspartellen der Blöcke in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LSMean(i) = LSMean(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block	MW	SE	2006		2007		
			1	2	1	2	
			a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$				
2006	1	111,9	2,58	-	ns	< 0,05	ns
2006	2	106,8	2,66	-	< 0,05	ns	
2007	1	96,0	3,02	-		ns	
2007	2	110,8	6,62			-	
b) Quantenausbeute PS II							
2006	1	0,231	0,0061	-	< 0,05	ns	ns
2006	2	0,187	0,0063	-	< 0,05	ns	
2007	1	0,233	0,0072	-		ns	
2007	2	0,220	0,157			-	

Bei der Herkunft Gransee /DE (Tabelle 5) sind die Mittel beider Pn-Parameter der Bäume auf Block 3 2006 und 2007 signifikant höher als auf den anderen Blöcken. Zwischen den Werten auf den Blöcken zwei und drei bestehen allenfalls schwach signifikante Unterschiede. Zwischen den beiden Versuchsjahren sind die Werte für die jeweiligen Blöcke nicht unterschieden. Block 2 der Herkunft Neuberg-M. /AT (Tabelle 6) zeichnet sich in beiden Jahren durch hohe ETR und effektive Quantenausbeuten aus, Block 1 durch besonders niedrige. Ähnlich niedrig sind in dem Jahr 2006 auch die ETR-Raten auf Block 3.

Auch bei der Herkunft Kladska /CZ (Tabelle 7) sind ETR und effektive Quantenausbeute auf Block 1 im Vergleich zu den anderen Blöcken signifikant höher. Zwischen den Werten der Blöcke zwei und drei bestehen 2006 keine Unterschiede, 2007 sind die Werte der Bäume auf Block 2 dagegen genauso hoch wie die von Block 1.

**Tabelle 5**

ETR- (oben) und effektive Quantenausbeute (unten) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Gransee /DE auf den Versuchspartellen der drei Blöcke in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchspartellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LSMean(i) = LSMean(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block	MW	SE	2006			2007			
			1	2	3	1	2	3	
			a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$						
2006	1	91,7	2,83	-	ns	< 0,05	ns	ns	< 0,05
2006	2	96,5	2,27	-	< 0,05	< 0,05	ns	ns	
2006	3	108,5	3,92	-	< 0,05	< 0,05	ns		
2007	1	88,2	2,48	-		ns	< 0,05		
2007	2	97,6	2,77	-		-	ns		
2007	3	106,6	5,19	-			-		
b) Quantenausbeute PS II/0,005									
2006	1	0,170	0,007	-	ns	< 0,05	< 0,05	ns	< 0,05
2006	2	0,164	0,005	-	< 0,05	< 0,05	ns	< 0,05	
2006	3	0,213	0,009	-	< 0,05	< 0,05	ns		
2007	1	0,188	0,006	-		ns	< 0,05		
2007	2	0,179	0,006	-		-	< 0,05		
2007	3	0,223	0,012	-			-		

**Tabelle 6**

ETR- (oben) und effektive Quantenausbeute (unten) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Neuberg-M. /AT auf den Versuchspartellen der drei Blöcke in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchspartellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LSMean(i) = LSMean(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block	MW	SE	2006			2007			
			1	2	3	1	2	3	
			a) Elektronenaustauschrate in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$						
2006	1	82,9	2,45	-	< 0,05	ns	ns	< 0,05	< 0,05
2006	2	107,6	2,19	-	< 0,05	< 0,05	< 0,05	< 0,05	
2006	3	78,3	2,85	-		ns	< 0,05	< 0,05	
2007	1	85,6	3,41	-		< 0,05	< 0,05		
2007	2	95,9	2,66	-		-	ns		
2007	3	99,1	2,45	-			-		
b) Quantenausbeute PS II/0,005									
2006	1	0,142	0,008	-	< 0,05	ns	ns	< 0,05	< 0,05
2006	2	0,205	0,007	-	< 0,05	< 0,05	ns	ns	
2006	3	0,146	0,009	-		ns	< 0,05	< 0,05	
2007	1	0,162	0,011	-		< 0,05	< 0,05		
2007	2	0,221	0,009	-		-	ns		
2007	3	0,198	0,008	-			-		



**Tabelle 7**

ETR- und effektive Quantenausbeute von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Kladská /CZ auf den Versuchspartellen der drei Blöcke in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchspartellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LS*Mean*(i) = LS*Mean*(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block	MW	SE	2006			2007			
			1	2	3	1	2	3	
a) Elektronenaustauschrate in μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>									
2006	1	83,6	2,03	-	<0,05	<0,05	ns	ns	<0,05
2006	2	70,9	1,99	-	ns	<0,05	<0,05	ns	ns
2006	3	66,6	1,85	-	-	<0,05	<0,05	ns	ns
2007	1	85,6	1,92	-	-	-	ns	<0,05	<0,05
2007	2	85,5	2,93	-	-	-	-	<0,05	<0,05
2007	3	66,3	2,82	-	-	-	-	-	-
b) Quantenausbeute PS II,0,005									
2006	1	0,155	0,007	-	<0,05	<0,05	ns	ns	ns
2006	2	0,123	0,007	-	ns	<0,05	<0,05	ns	ns
2006	3	0,120	0,006	-	-	<0,05	<0,05	ns	ns
2007	1	0,168	0,007	-	-	-	ns	<0,05	<0,05
2007	2	0,179	0,010	-	-	-	-	<0,05	<0,05
2007	3	0,136	0,010	-	-	-	-	-	-

**Tabelle 8**

ETR- (oben) und Effektive Quantenausbeute (unten) von jeweils fünf Bäumen der Herkunft Beius-B. /RO auf den Versuchspartellen der drei Blöcke in den Jahren 2006 und 2007, Mittelwerte (MW), Standardfehler (SE) und Vergleich der Mittelwertsunterschiede für die Versuchspartellen in den Jahren 2006 und 2007. Angegeben ist die Wahrscheinlichkeit t für H0: LS*Mean*(i) = LS*Mean*(j) / Pr > |t|. t > 0,05: ns = nicht signifikant; t ≤ 0,05: signifikant.

Block	MW	SE	2006			2007			
			1	2	3	1	2	3	
a) Elektronenaustauschrate in μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>									
2006	1	97,4	2,73	-	ns	<0,05	<0,05	<0,05	<0,05
2006	2	98,9	4,37	-	-	<0,05	<0,05	<0,05	ns
2006	3	82,4	3,37	-	-	-	ns	ns	ns
2007	1	79,3	2,61	-	-	-	-	ns	ns
2007	2	75,7	3,37	-	-	-	-	-	ns
2007	3	85,7	2,88	-	-	-	-	-	-
b) Quantenausbeute PS II,0,005									
2006	1	0,172	0,007	-	<0,05	ns	ns	ns	ns
2006	2	0,209	0,011	-	-	<0,05	<0,05	ns	ns
2006	3	0,14	0,009	-	-	-	ns	ns	ns
2007	1	0,150	0,007	-	-	-	-	ns	ns
2007	2	0,174	0,009	-	-	-	-	-	ns
2007	3	0,170	0,008	-	-	-	-	-	-

Nur die Werte auf Block 3 der Herkunft Beius-B. /RO (Tabelle 8) sind schwach signifikant niedriger als auf den anderen beiden Blöcken. Dies gilt auch nur für das Jahr 2006. 2007 bestehen weder zwischen den ETR-Werten noch zwischen den Werten der effektiven Quantenausbeute auf den verschiedenen Blöcken Unterschiede.

**Bewertung der Unterschiede zwischen den Blöcken sowie den Versuchsjahren**

Unter der Berücksichtigung, dass auf den zwei bzw. drei Blöcken pro Herkunft genetisch ähnliches Pflanzenmaterial wächst, sollte sich der Gaswechsel der Bäume in den jeweiligen Untersuchungsjahren bei einheitlichen Klimabedingungen nur wenig unterscheiden. Durch eine hohe Parallelenzahl der Messungen (zwanzig Wiederholungen pro Baum bei der Chlorophyllfluoreszenz, zehn Wiederholungen bei der H<sub>2</sub>O-Porometer-Messung; fünf Bäume pro Block) wurde versucht, individuelle Unterschiede einzelner Bäume aufgrund der Variabilität des Samenmaterials innerhalb der Absaaten der jeweiligen Herkünfte auszugleichen.

Trotz dieser hohen Zahl an Messwerten treten bei den mittleren ETR-Werten und der effektiven Quantenausbeute der meisten Herkünfte zwischen den Blöcken signifikante Unterschiede auf. Nur bei den Herkünften Anguiano /ES und Oderhaus /DE sind in beiden Versuchsjahren die Werte auf allen Blöcken gleich. Bei der Herkunft Beius-B. /RO gilt entsprechendes nur für die effektive Quantenausbeute im Jahr 2007. Bei allen anderen Herkünften sind Werte von mindestens einem der drei Blöcke besonders hoch oder niedrig. Inwieweit diese Unterschiede durch kleinräumig variierende Bodenverhältnisse oder Klimabedingungen verursacht werden, soll später diskutiert werden.

**Tabelle 9**

Prüfung der Mittelwertsunterschiede zwischen den Blöcken: lichtgesättigte ETR-Raten in μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> und der effektive Quantenausbeute (Yield) der Herkünfte über den gesamten Untersuchungszeitraum. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede (t ≤ 0,05) zwischen den Werten auf den verschiedenen Blöcken einer Herkunft.

	Oderhaus /DE	Anguiano /ES	Gransee /DE	Neuberg-M. /AT	Beius-B. /RO	Kladská /CZ
ETR/Block 1	104,0 <sup>a</sup>	106,3 <sup>a</sup>	89,9 <sup>c</sup>	84,2 <sup>b</sup>	87,3 <sup>a</sup>	84,6 <sup>a</sup>
ETR/Block 2	108,8 <sup>a</sup>	98,6 <sup>a</sup>	97,6 <sup>b</sup>	101,7 <sup>a</sup>	88,3 <sup>a</sup>	78,2 <sup>b</sup>
ETR/Block 3			107,6 <sup>a</sup>	88,7 <sup>b</sup>	84,1 <sup>a</sup>	66,4 <sup>c</sup>
Yield/Block 1	0,232 <sup>a</sup>	0,188 <sup>a</sup>	0,179 <sup>b</sup>	0,152 <sup>b</sup>	0,161 <sup>b</sup>	0,162 <sup>a</sup>
Yield/Block 2	0,204 <sup>a</sup>	0,179 <sup>a</sup>	0,171 <sup>b</sup>	0,213 <sup>a</sup>	0,191 <sup>a</sup>	0,151 <sup>ab</sup>
Yield/Block 3			0,218 <sup>a</sup>	0,172 <sup>b</sup>	0,159 <sup>b</sup>	0,128 <sup>b</sup>

Auch bei Mittelung der Messwerte aus beiden Versuchsjahren bestätigen sich die beschriebenen Ergebnisse weitgehend (Tabelle 9). Die mittlere ETR auf den Blöcken sind nur bei den Herkünften Beius-B. /RO, Anguiano /ES und Oderhaus /DE nicht unterschieden. Für die Herkünfte Gransee /DE und Kladská /CZ lassen sich die Werte aller drei Blöcke voneinander abgrenzen, bei der Herkunft Neuberg-M. /AT sind die ETR-Werte auf Block 1 signifikant höher als auf den anderen beiden Blöcken.

Bei den effektiven Quantenausbeuten sind wieder nur die Werte der jeweils zwei Blöcke der Herkünfte Anguiano /ES und Oderhaus /DE einheitlich. Bei allen anderen (auch der Herkunft Beius-B. /RO) weicht jeweils ein Block signifikant ab.

Zwischen den ETR-Werten und effektiven Quantenausbeuten aus den beiden Untersuchungsjahren, gemittelt über die Blöcke, bestehen nur in Ausnahmefällen signifikante Unterschiede (Tabelle 10). Die Herkunft Kladská /CZ hat 2007 gegenüber 2006 erhöhte Werte. Entsprechendes gilt für die effektive Quantenausbeute der Herkunft Neuberg-M. /AT. Bei der Herkunft Beius-B. /RO sind dagegen die ETR-Werte 2006 besonders hoch.

**Mittelwerte über die Blöcke und Versuchsjahre**

Die Werte auf den verschiedenen Blöcken einer Herkunft variierten in vielen Fällen signifikant. Dementsprechend gering sind die Unterschiede der mittleren ETR-Werte und der effektiven Quantenausbeute zwischen den verschiedenen Herkünften (Abbildung 3). Die höchsten Werte wurden in beiden Untersuchungsjahren an den Bäumen der Herkünfte Oder-

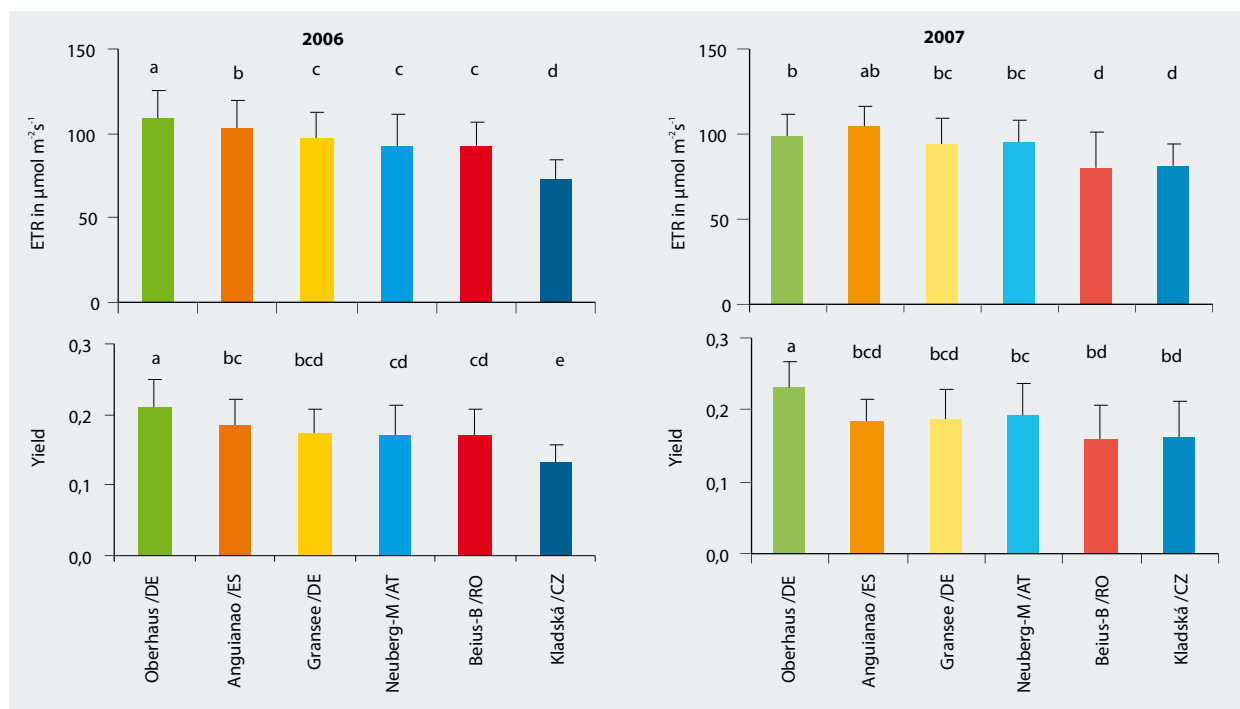
haus /DE und Anguiano /ES gemessen. 2006 liegen ETR und effektive Quantenausbeute der Herkünfte Beius-B. /RO, Gransee /DE und Neuberg-M. /AT annähernd gleichauf im mittleren Bereich. Besonders niedrige Raten haben die Bäume der Herkunft Kladská /CZ. 2007 sind die Herkünfte Beius-B. /RO und Kladská /CZ durch sehr niedrige Werte gekennzeichnet.

**Tabelle 10**

Prüfung der Mittelwertsunterschiede der lichtgesättigten ETR-Rate in  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  und der effektiven Quantenausbeute (Yield) zwischen den Jahren 2006 und 2007 über alle Blöcke. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede der beiden Jahre ( $t \leq 0,05$ ) zwischen den Werten für eine Herkunft.

	Oderhaus /DE	Anguiano /ES	Gransee /DE	Neuberg-M. /AT	Beius-B. /RO	Kladská /CZ
ETR/ 2006	109,3 <sup>a</sup>	102,8 <sup>a</sup>	98,9 <sup>a</sup>	89,6 <sup>a</sup>	92,9 <sup>a</sup>	73,7 <sup>b</sup>
ETR/ 2007	103,4 <sup>a</sup>	102,1 <sup>a</sup>	97,5 <sup>a</sup>	93,5 <sup>a</sup>	80,2 <sup>b</sup>	79,1 <sup>a</sup>
Yield/ 2006	0,209 <sup>a</sup>	0,185 <sup>a</sup>	0,182 <sup>a</sup>	0,165 <sup>b</sup>	0,177 <sup>a</sup>	0,132 <sup>b</sup>
Yield/ 2007	0,226 <sup>a</sup>	0,182 <sup>a</sup>	0,196 <sup>a</sup>	0,194 <sup>a</sup>	0,164 <sup>a</sup>	0,161 <sup>a</sup>

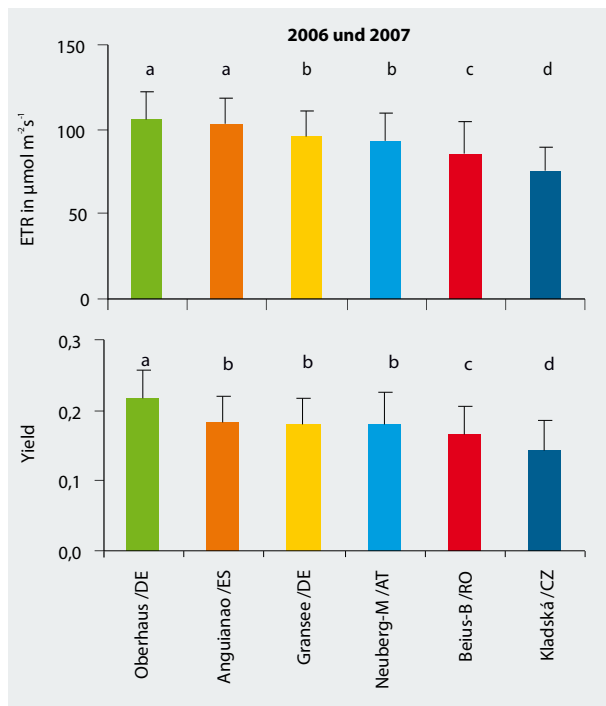
Noch deutlicher wird diese Abstufung bei Mittelung der Werte über beide Versuchsjahre (Abbildung 4). Signifikant am höchsten sind die ETR-Raten der Herkünfte Oderhaus /DE



**Abbildung 3**

Mittlere ETR- und effektive Quantenausbeute (Yield) in den Jahren 2006 (links) und 2007 (rechts). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ( $t \leq 0,05$ ) zwischen den Werten der verschiedenen Herkünfte. Die Streuungsbalken geben die Standardabweichung wieder.

und Anguiano /ES, Entsprechendes gilt für die effektive Quantenausbeute der Herkunft Anguiano /ES. Im mittleren Bereich liegen die Herkünfte Gransee /DE und Neuberg-M./AT. Von diesen signifikant abgesetzt ist die Herkunft Beius-B. /RO, noch eine Stufe niedriger die Werte der Herkunft Kladská /CZ.



**Abbildung 4**

ETR- und effektive Quantenausbeute (Yield), gemittelt über die Blöcke und die Untersuchungsjahre 2006 und 2007. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ( $t \leq 0,05$ ) zwischen den Werten der verschiedenen Herkünfte. Die Streuungsbalken geben die Standardabweichung wieder.

### Transpiration und Leitfähigkeit, Vergleich der mittleren Werte auf den Blöcken

Um auch bei diesen Parametern den Lichteinfluss zu minimieren, wurden wiederum nur Werte in die Berechnung der Mittelwerte einbezogen, die bei Lichtwerten über  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  gemessen wurden. Die Größenordnung der Transpirations- und Leitfähigkeitswerte entsprach nach dieser Stratifizierung der Werte denen in anderen Studien (Aranda et al., 2005; Buschmann et al., 1999; Peuke et al., 2002; Tognetti et al., 1998) Wiederum wird zunächst geprüft, inwieweit zwischen der mittleren Transpiration bzw. der mittleren Blattleitfähigkeit für Wasserdampf der Bäume einer Herkunft auf den verschiedenen Blöcken Unterschiede bestehen.

Die mittleren Transpirationsraten auf den Blöcken weichen nur vereinzelt voneinander ab, nur bei den Herkünften Oderhaus /DE ist Block 2 und Gransee /DE Block 3 durch einen signifikant erhöhten Wert gekennzeichnet. Die größten Unter-

schiede treten bei der Herkunft Neuberg-M. /AT auf (Tabelle 11), dabei ist der Wert für Block 3 signifikant niedriger als die Werte der anderen beiden Blöcke.

Im Vergleich zu den Transpirations-Werten gibt es bei der Blattleitfähigkeit erheblich größere Unterschiede bei den Werten für die verschiedenen Blöcke einer Herkunft (Tabelle 12). Nur die Herkünfte Oderhaus /DE und Anguiano /ES unterscheiden sich nicht in den mittleren L.C.-Werten der Blöcke. Bei allen anderen Herkünften weichen die Werte z. T. erheblich voneinander ab.

**Tabelle 11**

Prüfung der Mittelwertsunterschiede der lichtgesättigten Transpirationsraten ( $E$  in  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) zwischen den verschiedenen Blöcken über den gesamten Untersuchungszeitraum. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede einer Herkunft ( $t \leq 0,05$ ) zwischen den Werten verschiedener Blöcke.

	Oderhaus /DE	Anguiano /ES	Gransee /DE	Beius-B. /RO	Neuberg-M. /AT	Kladská /CZ
Block 1	4,59 <sup>b</sup>	6,045 <sup>a</sup>	4,49 <sup>b</sup>	4,06 <sup>a</sup>	4,94 <sup>a</sup>	3,48 <sup>a</sup>
Block 2	6,31 <sup>a</sup>	5,696 <sup>a</sup>	4,54 <sup>b</sup>	4,05 <sup>a</sup>	6,32 <sup>a</sup>	3,81 <sup>a</sup>
Block 3			5,81 <sup>a</sup>	4,14 <sup>a</sup>	3,16 <sup>b</sup>	3,20 <sup>a</sup>

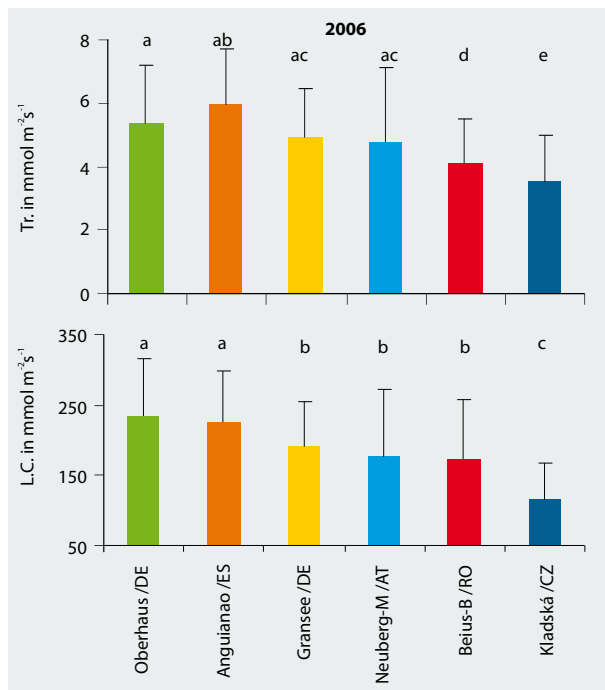
**Tabelle 12**

Prüfung der Mittelwertsunterschiede der Blattleitfähigkeit (L.C. in  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) zwischen den verschiedenen Blöcken einer Herkunft über den gesamten Untersuchungszeitraum. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ( $t \leq 0,05$ ) zwischen den Werten der einzelner Blöcke.

	Oderhaus /DE	Anguiano /ES	Gransee /DE	Beius-B. /RO	Neuberg-M. /AT	Kladská /CZ
Block 1	243,8 <sup>a</sup>	230,8 <sup>a</sup>	151,0 <sup>c</sup>	255,3 <sup>a</sup>	211,5 <sup>a</sup>	94,67 <sup>b</sup>
Block 2	226,2 <sup>a</sup>	210,2 <sup>a</sup>	223,5 <sup>a</sup>	115,8 <sup>c</sup>	211,3 <sup>a</sup>	142,0 <sup>a</sup>
Block 3			192,2 <sup>b</sup>	139,3 <sup>b</sup>	109,9 <sup>b</sup>	109,1 <sup>b</sup>

Bei Betrachtung der über die Blöcke gemittelten Transpiration und Leitfähigkeit ergibt sich eine ähnliche Abstufung wie bei der ETR und der effektiven Quantenausbeute. Vor allem bei der Leitfähigkeit fallen wiederum die südosteuropäischen Herkünfte – insbesondere die Herkunft Kladská /CZ – durch besonders niedrige Werte auf (Abbildung 5). Signifikant hohe Transpirations- und L.C.-Werte ergeben sich für die Herkünfte Oderhaus /DE und Anguiano /ES. Auch anhand von L.C. bilden die Herkünfte Gransee /DE, Neuberg-M. /AT und Beius-B. /RO eine Gruppe, die von den anderen Herkünften signifikant abgesetzt ist.



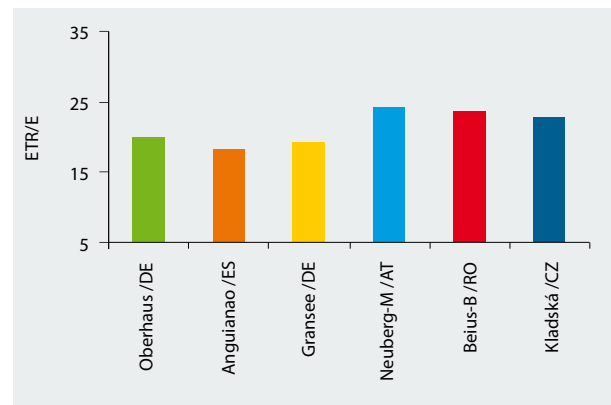
**Abbildung 5**

Transpiration (oben) und Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (unten) der untersuchten Buchenherkünfte. Mittelwerte über zehn (Oberhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. fünfzehn Bäume (Rest) pro Herkunft gemessen in dem Jahr 2006. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ( $t \leq 0,05$ ) zwischen den Werten der verschiedenen Herkünfte. Die Streuungsbalken geben die Standardabweichung wieder.

Anhand der Transpiration sind die Herkünfte Oberhaus /DE und Anguiano /ES weniger deutlich von der Gruppe mit mittleren Werten unterschieden, die hier nur aus den Herkünften Gransee /DE und Neuberg-M. /AT besteht. Die Herkunft Beius-B. /RO hat signifikant niedrigere Werte, von dieser nochmals abgegrenzt ist wieder die Herkunft Kladska

### Wassernutzungskoeffizient

Als Maß für die Effektivität der Photosynthese wurde in Anlehnung an den Wasserausnutzungskoeffizienten (WUE, s. Larcher, 1994) der Quotient aus ETR und E ( $ETR/E$ ) berechnet (Abbildung 6). Auch wenn die hohe Streuung der Mittelwerte eine statistische Sicherung der Mittelwertsunterschiede nicht zulässt, scheinen sich anhand dieses Quotienten die Herkünfte in eine mittel- bis westeuropäische (Oberhaus /DE, Anguiano /ES, Gransee /DE) und eine südosteuropäische (Neuberg-M. /AT, Beius-B. /RO, Kladska /CZ) Gruppe aufzugliedern.

**Abbildung 6**

Mittlere Wasserausnutzungseffizienz der Photosynthese als Quotient aus ETR und Transpiration (E),  $N = 10$  (Oberhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. fünfzehn Bäume (Rest) pro Herkunft gemessen in dem Jahr 2006. Die Streuungsbalken geben die Standardabweichung wieder.

### Auswirkungen des Mikroklimas auf Photosynthese und Transpiration

Der Mittelwertsvergleich der untersuchten Parameter zeigt, dass nicht nur zwischen verschiedenen Herkünften sondern auch innerhalb einer Herkunft zwischen den Blöcken bzw. zwischen den Untersuchungsjahren signifikante Unterschiede bestehen. Im Folgenden soll getestet werden, inwieweit unterschiedliche klimatische Bedingungen bei den Messungen für diese Variabilität ursächlich sind.

Zunächst wird die Beziehung zwischen ETR und L.C. im Jahr 2006 getestet. Aus Abbildung 7 wird deutlich, dass bei nahezu allen Herkünften eine – wenn auch lose – positive Beziehung zwischen den beiden Größen besteht, da die  $CO_2$ -Aufnahme und somit die Netto-Photosynthese von der stomatären Leitfähigkeit abhängig ist (s. Buschmann et al., 1999; Larcher, 1994). Sehr viel enger wird diese Korrelation bei Betrachtung der Gesamtmittelwerte über alle untersuchten Bäume und allen Blöcken einer Herkunft (Abbildung 8). Die Herkünfte Anguiano /ES und Oberhaus /DE fallen durch besonders hohe ETR- und L.C.-Werte auf, mit Abstand die niedrigsten Werte hat die Herkunft Kladska /CZ. Mit einem Bestimmtheitsmaß von  $R^2 = 0,96$  ist diese Beziehung hoch signifikant (Sachs, 1999). Offenbar führt die Mittelung der Werte zu einem herkunftsspezifischen Wert, der die individuelle Streuung der verschiedenen Bäume zumindest zum Teil ausgleicht.

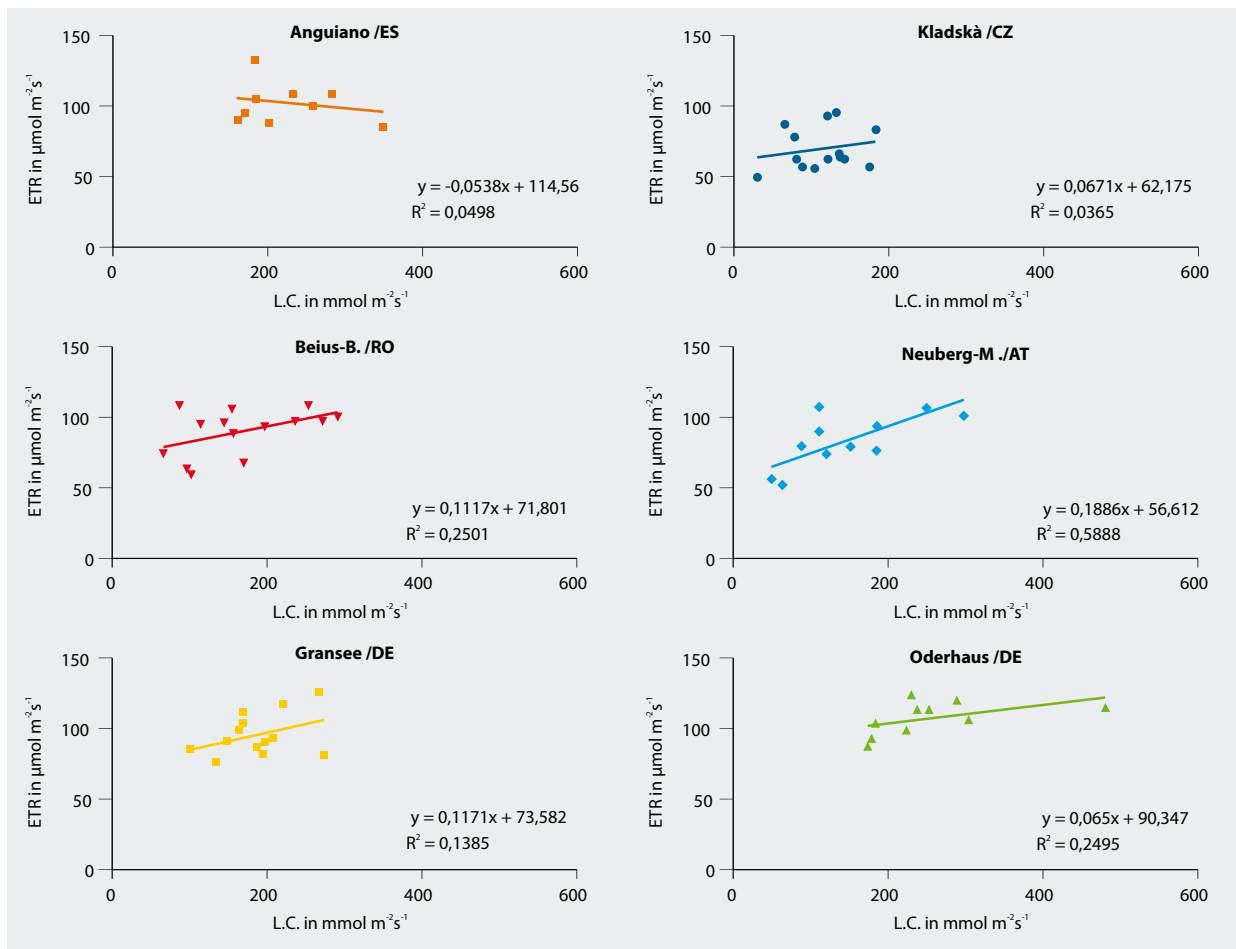


Abbildung 7

Beziehung zwischen der mittleren Elektronentransportrate und der mittleren Leitfähigkeit der Blätter für Wasserdampf der Bäume auf den verschiedenen Blöcken der untersuchten Buchenherkünfte im Jahr 2006.

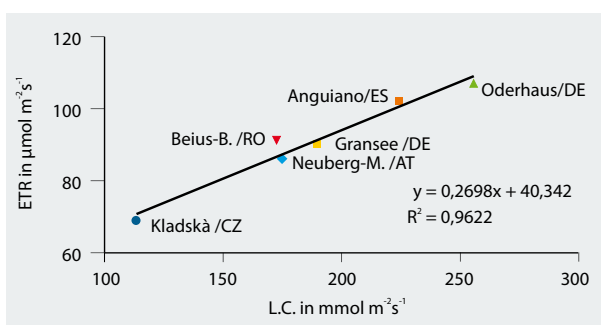


Abbildung 8

Beziehung zwischen der Elektronentransportrate und der Leitfähigkeit der Blätter für Wasserdampf der untersuchten Buchenherkünfte im Jahr 2006. Mittelwerte über zwei (Oderhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. drei Blöcke mit jeweils bis zu fünf Bäumen.

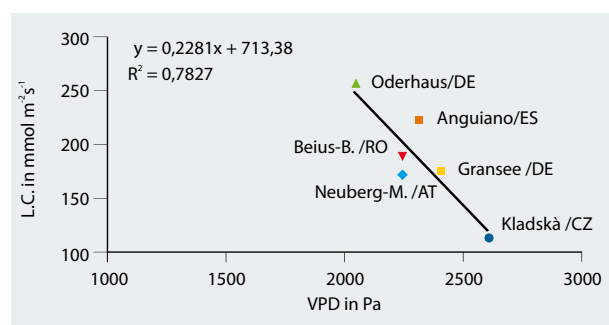


Abbildung 9

Beziehung zwischen der Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (L.C.) und dem Sättigungsdefizit der Luft (VPD) im Jahr 2006. Mittelwerte über zwei (Oderhaus /DE, Anguiano /ES) bzw. drei Blöcke mit jeweils bis zu fünf Bäumen.

Nach Geßler et al. (2007) besteht ein enger Zusammenhang zwischen L.C. und VPD, selbst wenn die Verfügbarkeit von Bodenwasser hoch ist (s. a. Schulze und Hall, 1982; Granier et al., 2000). Dementsprechend besteht 2006 auch eine sehr enge negative Beziehungen ( $R^2 = 0,78$ ) zwischen der über die

Blöcke gemittelten Blattleitfähigkeit für Wasserdampf und dem mittleren Sättigungsdefizit der Luft während der Messungen (Abbildung 9). Mit zunehmendem mittleren Sättigungsdefizit sinkt die mittlere Leitfähigkeit ab, so beträgt die der Herkunft Oderhaus /DE bei ca. 2000 Pa etwa

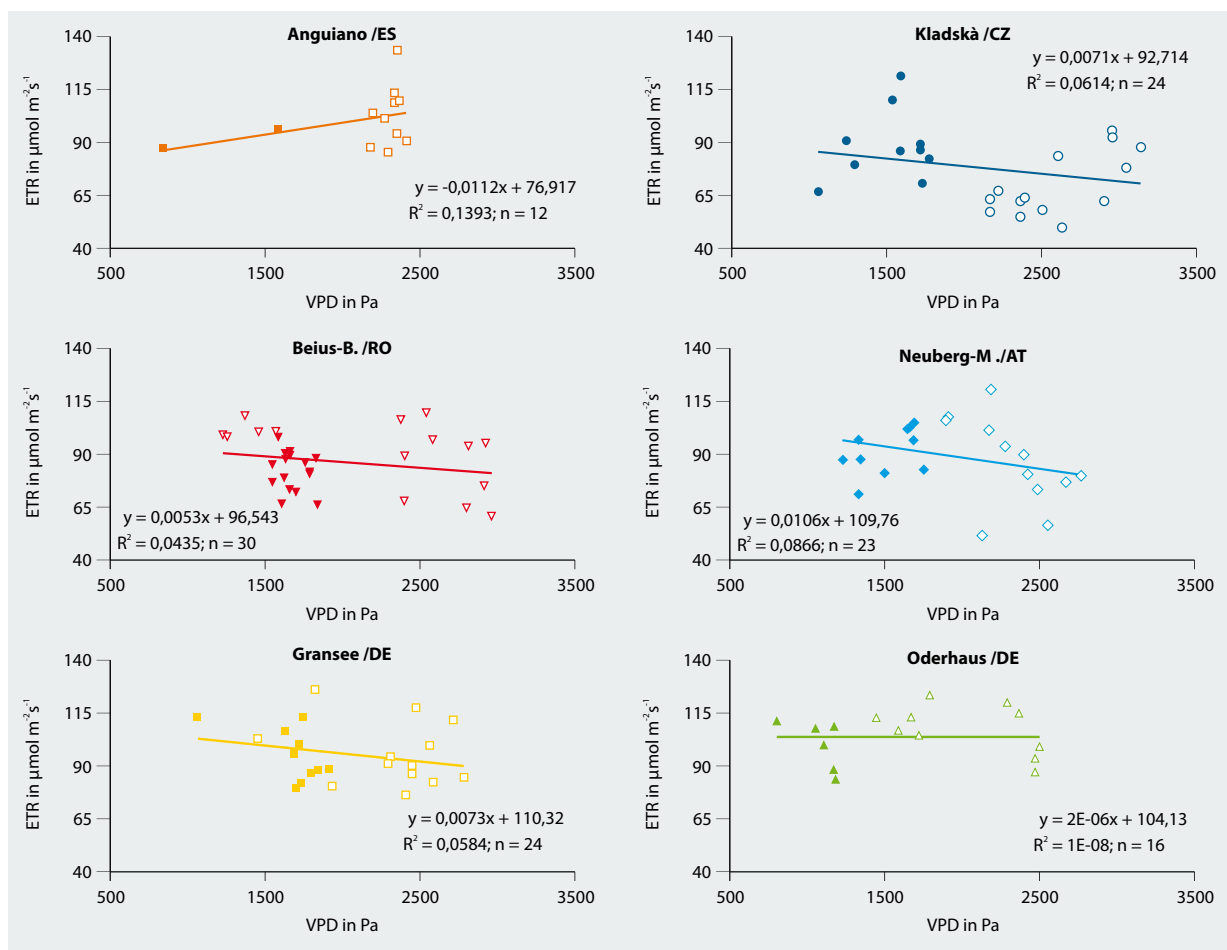


Abbildung 10

Beziehung zwischen der mittleren Elektronentransportrate der Blätter (ETR) der Bäume und dem Sättigungsdefizit der Luft (VPD) in den Jahren 2006 (weiß mit farbigem Rand) und 2007 (vollfarbig). Im Jahr 2007 konnten auf einigen Blöcken aus Lichtmangel infolge des geschlossenen Kronendaches keine Einzelbäume gemessen werden, so dass teilweise Mittelwerte über mehrere Bäume oder sogar über die gesamten Blöcke angegeben sind. n = Zahl der Mittelwerte

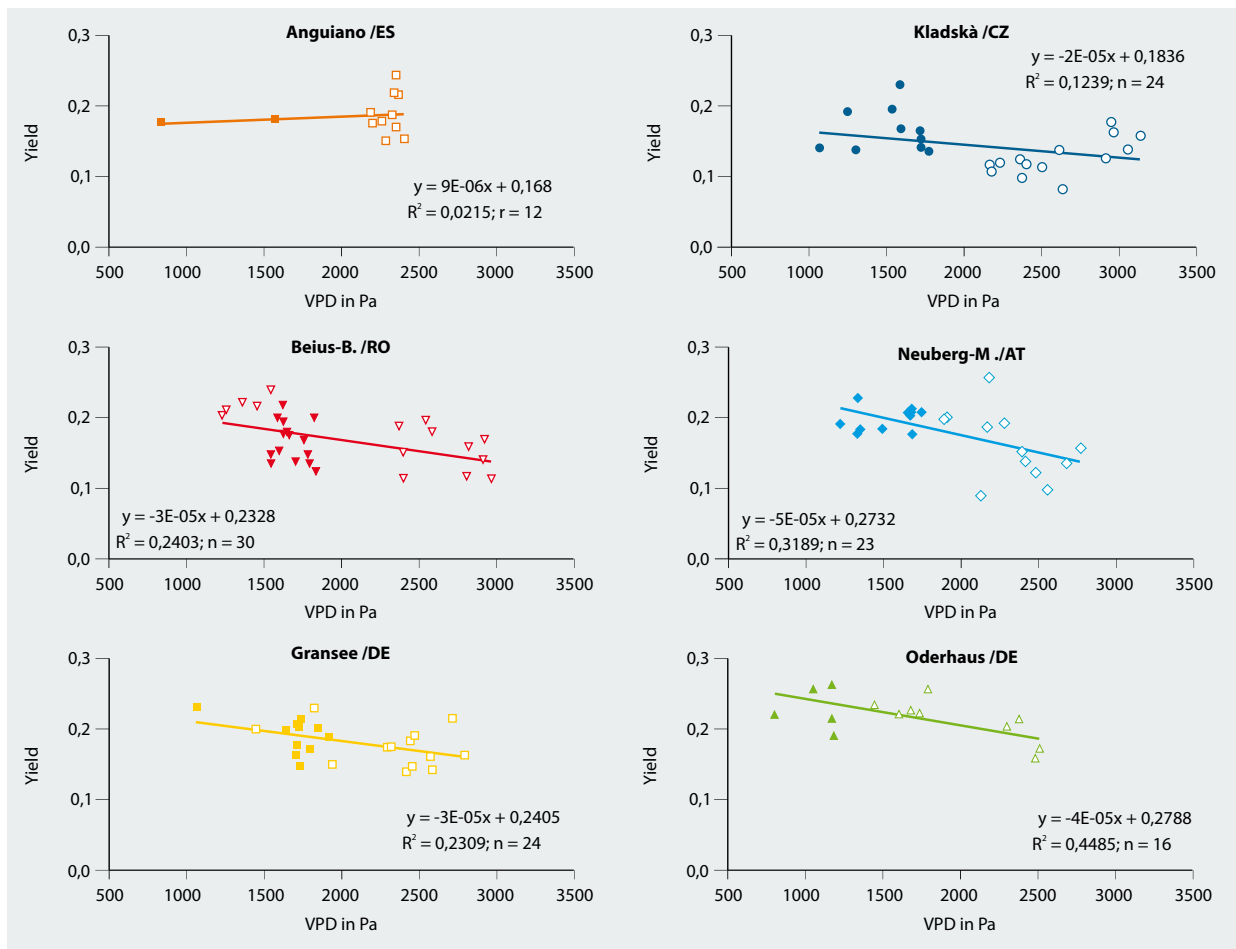
250  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , die der Herkunft Kladska /CZ bei 2600 Pa nur etwas über 100  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Auch Robson et al. (2008) zeigen an jungen Buchen eine Reaktion der Stomataweite (und der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme) auf hohe VPD-Werte gepaart mit Bodentrockenheit.

Da eine über die Luftfeuchte gesteuerte Stomataverengung (s. a. Rennenberg et al., 2006) in der Regel zu einer Verringerung der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme führt, sollte sich dies auch in den Beziehungen zwischen den Pn-Parametern ETR bzw. Yield und dem Sättigungsdefizit der Luft auswirken (Abbildung 10 und 11). Tatsächlich zeigt sich dieser Einfluss am ehesten bei der relativen Quantenausbeute des PSII (Yield, Abbildung 11), bei der im Gegensatz zur ETR ein trotz der Stratifizierung der Messwerte noch möglicher Einfluss unterschiedlicher Strahlung weitgehend ausgeschaltet ist.

Die Abbildungen 10 und 11 lassen erkennen, dass die Messungen innerhalb eines breiten Bereichs der Luftfeuchte erfolgten. Dies gilt nicht nur für Unterschiede zwischen den Versuchsjahren sondern auch für Unterschiede zwischen Blöcken innerhalb eines Jahres. Bei den Herkünften Oderhaus /DE, Gransee /DE, Neuberg-M. /AT und Beius-B. /RO tre-

ten z. B. 2006 signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten der Blöcke auf (Tabelle 9). Bei diesen Herkünften lässt die Verteilung der Messpunkte in den Diagrammen (Abbildung 10 und 11) erkennen, dass bei sehr wechselhafter Luftfeuchte – entweder verursacht durch den Tagesgang der Feuchte oder durch unterschiedliche Messtage – gemessen wurde.

Insgesamt wird aus Abbildung 10 und Abbildung 11 deutlich, dass VPD bei den Messungen im Jahr 2006 erheblich niedriger war als 2007. Während 2007 die VPD-Werte 2000 Pa i.d.R. nicht übertrafen, stiegen 2006 die Werte bis über 3000 Pa an. Bei den meisten Herkünften (mit Ausnahme der Herkunft Anguiano /ES) sanken bei VPD-Werten über 2000 Pa die Yield-Werte. Bei den Herkünften Neuberg-M. /AT und Kladska /CZ lagen die VPD-Werte 2007 stets unter 2000 Pa, 2006 dagegen stets über diesem Wert. Hier unterscheiden sich die mittleren Yield-Werte der beiden Jahre signifikant. Bei den Herkünften Oderhaus /DE, Gransee /DE und Beius-B. /RO, bei denen mittlere Yield-Werte zumindest auf einzelnen Blöcken unter 2000 Pa auftraten, nivellieren sich die Jahresmittel und Unterschiede zwischen den Jahren



**Abbildung 11**

Beziehung zwischen der mittleren Quantenausbeute der Blätter (Yield) der Bäume, und dem Sättigungsdefizit der Luft (VPD) in den Jahren 2006 (weiß mit farbigem Rand) und 2007 (vollfarbig). Im Jahr 2007 konnten auf einigen Blöcken aus Lichtmangel keine Einzelbäume gemessen werden, sodass teilweise Mittelwerte über mehrere Bäume oder sogar über den gesamten Block angegeben sind.  $n$  = Zahl der Mittelwerte

treten nicht auf (Tabelle 10). Die Herkunft Anguiano /ES stellt noch einen Sonderfall dar, hier sinken auch bei VPD-Werten bis zu 2500 Pa die Yield-Werte nicht ab (Abbildung 11).

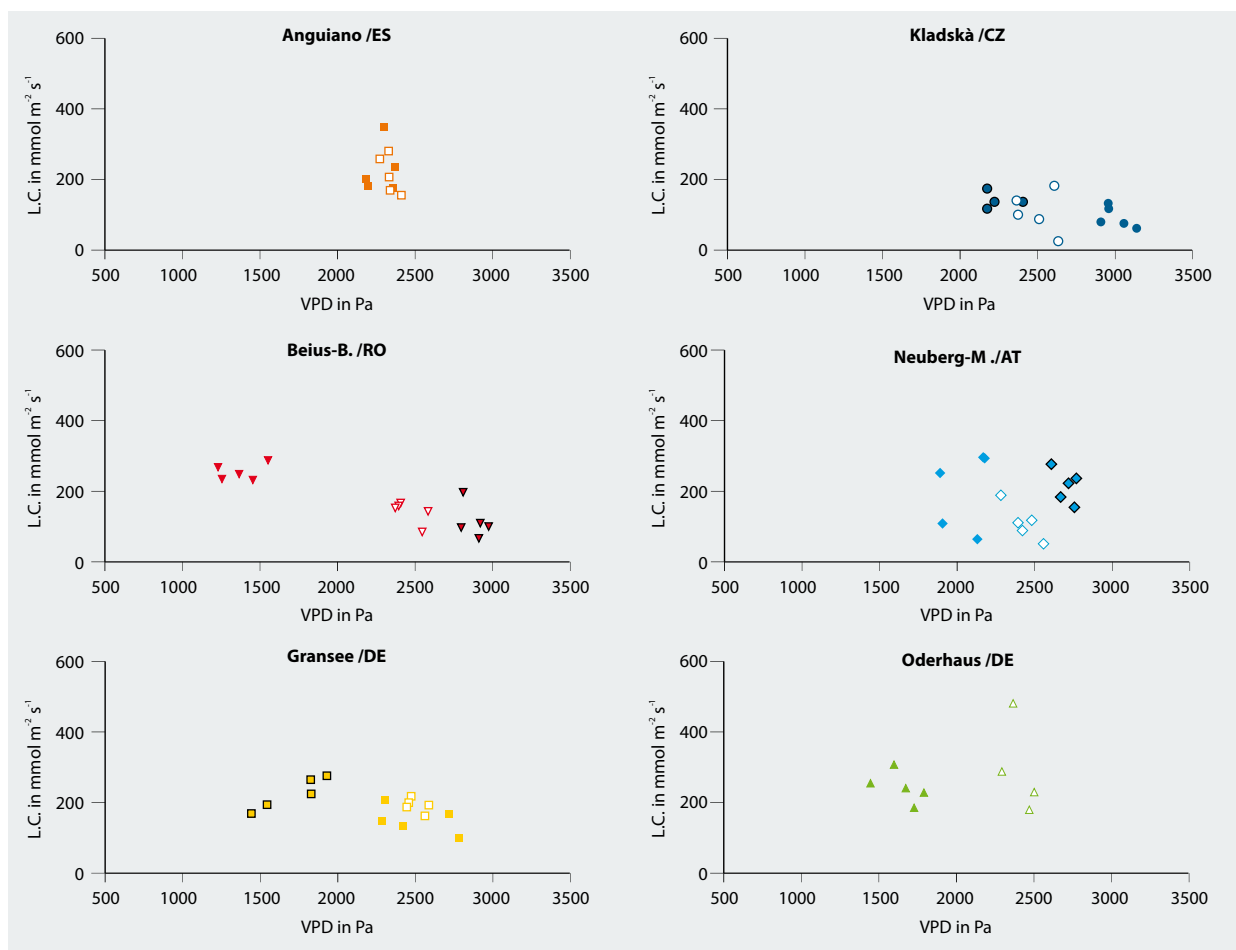
Der Wertebereich und die Verteilung der VPD-Werte sind, wenn man die Jahre 2006 und 2007 zusammen betrachtet, für alle Herkünfte ähnlich. Entsprechendes gilt auch für die ETR- und Yield-Werte der sechs Herkünfte (Abbildung 10 und 11). So unterscheiden sich die über die zwei Jahre gemittelten Werte der Herkünfte nur in Ausnahmefällen voneinander.

Die ETR-Werte der Herkunft Anguiano /ES (Abbildung 10) steigen mit steigendem Sättigungsdefizit der Luft bis 2500 Pa eher noch an, u. U. eine Folge der parallel zu VPD ansteigenden Temperaturen. Die Yield-Werte der Herkunft Oderhaus /DE sinken dagegen bei VPD-Werten um 2500 Pa leicht ab (Abbildung 11), die ETR-Werte verharren aber im Gegensatz zu den übrigen Herkünften auf konstant hohem Niveau. Demzufolge haben die Herkünfte Anguiano /ES und Oderhaus /DE die signifikant höchsten ETR-Werte (Abbildung 4). Ein niedrigeres Ausgangsniveau der ETR-Werte bei hoher Luftfeuchte bzw. eine besonders deutliche Reaktion der Yield auf eine sinkende Luftfeuchte führt bei den Herkünften

Beius-B. /RO und Kladská /CZ zu besonders niedrigen Mittelwerten über beide Untersuchungs Jahre. Auch die gesicherten Mittelwertsunterschiede zwischen den Jahren 2006 und 2007 für die Yield der Herkünfte Neuberg-M. /AT und Kladská /CZ (Tabelle 10) lassen sich über starke Luftfeuchteunterschiede in den beiden Jahren erklären.

Die Beziehung zwischen den Mittelwerten der Einzelbäume von L.C. und dem dazugehörigen VPD im Jahr 2006 (Abbildung 12) bestätigt die oben besprochenen Befunde. Auch die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf der Herkünfte Oderhaus /DE und Anguiano /ES erweist sich als besonders unempfindlich gegenüber einer steigenden Lufttrockenheit, während die L.C.-Werte der Herkunft Kladská /CZ und Beius-B. /RO mit steigendem Sättigungsdefizit der Luft deutlich abnehmen.

Die Stomataverengung infolge abnehmender Luftfeuchte führt dazu, dass die Herkünfte Kladská /CZ und Beius-B. /RO – sowie nicht ganz so deutlich – Neuberg-M. /AT im Vergleich zu den Herkünften Oderhaus /DE und Anguiano /ES niedrige Transpirationsraten haben (Abbildung 5). Auch Buschmann et al., (1999) zeigen bei verschiedenen Buchen-



**Abbildung 12**

Beziehung zwischen der Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (L.C.) und dem Sättigungsdefizit der Luft (VPD) im Jahr 2006. Mittelwerte von jeweils bis zu fünf Bäumen auf zwei (Herkünfte Anguiano /ES und Oderhaus /DE) bzw. 3 Blöcken (übrige Herkünfte). n = Zahl der Mittelwerte

herkünften eine Einschränkung von Photosynthese und Transpiration bei Trockenstress. Dabei wird zunächst die Transpiration eingeschränkt, erst mit Verzögerung der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel. Dadurch steigt der Wassernutzungskoeffizient (WUE) an.

Entsprechendes ist bei dem Quotienten aus ETR und E zu beobachten (Abbildung 6). Infolge der eingeschränkten Transpiration sind bei den südosteuropäischen Herkünften die Quotienten ETR/E deutlich höher als bei den mittel- und westeuropäischen Herkünften. D. h., dass erstere empfindlicher auf die niedrigere Luftfeuchte reagieren und mit einer Stomataverengung den Wasserverbrauch minimieren. Nach Czajkowski und Bolte (2006) sind Buchen, die aus trockenen Klimaten stammen, nach simulierter Trockenheit besser mit Wasser versorgt bzw. erreichen erst später einen kritischen Wasserstatus als Herkünfte von niederschlagsreichen Gebieten (s. a. Tognetti et al., 1995). Dementsprechend ergeben sich wesentliche Unterschiede zwischen verschiedenen Ökotypen in der Reaktion der Stomata auf Trockenstress (Buschmann et al., 1999). Insbesondere ein besonders gut an Wassermangel angepasster Ökotyp hatte bei induziertem

Wassermangel einen sehr hohen WUE, d. h. sein Wasserverbrauch war bei Wassermangel niedrig.

Je empfindlicher die Pflanzen reagieren bzw. je stärker die Stomata geschlossen werden, umso eher kann damit auch eine Reduktion des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels bzw. der Stoffproduktion verbunden sein (Kriebitzsch et al., 2008). Auch Schraml und Rennenberg (2002) beschreiben für verschiedene Ökotypen der Rot-Buche unterschiedliche Reaktionsmuster bei Wassermangel. Gegenüber Trockenheit empfindliche Herkünfte reagieren mit eingeschränktem Wachstum. Entsprechendes berichten Robson et al. (2008) von Buchenjungepflanzen in einem sub-mediterranen Buchenwald.

## Schlussfolgerungen

Roloff und Rust (2008), Schraml und Rennenberg (2002), Thiel et al. (2012b) und Tognetti et al. (1995) beschreiben für Buchenherkünfte aus ganz Europa große Unterschiede bei ihrer Trockenstresstoleranz. Photosynthese-Aktivität und Transpiration der hier untersuchten Herkünfte weisen Unterschiede



auf, die zumindest z. T. durch eine differenzierte Reaktion der Bäume auf Lufttrockenheit verursacht werden. Ähnlich wie bei Untersuchungen zur Frosthärte an 16 verschiedenen Buchenherkünften von Visnjic und Dohrenbusch (2004) kann zwischen den westeuropäischen und den südosteuropäischen Herkunftstypen unterschieden werden. Auch Czajkowski und Bolte (2006) beschreiben eine höhere Trockenheitsanpassung von zentralpolnischen Buchenherkünften am östlichen und kontinentalen Rand der Buchenwaldareale im Vergleich zu nordostdeutschen und westpolnischen Herkunftstypen. Sie beschreiben eine verzögerte Ausschöpfung der nutzbaren Wasservorräte, die den zentralpolnischen Herkunftstypen Vorteile bei sich verstärkenden Trockenphasen verschafft. Die an besonders trocken-heißes Klima angepassten südosteuropäischen Herkunftstypen reagieren offenbar besonders empfindlich auf eingeschränkte Bodenwasserversorgung und niedriger Luftfeuchte während solcher Trockenphasen und nehmen dabei offenbar auch Produktionsverluste durch Einschränkung der Stoffproduktion in Kauf (s. auch Kriebitzsch et al., 2008). Nach Manthey et al. (2007) kann die Buche zwar auf Trockenstress mit verringertem Jahrringzuwachs reagieren, diese Reaktion hält aber nur ein bis zwei Jahre an, danach kehren die Bestände wieder zu normalen Wachstumsraten zurück. Eine besonders deutliche Reaktion ist bei der Herkunft Kladska /CZ auf das Trockenjahr 2003 zu beobachten (Kriebitzsch et al., 2008). Diese Herkunft hatte bei den hier beschriebenen Untersuchungen auch in den Jahren 2006 und 2007 sehr niedrige Werte bei den Gaswechselfparametern. Nach Liesebach M (2012) setzt bei dieser Herkunft ab dem Jahr 2005 ein deutlicher Rückgang des Höhenwachstums ein. Dendroökologische Untersuchungen von Jump et al. (2006) ergeben, dass die Buche an ihrer südlichen, trockenheitsinduzierten Verbreitungsgrenze in Nordspanien gegenüber dem Zeitraum vor 1975 einen Wachstumsrückgang von bis zu 49 % aufweist. Als wahrscheinliche Ursache wird die Erhöhung der Temperaturen bei stagnierenden Niederschlägen im Betrachtungszeitraum angenommen.

Über die Stoffproduktion der verschiedenen Herkunftstypen berichten Schmitt et al. (2012) in diesem Heft. Die Dauer der Holzbildung umfasste einen Zeitraum von etwa vier Monaten mit einem Beginn bei den meisten Bäumen in der zweiten Maihälfte und einem Ende der Holzbildung um die Septembermitte. Herkunftstypspezifische Besonderheiten waren nicht zu erkennen, bestenfalls ließen die Bäume der südosteuropäischen Herkunftstypen eine Tendenz zu einem etwas späteren Einsetzen der Holzbildung sowie eine leichte Verzögerung im Verlauf erkennen.

Nach Aranda et al. (2005) ist bei Sommertrockenheit in Südeuropa die stomatare Leitfähigkeit für Wasserdampf bei Buchen im Vergleich zu Eichen (*Quercus petraea*) infolge einer niedrigeren hydraulischen Leitfähigkeit des Stammes besonders stark eingeschränkt. Dies kann auch dadurch verursacht sein, dass Buchenpopulationen nach Leuschner und Hertel (2003) sowie Meier und Leuschner (2007) auf zunehmenden Trockenstress mit einer abnehmenden Feinwurzelmasse reagieren. Nach Schroeder (1998) begrenzt die Empfindlichkeit der Rot-Buche gegenüber längerer Trockenperioden ihr Areal nach Süden und Südosten.

An trocken-heißen Tagen mit Temperaturen von über 30 °C kann bereits im Tagesgang ein steigendes VPD zu einer Reduktion der Stomataweite führen, so dass Messungen auf unterschiedlichen Blöcken einer Herkunft an ein und demselben Tag und erst recht an verschiedenen Tagen (u. U. auch in verschiedenen Jahren) zu signifikanten Unterschieden der Messwerte an verschiedenen Kollektiven einer Herkunft führen können. Daher sollte bei vergleichenden Untersuchungen verschiedener Herkunftstypen besonders auf vergleichbare Klima- und Bodenbedingungen geachtet werden (Weih, 2009).

Inwieweit die Bodenverhältnisse der Untersuchungsfläche Schädtebekämpfung vergleichbar sind, zeigen die bodenchemischen und -physikalischen Untersuchungen von Müller (2012). Demnach stellt die Nährstoffversorgung der untersuchten Herkunftstypen keinen wachstumsmindernden Faktor dar. Die nutzbare Feldkapazität bis 1 m Bodentiefe kann in Trockenphasen während der Vegetationsperiode auch innerhalb einer Herkunftstypen sich zwischen den Blöcken differenzierend auswirkenden Einfluss auf den Gesamtwasserhaushalt der Bestände haben. Problematischer als die Differenzierungen in der Bodenwasserspeicherkapazität sind zudem über die Gesamtfläche unterschiedliche wechselfeuchte Bodenwasserverhältnisse, die in starkem Maße die Prozesse von Nährstoff- und Wasseraufnahme beeinflussen (Müller, 2012).

Messungen bei nicht einheitlichen Klima- oder Bodenbedingungen überlagern die Beurteilung, inwieweit die Variabilität der Messergebnisse durch standörtliche Ursachen oder durch genetische Unterschiede zwischen den Herkunftstypen (gesicherte Unterschiede zwischen den Mittelwerten der verschiedenen Herkunftstypen) oder auch innerhalb der Herkunftstypen (gesicherte Unterschiede zwischen den Blöcken ein und derselben Herkunftstypen) bedingt ist. Die Ergebnisse von Liesebach H (2012) zeigen zudem, dass innerhalb der Herkunftstypen Subpopulationen mit jeweils engeren Verwandtschaftsgraden bestehen. Auch hieraus könnte sich die Variabilität der durchgeführten physiologischen Messungen innerhalb der einzelnen Herkunftstypen erklären.

Nach Mátyás et al. (2010) kann mit Herkunftstypversuchen die physiologische Anpassungsfähigkeit bzw. das Potential der phänotypischen Plastizität einer Herkunftstypen gut abgeschätzt werden. Hohe Überlebensraten und gutes Wachstum einer Herkunftstypen in einem Feldversuch können dabei mit der hohen genetischen Variation dieser Herkunftstypen einhergehen, können aber auch als Indiz für eine hohe physiologische Anpassungsfähigkeit gewertet werden. Liesebach M (2012) beschreibt für die Herkunftstypen Oderhaus /DE ab dem Alter zwölf Jahre die höchsten Überlebensraten von den untersuchten sechs Herkunftstypen. Diese Herkunftstypen zeichnet sich bei den öko-physiologischen Untersuchungen durch hohe Werte bei den Photosynthese- und Transpirationsparametern aus und ist im Vergleich mit den anderen Herkunftstypen auch mit zunehmendem Alter durch ein starkes Höhenwachstum gekennzeichnet (Liesebach M, 2012).

Nach Liesebach H (2012) bilden von den fünf untersuchten Herkunftstypen, die von einem oder mehreren südosteuropäischen Refugien abstammen, die Herkunftstypen Neuberg-M. / AT, Kladska /CZ und Oderhaus /DE eine Gruppe mit größerer

genetischer Ähnlichkeit und die beiden Herkünfte Beius-B. / RO und Gransee /DE eine andere Gruppe. Deutlich von diesen abgesetzt ist die spanische Herkunft, die aus einem anderen eiszeitlichen Refugium stammt. Diese Herkunft setzt sich auch bei unseren Untersuchungen zusammen mit der Herkunft Oderhaus /DE relativ deutlich von den anderen ab. Für die Herkunft Anguiano /ES sind nach Liesebach M (2012) in den ersten zehn Jahren hohe Ausfälle an Bäumen auffällig. Danach bleibt die Stammzahl relativ konstant. Hier scheint sich die genetische Variabilität der Absaaten bemerkbar zu machen, indem nur die physiologisch gut an das herrschende Klima angepassten Bäume überlebt haben.

Bäume können nach Aiken et al. (2008) auf Änderungen in ihrer Umwelt mit Hilfe genetischer Anpassungsprozesse innerhalb weniger Generationen reagieren. Alle Klimaprognosen ergeben aber drastische Veränderungen innerhalb einer Baumgeneration (IPCC, 2007), die auf lokaler Ebene hinsichtlich auch nur der Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse kaum vorhersehbar sind. Nach Kätzel (2008) deuten die wenigen unter Freilandbedingungen durchgeführten Untersuchungen zur physiologischen Anpassungsfähigkeit unserer Hauptbaumarten auf eine relativ hohe Variabilität der Anpassungsreaktionen hin, die u. a. in einer hohen genetischen Vielfalt auf Populationsebene begründet ist. Auch Jump und Penuelas (2005) unterstreichen die Bedeutung der phänotypischen Plastizität als eine schnelle Antwort auf die Klimavariabilität. So haben nach Konnerth et al. (2000) und Combs et al. (2001) auch Buchen aus weniger trockenheitsgefährdeten Regionen auf Grund der hohen genetischen Variabilität der Populationen bei Naturverjüngung das Potential zur selektiven Anpassung an erhöhten Trockenstress.

Allerdings bestehen in der Angepasstheit zum Teil große Unterschiede zwischen den Populationen am „leading edge“ und „rear edge“ ihres Verbreitungsgebietes (Hampe und Petit, 2005). Für die zentralen Populationen in Mitteleuropa ist dagegen mit einer hohen Variabilität sowohl auf der genetischen als auch der physiologischen Ebene zu rechnen (Bolte et al., 2007; Kramer et al., 2010). Nach Czajkowski und Bolte (2006) bestehen zwar zwischen zentralpolnischen Herkünften und solchen aus Nordostdeutschland und Westpolen Unterschiede in der Trockenheitsanpassung, das Auftreten weniger trockenstressempfindlicher Buchenindividuen bei allen Herkünften zeigt aber auch ihre hohe Variabilität. Gerade die hohe genetische Variabilität und die Angepasstheit auf der Populationsebene ist für die Buche entscheidend, um auf die Klimavariabilität zu reagieren (Kramer et al., 2010; Thiel et al., 2012a). Dabei ist die Zentralpopulation der Buche in ihrer Gesamtheit zu betrachten. Diese hohe Angepasstheit auf Populationsebene zeigt sich auch bei den hier durchgeführten ökophysiologischen Untersuchungen. Signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Populationen sind anhand der Messgrößen nur gelegentlich festzustellen und betreffen dann in der Regel nur die Extremwerte.

Somit ist die Verwendung von vermeintlich besser an künftige Klimate angepassten Herkünften kritisch zu sehen (Kätzel, 2008; Finkeldey und Hattemer, 2010; Thiel et al., 2012b). So zeigen z. B. die hier vorliegenden Untersuchungen, dass Buchen aus einem niederschlagsreichen Gebiet wie dem

Harz auch sehr wohl mit starker Trockenheit wie im Juni/Juli 2006 zurechtkommen. In diesem Zusammenhang sind auch die wechselvolle Landnutzungsgeschichte und die dadurch bedingte Verbreitung der Bäume durch den Menschen zu berücksichtigen, die sich in Mitteleuropa auf die genetische Variabilität der Populationen auswirken (Ellenberg, 1996). Weiterhin sind zur Bewertung der Anpassungsfähigkeit und Anbaueignung von Buchenherkünften eine Vielzahl von Ursache-Wirkungs-Mustern zu berücksichtigen und nicht nur ein- oder zweidimensionale Kausalketten. So zeigen südöstliche Herkünfte aus Bulgarien zwar eine relativ bessere Anpassung an die Trockenheit im Vergleich zu süddeutschen Herkünften, aber dies ist zudem mit einem niedrigeren Wachstumspotenzial und Ertrag auch bei besserer Wasserverfügbarkeit verbunden (Thiel et al., 2012b). Zudem ist aus der Literatur (z. B. Bréda und Badeau, 2008) bekannt, dass starke Sommertrockenheit erst in dem (den) Folgejahr(en) wirksam wird (memory effect). Nach Czajkowski et al. (2005) wirkt sich die Trockenheit in Mitteleuropa im Sommer 2003 besonders stark auf den Zuwachs von Buchen im Jahr 2004 aus. In diesem Jahr lagen die Zuwächse der Buchen trotz feuchter Witterung deutlich unter denen des Trockenjahres 2003. Das Verständnis von Wechselwirkungen der Vielzahl von Klima- und Bodenfaktoren und den daraus sich ableitenden physiologischen Prozessen auf die verschiedenen Herkünfte und die Einbindung dieser Wechselwirkungen in die verschiedenen Skalenebenen ist ein nächster Schritt, um die Auswirkungen des Klimawandels auf die Vegetation und Ökosysteme besser zu verstehen und Prognosen über deren Entwicklung zu geben.

## Literatur

- Aitken SN, Yearman S, Holliday JA, Wang TL, Curtis-Mclane S (2008) Adaptation, migration or extirpation : climate change outcomes for tree populations. *Evol Appl* 1:95-111
- Anders S, Beck W, Lux W, Müller J, Fischer R, König A, Küppers J-G, Thoroe C, Kätzel R, Löffler S, Heydeck P, Möller K (2004) Auswirkung der Trockenheit 2003 auf Waldzustand und Waldbau. Eberswalde : Inst Forstököl Walderfassung, 109 p, Arbeitsber Inst Waldököl Walderfassung 2004/2
- Aranda I, Gil L, Pardos J (2005) Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl] in South Europe. *Plant Ecol* 179:155-167
- Bolte A (2005) Zur Zukunft der Buche in Mitteleuropa. *AFZ Wald* 20/2005:1077-1078
- Bolte A, Czajkowski T, Kompa T (2007) The north-eastern distribution range of European beech : a review. *Forestry* 80:413-429
- Bréda N, Badeau V (2008) Forest tree responses to extreme drought and some biotic events : towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geoscience* 340:651-662
- Buschmann C, Bilke S, Längle T, Lichtenthaler HK (1999) Einfluss von Trockenstress auf die Photosyntheseaktivität verschiedener Ökotypen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) [online]. Zu finden in <<http://digbib.ubka.uni-karlsruhe.de/volltexte/documents/2119>> [zitiert am 07.11.2012]
- Combs B, Gömöry D, Letouzey J, Thiébaud B, Petit R J (2001) Diverging trends between heterozygosity and allelic richness during postglacial colonization in the European Beech. *Plant Syst Evol* 157:389-397
- Czajkowski T, Bolte A (2006) Unterschiedliche Reaktion deutscher und polnischer Herkünfte der Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Trockenheit. *Allg Forst Jagdzeitg* 177:30-40

- Czajkowski T, Ahrends B, Bolte A (2009) Critical limits of soil water availability (CL-SWA) for forest trees : an approach based on plant water status. *Landbauforsch* 59(2):87-94
- Czajkowski T, Kühling M, Bolte A (2005) Einfluss der Sommertrockenheit im Jahr 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngung der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. *Allg Forst Jagdzeitg* 176:133-143
- Ellenberg H (1996) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen : in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart : Ulmer, 1095 p
- Finkeldey R, Hattermer H (2010) Genetische Variation in Wäldern : wo stehen wir? *Forstarch* 81:123-129
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta : Gen Subjects* 990(1):87-92
- Gessler A, Keitel C, Kreuzwieser J, Matyssek R, Seiler W, Rennenberg H (2007) Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21:1-11
- Granier A, Biron P, Lemoine D (2000) Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agric For Meteorol* 100:291-308
- Hampe A, Petit RJ (2005) Conserving biodiversity under climate change : the rear edge matters. *Ecol Lett* 8:461-467
- Jessel B (2008) Zukunftsaufgabe Klimawandel : der Beitrag der Landschaftsplanung. *Natur Landschaft* 83(7):311-317
- Jump AS, Penuelas J (2005) Running to stand still : adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecol Lett* 8:1010-1020
- Jump AS, Hunt JM, Penuelas J (2006) Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biol* 12:2163-2174
- IPCC (2007) Contribution of working groups I, II and III to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [online]. Zu finden in <[http://www.ipcc.ch/publications\\_and\\_data/publications\\_ipcc\\_fourth\\_assessment\\_report\\_synthesis\\_report.htm](http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_ipcc_fourth_assessment_report_synthesis_report.htm)> [zitiert am 07.11.2012]
- IPCC (2012) Summary for policymakers. In: Field CB (ed) Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation : special report of Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge : Cambridge Univ Pr, pp 1-19
- Kätzel R (2008) Klimawandel : zur genetischen und physiologischen Anpassungsfähigkeit der Waldbaumarten. *Arch Forstwesen Landschaftsökol* 42:9-15
- Konnert M, Ziehe M, Tröber U, Maurer W, Janssen A, Sander T, Hussendörfer E, Hertel H (2000) Genetische Variation der Buche (*Fagus sylvatica*) in Deutschland : gemeinsame Auswertung genetischer Inventuren über verschiedene Bundesländer. *Forst Holz* 55:403-408
- Kramer K, Degen B, Buschbom J, Hickler T, Thuiller W, Sykes MT, De Winter W (2010) Modelling exploration of the future of European beech (*Fagus sylvatica* L.) under climate change : range, abundance, genetic diversity and adaptive response. *Forest Ecol Manage* 259:2213-2222
- Kriebitzsch WU (1992) Der CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>O-Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von Standortfaktoren : I. Lichtabhängigkeit der Photosynthese im Jahresgang. *Flora* 186:67-85
- Kriebitzsch WU, Bick U, Degen B, von Wühlisch G, Schweinle J, Schmitt U, Puls J, Welling J, Beck W (2005) Angepasstheit und Anpassungsfähigkeit von Buchen-Provenienzen an Klimabedingungen. *BfH-Nachrichten* 2005(2):2-3
- Kriebitzsch WU, Beck W, Schmitt U, Veste M (2008) Bedeutung trockener Sommer für Wachstumsfaktoren von verschiedenen Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.). *AFZ Wald* 63(5):246-248
- Larcher W (1994) Ökophysiologie der Pflanzen. Stuttgart : Ulmer, 394 p
- Liesebach H (2012) Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern – Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch. *Landbauforsch* 62(4):221-236
- Liesebach M (2012) Der internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 : Beschreibung der ausgewählten 6 Herkünfte und 2 Versuchsfelder. *Landbauforsch* 62(4)159-168
- Liesebach M (2012) Wachstum und phänotypische Variation von 6 Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem Standort in Schleswig-Holstein. *Landbauforsch* 62(4)179-192
- Liesebach M, Wühlisch G von, Muhs HJ (1998) Anlage des Internationalen Buchen-Herkunftsversuches 1996/1998. Jahresber Bundesforschungsanst Forst- Holzwirtschaft Hamburg, p 14
- Leuschner Ch, Hertel D (2003) Fine root biomass of temperate forests in relation to soil acidity and fertility, climate, age and species. *Prog Bot* 64:405-438
- Lorenz M, Becher G, Mues V, Fischer R, Ulrich E, Dobbertin M, Stofer S (2004) Forest condition in Europe : 2004 technical report of ICP forests. Hamburg : BfH, 96 p, Arbeitsber Inst Weltforstwirtschaft 2004/2
- Manthey M, Leuschner Ch, Härdtle W (2007) Buchenwälder und Klimawandel. *Natur Landschaft* 82(9/10):441-445
- Mátyás C, Nagy L, Ujvári Jármai E (2010) Genetic background of response of trees to aridification at the xeric forest limit and consequences for bioclimatic modelling. *Forstarch* 81:130-141
- Meier IC, Leuschner Ch (2007) The belowground drought response of European beech: fine root biomass and production in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Global Change Biol* 14:2081-2095
- Müller J (2012) Untersuchung bodenphysikalischer, -chemischer und -hydrologischer Differenzierungen von ausgewählten Parzellen des Buchenprovenienzversuches „Schädtbek“ als Voraussetzung für die Bewertung des Wachstumsverhaltens. *Landbauforsch* 62(4)169-178
- Peuke A, Schraml C, Hartung W, Rennenberg H (2002) Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters. *New Phytol* 154:373-387
- Rennenberg H, Loreto F, Polle A, Brilli F, Fares S, Benival RS, Gessler A (2006) Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biol* 8: 556-571
- Robson MT, Rodriguez-Calcerrada J, Sanchez-Gomez D, Aranda I (2008) Summer drought impedes beech seedling performance more in a sub-mediterranean forest understorey than in small gaps. *Tree Physiol* 29:249-259
- Röckner E, Brasseur GP, Giorgetta M, Jacob D, Jungclaus J, Reick C, Sillmann J (2006) Künftige Klimaänderungen in Deutschland : regionale Projektionen für das 21. Jahrhundert [online]. Zu finden in <[http://www.ikzm.de/infos/pdfs/45\\_k\\_nftige\\_Klima\\_nderungen.pdf](http://www.ikzm.de/infos/pdfs/45_k_nftige_Klima_nderungen.pdf)> [zitiert am 29.10.2012]
- Roloff A, Rust S (2008) Der Einfluss des Klimawandels auf die Baumphysiologie : Konsequenzen für die Gehölzverwendung. *Forst Holz* 63(3):15-20
- Sachs L (1999) Angewandte Statistik. Berlin : Springer, 881 p
- Schmitt U, Seo JW, Kriebitzsch WU, Schüler S, Potsch T (2012) Holzbildungsdynamik von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) verschiedener Herkünfte. *Landbauforsch* 62(4):237-246
- Schraml C, Rennenberg H (2002) Ökotypen der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) zeigen unterschiedliche Reaktionen auf Trockenstress. *Forstwiss Centralbl* 121:59-72
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1995) Chlorophyll fluorescence as a non intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze E-D, Caldwell MM (eds) *Ecophysiology of photosynthesis*. Berlin : Springer, pp 49-70, *Ecol Studies* 100
- Schroeder F-G (1998) Lehrbuch der Pflanzengeographie. Wiesbaden : Quelle & Meyer, 457 p
- Schulze E-D, Hall AE (1982) Stomatal responses, water loss and CO<sub>2</sub> assimilation rates of plants in contrasting environments. In: Lange OL, Pilon A (eds) *Physiological plant ecology : II: Water relations and carbon assimilation*. Berlin : Springer, pp 181-230
- Thiel D, Kreyling J, Nagy L, Jentsch A, Huber G, Konnert M, Beierkuhnlein C (2012a) Innerartliche Variabilität und Plastizität bei Waldbäumen in der Reaktion auf klimatische Extremereignisse. In: Moog M (ed) *FowiTA – Forstwissenschaftliche Tagung 2012 „Wald – Umwelt – Energie“* : Tagungsband zur 12. Forstwissenschaftlichen Tagung an der Technischen Universität München vom 19. bis 22. September 2012. Frankfurt a M : Sauerländer, p 5
- Thiel D, Nagy L, Beierkuhnlein C, Egen K, Huber G, Jentsch A, Konnert M, Kreyling J, Bukh C (2012b) Differences between central and marginal provenances of *Fagus sylvatica* in reaction to drought and soil type : a trade-off between stability and yield?. *Eur J Forest Res* submitted

- Tognetti R, Johnson JD, Michelozzi M (1995) The response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from two Italian populations to drought and recovery. *Trees* 9:348–354
- Tognetti R, Minotta G, Pinzauti S, Michelozzi M, Borghetti M (1998) Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins. *Trees* 12:326–333
- UBA - Umweltbundesamt (2006) Künftige Klimaänderungen in Deutschland : regionale Projektionen für das 21. Jahrhundert [online]. Zu finden in <[http://www.remotrcm.de/fileadmin/user\\_upload/remo/UBA/pdf/Klimaänderungsworkshop-1.pdf](http://www.remotrcm.de/fileadmin/user_upload/remo/UBA/pdf/Klimaänderungsworkshop-1.pdf)> [zitiert am 29.10.2012]
- Willert v. DJ, Matyssek R, Herppich W (1995) Experimentelle Pflanzenökologie : Grundlagen und Anwendungen. Stuttgart : Thieme, 344 p
- van der Linden P, Mitchell JFB, Gilbert P (eds) (2009) ENSEMBLES : climate change and its impacts at seasonal, decadal and centennial timescales : summary of research and results from the ENSEMBLES project. Exeter : Met Office Hadley Centre, 160 p
- Visnjic C, Dohrenbusch A (2004) Frostresistenz und Phänologie europäischer Buchenprovenienzen (*Fagus sylvatica* L.). *Allg Forst Jagdzeitg* 175:101-108
- Webb WL, Newton M, Star D (1974) Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra* : a mathematical model. *Oecologia* (Berlin) 17:281-291
- Weih M (2009) Genetic and environmental variation in spring and autumn phenology of biomass willows (*Salix* spp.) : effects on shoot growth and nitrogen economy. *Tree Physiol* 29:1479-1490

