

139. Jahrgang (2022), Heft 1, S. 73–94

**Austrian Journal of
Forest Science**

Centralblatt
für das gesamte
Forstwesen**Antioxidative capacity of oak trees – Tannins as a substantial prerequisite for a provenance-specific response to drought****Antioxidantienkapazität von Eichen – Gerbstoffe als wesentlicher Beitrag zur herkunftsspezifischen Antwort auf Trockenheit**Franziska Schlosser¹, Silke Böhm¹, Nikolas Horder¹, Stefan Seegmüller^{1*}**Keywords:** *Quercus*, climate, weather, aridity, drought, tree growth, ROS, oxidative stress, antioxidative system, heredity**Schlüsselbegriffe:** *Quercus*, Klima, Witterung, Aridität, Dürre, Baumwachstum, ROS, oxidativer Stress, antioxidatives System, Vererbung**Abstract**

Adult Sessile and Pedunculate oak (*Quercus petraea* Liebl. & *Q. robur* L.) and their offsprings were assessed for the antioxidative capacity. The antioxidative capacity is a quantitative trait for the capability of animate beings to remove reactive oxygen species by means of antioxidants. Factors were climate and weather drought constraints, oxidative load, biomembrane damage, antioxidative system and tannins.

There was substantial total antioxidative capacity of about 400 µmol ascorbate-equivalents / g dry matter in the Sessile and Pedunculate oak leaves, however, unimpacted by adverse environments (cf. Tab. 4, 5). Instead, it is correlated to total phenolics in a clearly positive way, particularly through the essential oak ellagitannins vescalagine and castalagine (cf. Fig. 3, 4). Total phenolics driven antioxidative capacity is accumulated in convenient environments and consumed in adverse situations.

¹ Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz, Hauptstraße 16, 67705 Trippstadt, Deutschland

*Corresponding author: Stefan Seegmüller, stefan.seegmueller@wald-rlp.de

When grown under common conditions offspring from humid oldgrowth stands tended to accumulate more total antioxidative capacity in a favourable environment and used it up under drought constraints. On the other hand, the saplings from arid oldgrowth stands held their total antioxidative capacity constant even in a more adverse environment (cf. Fig. 5; Tab. 8).

Zusammenfassung

Blätter von adulten Stiel- und Traubeneichen (*Quercus robur* L., *Q. petraea* Liebl.) und deren Nachkommen wurden auf ihre Antioxidantienkapazität untersucht. Die Antioxidantienkapazität quantifiziert die Fähigkeit von Lebewesen, reaktive Sauerstoffspezies mittels Antioxidantien zu beseitigen. Als Einflussfaktoren wurden Klima, Witterung, das antioxidative System und die Tannine analysiert. Es zeigte sich, dass die Antioxidantienkapazität der Stiel- und Traubeneichen nicht mit Trockenstress, Wasserstoffperoxid oder Malondialdehyd korreliert und bei durchschnittlich 400 μmol Ascorbat-Äquivalenten/g Trockensubstanz liegt. Gesamtphenole, insbesondere Vescalagin und Castalagin, bestimmen diesen Kennwert zu durchschnittlich ca. 80 %. Die Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität ist bei trockener Witterung geringer. Bei einheitlichen Anzuchtbedingungen akkumulierten nur die Nachkommen humider Eichenbestände unter günstiger Wasserversorgung die Antioxidantienkapazität und verbrauchten sie unter Trockenheitsbelastung. Bei Nachkommen arider Eichenbestände hingegen erhöhte sich die Antioxidantienkapazität nicht bei reichlichem Wasserangebot, allerdings hielten diese auch unter Trockenheit ihre Antioxidantienkapazität aufrecht.

1 Einleitung

Stiel- und Traubeneiche (*Quercus robur* L. und *Q. petraea* Liebl.) haben unter allen Eichenarten eine herausragende Bedeutung für die mitteleuropäischen Wälder. Sie bedecken nach den Buchen die größten Flächen in den laubbaumgeprägten Wäldern, erwirtschaften nach wie vor die höchsten Waldreinerträge unter allen Laubbaumarten und gelten als besonders stresstolerant (Ellenberg, 1986; Phan Hoang *et al.*, 2007; Schwanz & Polle, 2001). Diese Toleranz wird ihnen wohl im Klimawandel besonders zugutekommen (von Teufel, 2010). Eichen können trockene Standortbedingungen und insbesondere sommerliche Dürreperioden vergleichsweise unbeschadet bewältigen (Vanhellemont *et al.*, 2019). Diese Fähigkeit hängt unter anderem von ihrem Vermögen zur Bewältigung von oxidativem Stress ab (Schwanz & Polle, 2001).

Oxidativer Stress entsteht, wenn Eichen bei sommerlichem Wassermangel ihre Stomata schließen müssen, um Luftembolien zu vermeiden (Cochard *et al.*, 1996). Dies führt dazu, dass das Kohlendioxid im substomatären Raum bald assimiliert ist. Die Bäume übertragen dann die aktivierten Elektronen im Photosystem II unter Bildung reaktiver Sauerstoffspezies in der chloroplastidären Mehlerreaktion, der Photorespiration in den Peroxisomen und der respiratorischen Elektronentransportkette in den Mitochondrien auf molekularen Sauerstoff (Asada, 1996; Polle *et al.*, 2006; Renn-

berg *et al.*, 2006). Die reaktiven Sauerstoffspezies, darunter das Wasserstoffperoxid (Peroxid) als bedeutendster Vertreter, greifen besonders die Biomembranen der Zellorganellen an, die irreversibel geschädigt werden (Govrin & Levine, 2000). Dabei entsteht Malondialdehyd als Abbauprodukt (Govrin & Levine, 2000). Daher ist Malondialdehyd ein aussagekräftiger Indikator für oxidativen Stress bei Pflanzen.

Um solche Schäden zu vermeiden, fangen Pflanzen die reaktiven Sauerstoffspezies in den Chloroplasten mit einem System von Antioxidantien und regenerierenden Enzymen (Foyer-Halliwell-Asada-Zyklus) und das Peroxid aus der Photorespiration in den Peroxisomen mit der Catalase ab (Asada, 1996; Rennenberg *et al.*, 2006). Zu den Antioxidantien gehört unter anderem das Ascorbat, das unter dem Einfluss reaktiver Sauerstoffspezies leichter als die Biomembranen oxidiert (Rennenberg *et al.*, 2006). Neben dem Ascorbat entfalten auch die hydrolysierbaren Tannine im physiologischen Bereich (neutral bis schwach sauer) eine bedeutende antioxidative Aktivität (Hagerman *et al.*, 1998). In Eichenblättern kommen große Mengen an hydrolysierbaren Tanninen, in der Regel Ellagatannine vor (Bärlocher & Graça, 2005; Scalbert & Haslam, 1987; Scalbert *et al.*, 1988). Die wesentlichen Ellagatannine der Eichen sind das Vescalagin und das Castalagin (Mayer *et al.*, 1967).

Das Vermögen der Antioxidantien zur Beseitigung von reaktiven Sauerstoffspezies lässt sich als Antioxidantienkapazität quantifizieren. Die Antioxidantienkapazität gilt als Weiser für die Fähigkeit eines Organismus, widrigen Umweltbedingungen zu trotzen (Bartosz, 2003).

Allerdings berücksichtigt die Antioxidantienkapazität nicht die physiologischen Vorgänge in den Zellen, für die neben den Gehalten an Antioxidantien auch die Aktivitäten regenerierender Enzyme unabdingbar sind (Polle *et al.*, 2006; Rennenberg *et al.*, 2006). Vor diesem Hintergrund besteht derzeit keine abschließende Klarheit darüber, ob die Antioxidantienkapazität die Fähigkeit der Pflanzen, oxidativen Stress abzuwehren, unverzerrt widerspiegelt. Voraussetzung hierfür wäre, dass sie in einem substanziellen Zusammenhang zu den Umweltbeziehungen der Bäume steht. Deshalb ist es das erste Ziel des Beitrags, die Korrelation von Antioxidantienkapazität und Witterung, Peroxidakkumulation und/oder Malondialdehyd zu überprüfen.

Obwohl die Tannine bis zu 10 % der Trockensubstanz von Eichen ausmachen, wurden sie bisher kaum einmal in einen Zusammenhang zur Antioxidantienkapazität gestellt (Scalbert *et al.*, 1988; Tuyen *et al.*, 2016; Tállos-Nebehaj *et al.*, 2017). Deshalb ist es das zweite Ziel dieses Beitrags zu prüfen, ob die phenolischen Verbindungen sowohl als Gesamtphenolgehalt als auch in ihrer Zusammensetzung unter besonderer Berücksichtigung von Vescalagin und Castalagin die Antioxidantienkapazität der Eichen beeinflussen.

Für die Praxis sind Bestrebungen von immenser Bedeutung, dem Klimawandel mit sogenannten „Trockeneichen“ zu begegnen (Glatzer & Schramm, 2010; Landesforsten Rheinland-Pfalz, 2020). Unklar blieb jedoch bisher, ob sich „Trockeneichen“ gegen-

über den Bäumen von frischen Standorten durch eine erhöhte Antioxidantienkapazität auszeichnen. Das dritte Ziel des vorliegenden Beitrags ist zu untersuchen, ob aride und humide Eichenherkünfte unterschiedliche Antioxidantienkapazitäten aufweisen.

2 Methodik

2.1 Untersuchungsstandorte in drei Regionen

Adulte Eichenwälder in der Reifephase *in situ* und deren Nachkommen wurden im Soonwald, den Pfälzer Nordvogesen und der Oberrheinischen Tiefebene untersucht (Abb. 1; Tab. 1; vgl. auch Gauer & Aldinger, 2005). In jeder Region wurden drei Bestände unterschiedlicher Aridität ausgewählt (Abb. 1).

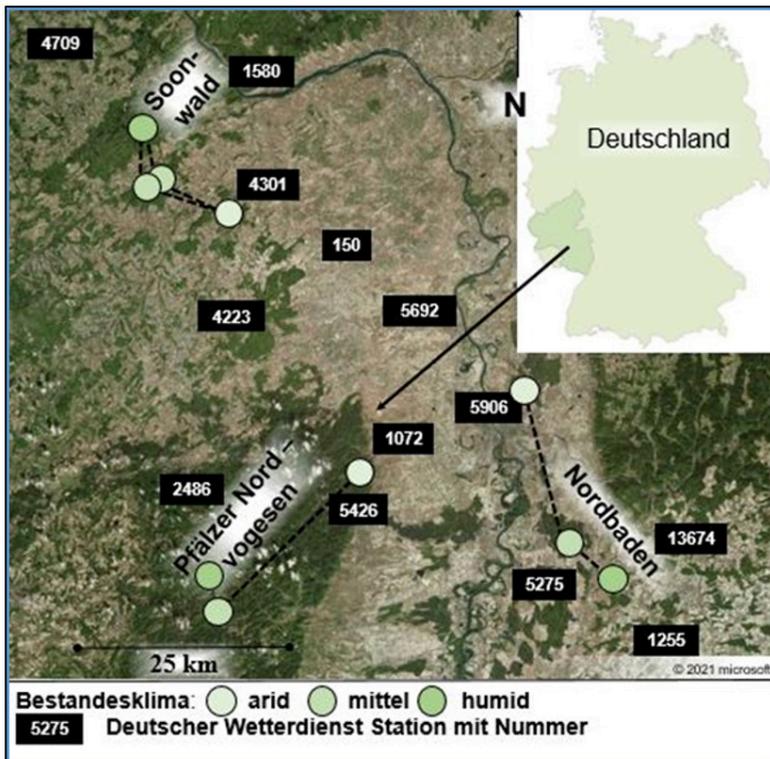


Figure 1: Locations of the investigated stands. Numbers indicate identification codes for the weather stations of the Deutscher Wetterdienst.

Abbildung 1: Lage der Untersuchungsbestände. Die Zahlen bezeichnen die Nummern der Wetterstationen des Deutschen Wetterdienstes.

Table 1: Geographic position and site characteristics of investigated stands, derived from forest inventory data bases.

Tabelle 1: Lage und Standorteigenschaften der Untersuchungsbestände; ermittelt aus Forsteinrichtungsangaben.

Wuchsgebiet	Bestand	Geografische Lage	Trophie	Wärme- stufe	Wasserhaus- haltsstufe
Nordpfälzer Bergland	Mockenhalde	7°53'31"O, 49°27'22"N	mittel- arm	kollin	sehr trocken
	Stalwen	7°41'30"O 49°49'6"N	mittel	kollin	trocken
Hunsrück	Güllenbacherkopf	7°40'1"O, 49°50'50"N	mittel	kollin	trocken
	Heidenkopf	7°40'19"O, 49°55'12"N	mittel	submontan	ziemlich frisch
Ober- rheinisches Tiefland	Herrschaftswald	8°30'4"O, 49°32'58"N	arm	planar	mäßig trocken
	Hochholz	8°38'16"O, 49°17'21"N	mittel	planar	mäßig frisch
	Paradies	8°43'48"O, 49°16'23"N	reich	kollin	frisch
Pfälzer Nord- vogesen	Bräuningerfels	8°8'42"O, 49°26'24"N	mittel- arm	kollin	mäßig trocken
	Schindhübel	7°52'18"O, 49°19'27"N	mittel	kollin	mäßig frisch
	Bäckertälchen	7°54'41"O, 49°22'7"N	mittel	kollin	ziemlich frisch

Die Aridität der Bestände wurde als Verhältnis von Niederschlag und Temperatur (mm/°C) definiert. Dieser Kennwert ist ein meteorologischer Parameter, der einen Hinweis auf die Wahrscheinlichkeit für Trockenstress an einem Standort gibt (de Martonne, 1926; Arbeitskreis Standortskartierung in der Arbeitsgemeinschaft Forsteinrichtung, 2016). Als klimatischer Kennwert wurde er für die Vegetationszeit von Anfang Mai bis Ende September für die 30-jährige Periode von 1981–2010 mithilfe der Daten der drei nächstgelegenen Stationen des Deutschen Wetterdienstes bestimmt (Abb. 1). Zusätzlich wurde für die Messjahre 2014 und 2015 auch die Aridität berechnet (Witterungsaridität).

Table 2: Vegetation period aridity indices of the oak stands and weather conditions aridity indices before leaf samplings from adult oaks in 2014 and 2015.

Tabelle 2: Vegetationszeitaridität der Eichenbestände und Witterungsariditäten vor den Beerntungen der Alteichen in den Jahren 2014 und 2015.

Ariditätsreihe	Bestand	Vegetationszeitaridität (mm / °C)	Erntedatum	Witterungsaridität (mm / °C)
Soonwald	Mockenhalde	17,85	19.06.14	0,06
			23.06.15	187,45
	Stalwen	18,84	19.06.14	0,07
	Güllenbacherkopf	18,78	18.06.15	197,82
	Heidenkopf	22,57	19.06.14	0,09
			23.06.15	432,91
Oberrheinisches Tiefland	Herrschaftswald	16,05	18.06.15	38,20
	Hochholz	16,67	17.06.15	0,30
	Paradies	23,12	17.06.15	0,50
Pfälzer Nordvogesen	Bräuningerfels	20,91	12.06.14	0,37
			18.06.15	22,08
	Schindhübel	24,30	12.06.14	0,06
			19.06.15	230,50
	Bäckertälchen	25,03	13.06.14	0,07
			19.06.15	234,36

In jeder Region wurden je ein arider, ein mittlerer und ein humider Eichenbestand zu sogenannten „Ariditätsreihen“ zusammengefasst, um den Einfluss des Klimas zu verdeutlichen (Abb. 1, Tab. 1, 2). Im Soonwald musste der Bestand auf dem Stalwen 2015 durch den Bestand am Güllenbacherkopf ersetzt werden, weil er durch Schwamm-spinnerbefall schwer in Mitleidenschaft gezogen worden war.

2.2 Feldmessungen

2.2.1 Untersuchungen in Altbeständen

Im Juni 2014 und 2015 wurde in jedem Altbestand Blattmaterial von jeweils acht vorherrschenden, nicht benachbarten Eichen gewonnen. Mithilfe der Tageswerte (Durchschnittstemperatur, Niederschlagssumme) wurde vor jedem Erntetermin die

12-Tages-Witterungsaridität bestimmt. Dem täglich wechselnden Wettergeschehen entsprechend variierten die Witterungsariditäten im Vergleich zum Vegetationszeitindex mit Werten von unter 0,1 mm/°C bis über 400 mm/°C sehr stark (Tab. 3).

Die Blattproben wurden aus den Lichtkronen der Eichen mittels Seilschleudertechnik mit einer Sägenkette entnommen. Zum Erntezeitpunkt waren alle Blätter voll ausdifferenziert. Blätter der Johannistriebe wurden nicht in Betracht gezogen. In die Untersuchungen gingen nach okularer Einschätzung ausschließlich gesunde und schadensfreie Blätter ein. Die Blätter wurden von drei Stellen der beschossenen Bäume geerntet und unverzüglich vor Ort aufgearbeitet. Zu diesem Zweck wurden die Mittelrippen der Blätter entfernt, die Blattspreiten in flüssigem Stickstoff eingefroren und ohne Unterbrechung der Kühlkette bis zur Analyse bei –80 °C aufbewahrt.

2.2.2 Versuche mit Nachkommenschaften

Im Jahr 2014 wurde ein Standortsaustauschversuch zwischen dem ariden und dem humiden Soonwaldbestand (Mockenhalde und Heidenkopf, wg. der klimatischen Vegetationszeitaridität vgl. Tab. 2) angelegt, um Herkunfts- und Witterungseinflüsse auf die Antioxidantienkapazität zu trennen. Zu diesem Zweck wurden jeweils 120 vorkultivierte Pflanzen der beiden Herkünfte in den Zielbeständen in ausreichend großen Kronenlücken ausgebracht.

Die jungen Eichen wurden am 01.09.2014 und am 02.09.2015 beerntet. Zu diesen Zeiten lagen die Witterungsariditäten zwischen 3,52 mm/°C (arider Standort 2015) und 15,18 mm/°C (humider Standort 2014; Tab. 3). An jedem Termin wurden je drei Proben der Nachkommenschaft der beiden Mutterbestände immer am frühen Vormittag vor 11 Uhr gesammelt. Die Blätter wurden vor Ort in flüssigem Stickstoff eingefroren und ohne Unterbrechung der Kühlkette bis zur Analyse bei –80 °C aufbewahrt.

Table 3: Weather conditions aridities before leaf harvest in the Soonwald stands of the site exchange trial.

Tabelle 3: Witterungsariditäten vor der Blatternte in den Soonwaldbeständen des Standortsaustauschversuchs.

Jahr	Bestandesklima	Witterungsaridität (mm / °C)
2014	arid	4,54
	humid	15,18
2015	arid	3,52
	humid	5,73

Im Jahr 2015 wurde am Genressourenzentrum Antonihof in den Pfälzer Nordvogesen (7°48'41"O, 49°21'45"N) ein Ariditätsversuch eingerichtet, in dem unterschiedlich aride Eichenherkünfte aus dem Soonwald unter identischen Temperaturbedingungen gezielt ariden und humiden Bedingungen ausgesetzt wurden. Zu diesem Zweck wurden vorkultivierte Pflanzen aus dem humiden Traubeneichenbestand am Heidenkopf, dem mittleren Bestand am Güllenbacherkopf und einem ariden Traubeneichenbestand (Rheingrafenstein) der Soonwaldregion innerhalb der Behandlungen vollständig randomisiert im Mai 2015 in drainierten Bodenröhren ausgebracht. Der Rheingrafenstein liegt in der Nähe der Mockenhalde und gleicht ihr standortskundlich.

Um den Niederschlag abzuhalten, wurden die Bodenröhren mit Gewächshausfolie (Folitec, Westerburg, D) in einer lichten Höhe von bis zu 2,50 m tunnelartig so überspannt, dass die Luft seitlich frei Zutreten konnte. Die Pflanzen wurden bei Aridität von 40 mm/°C bzw. 10 mm/°C kultiviert. Die Wasserzugaben für die betreffenden Ariditäten wurden zweimal wöchentlich abhängig von den Temperaturen der Vortage berechnet und jedem Baum gezielt zugeteilt. Die Bäume wurden zwischen dem 07.09. und 09.09.2015 jeweils vormittags bis 11 Uhr geerntet. Je Behandlung wurden zehn Proben von voll ausdifferenzierten, gesunden und unbeschädigten Blättern gewonnen und unverzüglich in flüssigem Stickstoff eingefroren. Die Proben wurden bis zu den Analysen ohne Unterbrechung der Kühlkette bei -80 °C aufbewahrt.

Im Frühjahr 2015 und 2017 wurde der Zusammenhang zwischen Gerbstoffen und Antioxidantienkapazität in Klimakammern unter kontrollierten Umweltbedingungen untersucht. Zu diesem Zweck wurden Stieleichen aus den unterschiedlich ariden Beständen der Oberrheinischen Tiefebene in drei Klimakammern (Fitotron SGC, Weissttechnik, Reisskirchen-Lindensruth, D) unter einem günstigen Frühsommerklima in 16 cm tiefen Pflanztrays in doppelter Wiederholung (zweimal 24 Pflanzen je Herkunft x Aridität) kultiviert (Tag/Nacht: 16 h/8 h; relative Luftfeuchte 55 %/75 %; Temperatur 25 °C/16 °C; 500 ppmv CO₂; Beleuchtungsstärke ca. 550 µmol photosynthetisch aktive Strahlung/m² * s ± 10 % auf der Höhe der obersten Blätter).

Etwa drei Monate nach der Keimung wurde die Aridität auf 30 mm/°C bzw. 10 mm/°C eingestellt, sobald der erste Trieb vollständig ausgereift war. Die Pflanzen wurden weitere drei Monate kultiviert. Danach wurden von jeder Herkunft drei unabhängige Proben von voll ausdifferenzierten, gesunden und unbeschädigten Blättern gewonnen, unverzüglich in flüssigem Stickstoff eingefroren und ohne Unterbrechung der Kühlkette bei -80 °C aufbewahrt.

2.3 Biochemische Laboruntersuchungen

Das Blattmaterial wurde ohne Unterbrechung der Kühlkette unter flüssigem N₂ gemörsert und nach der Extraktion 15 min bei 16 500 g und 4 °C (Antioxidantienkapazität: 0 °C) zentrifugiert. Alle Analysen wurden sechsfach wiederholt. Alle Parameter

wurden auf die Blatttrockensubstanz bezogen. Die photometrischen Untersuchungen wurden auf einem CADAS 100 Spektrophotometer (Hach Lange GmbH, Bad Homburg, Deutschland) und die flüssigchromatografischen auf HP 1090 bzw. HP 1050 HPLC-UV/Vis-Systemen (Hewlett Packard, Waldbronn, D) mit Nucleodur 250 * 4,6 mm 100-5, C18 ec Säulen mit Vorsäule bei 40 °C (Macherey-Nagel, Düren, NRW, D) durchgeführt.

2.3.1 Wasserstoffperoxid, Ascorbat und Malondialdehyd

Das Wasserstoffperoxid (H_2O_2) der Blätter wurde in 1 % Trichloressigsäure extrahiert und mit der Xylenolorangemethode photometrisch bei einer Wellenlänge von $\lambda = 560$ nm quantifiziert (Jiang *et al.*, 1990). Die Peroxid-Wiederfindungsraten lagen zwischen 89 % und 98 %. Die Ascorbat-Gehalte wurden nach saurer Extraktion (0,1 N Salzsäure, Polyvinylpyrrolidon im Überschuss) durch Umkehrphasen-Hochdruckflüssigchromatographie isokratisch (10 % Methanol, pH 2,0, Flussrate 1,0 ml/min) getrennt und im nahen Ultraviolettbereich ($\lambda = 240$ nm) detektiert. Die Wiederfindungsraten lagen zwischen 80 % und 91 %. Malondialdehyd wurde nach Extraktion in 100 mM Kaliumphosphatpuffer, pH 7,8 durch Reaktion mit Thiobarbitursäure (1 h bei 96 °C) photometrisch bei einer Wellenlänge von $\lambda = 532$ nm abzüglich eines unspezifischen Hintergrundes bei $\lambda = 600$ nm nachgewiesen (Peever & Higgins, 1989). Die Wiederfindungsraten lagen zwischen 84 % und 96 %.

2.3.2 Tannine

Für die Analyse der Vescalagin- und Castalagin-Gehalte wurden die Proben in 50 % Ethanol extrahiert. Die Überstände wurden bei 40 °C vakuumgetrocknet, mittels Lösung in Methanol von ihren Sacchariden befreit und aufbauend auf Scalbert *et al.* (1988) durch Umkehrphasen-Hochdruckflüssigchromatographie in einem linearen Wasser-Methanol-Gradienten (Laufmittel A, 100 % H_2O , pH 2,0; Laufmittel B, 90 Methanol, pH 2,0, $t_{0\ min} = 0$ % Laufmittel B, $t_{30\ min} = 10$ % Laufmittel B; Flussrate 1 ml/min) bei 40 °C getrennt und im nahen Ultraviolett ($\lambda = 240$ nm) detektiert. Die Wiederfindungsraten lagen zwischen 93 % und 107 % (Vescalagin) bzw. zwischen 94 % und 116 % (Castalagin).

2.3.3 Antioxidantienkapazität

Für die Antioxidantienkapazität wurden die Proben in 100 mM Kaliumphosphatpuffer, pH 7,8 mit 50 % Ethanol extrahiert. Die Antioxidantienkapazität wurde nach der Methmyoglobinmethode photometrisch über die antioxidantienbedingte Verzögerung der radikalgetriebenen 2,2'-Azino-di-(3-ethylbenzthiazolin-6-sulfonsäure)-Färbung bei einer Wellenlänge von $\lambda = 560$ nm analysiert (Hagerman, 2002). Sie wurde auf Ascorbat als Referenzsubstanz bezogen und als Ascorbat-Äquivalente dargestellt. Die Wiederfindungsraten lagen zwischen 78 % und 102 %.

Der Gesamtphenol-Anteil an der Antioxidantienkapazität wurde als Differenz von Proben ohne und mit Polyvinylpolypyrrolidon im Extraktionsmedium hergeleitet, weil diese Substanz Phenole bindet und aus den Extrakten entfernt. Das Polyvinylpolypyrrolidon lag im Überschuss 1 : 2 (Blattmasse : Polyvinylpolypyrrolidon, m/m) vor. Allerdings bindet das Polyvinylpolypyrrolidon die Phenole nicht vollständig. Deshalb wurde die Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität um Gesamtphenol-Restmengen in den Extrakten berichtigt. Dazu wurde Gesamtphenol nach halbstündiger Extraktion in 50 % Ethanol bei 4 °C photometrisch mittels Folin-Ciocalteu-Reagenz bei einer Wellenlänge von $\lambda = 750$ nm als Gallsäureäquivalente bestimmt (Böhm *et al.*, 2013). Die Wiederfindungsraten lagen bei durchschnittlich 88 %.

2.4 Statistische Analysen

Die biometrischen und physiologischen Parameter wurden mithilfe des SPSS-Statistik-Programms (IBM® SPSS® statistics Version 22, Armonk, NY, USA) als abhängige Faktoren zu diskret und kontinuierlich verteilten unabhängigen Einflussgrößen der Eichen und der Umwelt in Beziehung gesetzt. Die Signifikanzniveaus lagen einheitlich bei $\alpha \leq 0,05$.

Der Einfluss diskret verteilter Umweltfaktoren wurde in Gruppenvergleichen untersucht. Zu diesem Zweck wurden alle Stichproben mit $N \geq 10$ mittels Kolmogorov-Smirnov-Tests auf ihre Verteilungseigenschaften hin eingeschätzt. Für kleinere Stichproben wurde auf eine Prüfung der Normalverteilung verzichtet, weil solche Tests nicht aussagekräftig sind. Normalverteilte Stichproben ließen ein- und mehrfaktorielle Varianzanalysen, ggfs. mit *post-hoc*-Scheffé-Test zu, nicht normal verteilte Stichproben wurden anhand Kruskal-Wallis-Tests analysiert.

Der Einfluss stetig verteilter Baum- und Umweltfaktoren wurde in linearen und nicht linearen Regressionen analysiert. Die Validität der Regression wurde anhand der Residuen und die Anpassungsgüte mithilfe des Bestimmtheitsmaßes (r^2) beurteilt. Das r^2 kennzeichnet den Anteil der Streuung der abhängigen Variablen, den die unabhängige Variable erklärt. Nur solche Regressionen, deren Steigung sich signifikant ($\alpha \leq 0,05$) von null unterschied, wurden weiter in Betracht gezogen.

3 Ergebnisse

3.1 Antioxidantienkapazität, Antioxidantien, oxidative Belastung und Witterung

Die Stiel- und Traubeneichenblätter der vorliegenden Untersuchung wiesen mit durchschnittlich fast 400 μmol Ascorbatäquivalenten/g Trockensubstanz regelmäßig erhebliche Antioxidantienkapazitäten auf (Tab. 4). Diese Kapazitäten stammen in der vorliegenden Untersuchung jedoch nur zu circa 5 % vom Ascorbat, während der Großteil der Antioxidantienkapazität auf andere Substanzen zurückzuführen ist (Tab. 4).

Table 4: Ascorbate, total antioxidative capacity, total phenolics related antioxidative capacity and total phenolics share on total antioxidative capacity in Sessile and Pedunculate oaks from different experimental approaches.

Tabelle 4: Ascorbat, Antioxidantienkapazität, Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität und Gesamtphenolanteil an der Antioxidantienkapazität von Stiel- und Traubeneichen in verschiedenen Untersuchungen.

Versuchsreihe	Ascorbat (μmol) (1 / g Trockensubstanz)	Antioxidantienkapazität			N
		insgesamt (μmol Ascorbatäquivalente)	der Gesamtphenole Anteil (%)		
Adulte Eichen im Wald	25,57 \pm 6,57	376,1 \pm 97,1	244,7 \pm 101,1	70,6 \pm 25,1	120
Standortsaus- tauschversuch	14,42 \pm 6,82	490,0 \pm 176,3	451,7 \pm 179,9	91,5 \pm 5,5	24
Ariditäts- untersuchungen	30,07 \pm 3,87	282,6 \pm 97,1	232,3 \pm 87,1	82,2 \pm 10,1	18
Klimakammer- experimente	4,01 \pm 1,72	415,1 \pm 197,2	331,8 \pm 186,2	80,7 \pm 20,3	60
Mittel	18,52 \pm 11,70	391,0 \pm 86,3	315,1 \pm 101,2	81,3 \pm 8,6	4

Die Antioxidantienkapazität der adulten Stiel- und Traubeneichen und ihrer Absaaten unter Freilandbedingungen korrelierte weder mit der klimatischen Vegetationszeitaridität oder der Witterungsaridität noch mit den Blattgehalten an Wasserstoffperoxid, Ascorbat oder Malondialdehyd (Tab. 5).

Table 5: Correlations of total antioxidative capacity on climate and weather conditions and on weather physiological parameters in the Sessile and Pedunculate oak oldgrowth stands and in the Sessile oaks site exchange experiment (N = 22).

Tabelle 5: Zusammenhänge der Antioxidantienkapazität mit dem Klima und der Witterung sowie mit physiologischen Kennwerten in den Stiel- und Traubeneichen-Altbeständen und im Traubeneichen-Standort austauschexperiment (N = 22).

Faktor	Regression zur Antioxidantienkapazität		
	Grundgleichung	Bestimmtheitsmaß (r^2)	Signifikanz (α)
Vegetationszeitaridität	linear	0,001	0,979
Witterungsaridität	sigmoid	0,026	0,474
Wasserstoffperoxid	linear	0,005	0,863
Ascorbat	linear	0,068	0,244
Malondialdehyd	sigmoid	0,025	0,546

3.2 Antioxidantienkapazität und Gerbstoffe

Bei den Stiel- und Traubeneichen der vorliegenden Untersuchung machte der auf den Gesamtphenolen beruhende Anteil der Antioxidantienkapazität über 80 % der gesamten Kapazität aus (Tab. 4). Die Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität ließ sich bei den adulten Stiel- und Traubeneichen zu fast 70 % aus der Witterungsaridität erklären. Sie nahm bei aridem Wetter ab, während sie sich unter günstigen Bedingungen einem Maximalwert annäherte (Abb. 2 A). Auch die juvenilen Traubeneichen des Standortsautaschexperimentes wiesen signifikant mehr Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität auf, wenn das Wetter vor der Blatternte kühl-humid war (Abb. 2 B).

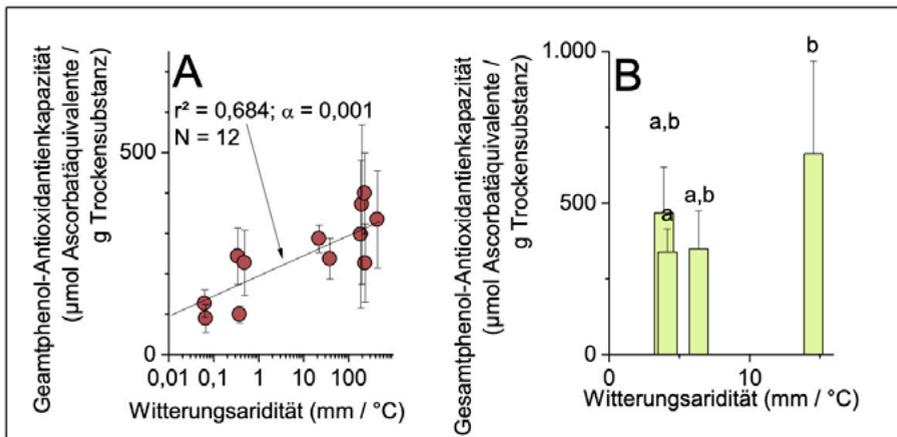


Figure 2: Total phenolics related antioxidative capacity in adult Sessile and Pedunculate oak trees (A) and juvenile Sessile oak plants (B) as effected by the weather conditions aridities.

Abbildung 2: Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität von adulten Stiel- und Traubeneichen (A) bzw. juvenilen Traubeneichen (B) in Abhängigkeit von der Witterungsaridität.

Der Einfluss der Witterungsaridität auf die Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität ließ sich aber zumindest in der vorliegenden Untersuchung nicht auf die Gehalte an Wasserstoffperoxid oder Malondialdehyd zurückführen (Tab. 6). Andererseits hängt die Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität eng mit Vescalagin und Castalagin zusammen. Diese beiden Tannine bestimmten den Kennwert direkt proportional zu fast 50 % (Abb. 3). In den adulten Stiel- und Traubeneichen lässt sich das sogar auf der Ebene der Einzelbäume nachvollziehen (Abb. 4).

Table 6: Regressions of leaf contents in total phenolics related antioxidative capacity on hydrogen peroxide and Malone dialdehyde, respectively, in adult Sessile and Pedunculate oak trees and in Sessile oak seedlings in a site exchange experiment (N = 20).

Tabelle 6: Regressionen der Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität in den Blättern adulter Stiel- und Traubeneichen und junger Traubeneichen aus einem Standorts austauschexperiment auf das Wasserstoffperoxid und Malondialdehyd (N = 20).

Faktor	Regression zur Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität		
	Grundgleichung	Bestimmtheitsmaß (r ²)	Signifikanz (α)
Oxidative Belastung (Wasserstoffperoxid)	linear	0,008	0,819
Membranschäden (Malondialdehyd)	linear	0,010	0,708

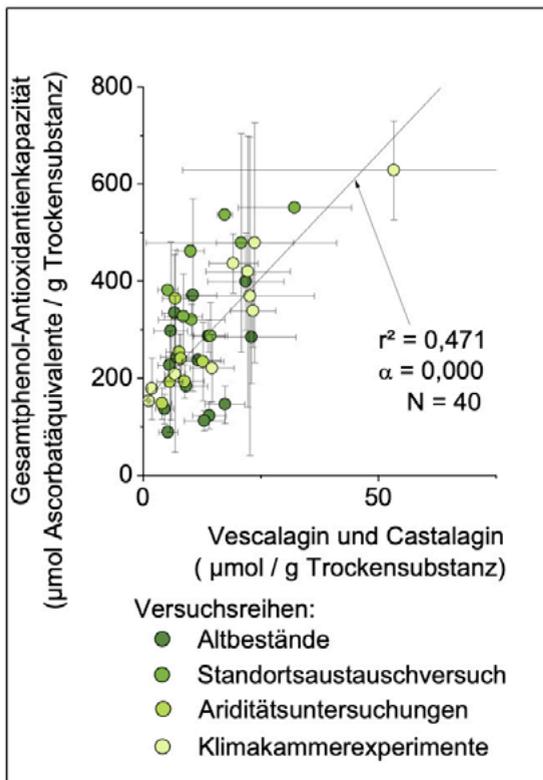


Figure 3: Total phenolics related antioxidative capacity as effected by vescalagine and castalagine.

Abbildung 3: Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität im Verhältnis zu Vescalagin und Castalagin.

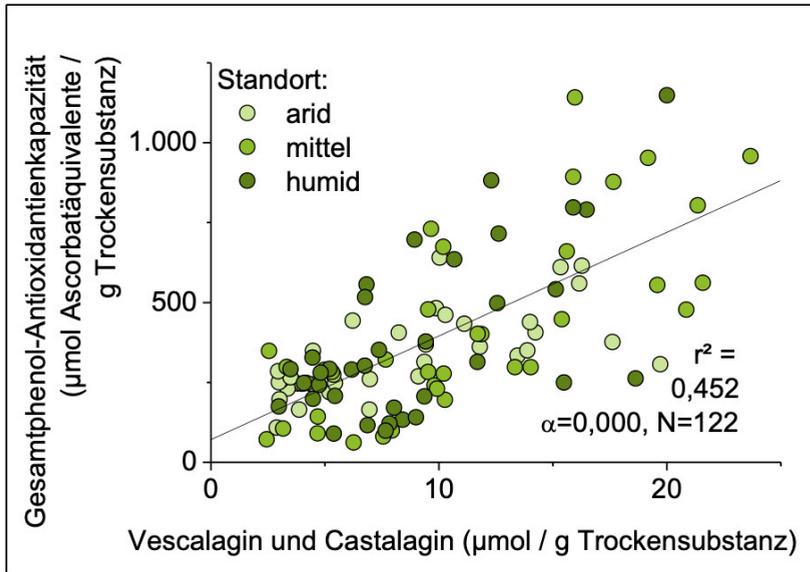


Figure 4: Total phenolics related antioxidative capacity as effected by vescalagine and castalagine in adult *Sessile* and *Pedunculate* oak trees on a single tree basis.

Abbildung 4: Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität adulter Stiel- und Traubeneichen im Verhältnis zu Vescalagin und Castalagin auf Einzelbaumebene.

3.3 Antioxidantienkapazität und Pflanzenherkunft

In Ariditätsuntersuchungen im Pflanzgarten wurden junge Eichen gezielt ariden Bedingungen ausgesetzt. Zum Erntezeitpunkt der Blätter hatte erhöhte Aridität die Bodenfeuchte signifikant verringert, die Blattwasserpotenziale ansteigen lassen und je nach Herkunft zu erhöhten Wurzelanteilen geführt (Tab. 7).

Table 7: Impacts of different aridities on the cultivation of *Sessile oak* seedlings under otherwise unchanged outdoor conditions (N = 10).

Tabelle 7: Auswirkungen unterschiedlicher Ariditäten auf die Anzucht junger Traubeneichen unter Freilandbedingungen (N = 10).

Kennwert	Aridität (mm / °C)	Herkunft		
		humid	mittel	trocken
Bodenfeuchte (%)	40	48,3 ^B (4,6)	45,1 ^B (10,2)	41,9 ^B (5,6)
	10	24,9 ^A (9,8)	29,4 ^A (8,8)	24,6 ^A (4,1)
Blattwasserpotenzial (MPa)	40	9,7 ^{α,β} (2,4)	6,4 ^α (1,5)	6,4 ^α (1,9)
	10	22,5 ^γ (6,6)	14,6 ^β (3,6)	14,9 ^β (3,9)
Wurzelanteil (% TS)	40	38,0 ^a (10,0)	47,8 ^{a,b} (6,4)	51,0 ^b (7,1)
	10	45,7 ^{a,b} (4,4)	52,3 ^b (6,7)	51,8 ^b (7,1)

Bei günstigem Wasserhaushalt reihten sich im Pflanzgarten unter ansonsten identischen Freilandbedingungen die Antioxidantienkapazitäten der Traubeneichen-Absaaten ihren Herkunftsariditäten nach auf. Die Pflanzen aus humider Herkunft hielten unter günstigen Freilandbedingungen höhere Kapazitäten als die ariden vor (Abb. 5). Die gleiche Tendenz zeigten die Stieleichen-Nachkommen aus Nordbaden in den Klimakammerexperimenten (Tab. 8).

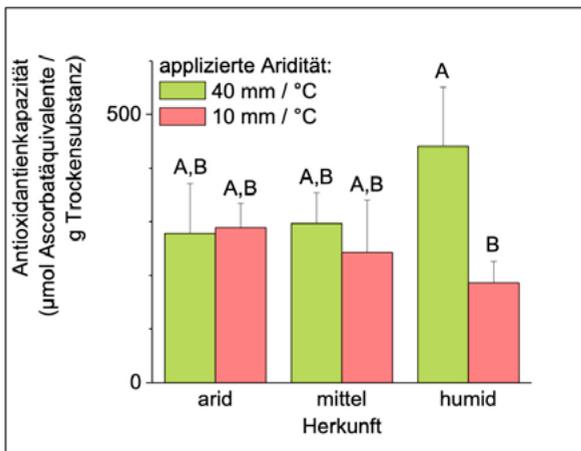


Figure 5: Total antioxidative capacities in the offspring of *Sessile oaks* from sites differing in climate aridity as subjected to humid and arid conditions, respectively (N = 3, pooled samples).

Abbildung 5: Antioxidantienkapazitäten von Absaaten unterschiedlich arider Traubeneichen unter humiden und ariden Verhältnissen (N = 3; gepoolte Stichproben).

In den Freiland-Ariditätsuntersuchungen nahm die Antioxidantienkapazität der Nachkommen aus humider Herkunft unter ariden Bedingungen ab, während die Pflanzen aus den arideren Beständen sich in dieser Hinsicht nicht signifikant veränderten (Abb. 5). In den Klimakammerexperimenten veränderte sich die Antioxidantienkapazität der humiden Herkunft bei Trockenheit nicht, während sie in der ariden Herkunft deutlich anstieg (Tab. 8).

Table 8: Total antioxidative capacities in the offspring from Pedunculate oak origins differing in site climate aridity in climate chamber experiments under cultivation conditions differing in aridities applied (N within treatments = 3; no statistical analyses).

Tabelle 8: Antioxidantienkapazitäten von Nachkommenschaften unterschiedlich arider nordbadischer Stieleichenherkünfte in Klimakammerexperimenten unter verschiedenen ariden Anzuchtbedingungen (N innerhalb der Behandlungen = 3; keine statistische Auswertung).

Jahr	Verwendete Aridität (mm / °C)	Herkunft		
		arid	mittel	humid
2015	30	384,63 ± 107,36	474,53 ± 343,42	501,51 ± 86,66
	10	502,24 ± 296,46	621,81 ± 56,92	463,89 ± 278,43
2017	30	165,88 ± 36,75	nicht bestimmt	263,35 ± 152,75
	10	392,35 ± 11,94		202,75 ± 27,31

4 Diskussion

4.1 Die Antioxidantienkapazität ist kein Ausdruck des Foyer-Halliwell-Asada-Zyklus

Die Stiel- und Traubeneichenblätter der vorliegenden Untersuchung wiesen erhebliche Antioxidantienkapazitäten auf (vgl. Tab. 4). Dies stimmt mit den Ergebnissen eines Freilandexperiments an rheinland-pfälzischen Traubeneichenherkünften überein (Ruckteschler, 2013). Im Gegensatz dazu haben wässrige Extrakte aus getrockneten Stieleichenblättern allenfalls eine schwache antioxidative Kapazität, während sich in Steineichenblättern (*Quercus ilex* L.) eine der vorliegenden Studie vergleichbare Antioxidantienkapazität findet (Bursal & Boğa, 2018; Omari *et al.*, 2003).

Allerdings ließ sich nur ein geringer Anteil davon auf Ascorbat zurückführen (vgl. Tab. 4). Damit übereinstimmend machte das Ascorbat auch in Himbeerfrüchten weniger als 10 % der Antioxidantienkapazität aus (Deighton *et al.*, 2000). Die Deutung

des Ascorbats für die Antioxidantienkapazität berücksichtigt jedoch nicht die regenerierenden Enzyme des Foyer-Halliwell-Asada-Zyklus, sodass die Antioxidantienkapazität den Ascorbat-Beitrag zur Abwehr von oxidativem Stress möglicherweise unterschätzt (s. o., Polle *et al.*, 2006). Für diese Annahme sprechen Transcriptomanalysen trockengestresster Stiel-, Flaum- und Steineichen, in denen eine Zunahme der Boten-Ribonucleinsäure entsprechender Gene bei Trockenheit beobachtet wurde, sowie Untersuchungen an spanischen Steineichenblättern, bei denen die Antioxidantienkapazität mit einer Zunahme hydrophiler Antioxidantien auf die mittägliche Reduzierung des Xanthophyllzyklus reagierte (Madritsch *et al.*, 2019; Omari *et al.*, 2003).

Im Gegensatz dazu korrelierte die Antioxidantienkapazität der adulten Stiel- und Traubeneichen und ihrer Absaaten unter Freilandbedingungen nicht mit witterungsbedingten Belastungen (vgl. Tab. 5). Offensichtlich gibt die Antioxidantienkapazität nicht die Pflanzenantwort auf die oxidative Belastung, die Antioxidantienabundanz oder die Membranschäden wieder. Sie spiegelt trotz der Beiträge von Antioxidantien die Stressantwort der Bäume nicht im Sinne des Foyer-Halliwell-Asada-Zyklus wider.

4.2 Die Gerbstoffe bestimmen die Antioxidantienkapazität als Umweltantwort

Bei den Stiel- und Traubeneichen der vorliegenden Untersuchung ließ sich der größte Teil der Antioxidantienkapazität auf phenolische Substanzen zurückführen (vgl. Tab. 4). Nahezu identische Anteile fanden sich in verschiedenen rheinland-pfälzischen Traubeneichenherkünften (Ruckteschler, 2013). Auch in der Rinde von Traubeneichen korrelieren in der Regel hohe Gesamtphenol-Gehalte mit einer hohen Antioxidantienkapazität, ebenso in Blattextrakten asiatischer Eichen und in den Früchten der Himbeere (Hofmann *et al.*, 2014; Tuyen *et al.*, 2016; Deighton *et al.*, 2000). Die vorliegende Untersuchung dürfte jedoch die erste sein, die den Zusammenhang zwischen Gesamtphenolen und Antioxidantienkapazität nicht nur korrelativ, sondern auch experimentell konsistent beleuchtet.

Für die Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität erwies sich die Witterungsaridität als bestimmend (vgl. Abb. 2 A, B). Der Einfluss der Witterungsaridität ließ sich nicht auf die Gehalte an Wasserstoffperoxid oder Malondialdehyd zurückführen (vgl. Tab. 6). Offensichtlich bestimmt die Witterung diesen Kapazitätsteil nicht auf der Ebene der oxidativen Belastung oder der Membranschäden. Vielmehr hing die Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität von den Blattgehalten an Vescalagin und Castalagin ab (vgl. Abb. 3, 4). Vescalagin und Castalagin korrelieren in den Blättern adulter Traubeneichen zur Zeit der Blattrreifung eng mit der Witterung (Bleh & Seegmüller, 2021). Dementsprechend kommt der vorliegende Beitrag zu dem Schluss, dass die witterungsbedingte Änderung der Blattgehalte an Vescalagin und Castalagin die Witterungsabhängigkeit der Gesamtphenol-Antioxidantienkapazität erklärt.

4.3 Die Herkunft bestimmt die Antioxidantienkapazität

Bei günstiger Wasserversorgung zeigten die Eichen von humiden Mutterbeständen die höchsten Antioxidantienkapazitäten (vgl. Abb. 5, Tab. 8). Bekannt war bisher, dass unterschiedliche Eichenarten durchaus differenzierte Antioxidantienkapazitäten zeigen (Tálos-Nebehaj *et al.*, 2017; Tuyen *et al.*, 2016). Neu ist nun die Beobachtung, dass solche Differenzen auch innerhalb der Arten je nach dem Klima der Mutterbestände auftreten können.

Bei Trockenheit hielten nur die Nachkommenschaften arider Mutterbestände ihre Antioxidantienkapazität aufrecht oder erhöhten sie sogar noch, während die Abstaaten aus humiden Eichenwäldern an Kapazität verloren (vgl. Abb. 5, Tab. 8). Wie Standortsaustauschexperimente mit Stiel- und Traubeneichen aus dem Soonwald, den Pfälzer Nordvogesen und aus Nordbaden in den Jahren 2017 und 2018 gezeigt haben, lässt sich das auf Ascorbat, Vescalagin und Castalagin zurückführen: Humide Eichenherkünfte akkumulieren unter günstigen Umweltbedingungen Vescalagin und Castalagin und weisen unter arideren Bedingungen nur geringe Gehalte an diesen Substanzen auf, während aride Herkünfte unter widrigen Umständen mehr Ascorbat anhäufen (Bonin, 2019). Offenichtlich reproduzieren die Nachkommenschaften spezifische elterliche Reaktionsmuster gegenüber Trockenheit. Die Muster könnten auf zwei Wegen sichtbar werden:

- i) Nur die Eichen aus humider Herkunft akkumulieren bei günstiger Wasserversorgung Tannine, um sie bei ungünstigen Verhältnissen zu verbrauchen (Arab *et al.*, 2019, 2020), oder
- ii) nur die ariden Eichenherkünfte aktivieren mit zunehmender Aridität die Synthesekapazität für niedermolekulare Tannine, um den erhöhten Verbrauch an Vescalagin und Castalagin zur Entgiftung reaktiver Sauerstoffspezies zu kompensieren.

Grundsätzlich haben unterschiedliche Stressantworten mehrerer Herkünfte auf einheitlichen Standorten in Pflanzgartenexperimenten und bei Versuchsanbauten genetische Ursachen (Soliani *et al.*, 2021). Das legt den Schluss nahe, dass die Eichen ihren jeweiligen Umgang mit ungünstigen Witterungsbedingungen in der Antioxidantienkapazität an ihre Nachkommen weitergeben. Aride und humide Eichenherkünfte unterscheiden sich in dieser Hinsicht grundlegend. Trotz der mehrfachen Belege sollte diese Schlussfolgerung jedoch nicht als abschließender Nachweis gewertet werden, sondern lediglich als Anregung für genauere Untersuchungen.

Danksagung

Der vorliegende Beitrag ist als Teil des Waldklimafondsprojekts 22WB400201 „Anpassungsvermögen und Wirt-Parasit-Beziehungen der Eichen im Klimawandel“ (APEK) entstanden. Die FAWF bedankt sich beim Waldklimafonds für die Projektförderung. Die Artzugehörigkeit der Soonwald- und Vogeseiche wurde mittels Mikrosatelliten molekulargenetisch im Waldklimafonds-Projekt SQUAREL (22WK413502) nach-

gewiesen. Die AutorInnen bedanken sich für die betreffenden Untersuchungen bei Frau Dr. B. Fussi (Bayrisches Amt für Waldgenetik, Teisendorf, D). Prof. Dr. H. Rennenberg (Professur für Baumphysiologie, Universität Freiburg, D) und Prof. Dr. S. Kins (Fachbereich Biologie, Fachgebiet Human Biology/ Neurobiology, Technische Universität Kaiserslautern, D) haben das Manuskript kritisch geprüft und den AutorInnen mit wertvollen Hinweisen weitergeholfen. Die FAWF bedankt sich ebenfalls bei ihnen für die Unterstützung.

Literatur

- Arab, L., Delb, H., Evertz, K., Rennenberg, H., Schlosser, F. & Seegmüller, S. (2019): Anpassungsvermögen und Wirt-Parasit-Beziehungen der Eichen im Klimawandel (APEK). Trippstadt: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz. 120 S.
- Arab, L., Seegmüller, S., Kreuzwieser, J., Dannemann, M., Eiblmeier, M., Albasher, G., Alfaraj, S. & Rennenberg, H. (2020): Foliar traits of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) seedlings are largely determined by site properties rather than seed origin. *Tree Physiology* 40: S. 1648–1667.
- Arbeitskreis Standortskartierung in der Arbeitsgemeinschaft Forsteinrichtung (Hrsg.) (2016): Forstliche Standortaufnahme. Eching: IHW-Verlag und Verlagsbuchhandlung. 400 S.
- Asada, K. (1996): Radical production and scavenging in the chloroplasts. *Advances in Photosynthesis and Respiration* 5: S. 123–150.
- Bärlocher, F. & Graça, M. (2004): Total phenolics. In: Graça, M., Bärlocher, F. & Gessner, M. (2005): *Methods to study litter decomposition. A practical guide.* Dordrecht, Niederlande: Springer. 328 S.: S. 87–89.
- Bartosz, G. (2003): Total antioxidant capacity. *Advances in Clinical Chemistry* 37: S. 219–292.
- Bleh, J. & Seegmüller, S. (2021): Charakterisierung der sommerlichen Stressabwehr von Traubeneichen (*Quercus petraea* Liebl.). *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 192: Im Druck.
- Bähm, S., Große, S., Jochum, M., Letzel, T., Müller-Schick, C., Schmarr, H.-G. & Seegmüller, S. (2013): *Fassholz aus Rheinland-Pfalz.* Trippstadt: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft. 93 S.
- Bonin, M. (2019): Differenzierte antioxidative Systeme und Gerbstoff von Eichen (*Quercus spec.*) klimatisch unterschiedlicher Herkünfte. Bachelorarbeit an der Universität Trier. Trippstadt: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft. 46 S. + Anhang.
- Bursal, E. & Boğa, R. (2018): Polyphenols analysed by UHPLC-ESI-MS/MS and antioxidant activities of molasses, acorns and leaves of oak (*Quercus robur* subsp. *Pedunculiflora*). *Progress in Nutrition* 20 Suppl. 1: S. 167–175.
- Cochard, H., Bréda, N. & Granier, A. (1996): Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Annales des Sciences Forestières* 53: S. 197–206.
- Deighton, N., Brennan, R., Finn, C. & Davies, H. (2000): Antioxidant properties of domes-

- ticated and wild *Rubus* species. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 80: S. 1307–1313.
- De Martonne, E. (1926): L'indice d'aridité. *Bulletin de l'Association de géographes français* 3 (9): S. 3–5.
- Ellenberg, H. (1986): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Stuttgart: Eugen Ulmer. 989 S.
- Gauer, J. & Aldinger, E. (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands. *Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung* 43: 324 S.
- Glatzer, K. & Schramm, E. (2010): Klimabezogener Umbau der Eichenwälder mit mediterranen Eichen – Eine vorläufige Wirkungs- und Folgenabschätzung. *BiKF Knowledge Flow Paper* 5. 14 S.
- Govrin, E. & Levine, A. (2000): The hypersensitive response facilitates plant infection by the necrotrophic pathogen *Botrytis cinerea*. *Current Biology* 10: S. 751–757.
- Grundhöfer, P., Niemeth, R., Schilling, G. & Gross, G. (2001): Biosynthesis and subcellular distribution of hydrolyzable tannins. *Phytochemistry* 57: S. 915–927.
- Hagerman, A., Riedl, K., Jones, G., Sovik, K., Ritchardm N., Hartzfeld, T. & Riechel, T. (1998): High molecular weight polyphenolics (tannins) as biological antioxidants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 46: S. 1887–1892.
- Hagerman, A. E.; (2002) *Metmyoglobin Assay*. The Tannin Handbook. <http://www.users.muohio.edu/hagermae/Metmyoglobin%20Assay.pdf>. 4 S. Zuletzt im April 2020 geprüft.
- Hofmann, T., Nebehaj, E., Eső I., Fehér, S., Albert, L. & Stefanovits-Bányai, É. (2014): Comparative analysis of antioxidant extractives in the bark tissues of selected wood species. In: Németh, R., Teischinger, A. & Schmitt, U. (2014): *Eco-efficient Resource Wood with Special Focus on Hardwoods*. Sopron: University of West Hungary Press. 116 S.: S. 15–16.
- Jiang, Z., Woodlard, A. & Wolff, S. (1990): Hydrogen-Peroxide production during experimental protein glycation. *FEBS Letters* 268: S. 69–71.
- Kramer, H. (1988): *Waldwachstumslehre*. Hamburg und München: Verlag Paul Parey. 374 S.
- Landesforsten Rheinland-Pfalz (Hrsg.) (2020): *Grundsatzanweisung Waldverjüngung im Klimawandel*. Mainz: Ministerium für Umwelt, Energie, Ernährung und Forsten Rheinland-Pfalz. 40 S.
- Madritsch, S., Wischnitzki, E., Kotrade, P., Ashoub, A., Burg, A., Fluch, S., Brüggemann, W. & Sehr, E. (2019): Elucidating drought stress tolerance in European oaks through cross-species transcriptomics. *Genes / Genomes / Genetics* 9: S. 3181–3199.
- Mayer, W., Gabler, W., Riester, A. & Korger, H. (1967): Die Isolierung von Castalagin, Vescalagin, Castalin und Vescalin. *Liebigs Annalen der Chemie* 707: S. 177–181.
- Omari, B., Fleck, I., Aranda, X., Abadía, A., Cano, A. & Arnao, M. (2003): Total antioxidant activity in *Quercus ilex* sprouts after fire. *Plant Physiology and Biochemistry* 41: S. 41–47.
- Peever, T. & Higgins, V. (1989): Electrolyte leakage, lipoxygenase, and lipid peroxidation induced in tomato leaf tissue by specific and nonspecific elicitors from *Cladosporium*

- fulvum*. Plant Physiology 90: S. 867–875.
- Phan-Hoang, D., Block, J., Eder, W., von Lüpke, B., Muth, M., Schuck, J., Seifert, T. & Spiecker, H. (2007): Eiche im Pfälzerwald. Trippstadt: Mitteilungen der Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft Rheinland-Pfalz 63. 150 S.
- Polle, A., Altman A. & Jiang X. (2006): Towards Genetic Engineering for Drought Tolerance in Trees. In: Fladung M. & Ewald D. (Hrsg.): Tree Transgenesis. Berlin & Heidelberg: Springer. S. 275–297.
- Rennenberg, H., Loreto, F., Polle, A., Brill, F., Fares, S., Beniwal, R. & Gessler, A. (2006): Physiological responses of forest trees to heat and drought. Plant Biology 8: S. 556–571.
- Ruckteschler, N. (2013): Antioxidative Kapazität verschiedener Eichenherkünfte. Trippstadt: Forschungsanstalt für Waldökologie und Forstwirtschaft. 30 S.
- Scalbert, A. & Haslam, E. (1987): Polyphenols and chemical defence of the leaves of *Quercus robur*. Phytochemistry 26: S. 3191–3195.
- Scalbert, A., Monties, B. & Favre, J.-M. (1988): Polyphenols of *Quercus robur*: Adult tree and in vitro grown calli and shoots. Phytochemistry 27: S. 3483–3488.
- Schwanz, P. & Polle, A. (2001): Differential stress responses of antioxidative systems to drought in pedunculate oak (*Quercus robur*) and maritime pine (*Pinus pinaster*) grown under high CO₂ concentrations. Journal of Experimental Botany 52: S. 133–143.
- Soliani, C., Mattera, M., Marchelli, P., Azpilicueta, M. & Dalla-Salda, G. (2021): Different drought-adaptive capacity of a native Patagonian tree species (*Nothofagus pumilio*) resulting from local adaptation. European Journal of Forest Research 140: S. 1147–1161.
- Tálos-Nebahaj, E., Hofmann, T. & Albert, L. (2017): Seasonal changes of natural antioxidant content in the leaves of Hungarian forest trees. Industrial Crops and Products 98: S. 53–59.
- Tuyen, P., Khang, D., Ha, P., Hai, T., Elzaawely, A. & Xuan, T. (2016): Antioxidant capacity and phenolic contents of three *Quercus* species. International Letters of Natural Sciences 54: S. 85–99.
- Vanhellemont, M., Sousa-Silva, R., Maes, S., van den Bulcke, J., Hertzog, L., de Groote, S., van Acker, J., Bonte, D., Martel, A., Lens, L. & Verheyen, K. (2019): Distinct growth responses to drought for oak and beech in temperate mixed forests. Science of the Total Environment 650: S. 3017–3026.
- Von Teuffel, K. (2010): Naturnaher Waldbau und Klimawandel. Allgemeine Forstzeitschrift / Der Wald 65 Heft 21: S. 33–36.

