

forstarchiv 84, 35-42  
(2013)

DOI 10.4432/0300-  
4112-84-35

© DLV GmbH

ISSN 0300-4112

Korrespondenzadresse:  
maik.veste@me.com

Eingegangen:  
27.08.2012

Angenommen:  
17.01.2013

# Einfluss von Trockenstress auf Photosynthese, Transpiration und Wachstum junger Robinien (*Robinia pseudoacacia* L.)

## Influence of drought stress on photosynthesis, transpiration, and growth of juvenile black locust (*Robinia pseudoacacia* L.)

MAIK VESTE<sup>1</sup> und WOLF-ULRICH KRIEBITZSCH<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Centrum für Energietechnologie Brandenburg e. V., Friedlieb-Runge-Straße 3, 03046 Cottbus, Deutschland

<sup>2</sup> Thünen-Institut für Weltforstwirtschaft, Leuschnerstr. 91, 21031 Hamburg, Deutschland

### Kurzfassung

Die Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.) ist eine wichtige Baumart in Mittel- und Osteuropa. Ihr natürliches Verbreitungsgebiet ist charakterisiert durch ein humides bis sub-humides Klima mit jährlichen Niederschlagsmengen von 1.020 bis 1.830 mm. Im Gegensatz dazu wird die Robinie in Mitteleuropa im Vergleich zu anderen laubwerfenden Bäumen als eine relativ gut an Trockenheit angepasste Baumart gesehen. Als Pionierbaum wächst sie unter vielen ökologischen Bedingungen und wird daher für die Rekultivierung von ehemaligen Braunkohletagebauen in Brandenburg in Kurzumtriebsplantagen zur Produktion von Energieholz verwendet. Um das Wachstum und die ökophysiologische Reaktion der Robinie auf Trockenstress zu untersuchen, wurde ein Topfexperiment am Thünen-Institut in Hamburg durchgeführt. Die photosynthetischen Reaktionen wurden mit einer PAM 2100 Chlorophyllfluoreszenzanlage, der Netto-CO<sub>2</sub>-Austausch und die Transpiration mit einem Miniküvetten-system CMS 400 bestimmt. Unter Trockenheit waren die Netto-Photosynthese und die Transpiration in Folge des Schließens der Stomata deutlich reduziert. Die gemessene Elektronentransportrate des Photosystems II stieg dagegen unter Trockenstress und bei Temperaturen von bis zu 30 °C weiter an. Ursache ist ein höherer Anteil der Energieableitung von Elektronen zur Photorespiration und Mehler-Peroxidase-Reaktion, um unter limitierter CO<sub>2</sub>-Aufnahme infolge des Trockenstresses und höherer Temperaturen eine Photoinhibition der Photosynthese zu vermeiden. Um die Transpiration auf der Gesamtpflanzenebene zu regulieren, wurde die Blattfläche durch Blattabwurf drastisch reduziert. Die Robinie zeigt verschiedene Anpassungen und eine hohe Plastizität, um auch mit einer lang anhaltenden und deutlich eingeschränkten Wasserversorgung und hohen Temperaturen zurechtzukommen. Diese Anpassungen ermöglichen ihr, auch in trockenen Regionen zu wachsen.

**Schlüsselwörter:** *Robinia pseudoacacia*, Ökophysiologie, Photosynthese, Transpiration, Trockenstress, Chlorophyllfluoreszenz, Gaswechsel, Blattfläche, Stammwachstum

### Abstract

Nowadays, black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) is an important tree species in Central and Eastern Europe. The native range of black locust is classified by a humid to sub-humid climate with normal annual precipitation of 1,020 to 1,830 mm. However, in Central Europe, black locust is known to be relatively drought tolerant compared to other temperate deciduous tree species. As a pioneer species the tree grows under a wide range of conditions and is used for reclamation of former open-cast lignite mining areas in Brandenburg and cultivated in short-rotation plantations for the production of bioenergy wood. In order to evaluate the growth and ecophysiological performance of black locust to drought stress, a pot experiment was established at the Thünen-Institut, Hamburg. The photosynthetic performance was studied with a PAM 2100 chlorophyll fluorescence system and net CO<sub>2</sub>-exchange and transpiration were determined with a minicuvette system CMS 400. Under drought stress net photosynthesis and transpiration were reduced due to stomatal closure. The measured electron transport rate of the photosystem II showed an opposite trend to the net photosynthesis and increased also under drought stress and increasing temperature up 30 °C. This indicates a higher fraction of energy dissipation of electrons to photorespiration and the Mehler reaction to avoid photoinhibition under limited CO<sub>2</sub>-uptake under drought stress and high temperatures. To minimize transpiration on the plant level leaf area was drastically reduced during drought stress. The plants showed different adaptations and a high plasticity of the ecophysiological processes to cope with a long-term drought stress and high temperature, which allows growing also in drier regions.

**Key words:** *Robinia pseudoacacia*, ecophysiology, photosynthesis, transpiration, drought stress, chlorophyll fluorescence, gas exchange, leaf area, stem growth

## Einleitung

Seit mehr als 200 Jahren ist die Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.) weit in den mitteleuropäischen Wäldern verbreitet. Als gebietsfremde Baumart wird sie seit dem 18. Jahrhundert in Deutschland zur Holzproduktion vor allem auf sandigen Böden empfohlen, und so liegt ihr Verbreitungsschwerpunkt in den sommerwarmen und niederschlagsarmen Sandgebieten des Oberrheins, des östlichen Deutschlands (Wendelberger 1954, Ellenberg u. Leuschner 2010, Starfinger und Kowarik 2010) und Osteuropas. Die Niederschläge liegen hier zum Teil unter 600 mm im Jahr. Die größten forstlichen Anbauflächen befinden sich in Brandenburg mit insgesamt 8.600 ha (Landesforstanstalt Eberswalde 2002), und hier vor allem in den östlichen und südlichen Landesteilen auf sandigen Böden, die durch geringe Wasserhaltekapazität und extremen Wassermangel in Trockenperioden gekennzeichnet sind.

Unter Aspekten des Klimawandels wird ein verstärkter Anbau der Robinie in Brandenburg in Betracht gezogen (Kätzel und Höppner 2011). Dabei liegt ihre forstliche Bedeutung weltweit weniger auf der Holzproduktion, sondern vermehrt auf der Besiedlung von extremen Standorten und Grenzertragsstandorten (Schütt 2010). Weiterhin hat die Robinie in Brandenburg und Ungarn in Kurzumtriebsplantagen für die Produktion von Biomasse zur energetischen Verwertung an Bedeutung gewonnen (Grünewald et al. 2009, Rédei und Veperdi 2009). Als Pionierbaumart weist sie hier eine breite ökologische Amplitude auf und gedeiht unter einer Vielzahl von Umweltbedingungen (Boring und Swank 1984a). So kann sie auch auf den grundwasserfernen Standorten der Bergbaufolgelandschaften der Lausitz mit humusarmen Böden ausreichend wachsen und erreicht hier jährliche Biomasseerträge im Mittel von 3 t ha<sup>-1</sup> bis zu 8 t Trockenmasse ha<sup>-1</sup> (Böhm et al. 2011, Quinkenstein et al. 2012). Der Fähigkeit der Robinie zur symbiontischen Stickstoffbindung kommt bei der Besiedlung derartiger Standorte eine entscheidende Rolle zu (Boring und Swank 1984b, Veste et al. 2010). Darüber hinaus gilt die Robinie im Vergleich zu anderen sommergrünen Baumarten der gemäßigten Zone als relativ tolerant gegenüber Trockenheit (Mayer 1992).

Im Gegensatz zu ihren mittel- und osteuropäischen Anbaugebieten ist ihr natürliches Verbreitungsgebiet in Nordamerika gekennzeichnet durch ein humides bis sub-humides Klima mit Jahresniederschlägen zwischen 1.000 bis 1.830 mm (Schütt 2010). Offenbar hat diese Baumart hinsichtlich ihrer Wasserversorgung einen breiten Toleranzbereich. Gerade wegen der Verwendung dieser Baumart an trockenen Standorten ist von Interesse, welche Anpassungseigenschaften der Robinie helfen, mit starker Trockenheit fertig zu werden. So wirkt sich eine verminderte Wasserverfügbarkeit auf ihre Blattfläche und Blattmorphologie aus (Ranney et al. 1990, Zhang et al. 2012a, b).

Mit dem hier vorgestellten Ansatz werden morphologische und ökophysiologische Anpassungsmechanismen der Robinie an Trockenheit untersucht, um Kennwerte für ihre Plastizität gegenüber Stress zu bekommen und Rückschlüsse auf ihren Anbau an Extremstandorten sowie unter sich ändernden Klimabedingungen zu erhalten.

## Material und Methoden

### Pflanzenmaterial und Kulturbedingungen

Jeweils 13 sieben Jahre alte, 2 bis 3 m hohe, aus Stecklingen gezogene Robinienjungpflanzen wurden in mit einem Torf-Sand-Gemisch (65 % Torf, 15 % Sand, 10 % Kompost, 10 % gebrochener Ton) gefüllten 65-l-Plastiktöpfen im Arboretum des Thünen-Institutes in Hamburg-Lohbrügge, Deutschland, in zwei Versuchsreihen kultiviert.

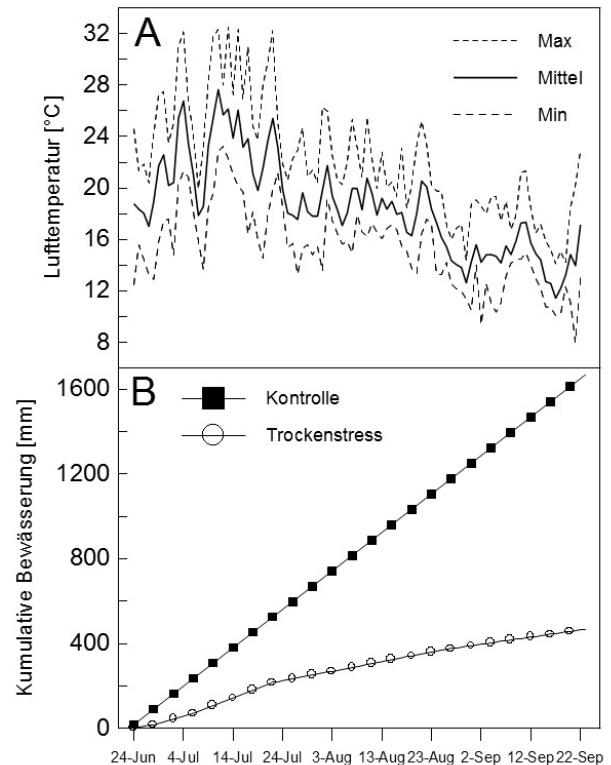


Abb. 1. Saisonaler Verlauf der mittleren, maximalen und minimalen Tagestemperatur am Arboretum des Thünen-Institutes, Hamburg-Lohbrügge (A) und die kumulative Bewässerungsmenge der gut-gewässerten und trocken-gestressten Bäume. Seasonal course of daily mean, maximum and minimum air temperature at the arboretum of the Thünen-Institut, Hamburg-Lohbrügge (A) and the cumulative irrigation amount of the well-watered and drought stress trees.

viert. In einer trockenen Variante wurden die Töpfe mit einer durchsichtigen Plastikplane etwa 20 cm über dem Topfrand abgedeckt, um eine unkontrollierte Bewässerung durch Regenwasser zu vermeiden. Eine optimale Durchlüftung und eine geringfügige Erwärmung waren sichergestellt. Das Trockenstress-Experiment begann am 24. Juni 2010, nachdem die Blätter der Bäume voll entwickelt waren, und endete am 23. September 2010. In Abhängigkeit von den Witterungsbedingungen wurden die trocken-gestressten Pflanzen täglich mit 0,75 bis 2,0 l Wasser gegossen. Im Laufe des Sommers erhielten die gut gewässerten Pflanzen (Kontrolle) pro Tag mehr als 4 l, sodass in den Pflanzgefäßen die Böden stets gut mit Wasser versorgt waren. In Abbildung 1 sind der Verlauf der täglichen Lufttemperaturen und die kumulativen Bewässerungsmenge für die beiden Gießvarianten während der Versuchsdauer dargestellt.

### Gaswechsel

Der Gaswechsel von jeweils einem voll entwickelten Blatt (3 - 8 Fiederblättchen) von 6 Bäumen pro Behandlungsstufe wurde mit einem offenen Gaswechsellmesssystem (Miniküvetten-System CMS 400, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) gemessen (von Willert et al. 1995, Midgley et al. 1997), indem die Änderungen der CO<sub>2</sub>- und Wasserdampfkonzentration in der Luft mit einem Infrarot-Gasanalysator (BINOS 100-4P, Fisher-Rosemount, GmbH und Co, Hanau, Deutschland) bestimmt wurden. Die CO<sub>2</sub>-Konzentration in der Küvette entsprach derjenigen in der Umgebungsluft (Veste und Herppich 1995). Die Durchflussraten der CMS 400 betragen 1,2 bis 1,6 l min<sup>-1</sup> in Abhängigkeit von der Fiederblattzahl und -fläche.

Um Aussagen über den Temperatureinfluss auf den Gaswechsel machen zu können, regelten während der Experimente Peltierelemente die Lufttemperatur in der Miniküvette (GK 022) an unterschiedlich warmen Tagen (16. bis 21. Juli 2010, 7. und 8. Juli 2010, 21. und 22. September 2010) nahe der Umgebungstemperatur konstant auf 15 °C, 25 °C und 30 °C ein. Die Taupunkttemperatur in der Küvette entsprach dabei der Umgebungsluft. Um einen Lichteffect bei diesen Messungen auszuschalten, wurde die Photonenflussdichte (PPFD) an den Blättern mithilfe einer Kaltlichtquelle (Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) über der Lichtsättigung der Photosynthese bei 1.100 - 1.200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  gehalten. Die Blätter wurden horizontal in der Küvette fixiert, um eine optimale Beleuchtung zu ermöglichen. Die Änderungen der  $\text{CO}_2$ - bzw.  $\text{H}_2\text{O}$ -Konzentration wurden auf einem PC-Monitor registriert und die Gaswechseldaten nach Erreichen der maximalen Werte (Steady State-Zustand) nach etwa 5 bis 10 min auf einem in der Steuereinheit der CMS 400 integrierten Daten-Logger gespeichert. Netto-Photosynthese und Transpirationsrate wurden nach Koch et al. (1971) und von Caemmerer und Farquhar (1981) mithilfe von Standardsoftware (DIAGAS Vers. 2.1, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) berechnet und auf die einfache Blattfläche bezogen. An drei Blättern pro Behandlung wurden darüber hinaus bei 15 °C Lufttemperatur Lichtabhängigkeitskurven der Photosynthese gemessen. Die Lichtabhängigkeitskurve in Form einer Sättigungsfunktion wurde mit einem nichtlinearen Regressionsmodell mit SAS Procedure Proc NLIN (Schuemer et al. 1990) berechnet. Aus der Gleichung lassen sich folgende Parameter der Photosynthese ableiten (Kriebitzsch 1992): maximale Photosyntheserate ( $P_{n_{\max}}$ ), Dunkelatmung ( $R_D$ ), Lichtsättigung ( $I_s$ ), Lichtkompensationspunkt ( $I_k$ ), und Quanteneffizienz (Q). Der Quotient aus Photosynthese und Transpiration ergibt den Wasserausnutzungskoeffizienten (WUE), der ein Maß für die Effektivität des Wasserverbrauchs im Zuge der Photosynthese und damit auch der Effektivität der Stomataregelung ist (Larcher 1994, von Willert et al. 1995)

### Chlorophyllfluoreszenz

Die Chlorophyllfluoreszenz wurde mit einem PAM-Fluorometer (PAM-2100, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) bestimmt. Einzelblätter wurden in eine Blattkammer (Leaf Clip 2030-B) eingeschlossen und zur optimalen Beleuchtung zur Sonne hin ausgerichtet, sodass die Lichtintensität (PPFD) bei der Messung über 1.000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  betrug. PPFD wurde mit einem integrierten PAR-Sensor registriert. Die Analyse der effektiven Quantenausbeute des linearen Elektronentransports ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ;  $(F'_m - F'_0)/F'_m$ ) erfolgte nach Genty et al. (1989) und Schreiber et al. (1986, 1994), die Berechnung der Elektronentransportrate (ETR) nach der Formel  $\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times \text{PPFD} \times \alpha \times f$ . Für die Lichtabsorption der Blätter  $\alpha$  wurde eine mittlere Absorption von 84 % angenommen und der Faktor  $f$  für die Lichtverteilung zwischen Photosystem I und II wurde auf 0,5 gesetzt (Krall und Edwards 1992). Zur Bestimmung der maximalen Quantenausbeute ( $F_v/F_m$ ) wurden an den 13 Bäumen einer Behandlungsstufe jeweils 6 bis 10 Fiederblättchen mit Aluminium-Blattkammern (Dark Leaf Clip DLC-8) für 12 - 15 min verdunkelt (nach Herppich et al. 1998). Nach der Messung der Grundfluoreszenz ( $F_0$ ) wurde die maximale Fluoreszenz ( $F_m$ ) mittels eines Sättigungslichtblitzes durch eine interne aktinische Kaltlicht-Halogenlampe induziert. Für die Ermittlung der Lichtsättigung der Photosynthese wurde eine automatisierte Lichtkurve mit vorprogrammierten 11 Beleuchtungsstufen (RUN 9) von 20 bis 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mit drei Wiederholungen durchgeführt. Hierzu wurden Einzelblätter in die Blattkammer eingespannt und für 3 min je Lichtintensitätsstufe mit einer internen LED beleuchtet, sodass sich ein Steady-state Zustand einstellte. Um den Bereich der Lichtsättigung der Pflanzen bei der Lichtkurve zu erreichen wurde mithilfe einer internen Halogenlampe zusätzlich noch eine Messung bei einer Lichtintensität von

1.000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  durchgeführt. Die Messungen der lichtgesättigten Elektronentransportrate ( $\text{ETR}_{\max}$ ) und der maximalen Quantenausbeute ( $F_v/F_{m_{\max}}$ ) sowie der Lichtabhängigkeitskurven der ETR erfolgten zeitgleich mit den entsprechenden Gaswechsellmessungen.

### Blattanalysen und Stammdurchmesser

Chlorophyll a und b sowie das Gesamtchlorophyll wurden an jeweils 3 Blättern von 6 Bäumen pro Behandlung nach Extraktion in 80 %-igem Aceton photometrisch bestimmt (Inskeep und Bloom 1985). Die Gehalte wurden auf die einfache Blattfläche bezogen. Für die Bestimmung des Kohlenstoff- und Stickstoff-Gehaltes der Blätter wurden Mischproben von jeweils 3 Blättern von 6 Bäumen pro Behandlung bei 105 °C getrocknet. Die Elementanalysen wurden mit einem CNS-Analysator (Vario EL III, Elementar-Analysensysteme GmbH, Hanau, Deutschland) durchgeführt.

Für die Bestimmung von Blattfläche, Blatttrockengewicht und spezifischer Blattfläche wurden pro Behandlung jeweils einzelne Mischproben von 10 Blättern von 10 Bäumen ausgewählt. Die Blattflächen wurden mit einem Blattflächenmessgerät (LI-3000, Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA) gemessen, die Blätter bei 105 °C getrocknet, und das Trockengewicht wurde bestimmt.

Am Anfang wurden an jeweils 9 Bäumen der Versuchspflanzen, am Ende des Trockenexperimentes an jeweils 13 Bäumen der gut gewässerten bzw. trockenen Variante die Stammdurchmesser oberhalb der Topfoberfläche und in Brusthöhe ermittelt.

### Statistische Datenanalyse

Die statistische Datenanalyse erfolgte mit dem Programmpaket SPSS, Version 20. Mittelwertsunterschiede zwischen den Blattparametern bei guter bzw. bei eingeschränkter Wasserversorgung der Bäume wurden mit einem t-Test bei unabhängigen Stichproben mit gleicher Besetzung untersucht. Für die Prüfung der Mittelwertsdifferenzen des  $\text{CO}_2$ - und  $\text{H}_2\text{O}$ -Gaswechsels sowie der Chlorophyllfluoreszenz der Bäume bei unterschiedlicher Wasserversorgung und drei verschiedenen Temperaturbereichen wurde die Ein-Weg-Varianzanalyse (Anova) verwendet, die im Gegensatz zu den t-Tests die Signifikanz von Differenzen multipler Gruppen prüft. Dabei wird der F-Test angewendet. Da F-Tests nur feststellen, ob sich irgendeine Gruppe signifikant von den anderen unterscheidet, wurde mithilfe des Duncan-Testes Post-hoc-Mehrfachvergleiche durchgeführt, die die Überprüfung der Signifikanz von Mittelwertdifferenzen zwischen allen ausgewählten Gruppen (gute bzw. eingeschränkte Wasserversorgung, drei Temperaturbereiche) ermöglichen.

## Ergebnisse und Diskussion

### Blattparameter

Die mittlere Anzahl der Fiedern pro Blatt bei den trocken gestressten Bäumen ist im Vergleich zu den gut gewässerten signifikant geringer (Abbildung 2C). Die mittlere Blattfläche pro Fieder nimmt dagegen nur geringfügig ab (Abbildung 2B). Weniger Fiedern mit zugleich etwas geringerer Fläche führen dazu, dass die mittleren Blattflächen pro Blatt bei Trockenheit fast 30 % unter den Vergleichswerten der gut gewässerten Pflanzen liegen (Abbildung 2A). Auch Zhang et al. (2012b) konnten bei Jungpflanzen der Robinie einen signifikanten Einfluss von Trockenstress auf die Blattfläche feststellen, der auf die hydraulischen Limitierungen in der Pflanze zurückzuführen ist. Entsprechendes gilt auch für große Einzelbäume (Zhang et al. 2012a). Die Reduktion der Blattfläche ist damit eine wichtige Regulationsgröße, um bei Wassermangel die Transpiration zu reduzieren. Ein Transpirationsschutz durch einen sklermorpheren Bau der trocken-

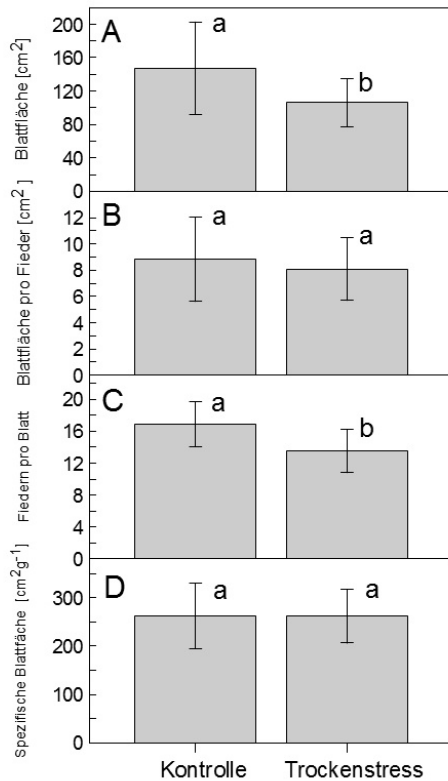


Abb. 2. Mittlere Fläche pro Einzelblatt der Bäume (A), mittlere Fläche der Fiedern pro Blatt (B), mittlere Anzahl der Fiedern pro Blatt (C) und mittlere spezifische Blattfläche (SLA, D) ( $n = 10$ ) von gut gewässerten und trocken-gestressten Robinien. Mittelwerte über die jeweils 13 Versuchsbäume pro Behandlungsstufe. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ( $p \leq 0,05$ ) zwischen den Werten der Behandlungen.

Mean area of the single leaves of the trees (A), mean area of the leaflets per leaf (B), mean number of leaflets (C) per leaf ( $n = 10$ ) and mean specific leaf area (SLA, D) of well-watered (control) and drought stressed black locust trees. Different letters characterize significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between the mean values of the treatments.

gestressten im Vergleich zu den gut gewässerten Bäumen ist dagegen im Gegensatz zu Zhang et al. (2012b) weder anhand der mittleren Blattflächen der Fiedern (Abbildung 2B) noch anhand der mittleren spezifischen Blattflächen der beiden Versuchspflanzengruppen (Abbildung 2D) zu beobachten. Offenbar versuchen die Pflanzen auch unter Stress eine möglichst hohe Photosyntheseaktivität der Fiedern zu erhalten. Bei trocken-heißen Wetterlagen vergilben dann unter Wassermangelbedingungen einzelne Fiedern rasch und werden abgeworfen, während die gut gewässerten Pflanzen keine derartigen Reaktionen zeigen. Da die Robinien während der gesamten Vegetationsperiode neue Blätter austreiben, können unter kühl-feuchten Klimabedingungen derartige Blattverluste wieder ausgeglichen werden. Die neuen Blätter zeichnen sich dann wieder durch eine hohe photosynthetische Funktionalität aus. Allerdings war im Laufe der Vegetationsperiode zu beobachten, dass die trocken-gestressten Bäume kleinere Kronen mit weniger Blättern ausbildeten.

Die geringfügig, allerdings nicht signifikant niedrigeren mittleren Gesamtstickstoffgehalte (Abbildung 3B) und signifikant niedrigeren Chlorophyllgehalte (Abbildung 3C) der Fiedern bei Wassermangel im Vergleich zu den Fiederblättern der gut gewässerten Pflanzen können entweder auf das Vergilben einzelner Fiedern in den untersuchten Stichproben zurückzuführen sein oder auf eine geringere Stickstofffixierung unter Trockenstress (Serrajn et al. 1999, Marino et al. 2007). Ein Unterschied im Isotopenverhältnis von  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  von +0.66 %

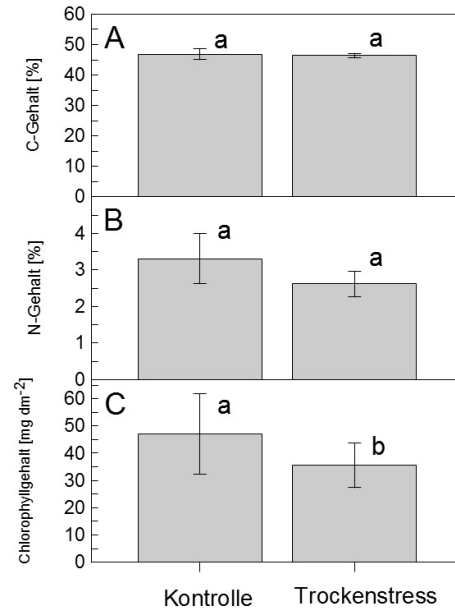


Abb. 3. Kohlenstoff- (A), Stickstoff- (B) und Gesamtchlorophyllgehalte (Chl a and b, C) in Fiederblättern von gut gewässerten (Kontrolle) und trocken-gestressten Robinien. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ( $p \leq 0,05$ ) zwischen den Werten der Behandlungen.

Carbon (A), nitrogen (B) and total chlorophyll content (Chl a and b, C) in leaflets of well-watered (control) and drought stressed black locust trees. Different letters characterize significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between the mean values of the treatments.

in Blättern gut gewässerter Bäume gegenüber -0.04 % in trocken-gestressten Bäumen konnte festgestellt werden (Veste, unpublizierte Daten). Vergleicht man dies mit der natürlichen  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ -Häufigkeit in Blättern anderer Baumarten und der Robinie im Freiland (Veste et al. 2010), deutet dies auf eine Änderung bei der N-Fixierung und damit auch auf eine reduzierte N-Versorgung der trocken-gestressten Bäume hin. Die mittleren Kohlenstoffgehalte sind in den Fiedern dagegen nicht unterschieden (Abbildung 3A).

## Gaswechsellparameter

### Lichtabhängigkeit der Photosynthese

In Tabelle 1 sind die Parameter dargestellt, die aus den mithilfe der Miniküvette bzw. der PAM-2100 erstellten Lichtkurven abgeleitet wurden. Die Lichtkurven wurden alle bei Lufttemperaturen um 15 °C aufgenommen, d. h. dass für die Pflanzen kein atmosphärischer Trockenstress herrschte. Die aus der ETR abgeleiteten Parameter sind für die gut gewässerten und die wenig gewässerten Bäume nahezu identisch. Auch die Werte der einzelnen Lichtkurven zeigen keine signifikanten Unterschiede und sind nahezu identisch (Abbildung 4C, D). Entsprechendes gilt auch für die über den  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel berechneten Werte und Lichtkurven (Abbildung 4A, B). Insbesondere Abbildung 4B macht allerdings deutlich, wie hoch die Varianz bei solchen an einer Fieder oder nur an wenigen Fiedern durchgeführten Messungen sein kann.

Unter Trockenstress verringern die Versuchspflanzen im Vergleich zu den gut gewässerten Pflanzen die Netto-Photosyntheserate mit steigenden Lufttemperaturen kontinuierlich, während die der Kontrollen nahezu konstant bleiben (Abbildung 5A). Erst Temperaturen von > 30 °C führen bei der Robinie zu einer deutlichen Verringerung der Photosyntheseleistung (Mebrahtu et al. 1993). Sogar bei Lufttemperaturen von 40 °C wurden noch immerhin 50 - 70 % der Net-

Tab. 1. Maximale Photosyntheserate ( $P_{n_{max}}$ ), Dunkelatmung ( $R_d$ ), Lichtsättigung der Photosynthese ( $I_p$ ), Lichtkompensationspunkt ( $I_k$ ), Quanteneffizienz (Q) (siehe Abbildung 4) und maximale Quantenausbeute ( $F_v/F_m$ ). Mittelwerte aus jeweils drei Lichtkurven. Maximum photosynthesis rate ( $P_{n_{max}}$ ), dark respiration ( $R_d$ ), light saturation of photosynthesis ( $I_p$ ), quantum efficiency (Q) (see figure 4) and maximum quantum yield ( $F_v/F_m$ ). Mean values calculated from 3 light curves.

Gaswechselfparameter	Chlorophyllfluoreszenz-Messungen		Gaswechselfmessungen		
	Behandlung	Trockenstress	Kontrolle	Trockenstress	Feucht
maximale Photosyntheserate ( $P_{n_{max}}$ )		94,32	93,21	7,50	8,84
Dunkelatmung ( $R_d$ )		-3,27	-2,67	-0,29	-0,20
Lichtsättigung ( $I_p$ )		525	538	277	357
Lichtkompensationspunkt ( $I_k$ )		7,67	6,52	4,43	3,36
Quanteneffizienz (Q)		0,4195	0,4032	0,0634	0,0575
Maximale Quantenausbeute ( $F_v/F_m$ )		0,616	0,612	-	-

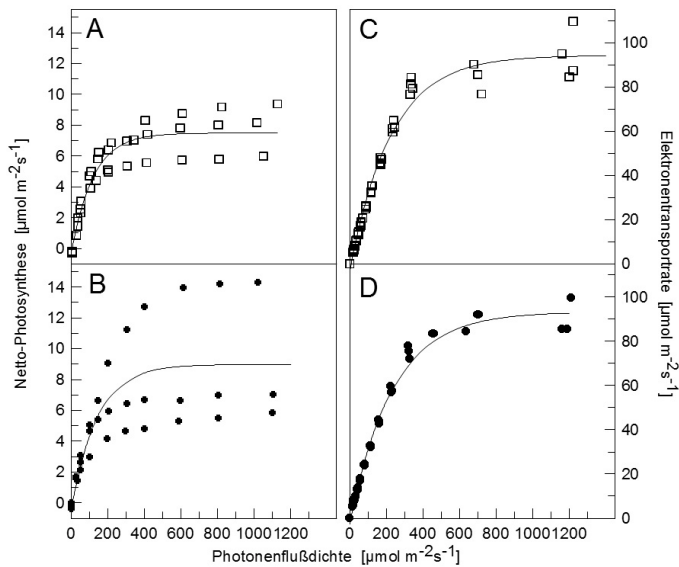


Abb. 4. Lichtabhängigkeit der Netto-Photosynthese (A,B) bzw. der Elektronentransportrate (C,D) von gut gewässerten ( $\square$ ) und trocken-gestressten ( $\bullet$ ) Robinien. Lichtkurven bestimmt mit der CMS 400 (jeweils ein Blatt mit 3 - 8 Fiederblättchen von drei Bäumen) und mit dem PAM 2100 (jeweils ein Fiederblättchen von drei Bäumen). Lufttemperatur 15 °C.

Light dependency of net photosynthesis (A,B) and electron transport rate (ETR) (C,D) of well-watered ( $\square$ ) and drought stressed ( $\bullet$ ) black locust trees. Light curves determined with CMS 400 (respectively 1 leaf with 3 to 8 leaflets at 3 different trees) and PAM 2100 (respectively 1 leaflet at 3 different trees). Air temperature 15 °C.

to-Photosyntheseraten im Temperaturoptimum erreicht. Diese hohe Photosyntheseleistung über einen weiten Temperaturbereich von bis zu 35 °C wird als wichtige Ursache für das schnelle Wachstum der Robinie auch außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes angesehen (Mebrahtu et al. 1991).

Die Transpiration der Kontrollpflanzen nimmt mit steigenden Temperaturen und dem damit verbundenen sinkenden Wasserdampf-sättigungsdefizit (VPD) der Luft im Gegensatz zur Netto-Photosynthese zu, besonders deutlich bei Werten um 30 °C. Bei den unter Trockenstress stehenden Pflanzen bleibt dagegen an Tagen mit Temperaturen über 25 °C und reduziertem VPD die mittlere Transpirationsrate mit 0,48 - 0,60 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> auf ähnlich niedrigem Niveau wie an den mit 15 °C relativ kühlen Tagen (Abbildung 5B). Die konstanten Transpirationsraten der trocken-gestressten Bäume sind auf einen Schluss der Stomata zurückzuführen, in dessen Folge eine deutliche Reduktion der Netto-Photosyntheserate von 10,7 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ( $T_{Luft}$  = 15 °C) auf 2,23 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ( $T_{Luft}$  = 30 °C) zu beobachten

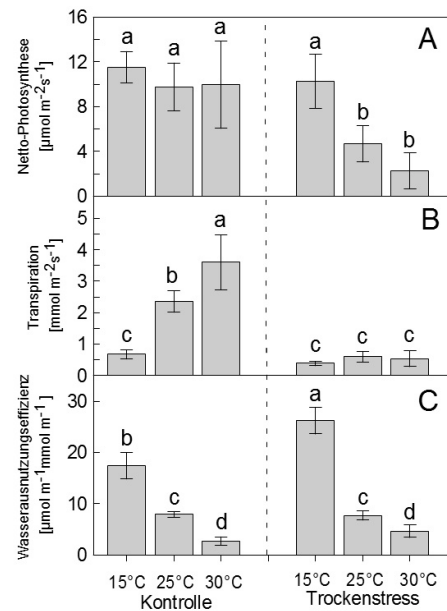


Abb. 5. Netto-Photosynthese (A), Transpiration (B) und Wasserausnutzungseffizienz (C) von gut gewässerten und trocken-gestressten Robinien. Lufttemperatur/Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft (VPD) von 15 °C / 3,4 mPa Pa<sup>-1</sup>, 25 °C / 11,1 mPa Pa<sup>-1</sup> und 30 °C / 21,5 mPa Pa<sup>-1</sup>. Mittelwerte über jeweils 7 - 8 Fiederblättchen (n = 6). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ( $p \leq 0,05$ ) zwischen den Werten der Behandlungen.

Net photosynthesis (A), transpiration (B) and water use efficiency (C) of well-watered (control) and drought stressed black locust trees. Air temperature/water vapor deficit of the air (VPD) 15 °C / 3.4 mPa Pa<sup>-1</sup>, 25 °C / 11.1 mPa Pa<sup>-1</sup> and 30 °C / 21.5 mPa Pa<sup>-1</sup>. Mean values of 7 - 8 leaflets (n = 6). Different letters characterize significant differences ( $p \leq 0,05$ ) between the mean values of the treatments.

ist. Die Werte der WUE sind bei beiden Behandlungen sowohl in Hinblick auf ihre Höhe als auch auf ihre Abstufung einander ähnlich (Abbildung 5C). Die höchsten Werte treten an den Tagen mit 15 °C auf, mit steigender Temperatur sinken die Werte ab. Allerdings sind die Ursachen für diesen Verlauf unterschiedlich. Während bei den gut gewässerten Pflanzen Pn über alle Temperaturen nahezu konstant bleibt, nimmt die Transpiration mit steigenden Lufttemperaturen deutlich zu. Bei den trocken-gestressten Pflanzen verhält es sich gerade umgekehrt, die Transpiration bleibt konstant, und die Netto-Photosynthese sinkt ab.

Aus Abbildung 6 wird deutlich, dass die Abnahme von Pn bei den trocken-gestressten Bäumen eine Folge des Stomataschlusses ist, der durch das steigende Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft (VPD) verursacht wird. Bei dieser Behandlung bleibt die Transpiration kons-

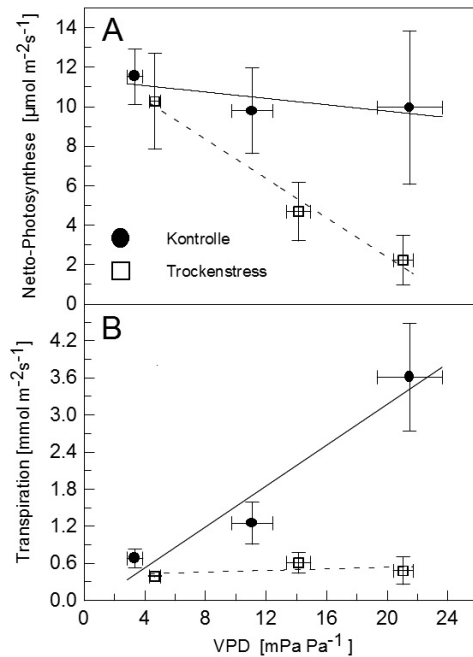


Abb. 6. Einfluss des Wasserdampfdefizits der Luft (VPD) auf die Netto-Photosyntheserate (A) und die Transpiration (B) von gut gewässerten (Kontrolle) und trockengestressten Robinien.  
Influence of the water vapor deficit of the air (VPD) on net photosynthesis rate (A) and transpiration (B) of well-watered (control) and drought stressed black locust trees.

tant auf sehr niedrigem Niveau, obwohl VPD von unter 4 auf 22 mPa Pa<sup>-1</sup> zunimmt. Im Gegensatz hierzu zeigen die gut gewässerten Bäume keine stomatare Regulation mit steigendem VPD und die Transpiration folgt dem Anstieg des Wasserdampf-sättigungsdefizites der Luft (Abbildung 6B). Die Stomataregulation erfolgt vor allem über die Bodenwasserverfügbarkeit. Erst unter Trockenstress setzt dann eine Luftfeuchte-induzierte Regulierung ein, mit dann auch negativen Auswirkungen auf die CO<sub>2</sub>-Aufnahme. Bei ausreichender Bodenwasserverfügbarkeit werden dagegen die Transpirationsraten nicht eingeschränkt, dies ermöglicht die Aufrechterhaltung einer hohen Netto-Photosyntheserate. Infolgedessen steigt bei guter Wasserversorgung der Wasserverbrauch der Bäume auch bei hohen Lufttemperaturen auf der Gesamtpflanzebene linear an (Mantovani et al. 2011).

*Chlorophyllfluoreszenz*

Auch bei den mit der Chlorophyllfluoreszenz-Methode gemessenen Elektronentransportraten (ETR) und den effektiven Quantenausbeuten (Φ<sub>PSII</sub>) treten durch die Wassergabe bedingte Unterschiede auf. Die Werte der Kontrollpflanzen übertreffen bei allen Temperaturbereichen die der gestressten Bäume. Auffällig ist dabei der signifikante Anstieg von ETR (Abb. 7A) und Φ<sub>PSII</sub> (Abbildung 7B) der trockengestressten Bäume mit steigender Temperatur, der gegenläufig zur CO<sub>2</sub>-Aufnahme ist (Abbildungen 5 und 6A). Bedingt durch den Stomatenschluss ist offenbar die Versorgung des photosynthetisch aktiven Gewebes mit CO<sub>2</sub> behindert, und eine mit der Temperatur gesteigerte Photorespiration ist vermutlich Ursache für den Anstieg der Elektronentransportrate. Somit führt auch bei der Robinie der Trockenstress zu einer Umverteilung im Elektronenfluss von der CO<sub>2</sub>-Assimilation hin zur Photorespiration und zur Mehler-Peroxidase-Reaktion (Biehler und Fock 1996, Park et al. 1996, Haupt-Herting und Fock 2000), um die eingestrahle überschüssige Energie abzuleiten, wie dies u. a. bei *Betula ermanii* (Kitao et al. 2003) und bei

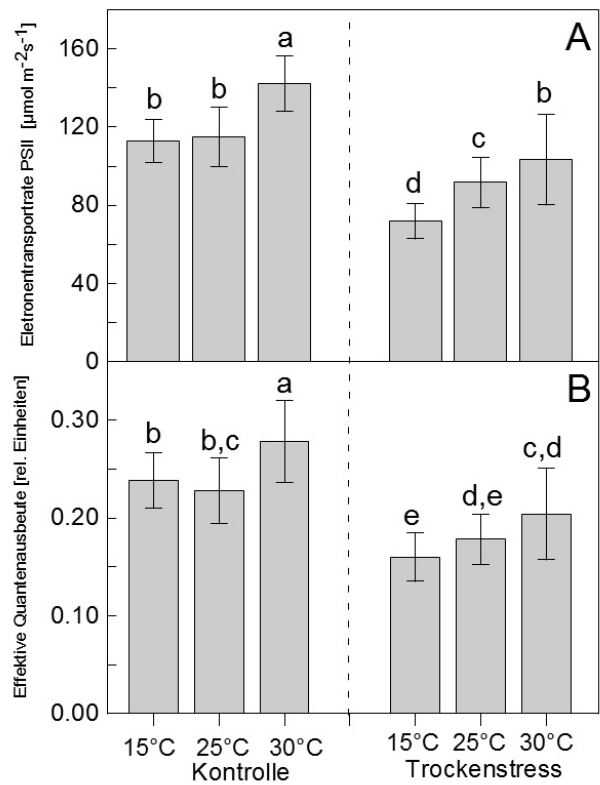


Abb. 7. Elektronen-Transportrate des Photosystems II (A) und Quantenausbeute des Photosystems II (B) von gut gewässerten und trockengestressten Robinien. Temperatur/Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft (VPD) von 15 °C / 3,4 mPa Pa<sup>-1</sup>, 25 °C / 11,1 mPa Pa<sup>-1</sup> und 30 °C / 21,5 mPa Pa<sup>-1</sup>. Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede (p ≤ 0,05) zwischen den Werten der Behandlungen (n = 13).  
Electron transport rate of photosystem II (A) and quantum yield of photosystem II (B) of well-watered (control) and drought stressed black locust trees. Air temperature/ water vapor deficit of the air (VPD) 15 °C / 3.4 mPa Pa<sup>-1</sup>, 25 °C / 11.1 mPa Pa<sup>-1</sup> and 30 °C / 21.5 mPa Pa<sup>-1</sup>. Different letters characterize significant differences (p ≤ 0.05) between the mean values of the treatments (n = 13).

*Fagus crenata* (Ifo et al. 2004) unter Trockenstress beobachtet wurde. Dabei ist die Photorespiration als ein Schutzmechanismus anzusehen (Ögren und Rosenqvist 1992, Ögren und Huner 1993, Heber et al. 1996, Veste et al. 2000).

Zusätzlich war in unserem Versuch zu beobachten, dass die Robinien auch durch Änderung der Blattstellung in der Lage sind, ein Überangebot an Licht sowohl unter Trockenstress als auch bei gut gewässerten Pflanzen zu regulieren. Die Bewegung der Blätter wird nach Arena et al. (2008) und Xu et al. (2009) durch Licht induziert.

Hinsichtlich der maximalen Quantenausbeute (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) können trotz des relativ extremen Trockenstresses keine Unterschiede zwischen den Behandlungen festgestellt werden (Tabelle 1), und auch eine Schädigung des Photosyntheseapparates ist auszuschließen, da ETR (Abbildung 7A) und Φ<sub>PSII</sub> (Abbildung 7B) der trockengestressten Bäume auch mit steigender Temperatur nicht ab-, sondern signifikant zunehmen. So sind die Unterschiede auf eine Limitierung der CO<sub>2</sub>-Aufnahme bedingt durch Änderungen der stomataren und Mesophyll-Leitfähigkeit zurückzuführen, wie dies auch bei anderen Baumarten unter Trockenstress beobachtet wurde (z. B. Epron und Dreyer 1990, Grassi und Magnani 2005, Gallé und Feller 2007, Aranda et al. 2011, Kriebitzsch und Veste 2012).

## Schlussfolgerungen

Die Robinie ist auch an ihrem natürlichen Standort in Nordamerika eine Pionierbaumart. Diese Pioniere zeichnen sich durch eine hohe Anpassungsfähigkeit an Wassermangel aus, wie dies auch bei der Birke (*Betula pendula*) und der Eberesche (*Sorbus aucuparia*) zu beobachten ist (Ellenberg und Leuschner 2010, Maier 2010, Roloff und Pietzarka 2010). Wie diese beiden Arten hat auch die Robinie zwei Anpassungen an die Trockenheit: (I) Stomatenschluss bei Bodentrockenheit verbunden mit hohen Lufttemperaturen und einem hohen Wasserdampf sättigungsdefizit der Luft und (II) Abwurf einzelner Blättchen bis zu ganzen Fiederblättern bei langanhaltender Trockenheit, um die transpirierende Blattoberfläche zu reduzieren. Bei kühlen Bedingungen kann dagegen die hohe Netto-Photosynthese-Aktivität auch von trockengestressten Bäumen aufrechterhalten werden. Die Verringerung der photosynthetisch aktiven Blattfläche und häufiger Stomatenschluß infolge Trockenheit können allerdings zu einer signifikant geringeren Kohlenstoffassimilation und somit zu einem verringerten Wachstum führen. So ist der Stammumfang der trockengestressten Pflanzen um 41,5 % gegenüber den Kontrollpflanzen reduziert (Abbildung 8).

Aufgrund ihrer hohen ökophysiologischen Plastizität und Anpassungsfähigkeit in Kombination mit der Fähigkeit der Stickstofffixierung kann die Robinie zwar auch in Mitteleuropa als Pionier auf Rohböden und bei trockenen Bedingungen angebaut werden. Experimente mit Robinien-Jungpflanzen zeigen, dass das Wasserpotenzial der Robinie frühzeitig auf Änderungen der Bodenwasserversorgung bei einem gleichzeitig hohen Wasserverbrauch reagiert (Yan et al. 2010). Ein stark negatives Wasserpotenzial verringert aber die Überlebensraten der Jungpflanzen (Schulte und Marshall 1983). Für den Anwuchserfolg von jungen Robinien an Trockenstandorten ist daher bei der Bestandesbegründung eine ausreichende Wasserversorgung notwendig.

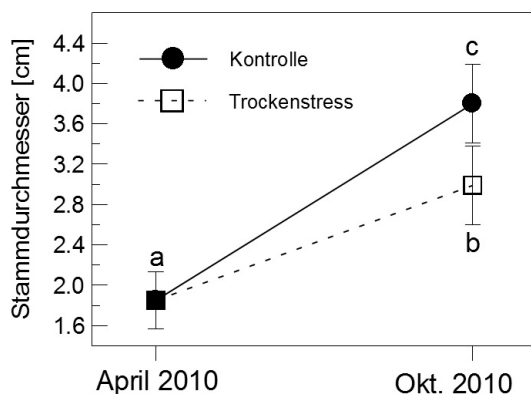


Abb. 8. Wachstum des Stammdurchmessers (gemessen 50 cm über der Topfoberfläche) von gut gewässerten (Kontrolle) und trockengestressten Robinien während der Vegetationsperiode 2010.

Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede ( $p \leq 0,05$ ) zwischen den mittleren Stammdurchmessern zu Beginn des Versuches ( $n = 9$ ) und den Werten der Kontrollvariante ( $n = 13$ ) bzw. der Trockenstressvariante ( $n = 13$ ) am Ende des Versuches.

Growth of stem diameter (measured 50 cm above the pot surface) of well-watered (control) and drought stressed black locust trees during the vegetation period 2010.

Different letters characterize significant differences ( $p \leq 0.05$ ) between the mean value of the stem diameter at begin ( $n = 9$ ) and the values of the control ( $n = 13$ ) resp. the dry stress treatment ( $n = 13$ ) at the end of the experiment.

## Danksagung

Dem technischen Leiter des Gewächshauses Otto Rühmann und dem Gärtner Christian Csala danken wir für die Bereitstellung und Kultivierung der Versuchspflanzen, stetige Gesprächsbereitschaft und viele gute Ideen bei der Durchführung des Versuches. Wir danken den beiden Gutachtern des Manuskriptes für die Durchsicht und konstruktive Kommentare.

## Literatur

- Aranda I., Rodriguez-Calcerrada J., Robson T.M., Cano J., Alte L., Sanchez-Gomez D. 2011. Stomatal and non-stomatal limitations on leaf carbon assimilation in beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings enduring moderate water stress under natural conditions. In: Genetic Resources of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) for Sustainable Forestry: Proceedings of the COST E52 Final meeting, Serie Forestal 22, 37-52
- Arena C., Vitale L., De Virzo Santo A. 2008. Paraheliotropism in Robinia pseudoacacia plants: an efficient means to cope with photoinhibition. In: Allen J.F., Grantt E., Goldbeck J.H., Osmond B. (eds.) Photosynthesis. Energy from the sun: 14th International Congress on Photosynthesis. Springer Netherlands, Dordrecht, 1403-1406
- Biehler K., Fock H. 1996. Evidence for the contribution of Mehler-peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat. Plant Physiology 112, 265-272
- Böhm C., Quinkenstein A., Freese D., Hüttl, R.F. 2011. Assessing the short rotation woody biomass production on marginal post-mining areas. Journal of Forest Science 57, 303-311
- Boring L.R., Swank W.T. 1984a. The role of black locust (*Robinia pseudoacacia*) in forest succession. Journal of Ecology 72, 749-766
- Boring L.R., Swank W.T. 1984b. Symbiotic nitrogen fixation in generating black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) stands. Forest Science 30, 528-537
- Caemmerer S. von, Farquhar G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta 153, 376-387
- Ellenberg H., Leuschner C. 2010. Die Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart
- Epron D., Dreyer E. 1990. Stomatal and non stomatal limitation of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. Annals of Forest Science 47, 435-450
- Gallé A., Feller U. 2007. Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. Physiologia Plantarum 131, 412-421
- Gallé A., Haldimann P., Feller U. 2007. Photosynthetic performance and water relations in young pubescens oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. New Phytologist 174, 799-810
- Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. 1989. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochimica et Biophysica Acta 990, 87-92
- Grassi G., Magnani F. 2005. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. Plant, Cell and Environment 28, 834-849
- Grünwald H., Böhm C., Quinkenstein A., Grundmann P., Eberts J., Wühlich G. von 2009. Robinia pseudoacacia L.: a lesser known tree species for biomass production. BioEnergy Research 2, 123-133
- Haupt-Herting S., Fock H.P. 2000. Exchange of oxygen and its role in energy dissipation during drought stress in tomato plants. Physiologia Plantarum 110, 489-495
- Heber U., Bligny R., Streb P., Douce R. 1996. Photorespiration is essential for the protection of the photosynthetic apparatus of C3 plants against photoinactivation under sunlight. Botanica Acta 109, 307-315
- Herppich W.B., Midgley G., Herppich M., Tüffers A., Veste M., Willert D.J. von 1998. Interactive effects of photon fluence rates and drought on CAM-cycling in *Delosperma tradescantioides* (Mesembryanthemaceae). Physiologia Plantarum 102, 148-154
- Ifo A., Fukasawa H., Nose Y., Kakubari Y. 2004. Stomatal closure induced by high vapor pressure deficit limited midday photosynthesis at the canopy top of *Fagus crenata* Blume on Naeba mountain in Japan. Trees 18, 510-517
- Inskeep W.P., Bloom P.R. 1985. Extinction coefficients of chlorophyll a and b in N,N-dimethylformamide and 80% acetone. Plant Physiology 177, 483-485
- Kätzel R., Höppner K. 2011. Adaptation strategies in forest management

- under the conditions of climate change in Brandenburg. *Folia Forestalia Polonica A* 53, 43-51
- Kitao M., Lei T.T., Koike T., Tobita H., Maruyama Y. 2003. Higher electron transport rate observed at low intercellular CO<sub>2</sub> concentration in long-term drought-acclimated leaves of Japanese mountain birch (*Betula ermanii*). *Physiologia Plantarum*, 118, 406-413
- Koch W., Lange O.L., Schulze E.-D. 1971. Eco-physiological investigations on wild and cultivated plants in the Negev Desert. I. Methods: a mobile laboratory for measuring carbon dioxide and water vapour exchange. *Oecologia* 8, 296-309
- Krall J.P., Edwards G.E. 1992. Relationship between photosystem II activity and CO<sub>2</sub> fixation. *Physiologia Plantarum* 86, 180-187
- Kriebitzsch W.U. 1992. Der CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>O-Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von Standortsfaktoren. I. Lichtabhängigkeit der Photosynthese im Jahresgang. *Flora* 186, 67-85
- Kriebitzsch W.U., Veste M. 2012. Bedeutung trockener Sommer für die Photosynthese und Transpiration von verschiedenen Herkünften der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). *Landbauforschung – vTI Agriculture and Forestry Research* 62, 193-209
- Landesforstanstalt Eberswalde 2002. Ausländische Baumarten in Brandenburg. Eberswalde u. Potsdam
- Larcher W. 1994. *Ökophysiologie der Pflanzen*. Stuttgart
- Maier J. 2010. *Sorbus aucuparia*. In: Roloff A., Weisgerber H., Lang U., Stimm B. (Hrsg.) *Bäume Mitteleuropas. Von Aspe bis Zirbel-Kiefer*. Weinheim, 223-238
- Mantovani D., Veste M., Freese D. 2011. How much water is used by black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) short-rotation plantation on degraded soil? In: Jahrestagung der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft 2011 „Böden verstehen – Böden nutzen – Böden fit machen“, 3. - 9. September 2011, Berlin, Germany, *Berichte der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft*, 4p. <http://eprints.dbges.de/740/>
- Marino D., Frendo P., Ladrera R., Zabalza A., Puppo A., Arrese-Igor C., González E.M. 2007. Nitrogen fixation control under drought stress – localized or systemic? *Plant Physiology* 143, 1968-1974
- Mayer H. 1992. *Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage*. 4. Aufl. Stuttgart
- Mebrahtu T., Hanover J., Layne D.R., Flore J.A. 1991. Leaf temperature effects on net photosynthesis, dark respiration, and photorespiration of seedlings of black locust families with contrasting growth rates. *Canadian Journal of Forest Research* 21, 1616-1621
- Mebrahtu T., Layne D.R., Hanover J., Flore J.A. 1993. Net photosynthesis of black locust seedlings in response to irradiance, temperature and CO<sub>2</sub>. *Photosynthetica* 28, 145-154
- Midgley G., Veste M., Willert D.J. von, Davis G.W., Steinberg M., Powrie L.W. 1997. Comparative field performance of three different gas exchange systems. *Bothalia* 27, 83-89
- Ögren E., Rosenqvist E. 1992. On the significance of photoinhibition of photosynthesis in the field and its generality among species. *Photosynthesis Research* 33, 63-71
- Ögren G., Huner N.P.A. 1993. Cold-hardening-induced resistance to photoinhibition of photosynthesis in winter rye is dependent upon an increased capacity for photosynthesis. *Planta* 189, 150-156
- Park Y.I.I., Chow W.S., Osmond C.B., Anderson J.M. 1996. Electron transport to oxygen mitigates against the photoinactivation of photosystem II in vivo. *Photosynthesis Research* 50, 23-32
- Quinkenstein A., Pape D., Freese D., Schneider B.U., Hüttl R.F. 2012. Biomass, carbon and nitrogen distribution in living woody plant parts of *Robinia pseudoacacia* L. growing on reclamation sites in the mining region of Lower Lusatia (Northeast Germany). *International Journal of Forestry Research* Vol. 2012, 1-10
- Ranney T.G., Whitlow T.H., Bassuk N.L. 1990. Response of five temperate deciduous tree species to water stress. *Tree Physiology* 6, 439-448
- Rédei K., Veperdi I. 2009. The role of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in establishment of short-rotation energy plantations in Hungary. *International Journal of Horticultural Science* 15, 41-44
- Rédei K., Osváth-Bujtás Z., Veperdi I. 2008. Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) improvement in Hungary: a review. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* 4, 127-132
- Roloff A., Pietzarka U. 2010. *Betula pendula*. In: Roloff A., Weisgerber H., Lang U., Stimm B. (Hrsg.) *Bäume Mitteleuropas: von Aspe bis Zirbel-Kiefer*. Weinheim, 61-75
- Schreiber U., Schliwa U., Bilger W. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research* 10, 51-62
- Schreiber U., Bilger W., Neubauer C. 1994. Chlorophyll fluorescence as a non-instructive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze E.-D., Caldwell M.M. (eds.) *Ecophysiology of photosynthesis*. Ecological Studies 100, Berlin, 49-70
- Schuemer R., Stroehlein G., Gogolok J. 1990. *Datenverarbeitung und statistische Auswertung mit SAS. Bd. 2 Komplexe statistische Analyseverfahren*. Stuttgart
- Schütt P. 2010. *Robinia pseudoacacia*. In: Roloff A., Lang U., Weisgerber H., Stimm B. (Hrsg.) *Bäume Nordamerikas: von Alligator-Wachholder bis Zuckerahorn*. Weinheim, 216-230
- Schulte P.J., Marshall P.E. 1983. Growth and water relations of black locust and pine seedlings exposed to controlled water stress. *Canadian Journal of Forest Research* 13, 344-338
- Serrain R., Sinclair T.R., Purcell L.C. 1999. Symbiotic N<sub>2</sub> fixation response to drought. *Journal of Experimental Botany* 50, 143-155
- Starfinger U., Kowarik I. 2010. *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae), Robinie. In: Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.) *Neoflora – invasive gebietsfremde Pflanzen in Deutschland*. <http://www.floraweb.de/neoflora/handbuch/robiniapseudoacacia.html> (17.08.2012)
- Veste M., Herppich W. 1995. Diurnal and seasonal fluctuations in the atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and their influence on the photosynthesis of *Populus tremula*. *Photosynthetica* 31, 371-378
- Veste M., Ben-Gal A., Shani U. 2000. Impact of thermal stress and high vpd on gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Citrus grandis* under desert conditions. *Acta Horticulturae* 531, 143-149
- Veste M., Böhm C., Quickenstein A., Freese D. 2010. Biological fixation of atmospheric nitrogen by *Robinia pseudoacacia* L. in short-rotation plantations on post-mining sites in Lower Lusatia (Brandenburg, NE Germany). *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 40, 313
- Wendelberger G. 1954. Die Robinie in den kontinentalen Trockenwäldern Mittel- und Osteuropas. *Allgemeine Forstzeitschrift* 10, 167-168
- Willert D.J. von, Herppich W.B., Mattysek R. 1995. *Experimentelle Pflanzenökologie*. Stuttgart
- Xu F., Guo W., Xu W., Du N., Wang Y. 2009. Leaf movement and photosynthetic plasticity of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) alleviate stress under different light and water conditions. *Acta Physiologiae Plantarum* 31, 553-563
- Yan M.-J., Yamanaka N., Yamamoto F., Du S. 2010. Responses of leaf gas exchange, water relations, and water consumption in seedlings of four semi-arid tree species to soil drying. *Acta Physiologiae Plantarum* 32, 183-189
- Zhang Y., Zheng Q., Tyree M. 2012a. Factors controlling plasticity of leaf morphology of *Robinia pseudoacacia* L. II: height-associated variation in leaf structure. *Annals of Forest Science* 69, 29-37
- Zhang Y., Equiza M., Zheng Q., Tyree M. 2012b. Factors controlling plasticity of leaf morphology of *Robinia pseudoacacia* L. II: the impact of water stress on leaf morphology of seedlings grown in a controlled environment chamber. *Annals of Forest Science* 69, 39-47