

Institut für Forstzoologie und Waldschutz

**Untersuchungen zum Einfluß des Kots phytophager
Insekten auf die Keimung und das frühe Wachstum von
Kiefern (*Pinus sylvestris* L.), Birken (*Betula pendula* Roth.)
und Eichen (*Quercus robur* L.) unter besonderer Berück-
sichtigung des Inhaltsstoff-Musters der Blattorgane**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

des Forstwissenschaftlichen Fachbereichs

der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von Peter Jung

geboren in Schönberg/Holstein

Göttingen 2004

1. Berichtstatter: Prof. Dr. Jörg Lunderstädt, Georg-August-Univ. Göttingen
2. Berichtstatter: Prof. Dr. Bernhard von Lüpke, Georg-August-Univ. Göttingen
3. Berichtstatter: Prof. Dr. Reinhard Schopf, TU München

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Oktober 2004

INHALTSVERZEICHNIS	Seite
1. EINLEITUNG	1
2. MATERIAL UND METHODEN	
2.1 Zeittafel.....	7
2.2 Saat unter Laborbedingungen.....	7
2.3 Saat unter Freilandbedingungen.....	8
2.4 Gefäßkultur unter Freilandbedingungen.....	9
2.5 Pflanzung unter Praxisbedingungen.....	10
2.6 Austriebsbonituren.....	12
2.7 Bonitur der Blattverfärbung und des Blattfalls.....	12
2.8 Blatt- und Nadelprobennahme.....	13
2.9 Biochemische Blatt- und Nadeluntersuchungen	
2.9.1 Probenaufbereitung.....	13
2.9.2 Probenaufschluß für die Bestimmung der Zucker, Proanthocyanidine, Gesamtphenole, Stärke und proteingebundenen Aminosäuren.....	14
2.9.3 Bestimmung der Zucker.....	14
2.9.4 Bestimmung der Phenole.....	14
2.9.5 Bestimmung der Stärke.....	15
2.9.6 Bestimmung der proteingebundenen Aminosäuren.....	15
2.9.7 Bestimmung des Chlorophyll-Gehaltes.....	15
2.10 Boden- und Sickerwasseranalysen.....	16
2.11 Auswertungsmethoden.....	16
3. ERGEBNISSE	
3.1 Saat unter Laborbedingungen	
3.1.1 Keimverlauf.....	19
3.1.2 Keimverhalten.....	19
3.1.3 Keimlingswachstum.....	19
3.1.4 Blatt- bzw. Nadelinhaltsstoffe	
3.1.4.1 lösliche Kohlenhydrate.....	21
3.1.4.2 Stärke.....	25
3.1.4.3 Chlorophyll.....	26
3.1.4.4 proteingebundene Aminosäuren.....	28
3.1.4.5 Phenole.....	32
3.1.4.6 Nahrungswertindices.....	35
3.1.4.7 tendenzieller Verlauf ausgewählter Inhaltsstoffe.....	44
3.2 Saat unter Freilandbedingungen	
3.2.1 Humus- und Bodenanalysen.....	46
3.2.2 Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung.....	46
3.2.3 Blatt- bzw. Nadelinhaltsstoffe	
3.2.3.1 lösliche Kohlenhydrate.....	48
3.2.3.2 Stärke.....	50
3.2.3.3 Chlorophyll.....	50
3.2.3.4 proteingebundene Aminosäuren.....	51
3.2.3.5 Phenole.....	52
3.2.3.6 Nahrungswertindices.....	54

3.3	Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	
3.3.1	Humus- und Bodenanalysen	59
3.3.2	Sickerwasseranalysen	59
3.3.3	Austriebs- und Blattfallbonitur	66
3.3.4	Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung	66
3.3.5	Blatt- bzw. Nadelinhaltsstoffe	
3.3.5.1	lösliche Kohlenhydrate	72
3.3.5.2	Stärke	76
3.3.5.3	Chlorophyll	76
3.3.5.4	proteingebundene Aminosäuren	76
3.3.5.5	Phenole	83
3.3.5.6	Nahrungswertindices	86
3.4	Pflanzung unter Praxisbedingungen	
3.4.1	Vitalität	94
3.4.2	Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung	95
3.4.3	Blattinhaltsstoffe	
3.4.3.1	lösliche Kohlenhydrate	95
3.4.3.2	Stärke	98
3.4.3.3	Chlorophyll	99
3.4.3.4	proteingebundene Aminosäuren	99
3.4.3.5	Phenole	102
3.4.3.6	Nahrungswertindices	102
4.	DISKUSSION	
4.1	Kritik der Methode	
4.1.1	Versuchsflächen	105
4.1.2	Probennahme und biochemische Analysen	105
4.1.3	Datenauswertung	105
4.2	Humus- und Bodenparameter	106
4.3	Sickerwasserparameter	107
4.4	Keimverlauf und -verhalten	108
4.5	Austrieb und Blattfall	109
4.6	Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung, Vitalität	109
4.7	Blatt- bzw. Nadelinhaltsstoffe	110
4.7.1	proteingebundene Aminosäuren	112
4.7.2	lösliche Kohlenhydrate	115
4.7.3	Phenole	117
4.7.4	Chlorophyll	121
4.7.5	Nahrungswertindices	121
4.7.6	Ergebnisse dieser Untersuchung	122
4.7.7	Schlußfolgerungen	135
5.	ZUSAMMENFASSUNG	137
6.	LITERATURVERZEICHNIS	141
7.	ANHANG	
	Anhang 1-14: Statistische Kennwerte verschiedener Nadel- bzw. Blattinhaltsstoffe und deren Verhältnisse zueinander	I
	Anhang 15-25: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf verschiedener Nadel- bzw. Blattinhaltsstoffe und deren Verhältnisse zueinander	XV

1. Einleitung

Versuchsbaumarten und die mit ihnen verbundenen Schadorganismen

Die Waldkiefer

Auf Grund ihrer weiten standörtlichen Amplitude weist die Waldkiefer (*Pinus sylvestris* L.) ein großes natürliches Verbreitungsgebiet auf, das in Mitteleuropa anthropogen stark erweitert wurde (DENGLER, 1992). Sie besitzt das größte Verbreitungsgebiet aller einheimischen Baumarten (INST. FÜR WALDBAU, 1987) und ist nahezu über ganz Europa und Nordasien verbreitet (BARTELS, 1983b). Die Waldkiefer fehlt von Natur aus lediglich in England, Irland und Südwestfrankreich (INST. FÜR WALDBAU, 1987). Das große und stark zersplitterte Verbreitungsgebiet deutet auf das Bestehen vieler Rassen hin (RUBNER und SCHÖNBACH, 1962). Die Waldkiefer ist besonders anspruchslos und vor allem an kontinentale bis subkontinentale Klimabedingungen angepaßt (OTTO, 1982). Sie ist auch auf ärmsten Bodentypen noch bestandesbildend und in erster Linie als Baumart des Sandbodens anzusehen (KÖSTLER, 1955). Bei hohen Lichtansprüchen, die mit zunehmender Bodenqualität abnehmen, zeigt sie eine ausgeprägte klimatische Anpassungsfähigkeit und eine große Feuchtigkeitsamplitude. Ihr Wachstum wird erheblich stärker vom physikalischen als vom chemischen Bodenzustand beeinflusst (KRAMER, 1988).

Die Waldkiefer erreicht eine Höhe von bis zu 40 m und ein Alter von bis zu 300 Jahren (FLESSNER, 1981). Sie weist eine ausgesprochene Pfahlwurzel mit einem bis zu 6 m weit ausstreichenden, tiefreichenden Wurzelwerk auf, das sich auf flachgründigen, nassen oder schweren Böden nicht voll entfalten kann. Ihre Schaftform ist stark von der Rasse und den Standortbedingungen abhängig und reicht von gerade und vollholzig bis hin zu stark knickigen Stämmen (INST. FÜR WALDBAU, 1987). Im ersten Jahr entwickelt die Waldkiefer neben einem kleinen oberirdischen Teil schon eine ausgeprägte Pfahlwurzel. Im zweiten Jahr werden bis zu 10 cm lange Jahrestriebe gebildet. Ab dem dritten Jahr kommt es neben einem starken Höhenwachstum zur Bildung von Quirlästen mit Kurztrieben. Auf guten Standorten kulminiert das Höhenwachstum schon zwischen 10 und 15 Jahren (HUSS, 1995). Die Mannbarkeit erreicht die Waldkiefer im Freistand ab 12 bis 15 Jahren, im Bestand ab 30 bis 40 Jahren (INST. FÜR WALDBAU, 1987).

Abiotische Gefahren für die Waldkiefer stellen vor allem Schnee- und Duftanhang im Stangenholzalter und starke Schwankungen der Bodenfeuchtigkeit dar. Gegen Fröste und große Sommerhitze ist sie weitgehend resistent. Auf Grund ihres ausgeprägten Wurzelsystems ist sie unempfindlich gegenüber Stürmen (INST. FÜR WALDBAU, 1987). Biotische Gefahren erwachsen der Waldkiefer im wesentlichen durch Insekten, die in sehr breitem Artenspektrum an ihr vorkommen (SCHWERDTFEGGER, 1981; KLIMETZEK, 1992) und zum Teil eine herausragende Rolle spielen. Besonders hervorzuheben sind aus der Ordnung Coleoptera der Blaue Kiefernprachtkäfer (*Phaenops cyanea* F., Buprestidae), die Borkenkäfer (Scolytidae) Großer Waldgärtner (*Blastophagus piniperda* L.) und Kleiner Waldgärtner (*Blastophagus minor* Htg.) sowie die Rüsselkäfer (Curculionidae) Kiefernkulturrüßler (*Pissodes notatus* F.), Kiefernstangenrüßler (*Pissodes piniphilus* Hbst.) und Kiefernbestandsrüßler (*Pissodes pini* L.), aus der Ordnung Lepidoptera der Kiefernknospentriebwickler (*Rhyacionia buoliana* D. u. Schiff., Tortricidae), der Gemeine Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L., Geometridae), die Nonne (*Lymantria monacha* L., Lymantriidae), der Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L., Lasiocampidae) und die Eulen (Noctuidae) Forleule (*Panolis flammea* Schiff.) und Kiefernsaateule (*Agrostias vestigialis* Rott.) und aus der Ordnung Symphyta die Kiefernbuschhornblattwespe (*Diprion pini* L., Diprionidae). Eine besondere Bedeutung kommt dabei dem zu Massenvermehrungen neigenden Kiefernspinner, dem Kiefernspanner, der Nonne und der Kieferneule zu (SCHWERDTFEGGER, 1981; KLIMETZEK, 1992). Die Waldkiefer wird in starkem Maße durch Pilze gefährdet. Hervorzuheben sind aus der Ordnung Ascomycetes die Kiefernscütte (*Lophodermium seditiosum* Minter, Hypodermataceae) und aus der Ordnung Basidiomycetes aus der Reihe Hymenomycetes der Kiefernbraunporling (*Phaeolus*

schweinitzii Pat., Poriaceae) und der Wurzelschwamm (*Heterobasidium annosum* Bref., Poriaceae) sowie aus der Reihe Uredinales der Kiefernadelrost (*Coleosporium* ssp., Coleosporiaceae), der Blasenrost (*Cronartium flaccidum* Winter, Cronortiaceae) und der Kieferndrehrost (*Melampsora pinitorqua* Rostr, Melampsoraceae) (SCHWERDTFEGGER, 1981; BUTIN und ZYCHA, 1983).

Ihre große Standortsamplitude macht die Waldkiefer zu einem nahezu überall einsetzbaren Baum, der auf sehr armen Standorten aber auch als Mischbaumart auf besseren Standorten einen Beitrag zur Ertragsverbesserung leisten kann. Im Vergleich zur Fichte wird ihre geringere Massenleistung durch eine erhöhte Betriebssicherheit und deutlich höhere Starkholzerlöse aufgewogen (INST. FÜR WALDBAU, 1987).

Die Birke

Die Sandbirke (*Betula pendula* Roth.) ist mit Ausnahme Spaniens und der nördlichsten und südlichsten Gebiete nahezu über ganz Europa und weite Teile Asiens verbreitet (BARTELS, 1983a), in Nordeuropa und Rußland bildet sie ausgedehnte Wälder. Die Sandbirke ist eine typische Lichtbaumart. Sie stellt keine besonderen Wärmeanforderungen, ist jedoch im ersten Lebensjahr sehr dürr empfindlich. Ältere Bäume stellen geringere Anforderungen an die Feuchtigkeit als die Waldkiefer (INST. FÜR WALDBAU, 1987). Obwohl sie ihr physiologisches Optimum auf tiefgründigen, frischen, sandigen Lehmböden findet, gedeiht sie auch gut auf sehr armen und trockenen Standorten. Sie zeichnet sich durch eine sehr große klimatische Amplitude aus (BARTELS, 1983a, KRAMER, 1988)

Die Sandbirke erreicht eine Höhe von 30 bis 40 m, einen Durchmesser von bis zu 60 cm und ein Alter von 100 bis 120 Jahren. Sie weist einen relativ geringen Wurzelraum auf, der durch einen knolligen Wurzelstock mit stark verzweigten, flachwurzelnden Seitenwurzeln gekennzeichnet ist. Ihr Schaft ist schlank und meist durchgehend (INST. FÜR WALDBAU, 1987). Im ersten Jahr wächst sie langsam, dann aber sehr rasch (FIEDLER, 1962). Das Höhenwachstum kulminiert im Alter 10 bis 15 Jahre (auf guten Böden) bzw. 20 bis 25 Jahre (auf schlechten Böden) und schließt im Alter 60 Jahre ab. Die Mannbarkeit erreicht die Sandbirke im Freiland ab 10 Jahren, im Bestand ab 20 Jahren (INST. FÜR WALDBAU, 1987).

Abiotische Gefahren für die Sandbirke stellen vor allem Dürre im ersten Lebensjahr, Sturm (Flachwurzler), Schnee und Eisanhang in belaubtem Zustand (SCHWERDTFEGGER, 1981) sowie witterungsbedingtes Rindensterben (BUTIN und ZYCHA, 1983) dar. Biotische Gefahren drohen ihr vor allem durch Pilze: Rotfäule durch *Piptoporus betulinus* Karst. (Ordnung Basidiomycetes, Reihe Hymenomycetes, Poriaceae), Hexenbesen durch *Taphrina betulina* Rostr. (Ordnung Ascomycetes, Taphrinaceae) und Zweigdürre durch *Myxosporium devastans* Rostr. (Deuteromycetes (Fungi imperfecti), Sphaeropsidales) (BUTIN und ZYCHA, 1983). Mit Ausnahme des Frostspanners (*Operophtera brumata* L., Geometridae) stellen Insekten für die Sandbirke keine nennenswerte Bedrohung dar (INST. FÜR WALDBAU, 1987).

Auf Grund ihrer geringen Massenproduktion (SCHWAPPACH, 1929) weist die Sandbirke in Mitteleuropa nur eine geringe direkte wirtschaftliche Bedeutung auf (INST. FÜR WALDBAU, 1987). Ihre waldbauliche Bedeutung liegt vielmehr in ihren großen Pionierfähigkeiten in Frostlagen (AMANN, 1930).

Die Eiche

Die Stieleiche (*Quercus robur* L.) ist mit Ausnahme der südlichen iberischen Halbinsel und Nordskandiaviens über ganz Europa und Vorderasien verbreitet. Sie dehnt sich östlich bis an den Ural aus (BARTELS, 1983a). Im Gegensatz zur Traubeneiche (*Quercus petraea* Liebl.) stockt sie vor allem in den Tieflagen (KRAMER, 1988), wo sie ihren Verbreitungsschwerpunkt in armen, trockenen Stieleichen-Birken-Wäldern und in Kiefern-Stieleichen-Wäldern findet (OTTO, 1982, BARTELS, 1983a). Ihr Optimum leistet sie auf frischen, nährstoffreichen, tiefgründigen Böden, sie findet sich aber auch auf armen, versauerten und sogar anmoorigen Böden (INST. FÜR WALDBAU, 1987). Die Stieleiche stellt geringere Klimaansprüche als die Traubeneiche (INST. FÜR WALDBAU, 1987) und weist eine große Temperatur- und Feuchtigkeitsamplitude auf (BARTELS, 1983a). Sie ist eine ausgesprochene Lichtbaumart, deren Lichtbedarf mit abnehmender Standortqualität zunimmt. Lediglich in der Jugend und auf Optimalstandorten verträgt sie eine schwache Beschattung (INST. FÜR WALDBAU, 1987).

Die Stieleiche erreicht eine Höhe von bis zu 40 m (FLESSNER, 1981) und ein Alter von über 700 Jahren (INST. FÜR WALDBAU, 1987). Sie ist ein intensiver Tiefwurzeler mit gutem Bodenaufschluß (OTTO, 1982). Auch auf schweren Böden besitzt sie eine hohe Durchwurzelungsenergie. Sie bildet in der Jugend eine bis zu 2 m lange Pfahlwurzel aus, die sich in höherem Alter in eine Herzwurzel umbildet. Die Stieleiche bildet im Bestand einen walzenförmigen Stamm mit starkästiger unregelmäßiger Krone. Im Freiland wächst sie in der Regel kurzschäftig und breitkronig auf (FLESSNER, 1981). Sie hat ein rasches Jugendwachstum und bildet nahezu jährlich Johannistriebe aus. Ihr Höhenwachstum hält bis zum Alter 200 an. Die Stieleiche ist erst in relativ hohem Alter fortpflanzungsfähig. Ihre Mannbarkeit tritt im Freiland mit ca. 40 Jahren, im Bestand erst mit ungefähr 80 Jahren ein (INST. FÜR WALDBAU, 1987).

Abiotische Gefahren für die Stieleiche stellen vor allem Spätfröste und Frühfröste vor dem Verholzen der Johannistriebe dar (SCHWERDTFEGER, 1981). Darüber hinaus ist sie stark frostrißgefährdet (BUTIN und ZYCHA, 1983). Biotische Gefahren drohen ihr vor allem durch Insekten (SCHWERDTFEGER, 1981). Besonders hervorzuheben sind aus der Ordnung Coleoptera der Große Eichenbock (*Cerambyx cerdo* L., Cerambycidae) und der Eichensplintkäfer (*Scolytus intricatus* Rtzb., Scolytidae) sowie aus der Ordnung Lepidoptera der Kleine Frostspanner (*Operophtera brumata* L., Geometridae), der Eichenprozessionsspinner (*Thaumetopoea processionea* L., Thaumetopoeidae), der Schwammspinner (*Lymantria dispar* L., Lymantriidae) und die Wickler (Tortricidae) Eichenwickler (*Tortrix viridana* L.) und Eichelwickler (*Laspeyresia splendana* Hbn.). Als pilzliche Schaderreger kommen nach BUTIN und ZYCHA (1983) und SCHWERDTFEGER (1981) vor allem in Betracht: Aus der Ordnung Ascomycetes die Eichenwurzelfäule (*Rosellinia quercina* Htg., Xylariaceae), der Eichenmehltau (*Microsphaera alphitoides* Grif. & Maubl., Rysiphaceae), die Eichenwelke (*Ceratocystis fagacearum* Hunt, Melanosparaceae) und der Rindenbrand (*Fusicoccum quercus* Oudem., Mycosphaerellaceae) sowie aus der Ordnung Basidiomycetes (Reihe Hymenomycetes) die Weißfäuleerreger Mosaik-Schichtpilz (*Xylobolus frustulatus* Karst., Thelephoraceae), Runzeliger Schichtpilz (*Stereum rugosum* Karst., Thelephoraceae), Eichen-Feuerschwamm (*Phellinus robustus* Bourd. & Galz., Hymenochaetaceae), Laubporling (*Grifola frondosa* S.F.Gray, Poriaceae) Eichhase (*Grifola umbellata* S.F.Gray, Poriaceae) und der Hallimasch (*Armillaria mellea* Kumm., Tricholomataceae).

Auf Grund der hohen Umtriebszeit, der relativ geringen Massenleistung und der waldbaulich aufwendigen Behandlung der Stieleiche ist ihr Anteil beinahe überall im Rückgang begriffen. Ihre waldbauliche Bedeutung liegt in ihrer sehr großen Fähigkeit, den Boden aufzuschließen, und ihrer Sturmfestigkeit. Ihr Holz ist sehr hochwertig und erzielt hohe Preise, wodurch sie sich sehr gut zur Wertsteigerung im Mischwald eignet (INST. FÜR WALDBAU, 1987).

Kiefern-Birken-Eichen-Mischbestände

Nach ELLENBERG (1986) hat es im nord- u nordostdeutschen Pleistozän nahezu keine Kiefernreinbestände gegeben. Von Natur aus kommen hier im wesentlichen Kiefern-Traubeneichen-Mischbestände - und auf vor allem Sandböden mäßiger bis geringer Güte, die aber noch ausreichende Bedingungen für das Wachstum von Birke aufweisen - Kiefern-Birken-Mischbestände vor (ERTELD, 1986; KRAMER, 1988). Im Mischbestand mit Kiefer zeigen sowohl Traubeneiche als auch Birke ein gegenüber dem jeweiligen Reinbestand verbessertes Höhen- und Durchmesserwachstum (Jonsson, 1961 (zitiert nach KRAMER, 1988); BARTSCH et al., 1996). Dieses kann auf einen wachstumsstimulierenden Einfluß interspezifischer Konkurrenz und auf eine günstigere Ernährungssituation durch erhöhte Stickstoff- und Phosphoraufnahmen zurückgeführt werden (BROWN, 1992; BARTSCH et al., 1996). Die Massenleistung der Kiefern-Eichen- bzw. Kiefern-Birken-Mischbestände entspricht in etwa denen der jeweiligen Reinbestände (ERTELD, 1986; KRAMER, 1988). Die Wertleistung der Mischbestände ist der der jeweiligen Reinbestände gleichwertig oder überlegen (KRAMER, 1988; BARTSCH et al., 1996). Kiefern-Eichen-Mischbestände bieten gegenüber den Reinbeständen ökologische Vorteile (EBELING und HANSTEIN, 1989), selbiges ist für Kiefern-Birken-Mischbestände zu vermuten. EBELING und HANSTEIN (1989) favorisieren Kiefern-Eichen-Mischbestände auf mäßig frischen, mäßig nährstoffversorgten Böden. Da man dort für die Kiefer eine größere Konkurrenzskraft annehmen muß, schlagen BARTSCH et al. (1996) eine trupp- bis gruppenweise Einmischung der Eiche in den Kiefernbestand vor.

Grundlagen für die Massenvermehrung phytophager Insekten

Zwischen Pflanzen und Phytophagen besteht eine auf Masseflüssen gründende „ökophysiologische Bindung“ (LUNDERSTÄDT, 1981a, 1981b, 1988). Die Vermehrung und das Wachstum der Phytophagen wird durch die Nahrungsqualität der Kiefernadeln begrenzt. Besondere Bedeutung kommt dabei dem Verhältnis von Nähr- zu Störstoffen zu (LUNDERSTÄDT und HOPPE, 1975; SCHOPF, 1982; LUNDERSTÄDT und AHLERS, 1983; SCHOPF, 1986 HABERMANN, 1994). Darüber hinaus spielen die Gehalte an einzelnen Nährstoffen und deren Verhältnisse zueinander eine Rolle (SCHWENKE, 1982 und 1986; OTTO, 1970; LUNDERSTÄDT, 1977; MATTSON, 1980). Das Inhaltsstoffmuster von Blättern und Nadeln - und damit ihre Eignung als Nahrung für Phytophage - wird maßgeblich durch den Ernährungszustand der Pflanze, die Witterung und die Konkurrenzsituation des Baumes bestimmt. Auf armen Standorten fanden OTTO und HACKBARTH (1967) in Nadeln von Kiefer erhöhte Zuckergehalte. Gleichzeitig stehen den Bäumen hier geringere Ressourcen zur Synthese von Störstoffen zur Verfügung (WATERMAN und MOLE, 1989 und 1994). Daraus resultiert eine auf armen Standorten verbesserte Eignung der Nadeln von Kiefer als Nahrungsgrundlage phytophager Insekten, die zu einem verstärkten Auftreten von ihnen auf armen Standorten führt (VIETINGHOFF-RIESCH, 1951; GORA, 1995). Nadeln von unter Wassermangel leidenden Kiefern weisen erhöhte Saccharidgehalte auf (SCHWENKE, 1968). Hohe Sommertemperaturen führten im Verbund mit niedrigen Niederschlägen immer wieder zu Massenvermehrungen phytophager Insekten an Kiefer (SCHWERDTFEGER, 1941; VIETINGHOFF-RIESCH, 1951; LARSSON und TENOW, 1984; ALTENKIRCH, 1986; MATTSON und HAACK, 1987). Nach anthropogener Verdrängung der natürlichen Birken-(Buchen)-Eichen-Wälder haben die im 19. Jahrhundert durchgeführte Wiederbestockung degradierteter Heidestandorte, der Übergang von der Plenterwirtschaft zur Kahlschlagwirtschaft und Pflanzung von Sämlingen sowie umfangreiche Nachkriegsaufforstungen in der Mitte des letzten Jahrhunderts zu großflächigen, gleichaltrigen Kiefernreinbeständen im nord- und nordostdeutschen Flachland geführt (Heyder, 1986; Otto, 1989; KREMSE, 1990), die eine Gradation kiefernadeln fressender Insekten stark fördern können (Wellenstein, 1942; KRUEL, 1951; Vietinghoff-RIESCH, 1951; ALTENKIRCH, 1986). Die in der Dickungs- und Stangenholzphase auftretende Biomasseakkumulation und starke Konkurrenz führen bei großflächig ähnlichen Bestockungsverhältnissen zu einer Labilisierung des Bestandes

und bilden damit die Grundlage für die Massenvermehrungen phytophager Insekten (Bester, 1995; HABERMANN und BESTER, 1997). Die Bäume reagieren auf den ernährungs- und konkurrenzbedingten Streß durch eine Absenkung des Abwehrstoffwechsels, um die knappen Ressourcen dem vitalen Baustoffwechsel zuzuführen (WHITE, 1974; COULSON und WITTER, 1984). Hierdurch steigt die Eignung der Nadeln von Kiefer für die Ernährung phytophager Insekten.

Massenvermehrungen phytophager Insekten sind integraler Bestandteil im Bestandesleben naturbelassener und bewirtschafteter Wälder (DUNCAN und HODSON, 1958; SCHIMITSCHEK, 1969; TENOW, 1972; BENZ, 1974; MATTSON und ADDY, 1975) und werden als Regler der natürlichen Sukzessionsfolge und eines ressourcengerechten Wachstums (LUNDERSTÄDT, 1997) verstanden. Der Phytophagenfraß bewirkt - vergleichbar mit einer Kombination von „natürlicher Durchforstung und Düngung“ - eine Förderung einzelner Bäume bzw. Baumgruppen (WICKMANN, 1980; HOLLINGER, 1986; SCHOWALTER et al., 1991). Schneller mikrobieller Umbau der organischen Rückstände (LOVETT und RUESINK, 1995) führt zu einer Aktivierung des Stoffumsatzes im Boden (SWANK et al., 1981; LOVETT und RUESINK, 1995). Dies führt trotz kurzzeitiger Zuwachsverluste auf Grund des Phytophagenfraßes an sich im verbleibenden Bestand zu einer verbesserten Wuchsleistung der überlebenden Bäume. Diesen grundsätzlich fördernden Einflüssen können mindernde Einflüsse wie ein saisonaler, besonders im Winter und Frühjahr merklich erhöhter NO₃-Stickstoff-Export (SWANK et al., 1981) und weitere Hemmfaktoren (HAUKIOJA, 1980) entgegenstehen, u.a. die hohen Konzentrationen an physiologisch wirksamen sekundären Pflanzenstoffen im Insektenkot (LUNDERSTÄDT und CLAUS, 1972). Für Fichte, Buche und Eiche wurden Hinweise auf unterschiedlichen Einfluß des Insektenkots auf die Etablierung und Wuchsleistung nach Pflanzung in mit Kot angereichertem Substrat gefunden (RECH, 1997). Im Kot sind sekundäre Pflanzenstoffe mit artunterschiedlicher, potentiell wuchshemmender Wirkung im großen Umfang angereichert. Daneben treten als Nährstoffe verwertbare Stickstoffverbindungen auf.

Ziel dieser Arbeit

Vor diesem Hintergrund ist das Ziel dieser Arbeit, den Einfluß von Insektenkot - und den darin enthaltenen für das Pflanzenwachstum fördernden und hemmenden chemischen Verbindungen - auf die Keimung und das Wachstum von jungen Kiefern, Birken und Eichen als den wichtigsten Vertretern von natürlichen Sukzessionen in Kiefern-Waldgesellschaften zu untersuchen. Einen Schwerpunkt bildet die Erfassung und Diskussion von Veränderungen des Musters der Nähr- und Störstoffe in den Nadeln bzw. Blättern der Versuchsbäume.

Versuchsanlage

Zur Datengewinnung wurden vier Teilversuche angelegt, die sich im Alter der Versuchsbäume (Keimlinge bis Baumschulpflanzen 2+0) und in den Umgebungsbedingungen (Laborbedingungen, Saaten und Gefäßkulturen im Freiland, Pflanzung unter Praxisbedingungen) von einander unterscheiden. Im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen wurden Kiefern, Birken und Eichen auf nährstoffarmem Sand als Grundsubstrat ausgesät. Zur Untersuchung des Einflusses von Insektenkot wurde auf das Grundsubstrat Insektenkot aus einer Laborzucht von Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L.) bzw. synthetischer Dünger mit einer entsprechenden Stickstoffmenge aufgebracht. Im Teilversuch Saat unter Freilandbedingungen wurden Kiefern, Birken und Eichen in Saatbeeten mit nährstoffarmen Sand als Grundsubstrat und einer Humusaufgabe aus einem Kiefernbestand nach Kahlfraß durch Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L.) bzw. einem Kiefernbestand ohne nennenswerte Insektenbeeinflussung ausgesät. Im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen wurde baumschulübliches Pflanzenmaterial (Kiefer 2+0, Birke und Eiche jeweils 1+0) in Gefäße mit Waldboden aus einem von Insekten nicht nennenswert beeinflussten Kiefernbestand bzw. Sand als Grundsubstrat, auf das teilweise Humus aus einem durch Nonne (*Lymantria monacha* L.) kahlgefressenen Kiefernbestand aufgebracht wurde, eingebracht. Im

Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen wurde baumschulübliches Pflanzenmaterial (Birke 2+0, Eiche 1+2) unter Praxisbedingungen in drei Kiefernbestände (ohne nennenswerte Insektenbeeinflussung (NFA Oerrel, Rfö. Oldenstadt, Abt. 173 a 1), mit vier Jahre zurückliegendem Kahlfraß durch Nonne (*Lymantria monacha* L.) (NFA Oerrel, Rfö. Oldenstadt, Abt. 170 b) bzw. mit frischem Kahlfraß durch Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.) (NFA Carrenzien, Rfö. Falkenhof, Abt 81 a 1)) eingebracht.

Aufgenommen wurden bodenkundliche Kenndaten sowie Daten zur Keimung (zeitlicher Keimverlauf, Keimprozent), zum Wachstum (Nadel- bzw. Blattaustrieb, Blattverfärbung sowie Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung) und zur Verteilung ausgewählter Inhaltsstoffe in den Nadeln bzw. Blättern der Versuchsbäume (Glucose, Fructose, Saccharose, Stärke, proteingebundene Aminosäuren, Chlorophyll, Proanthocyanidine und Gesamtphenolgehalt)

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Zeittafel

Der zeitliche Ablauf der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Saat- und Pflanzversuche mit Kiefern, Birken und Eichen ist in Tabelle 2.1-1 dargestellt.

		1997					1998					1999					2000					2001																		
		Mai	Jun.	Juli	Aug.	Sep.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	Mär.	Apr.	Mai	Jun.	Juli	Aug.	Sep.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	Mär.	Apr.	Mai	Jun.	Juli	Aug.	Sep.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Feb.	Mär.	Apr.	Mai	Jun.	
Saat unter Laborbedingungen	Ki																																							
	Bi																																							
	Ei																																							
Saat unter Freilandbedingungen	Ki																																							
	Bi																																							
	Ei																																							
Gefäßkultur unter Freilandbeding.	Ki	V				M	N																																	
	Bi	V	N			M	N																																	
	Ei	V				M																																		
Pflanzung u. Praxisbdng.	Bi																																						A	
	Ei																																						A	

Tab. 2.1-1: Zeittafel zu den durchgeführten Versuchen. ■ = Versuchszeitraum, V = Versuchsanlage
N = Nachbesserung, P = Probennahme, M = Höhen- und Durchmesserbonitur, A = Austriebsbonitur

2.2 Saat unter Laborbedingungen

Saatgut

Es wurde handelsübliches Saatgut verwendet: Kiefer (*Pinus sylvestris* L., Herkunftsgebiet 851 04, Keim%: 92), Birke (*Betula pendula* Roth., Herkunft: Nördliches Harzvorland, Keim%: 54) und Eiche (*Quercus robur* L., Herkunftsgebiet 817 03, Schnitt%: 84).

Substrat

Als Grundsubstrat wurde nährstoffarmer, aus der Sandgrube Meensen (Fa. Oppermann, Hedemünden) stammender und vor Versuchsbeginn 24 h bei 100 °C gedämpfter Sand verwendet.

Insektenkot

Der Insektenkot stammte aus einer Laborzucht von Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L.) an Waldkiefer (*Pinus sylvestris* L.). Der von allen Raupenstadien erzeugte Kot wurde wöchentlich abgesammelt, von Nadelresten gereinigt, zu einer Mischprobe vereinigt und bis zum Einsatz bei -10 °C im Dunkeln gelagert. Er enthielt 2,05 mg/g Ammoniumstickstoff und 0,02 mg/g Nitratstickstoff.

Substratvarianten

Birken, Eichen und Kiefern wurden in 7 Substratvarianten ausgesät. In den Varianten der Gruppe 1 wurde auf das Grundsubstrat Kot in 3 verschiedenen Konzentrationen, in denen der Gruppe 2 eine Kalkammonsalpeter-Lösung mit einem dem Kot entsprechenden Stickstoffgehalt aufgebracht.

Folgende Substratvarianten wurden eingesetzt:

Variante 0: nährstoffarmer Sandboden

Variante 1a: nährstoffarmer Sandboden + 20 mg Kot / cm² Saatfläche

Variante 1b: nährstoffarmer Sandboden + 40 mg Kot / cm² Saatfläche

Variante 1c: nährstoffarmer Sandboden + 80 mg Kot / cm² Saatfläche

Variante 2a: nährstoffarmer Sandboden + 0,15 mg Kalkammonsalpeter / cm² Saatfläche

Variante 2b: nährstoffarmer Sandboden + 0,30 mg Kalkammonsalpeter / cm² Saatfläche

Variante 2c: nährstoffarmer Sandboden + 0,60 mg Kalkammonsalpeter / cm² Saatfläche

Versuchsansatz

In 13 Wiederholungen wurden je 100 Kiefern Samen und 100 Birken Samen und in 6 Wiederholungen je 24 Eicheln nach 24stündiger Wässerung in runden Saatschalen (Durchmesser 17 cm, Tiefe 4 cm) ausgesät und leicht mit Sand abgedeckt. Die Saatschalen wurden in einer Klimakammer (22 °C, 55 % relativer Luftfeuchte, 16 Stunden Kunstlicht (Doppelleuchte mit Osram Universal-Weiss und Osram Fluora)) aufgestellt. Der Keimerfolg der Saat wurde 35 Tage lang täglich bonitiert.

Das Wachstum von jeweils 72 aus dem Keimversuch stammenden, nach 35 Tagen verschulten Kiefern und Birken und von 72 Eicheln aus Saat wurde unter den selben Außenbedingungen und unter Einsatz der selben Substratvarianten wie im Keimversuch in Quick-Pot-Baumschulplatten (QP82, 75x77x100 mm, 430 cm³) angezogen und nach Bedarf mit Leitungswasser gewässert. Ihr Wachstum wurde während 300 Tagen (Kiefer und Birke) bzw. 200 Tagen (Eiche) an 5 Terminen verfolgt.

2.3 Saat unter Freilandbedingungen

Saatgut:

Es wurde handelsübliches Saatgut verwendet: Waldkiefer (*Pinus sylvestris* L., Herkunft: Niederdt. Tiefland Ost), Sandbirke (*Betula pendula* Roth., Herkunft: Stadtwald Amorbach) und Stieleiche (*Quercus robur* L., Herkunft: Süddt. Hügel- und Bergland).

Substrat:

Als Grundsubstrat wurde nährstoffarmer, aus der Sandgrube Meensen (Fa. Oppermann, Hedemünden) stammender Sand verwendet. Am 20.11.97 wurde in 2 Beständen des Amtes für Forstwirtschaft Lübben (43jähriger Kiefern-Reinbestand (Abt. 328), keine nennenswerte Insektenbeeinflussung und 43jähriger Kiefern-Reinbestand (Abt. 326 und 327), 1997 Kahlfraß durch Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L.)) Humusmaterial gewonnen. Beide Bestände stockten auf einem ziemlich armen (Z2), schwach grundwasserbeeinflussten Sandbraun-Podsol.

Versuchsansatz:

Am 21.11.97 wurden auf der unter 2.1 beschriebenen Versuchsfläche am Institut 4 Saatbeete von je 1 x 6 m angelegt. Sie wurden mit Fichtenbrettern eingefast und mit einer undurchwurzelbaren, wasserdurchlässigen MyPex-Polypropylen-Bändchengewebefolie ausgekleidet. Auf die Gewebefolie wurden als Grundsubstrat 15 cm Sand aufgebracht. Dieser wurde auf den Saatbeeten 1 und 3 mit Humus aus dem kahlgefressenen Bestand, auf den Saatbeeten 2 und 4 mit Humus aus dem unbefressenen Bestand jeweils in einer Stärke von 4 cm überlagert.

Am 16. und 18.12.97 wurden Kiefern (0,67 g/Parzelle, 0-2 cm, z.T. abgedeckt), Birken (0,64 g Saatgut/Parzelle, lose aus 30-40 cm Höhe aufgestreut) und Eicheln (14 Eicheln/Parzelle, 3-6 cm tief in Löchern) mit jeweils einer Wiederholung je Saatbeet eingesät. Auf Grund eines sehr ge-

ringen Keimprozentages wurden am 18.05.98 Nachsaaten von Birke (1,5 g Saatgut/Parzelle) und am 18.05.98 und 16.08.98 von Kiefer (jeweils 150 Samen/Parzelle) durchgeführt.

Die Saatbeete wurden nach Bedarf mit Leitungswasser bewässert. Aufkommendes Unkraut wurde abgeschnitten und auf der Bodendecke belassen. Im August 1998 kam es zu einem starken Auftreten von Wegschnecken (*Arion rufus* L.), das durch Ausbringung von DELU Schneckenkorn (5 g/Saatbeet) bekämpft wurde.

2.4 Gefäßkultur unter Freilandbedingungen

Pflanzenmaterial:

Es wurde baumschulübliches Pflanzenmaterial verwendet: Waldkiefer (*Pinus sylvestris* L., 2 j.gest.S., 2/0, Fa. H.G. Rahte, Wietze), Sandbirke (*Betula pendula* Roth., 1 j.S., 1/0, 20-40, Fa. H.G. Rahte, Wietze) und Stieleiche (*Quercus robur* L., 1 j.S., 1/0, 30-40, Niedersächsisches Forstamt Escherode).

Substrat:

Der für die Gefäßkultur eingesetzte Boden wurde am 24.04.97 in einem 24-jährigen Kiefern-Stangenholz aus Pflanzung mit streifenweise eingemischter, gleichaltriger Fichte (Betrieb Heinz Peter Tewes & Sohn GbR Schmarbeck, Abt. 7A) unter der Fichte getrennt nach organischer Auflage und A_h-Horizont gewonnen. Für die Substratvariante W wurde Boden aus einem von Nonnen nicht befallenen Teil, für die Variante S Sand aus dem C_v-Horizont der selben Abteilung eingesetzt. Der Boden für die Substratvariante WK und der Humus für die Substratvariante SK stammten aus einem Teil des Bestandes, in dem nach Nonnenfraß im Sommer 1996 die Kiefern noch 10 % ihrer Nadelmasse aufwiesen die Fichten aber kahlgefressen waren. Die Einzelchargen der vier Substratvarianten wurden jeweils vereinigt, auf dem Institutsgelände in einem Betonmischer stratifiziert und bis zum Einsatz abgeplant auf dem Institutsgelände gelagert.

Befüllung:

Schwarze, mit Bodenlöchern versehene 12 l-Plastikeimer wurden am 05. und 06.05.97 mit dem Substrat für die nachfolgend aufgeführten Varianten gefüllt, die organische Auflage wurde über den Mineralboden geschichtet.

Waldboden (W):	7 l A _h -Horizont + 3 l organische Auflage ohne Kot
Waldboden mit Kot (WK):	7 l A _h -Horizont + 3 l organische Auflage mit Kot
Sandboden (S):	10 l Sand
Sandboden mit Kot (SK):	7 l Sand + 3 l organische Auflage mit Kot

Um ein Durchwachsen der Wurzeln in den Mineralboden und Stauwasserbildung zu verhindern, wurden vom 10. - 14.08.98 die für die Aufnahme der Eimer vorgesehenen Löcher mit undurchwurzelbarer, wasserdurchlässiger MyPex-Polypropylen-Bändchengewebefolie ausgeschlagen und 5 cm hoch mit Drainagekies aufgefüllt.

Drainwasserkontrolle:

Als Null-Kontrolle wurden je Substratvariante 3 Eimer nicht bepflanzt. Die einzelnen Eimer wurden auf einen Holzrahmen aus Schichtholz mit stickstofffreiem Kleber über einem zweiten, im Boden versenkten Plastikeimer gestellt. Das aufgefangene Drainwasser wurde wöchentlich abgesammelt und vierteljährlich zu einer Mischprobe vereinigt. Diese wurde bis zur Analyse dunkel bei -10 °C gelagert.

Versuchsanlage:

Je 20 Kiefern, Birken und Eichen pro Substratvariante wurden in die vorbereiteten Eimer gepflanzt. Die Pflanzeimer wurden freistehend auf einer vorläufigen Versuchsfläche des Institutes angeordnet. Sie wurden im November 1997 auf der endgültigen Versuchsfläche (100 m² große ebene Fläche, südseitig von ca. 7 m hohen Tannen, west- und nordseitig von ca. 8 m hohen Laubbäumen umgeben) zum Schutz vor Frost randtief in den anstehenden Muschelkalkverwitterungsboden eingelassen. Sie wurden in 3, durch 1,5 m breite Mittelwege getrennten, vierreihigen Kolonnen à jeweils 80 Eimern so angeordnet, daß jeweils 2 von 4 Nachbarbäumen in der gleichen Substratvariante wie der Bezugsbaum, 2 auf davon verschiedenen Varianten stockten. Die randständige Kolonne auf der Westseite lag 3,5 m von den die Versuchsfläche begrenzenden Laubbäumen entfernt.

Nachbesserung:

Bedingt durch vorangegangene Transportschäden kam es zu starken Ausfällen in den Birkenvarianten. Daher wurden am 02.06.97 alle Birken gegen gleiches Pflanzenmaterial ausgetauscht. Erneute Ausfälle machten ein Nachpflanzen von je 10 Birken je Substratvariante am 16.12.97 und von einigen Kiefern am 12.12.97 notwendig. Am 01.04.98 wurden nochmals je 3 Birken je Substratvariante und einige Kiefern nachgepflanzt.

Pflegemaßnahmen:

Die Pflanzen wurden nach Bedarf mit Leitungswasser gewässert. Auftretendes Unkraut wurde abgeschnitten und auf der Bodendecke im Pflanzeimer belassen.

2.5 Pflanzung unter Praxisbedingungen**Pflanzenmaterial:**

Es wurde baumschulübliches Pflanzgut verwendet: Sandbirke (*Betula pendula* Roth., Herkunft: Lüneburger Heide, 2+0, Forstbaumschule Sandvoss, Bergen) und Stieleiche (*Quercus robur* L., Herkunft: 817 03 Heide und Altmark, 1+2, Niedersächsisches Forstamt Gohrde).

Versuchsflächen:

Für die Versuche wurden drei mit Kiefer bestockte Flächen ausgewählt, über deren Lage und Bestockung Tabelle 2.5-1 einen Überblick gibt.

	Fläche 1	Fläche 2	Fläche 3
Lage	NFA Oerrel, Rfö. Oldenstadt, Abt. 173 a 1	NFA Oerrel, Rfö. Oldenstadt, Abt. 170 b	NFA Carrenzien, Rfö. Falkenhof, Abt 81 a 1
Wuchsgebiet	Ostniedersächsisches Tiefland	Ostniedersächsisches Tiefland	Ostniedersächsisches Tiefland
Wuchsbezirk	Ost-Heide	Ost-Heide	Ost-Heide
Standort	tiefer, mäßig frischer, schwach versorgter nicht verlehmtter Sand- Talsandboden	tiefer, mäßig frischer, schwach versorgter nicht verlehmtter Sand- Talsandboden	noch keine Standort- kartierung vorhanden
potenziell natürliche Waldgesellschaft	Birken-Kiefer- Eichenwald	Birken-Kiefer- Eichenwald	Birken-Kiefer- Eichenwald
Bestockung	Kiefern-Reinbestand, 53 j., LK1 6	Kiefern-Reinbestand, 47 j., LK1 5	Kiefern-Reinbestand 61 j.; LK1 5
Insektenfraß	kein Insektenfraß	1995 Kahlfraß durch Nonne (<i>Lymantria</i> <i>monacha</i> L.)	1998 Kahlfraß durch Kiefernspanner (<i>Bupalus</i> <i>piniarius</i> L.)

Tab. 2.5-1: Versuchsflächendaten

Versuchsansatz:

Für die drei verwendeten Baumarten wurden auf jeder Versuchsfläche je vier 20 x 20 m große Parzellen ausgeschieden (Pflanzung auf unbearbeitetem und bearbeitetem Boden). Zur Bodenbearbeitung wurden 100 lfm Pflugstreifen/Parzelle angelegt, auf denen mittels eines Scheibenpflugs die Humusaufgabe entfernt wurde. Zusätzlich wurden pro Versuchsfläche je eine Parzelle mit und ohne Bodenbearbeitung als Nullfläche ausgeschieden.

Die Pflanzung der Versuchsbäume erfolgte auf der Versuchsfläche im Nds. Forstamt Carrenzien am 29./30.03.99 und auf den Versuchsflächen im Nds. Forstamt Oerrel vom 06.-08.04.99. Es wurden je 100 Pflanzen/Parzelle in einem unregelmäßigen Pflanzverband ausgebracht. Jede Versuchspflanze wurde permanent mit einer Nummer und einem Holzpflock als Nullpunkt für die Höhen- und Durchmesserbestimmung versehen.

Vorbeugend wurden auf jeder der drei Versuchsflächen 30 Theysohn-Mäuse-Köderstationen ausgebracht und mit Lepit-Forstpellet (15 kg Granulatkörner/ha, regelmäßige Nachbeköderung, Wirkstoff 0,075 g/kg Chlorphacinon, Hoechst Schering AgrEvo GmbH, Frankfurt/Main) bestückt.

2.6 Austriebsbonituren

Der Austrieb der Birken und Eichen wurde nach DIERSCHKE (1994), der der Kiefern nach einem Schema der NIEDERSÄCHSISCHEN FORSTLICHEN VERSUCHSANSTALT (1998) bonitiert (Tab.2.6-1).

Baumart	Stufe	Beschreibung
Birke und Eiche	0	Knospe völlig geschlossen
	1	Knospe mit grünen Spitzen
	2	grüne Blatttüten
	3	Blattentfaltung bis 25 %
	4	Blattentfaltung bis 50 %
	5	Blattentfaltung bis 75 %
	6	volle Blattentfaltung
Kiefer	0	Knospe geschlossen
	1	Terminal-Neutrieb gestreckt, Nadeln eng anliegend, Nadelpaare ungeteilt, Endknospe nicht sichtbar
	2	Nadeln nur terminal noch anliegend, Nadelpaare geteilt, Endknospe z.T. sichtbar
	3	Nadeln spreizen sich terminal ab, Terminaltrieb mit Nadeln drei mal so breit wie Trieb ohne Nadeln, Endknospe sichtbar
	4	alle Nadeln abgespreizt, beginnende Streckung, terminale Nadeln bilden weiten Trichter um die Endknospe
	5	alle Nadeln stark abgespreizt und gestreckt, Endknospe mit Beiknospe voll ausgebildet

Tab. 2.6-1: Austriebsboniturschema für Birke, Eiche und Kiefer

2.7 Bonitur der Blattverfärbung und des Blattfalls

Die Bonitur der Blattverfärbung und des Blattfalls der Birke und Eiche wurde in Anlehnung an DIERSCHKE (1994) (Tab. 2.7-1) durchgeführt.

Stufe	Beschreibung
1	erste Blätter vergilbt
2	Blattverfärbung bis 50 %
3	Blattverfärbung bis 75 %
4	Blattverfärbung über 75 %
5	kahl

Tab. 2.7-1: Herbstboniturschema für Birke und Eiche

2.8 Blatt- und Nadelprobennahme

Zur Bestimmung biochemischer Parameter wurden Blatt- bzw. Nadelproben herangezogen (Tab. 2.8-1).

Saat unter Laborbedingungen	Kiefer			09.06.99			
	Birke			29.04.99	18.06.99		
	Eiche			07.06.99	05.08.99		
Saat unter Freilandbedingungen	Kiefer				31.08.99		04.08.00
	Birke				31.08.99	02.06.00	04.08.00
	Eiche					02.06.00	04.08.00
Gefäßkultur unter Freilandbedng.	Kiefer		03.08.98		05.08.99		03.08.00
	Birke	11.06.98	28.08.98	01.06.99	31.08.99	01.06.00	03.08.00
	Eiche	11.06.98	28.08.98	02.06.99	31.08.99	02.06.00	03.08.00
Pflanzung unter Praxisbedingungen	Birke				24.08.99		
	Eiche				25.08.99		

Tab. 2.8-1: Termine der Blatt- bzw. Nadelprobennahme

Die Nadeln beziehungsweise Blätter wurden unter Verwendung von Latexhandschuhen mit der Hand gleichmäßig über die Pflanze verteilt vom Baum entfernt. An Eichenblättern anhaftende Rußtaupilze wurden direkt vor der Probenahme mit einem Schwamm entfernt. Blätter und Nadeln (getrennt nach Mai- und Altnadeln) wurden sofort nach der Entnahme in verschlossenen Plastikdosen in einer Kühlbox auf Trockeneis gelagert und bis zur weiteren Verarbeitung bei -18 °C dunkel im Gefrierschrank aufbewahrt.

Um auf circadianen Rhythmen beruhende Schwankungen der physiologischen Parameter möglichst gering zu halten, wurden die Proben jeweils zwischen 10:00 und 13:00 Uhr genommen.

2.9 Biochemische Blatt- bzw. Nadeluntersuchungen

2.9.1 Probenaufbereitung

Für die biochemischen Analysen wurde nur augenscheinlich unbeschädigtes, nicht von Pilzen befallenes Probenmaterial verwendet. Die Trennung und Vorzerkleinerung des Probenmaterials erfolgte mittels Pinzette und Skalpell unter reduzierenden Bedingungen und ständiger Kühlung auf Trockeneis.

Das zur Analyse vorgesehene Probenmaterial wurde nach LUNDERSTÄDT und CLAUS (1972) in einer mit Flüssigstickstoff gekühlten Schwingmühle pulverisiert und auf vorgekühlten Tellern gefriergetrocknet (Gradientenprogramm [h:min/°C/mbar]: 0:10/-20/1.030, 4:00/-20/1.030, 5:00/-15/1.030, 9:00/-15/1.030, 10:00/-10/1.030, 14:00/-10/1.030, 15:00/-5/1.030, 19:00/-5/1.030, 20:00/±0/1.030, 24:00/±0/1.030, 25:00/+5/1.030, 29:00/+5/1.030, 30:00/+10/1.030, 33:30/+10/1.030, 34:30/+15/1.030, 38:00/+15/1.030, 39:00/+20/1.030, 42:30/+20/1.030, 42:31/+20/0,04, 44:30/+20/0,04). Bis zur weiteren Bearbeitung wurde das Probenmaterial über Silica-Gel in Exsikkatoren im Dunkeln bei Zimmertemperatur gelagert.

2.9.2 Probenaufschluß für die Bestimmung der Zucker, Proanthocyanidine, Gesamtphenole, Stärke und proteingebundener Aminosäuren

In Anlehnung an die Methode von LUNDERSTÄDT und AHLERS (1983) wurden 30 (\pm 5%) mg des gefriergetrockneten Probenmaterials in mit Glasperlen verschlossenen Abschmelzampullen dreimal mit 1 ml Methanol im Reagenzglasofen bei 65 °C für 30 min extrahiert. Nach 3 minütigem Zentrifugieren bei 2.800 U/min wurden die Überstände abgehebert. Die Überstände wurden vereinigt und das Gesamtvolumen bestimmt. Die Aufbewahrung der Überstände bis zur weiteren Analyse erfolgte in verschlossenen Eppendorf-Reaktionsgefäßen bei -18 °C im Dunkeln.

Der Rückstand der Methanolextraktion wurde mit 2 ml und nachfolgend mit 1 ml H₂O bei 95 °C für 30 min unter Rückfluß extrahiert und für 3 min bei 2.800 U/min zentrifugiert. Die Überstände wurden abgehebert und vereinigt. Ihr Volumen wurde bestimmt. Bis zur Analyse wurden die Überstände in verschlossenen Eppendorf-Reaktionsgefäßen bei -18 °C im Dunkeln aufbewahrt.

Die Extraktionsrückstände wurden bei 105 °C im Trockenschrank getrocknet und im Dunkeln im Exsikkator aufbewahrt.

2.9.3 Bestimmung der Zucker

Glucose, Fructose und Saccharose wurden gaschromatographisch nach SCHOPF (1986) quantitativ analysiert. 50 µl des Methanolextrakts wurden mit 50 µl Phenylglucose (5 mmolar in H₂O) als internem Standard vermischt und unter Vakuum bei 70 °C eingetrocknet. Zur Derivatisierung wurde die Probe mit 0,1 ml Hydroxylammoniumchlorid (2,5 %ig in Pyridin) versetzt und 30 min bei 60 °C oximiert. Anschließend wurden 25 µl der Probe mit 25 µl BSTFA (Bis(trimethylsilyl)-trifluoroacetamid) im Trockenschrank bei 105 °C 1 h silyliert. Die Analyse erfolgte auf einem Chrompack CP 9000 Gaschromatographen (WCOT Fused Silica-Kapilarsäule, 25 m x 0,25 mm, belegt mit 0,12 µm CP-Sil-8 CB; Split-Injektortemperatur 300 °C; Trennbedingungen: 2 min isotherm 160 °C, nachfolgend Temperaturerhöhung um 5 °C/min bis 200 °C, um 30 °C/min auf 280 °C, 20 min isotherm 280 °C; Flammenionisierungsdetektor (FID)). Die Konzentrationen werden in nmol/mg TGW angegeben.

2.9.4 Bestimmung der Phenole

Proanthocyanidine

In Anlehnung an die Methode von BROADHURST und JONES (1978) erfolgte die quantitative Analyse der Proanthocyanidine (Vanillin-positive Verbindungen) photometrisch (Milton Roy Spectronic 301). 100 µl des Methanolextraktes wurden direkt im Anschluß an die Extraktion mit 2 ml Vanillinlösung (4 %ig in Methanol) und 1 ml konz. HCl vermischt. Nach 15 min Reaktionszeit im Dunkeln wurde die Extinktion der Probe bei 500 nm vermessen. Als Referenzsubstanz diente Catechin, die Konzentrationen werden in nmol/mg TGW Catechinäquivalente angegeben.

Gesamtphenole

In Anlehnung an die Methode von SWAIN und HILLIS (1959) wurde die Gesamtphenolkonzentration (Folin-positive Verbindungen) photometrisch (Milton Roy Spectronic 301) bestimmt. 100 µl des Methanolextraktes wurden mit 2,9 ml H₂O, 2 ml Na₂CO₃-Lösung (1 %ig in 0,1 molarer NaOH-Lösung) und 100 µl Folin-Ciocalteus-Reagenz vermischt. Nach einer 30minütigen Inkubation bei 60 °C im dunklen Wasserbad wurde die Extinktion der Probe bei einer Wellenlänge von 750 nm vermessen. Als Referenzsubstanz diente Catechin, die Gesamtphenolkonzentrationen werden in nmol/mg TGW Catechinäquivalente angegeben.

2.9.5 Bestimmung der Stärke

In Anlehnung an die Methode von KAKAC und VEJDELEK (1974) wurde die Stärkekonzentration photometrisch bestimmt (Milton Roy Spectronic 301). 100 µl des je nach Stärkegehalt verdünnten Wasserextraktes wurden in eiswassergekühlten Reagenzgläsern mit 1 ml H₂O und 2 ml Anthonreagenz (0,1 %ig in conc. H₂SO₄) vermischt und 10 min bei 100 °C im Reagenzglasofen erwärmt. Nach Abkühlung auf Zimmertemperatur wurde die Extinktion der Proben bei 625 nm bestimmt. Als Referenzsubstanz diente Glucose, die Stärkekonzentrationen werden in nmol/mg TGW Glucoseäquivalente angegeben.

2.9.6 Bestimmung der proteingebundenen Aminosäuren

Zur Hydrolyse der Proteine wurden die getrockneten Extraktionsrückstände aus dem Probenaufschluß mit 0,5 ml 5 N HCl (Combi-Titrisol) vermischt. Die Reaktionszeit betrug 24 h bei 105 °C in abgeschmolzenen Ampullen.

50 µl des abzentrifugierten Hydrolysats wurden mit 50 µl L- bzw. DL-Norleucin-Lösung (20 nmolar in 2 % 0,1 N HCl und 98 % H₂O) als interner Standard versetzt und bei 70 °C unter Vakuum getrocknet. Die getrockneten Proben wurden mit 20 µl Natriumbicarbonat-Lösung (50 mmolar in H₂O) und 40 µl Dabsylchlorid-Lösung (4-(Dimethylamino)-azobenzene-4'-sulfonylchlorid, 71 mmolar in Acetonitril (CH₃CN)) in einem fest verschlossenen Reaktionsgefäß 12 min bei 70 °C dabsyliert. Nach Zugabe von 440 µl Natriumphosphat-Puffer (25 mmolar Na₂HPO₄ und 25 mmolar NaH₂PO₄ in 1:1 Ethanol/Wasser) wurden die Proben in verschlossenen Reaktionsgefäßen bei 7 °C im Dunkeln gelagert.

In Anlehnung an die Methode von KNECHT und CHANG (1986) erfolgte die Analyse der proteingebundenen Aminosäuren hochdruckflüssigkeitschromatographisch (Fließmittel A: Natriumacetat 75 mmolar mit 6% Dimethylformamid, pH 6,4; Fließmittel B: Acetonitril; Flußrate: 1,2 ml/min; Gradientenprogramm: (min/%B) 0/15; 7,2/24; 8,5/25; 9,6/27; 20,0/40; 24,0/45; 26,0/52; 29,0/56; 31,0/60; 32,0/70; 34,0/70; Vorsäule: Spherisorb ODS II 20x4,6 mm, 3 µm; Säule: Spherisorb ODS II 250*4,6 mm, 5 µm; Detektor: Shimadzu UV-VIS Spektralphotometer SPD-6AV, 436 nm; Eichung mit Pierce Aminosäurenstandard).

Die Konzentrationen der proteingebundenen Aminosäuren werden in nmol/mg TGW angegeben.

2.9.7 Bestimmung des Chlorophyll-Gehaltes

Die Bestimmung des Chlorophyll-Gehaltes der Blatt- bzw. Nadelproben erfolgte photometrisch in Anlehnung an die Methode von ZIEGLER und EGGLE (1965). 30 (± 5%) mg des gefriergetrockneten Probenmaterials wurden in Abschmelzampullen viermal mit 2 ml Aceton/Wasser-Gemisch (80 %ig) für 30 min bei Raumtemperatur extrahiert. Die Extrakte wurden vereinigt und bei 647 nm und 664 nm an einem Milton Roy Spectronic 301 - Spektralphotometer vermessen.

Die Berechnung des Chlorophyll-Gehaltes erfolgte auf Grundlage der von ZIEGLER und EGGLE (1965) ermittelten spezifischen Extinktionskoeffizienten für Chlorophyll a und b nach den Formeln:

$$\text{Chlorophyll a [mg/g TGW]} = (11,78 \times E_{664} - 2,29 \times E_{647}) \times 16 : 30$$

$$\text{Chlorophyll b [mg/g TGW]} = (20,05 \times E_{647} - 4,77 \times E_{664}) \times 16 : 30$$

Die Konzentration des Gesamtchlorophylls wird in mg/g TGW angegeben.

2.10 Boden- und Sickerwasseranalysen

Die verwendeten Boden- und Sickerwasseranalysen wurden vom Institut für Bodenkunde und Waldernährung der Georg-August-Universität Göttingen durchgeführt. Die Bestimmung des Aluminiums, Calciums, Chlorids, Eisens, Kaliums, Magnesiums und Mangans erfolgte nach KÖNIG und FORTMANN (1996a), die des Ammonium-, Nitrat- und Gesamtstickstoffs, Phosphats und Sulfats nach KÖNIG und FORTMANN (1996b)

2.11 Auswertungsmethoden

Die Datenbearbeitung erfolgte auf einem PC mit den Anwenderprogrammen Microsoft® Excel 97 (Tabellenkalkulation), Microsoft® Word 97 (Textverarbeitung), SAS (Statistisches Analyse-system) und SciLab Xact 4.01e (graphische Darstellung von Zahlenmaterial).

Da die aufgenommenen Daten nahezu durchgehend nicht normalverteilt waren, wurde zur statistischen Auswertung der Wilcoxon-Rangsummentest (ZÖFEL, 1988) angewandt. Getestet wurde die Hypothese, daß an den einzelnen Probennahmeterminen Kenngrößenstichproben der einzelnen Baumart auf den verschiedenen Substratvarianten nicht einer gemeinsamen Grundgesamtheit angehören. Unterschiede zwischen den getesteten Kollektiven wurden als signifikant ($p \leq 0,05$, *), sehr signifikant ($p \leq 0,01$, **) und höchst signifikant ($p \leq 0,001$, ***) bezeichnet.

Unter dem Begriff lösliche Kohlenhydrate wurde der Gesamtzuckeranteil einer Probe (Summe aus Glucosegehalt, Fructosegehalt und zwei Hexoseäquivalenten je nmol Saccharosegehalt) zusammengefaßt.

Zur Beurteilung der Eignung der Kiefernadeln bzw. Birken- und Eichenblätter als Nahrung für blatt- und nadelfressende Insekten wurden folgende Nahrungswertindizes gebildet:

- lösliche Kohlenhydrate / Gesamtphenol
- lösliche Kohlenhydrate / Proanthocyanidine
- proteingebundene Aminosäuren / Gesamtphenol
- proteingebundene Aminosäuren / Proanthocyanidine
- (lösliche Kohlenhydrate + proteingebundene Aminosäuren) / Gesamtphenol
- (lösliche Kohlenhydrate + proteingebundene Aminosäuren) / Proanthocyanidine

Semiquantitative Trendanalysen

- Ein Anstieg des Medians einer Kenngröße bei Änderung der Umweltbedingungen von der Substratvariante ohne Kot zu der mit Kot wurde grün, ein Abfallen rot dargestellt. Signifikante Unterschiede wurden mit Pfeilen im jeweiligen Tabellenfeld gekennzeichnet (Anstieg: ↑ signifikant, ↑↑ sehr signifikant, ↑↑↑ höchst signifikant; Abfall: ↓ signifikant, ↓↓ sehr signifikant, ↓↓↓ höchst signifikant) (Teilversuche Saat bzw. Gefäßkultur unter Freilandbedingungen).
- Vergleich der Medianwerte verschiedener Kenngröße einer Baumart auf den drei Substratvarianten. Der jeweils höchste Wert wurde grün, der mittlere orange und der kleinste rot dargestellt (Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen).
- Vergleich der Auswirkungen veränderter Umweltbedingungen auf Kenngrößen der Pflanzenentwicklung (Abb. 2.11-1). Die jeweiligen Meßwerte wurden als Teilkurven einer Ellipse dargestellt, um den Ähnlichkeitsgrad der einzelnen Inhaltsstoffe des selben Pflanzenteils bei Änderung der Umweltbedingungen zu erkennen. Die Teilkurven sind jeweils von links nach rechts zu lesen (Teilversuch Saat unter Laborbedingungen).

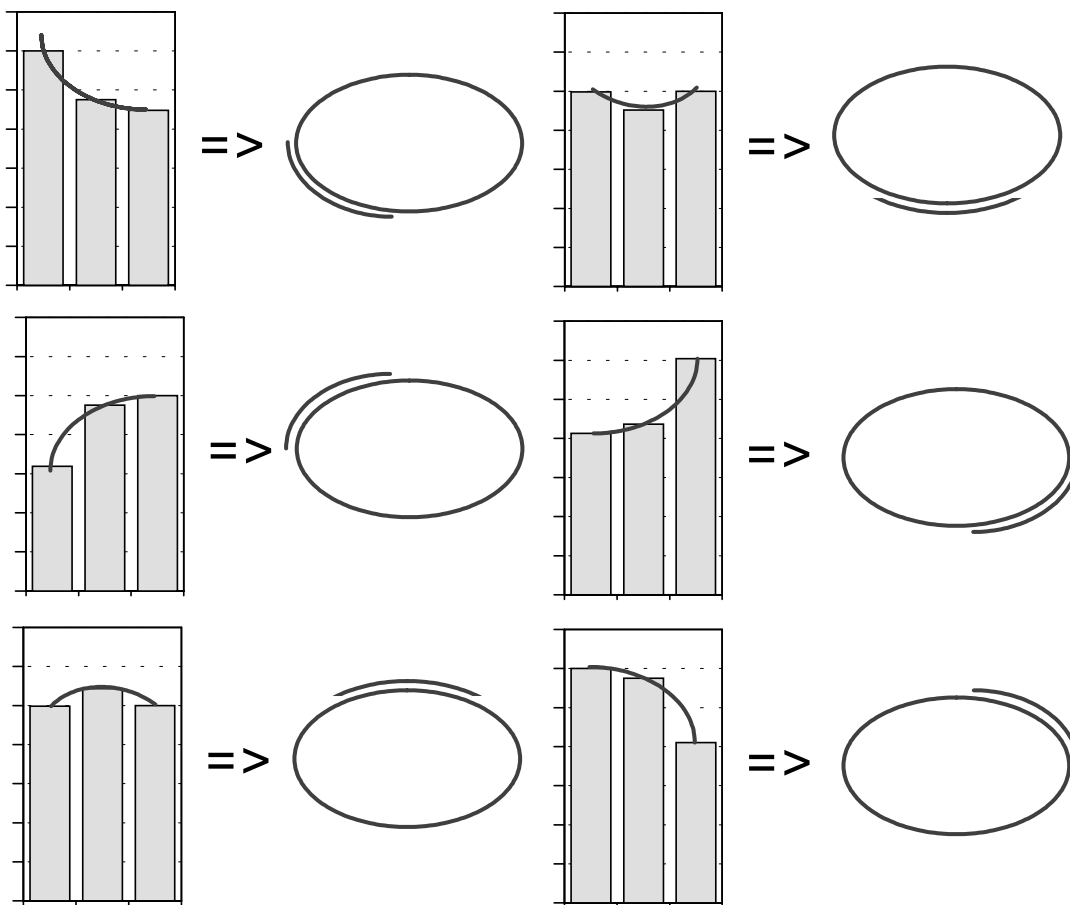


Abb. 2.11-1: Zuordnung der Meßwerte zu Kurvenabschnitten einer Ellipse.

- Kennzeichnung der Änderung des Komponentenmusters von hochmolekularen Verbindungen unter der Einwirkung veränderter Umweltbedingungen durch Beobachtung der Verhältnisse von Zunahme- und Abnahmeereignissen innerhalb einer Zeitreihe (Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen).
- Kennzeichnung der Änderung des Profils proteingebundener Aminosäuren durch Beobachtung des Ähnlichkeitsmusters unter der Einwirkung veränderter Umweltbedingungen (Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen).

3. Ergebnisse

3.1 Saat unter Laborbedingungen

3.1.1 Keimverlauf

Die Keimung der Kiefer (Abb. 3.1-1) begann in der Nullvariante (nährstoffarmer Sandboden) 6 Tage nach Aussaat. Zugabe von Kot führte zu einer Verzögerung des Keimbegins um bis zu 6 Tagen, Zugabe von Dünger beeinflusste den Keimbeginn nicht. Der Keimerfolg lag bei Versuchsende in der Nullvariante bei etwa 90 %. Er nahm in den Varianten der Gruppe 1 (nährstoffarmer Sandboden + Kot) mit steigender Kotmenge auf unter 40 % ab. Die Zugabe von Dünger führte zu einem nur leichten Rückgang des Keimerfolgs.

Die Keimung der Birke (Abb. 3.1-1) begann auf den unterschiedlichen Substratvarianten zwischen dem 12. und 14. Tag nach Aussaat. Ihr Keimerfolg lag bei Versuchsende in der Nullvariante bei ca. 17 %. Er nahm in den Varianten der Gruppe 1 mit steigender Kotmenge auf deutlich unter 5 % ab. Die Zugabe von Dünger führte zu einem nur leichten Rückgang des Keimerfolgs.

Die Keimung der Eiche (Abb. 3.1-1) begann substratunabhängig zwischen dem 12. und 13. Tag nach Aussaat. Der Keimerfolg bei Versuchsende lag auf allen Substraten bei ca. 70 %, wobei die Streuung innerhalb der Gruppe 1 (Sand mit Kot) größer war als innerhalb der Gruppe 2 (Sand mit Dünger).

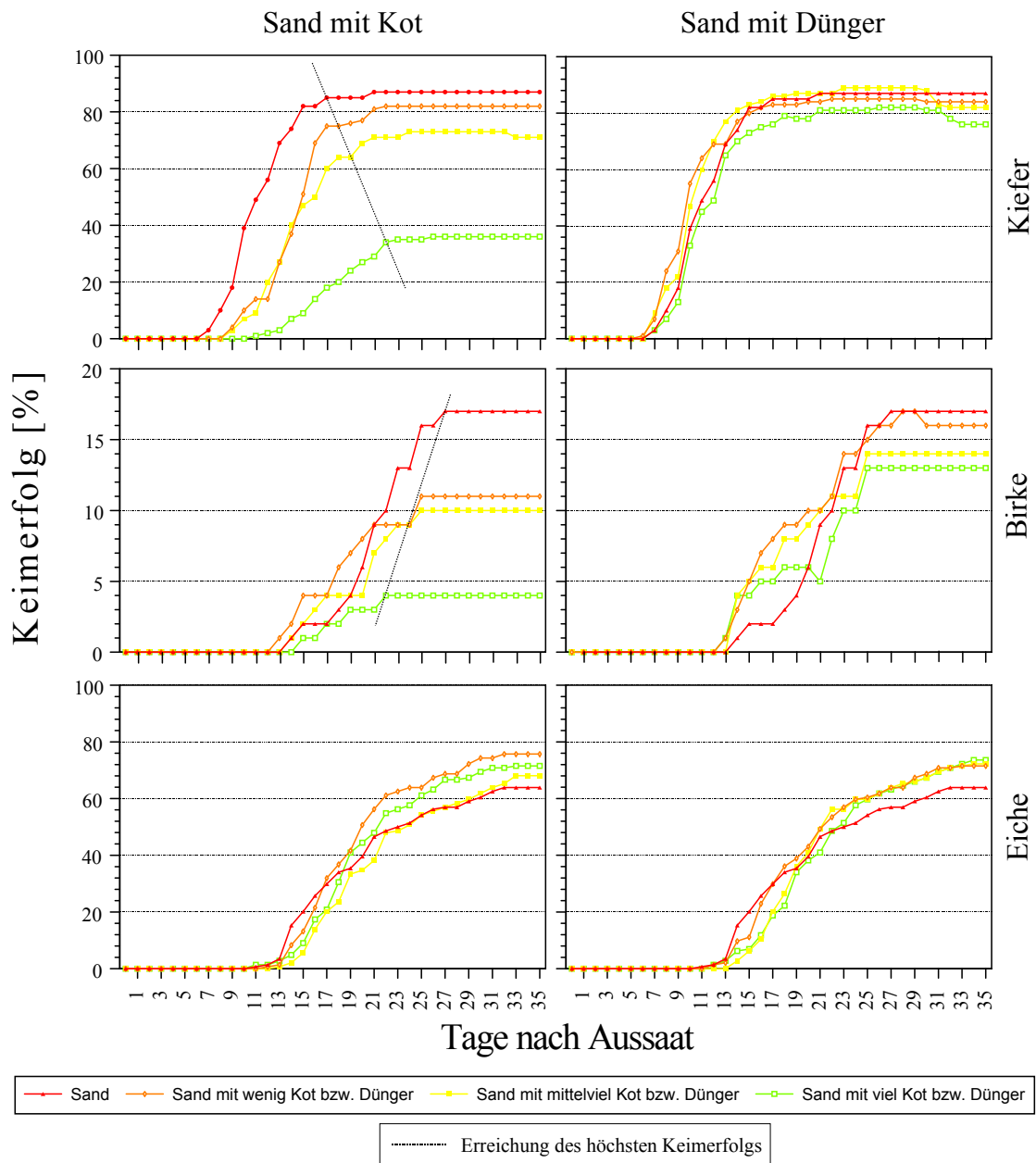
3.1.2 Keimverhalten

Zwischen der Nullvariante und den Varianten der Gruppe 2 (nährstoffarmer Sandboden plus Dünger) traten weder bei der Kiefer noch bei der Birke absicherbare Unterschiede im Keimerfolg auf. Mit zunehmender Kotmenge nahmen bei beiden Baumarten die Irrtumswahrscheinlichkeit für einen Unterschied zwischen der Kot- und Nullvariante ab. Mit zunehmender Dünger- bzw. Kotquote nahm die Irrtumswahrscheinlichkeit für einen Unterschied zwischen der jeweiligen Kot- und Düngervariante bei der Kiefer kontinuierlich und bei der Birke von den a-Varianten (wenig Dünger bzw. Kot) zu den c-Varianten (viel Dünger bzw. Kot) ab (Abb. 3.1-1).

Die bei der Eiche hinsichtlich des Keimerfolgs aufgetretenen Unterschiede zwischen den verschiedenen Substratvarianten waren nicht absicherbar. Weder die Zugabe von Kot noch die von Dünger zeigte einen signifikanten Einfluß auf den Keimerfolg.

3.1.3 Keimlingswachstum

Bei allen drei Baumarten und in allen Substrat/Kot- bzw. Substrat/Dünger-Varianten traten keine Wachstumsunterschiede auf (Abb. 3.1-2). Lediglich bei Kiefer deutet sich ein vermindertes Wachstum bei den Varianten mit den höchsten Kot- bzw. Düngerkonzentrationen an.



	Irrtumswahrscheinlichkeit für einen Unterschied zwischen den Varianten					
	0 ↔ 1a	0 ↔ 1b	0 ↔ 1c	1a ↔ 2a	1b ↔ 2b	1c ↔ 2c
Kiefer	26,32	2,31	0,03	48,92	3,27	0,09
Birke	19,81	3,30	0,15	5,09	24,24	2,84
Eiche	12,95	45,68	16,67	42,38	44,11	69,31

Abb. 3.1-1: Keimerfolg (Median) von Kiefer, Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand mit unterschiedlich hoher Zugabe von Kiefernspinnerkot bzw. Kalkammonsalpeter und Irrtumswahrscheinlichkeit [%] für einen Unterschied im Keimerfolg in Abhängigkeit vom Substrat. Abkürzungen für die jeweils getesteten Substratvarianten siehe Kapitel 2.2.

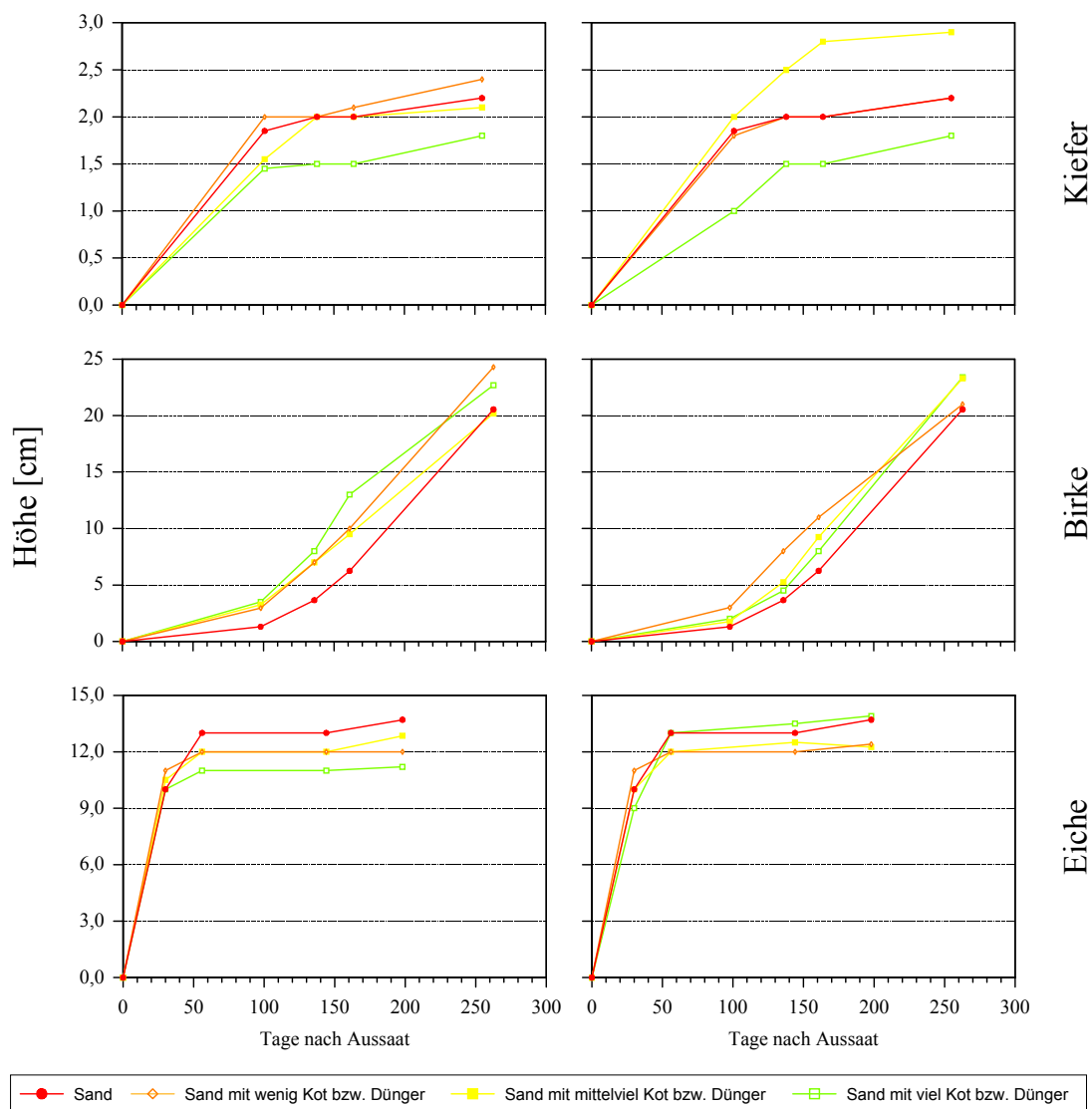


Abb. 3.1-2: Wachstum von Kiefer, Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand mit unterschiedlich hoher Zugabe von Kiefernspinnerkot bzw. Kalkammonsalpeter nach Keimung in den selben Substraten.

3.1.4 Blatt- bzw. Nadelinhaltsstoffe

3.1.4.1 lösliche Kohlenhydrate

Die durchschnittlichen Gesamtzuckergehalte (Summe aus Glucosegehalt, Fructosegehalt und zwei Hexoseäquivalenten je nmol Saccharosegehalt) (Abb. 3.1-3) lagen in den Kiefernadeln und Eichenblättern zwischen 300 und 450, in Birkenblättern zwischen 150 und 250 nmol/mg TGW. Sie zeigten in Abhängigkeit von der aufgetragenen Kot- bzw. Düngermenge einen nicht signifikant uneinheitlichen Verlauf, eine deutliche Unterscheidung der Kot- von den Düngervarianten trat nicht auf. Bei der Kiefer zeigten Nadeln auf den Varianten mit Kot bzw. Dünger einen leicht geringeren Gehalt an löslichen Kohlenhydraten als auf den entsprechenden Sandvarianten. In den Birkenblättern zeigte sich zunächst (1. Probennahme) eine Erhöhung des Gehaltes an löslichen Kohlenhydraten auf den Kotvarianten, dann (2. Probennahme) eine Erniedrigung, die mit steigender Kotmenge kleiner wurde. Auf den Düngervarianten wiesen die Blätter bei der 1. Probennahme gegenüber denen der Sandvariante erhöhte Gehalte an löslichen Kohlenhydraten auf, wobei der auf der Variante mit der mittleren Düngermenge am höchsten war. Bei der 2. Probennahme lagen die Gehalte auf den Düngervarianten um den auf der Sandvariante, auch hier zeigten die Blätter auf der Variante mit der mittleren Düngermenge den höchsten Wert. Gegenüber

der Sandvariante zeigte sich in den Eichenblättern zunächst (1. Probennahme) ein Absinken des Gehaltes an löslichen Kohlenhydraten auf der Variante mit wenig Kot und ein gleicher Wert auf der Variante mit viel Kot. Bei der 2. Probennahme wies die Variante mit viel Kot den geringsten Gehalt auf. Die Blätter auf den Düngervarianten wiesen einen gegenüber denen der Sandvariante leicht erhöhte Gehalte an löslichen Kohlenhydraten auf.

Die durchschnittlichen Monosaccharidgehalte (Abb. 3.1-4) waren in den Eichenblättern mit ca. 100 nmol/mg TGW zwei- bis dreimal so hoch wie in den Kiefernnadeln und Birkenblättern. In den Kiefernnadeln fanden sich mit steigender Kot- bzw. (weniger stark ausgeprägt) Düngermenge steigende Monosaccharidgehalte, die bei der jeweils größten Menge das Niveau der Sandvariante leicht überstiegen. In den Birkenblättern zeigten sich auf den Kot- und Düngervarianten gegenüber der Sandvariante erhöhte Monosaccharidgehalte. Auf den Varianten mit mittlerer Kot- bzw. Düngermenge traten die höchsten Monosaccharidgehalte auf. Eine Ausnahme hiervon bildet die 1. Probennahme auf den Kotvarianten, hier zeigte sich entgegen dem allgemeinen Trend ein gegenüber den anderen Varianten höchst signifikant erhöhter Monosaccharidgehalt (120 nmol/mg TGW) auf der Variante mit viel Kot. In den Eichenblättern zeigt der Monosaccharidgehalt einen sehr uneinheitlichen Verlauf. Während die Zugabe von Kot eine leichte Absenkung des Monosaccharidgehaltes gegenüber der Sandvariante bewirkte, zeigte sich dieses auf den Düngervarianten lediglich bei der 1. Probennahme. Bei der zweiten Probennahme zeigte sich eine leichte Zunahme des Monosaccharidgehaltes in den Eichenblättern mit zunehmender Düngermenge. Insgesamt betrachtet wiesen die Nadeln bzw. Blätter auf den Kotvarianten durchgehend geringere Monosaccharidgehalte auf als auf den entsprechenden Düngervarianten.

Die durchschnittliche Saccharosekonzentration (Abb. 3.1-5) betrug in Nadeln der Kiefer zwischen 160 und 200, in Blättern der Birke zwischen 60 und 90 und in Blättern der Eiche zwischen 110 und 150 nmol/mg TGW. In den Kiefernnadeln führte sowohl die Zugabe von Kot- als auch die Dünger gegenüber der Sandvariante zu einer Verringerung der Saccharosekonzentration. Sie fiel von der Sandvariante über die Variante mit geringer zur Variante mit mittlerer Kot- bzw. Düngermenge hin ab und stieg zur Variante mit hoher Kot- bzw. Düngermenge wieder an. In den Birkenblättern verlief die Saccharosekonzentration innerhalb der selben Probennahme auf den Kot- und den Düngervarianten parallel. Bei der 1. Probennahme lag die Saccharosekonzentration auf den Varianten mit Kot unter denen mit Dünger. Sie stieg von der Sandvariante über die Variante mit geringer zur Variante mit mittlerer Kot- bzw. Düngermenge hin an und fiel zur Variante mit hoher Kot- bzw. Düngermenge wieder ab, wobei sie auf der Variante mit viel Kot einen extrem niedrigen Wert (ca. 23 nmol/mg TGW) aufwies. Bei der 2. Probennahme hatte die Zugabe von Kot nahezu keinen Einfluß auf die Saccharosekonzentration in den Blättern. Sie fiel von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot leicht ab, stieg zur Variante mit mittelviel Kot leicht wieder an und fiel zur Variante mit viel Kot wieder leicht ab. Auf den entsprechenden Düngervarianten zeigte sie den gleichen Verlauf, wies allerdings deutlich stärkere Schwankungen auf und lag stets unter der Konzentration in den Blättern auf der Sandvariante. Die Saccharosekonzentration war in Eichenblättern bei der ersten Probennahme sowohl auf den Kot- als auch auf den Düngervarianten gegenüber der auf der Sandvariante erhöht. Auf den Kotvarianten nahm sie mit steigender Kotmenge zu, auf den Düngervarianten zeigte sie auf der Variante mit wenig Dünger den höchsten Wert, der dann mit steigender Düngermenge abnahm, aber stets über dem der Sandvariante blieb. Bei der 2. Probennahme zeigte sich lediglich bei den Varianten mit viel Kot bzw. Dünger eine deutlichere Reduzierung des Saccharosegehaltes gegenüber der Sandvariante.

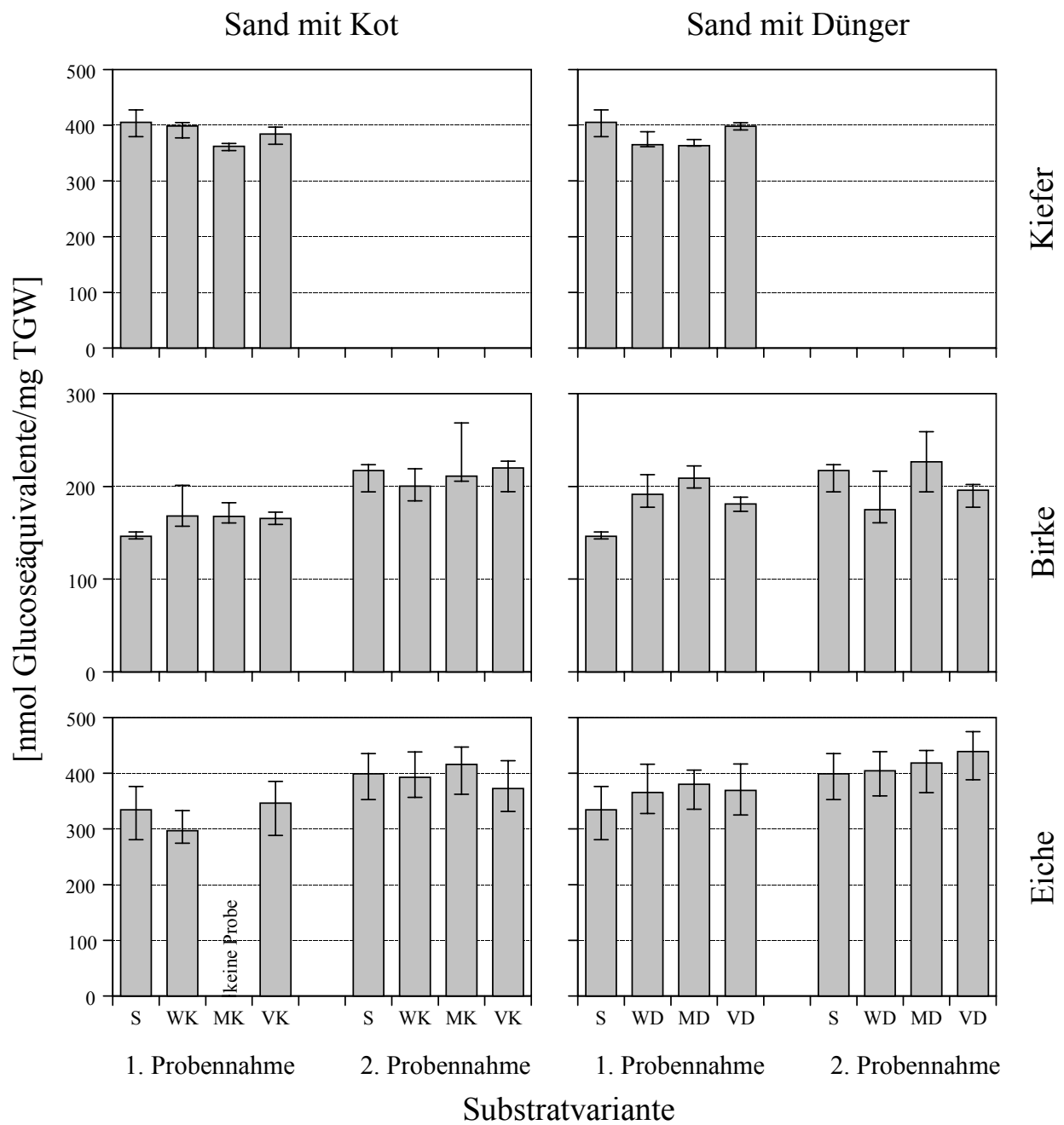


Abb. 3.1-3: Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

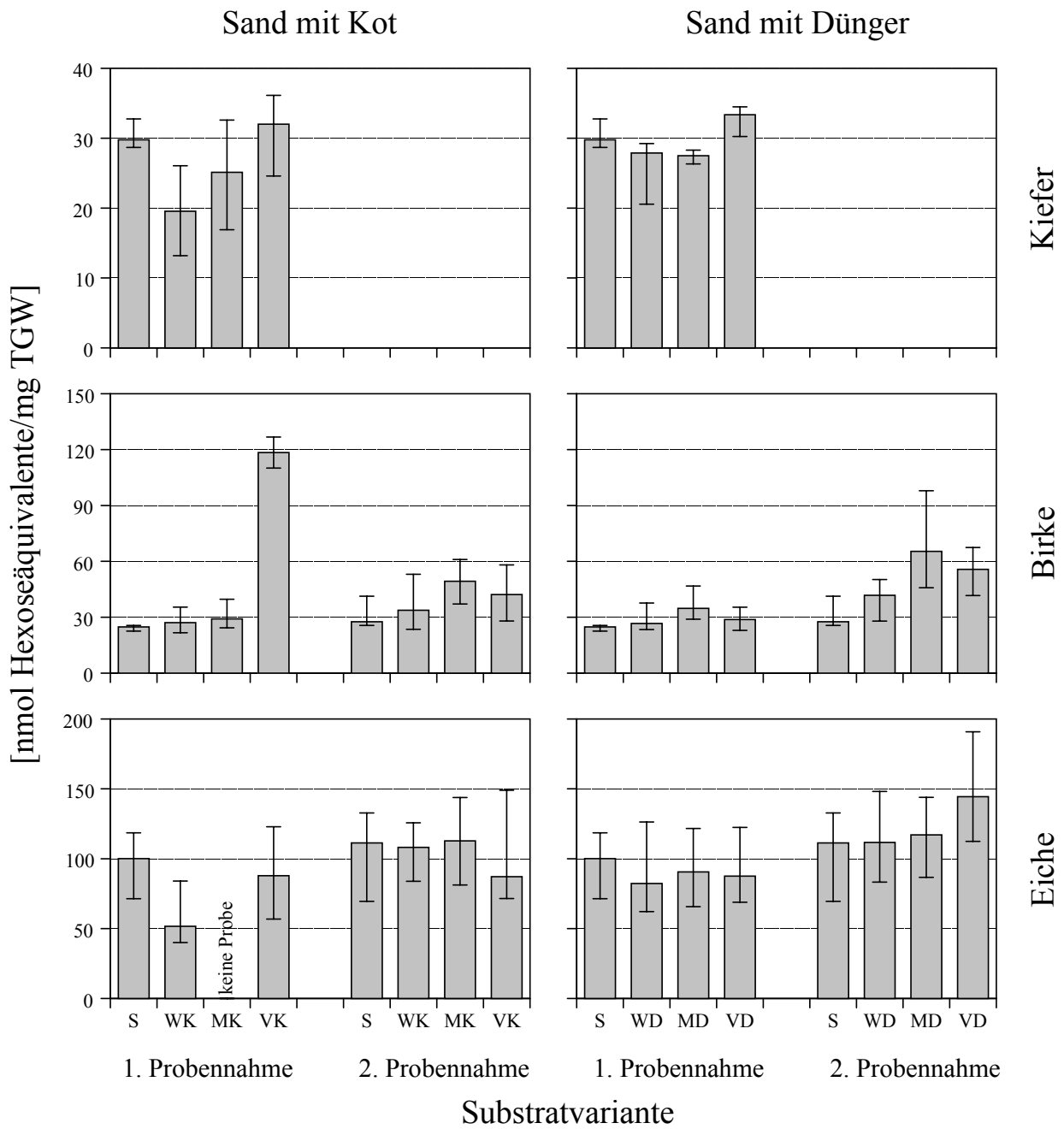


Abb. 3.1-4: Summe der Gehalte an Glucose und Fructose in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

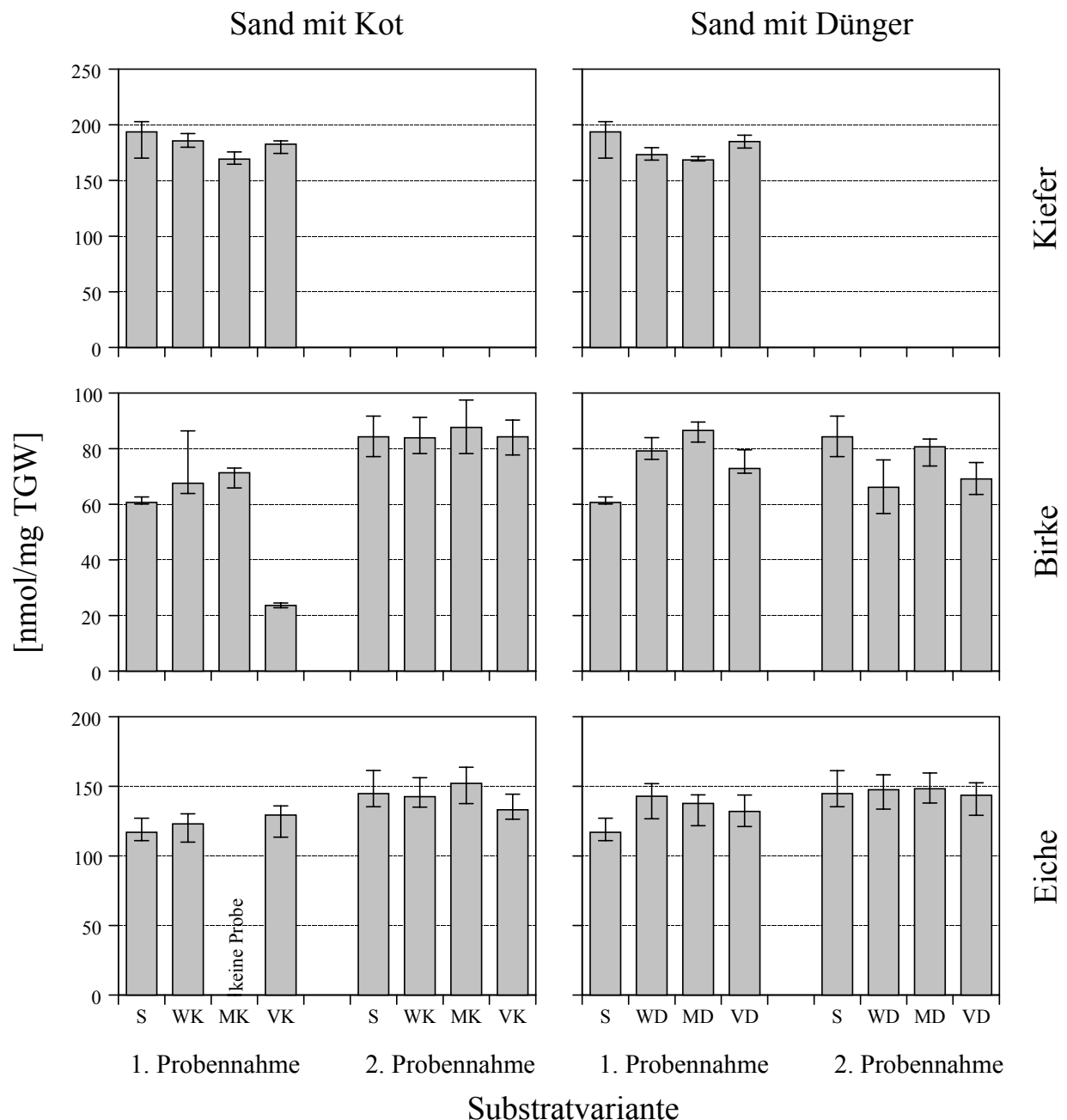


Abb. 3.1-5: Saccharosekonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

3.1.4.2 Stärke

Die durchschnittliche Stärkekonzentration (Abb. 3.1-6) lag in Birkenblättern mit 180 bis 280 nmol Glucoseäquivalente/mg TGW etwa drei bis viermal so hoch wie in Kiefernadeln und Eichenblättern. Sie nahm in Kiefernadeln mit steigender Kot- bzw. Düngermenge zu. Die Stärkekonzentration in Birkenblättern wies bei beiden Probennahmen auf den Kotvarianten einen einheitlichen Verlauf auf. Ihr Maximum fand sich jeweils auf der Variante mit mittelviel Kot, während sie auf den beiden anderen Kotvarianten leicht unterhalb der Sandvariante lag. Auf den Düngervarianten zeigte sich bei der 1. Probennahme eine Abnahme der Stärkekonzentration mit steigender Düngermenge. Bei der 2. Probennahme verlief sie uneinheitlich, sie stieg von der Sandvariante zur Variante mit wenig Dünger hin an, fiel dann auf der Variante mit mittelviel

Dünger auf einen Wert unterhalb dem der Sandvariante und erreichte auf der Variante mit viel Dünger wieder den Wert der Sandvariante. In Eichenblättern stieg die Stärkekonzentration bei beiden Probenahmen mit steigender Kotmenge an, wobei sie auf der Variante mit wenig Kot leicht unterhalb, auf der Variante mit viel Kot deutlich oberhalb der der Sandvariante lag. Auf den Düngervarianten verlief die Stärkekonzentration uneinheitlich. Sie fiel bei der 1. Probenahme von der Sandvariante über die Variante mit wenig zur Variante mit mittelviel Dünger hin ab und erreichte in der Variante mit viel Dünger einen über dem der Sandvariante liegenden Wert. Bei der 2. Probenahme lag die Stärkekonzentration auf der Variante mit mittelviel Dünger in gleicher Höhe wie auf der Sandvariante, während sie auf den Varianten mit wenig bzw. viel Dünger erniedrigt war.

3.1.4.3 Chlorophyll

Die Chlorophyllkonzentration lag in Kiefernnadeln, Birken- und Eichenblättern zwischen 10 und 16 nmol/mg TGW (Abb. 3.1-7). In Kiefernnadeln lag sie von Kot- und Düngergaben nahezu unbeeinflusst bei ca. 12 nmol/mg TGW. In Birkenblättern zeigten sich auf den Kot- und Düngervarianten gegenüber den Sandvarianten verringerte Chlorophyllgehalte, wobei die Differenz von der 1. zur 2. Probenahme zunahm. In Eichenblättern war der Chlorophyllgehalt bei der 1. Probenahme auf den Kot- und Düngervarianten gegenüber dem auf der Sandvariante leicht vermindert und bei der 2. Probenahme leicht erhöht.

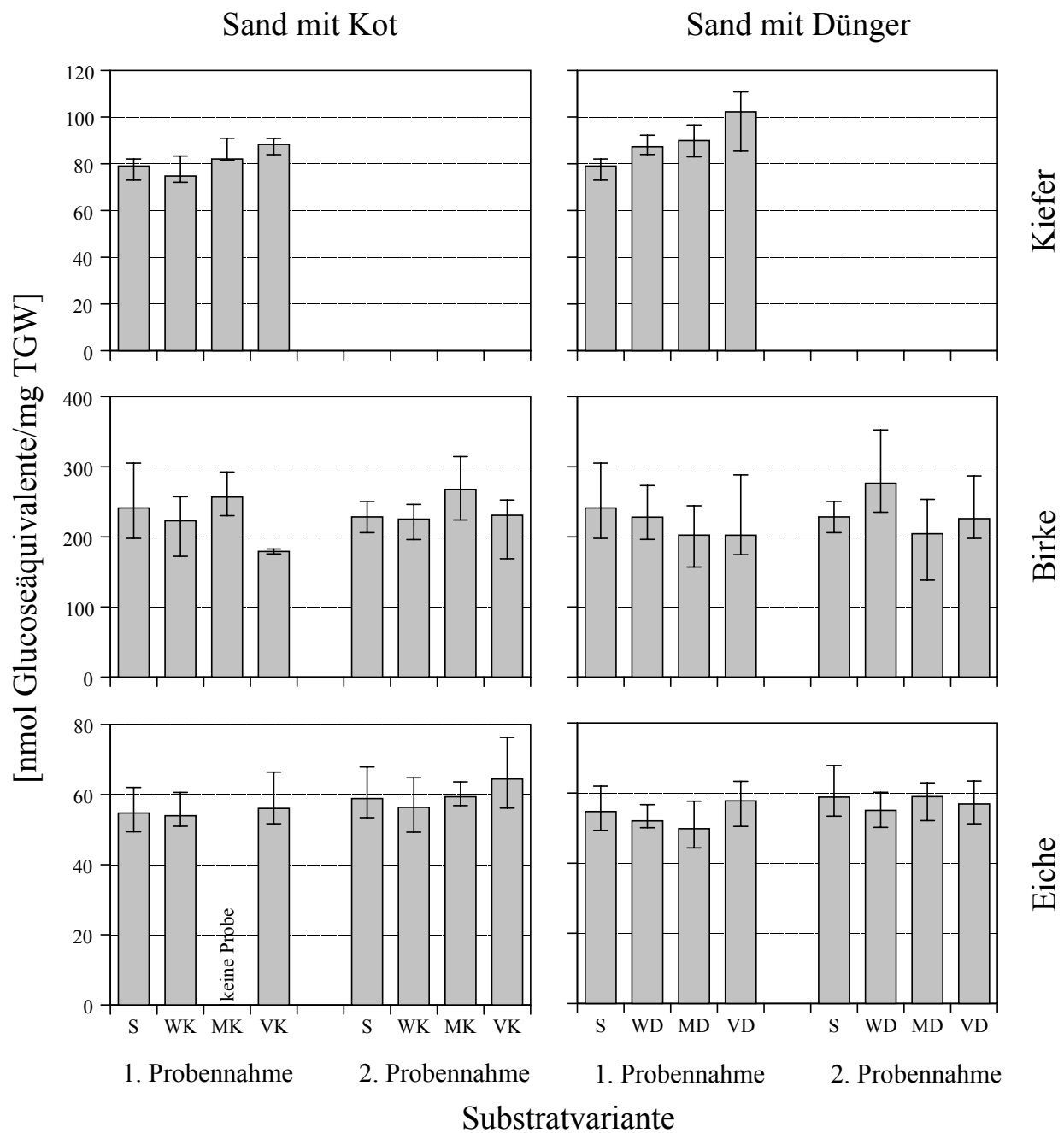


Abb. 3.1-6: Stärkegehalt in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

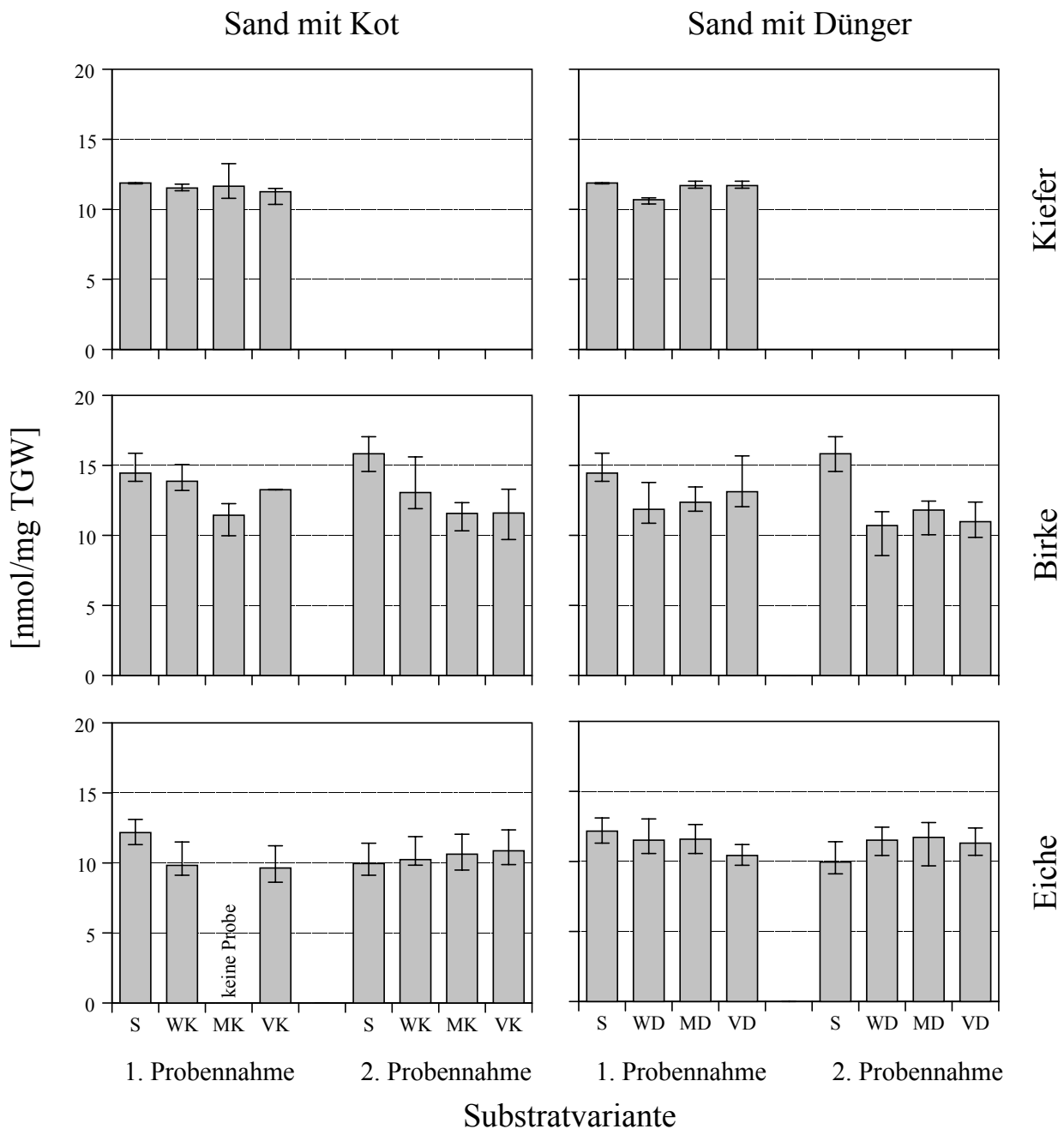


Abb. 3.1-7: Chlorophyllkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

3.1.4.4 Proteingebundene Aminosäuren

Die durchschnittliche Konzentration proteingebundener Aminosäuren (Abb. 3.1-8) betrug in Kiefernadeln und Eichenblättern um 1.000 und in Birkenblättern zwischen 500 und 1.200 nmol/mg TGW. In Kiefernadeln stieg die Konzentration proteingebundener Aminosäuren von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot leicht an, fiel zur Variante mit mittelviel Kot auf einen Wert unterhalb dem der Sandvariante ab und erreichte auf der Variante mit viel Kot ihr Maximum. Auf den Düngervarianten nahm die Konzentration mit steigender Düngermenge zu, wobei lediglich der Wert auf der Variante mit wenig Kot ganz leicht unterhalb dem auf der Sandvariante lag. In Birkenblättern zeigte sich bei der 1. Probennahme auf den Kotvarianten der

gleiche Verlauf wie auf den Kotvarianten der Kiefer. Bei der 2. Probennahme fiel die Konzentration proteingebundener Aminosäuren von der Sandvariante über die Variante mit wenig Kot zur Variante mit mittlviel Kot hin ab und stieg zur Variante mit viel Kot wieder leicht an. Auf den Düngervarianten stieg sie mit zunehmender Düngermenge an, wobei sie auf allen Düngervarianten bei der 1. Probennahme deutlich oberhalb und bei der 2. Probennahme deutlich unterhalb der der Sandvariante lag. In Eichenblättern wies die Konzentration proteingebundener Aminosäuren bei den Kot- und Düngervarianten der gleichen Probennahme gleiche Verläufe auf. Bei der 1. Probennahme fiel sie von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot bzw. Dünger leicht ab und stieg dann mit zunehmender Kot- bzw. Düngermenge auf Werte oberhalb dem der Sandvariante an. Bei der 2. Probennahme fiel sie mit steigender Kot- bzw. Düngermenge kontinuierlich ab.

Die relativen Anteile der einzelnen Aminosäuren an ihrer Gesamtsumme wiesen zum Teil starke Schwankungen auf. In Kiefernadeln (Abb. 3.1-9 oben) wurde der relative Anteil der Asparaginsäure auf den Kot- und Düngervarianten gegenüber dem der Sandvariante um ca. einen Prozentpunkt erhöht. Der relative Anteil der Glutaminsäure stieg durch die Zugabe von Kot bzw. Dünger ebenfalls deutlich an. Der relative Anteil des Threonins war auf der Variante mit viel Kot gegenüber denen der anderen Varianten deutlich um ca. einen Prozentpunkt erniedrigt. Der des Glycins war auf den Kot- und Düngervarianten gegenüber dem der Sandvariante verringert, wobei auf den Kotvarianten eine Abnahme mit steigender Kotmenge zu beobachten war. Der Anteil des Histidin nahm sowohl mit steigender Kot- als auch deutlicher Düngermenge gegenüber dem der Sandvariante zu. In Birkenblättern (Abb. 3.1-9 unten) zeigten sich deutliche Unterschiede zwischen der 1. und der 2. Probennahme. Bei der 1. Probennahme war der relative Anteil der Glutaminsäure auf den Varianten mit wenig Kot bzw. Dünger deutlich gegenüber dem auf der Sandvariante erhöht. Mit steigender Kot bzw. Düngermenge nahm er ab und erreichte auf den Varianten mit viel Kot bzw. Dünger den Wert der Sandvariante. Der relative Anteil des Threonins nahm sowohl mit steigender Kot- als auch Düngermenge deutlich um nahezu 100 % zu. Der relative Anteil des Leucins nahm mit steigender Kotmenge gegenüber dem der Sandvariante ab, auf den Düngervarianten fanden sich ebenfalls Werte unterhalb dem der Sandvariante. Der relative Anteil des Lysins nahm durch die Zugabe von Kot bzw. Dünger zum Teil deutlich ab, auf den Varianten mit viel Kot bzw. Dünger betrug er nur noch ca. $\frac{1}{4}$ bzw. $\frac{1}{3}$ des Wertes der Sandvariante. Der relative Anteil des Histidins zeigte einen genau gegensätzlichen Verlauf. Er stieg mit zunehmender Kot- bzw. Düngermenge bis zum dreifachen des Wertes der Sandvariante an. Bei der 2. Probennahme waren die relativen Anteile der einzelnen Aminosäuren deutlich weniger durch die Substratvarianten beeinflusst. Der relative Anteil des Serins nahm mit steigender Kotmenge gegenüber dem auf der Sandvariante leicht ab und mit steigender Düngermenge leicht zu, wobei er aber unterhalb des Wertes der Sandvariante blieb. Der relative Anteil des Arginins war auf den Düngervarianten gegenüber dem auf der Sandvariante um ca. einen Prozentpunkt erniedrigt. In Eichenblättern (Abb. 3.1-10) waren die relativen Anteile der einzelnen Aminosäuren nur in geringem Maße durch die Substrate beeinflusst. Bei der 2. Probennahme zeigte sich eine Zunahme des relativen Anteils des Threonins auf den Kot- bzw. Düngervarianten gegenüber dem auf der Sandvariante.

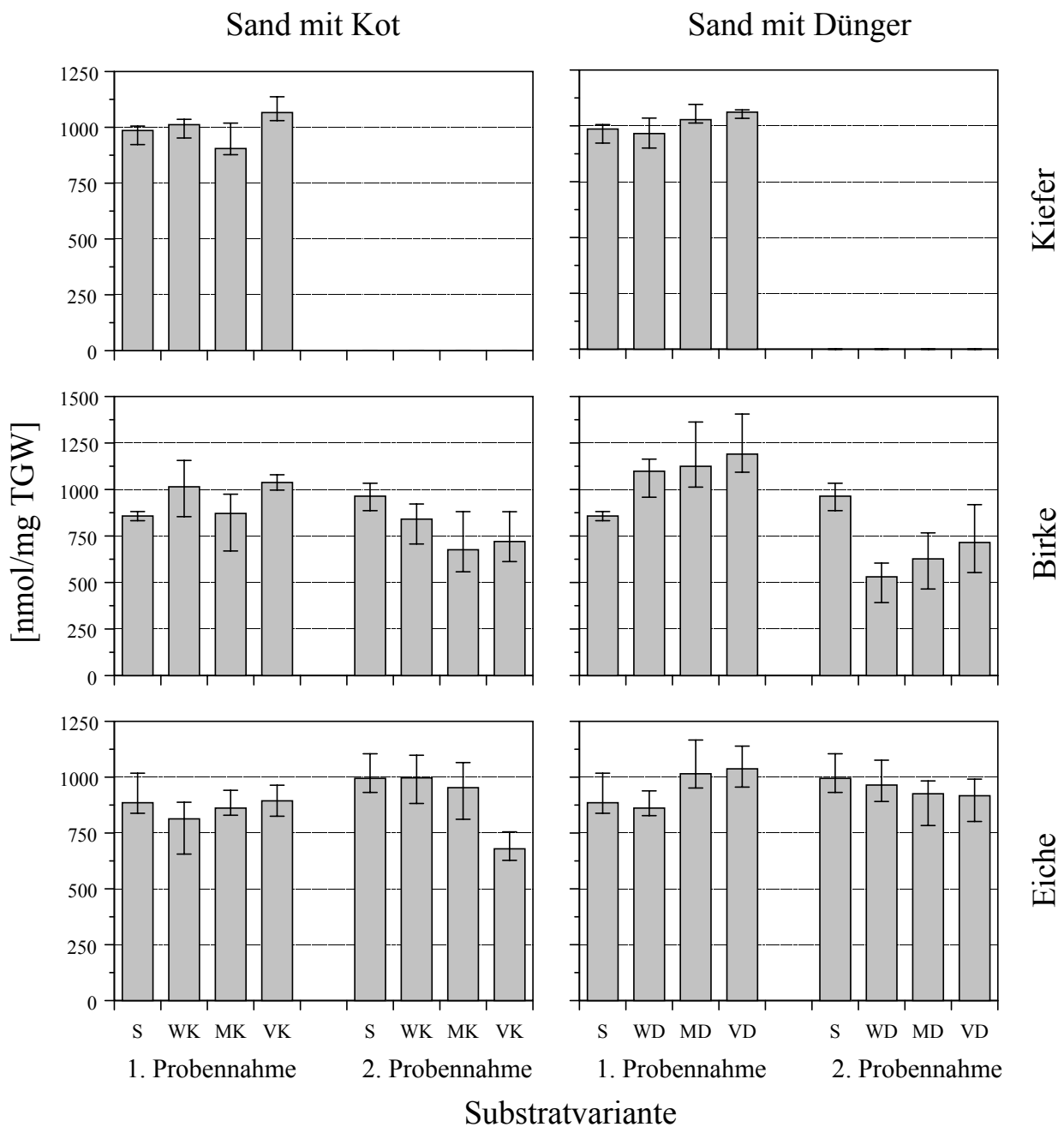


Abb. 3.1-8: Konzentration proteingebundener Aminosäuren in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

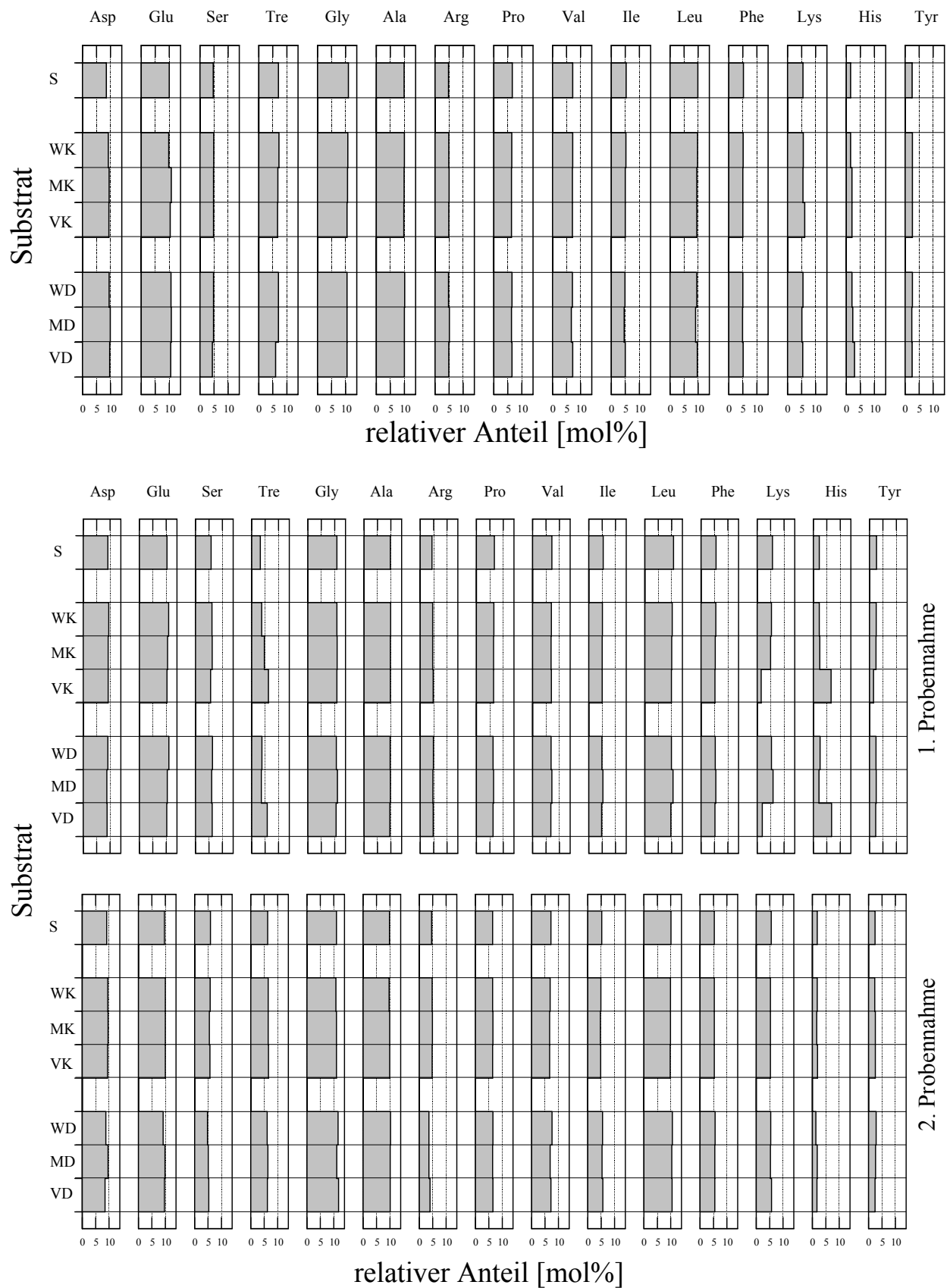


Abb. 3.1-9: Relativer Anteil der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Nadeln von Kiefer (oben) und in Blättern von Birke (unten) unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

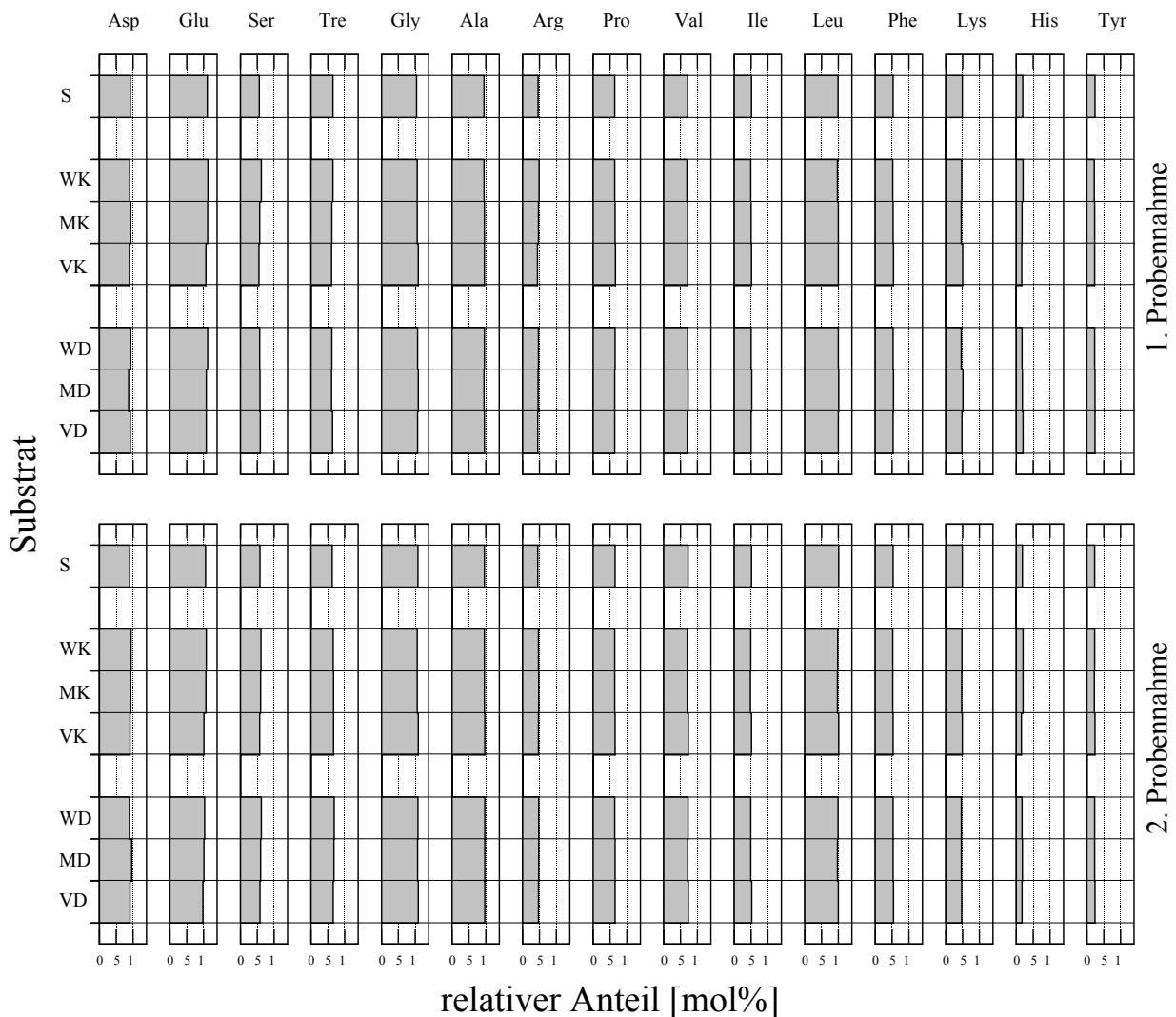


Abb. 3.1-10: relativer Anteil der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Blättern von Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

3.1.4.5 Phenole

Der Gesamtphenolgehalt (Abb. 3.1-11) zeigte in Kiefernblättern, Birken- und Eichenblättern in Abhängigkeit vom Substrat einen sehr uneinheitlichen Verlauf. In Kiefernblättern führte die Zugabe von Kot zu einem leichten Anstieg, die Zugabe von Dünger zu einem leichten Abfall des Gesamtphenolgehaltes im Verhältnis zu dem der Sandvariante. Birken- und Eichenblätter wiesen bei der 2. Probennahme auf allen Substraten höhere Gesamtphenolgehalte auf als bei der 1. Probennahme. In Birkenblättern wies der Gesamtphenolverlauf bei der 1. Probennahme auf den Kot- und Düngervarianten einen parallelen Verlauf auf. Er fiel von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot bzw. Dünger leicht ab, stieg dann zur Variante mit mittelviel Kot bzw. Dünger zu seinem Maximum an und fiel zur Variante mit viel Kot bzw. Dünger zu seinem Minimum hin ab, welches auf der Kotvariante besonders stark ausgeprägt war. Bei der 2. Probennahme verliefen die Gesamtphenolgehalte auf den Kot- und Düngervarianten genau gegensätzlich. Sie stiegen auf den Kotvarianten von der Sandvariante über die Variante mit wenig Kot zur Variante mit mittelviel Kot hin an, um dann zur Variante mit viel Kot hin wieder abzufallen. In den Eichenblättern nahm der Gesamtphenolgehalt bei der 1. Probennahme mit zunehmender Kot- bzw. Düngermenge zu, lediglich auf der Variante mit viel Dünger fiel er wieder leicht ab, blieb aber

über dem der Sandvariante. Bei der 2. Probennahme verliefen die Gesamtphenolgehalte auf den Kot- und Düngervarianten genau gegensätzlich. Sie stiegen von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot hin an, fielen zur Variante mit mittelviel Kot auf einen Wert unterhalb dem der Sandvariante ab und stiegen zur Variante mit viel Kot wieder auf den Wert auf der Sandvariante.

Der mittlere Proanthocyanidingehalt (Abb. 3.1-12) lag in den Kiefernadeln mit ca. 100-130 nmol/mg TGW etwa doppelt so hoch wie Birkenblättern (ca. 40–60 nmol/mg TGW) und etwa zehnmal so hoch wie in Eichenblättern (ca. 10–15 nmol/mg TGW). In Kiefernadeln lag der Proanthocyanidingehalt sowohl auf den Kot- als auch auf den Düngervarianten oberhalb dem auf der Sandvariante. Während er auf den Kotvarianten bei der mittleren Kotmenge ein Minimum zeigte, wies er auf den Düngervarianten bei der mittleren Düngermenge ein Maximum auf. In Birkenblättern zeigte der Proanthocyanidingehalt bei der 1. Probennahme auf den Kot- und Düngervarianten einen ähnlichen Verlauf. Er wies bei der mittleren Kot- bzw. Düngermenge jeweils ein Maximum auf, bei den je beiden anderen Kot- bzw. Düngermengen lag er unterhalb des Wertes auf der Sandvariante, wobei er auf der Variante mit viel Kot extrem niedrig (26 nmol/mg TGW) war. Bei der 2. Probennahme verliefen die Proanthocyanidingehalte auf den Kot- und Düngervarianten genau gegensätzlich. Auf den Kotvarianten lagen sie stets oberhalb, auf den Düngervarianten stets unterhalb des Wertes auf der Sandvariante. Der Proanthocyanidingehalt stieg von der Sandvariante über die Variante mit wenig Kot zur Variante mit mittelviel Kot hin an und fiel zur Variante mit viel Kot wieder leicht ab. In Eichenblättern lag der Proanthocyanidingehalt bei der 1. Probennahme auf den Kotvarianten unterhalb und auf den Düngervarianten oberhalb des Wertes auf der Sandvariante. Er stieg jeweils mit zunehmender Kot- bzw. Düngermenge an. Bei der 2. Probennahme verlief der Proanthocyanidingehalt auf den Kot- und Düngervarianten parallel. Er nahm von der Sandvariante über die Variante mit wenig Kot bzw. Dünger zur Variante mit mittelviel Kot bzw. Dünger hin ab und stieg zur Variante mit viel Kot bzw. Dünger wieder an, wobei er auf der Variante mit viel Kot den Wert auf der Sandvariante wieder übersteigt.

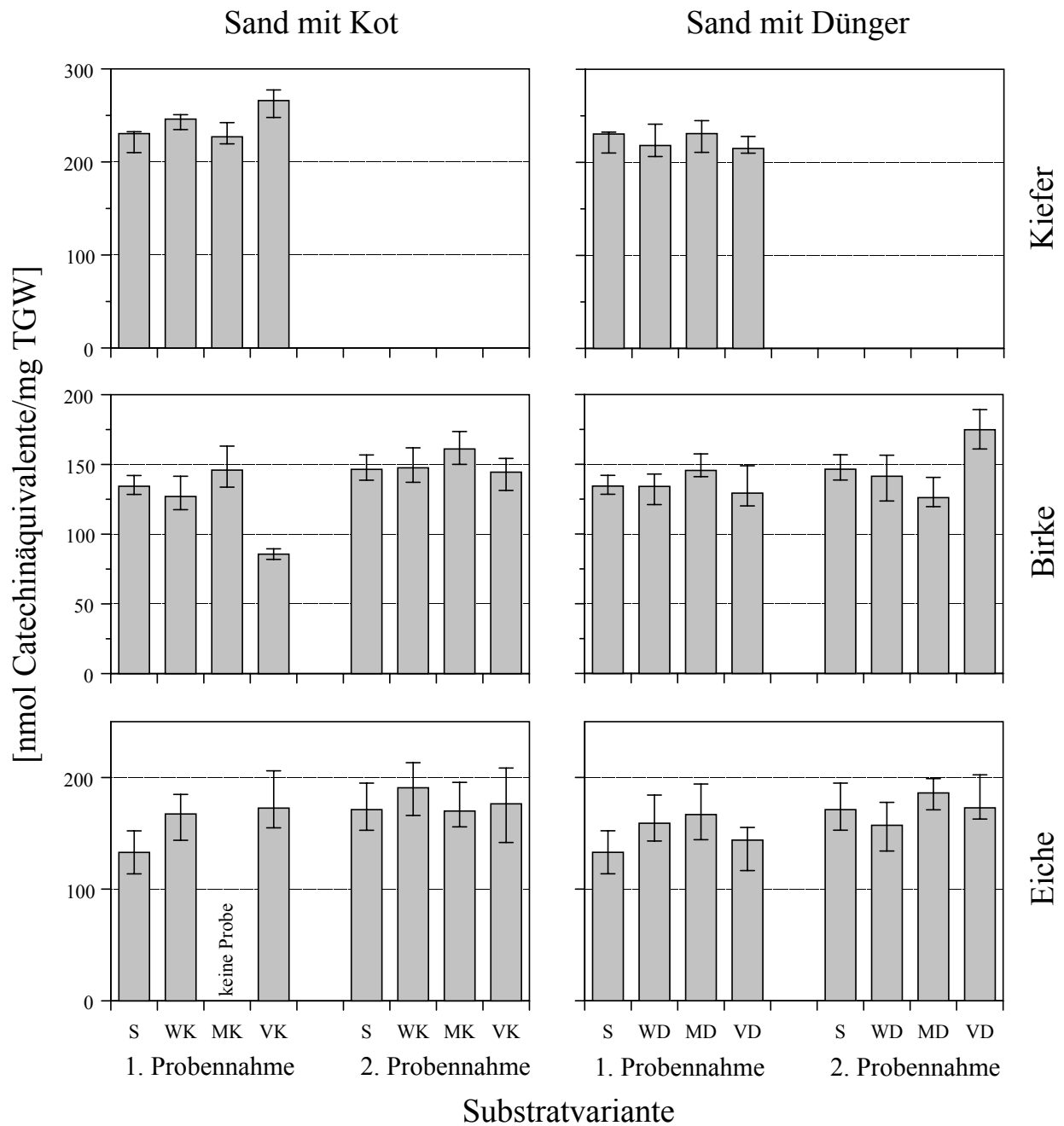


Abb. 3.1-11: Gesamtphenolgehalt in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)

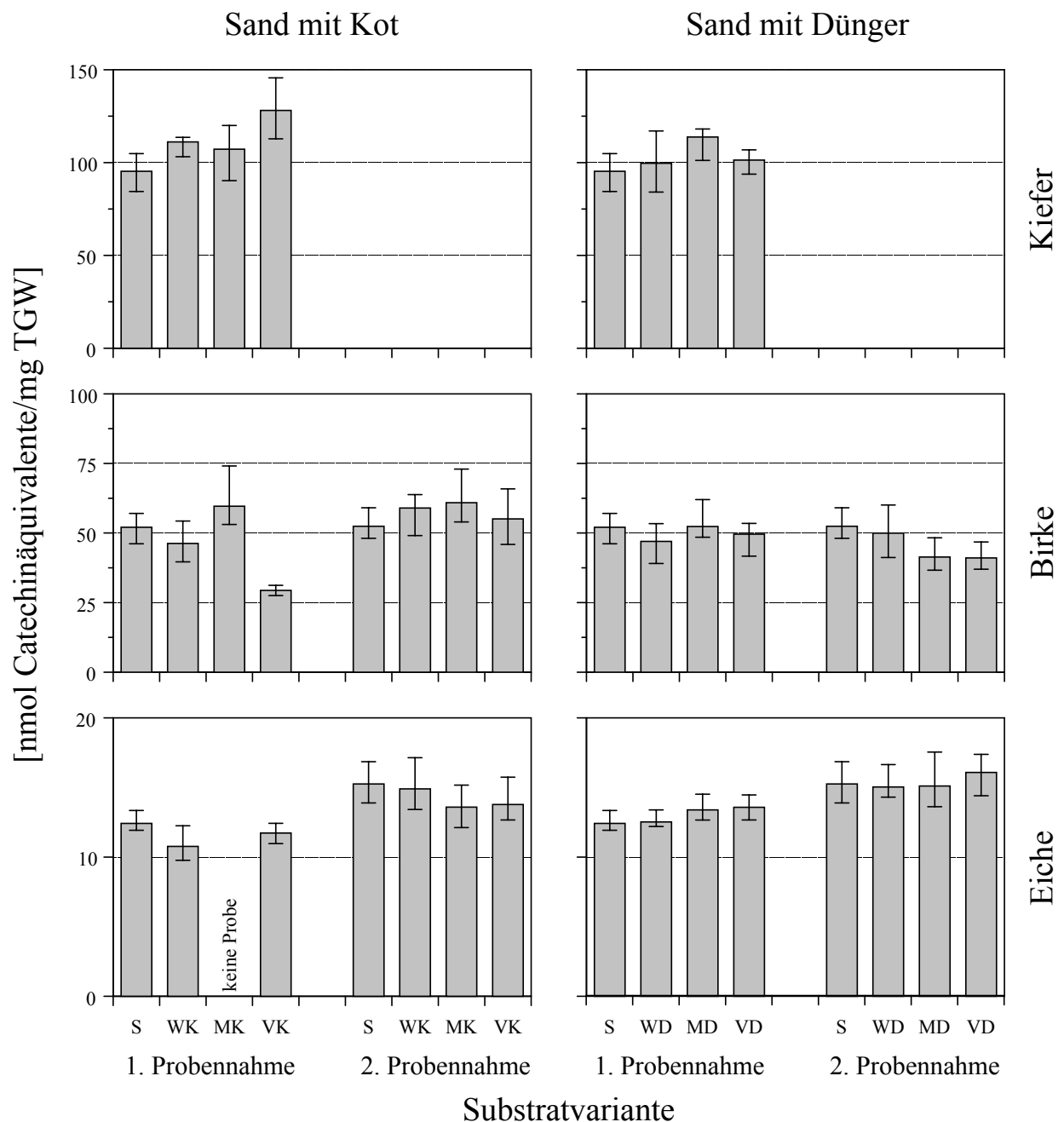


Abb. 3.1-12: Proanthocyanidingehalt in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)

3.1.4.6 Nahrungswertindices

Das Verhältnis der Konzentration löslicher Kohlenhydrate zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.1-13) lag in Kiefernnadeln und Birkenblättern zwischen 1 und 2 und in Eichenblättern zwischen 2 und 3. In Kiefernnadeln wies es auf den Kotvarianten einen geringeren, von der Kotmenge unabhängigen Wert als auf der Sandvariante auf. Auf den Düngervarianten zeigte sich ein uneinheitliches Bild. Auf den Varianten mit wenig und viel Kot lag das Verhältnis leicht oberhalb, auf der Variante mit mittelviel Kot leicht unterhalb des entsprechenden Wertes der Düngervariante. In Birkenblättern lag das Verhältnis bei der 1. Probennahme auf den Kot- und Düngervarianten oberhalb des Wertes auf der Sandvariante, wobei der Wert auf der Variante mit viel

Kot gegenüber den anderen Variante um fast 100% erhöht war. Bei der 2. Probennahme war das Verhältnis lediglich noch auf den Varianten mit mittelviel und viel Kot bzw. Dünger gegenüber dem auf der Sandvariante erhöht. In Eichenblättern zeigte das Verhältnis bei der 1. Probennahme einen uneinheitlichen Verlauf. Auf den Kotvarianten lag es unterhalb des Wertes auf der Sandvariante, auf den Düngervarianten fiel es von der Sandvariante über die Variante mit wenig Dünger zur Variante mit mittelviel Dünger hin ab und wies auf der Variante mit viel Dünger sein Maximum auf. Bei der 2. Probennahme verlief das Verhältnis auf den Kot- und Düngervarianten gegensätzlich. Auf den Kotvarianten fiel von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot hin ab, stieg zur Variante mit mittelviel Kot an und fiel zur Variante mit viel Kot hin wieder ab.

Das Verhältnis der Konzentration löslicher Kohlenhydrate zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.1-14) lag in Kiefernnadeln und Birkenblättern zwischen 3 und 6 und in Eichenblättern deutlich darüber zwischen 25 und 30. In Kiefernnadeln nahm es auf den Kotvarianten mit steigender Kotmenge kontinuierlich ab, während es auf den Düngervarianten Von der Sandvariante über die Variante mit wenig zur Variante mit mittelviel Dünger hin abnahm und zur Variante mit viel Dünger wieder nahezu auf das Niveau der Variante mit wenig Dünger zunahm. In Birkenblättern zeigte das Verhältnis auf den Kotvarianten bei der 1. Probennahme einen sehr uneinheitlichen Verlauf. Während es auf der Sandvariante und den Varianten mit wenig bzw. mittelviel Kot um 3 lag, lag es auf der Variante mit viel Kot bei fast 6. Bei der 2. Probennahme lag es vom Substrat unbeeinflusst bei 4. Auf den Düngervarianten nahm das Verhältnis bei der 1. Probennahme mit steigender Düngermenge ab, blieb aber stets über dem der Sandvariante. Bei der 2. Probennahme zeigte sich ein uneinheitliches Bild. Hier lag das Verhältnis auf den Varianten mit wenig bzw. viel Dünger leicht unterhalb bzw. oberhalb dem auf der Sandvariante. Auf der Variante mit mittelviel Dünger fand sich ein Maximum, das ca. 50% oberhalb der Werte auf den übrigen Varianten lag. In Eichenblättern stieg das Verhältnis auf den Kotvarianten bei der 1. Probennahme mit zunehmender Kotmenge an, während es bei der 2. Probennahme gegenüber der Sandvariante lediglich auf der Variante mit mittelviel Kot eine deutliche Erhöhung zeigte. Auf den Düngervarianten lag das Verhältnis stets über dem auf den Sandvarianten. Es nahm bei der 1. Probennahme mit steigender Düngermenge leicht ab und war bei der 2. Probennahme von der Düngermenge unbeeinflusst.

Das Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.1-15) lag in Kiefernnadeln zwischen 4 und 5, in Birkenblättern zwischen 4 und 12 und in Eichenblättern zwischen 4 und 8. In Kiefernnadeln zeigte es sich von der Kotmenge unbeeinflusst und nahm mit steigender Düngermenge leicht zu. In Birkenblättern lag das Verhältnis bei der 1. Probennahme stets über den entsprechenden Werten bei der 2. Probennahme. Es verlief bei der 1. Probennahme auf den Kot- und Düngervarianten parallel. Es stieg von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot bzw. Dünger hin an, fiel zur Variante mit mittelviel Kot bzw. Dünger hin wieder ab (auf der Kotvariante sogar unter den Wert der Sandvariante) und erreichte auf der Variante mit viel Kot bzw. Dünger sein Maximum, das auf der Kotvariante besonders ausgeprägt war. Bei der 2. Probennahme fiel das Verhältnis auf den Kotvarianten von der Sandvariante über die Variante mit wenig zur Variante mit mittelviel Kot hin ab und stieg zur Variante mit viel Kot wieder leicht an. Auf den Düngervarianten stieg es mit zunehmender Düngermenge an, blieb aber stets unterhalb dem auf der Sandvariante. In Eichenblättern führte die Zugabe von Kot zu einer Verringerung des Verhältnisses gegenüber denen auf den Sandvarianten, besonders ausgeprägt auf der Variante mit viel Kot bei der 2. Probennahme. Auf den Düngervarianten nahm es bei der 1. Probennahme mit steigender Düngermenge zu, überstieg aber nur auf der Variante mit viel Dünger das auf der Sandvariante. Bei der 2. Probennahme lagen die Verhältnisse auf der Sandvariante und der Variante mit wenig Dünger auf einem und die der Varianten mit mittelviel bzw. viel Dünger auf einem niedrigeren Niveau.

Das Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.1-16) lag in Kiefernnadeln bei ca. 10, in Birkenblättern bei 10 bis 35 und in Eichenblättern bei 50 bis 80. In Kiefernnadeln lag es auf den Kotvarianten unabhängig von der Kotmenge leicht unterhalb von dem auf der Sandvariante. Auf den Düngervarianten nahm es von der Sandvariante über die Variante mit wenig zur Variante mit mittelviel Dünger hin ab. Auf der Variante mit viel Dünger erreichte es wieder ungefähr den Wert auf der Sandvariante. In Birkenblättern lag das Verhältnis bei der 1. Probennahme stets über den entsprechenden Werten bei der 2. Probennahme. Es verlief bei der 1. Probennahme auf den Kot- und Düngervarianten parallel. Es stieg von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot bzw. Dünger hin deutlich an, fiel zur Variante mit mittelviel Kot bzw. Dünger hin wieder ab (auf der Kotvariante sogar unter den Wert der Sandvariante) und erreichte auf der Variante mit viel Kot bzw. Dünger sein Maximum, das auf der Kotvariante besonders ausgeprägt war. Bei der 2. Probennahme fiel das Verhältnis auf den Kotvarianten von der Sandvariante über die Variante mit wenig zur Variante mit mittelviel Kot hin ab und stieg zur Variante mit viel Kot wieder leicht an. Auf den Düngervarianten stieg es mit zunehmender Düngermenge an, blieb aber stets unterhalb dem auf der Sandvariante. In Eichenblättern lag das Verhältnis bei der 1. Probennahme stets über den entsprechenden Werten bei der 2. Probennahme. Auf den Kotvarianten war es bei der 1. Probennahme vom Substrat nahezu unbeeinflusst, bei der 2. Probennahme lag es auf der Sandvariante und der Variante mit wenig Kot auf einem Niveau, auf der Variante mit mittelviel Kot darüber und auf der mit viel Kot deutlich darunter. Auf den Düngervarianten lag das Verhältnis bei der 1. Probennahme auf der Sandvariante und der Variante mit wenig Dünger auf einem, auf den beiden übrigen Düngervarianten auf einem deutlich höheren Niveau. Bei der 2. Probennahme lag es auf der Sandvariante und der Variante mit wenig Dünger wiederum auf einem, auf den beiden übrigen Düngervarianten auf einem jetzt deutlich niedrigeren Niveau.

Das Verhältnis der Summe der Konzentrationen löslicher Kohlenhydrate und proteingebundener Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.1-17) lag in Kiefernnadeln zwischen 4 und 7, in Birkenblättern zwischen 5 und 15 und in Eichenblättern zwischen 6 und 10. In Kiefernnadeln lag es auf den Varianten mit wenig und viel Kot leicht und auf der Variante mit mittelviel Kot deutlich unter dem auf der Sandvariante. Auf den Düngervarianten nahm das Verhältnis von der Sandvariante aus mit steigender Düngermenge zu. In Birkenblättern lag das Verhältnis bei der 1. Probennahme stets über den entsprechenden Werten bei der 2. Probennahme. Es verlief bei der 1. Probennahme auf den Kot- und Düngervarianten parallel. Es stieg von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot bzw. Dünger hin an, fiel zur Variante mit mittelviel Kot bzw. Dünger hin wieder ab (auf der Kotvariante sogar unter den Wert der Sandvariante) und erreichte auf der Variante mit viel Kot bzw. Dünger sein Maximum, das auf der Kotvariante besonders ausgeprägt war. Bei der 2. Probennahme fiel das Verhältnis auf den Kotvarianten von der Sandvariante über die Variante mit wenig zur Variante mit mittelviel Kot hin ab und stieg zur Variante mit viel Kot wieder leicht an. Auf den Düngervarianten stieg es mit zunehmender Düngermenge an, blieb aber stets unterhalb dem auf der Sandvariante. In Eichenblättern führte die Zugabe von Kot zu einer Verringerung des Verhältnisses gegenüber denen auf den Sandvarianten, besonders ausgeprägt auf der Variante mit viel Kot bei der 2. Probennahme. Auf den Düngervarianten nahm es bei der 1. Probennahme mit steigender Düngermenge zu, überstieg aber nur auf der Variante mit viel Dünger das auf der Sandvariante. Bei der 2. Probennahme nahm das Verhältnis von der Sandvariante zur Variante mit wenig Dünger leicht zu. Auf den beiden anderen Düngervarianten lag es unterhalb dem auf der Sandvariante, wobei es auf der Variante mit mittelviel leicht unterhalb dem auf der Variante mit viel Dünger lag.

Das Verhältnis der Summe der Konzentrationen löslicher Kohlenhydrate und proteingebundener Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.1-18) lag in Kiefernnadeln bei ca. 10, in Birkenblättern bei 10 bis 35 und in Eichenblättern bei 50 bis 80. In Kiefernnadeln lag es auf den Kotvarianten unabhängig von der Kotmenge leicht unterhalb von dem auf der Sandvariante. Auf den Düngervarianten nahm es von der Sandvariante zur Variante mit wenig Dünger leicht zu. Auf den beiden anderen Düngervarianten lag es unterhalb dem auf der Sandvariante, wobei es auf der Variante mit mittelviel leicht unterhalb dem auf der Variante mit viel Dünger lag. In Birkenblättern lag das Verhältnis bei der 1. Probennahme stets über den entsprechenden Werten bei der 2. Probennahme. Es verlief bei der 1. Probennahme auf den Kot- und Düngervarianten parallel. Es stieg von der Sandvariante zur Variante mit wenig Kot bzw. Dünger hin deutlich an, fiel zur Variante mit mittelviel Kot bzw. Dünger hin wieder ab (auf der Kotvariante sogar unter den Wert der Sandvariante) und erreichte auf der Variante mit viel Kot bzw. Dünger sein Maximum, das auf der Kotvariante besonders ausgeprägt war. Bei der 2. Probennahme fiel das Verhältnis auf den Kotvarianten von der Sandvariante über die Variante mit wenig zur Variante mit mittelviel Kot hin ab und stieg zur Variante mit viel Kot wieder leicht an. Auf den Düngervarianten lag es mit Ausnahme des erniedrigten Wertes auf der Variante mit wenig Dünger auf dem Niveau der Sandvariante. In Eichenblättern lag das Verhältnis bei der 1. Probennahme stets über den entsprechenden Werten bei der 2. Probennahme. Auf den Kotvarianten nahm es bei der 1. Probennahme von der Sandvariante aus mit steigender Kotmenge zu, bei der 2. Probennahme lag es auf der Sandvariante und der Variante mit wenig Kot auf einem Niveau, auf der Variante mit mittelviel Kot darüber und auf der mit viel Kot deutlich darunter. Auf den Düngervarianten stieg das Verhältnis bei der 1. Probennahme von der Sandvariante über die Variante mit wenig zur Variante mit mittelviel Dünger hin an und fiel dann leicht zur Variante mit viel Dünger ab. Bei der 2. Probennahme lag es auf der Sandvariante und der Variante mit wenig Dünger wiederum auf einem, auf den beiden übrigen Düngervarianten auf einem jetzt deutlich niedrigeren Niveau.

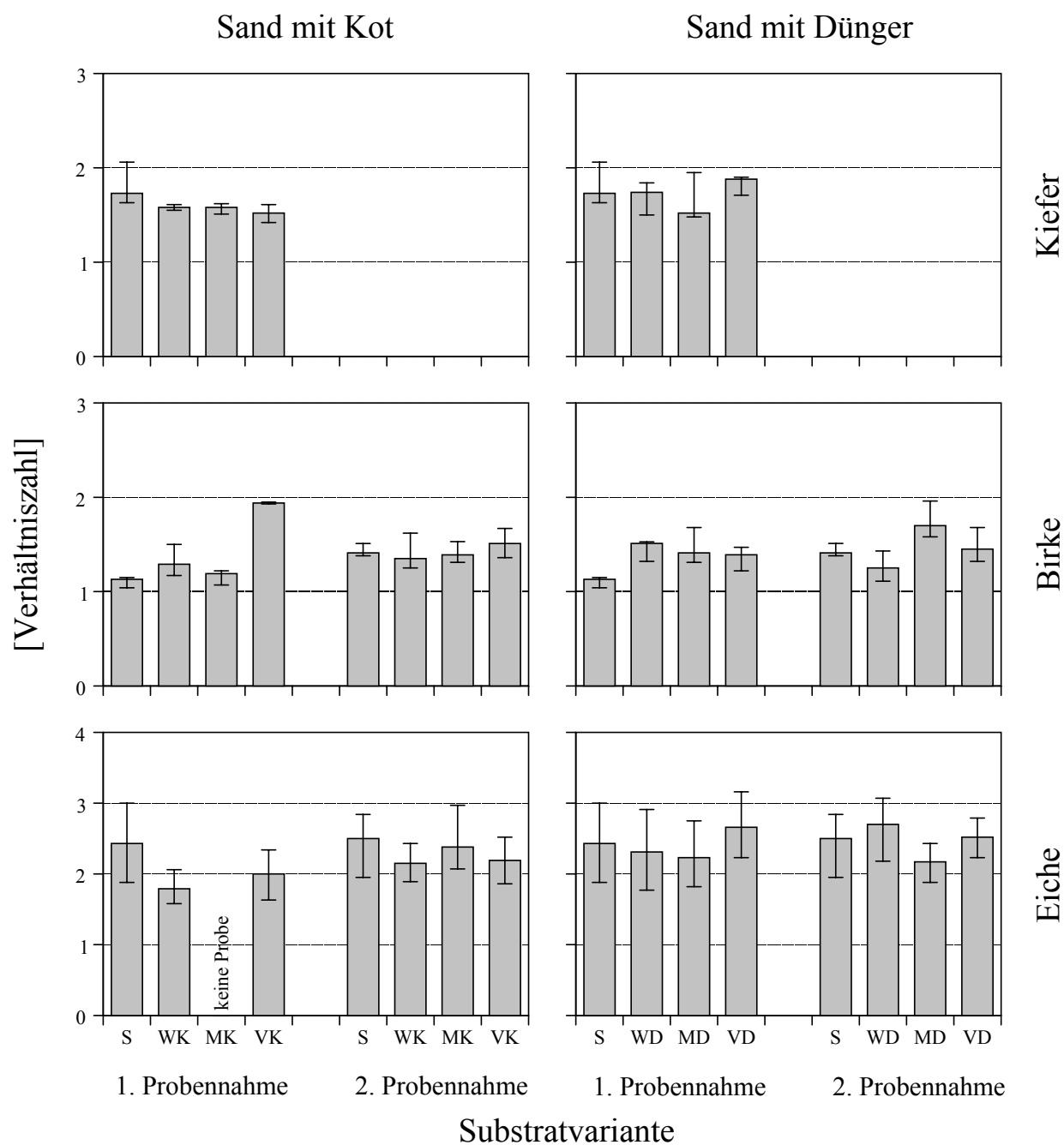


Abb. 3.1-13: Verhältnis der Konzentration löslicher Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) zur Gesamtphenolkonzentration (in Catechinäquivalenten) in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

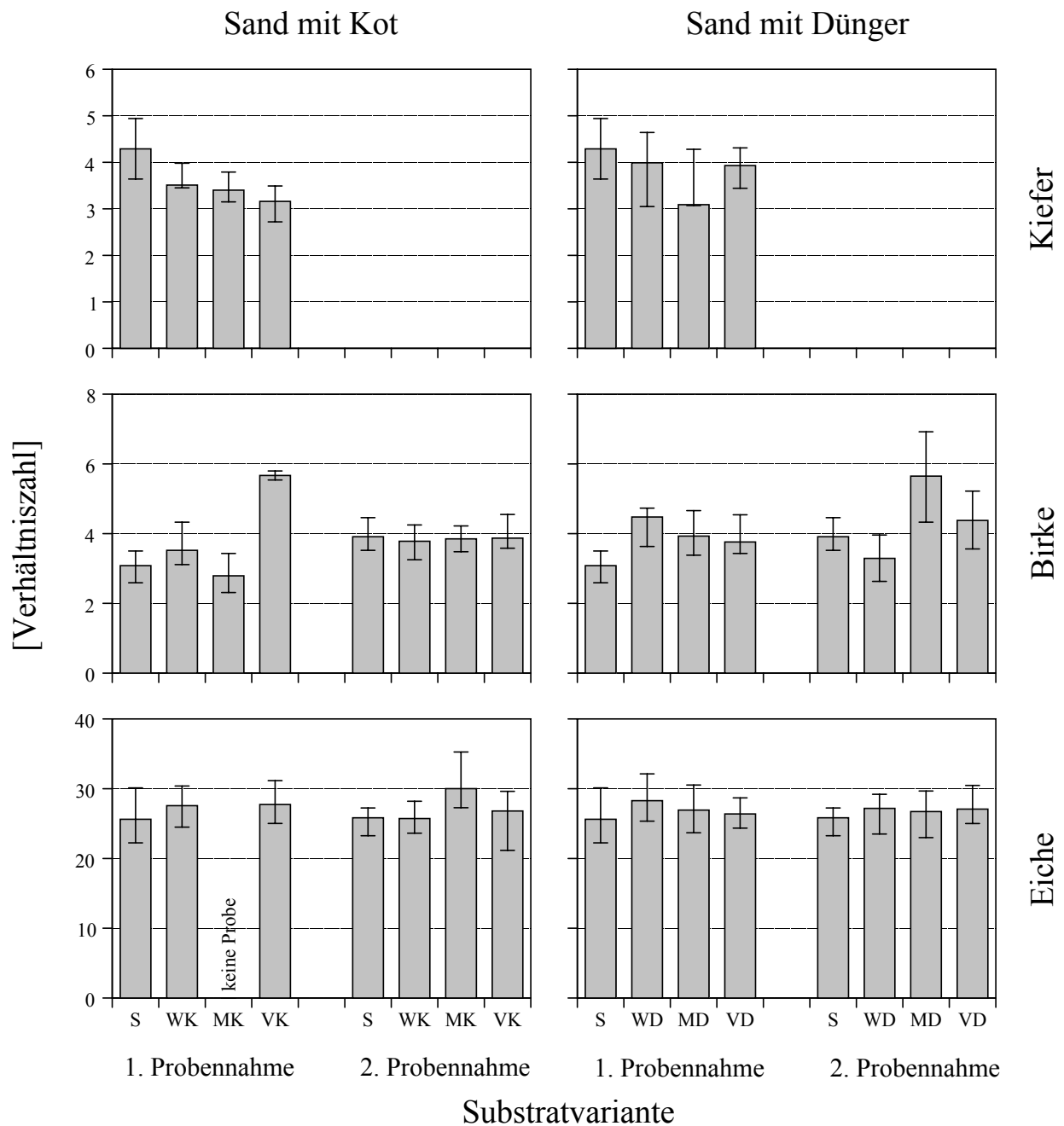


Abb. 3.1-14: Verhältnis der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) zur Konzentration der Proanthocyanidine (in Catechinäquivalenten) in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

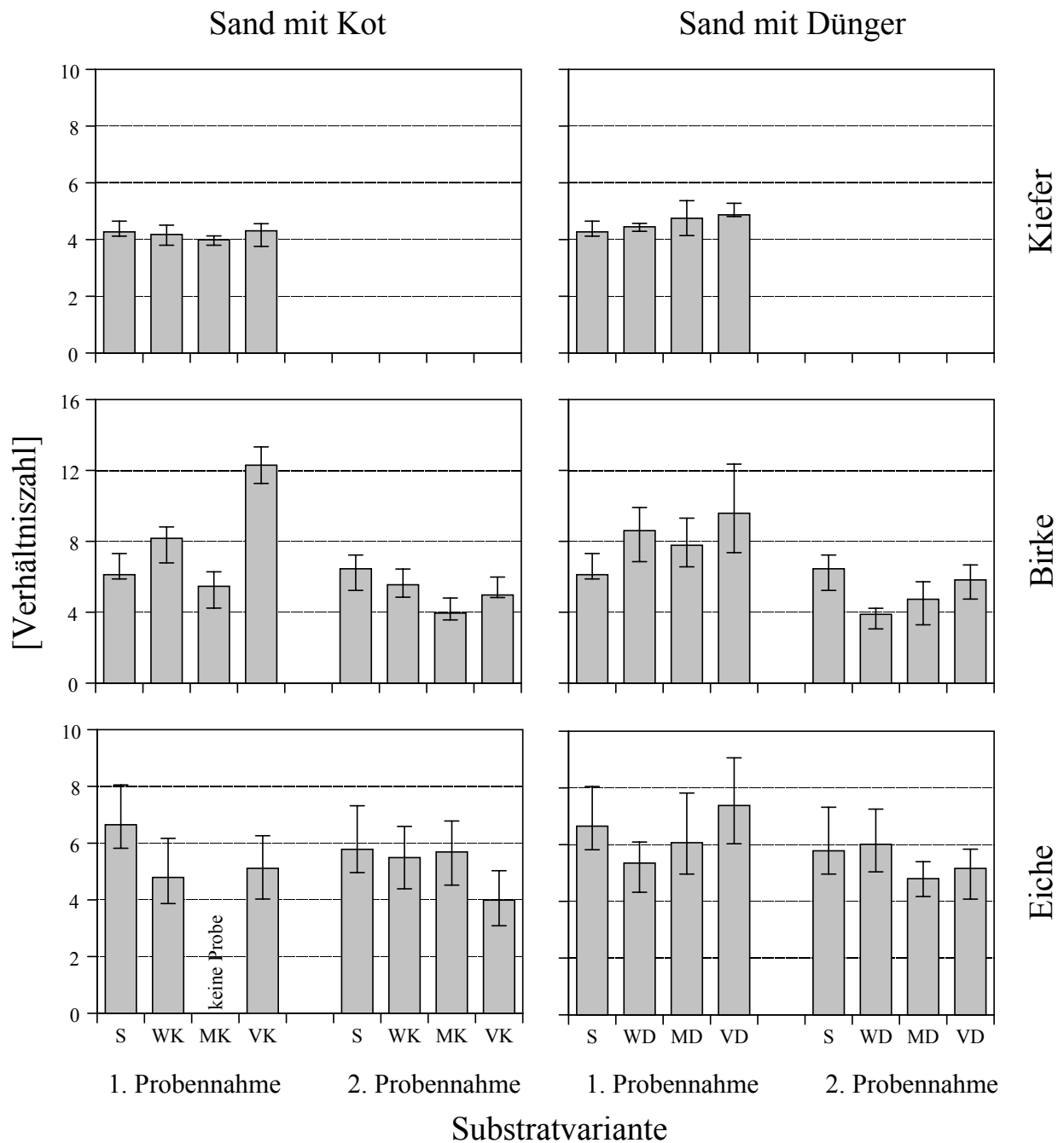


Abb. 3.1-15: Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (in Catechinäquivalenten) in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

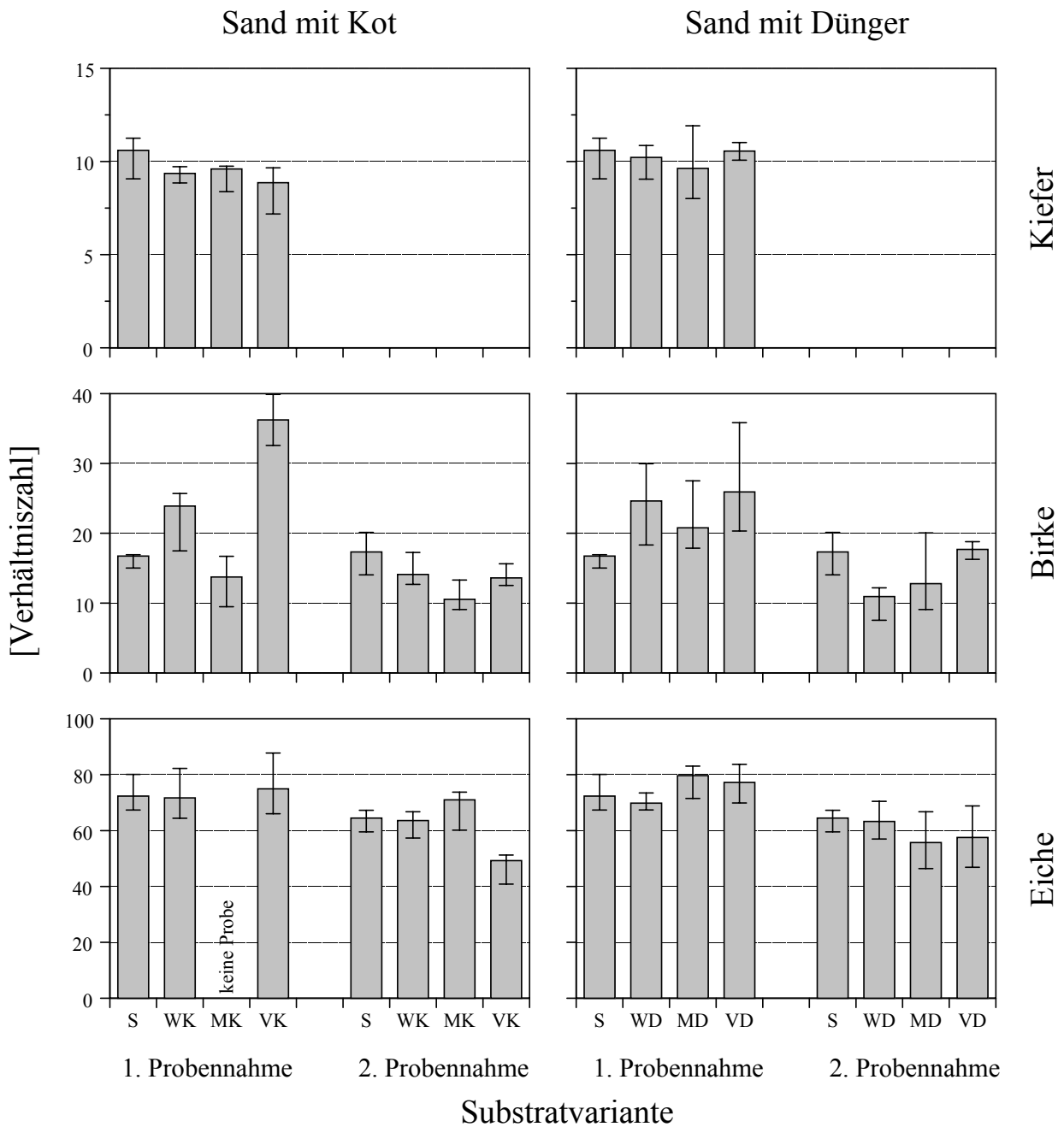


Abb. 3.1-16: Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Konzentration der Proanthocyanidine (in Catechinäquivalenten) in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

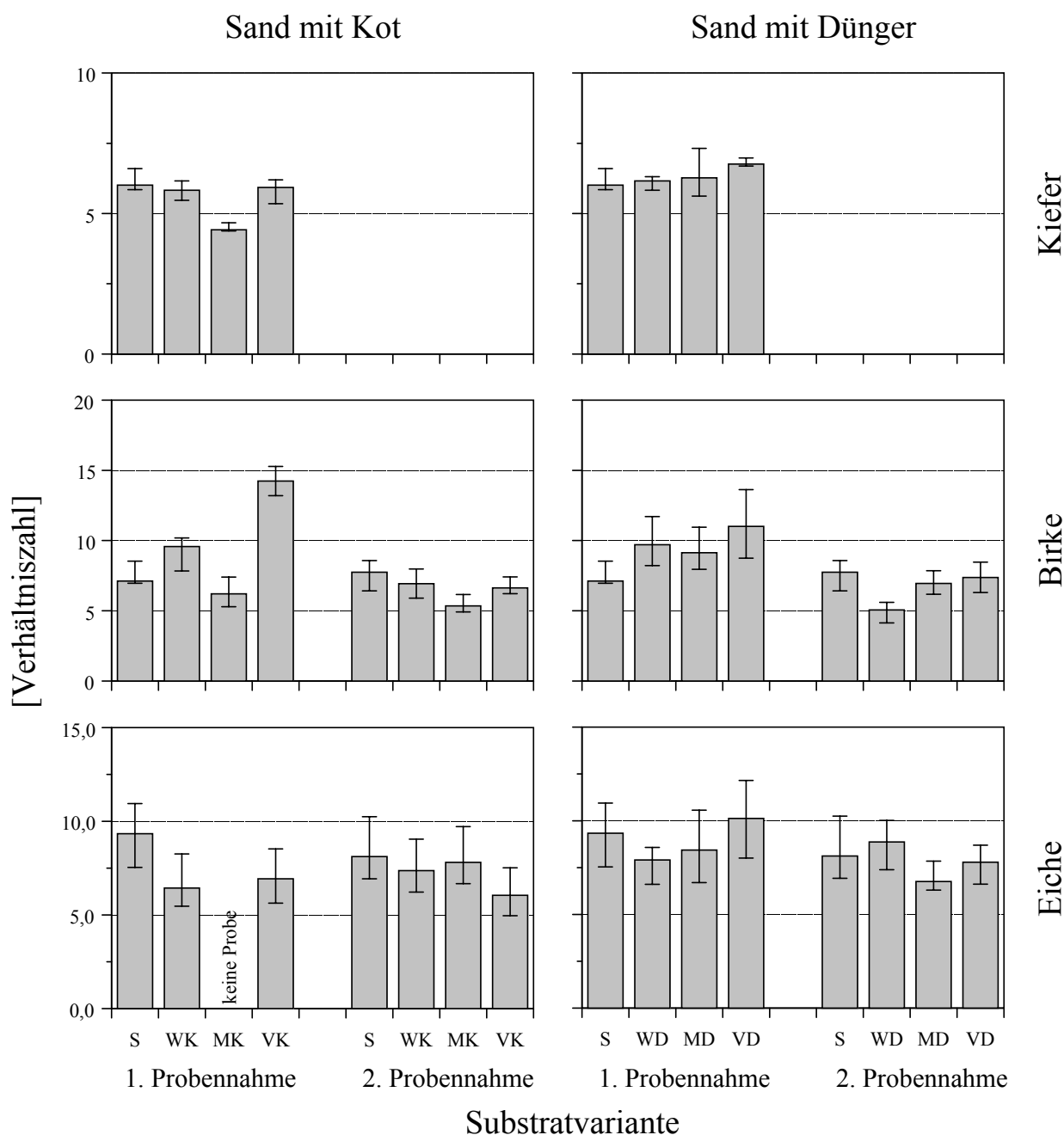


Abb. 3.1-17: Verhältnis der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (in Catechinäquivalenten) in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

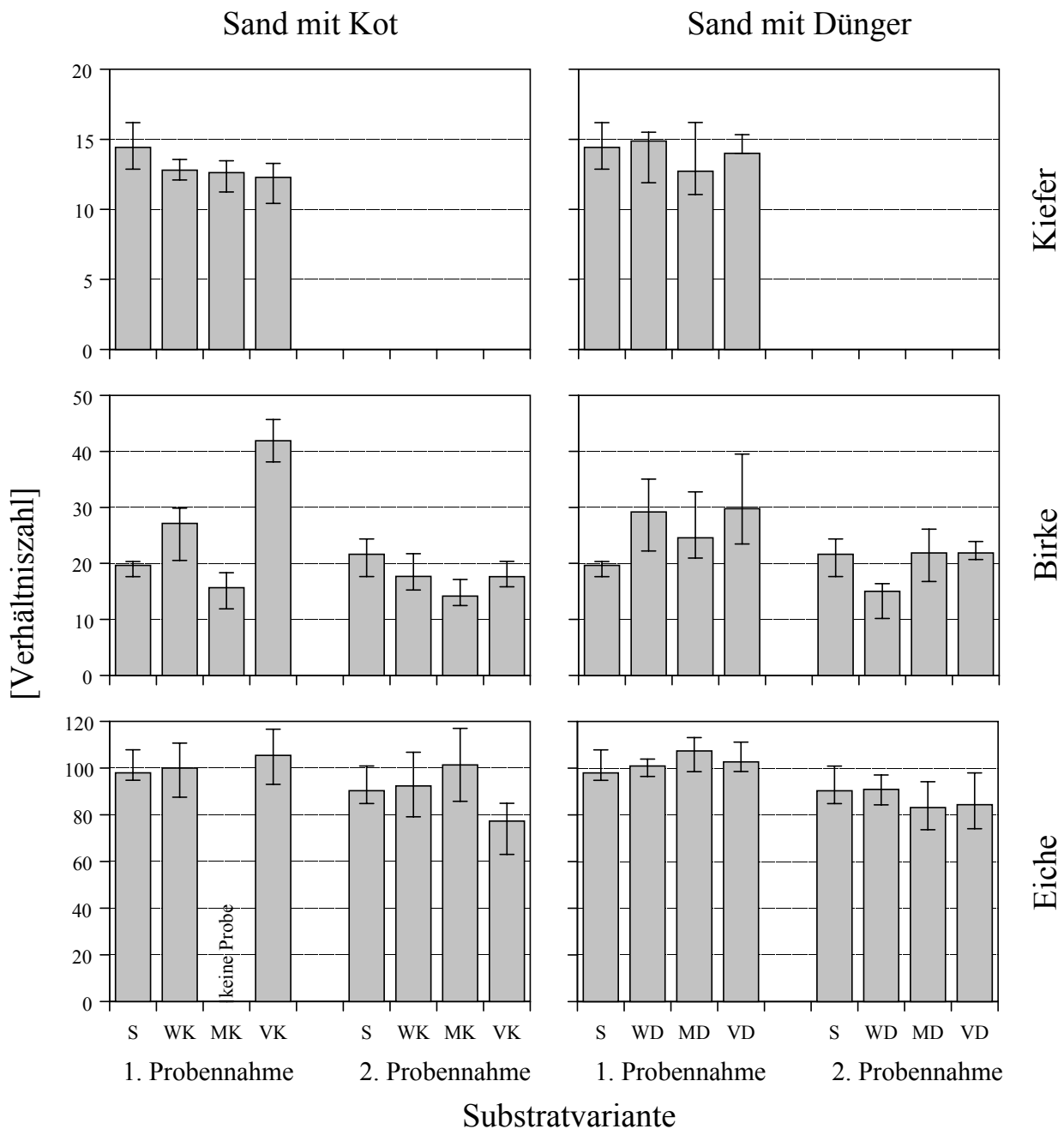


Abb. 3.1-18: Verhältnis der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Konzentration der Proanthocyanidine (in Catechinäquivalenten) in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche unter Laborbedingungen auf Sand (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD).

3.1.4.7 Tendenzieller Verlauf ausgewählter Inhaltsstoffe

Verschiedene Nadel- bzw. Blatinhaltsstoffe zeigten von der Substratvariante ohne über die mit mittelviel zu der mit viel Kot bzw. Dünger kontinuierlich steigende bzw. fallende Werte (Abb. 3.1-19). In Nadeln der Kiefer fand sich ein kontinuierlicher Anstieg der Monosaccharid- und Stärkegehalte auf den Substratvarianten mit Kot und der Stärke- und Aminosäuregehalte auf den Substratvarianten mit Dünger. In Blättern der Birke fand sich auf den Kotvarianten bei der ersten Probennahme ein kontinuierlicher Anstieg des Monosaccharidgehaltes und ein Abfall des Ge-

haltes an löslichen Kohlenhydraten, bei der zweiten Probennahme ein Anstieg des Gehaltes an löslichen Kohlenhydraten und ein Abfall des Chlorophyllgehaltes. Auf den Düngervarianten zeigte sich bei der ersten Probennahme ein Anstieg der Aminosäuren- und Chlorophyllgehalte und ein Abfall des Stärkegehaltes. Bei der zweiten Probennahme stieg der Aminosäuregehalt an während der Proanthocyanidingehalt abfiel. In Blättern der Eiche fand sich auf den Kotvarianten bei der ersten Probennahme ein Anstieg des Aminosäuregehaltes (einziger untersuchter Inhaltsstoff) und bei der zweiten Probennahme ein Anstieg der Stärke- und Chlorophyllgehalte sowie ein Abfall des Aminosäuregehaltes. Auf den Düngervarianten zeigte sich bei der ersten Probennahme ein Anstieg der Aminosäuren- und Proanthocyanidingehalte und ein Abfall des Saccharosegehaltes. Bei der zweiten Probennahme stiegen die Gehalte an Monosacchariden, Kohlenhydraten und Proanthocyanidinen an, während der Aminosäuregehalt abfiel.

	Kiefer		Birke				Eiche			
	SK	SD	SK 1	SK 2	SD 1	SD 2	SK 1	SK 2	SD 1	SD 2
Monosaccharide							keine Probe			
Saccharose							keine Probe			
lösl. Kohlenhydrate							keine Probe			
Stärke							keine Probe			
proteingeb. Aminosäuren										
Gesamtphenol							keine Probe			
Proanthocyanidine							keine Probe			
Chlorophyll							keine Probe			

SK = Sand mit Kot, SD = Sand mit Dünger, 1 = 1. Probennahme, 2 = 2. Probennahme

Abb. 3.1-19: Tendenzieller Verlauf der Konzentration von Inhaltsstoffen in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern von Pflanzen, die unter Laborbedingungen angezogen worden sind und deren Substrat in aufsteigender Reihung mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot bzw. Dünger mit jeweils entsprechendem Stickstoffgehalt versetzt worden war: Monosaccharide (=Glucose + Fructose), Saccharose, löslichen Kohlenhydrate (=Monosaccharide + 2 Hexoseäquivalente pro Saccharoseeinheit), Stärke (in Glucoseäquivalenten), proteingebundenen Aminosäuren, Gesamtphenol (in Catechinäquivalenten), Proanthocyanidine (in Catechinäquivalenten) und Chlorophyll.

3.2 Saat unter Freilandbedingungen

3.2.1 Humus- und Bodenanalysen

Der Kohlenstoffgehalt nahm im Verlauf des Versuches im Sandboden und noch deutlicher in der Humusauflage stark ab (Abb. 3.2-1). Dabei trat weder ein Unterschied zwischen den Varianten mit und ohne Gabe von Insektenkot noch zwischen den verschiedenen Baumarten auf.

Das C/N-Verhältnis nahm in der Humusauflage im Versuchsverlauf unabhängig von den Baumarten zu (Abb. 3.2-1). Die Zunahme war auf den Varianten mit Insektenkot stärker ausgeprägt als auf denen ohne. Im Sandboden nahm es dagegen unabhängig von den Baumarten und der Gabe von Insektenkot deutlich ab.

Der Gesamtstickstoff-Gehalt und der Ammoniumstickstoff-Gehalt nahmen im Versuchsverlauf in der Humusauflage im wesentlichen unabhängig von den Baumarten und der Gabe von Insektenkot deutlich ab, im Mineralboden zu (Abb. 3.2-1). Hier war Steigerung auf den Varianten ohne Gabe von Insektenkot größer als auf denen mit. Die jeweils höchsten Werte am Ende des Versuchszeitraumes wurden unter Eiche auf den Varianten ohne Gabe von Insektenkot gefunden. Der Gehalt an organisch gebundenem Stickstoff nahm im Versuchsverlauf in der Humusauflage im wesentlichen unbeeinflusst von den Baumarten und der Gabe von Insektenkot ebenfalls deutlich ab, im Sandboden blieb er mit einer leichten Zunahmetendenz im wesentlichen unverändert (Abb. 3.2-1). Die höchsten Werte am Ende des Versuchszeitraumes wurden sowohl in der Humusauflage als auch im Sandboden unter Eiche auf den Varianten ohne Gabe von Insektenkot gefunden.

3.2.2 Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung

Zwei Vegetationsperioden nach Aussaat waren die Mediane der Höhen und der Wurzelhalsdurchmesser sowohl der Kiefern-, als auch der Birken- und Eichensämlinge (Abb. 3.2-2) auf der Substratvariante „Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand“ größer als die der Sämlinge auf der Substratvariante „Sand mit Humusmaterial aus einem kahlgefressenem Kiefernbestand“. Für die Eiche waren diese Unterschiede signifikant.

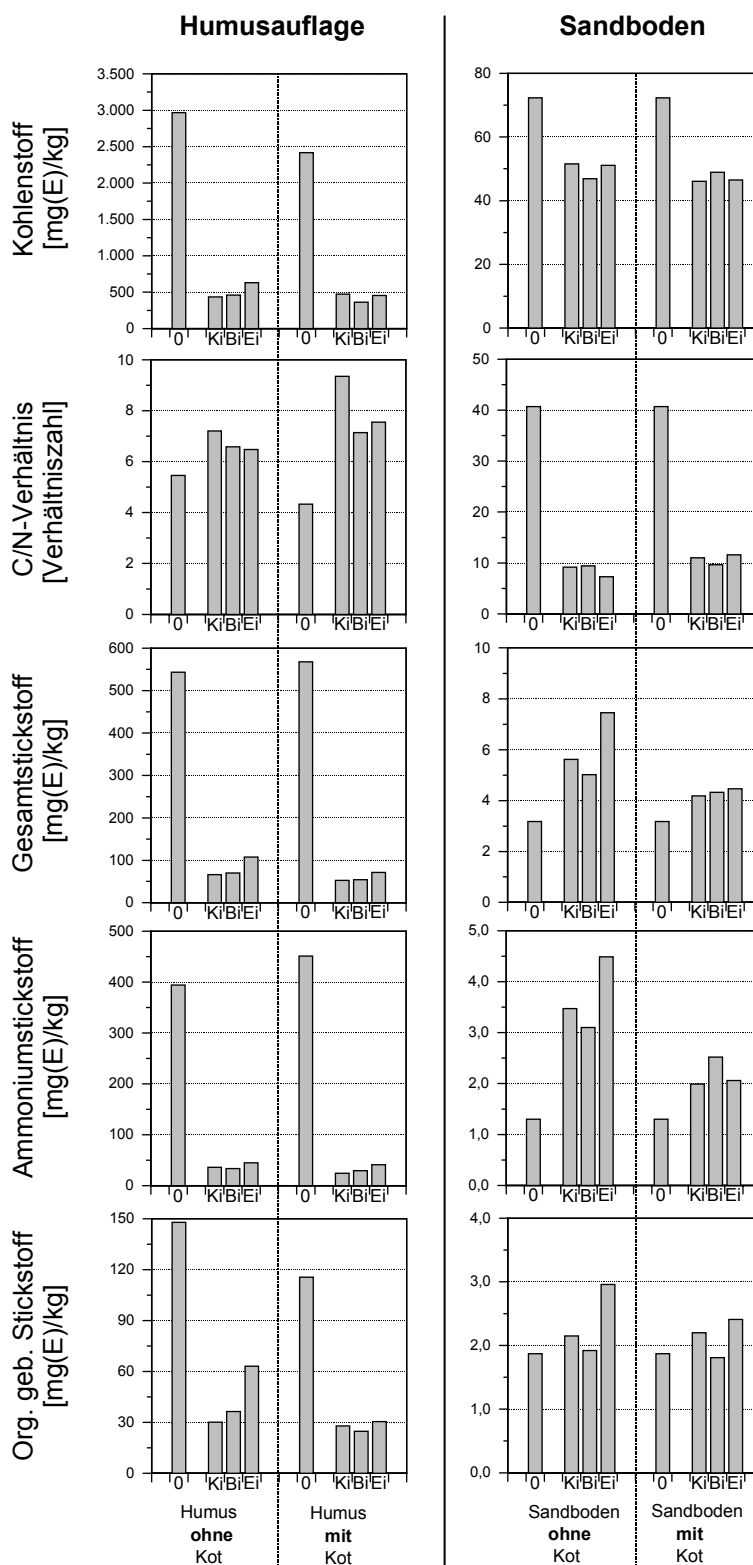


Abb. 3.2-1: Mittelwerte des Kohlenstoffgehaltes, der C/N-Verhältnisse, der Gesamtstickstoff- und Ammoniumstickstoffgehalte sowie der Gehalte an organisch gebundenem Stickstoff im Auflagehumus und Mineralboden vor Versuchsbeginn 1997 (0) und bei Versuchsende im November 2000 unter Kiefer (Ki), Birke (Bi) und Eiche (Ei).

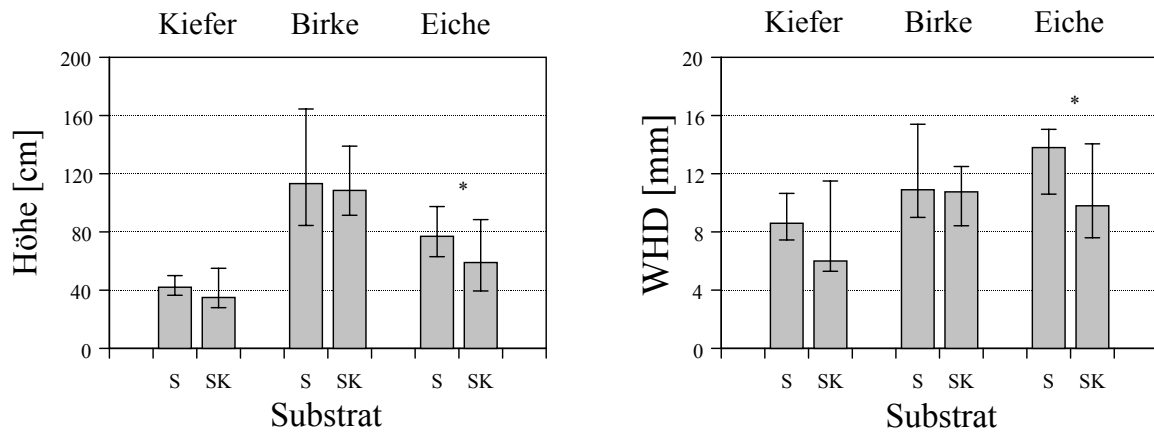


Abb. 3.2-2: Median, 1. und 3. Quartil der Höhe und des Wurzelhalsdurchmessers (WHD) von Kiefern, Birken und Eichen zwei Jahre nach Saat auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK). (* = signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten)

3.2.3 Blatt- bzw. Nadelinhaltsstoffe

3.2.3.1 lösliche Kohlenhydrate

Die durchschnittlichen Gesamtzuckergerhalte (Summe aus Glucosegehalt, Fructosegehalt und zwei Hexoseäquivalenten je nmol Saccharosegehalt) (Abb. 3.2-3) lagen in den Mainadeln der Kiefern zwischen 270 und 430, in Blättern der Birke zwischen 310 und 510 und in denen der Eichen zwischen 300 und 400 nmol/mg TGW. Während die Zugabe von Kot keinen gerichteten Einfluß auf den Gesamtzuckergehalt in den Mainadeln der Kiefer und den Blättern der Birke hatte, führte sie zu einer Verringerung des Gesamtzuckergehaltes in den Blättern der Eiche.

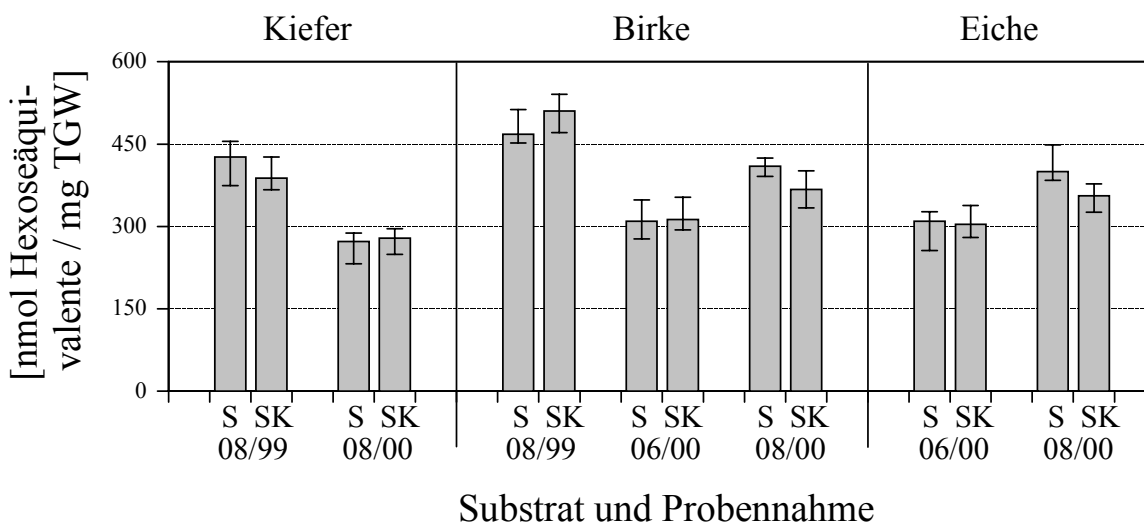


Abb. 3.2-3: Median, 1. und 3. Quartil des Gehaltes an löslichen Kohlenhydraten in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK).

Die durchschnittlichen Monosaccharidgehalte (Abb. 3.2-4) lagen in Mainadeln der Kiefer zwischen 50 und 90, in Blättern der Birke zwischen 60 und 110 und in denen der Eiche zwischen 35 und 85 nmol/mg TGW. Während die Zugabe von Kot in den Blättern der Birke eine mit steigendem Pflanzenalter zunehmende Absenkung des Monosaccharidgehaltes bewirkte, hatte sie auf den Monosaccharidgehalt in Mainadeln der Kiefer und Blättern der Eiche keinen gerichteten Einfluß.

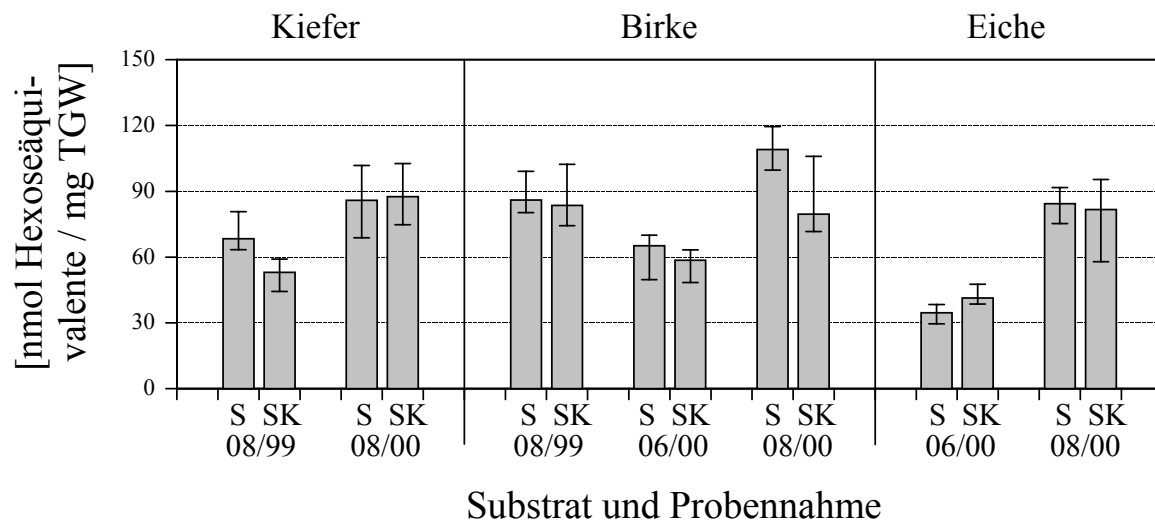


Abb. 3.2-4: Median, 1. und 3. Quartil des Monosaccharidgehaltes in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK).

Die durchschnittliche Saccharosekonzentration (Abb. 3.2-5) betrug in Mainadeln der Kiefer 90 bis 180, in Blättern der Birke 130 bis 150 und in Blättern der Eiche 130 bis 160 nmol/mg TGW. Die Zugabe von Kot hatte keinen gerichteten Einfluß auf den Saccharosegehalt in den Mainadeln der Kiefer oder den Blättern der Birke und der Eiche.

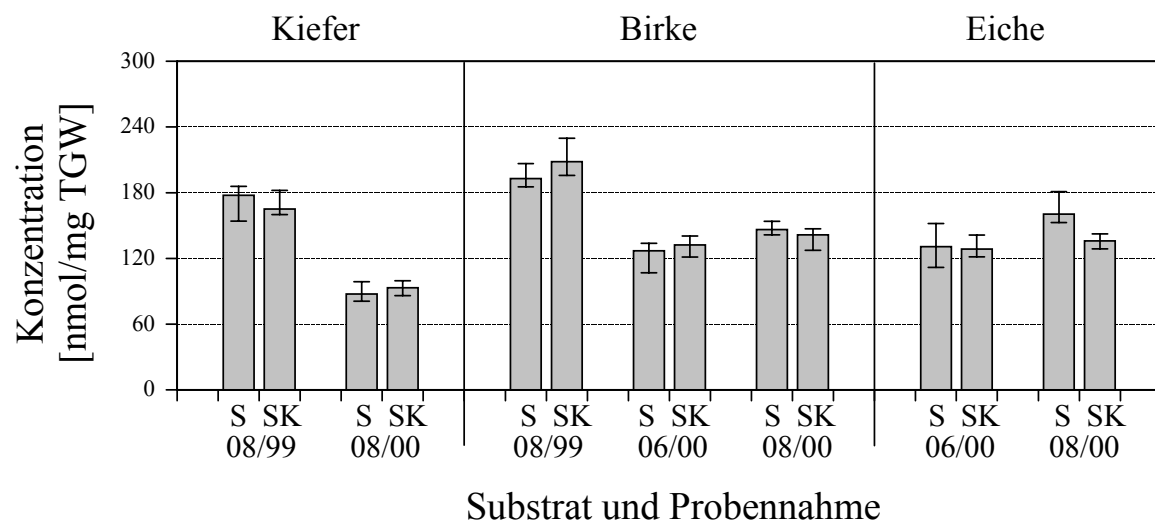


Abb. 3.2-5: Median, 1. und 3. Quartil der Saccharose-Konzentration in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK).

3.2.3.2 Stärke

Der Stärkegehalt (Abb. 3.2-6) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 100 und 120, in Blättern der Birke zwischen 190 und 300 und in Blättern der Eiche zwischen 160 und 400 nmol Glucoseäquivalenten / mg TGW. Er war in Mainadeln der Kiefer bei beiden Probennahme-Terminen auf der Substratvariante mit Kot etwas niedriger als auf der Substratvariante ohne Kot. In Birkenblättern war er auf der Substratvariante mit Kot gegenüber dem auf der ohne Kot bei der ersten und zweiten Probennahme zum Teil deutlich erhöht und bei der dritten Probennahme etwas erniedrigt. In Eichenblättern lag der Stärkegehalt bei beiden Probennahmen auf der Substratvariante mit Kot sehr signifikant über dem auf der ohne Kot.

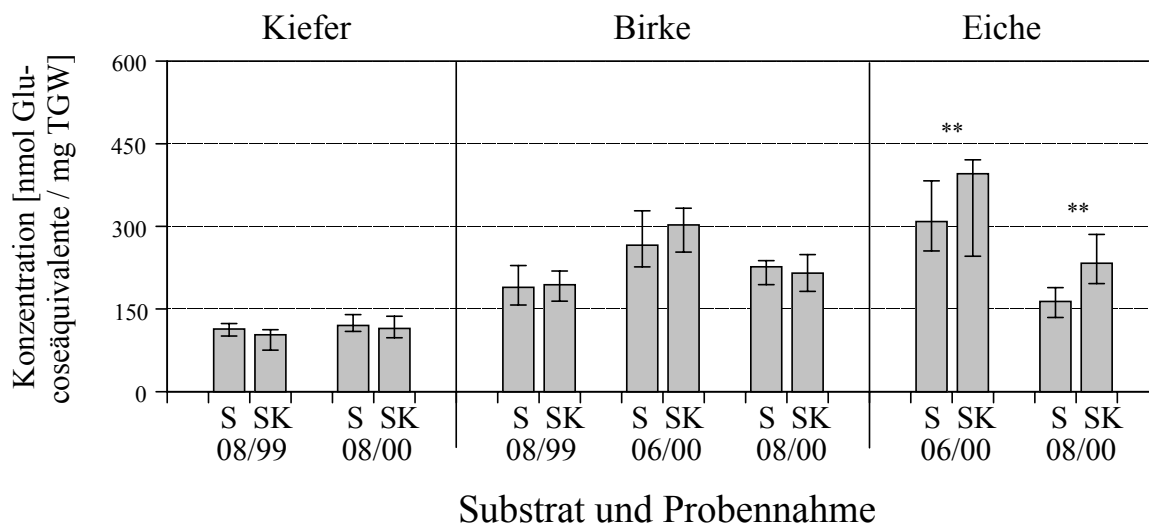


Abb. 3.2-6: Median, 1. und 3. Quartil der Stärke-Konzentration in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK). (** = sehr signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten)

3.2.3.3 Chlorophyll

Der Chlorophyllgehalt (Abb. 3.2-7) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 2,4 und 3,9, in Blättern der Birke zwischen 3,9 und 5,7 und in Blättern der Eiche zwischen 3,2 und 4,6 nmol/mg TGW. Er lag in Mainadeln der Kiefer und Blättern der Birke und Eiche auf den Substratvarianten mit Kot unter denen auf den Substratvarianten ohne Kot (Ausnahme: Birke, 08/99). Diese Unterschiede waren in den Mainadeln signifikant (08/99) bzw. sehr signifikant (08/00) und in den Eichenblättern der 2. Probennahme (08/00) höchst signifikant.

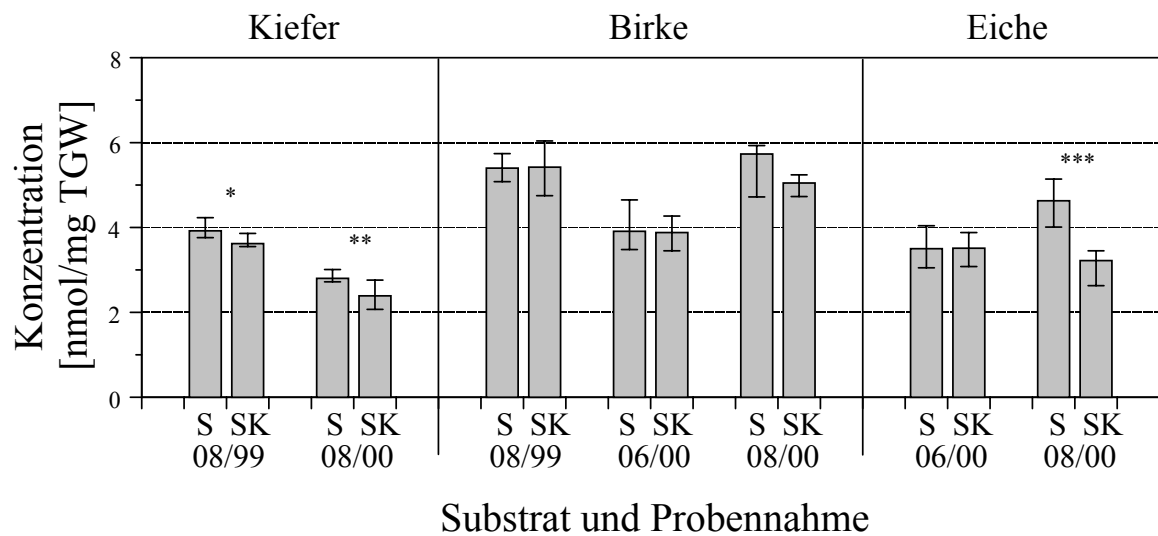


Abb. 3.2-7: Median, 1. und 3. Quartil der Chlorophyll-Konzentration in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten)

3.2.3.4 Proteingebundene Aminosäuren

Die durchschnittliche Konzentration proteingebundener Aminosäuren (Abb. 3.2-8) betrug in Nadeln der Kiefer zwischen 510 und 770, in Birkenblätter zwischen 630 und 1.010 und in Eichenblättern zwischen 590 und 910 nmol/mg TGW. Sie lag in den Nadeln der Kiefer bei beiden Probennahme-Terminen auf der Substratvariante mit Kot über der auf der Substratvariante ohne Kot. In Blättern der Birke und Eiche war sie auf der Substratvariante mit Kot gegenüber der auf der Substratvariante ohne Kot erniedrigt (Ausnahme: Birke, 08/99).

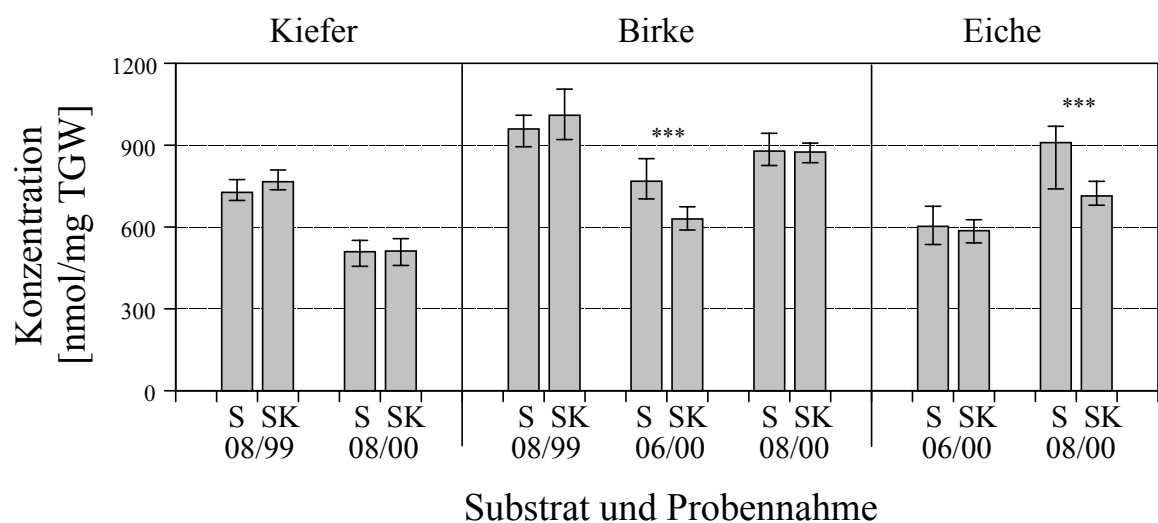


Abb. 3.2-8: Median, 1. und 3. Quartil der Summe der Konzentrationen proteingebundener Aminosäuren in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK). (***) = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten)

Die relativen Anteile der einzelnen Aminosäuren an ihrer Gesamtsumme weisen zum Teil starke Schwankungen auf (Abb. 3.2-9 und 3.2-10). In Mainadeln der Kiefer war der relative Anteil von Serin, Threonin, Alanin, Arginin und Histidin auf der Substratvariante mit Kot größer als auf der ohne Kot, während der relative Anteil von Glycin, Prolin, Valin, Isoleucin, Leucin, Phenylalanin und Lysin geringer war. Besonders auffällig waren diese Differenzen bei Serin, Threonin und Isoleucin. Die Werte der übrigen untersuchten proteingebundenen Aminosäuren verhielten sich indifferent. In Blättern der Birke waren die relativen Anteile von Phenylalanin, Histidin und Tyrosin auf der Substratvariante mit Kot gegenüber denen auf der ohne Kot bei allen Probennahmen erhöht. Die Werte der übrigen untersuchten proteingebundenen Aminosäuren verhielten sich indifferent. In Blättern der Eiche waren die relativen Anteile von Alanin und Tyrosin auf der Substratvariante mit Kot gegenüber denen auf der ohne Kot bei beiden Probennahmen erhöht. Die relativen Anteile der übrigen untersuchten proteingebundenen Aminosäuren verhielten sich bei der zweiten Probennahme (08/00) spiegelbildlich zu denen bei der ersten Probennahme (06/00). Asparaginsäure, Glutaminsäure, Serin, Threonin, Arginin und Histidin waren im Juni 2000 auf der Substratvariante mit Kot größer als auf der ohne Kot, im August 2000 niedriger; Glycin, Prolin, Valin, Isoleucin, Leucin, Phenylalanin und Lysin waren im Juni 2000 auf der Substratvariante mit Kot niedriger als auf der ohne Kot, im August 2000 größer.

3.2.3.5 Phenole

Der Gesamtphenolgehalt (Abb. 3.2-11) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 150 und 180, in Blättern der Birke zwischen 300 und 350 und in Blättern der Eiche zwischen 350 und 590 nmol Catechinäquivalente / mg TGW. Er war in Mainadeln der Kiefer und Blättern der Birke von den Substratvarianten nahezu unbeeinflusst. In Blättern der Eiche wies er auf der Substratvariante mit Kot gegenüber dem auf der Substratvariante ohne Kot einen erhöhten Wert auf, er war bei der zweiten Probennahme (08/00) signifikant unterschiedlich.

Der Proanthocyanidingehalt (Abb. 3.2-12) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 45 und 80, in Blättern der Birke zwischen 80 und 105 und in Blättern der Eiche zwischen 155 und 210 nmol Catechinäquivalente / mg TGW. Er wies bei allen Probennahmen-Terminen in Mainadeln der Kiefer auf der Substratvariante mit Kot einen geringeren Wert auf als in denen auf der Substratvariante ohne Kot, in Blättern der Birke und der Eiche einen höheren.

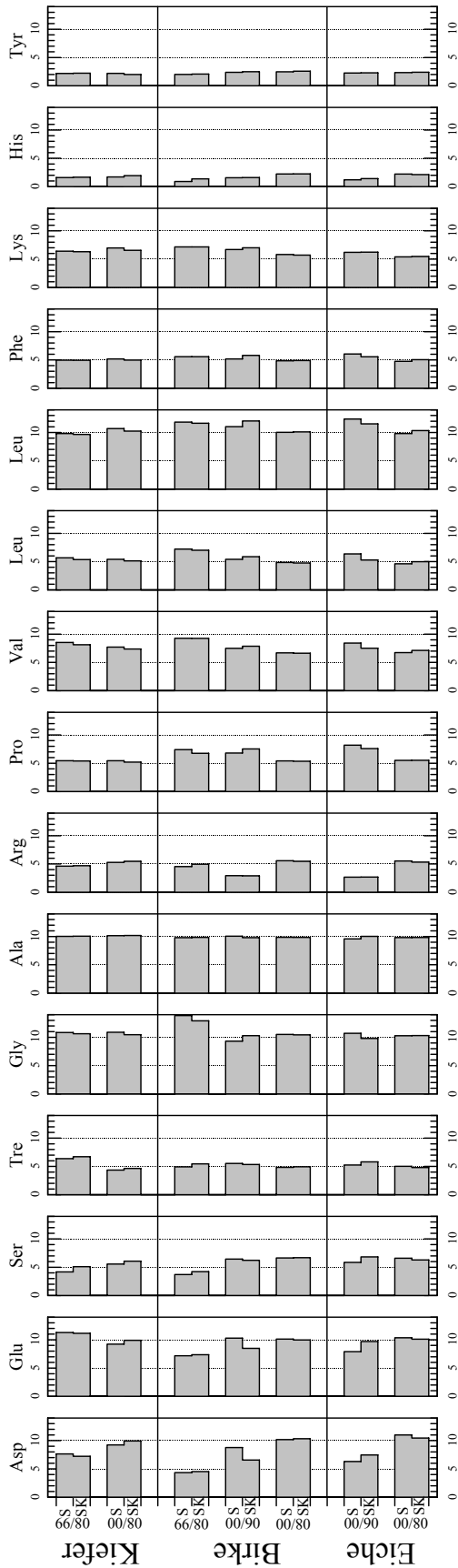
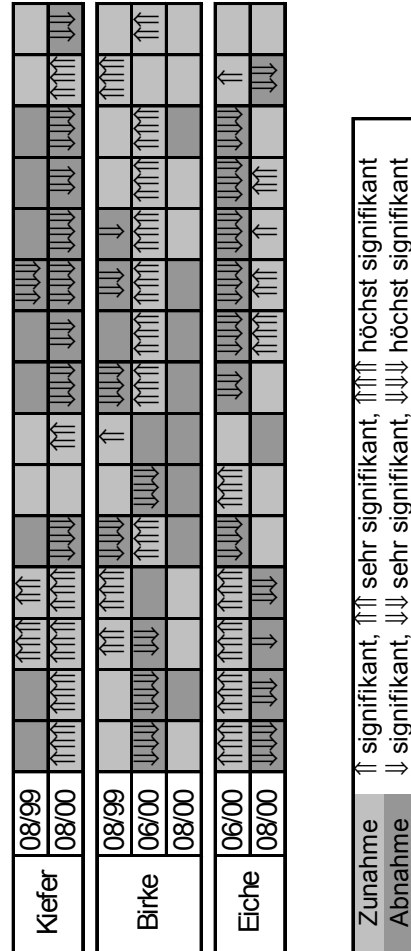


Abb. 3.2-9 (oben): Median des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Kiefermainadeln, Birken- und Eichenblättern auf den Substratvarianten Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbe-stand ohne Insektenfraß (S) und Sand mit Humus-material aus einem Kiefernbe-stand nach Insekten-kahlfraß (SK).

Abb. 3.2-10 (links): Tendenzielle Änderung des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Kiefermainadeln, Birken- und Eichenblättern auf den Substratvarianten Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbe-stand ohne Insektenfraß (S) und Sand mit Humus-material aus einem Kiefernbe-stand nach Insekten-kahlfraß (SK).



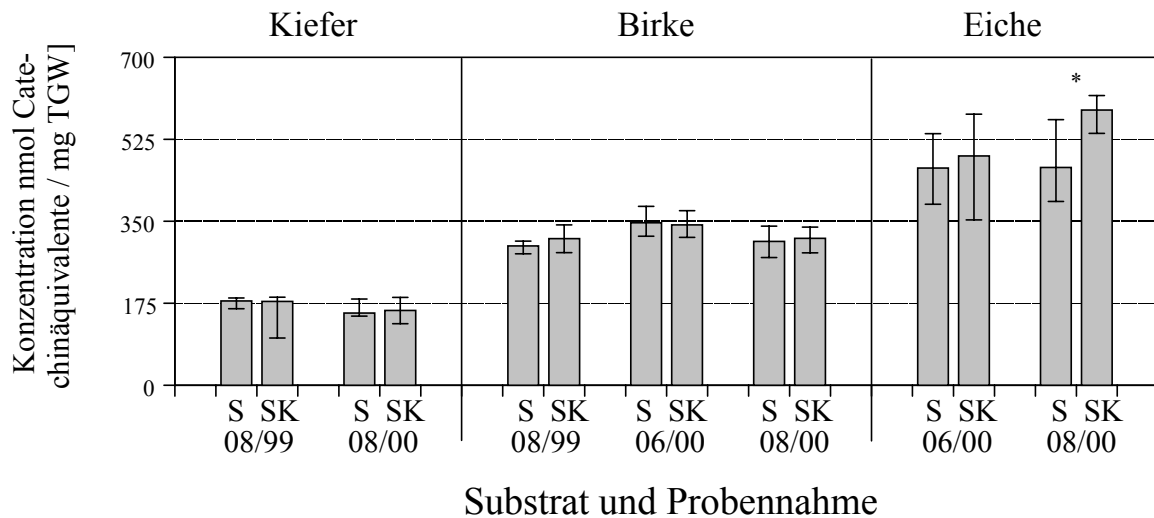


Abb. 3.2-11: Median, 1. und 3. Quartil der Gesamtphenol-Konzentration in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK). (* = signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten)

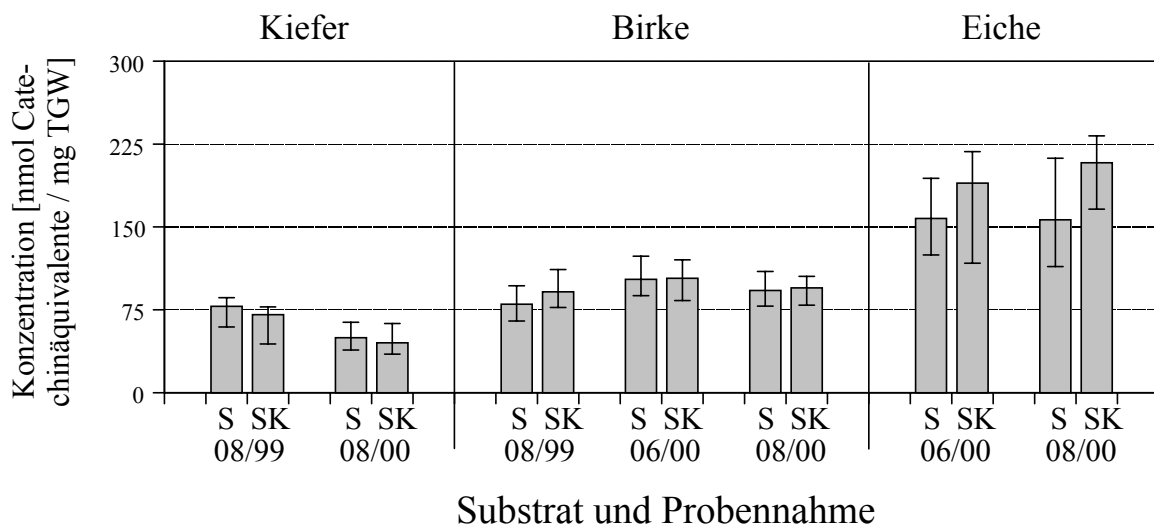


Abb. 3.2-12: Median, 1. und 3. Quartil der Proanthocyanidin-Konzentration in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK).

3.2.3.6 Nahrungswertindices

Das Verhältnis der Summe der löslichen Kohlenhydrate zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.2-13) betrug in Nadeln der Kiefer zwischen 1,6 und 2,3, in Blättern der Birke zwischen 0,9 und 1,6 und in Blättern der Eiche zwischen 0,6 und 0,9 nmol/mg TGW. Während durch die Kotzugabe das Verhältnis in Nadeln der Kiefer und Blättern der Birke nicht gerichtet beeinflusst wurde, führte sie in Blättern der Eiche zu einer Abnahme des Verhältnisses, die mit steigendem Pflanzenalter zunahm.

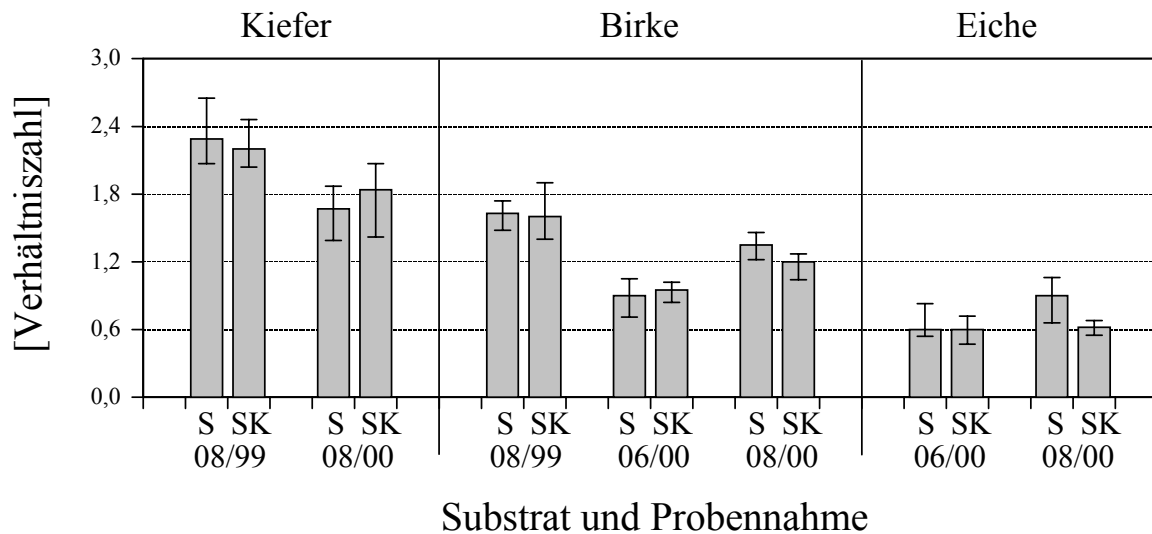


Abb. 3.2-13: Median, 1. und 3. Quartil des Verhältnisses der Summe löslicher Kohlenhydrate zur Gesamtphenolkonzentration in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK).

Das Verhältnis der Summe der löslichen Kohlenhydrate zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.2-14) betrug in Nadeln der Kiefer zwischen 5,6 und 6,5, in Blättern der Birke zwischen 2,9 und 6,2 und in Blättern der Eiche zwischen 1,7 und 2,8 nmol/mg TGW. Es zeigte sich über alle Baumarten und Probenahmeterminale hinweg ein paralleler Verlauf zum Verhältnis der Summe der löslichen Kohlenhydrate zur Gesamtphenolkonzentration. Während durch die Kotzugabe das Verhältnis in Nadeln der Kiefer und Blättern der Birke nicht gerichtet beeinflusst wurde, führte sie in Blättern der Eiche zu einer Abnahme des Verhältnisses, die mit steigendem Pflanzenalter zunahm.

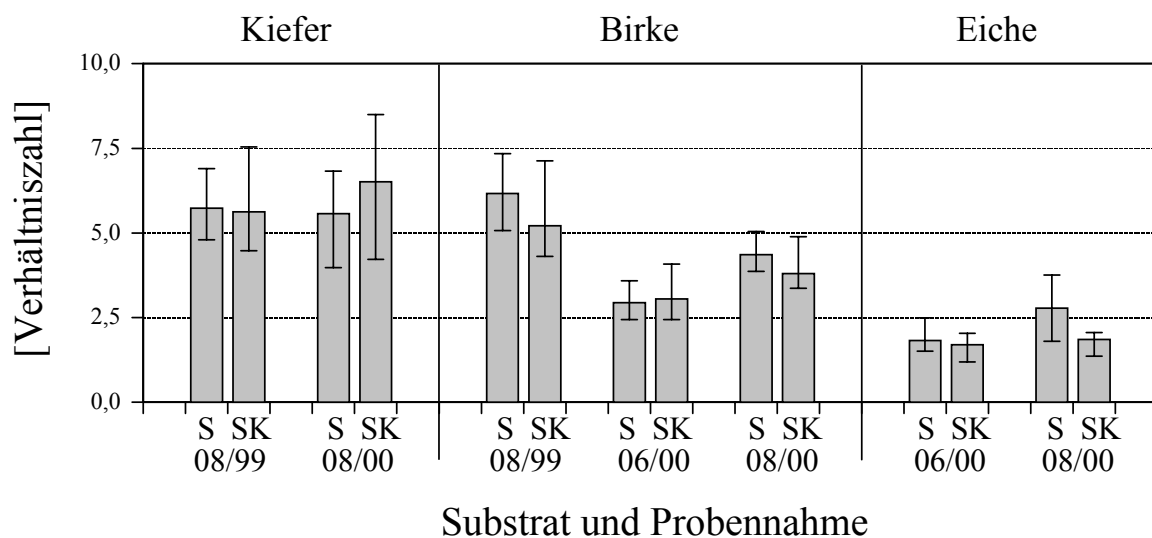


Abb. 3.2-14: Median, 1. und 3. Quartil des Verhältnisses der Summe löslicher Kohlenhydrate zur Proanthocyanidinkonzentration in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK).

Das Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.1-15) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 3,1 und 4,3, in Blättern der Birke zwischen 1,9 und 3,2 und in denen der Eiche zwischen 1,2 und 2,1. Es wies bei allen Probennahmen-Terminen in Mainadeln der Kiefer auf der Substratvariante mit Kot einen höheren Wert auf als in denen auf der Substratvariante ohne Kot, in Blättern der Birke und der Eiche einen geringeren.

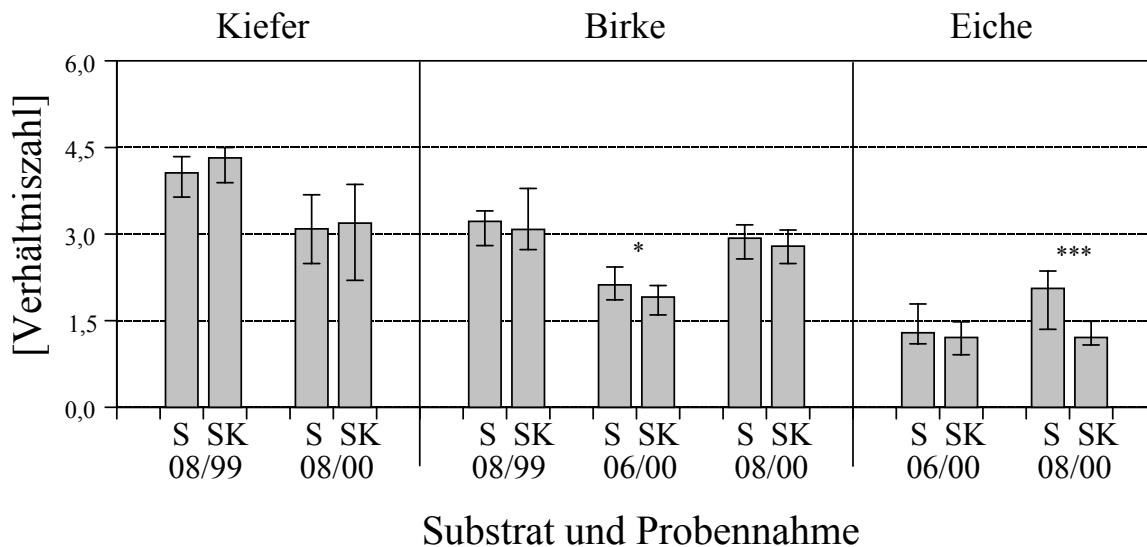


Abb. 3.2-15: Median, 1. und 3. Quartil des Verhältnisses der Summe proteingebundener Aminosäuren zum Gesamtphenolgehalt in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK). (* = signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten)

Das Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.1-16) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 9,2 und 10,8, in Blättern der Birke zwischen 6,5 und 11,1 und in denen der Eiche zwischen 3,2 und 5,9. Es wies in Mainadeln der Kiefer bei der ersten Probennahme (08/99) auf der Substratvariante mit Kot einen gegenüber denen auf der Substratvariante ohne Kot erhöhten, bei der zweiten Probennahme und in den Blättern der Birke und Eiche einen geringeren Wert auf.

Das Verhältnis der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.2-17) betrug in Mainadeln der Kiefer zwischen 4,8 und 6,5, in Blättern der Birke zwischen 2,9 und 4,7 und in Blättern der Eiche zwischen 1,8 und 2,9 nmol/mg TGW. In Mainadeln der Kiefer führte die Kotzugabe zu einem Anstieg des Verhältnisses, während dieses in Blättern der Birke und der Eiche durch die Kotzugabe verringert wurde. Diese Verringerung stieg in Blättern der Eiche mit zunehmendem Pflanzenalter.

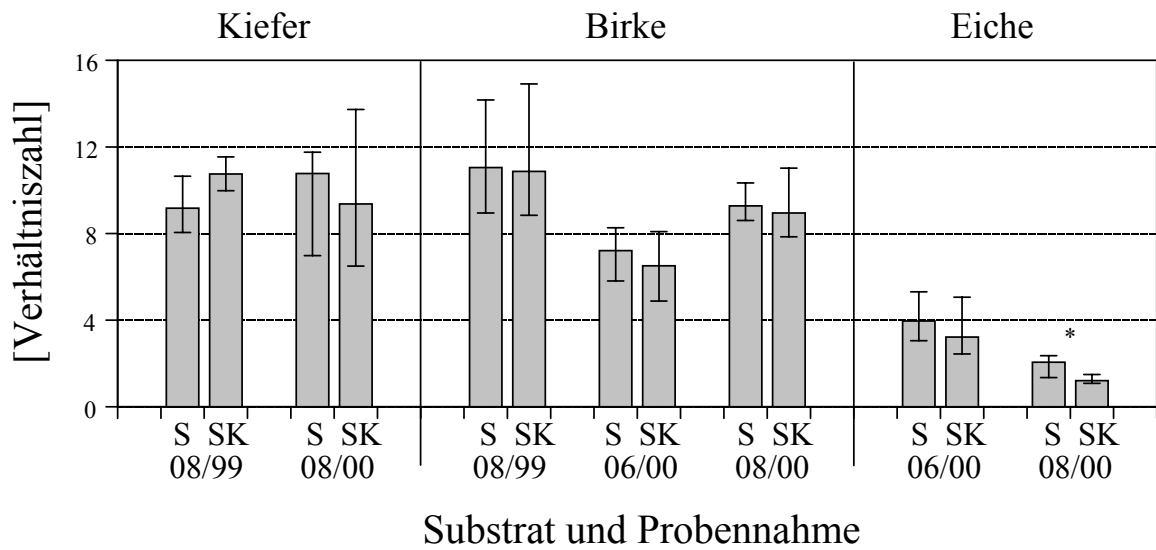


Abb. 3.2-16: Median, 1. und 3. Quartil des Verhältnisses der Summe proteingebundener Aminosäuren zum Proanthocyanidingehalt in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK). (* = signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten)

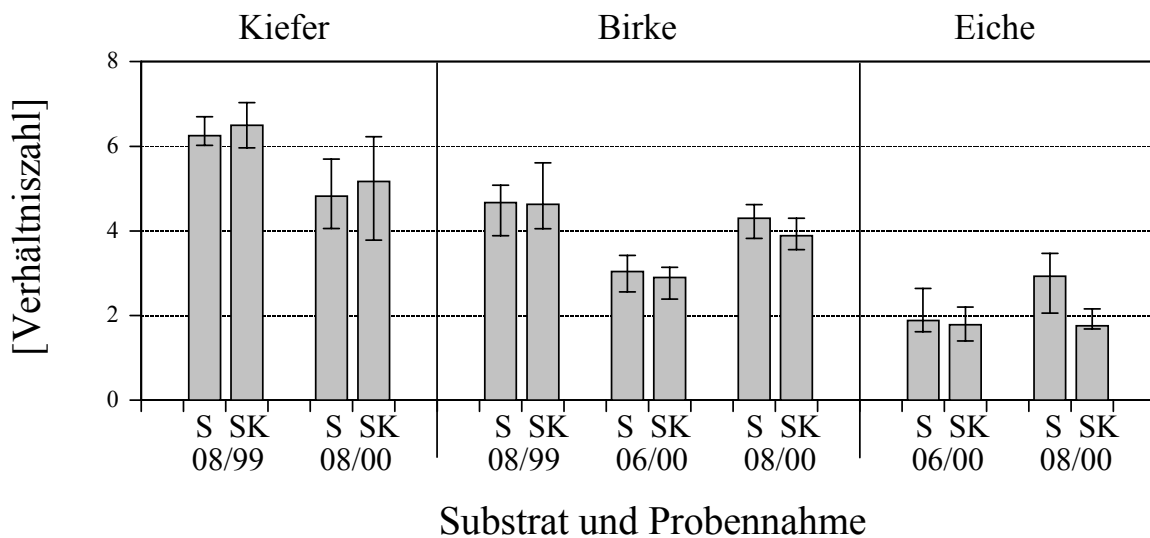


Abb. 3.2-17: Median, 1. und 3. Quartil des Verhältnisses der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK).

Das Verhältnis der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.2-18) betrug in Mainadeln der Kiefer zwischen 14,6 und 16,6, in Blättern der Birke zwischen 9,6 und 15,9 und in Blättern der Eiche zwischen 5,3 und 8,8 nmol/mg TGW. Das Verhältnis wurde durch die Kotzugabe in Mainadeln der Kiefer nicht gerichtet beeinflusst. Die Kotzugabe führte in Blättern der Birke überwiegend und in denen der Eiche durchgängig zu einer Verringerung des Verhältnisses, die in Blättern der Eiche mit zunehmendem Pflanzenalter anstieg.

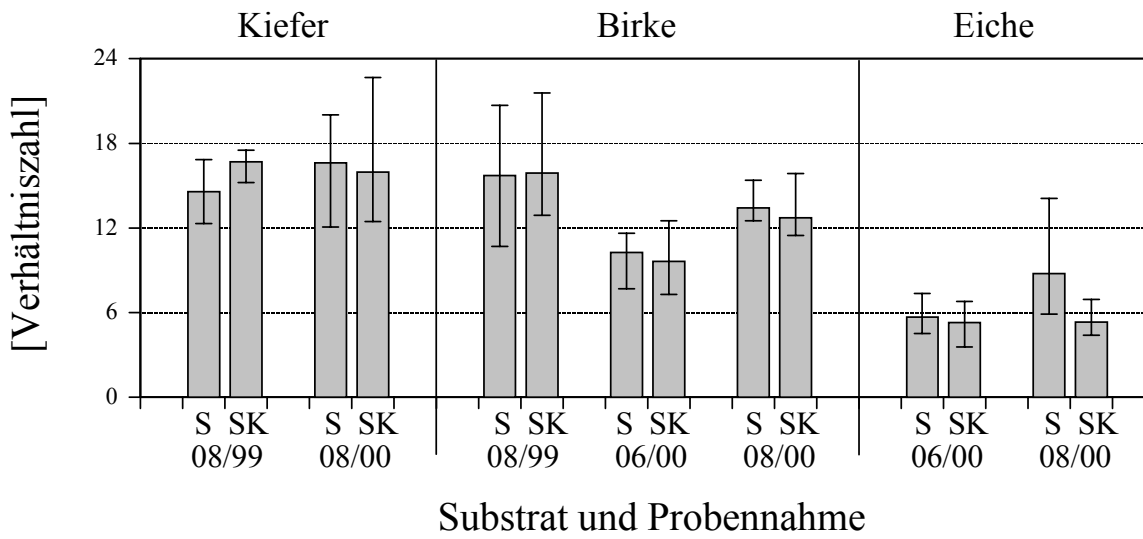


Abb. 3.2-18: Median, 1. und 3. Quartil des Verhältnisses der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Proanthocyanidin-konzentration in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern auf Sand mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S) und Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK).

3.3 Gefäßkultur unter Freilandbedingungen

3.3.1 Humus- und Bodenanalysen

Zu Beginn des Versuches lagen im Humus mit Kot im Vergleich zum Humus ohne Kot erniedrigte Kohlenstoff-, Ammonium- und Gesamtstickstoff-Gehalte vor (Abb. 3.3-1). Bei Versuchsende waren sie gegenüber ihren Ausgangswerten auf allen Substrat- und Baumartenvarianten stark reduziert. Auf den Sandvarianten wies der Humus unter Birke den geringsten und unter Eiche den höchsten Kohlenstoffgehalt auf, während sowohl der Ammonium- als auch der Gesamtstickstoff-Gehalt unter Kiefer am niedrigsten und unter Birke am höchsten waren. Auf den Waldbodenvarianten lagen die Kohlenstoff-, Ammoniumstickstoff- und Gesamtstickstoff-Gehalte im Humus mit Kot fast durchgängig unter denen im Humus ohne Kot (Ausnahme: Kohlenstoffgehalt im Humus unter Eiche). Die höchsten Stoffgehalte fanden sich im Humus unter Eiche (Ausnahmen: Kohlenstoff im Humus ohne Kot und Ammoniumstickstoff im Humus mit Kot), die niedrigsten im Humus unter Kiefer (Ausnahme: Kohlenstoff im Humus ohne Kot).

Im Sandboden (Abb. 3.3-1) verhielt sich der Kohlenstoffgehalt unbeeinflusst von der Kotzugabe. Der Ammoniumstickstoff- und der Gesamtstickstoff-Gehalt wiesen auf den Substratvarianten mit Kot unter Kiefer und Eiche einen niedrigeren, unter Birke einen deutlich höheren Wert als auf den Substratvarianten ohne Kot auf. Der Kohlenstoffgehalt nahm auf den Substratvarianten mit und ohne Kot identisch von der Birken- über die Kiefer- zur Eichenvariante hin ab, wobei letzterer unterhalb des Ausgangswertes zu Versuchsbeginn lag. Die Ammoniumstickstoff- und Gesamtstickstoff-Gehalte wiesen auf der Variante ohne Kot unter Birke den geringsten und unter Eiche den höchsten Wert, auf der Variante mit Kot unter Birke den höchsten und unter Kiefer den geringsten Wert auf. Der Ausgangswert des Ammoniumstickstoff-Gehaltes lag jeweils knapp über dem mittleren Wert, der des Gesamtstickstoff-Gehaltes bildete das Minimum.

Im Waldboden (Abb. 3.3-1) zeigten sich bei Versuchsbeginn deutliche Unterschiede im Kohlenstoff-, Ammoniumstickstoff- und Gesamtstickstoff-Gehalt zwischen den Substratvarianten mit und ohne Kot. Der Kohlenstoffgehalt war nach Versuchsende gegenüber dem Anfangswert auf der Substratvariante ohne Kot unter Birke nahezu unverändert und unter Kiefer und Eiche auf etwa 50%, auf der Substratvariante mit Kot auf 74% (unter Kiefer) bis 85% (unter Birke) reduziert. Die Ammoniumstickstoff- und Gesamtstickstoff-Gehalte waren auf der Substratvariante ohne Kot gegenüber dem Anfangswert unter Kiefer am stärksten (auf 32 bzw. 17%) und unter Birke am geringsten (auf 88 bzw. 81%) reduziert. Auf der Substratvariante mit Kot zeigten beide Stoffe die stärkste Reduktion unter Birke (auf 37 bzw. 20%), die geringste Reduktion des Ammoniumstickstoff-Gehaltes fand sich hier unter Eiche (auf 29 %), die des Gesamtstickstoff-Gehaltes unter Kiefer (auf 43%).

3.3.2 Sickerwasseranalysen

Der Stickstoffaustrag (Abb. 3.3-2 und 3.3-3) aus den Versuchsgefäßen über das Sickerwasser betrug zu Versuchsbeginn auf den Waldbodenvarianten und der Substratvariante Sand mit Kot ca. 250 mg/Quartal und nahm im Versuchsverlauf schnell auf unter 50 mg/Quartal ab (auf Sand mit Kot innerhalb von sechs, auf Waldboden und Waldboden mit Kot innerhalb von 18 bzw. 15 Monaten). Auf der Substratvariante Sand lag er von einer Probennahme (III/99) abgesehen stets unter 25 mg/Quartal. Der Stickstoffaustrag setzte sich auf den Sandvarianten überwiegend aus Nitratstickstoff, auf den Waldbodenvarianten in der ersten Versuchshälfte aus Ammonium- und in der zweiten Versuchshälfte ebenfalls aus Nitratstickstoff zusammen. Organisch gebundener Stickstoff spielte jeweils nur eine untergeordnete Rolle.

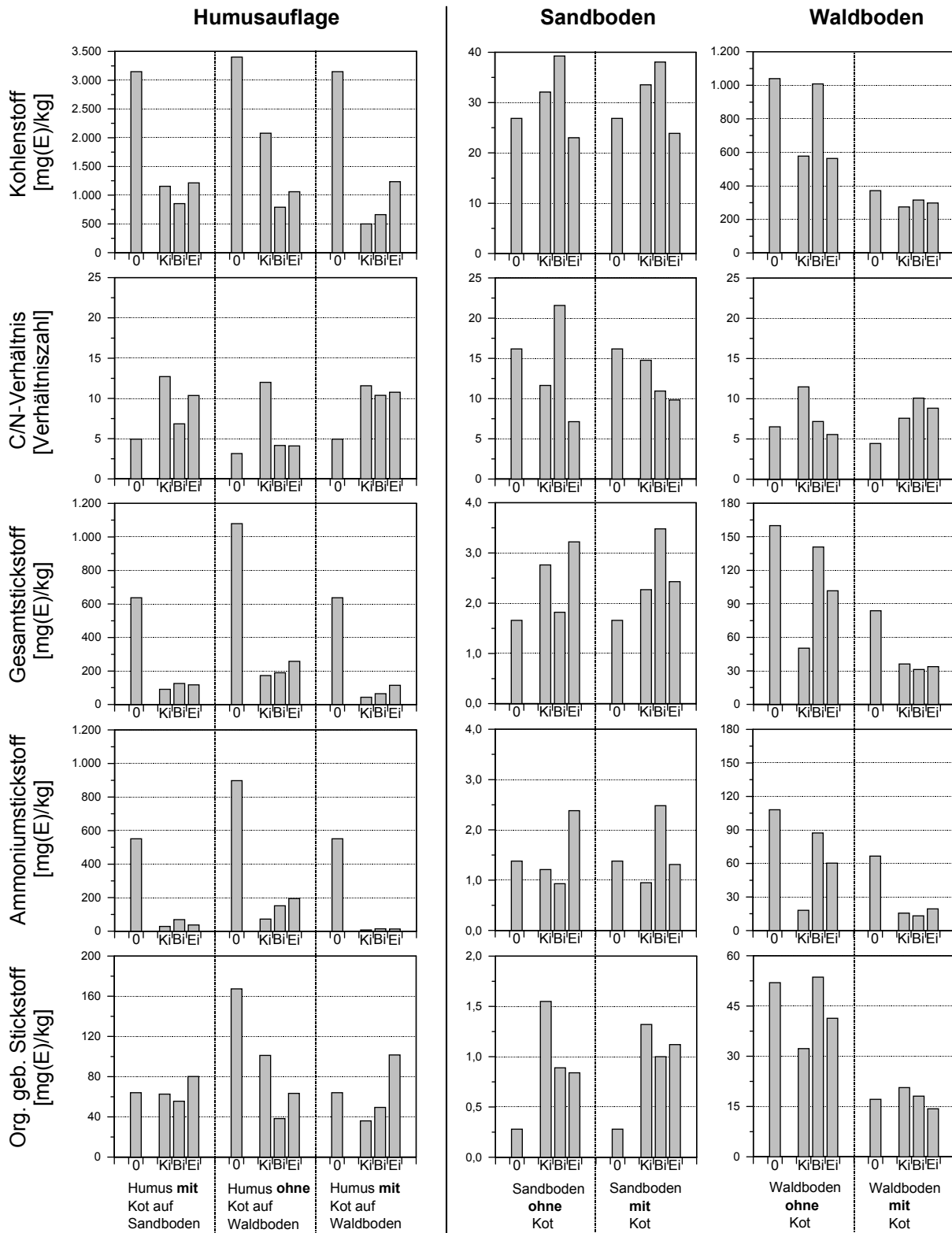


Abb. 3.3-1: Mittelwerte des Kohlenstoffgehaltes, der C/N-Verhältnisse, der Gesamtstickstoff- und Ammoniumstickstoffgehalte sowie der Gehalte an organisch gebundenem Stickstoff im Auflagehumus und Mineralboden vor Versuchsbeginn 1997 (0) und bei Versuchsende im November 2000 unter Kiefer (Ki), Birke (Bi) und Eiche (Ei).

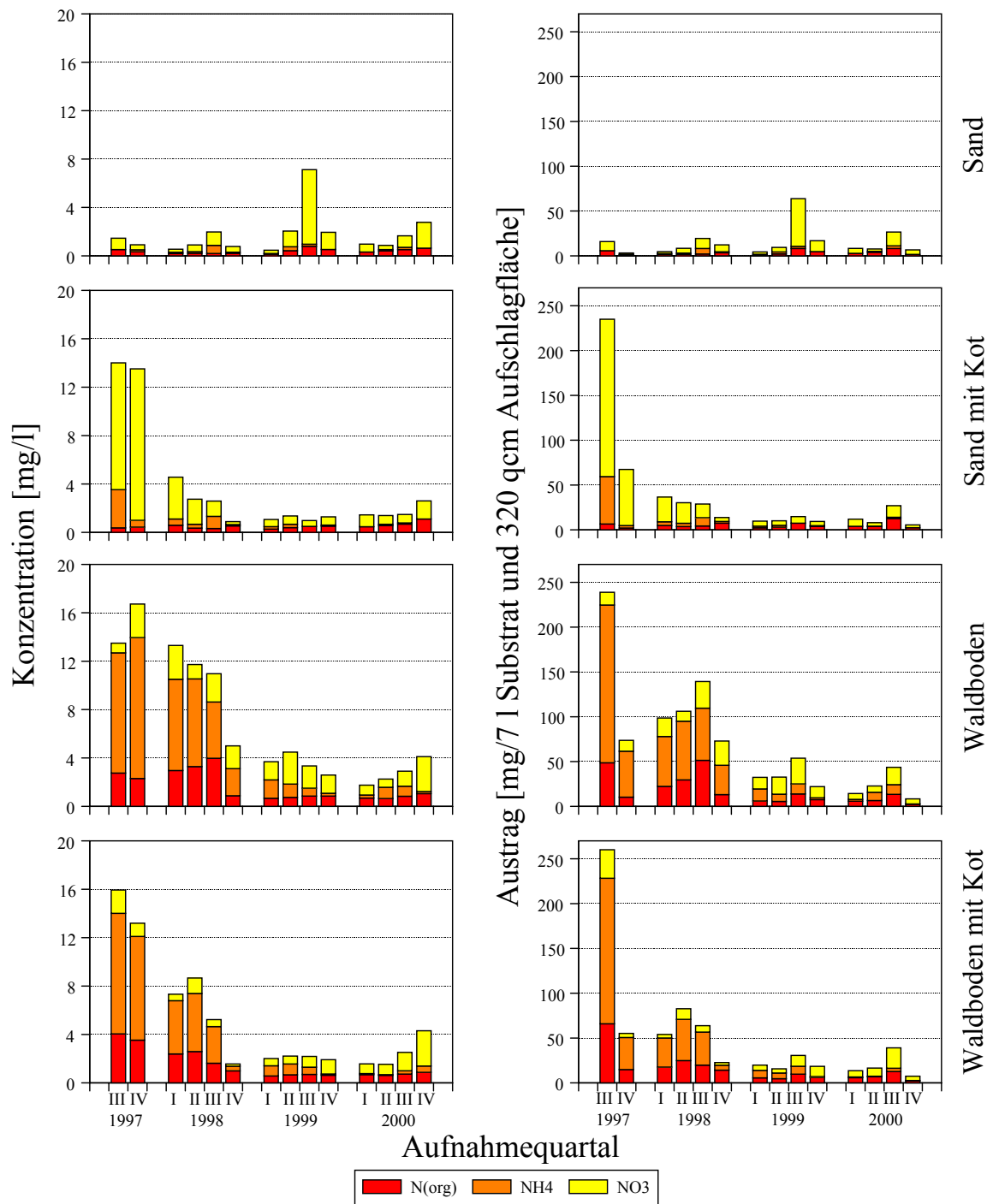


Abb. 3.3-2: Konzentration im Perkolat und Gesamtaustrag aus den Versuchsgefäßen von organisch gebundenem (N(org)), Ammonium- (NH4) und Nitratstickstoff (NO3) in vierteljährigen Intervallen des Zeitraumes 01.06.97 bis 30.11.00.

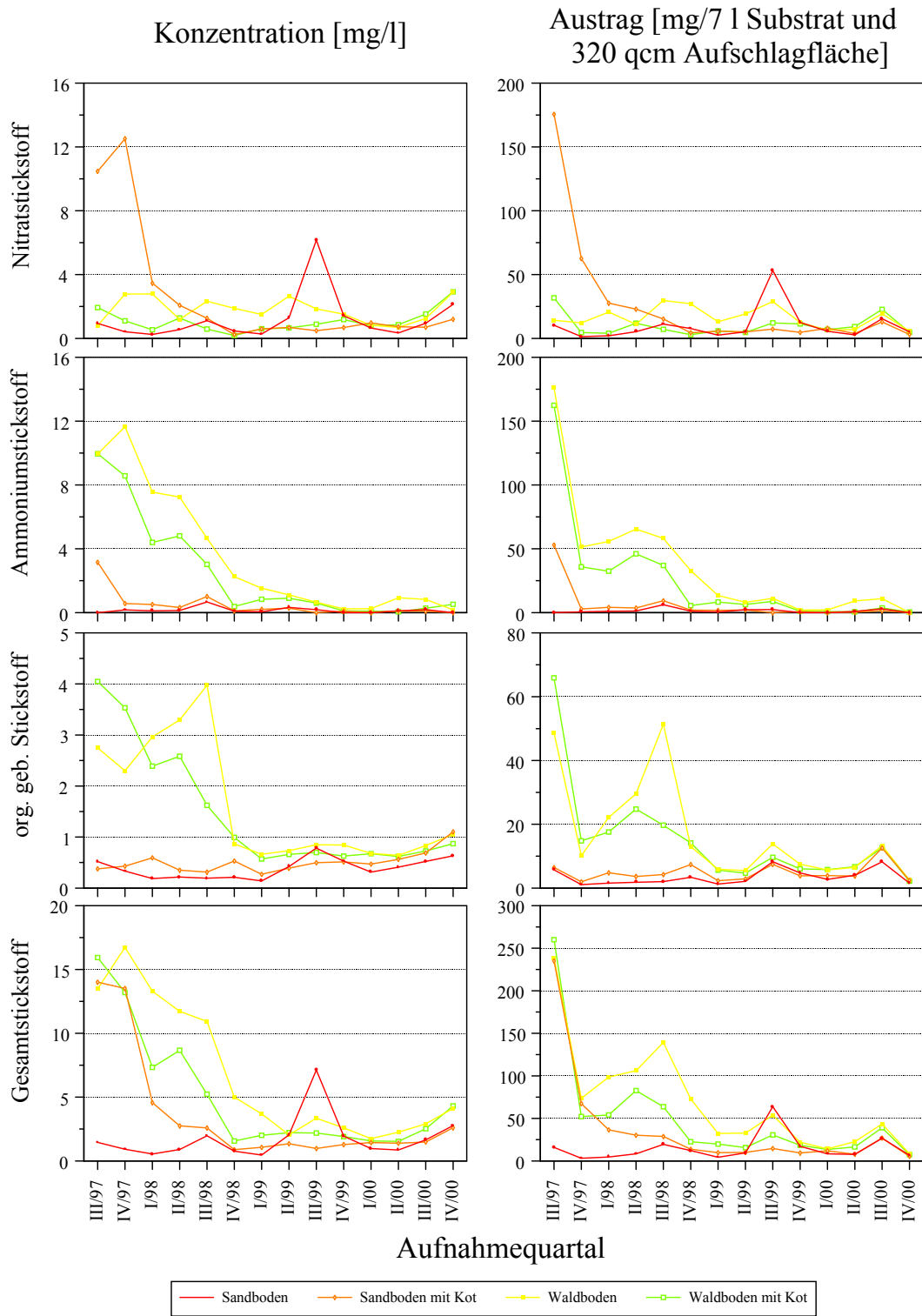


Abb. 3.3-3: Konzentration im Perkolat und Gesamtaustrag aus den Versuchsgefäßen von Nitrat-, Ammonium-, organisch gebundenem und Gesamtstickstoff im Zeitraum 01.06.97 bis 30.11.00.

Die Aluminium-, Eisen- und Manganausträge (Abb. 3.3-4) nahmen innerhalb weniger Monate von anfänglichen Maxima zu ausgeglichenen und fortdauernden Minima hin ab. Aluminium und Eisen wurden in nennenswertem Umfang nur auf den Waldbodenvarianten ausgetragen, wobei der anfängliche Eisenaustrag auf der Waldbodenvariante mit Kot besonders hoch war. Mangan wurde zu Versuchsbeginn auf der Substratvariante Sandboden mit Kot mit 12 mg/Quartal ausgetragen, während der Austrag auf den drei übrigen Substratvarianten unter 2 mg/Quartal lag.

Die Kalium- und Natriumausträge (Abb. 3.3-4) zeigten ihre Maxima ebenfalls zu Versuchsbeginn. Sie nahmen schnell ab und pendelten sich mit einer großen Schwankungsbreite (Minimum im ersten, Maximum jeweils im dritten Quartal) um 50 mg/Quartal ein.

Die Calcium-, Magnesium-, Chlorid- und Sulfatausträge (Abb. 3.3-5) zeigten jeweils im dritten Quartal Maxima (Ausnahme: zusätzliches Maximum auf Sandboden in I/00), die 1998 besonders schwach ausgeprägt waren, und im ersten bzw. zweiten Quartal Minima.

Der Phosphataustrag (Abb. 3.3-5) verlief zu Versuchsbeginn sehr unregelmäßig, zeigte in der zweiten Versuchshälfte aber einen parallelen Verlauf zur vorher genannten Gruppe.

Der Austrag von Phosphat lag auf den Substratvarianten mit Kot durchgehend, der von Calcium, Kalium und Magnesium in der zweiten Versuchshälfte über dem auf den Substratvarianten ohne Kot.

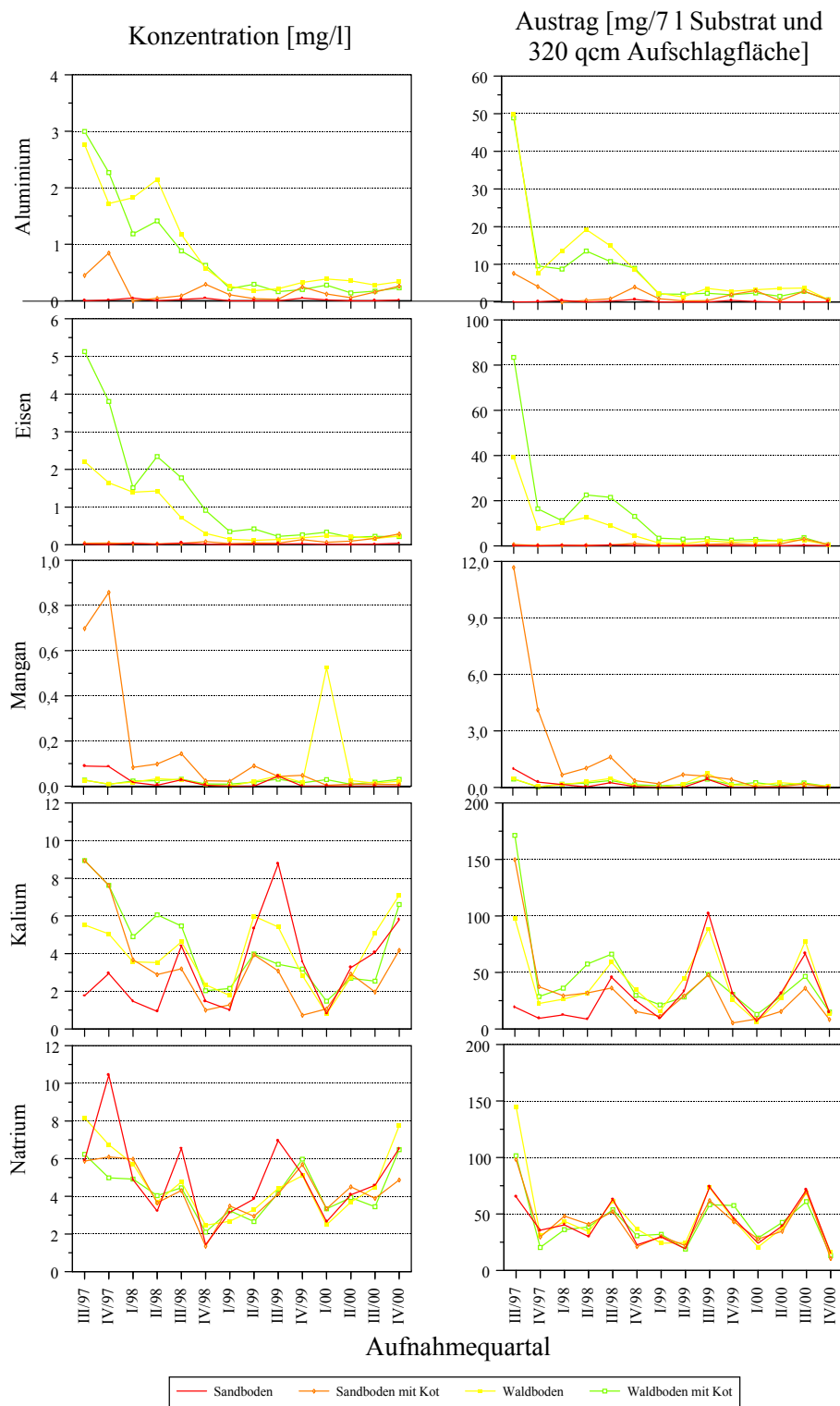


Abb. 3.3-4: Konzentration im Perkolat und Gesamtaustrag aus unbepflanzten Versuchsgefäßen von Aluminium, Eisen, Mangan, Kalium und Natrium.

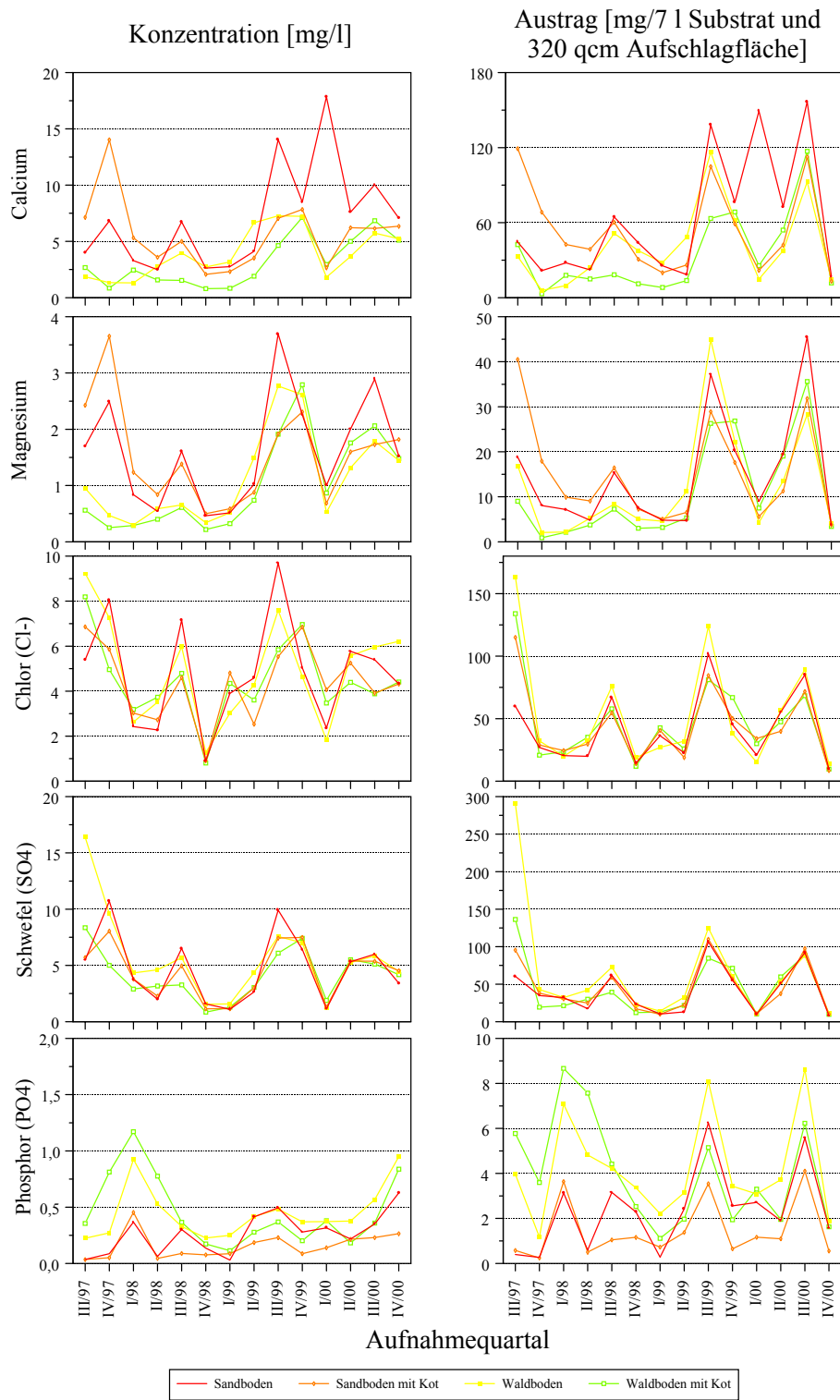


Abb. 3.3-5: Konzentration im Perkolat und Gesamtaustrag aus un bepflanzten Versuchsgefäßen von Calcium, Magnesium, Chlorid, Sulfat und Phosphat.

3.3.3 Austriebs- und Blattfallbonitur

Sowohl der Nadel- bzw. Blattaustrieb als auch die Blattverfärbung verliefen bei den einzelnen Baumarten auf den unterschiedlichen Substratvarianten parallel.

Der Nadelaustrieb der Kiefer (Abb. 3.3-6) begann zwischen dem 14.04. (1998) und 14.05. (1999) und war spätestens Mitte Juli abgeschlossen. Er verlief auf den Varianten Waldboden und Waldboden mit Kot sehr ähnlich, während die Kiefern auf der Variante Sandboden ohne Kot gegenüber denen auf Sandboden mit Kot tendenziell leicht verzögert austrieben.

Der Blattaustrieb der Birke (Abb. 3.3-7) begann zwischen dem 18.03. (1998) und 31.03. (2000) und war spätestens Anfang Mai abgeschlossen. 1998 war er auf den Sand- und Waldbodenvarianten und 2000 auf der Sandvariante ohne Kot gegenüber denen mit Kot leicht verzögert. Die Blattverfärbung setzte Ende August ein und war 1998 Ende Oktober, 1999 und 2000 Ende November abgeschlossen. Auf den Sandbodenvarianten ohne Kot setzte sie gegenüber denen mit Kot leicht verzögert ein. 1998 zeigten die Birken auf der Variante Waldboden ohne Kot eine etwas später einsetzende Blattverfärbung als die auf der Variante mit Kot.

Der Blattaustrieb der Eiche (Abb. 3.3-8) begann zwischen dem 10.04. (1999) und 24.04. (1998) und war zwischen dem 07.05. (2000) und 20.05. (1998) abgeschlossen. 1998 und 1999 zeigten die Eichen auf der Variante Sandboden ohne Kot einen gegenüber denen auf der Variante mit Kot verzögerten Blattaustrieb. 1998 zeigten die Eichen auf der Variante Waldboden ohne Kot einen etwas früher einsetzenden Blattaustrieb als die auf der Variante mit Kot. Die Blattverfärbung begann Anfang September und war spätestens Mitte November abgeschlossen und zeigte auf allen Substratvarianten einen im wesentlichen parallelen Verlauf.

3.3.4 Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung

In den drei Untersuchungsjahren (1998 bis 2000) verliefen bei den drei untersuchten Baumarten der absolute und der relative Höhenzuwachs (Abb.: 3.3-9) parallel zu einander. Der absolute und der relative Höhenzuwachs der Kiefern, Birken und Eichen auf der Sandvariante waren mit einer Ausnahme (Birke 1999) stets geringer als der der entsprechenden Bäume auf der Variante Sand mit Kot, auf der Variante Waldboden waren sie stets größer als auf der Variante Waldboden mit Kot.

Der absolute und der relative Wurzelhalsdurchmesser-Zuwachs (Abb. 3.3-10) verliefen ebenfalls im wesentlichen parallel zu einander. Sie verhielten sich ähnlich den entsprechenden Höhenzuwächsen: Mit wenigen Ausnahmen führte die Kotzugabe auf den Sandvarianten zu einer Steigerung, auf den Waldbodenvarianten zu einer Verminderung des Wurzelhalsdurchmesser-Zuwachses.

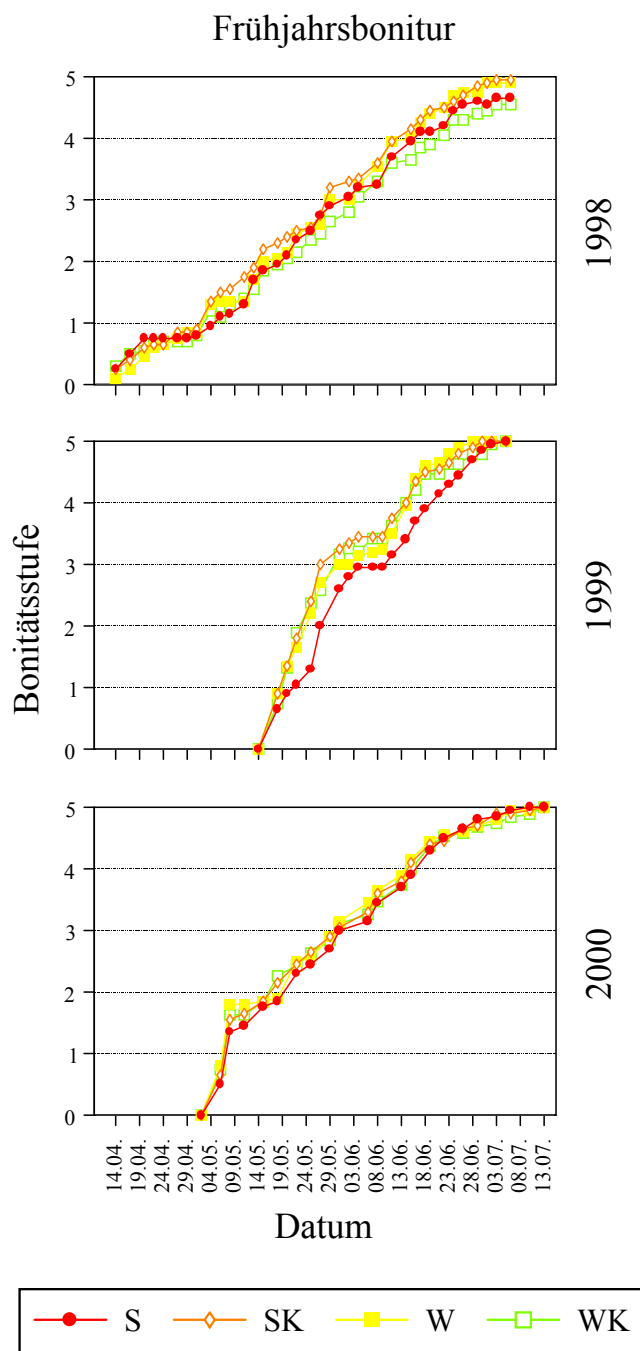


Abb. 3.3-6: Nadelaustrieb von Kiefern auf Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S), Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (W), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK).

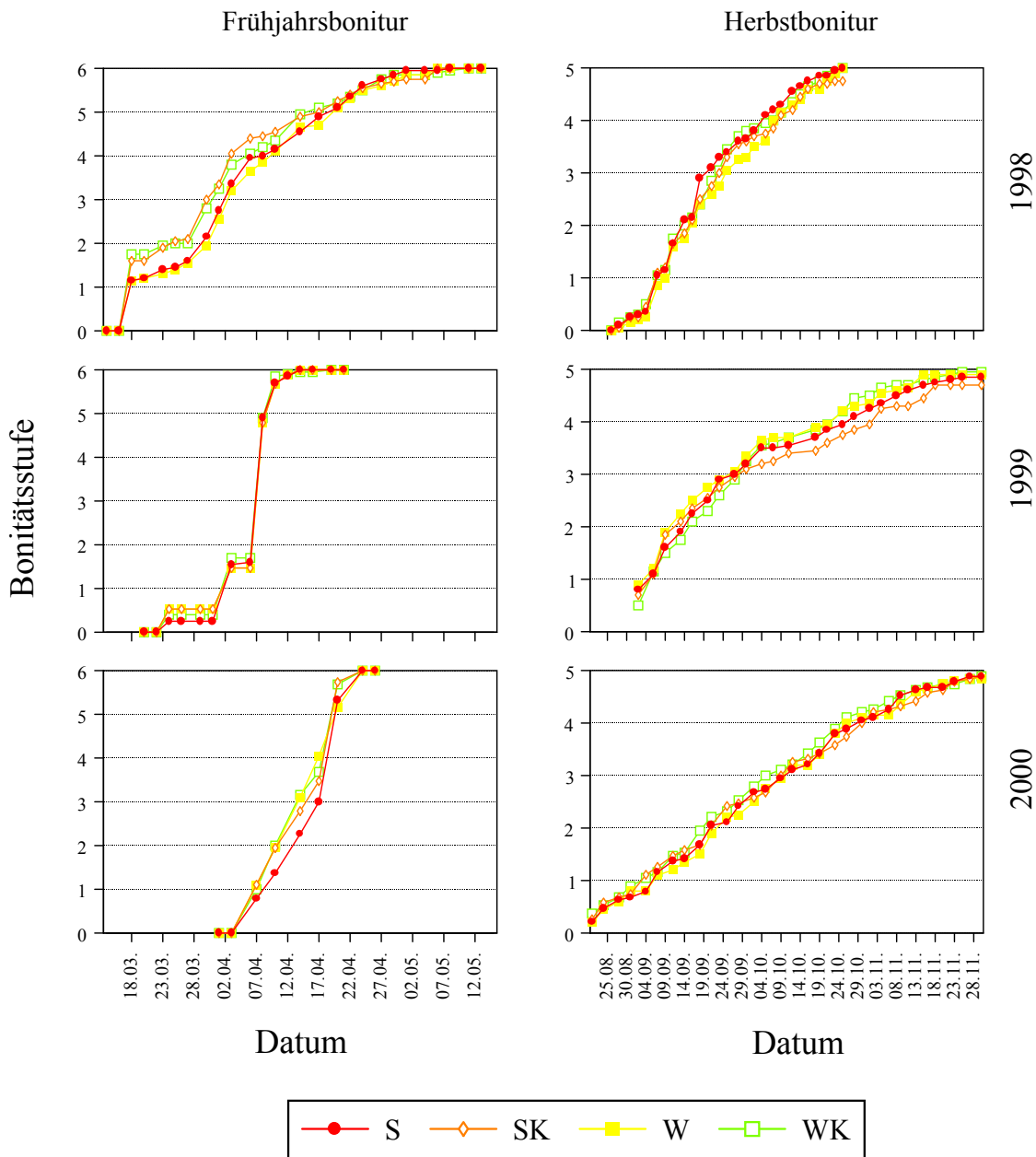


Abb. 3.3-7: Blattaustrieb (Frühjahrsbonitur) und Blattverfärbung (Herbstbonitur) von Birken auf Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S), Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (W), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK).

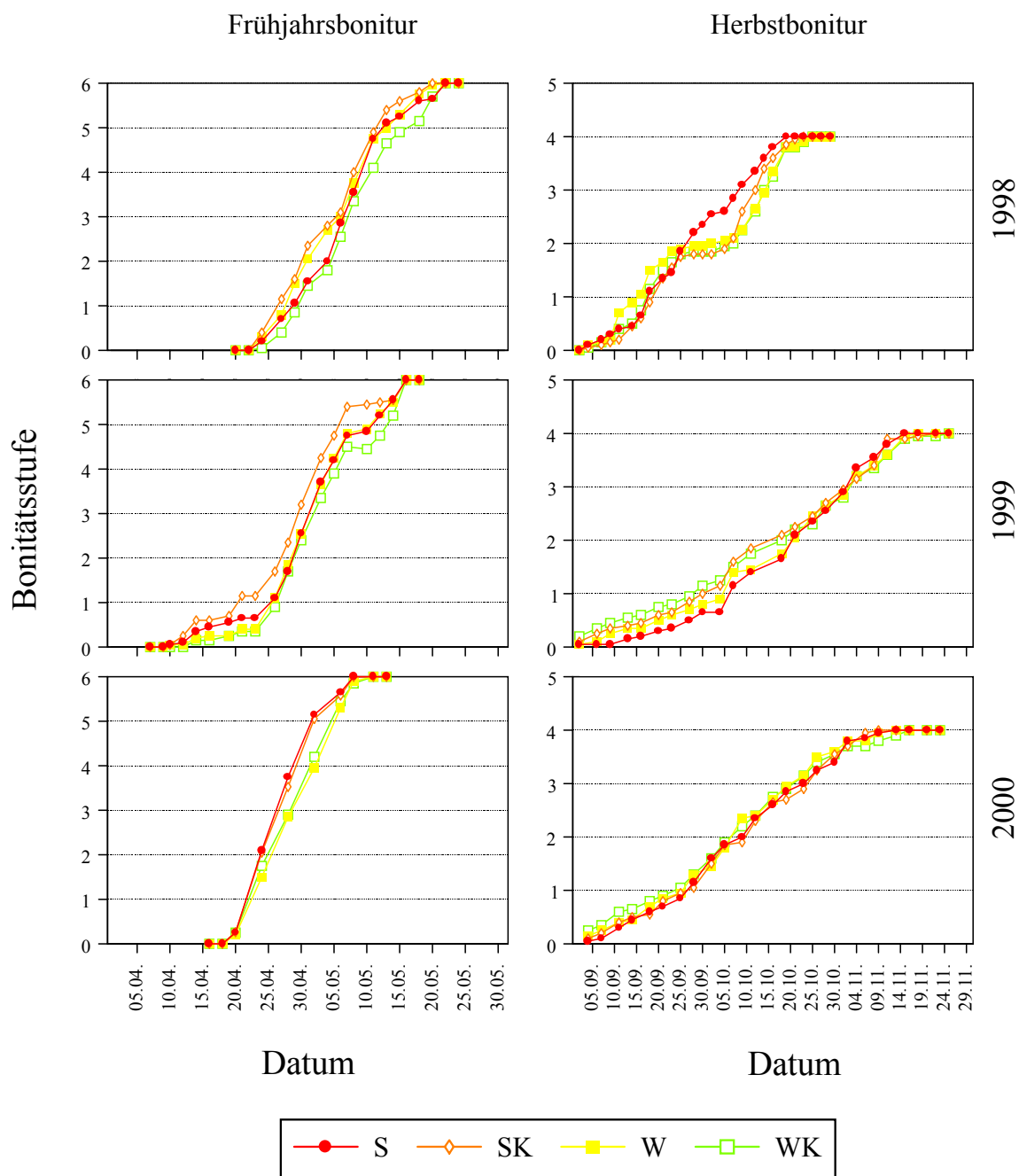
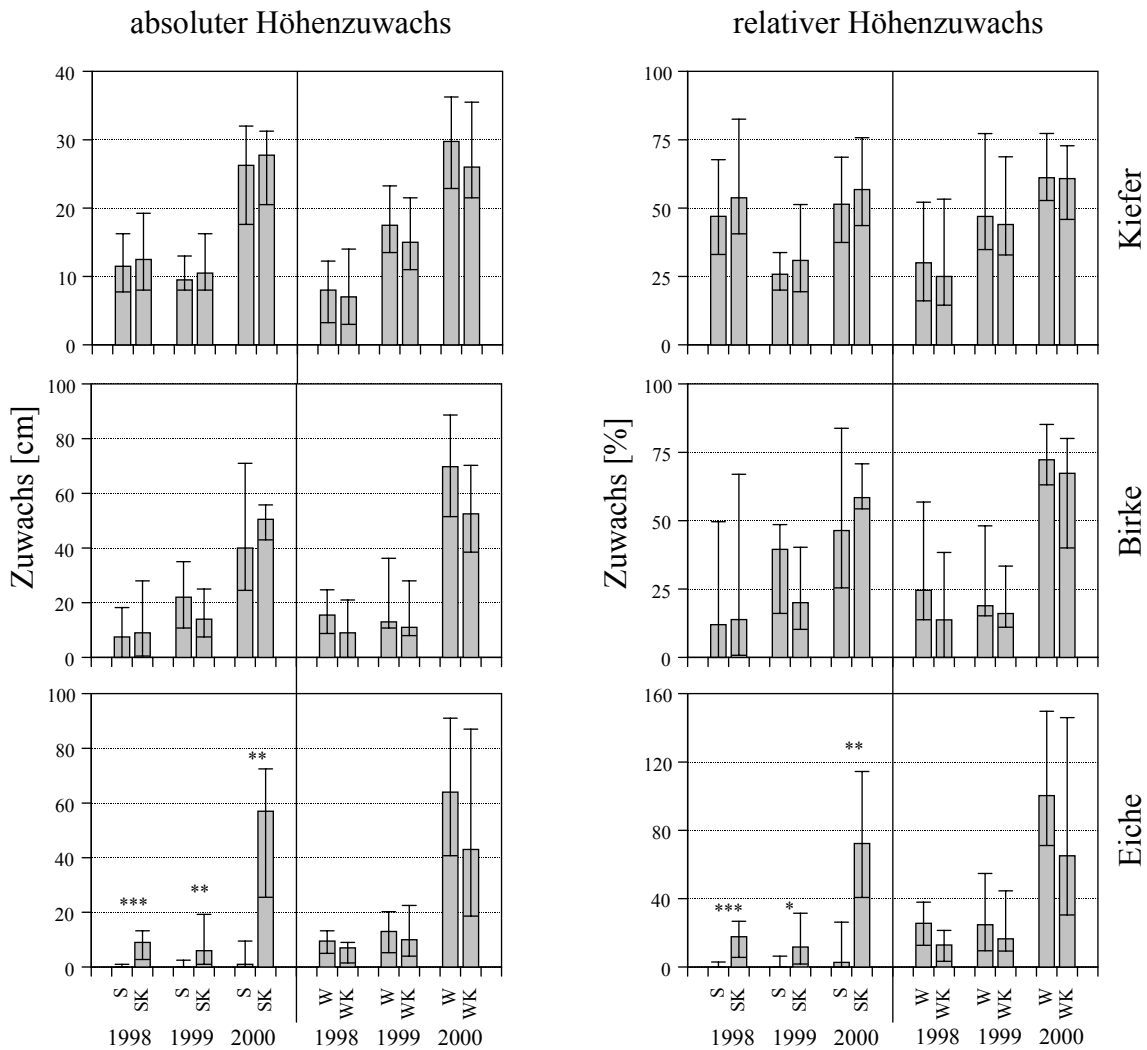


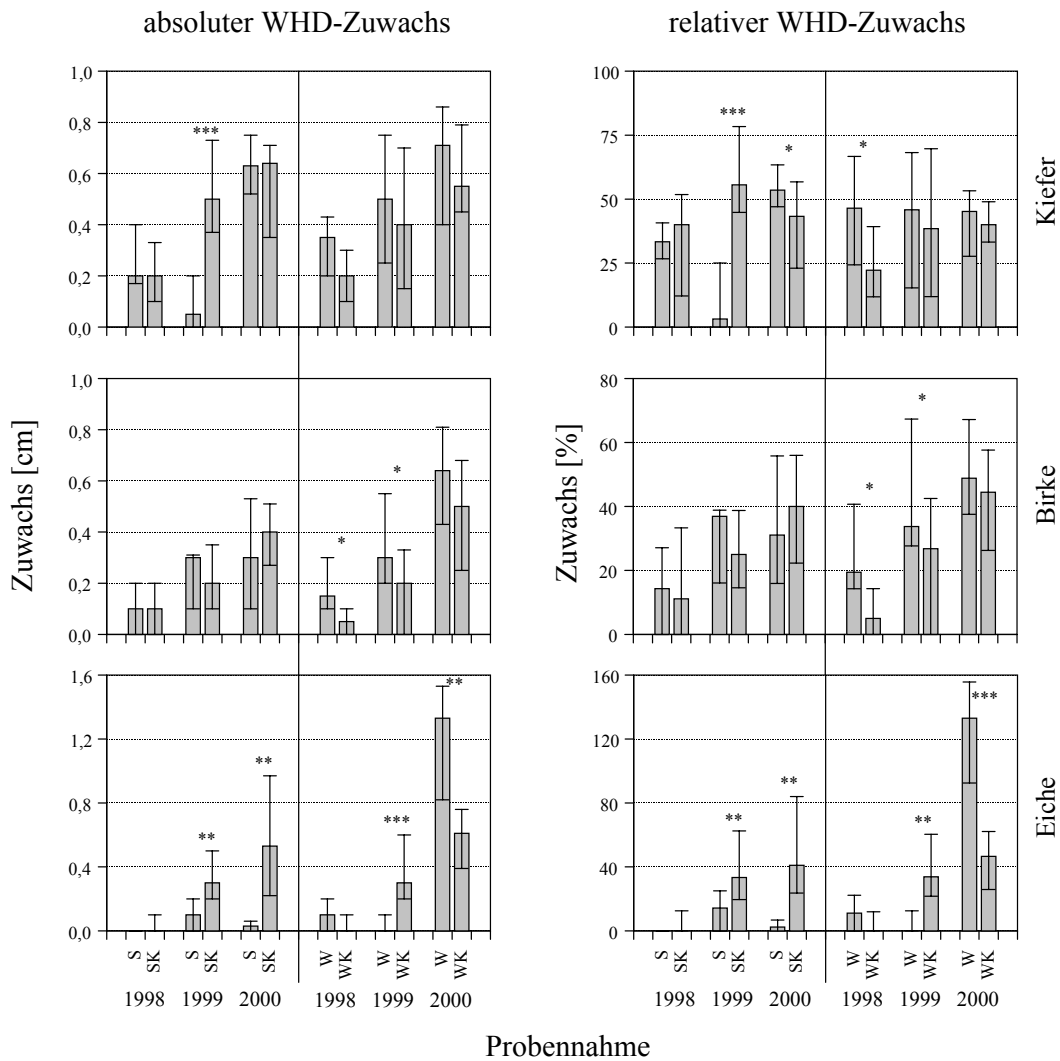
Abb. 3.3-8: Blattaustrieb (Frühjahrsbonitur) und Blattverfärbung (Herbstbonitur) von Eichen auf Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S), Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (W), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK).



Probennahme

	absoluter Zuwachs						relativer Zuwachs								
	Sandboden =>			Waldboden =>			Sandboden =>			Waldboden =>					
	Sandb. mit K.			Waldb. mit K.			Sandb. mit K.			Waldb. mit K.					
	98	99	00	98	99	00	98	99	00	98	99	00	98	99	00
Kiefer															
Birke															
Eiche	↑↑↑	↑↑	↑↑				↑↑↑	↑	↑↑						

Abb. 3.3-9: Absoluter und relativer Höhenzuwachs von Kiefern, Birken und Eichen auf den Substratvarianten Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S), Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (W), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). ■ = Abnahme, ▒ = Zunahme von der Variante ohne zur Variante mit Kot; ↓, ↑ = signifikanter, ↓↓, ↑↑ = sehr signifikanter, ↓↓↓, ↑↑↑ = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten.



	absoluter Zuwachs						relativer Zuwachs					
	Sandboden => Sandb. mit K.			Waldboden => Waldb. mit K.			Sandboden => Sandb. mit K.			Waldboden => Waldb. mit K.		
	98	99	00	98	99	00	98	99	00	98	99	00
Kiefer		↑↑↑↑						↑↑↑↑	↓		↓	
Birke				↓	↓					↓	↓	
Eiche		↑↑	↑↑		↑↑↑↑	↓↓		↑↑	↑↑		↑↑↑	↓↓↓

Abb. 3.3-10: Absoluter und relativer Wurzelhalsdurchmesser-Zuwachs von Kiefern, Birken und Eichen auf den Substratvarianten Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (S), Sandboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem unbefressenen Kiefernbestand (W), Waldboden mit einer Auflage aus Humus aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). ■ = Abnahme, □ = Zunahme von der Variante ohne zur Variante mit Kot; ↓, ↑ = signifikanter, ↓↓, ↑↑ = sehr signifikanter, ↓↓↓, ↑↑↑ = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten.

3.3.5 Blatt- bzw. Nadelinhaltsstoffe

3.3.5.1 lösliche Kohlenhydrate

Die durchschnittlichen Gesamtzuckergehalte (Summe aus Glucosegehalt, Fructosegehalt und zwei Hexoseäquivalenten je nmol Saccharosegehalt) (Abb. 3.3-11) lagen in den Kiefernadeln zwischen 200 und 480, in Birken- und Eichenblättern zwischen 300 und 490 nmol/mg TGW. Der Gesamtzuckergehalt nahm in den Mainadeln der Kiefer auf den Sandbodenvarianten durchgehend und auf den Waldbodenvarianten mit Ausnahme der Proben aus August 2000 von der Variante ohne zu der mit Kot hin zu, während er sich in den Altnadeln der Kiefer mit Ausnahme der Probennahme 08/99 gegenläufig zu dem in den Mainadeln verhielt. In den Blättern der Birke fanden sich auf den Substratvarianten mit Kot überwiegend niedrigere Gesamtzuckergehalte als auf denen ohne Kot. Während in den Blättern der Eiche auf den Sandvarianten die Zugabe von Kot zu einer Steigerung des Gesamtzuckergehaltes führte, zeigte sich auf den Waldbodenvarianten ein uneinheitliches Bild.

Die durchschnittlichen Monosaccharidgehalte (Abb. 3.3-12) lagen in den Mainadeln der Kiefer zwischen 30 und 110, in den entsprechenden Altnadeln zwischen 60 und 160 nmol/mg TGW. Birkenblätter wiesen Monosaccharidgehalte zwischen 20 und 120 und Eichenblätter zwischen 40 und 140 nmol/mg TGW auf. Sowohl in den Mai- als auch in den Altnadeln der Kiefer lagen die Monosaccharidgehalte auf den jeweiligen Substratvarianten mit Kot fast durchgängig über denen auf den Substratvarianten ohne Kot. In den Mainadeln war eine Zunahme des Monosaccharidgehaltes mit dem Alter der Pflanze festzustellen. Die Monosaccharidgehalte in den Blättern der Birke weisen starke Schwankungen über die Zeit auf. Auf den Sandbodenvarianten führte die Kotzugabe stets, auf den Waldbodenvarianten an vier der sechs Probennahmeterminen zu einer Verminderung des Monosaccharidgehaltes in den Blättern. Der Monosaccharidgehalt in Blättern der Eiche wurde weder auf den Sand- noch auf den Waldbodenvarianten gerichtet durch die Zugabe von Kot beeinflusst.

Die durchschnittliche Saccharosekonzentration (Abb. 3.3-13) betrug in Nadeln der Kiefer 90 bis 150, in Blättern der Birke 120 bis 210 und in Blättern der Eiche 100 bis 180 nmol/mg TGW. In den Altnadeln der Kiefer war der Saccharosegehalt auf den Substratvarianten mit Kot gegenüber auf denen ohne Kot erniedrigt, während in den Mainadeln der Kiefer über fast alle Probennahmeterminen hinweg eine Erhöhung beobachtet wurde. Der Saccharosegehalt in Blättern der Birke wurde weder auf den Sand- noch auf den Waldbodenvarianten gerichtet durch die Zugabe von Kot beeinflusst. In Blättern der Eiche führte die Zugabe von Kot auf den Sandvarianten durchgängig zu einer Erhöhung, auf den Waldbodenvarianten fast ebenso durchgängig zu einer Verminderung des Saccharosegehaltes.

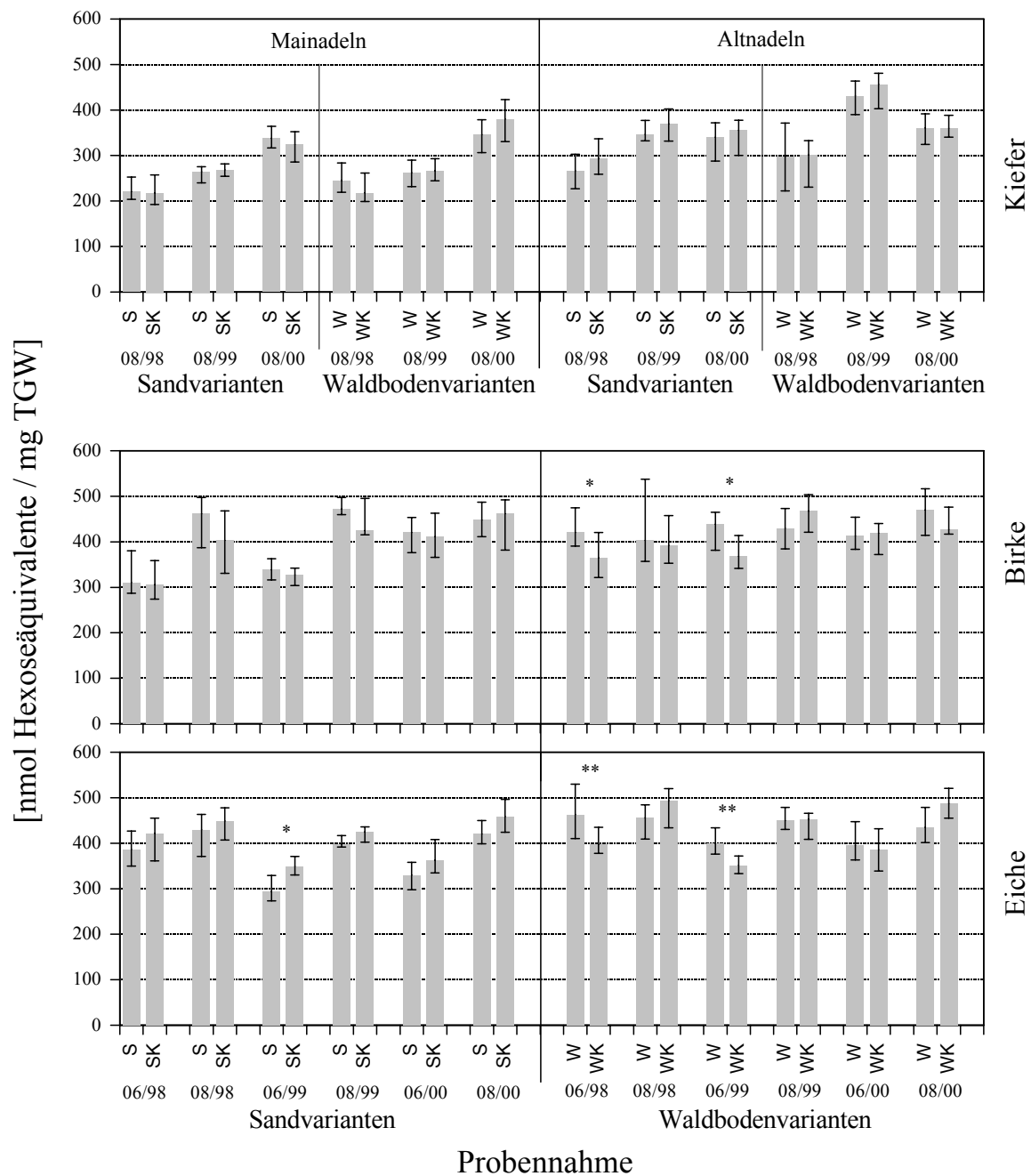


Abb. 3.3-11: Median, unteres und oberes Quartil des Gehaltes an löslichen Kohlenhydraten in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

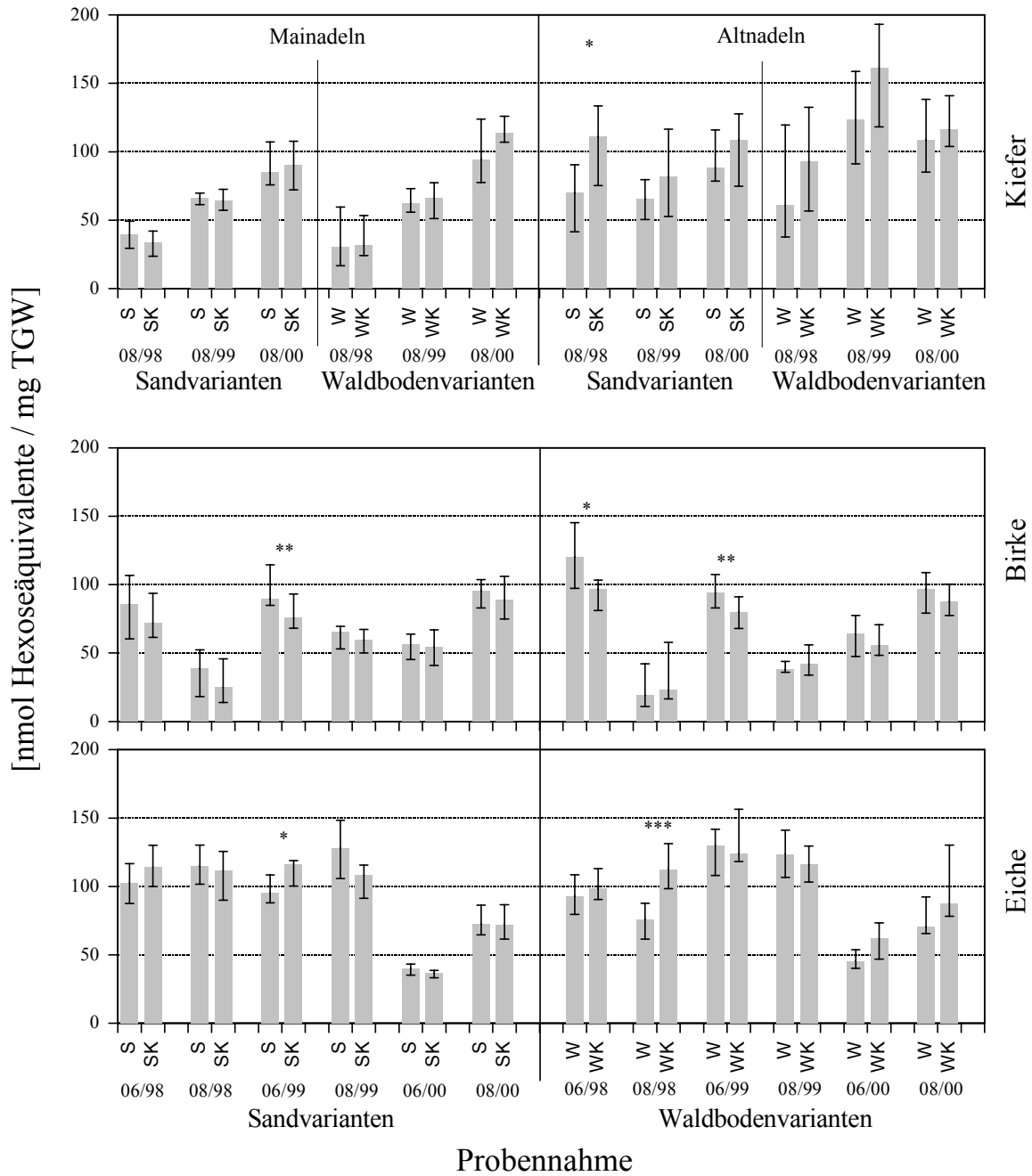


Abb. 3.3-12: Median, unteres und oberes Quartil des Monosaccharidgehaltes in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

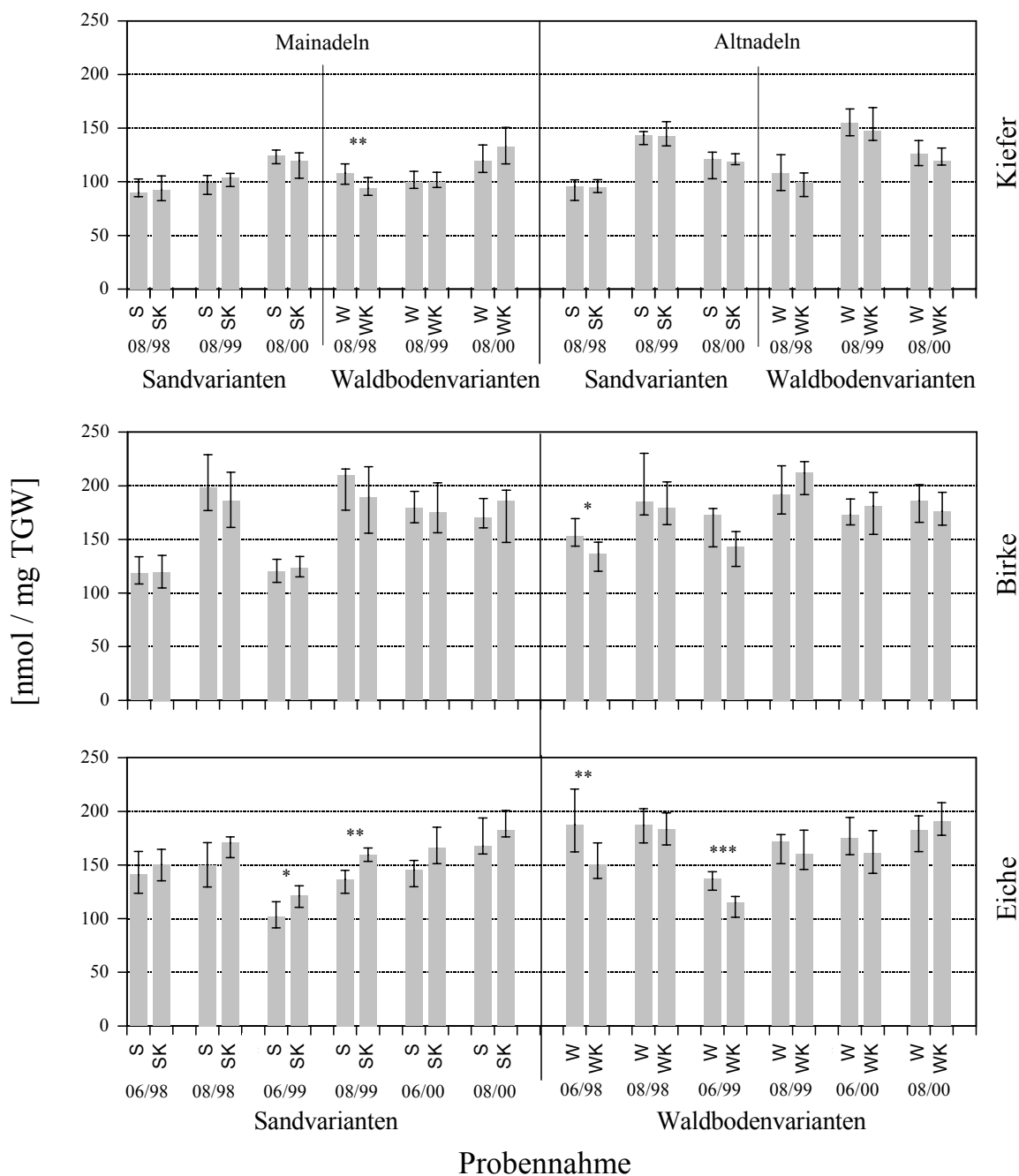


Abb. 3.3-13: Median, unteres und oberes Quartil des Saccharosegehaltes in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

3.3.5.2 Stärke

Der Stärkegehalt (Abb. 3.3-14) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 135 und 275, in Altnadeln der Kiefer zwischen 125 und 180, in Blättern der Birke zwischen 135 und 435 und in Blättern der Eiche zwischen 110 und 300 nmol Glucoseäquivalenten / mg TGW. Die Änderung des Stärkegehaltes von der Substratvariante ohne zu der mit Kot verlief in Nadeln der Kiefer und Blättern der Birke mit wenigen Ausnahmen (3. Probennahme Mainadeln, 3. und 6. Probennahme Birke) auf den Sandvarianten gegenläufig zu denen auf den Waldbodenvarianten, in Blättern der Eiche war ihr Verlauf (mit Ausnahme der 1. und 6. Probennahme) gleichgerichtet.

3.3.5.3 Chlorophyll

Der Chlorophyllgehalt (Abb. 3.3-15) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 1,45 und 2,45, in Altnadeln der Kiefer zwischen 2,15 und 3,55, in Blättern der Birke zwischen 2,40 und 5,15 und in Blättern der Eiche zwischen 1,90 und 5,85 nmol/mg TGW. In Nadeln der Kiefer und Blättern der Eiche führte die Zugabe von Insektenkot auf den Sandvarianten zu einer Erhöhung und auf den Waldbodenvarianten zu einer Absenkung des Chlorophyllgehaltes. In Blättern der Birke war der Chlorophyllgehalt sowohl auf den Sand- als auch auf den Waldbodenvarianten mit Kot niedriger als auf denen ohne Kot.

3.3.5.4 proteingebundene Aminosäuren

Die Konzentration proteingebundener Aminosäuren (Abb. 3.3-16) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 255 und 455, in Altnadeln der Kiefer zwischen 260 und 530, in Blättern der Birke zwischen 345 und 1025 und in Blättern der Eiche zwischen 395 und 895 nmol / mg TGW. In den Nadeln der Kiefer führte die Zugabe von Insektenkot sowohl auf Sand- als auch auf Waldboden tendenziell zu einer Erhöhung der Konzentration proteingebundener Aminosäuren. In Blättern der Birke und Eiche gilt dieses nur für die Sandvarianten. Auf den Waldbodenvarianten hingegen führte die Kotzugabe zu einer Reduktion der Konzentration proteingebundener Aminosäuren.

Die relativen Anteile der einzelnen Aminosäuren an ihrer Gesamtsumme weisen zum Teil erhebliche Schwankungen auf. In Mainadeln der Kiefer (Abb. 3.3-17 und 3.3-18) war der relative Anteil der Glutaminsäure auf der Sandvariante mit Kot höher und die von Glycin und Prolin niedriger als auf der ohne Kot. Auf der Waldbodenvariante mit Kot waren die relativen Anteile von Alanin, Prolin und Histidin gegenüber der Waldbodenvariante ohne Kot erhöht und die der Asparagin- und Glutaminsäure erniedrigt. Die Werte der übrigen untersuchten proteingebundenen Aminosäuren verhielten sich indifferent. In Altnadeln der Kiefer (Abb. 3.3-17 und 3.3-18) waren die relativen Anteile von Glutaminsäure und Alanin auf der Sandvariante mit Kot höher und die von Glycin und Histidin niedriger als auf der ohne Kot. Auf der Waldbodenvariante mit Kot waren die relativen Anteile von Asparaginsäure, Glutaminsäure, Valin und Histidin gegenüber der Waldbodenvariante ohne Kot erhöht und die von Glycin und Tyrosin erniedrigt. Die Werte der übrigen untersuchten proteingebundenen Aminosäuren verhielten sich indifferent. In Blättern der Birke (Abb. 3.3-19 und 3.3-20) waren die relativen Anteile von Asparaginsäure und Arginin auf der Sandvariante mit Kot höher und der von Tyrosin niedriger als auf der ohne Kot. Auf der Waldbodenvariante mit Kot waren die relativen Anteile von Glutaminsäure, Serin, Threonin und Phenylalanin gegenüber der Waldbodenvariante ohne Kot erhöht und der von Tyrosin erniedrigt. Die Werte der übrigen untersuchten proteingebundenen Aminosäuren verhielten sich indifferent. In Blättern der Eiche (Abb. 3.3-21 und 3.3-22) waren die relativen Anteile von Phenylalanin und Tyrosin auf der Sandvariante mit Kot höher und der von Prolin niedriger als auf der ohne Kot. Die Werte der übrigen untersuchten proteingebundenen Aminosäuren verhielten sich indifferent. Auf den Waldbodenvarianten führte die Zugabe von Insektenkot nicht zu einer deutlichen Änderung der Anteile der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren.

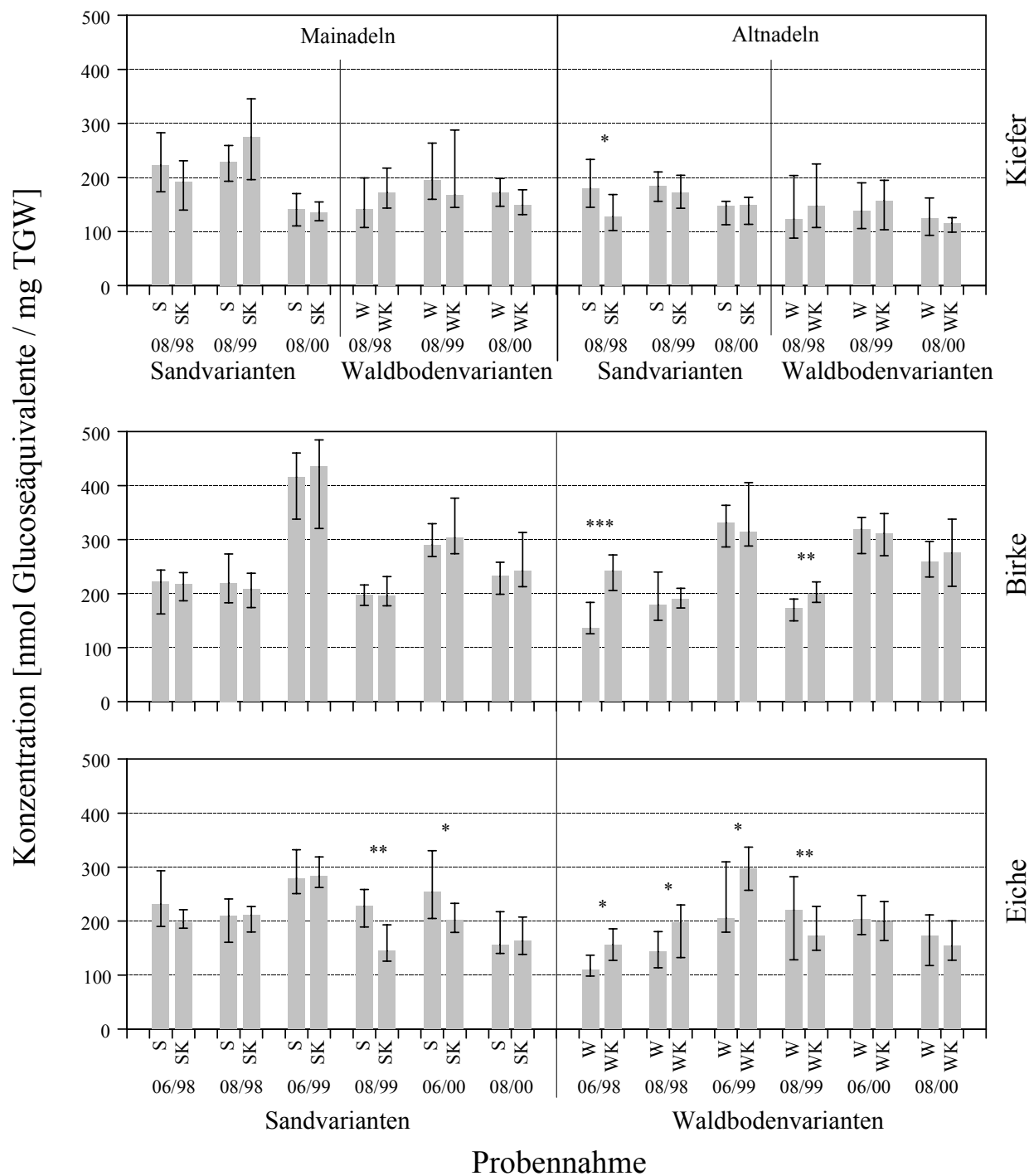


Abb. 3.3-14: Median, unteres und oberes Quartil des Stärkegehaltes in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

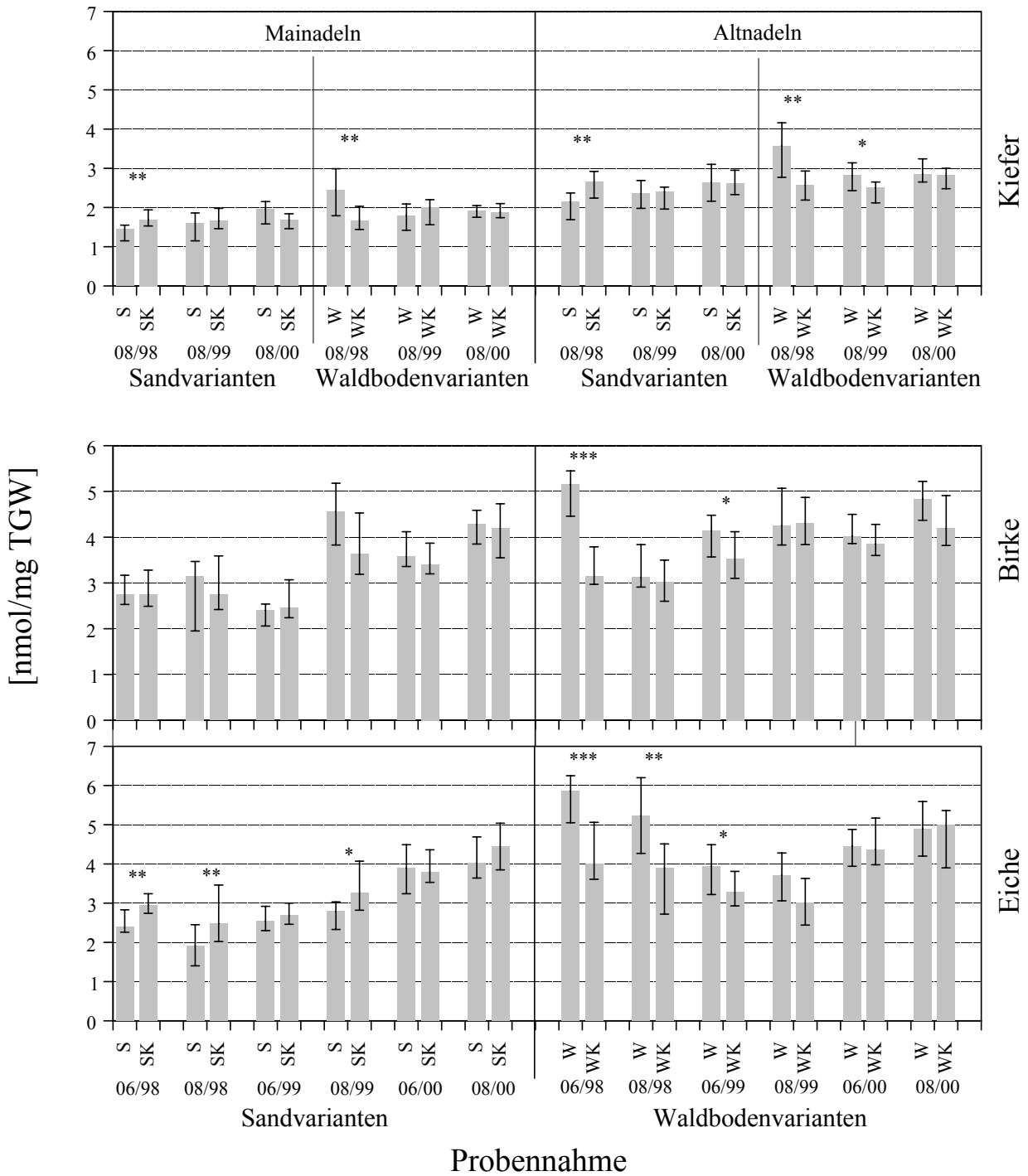


Abb. 3.3-15: Median, unteres und oberes Quartil der Chlorophyllkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

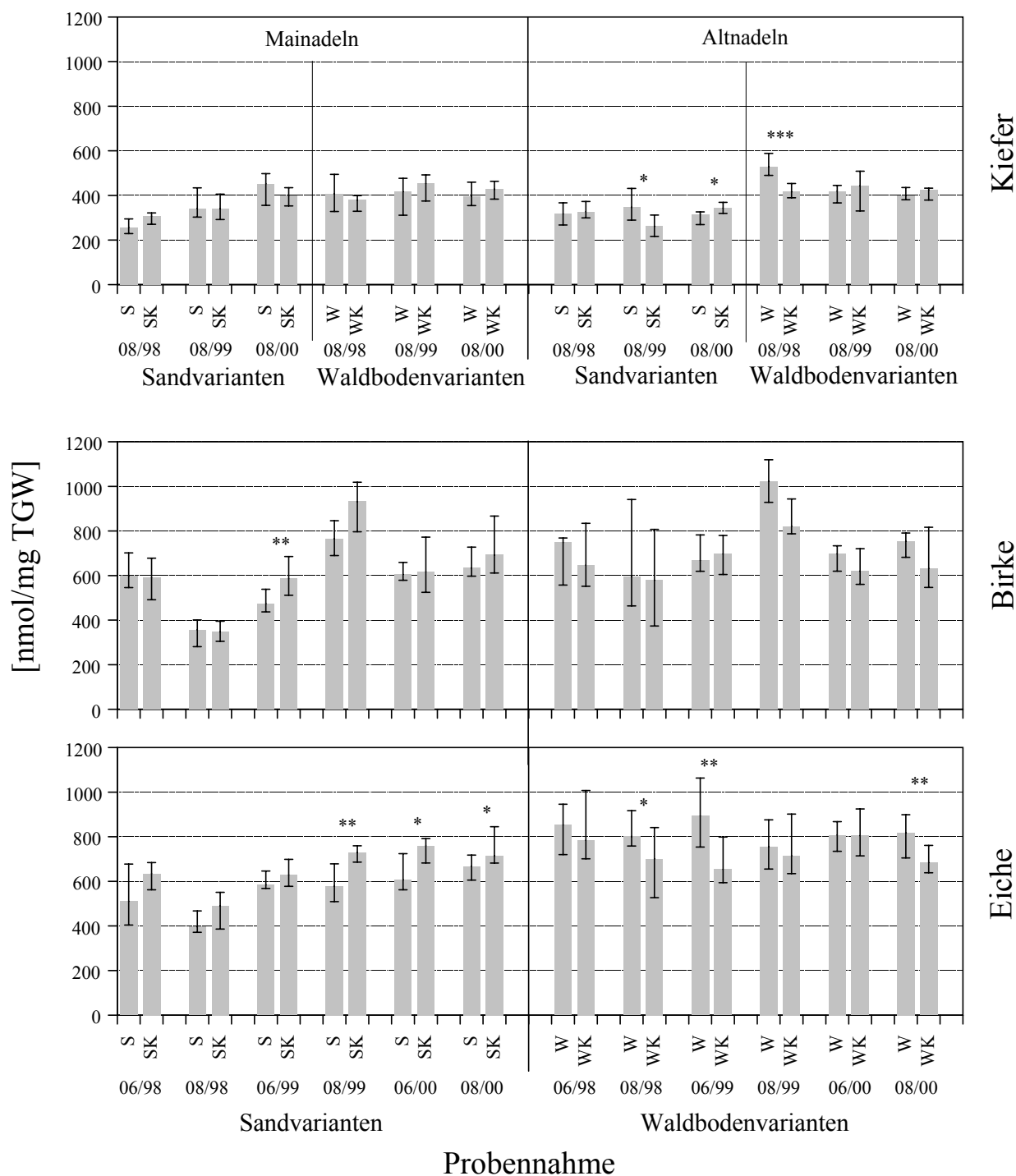


Abb. 3.3-16: Median, unteres und oberes Quartil der Konzentration proteingebundener Aminosäuren in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

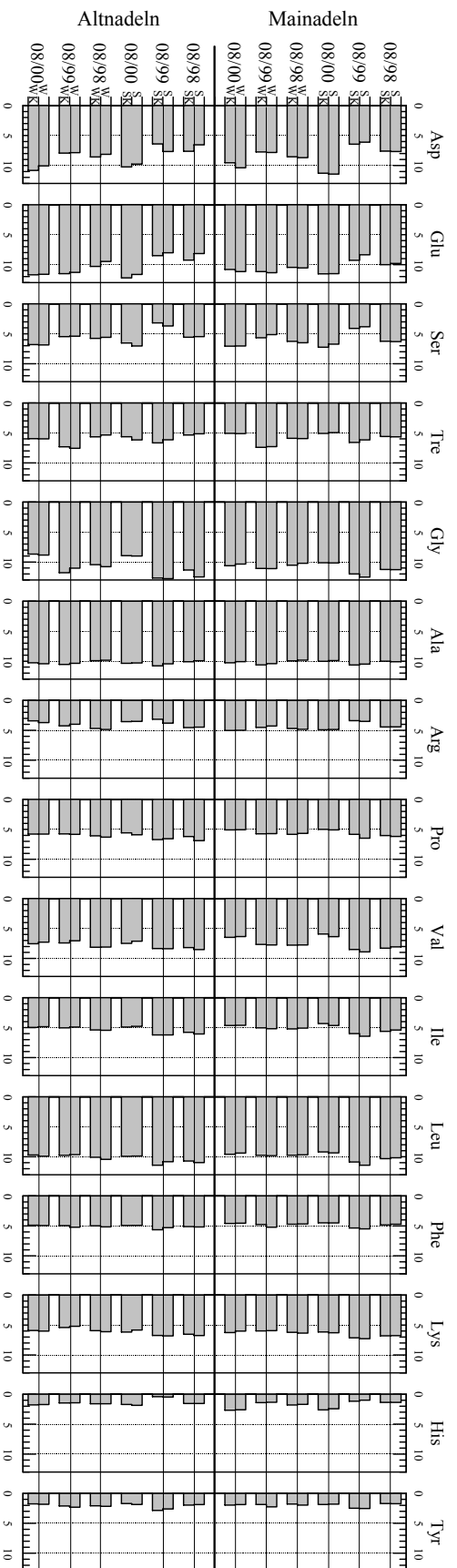


Abb. 3.3-17 (oben): Median des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Mai- und Altnadeln von Kiefer auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kieferbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kieferbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kieferbestand nach Insektenkahlfraß (WK)

Abb. 3.3-18 (links): Tendenzielle Änderung des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Mai- und Altnadeln von Kiefer von der Substratvariante Sandboden zu Sandboden mit Humusmaterial aus einem Kieferbestand nach Insektenkahlfraß sowie von der Substratvariante Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kieferbestand zu Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kieferbestand nach Insektenkahlfraß

	Sandboden =>				Waldboden =>			
	Sandboden mit Kot		Altnadeln		Mainadeln		Altnadeln	
	08/98	08/99	08/98	08/99	08/98	08/99	08/98	08/99
Asp			↑↑↑	↑↑↑	↑↑↑	↑↑↑		↑
Glu	↑		↑↑↑	↑↑↑	↑↑↑	↑↑↑		
Ser			↑↑↑	↑	↑↑↑	↑↑↑		
Tre			↑		↑↑↑	↑↑↑		
Gly					↑↑	↑↑		↑
Ala	↓		↑↑	↑↑	↑↑	↑↑		↑
Arg					↓			
Pro	↓	↓	↓	↓	↓	↓		
Val	↑	↑	↓	↓	↓	↓		
Ile	↑↑	↑↑	↓	↓	↓	↓		
Leu			↓		↓	↓		
Phe	↑				↑↑	↑↑		
Lys			↓	↓	↑↑↑	↑↑↑		
His			↑↑↑	↑↑↑	↑	↑		
Tyr								↑

Zunahme
Abnahme

↑↑↑↑ sehr signifikant, ↑↑↑ sehr signifikant, ↑↑ signifikant, ↑ signifikant, ↓ signifikant, ↓↓ sehr signifikant, ↓↓↓ höchst signifikant, ↓↓↓↓ höchst signifikant

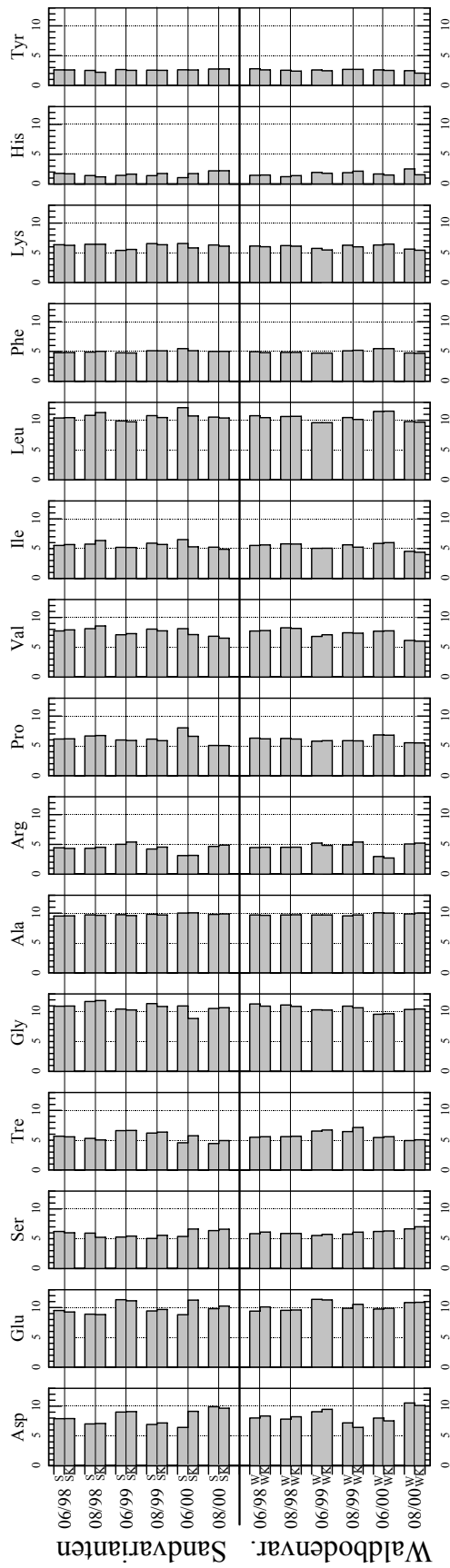
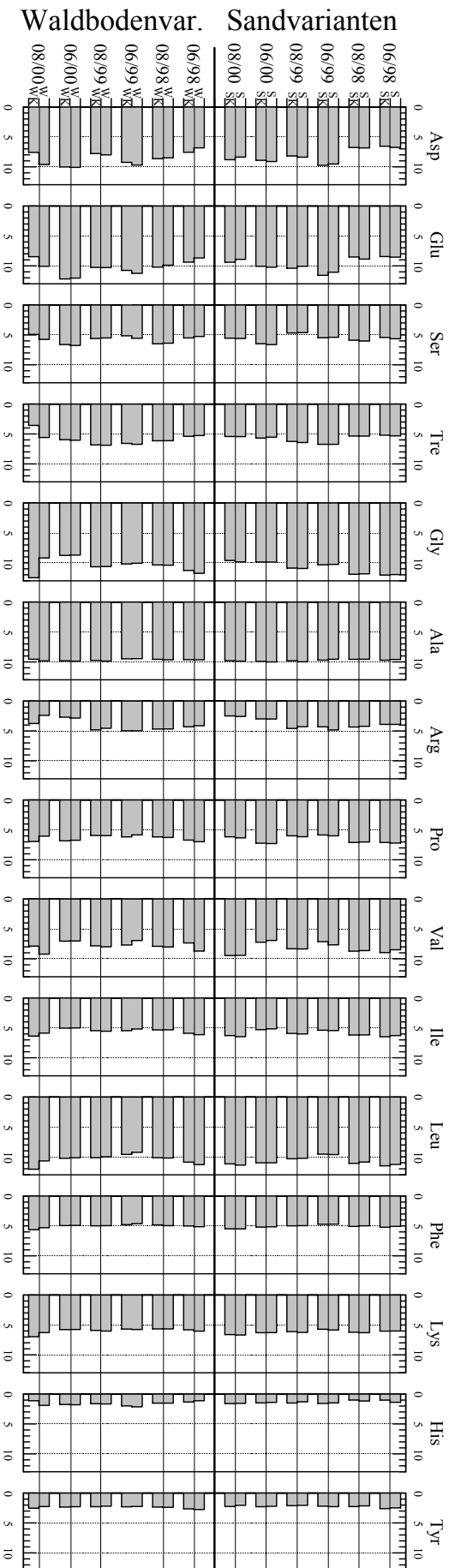


Abb. 3.3-19 (oben): Median des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Blättern von Birke auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldböden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldböden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK).

Abb. 3.3-20 (links): Tendenzielle Änderung des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Blättern von Birke von der Substratvariante Sandboden zu Sandboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß sowie von der Substratvariante Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand zu Waldböden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß.

	Sandboden =>				Waldboden =>			
	06/98	08/98	06/99	08/99	06/98	08/98	06/99	08/99
Asp	↓							
Glu	↓	↓	↓	↓	↑↑↑	↑		
Ser		↑			↑↑	↑↑	↑↑	↑↑
Tre		↓	↓	↓	↑↑↑	↑↑	↑↑	↑↑
Gly					↓			
Ala		↓			↑			
Arg			↑		↑			
Pro			↓		↓			
Val	↑	↑↑	↑↑	↑↑	↓	↓	↓	↓
Ile		↑↑↑	↑↑	↑↑	↓	↓	↓	↓
Leu		↑↑	↑↑	↑↑	↓	↓	↓	↓
Phe		↑↑	↑↑	↑↑	↓	↓	↓	↓
Lys			↑		↑↑	↑↑	↑↑	↑↑
His			↑↑		↓	↓	↓	↓
Tyr			↓	↓	↓	↓	↓	↓

↑ signifikant, ↑↑ sehr signifikant, ↑↑↑ höchst signifikant
 ↓ signifikant, ↓↓ sehr signifikant, ↓↓↓ höchst signifikant



	Sandboden =>				Waldboden =>			
	06/98	08/98	06/99	08/99	06/98	08/98	06/99	08/99
Asp								
Glu								
Ser								
Tre								
Gly								
Ala								
Arg								
Pro								
Val								
Ile								
Leu								
Phe								
Lys								
His								
Tyr								

Zunahme ↑ signifikant, ↑↑↑ sehr signifikant, ↑↑↑↑ höchst signifikant
 Abnahme ↓ signifikant, ↓↓ sehr signifikant, ↓↓↓ höchst signifikant

Abb. 3.3-21 (oben): Median des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Blättern von Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK).

Abb. 3.3-22 (links): Tendenzielle Änderung des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Blättern von Eiche von der Substratvariante Sandboden zu Sandboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß sowie von der Substratvariante Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand zu Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß.

3.3.5.5 Phenole

Der Gesamtphenolgehalt (Abb. 3.3-23) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 155 und 250, in Altnadeln der Kiefer zwischen 270 und 363, in Blättern der Birke zwischen 245 und 430 und in Blättern der Eiche zwischen 305 und 555 nmol Catechinäquivalente / mg TGW. Auf den Sandvarianten führte die Zugabe von Insektenkot zu einer Abnahme des Gesamtphenolgehaltes in Nadeln der Kiefer, auf Blätter der Birke und Eiche war hier keine einheitliche Tendenz zu erkennen. Auf den Waldbodenvarianten führte sie sowohl in Nadeln der Kiefer als auch in Blättern der Birke und Eiche zu einer Zunahme des Gesamtphenolgehaltes.

Der Proanthocyanidingehalt (Abb. 3.3-24) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 40 und 110, in Altnadeln der Kiefer zwischen 115 und 220, in Blättern der Birke zwischen 80 und 175 und in Blättern der Eiche zwischen 65 und 155 nmol Catechinäquivalente / mg TGW. Die Zugabe von Insektenkot führte in Mainadeln der Kiefer und Blättern der Birke auf den Sand- und Waldbodenvarianten sowie in Blättern der Eiche auf den Sandvarianten zu einer Erhöhung des Proanthocyanidingehaltes. In Altnadeln der Kiefer führte sie sowohl auf den Sand- als auch auf den Waldbodenvarianten zu seiner Verringerung. In Eichenblättern auf den Waldbodenvarianten führte die Kotzugabe im Juni eines jeden Probenjahres zu einer Erhöhung und im August jeweils zu einer Erniedrigung des Proanthocyanidingehaltes.

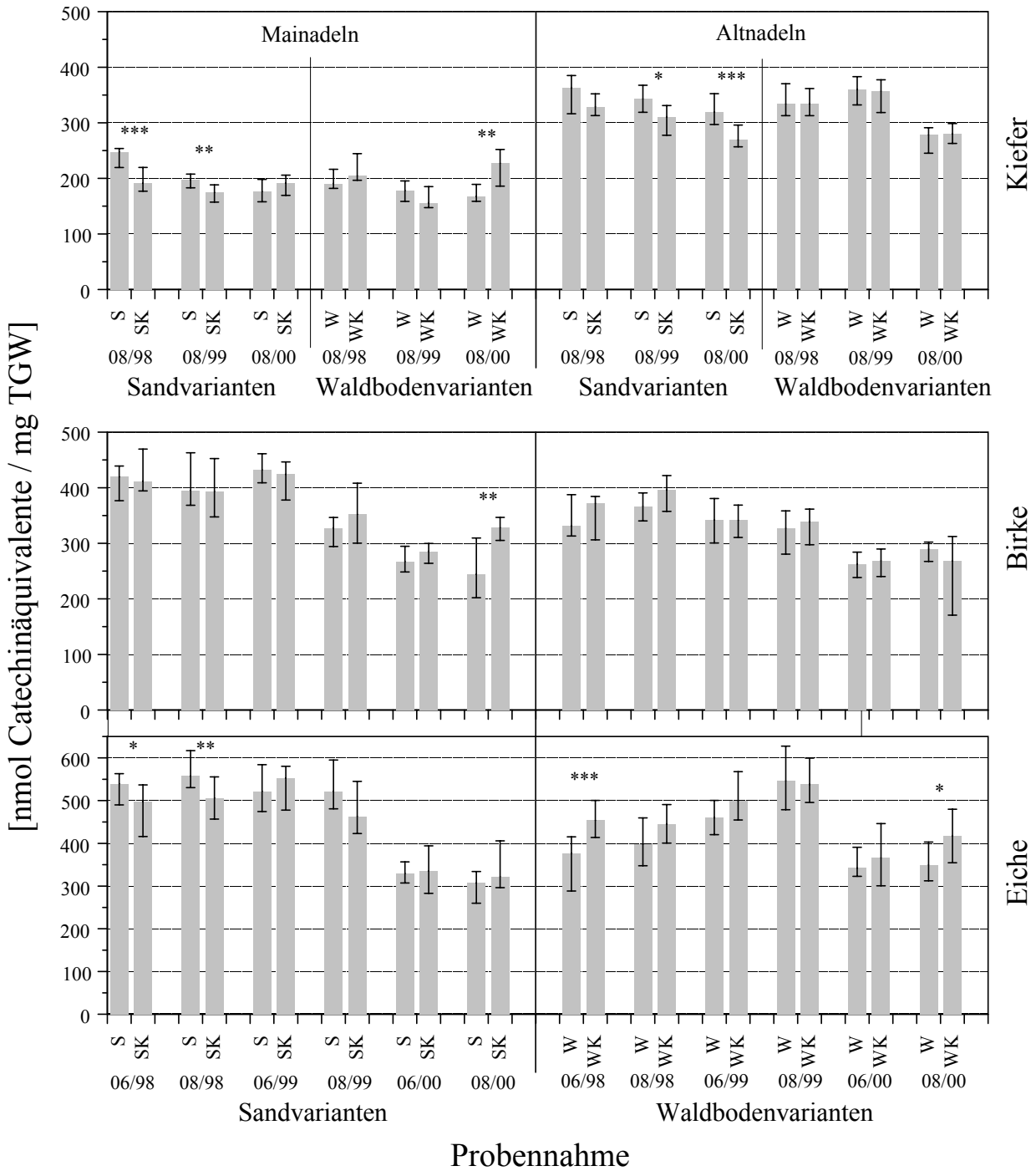


Abb. 3.3-23: Median, unteres und oberes Quartil der Gesamtphenolkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

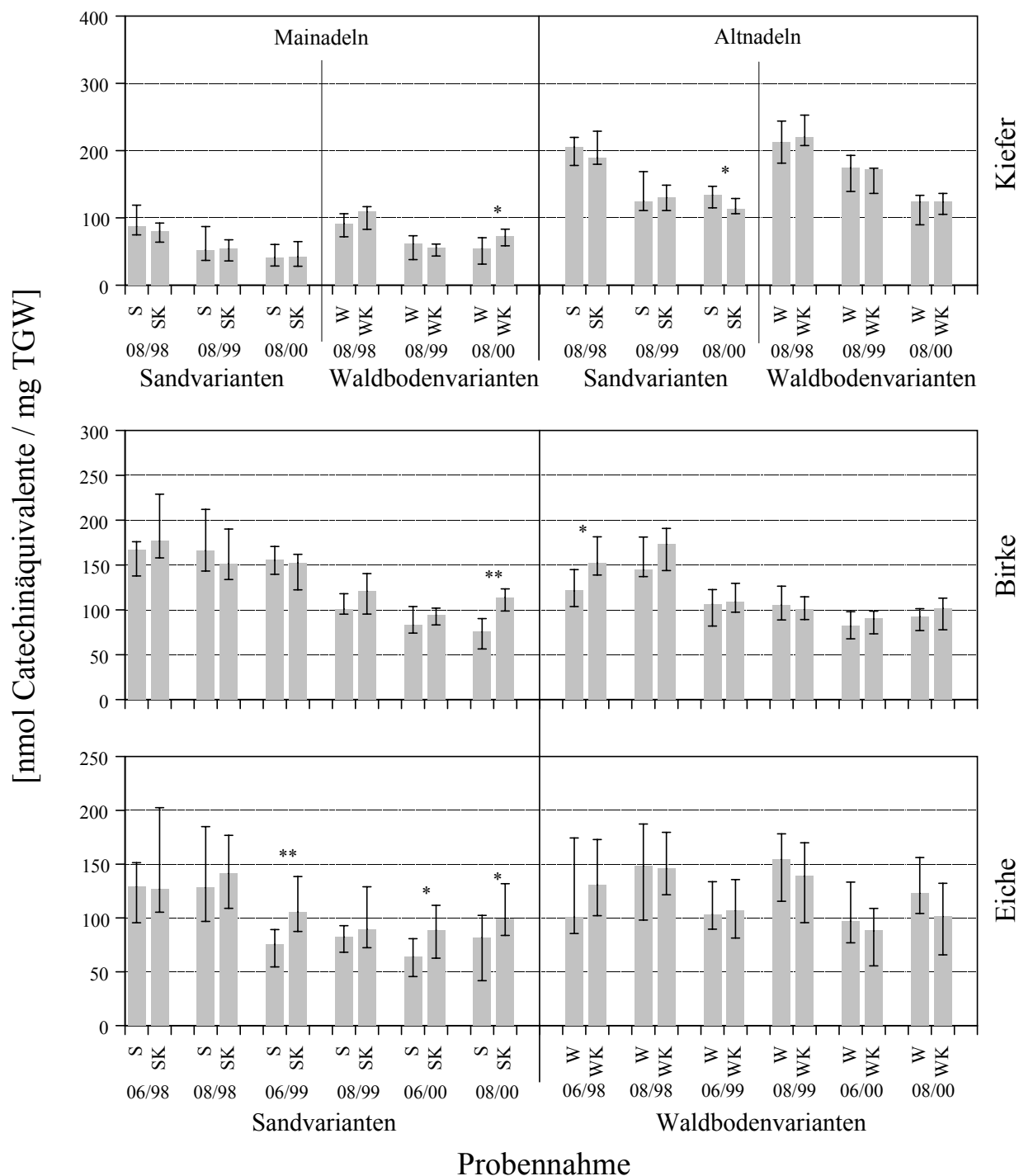


Abb. 3.3-24: Median, unteres und oberes Quartil der Proanthocyanidinkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

3.3.5.6 Nahrungswertindices

Das Verhältnis der Summe der löslichen Kohlenhydrate zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.3-25) betrug in Mainadeln der Kiefer zwischen 1,0 und 1,9, in Altnadeln der Kiefer zwischen 0,8 und 1,4, in Blättern der Birke zwischen 0,7 und 1,8 und in Blättern der Eiche zwischen 0,5 und 1,2 nmol/mg TGW. Während es in den Mainadeln der Kiefer mit steigendem Baumalter kontinuierlich zunahm, zeigte sich in den Altnadeln eine deutliche Zunahme zu Versuchsbeginn und ein anschließendes Verbleiben auf relativ hohem Niveau. Auf den Sandvarianten führte die Zugabe von Kot in den Mai- und Altnadeln der Kiefer fast durchgängig zu einer Erhöhung des Verhältnisses, während sich auf den Waldbodenvarianten ein uneinheitliches Bild ergab. Dort führte die Kotzugabe in den Mainadeln der Kiefer tendenziell zu einer Verringerung, in den Altnadeln der Kiefer tendenziell zu einer Erhöhung des Verhältnisses. In Blättern der Birke zeigte sich auf allen-Substratvarianten ein nahezu durchgängiger Anstieg des Verhältnisses mit dem Pflanzenalter. Es wurde weder auf den Sand- noch auf den Waldbodenvarianten durch die Kotzugabe gerichtet beeinflusst. In Blättern der Eiche wies das Verhältnis auf allen Substratvarianten im zweiten Versuchsjahr ein Minimum auf. Während die Kotzugabe auf den Sandbodenvarianten keinen gerichteten Effekt hatte, führte sie auf den Waldbodenvarianten zu einer Absenkung des Verhältnisses.

Das Verhältnis der Summe der löslichen Kohlenhydrate zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.3-26) betrug in Mainadeln der Kiefer zwischen 2,5 und 8,0, in Altnadeln der Kiefer zwischen 1,5 und 3,0, in Blättern der Birke zwischen 2,0 und 5,5 und in Blättern der Eiche zwischen 2,5 und 5,0 nmol/mg TGW. Die Verläufe des Verhältnisses waren in den Nadeln der Kiefer und den Blättern der Birke parallel zu dem Verhältnis der Summe der löslichen Kohlenhydrate zur Gesamtphenolkonzentration, in den Blättern der Eiche war keine Abhängigkeit des Verhältnisses vom Alter der Pflanze erkennbar. In den Nadeln der Kiefer führte die Zugabe von Kot auf den Sandvarianten zu einer Erhöhung des Verhältnisses, während auf den Waldbodenvarianten keine gerichtete Veränderung auftrat. In den Blättern der Birke führte die Kotzugabe sowohl auf den Sand- als auch auf den Waldbodenvarianten durchgängig zu einer Verringerung des Verhältnisses, in den Blättern der Eiche hatte sie keinen gerichteten Einfluß.

Das Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.3-27) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 1,1 und 2,6, in Altnadeln der Kiefer zwischen 0,8 und 1,6, in Blättern der Birke zwischen 0,9 und 3,7 und in Blättern der Eiche zwischen 0,7 und 2,5. Die Zugabe von Insektenkot führte in Nadeln der Kiefer und Blättern der Eiche auf den Sandbodenvarianten zu einer Zunahme und auf den Waldbodenvarianten zu einer Abnahme des Konzentrationsverhältnisses. In Blättern der Birke führte sie sowohl auf den Waldboden- als auch (weniger deutlich) auf den Sandvarianten zu einer Abnahme des Konzentrationsverhältnisses.

Das Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.3-28) lag in Mainadeln der Kiefer zwischen 3,0 und 11,3, in Altnadeln der Kiefer zwischen 1,6 und 3,7, in Blättern der Birke zwischen 2,1 und 11,8 und in Blättern der Eiche zwischen 3,3 und 11,0. Die Zugabe von Insektenkot führte in Nadeln der Kiefer auf den Sandbodenvarianten zu einer Zunahme und auf den Waldbodenvarianten zu einer Abnahme des Konzentrationsverhältnisses. In Blättern der Birke führte sie auf beiden Substratvarianten zu einer Abnahme des Konzentrationsverhältnisses, während sie in Blättern der Eiche keine gerichtete Konzentrationsänderung des Verhältnisses auslöste.

Das Verhältnis der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.3-29) betrug in Mainadeln der Kiefer zwischen 2,0 und 4,1, in Altnadeln der Kiefer zwischen 1,2 und

2,6, in Blättern der Birke zwischen 1,9 und 5,1 und in Blättern der Eiche zwischen 1,8 und 3,9 nmol/mg TGW. In den Nadeln der Kiefer führte die Kotzugabe auf den Sandvarianten zu einer Zunahme des Verhältnisses, während sie auf den Waldbodenvarianten eher zu einer Abnahme führte. In den Blättern der Birke führte die Kotzugabe sowohl auf den Sand- als auch (durchgängig) zu einer Abnahme des Verhältnisses, während sie in den Blättern der Eiche auf den Sandvarianten durchgängig zu einer Zunahme und auf den Waldbodenvarianten nahezu ebenso durchgängig zu einer Abnahme des Verhältnisses führte.

Das Verhältnis der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.3-30) betrug in Mainadeln der Kiefer zwischen 6,0 und 13,5, in Altnadeln der Kiefer zwischen 3,0 und 6,0, in Blättern der Birke zwischen 4,5 und 17,0 und in Blättern der Eiche zwischen 7,0 und 14,5 nmol/mg TGW. In den Nadeln der Kiefer führte die Kotzugabe tendenziell auf den Sandvarianten zu einer Zunahme und auf den Waldbodenvarianten zu einer Abnahme des Verhältnisses. In den Blättern der Birke und weniger deutlich in denen der Eiche bewirkte sie sowohl auf den Sand- als auch auf den Waldbodenvarianten eine Abnahme des Verhältnisses.

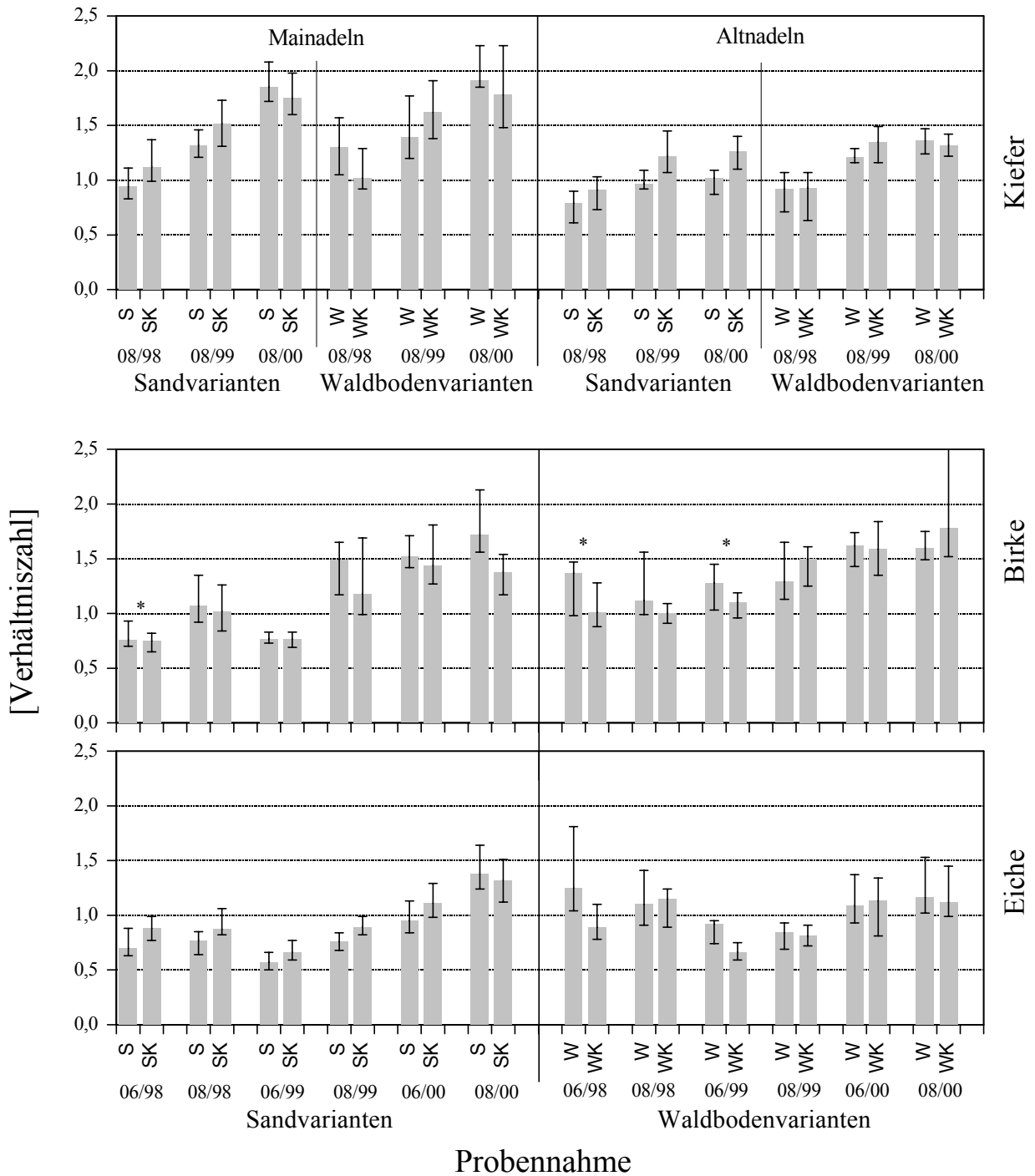


Abb. 3.3-25: Median, unteres und oberes Quartil des Verhältnisses der Summe löslicher Kohlenhydrate zur Gesamtphenolkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

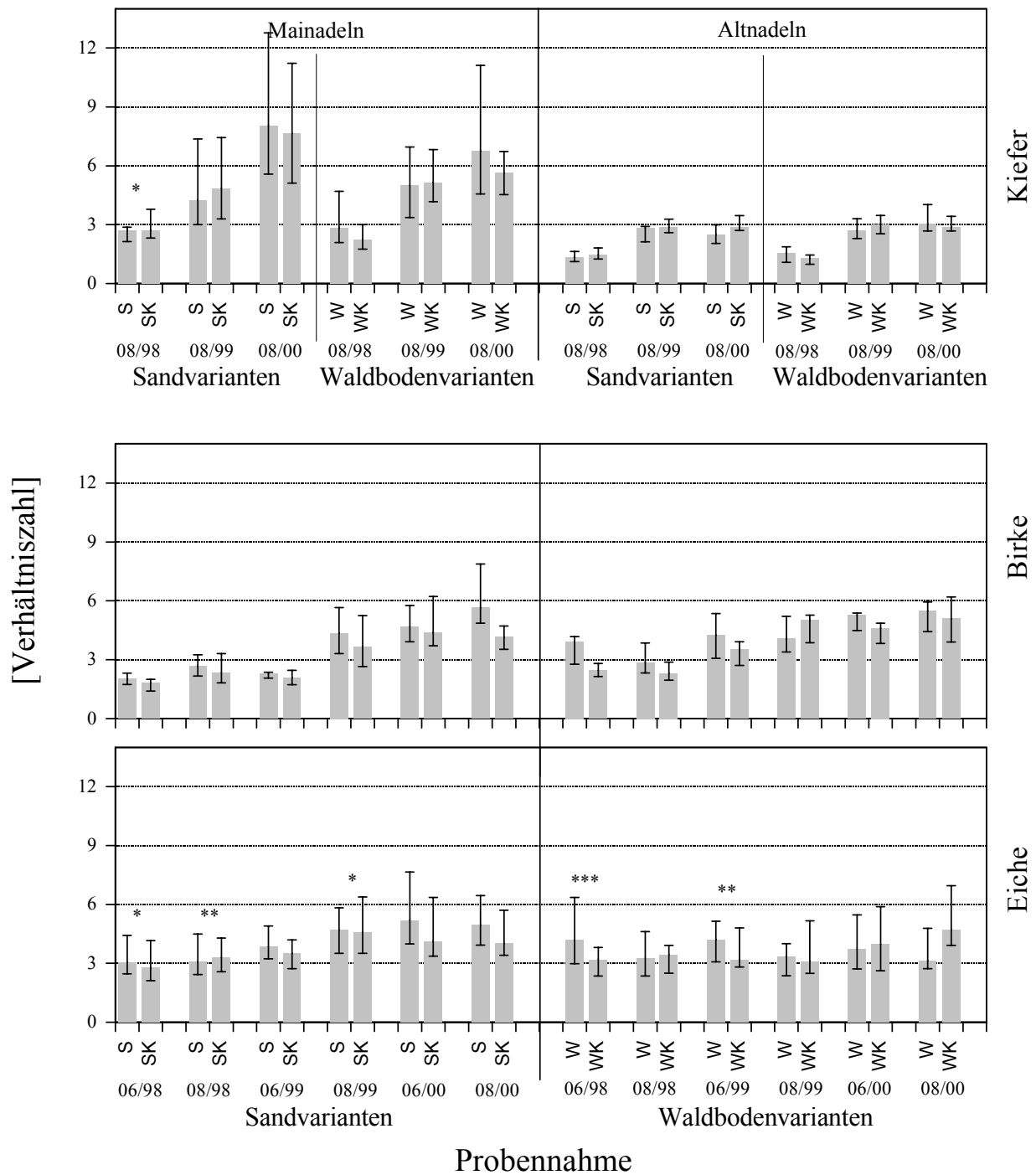


Abb. 3.3-26: Median, unteres und oberes Quartil des Verhältnisses der Summe löslicher Kohlenhydrate zur Proanthocyanidinkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

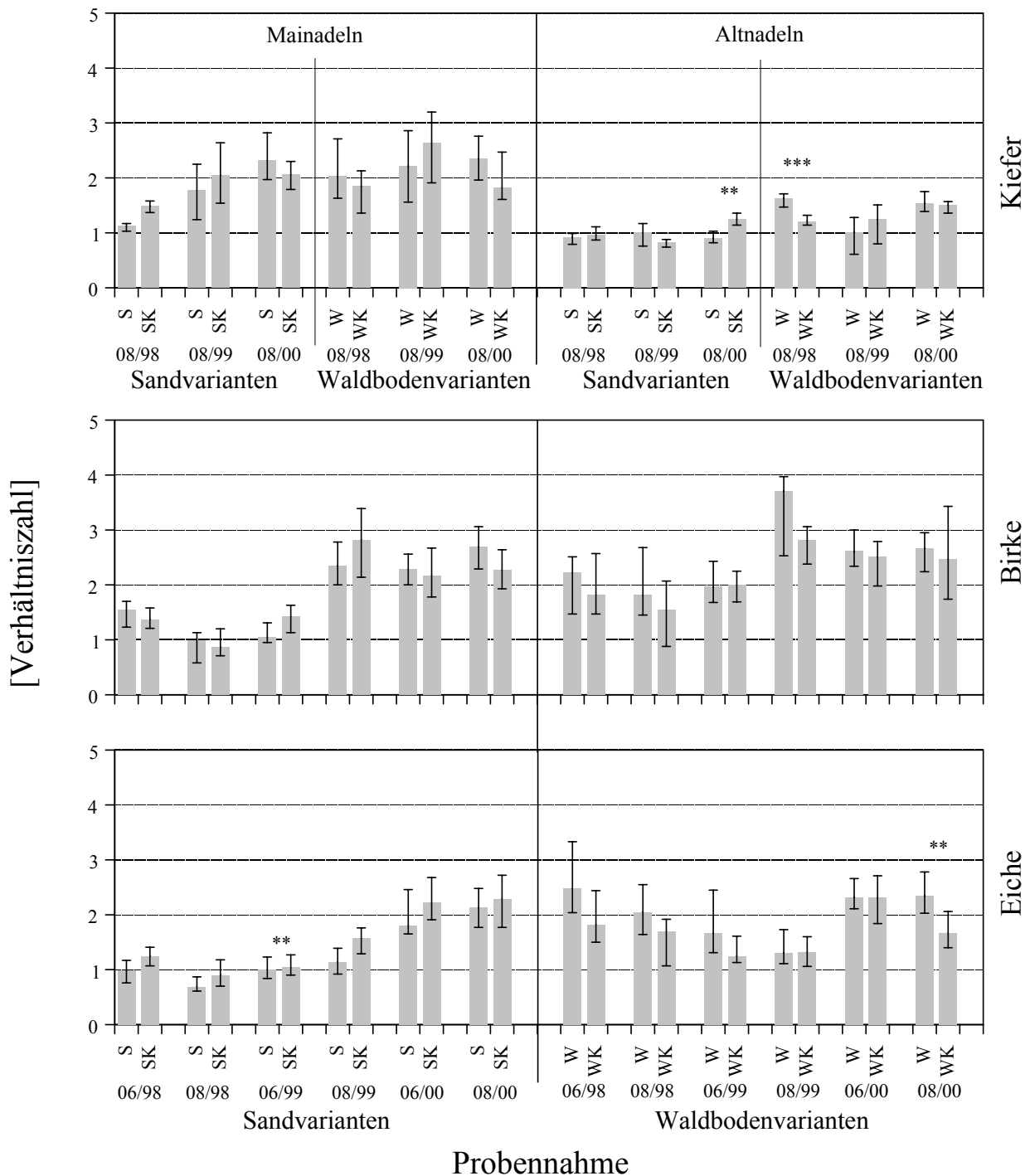


Abb. 3.3-27: Median, unteres und oberes Quartil des Verhältnisses der Summe proteingebundener Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

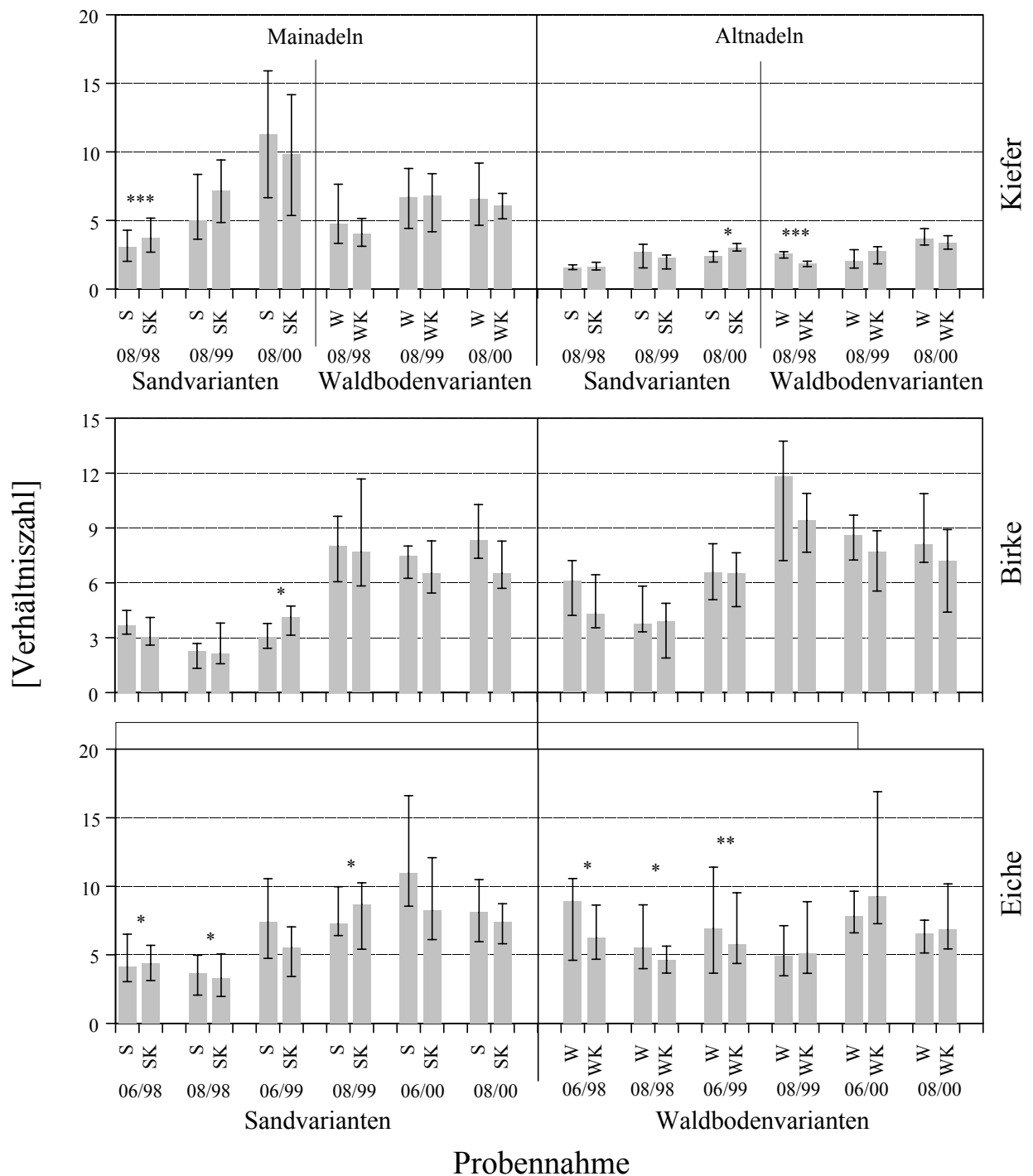


Abb. 3.3-28: Median, unteres und oberes Quartil des Verhältnisses der Summe proteingebundener Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

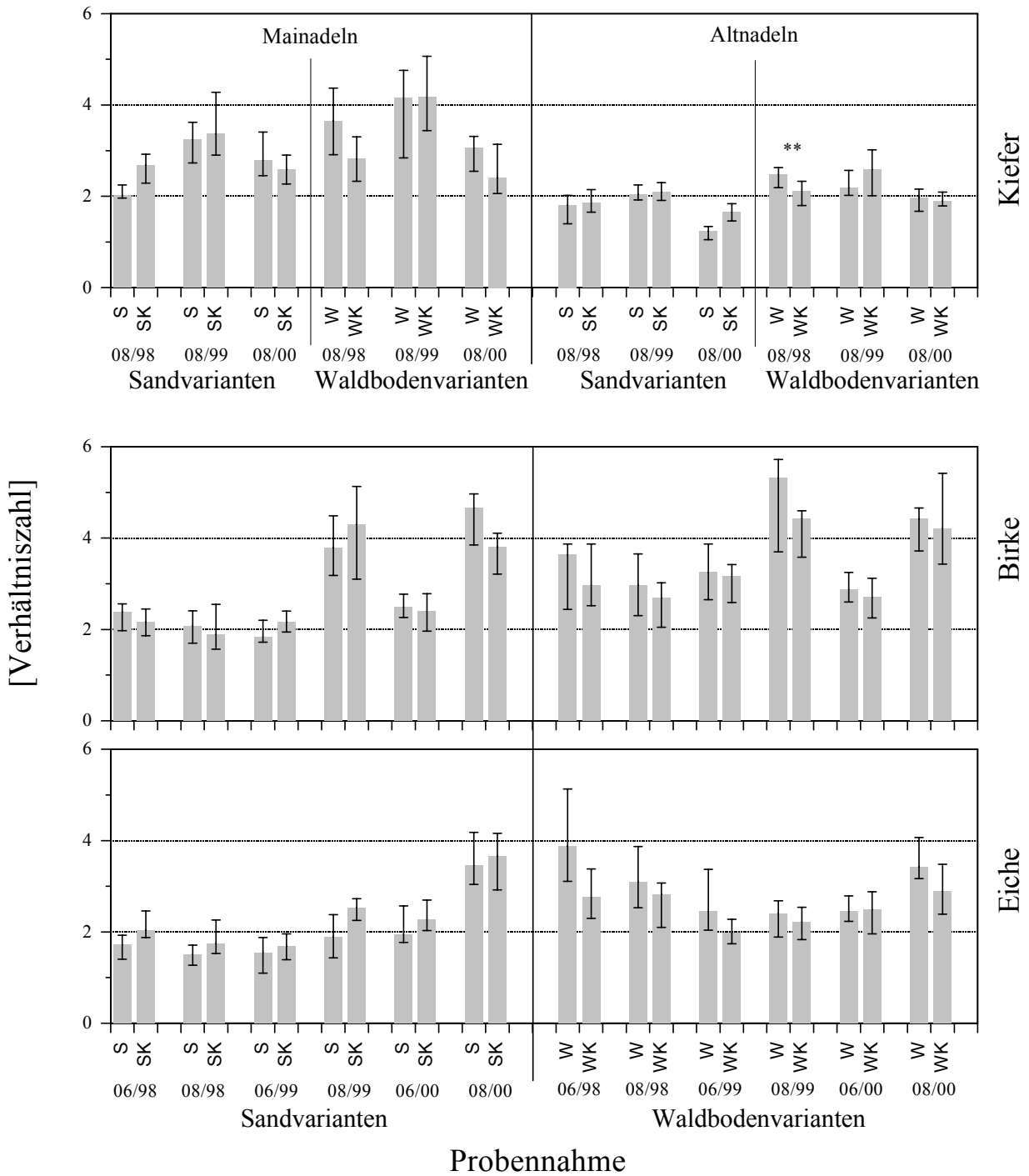


Abb. 3.3-29: Median, unteres und oberes Quartil des Verhältnisses der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

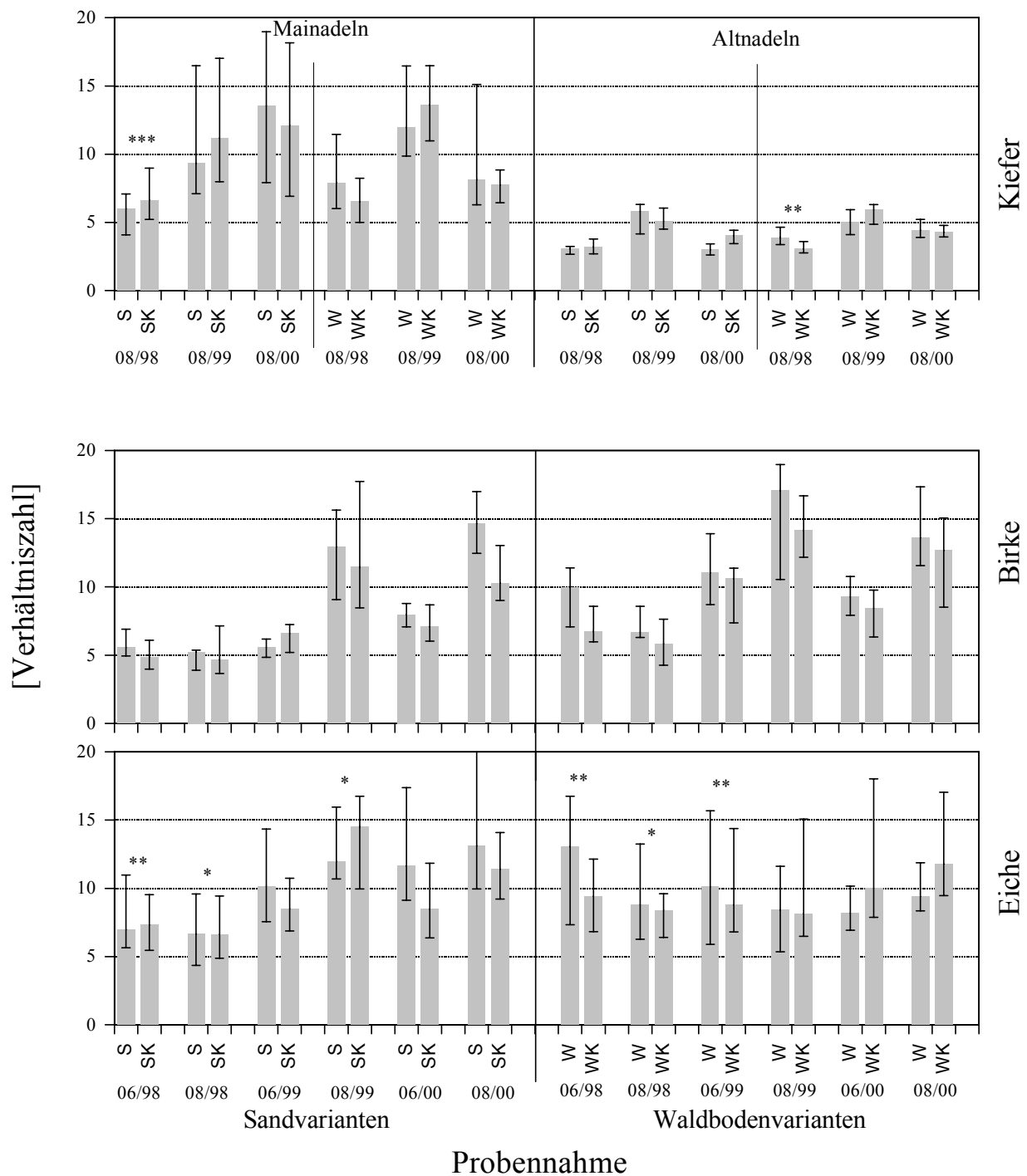


Abb. 3.3-30: Median, unteres und oberes Quartil des Verhältnisses der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche auf den Substratvarianten Sand (S), Sand mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (SK), Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenem Kiefernbestand (W) und Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß (WK). (* = signifikanter, ** = sehr signifikanter, *** = höchst signifikanter Unterschied zwischen den beiden Varianten).

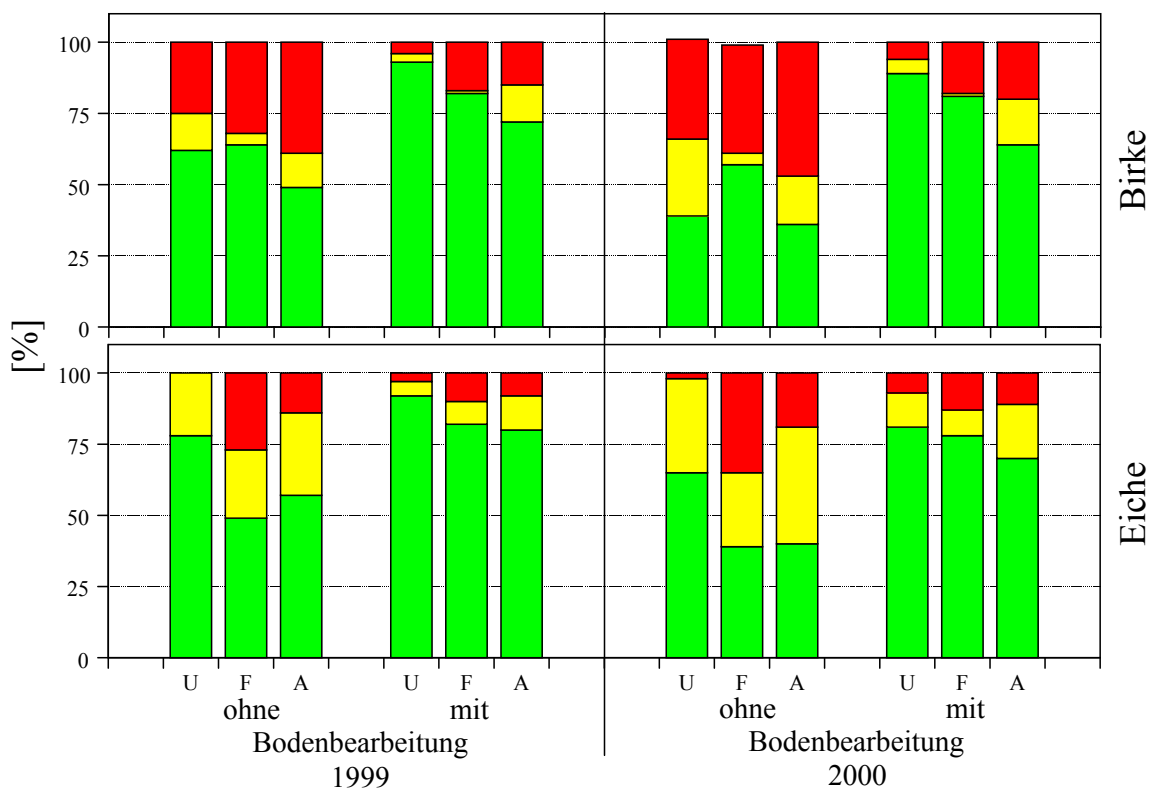
3.4 Pflanzung unter Praxisbedingungen

3.4.1 Vitalität

Die Birke (Abb. 3.4-1) weist auf den unbefressenen Versuchsvarianten die geringsten und auf denen mit altem Fraß die höchsten Totalausfälle auf. Auf den Versuchsflächen mit altem Fraß fanden sich die wenigsten vollkommen vitalen Pflanzen, die meisten fanden sich bei den Varianten ohne Bodenbearbeitung auf der Versuchsfläche mit frischem Fraß, bei den Varianten mit Bodenbearbeitung auf der unbefressenen Versuchsfläche.

Die Eiche (Abb. 3.4-1) weist auf den unbefressenen Versuchsvarianten die geringsten und auf denen mit frischem Fraß die höchsten Totalausfälle auf. Auf den unbefressenen Versuchsvarianten fanden sich die meisten vollkommen vitalen Bäume, die wenigsten fanden sich bei den Varianten ohne Bodenbearbeitung auf der Versuchsfläche mit frischem Fraß, bei den Varianten mit Bodenbearbeitung auf der Versuchsfläche mit altem Fraß.

Bei beiden untersuchten Baumarten fanden sich in beiden Versuchsjahren auf den Flächen mit Bodenbearbeitung deutlich mehr vollkommen vitale und deutlich weniger zopftrockene bzw. tote Pflanzen als auf den entsprechenden Flächen ohne Bodenbearbeitung.



Substrat und Aufnahmejahr

Abb. 3.4-1: Relative Anzahl vitaler (grün), zopftrockener (gelb) und abgestorbener (rot) Birken und Eichen im 1. und 2. Jahr nach Pflanzung in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß und ohne bzw. mit Bodenbearbeitung im Jahr der Pflanzung.

3.4.2 Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung

Der absolute und der relative Höhenzuwachs (Abb. 3.4-2) verliefen auf allen Varianten sowohl bei der Birke als auch bei der Eiche parallel zu einander. Birken im Kiefernbestand mit frischem Kahlfraß zeigten in beiden Versuchsjahren und auf beiden Substratvarianten die mit Abstand höchsten Höhenzuwächse. In den beiden anderen Kiefernbeständen lagen die Höhenzuwächse auf einem deutlich niedrigerem Niveau, wobei sie auf der Variante ohne Bodenbearbeitung in beiden Versuchsjahren und auf der Variante mit Bodenbearbeitung im Versuchsjahr 1999 im Bestand ohne Kahlfraß etwas kleiner waren als in jenem mit 4 Jahre zurückliegendem Kahlfraß. Die Eiche zeigte auf den Flächen ohne Bodenbearbeitung im Versuchsjahr 2000 und auf den Flächen mit Bodenbearbeitung in beiden Versuchsjahren ebenfalls, wenn auch weniger stark ausgeprägt als bei der Birke, die höchsten Höhenzuwächse im Kiefernbestand mit frischem Kahlfraß. Sie waren auf der Variante ohne Bodenbearbeitung in beiden Versuchsjahren und auf der Variante mit Bodenbearbeitung im Versuchsjahr 1999 im Bestand ohne Kahlfraß etwas größer als in jenem mit altem Fraß.

Der absolute und der relative Wurzelhalsdurchmesser-Zuwachs (Abb. 3.4-2) verliefen auf allen Varianten sowohl bei der Birke als auch bei der Eiche parallel zu einander. Birken im Kiefernbestand mit frischem Kahlfraß zeigten in beiden Versuchsjahren und auf beiden Substratvarianten die mit Abstand höchsten Wurzelhalsdurchmesser-Zuwächse. Im Kiefernbestand ohne Kahlfraß waren die Zuwächse auf der Variante ohne Bodenbearbeitung im Versuchsjahr 2000 und auf der Variante mit Bodenbearbeitung in beiden Versuchsjahren größer als im Bestand mit altem Fraß. Die Eiche zeigte im Kiefernbestand ohne Kahlfraß auf der Variante ohne Bodenbearbeitung in beiden Versuchsjahren und auf der Variante mit Bodenbearbeitung im Versuchsjahr 2000 die geringsten und im Kiefernbestand mit altem Fraß die größten Zuwächse.

3.4.3 Blattinhaltsstoffe

3.4.3.1 lösliche Kohlenhydrate

Die durchschnittlichen Gesamtzuckergerhalte (Summe aus Glucosegehalt, Fructosegehalt und zwei Hexoseäquivalenten je nmol Saccharosegehalt) (Abb. 3.4-3) lagen in Blättern der Birke zwischen 365 und 430 und in denen der Eichen zwischen 355 und 410 nmol/mg TGW. Der Gesamtzuckergehalt sowohl der Blätter der Birke als auch der der Eiche wurde durch die Bodenbearbeitung nicht gerichtet beeinflusst. Auf den Flächen ohne Bodenbearbeitung wiesen Blätter der Birke und der Eiche auf den unbefressenen Versuchsvarianten die größten, auf den befressenen Versuchsvarianten leicht erniedrigte Gesamtzuckergerhalte auf. Auf den Flächen mit Bodenbearbeitung wiesen Blätter der Birke und der Eiche auf den Versuchsvarianten mit frischem Fraß die größten Gesamtzuckergerhalte, auf den übrigen Versuchsvarianten leicht verminderte Gesamtzuckergerhalte auf.

Die durchschnittlichen Monosaccharidgehalte (Abb. 3.4-4) lagen in Blättern der Birke zwischen 39 und 49 und in denen der Eichen zwischen 64 und 117 nmol/mg TGW. Der Monosaccharidgehalt weder der Blätter der Birke noch der der Eiche wurde durch die Bodenbearbeitung gerichtet beeinflusst. In Blättern der Birke wies der Monosaccharidgehalt auf beiden Bodenbearbeitungsvarianten auf den Flächen mit frischem Fraß Maxima, auf den unbefressenen Versuchsflächen und denen mit altem Fraß deutlich niedrigere aber untereinander ähnliche Werte auf. In Blättern der Eiche führte auf den Flächen ohne Bodenbearbeitung der frische Fraß zu einer deutlichen Absenkung des Monosaccharidgehaltes gegenüber den Varianten ohne bzw. mit altem Fraß. Auf den Flächen mit Bodenbearbeitung zeigten sich nur leichte Veränderungen des Monosaccharidgehaltes in Blättern der Eiche.

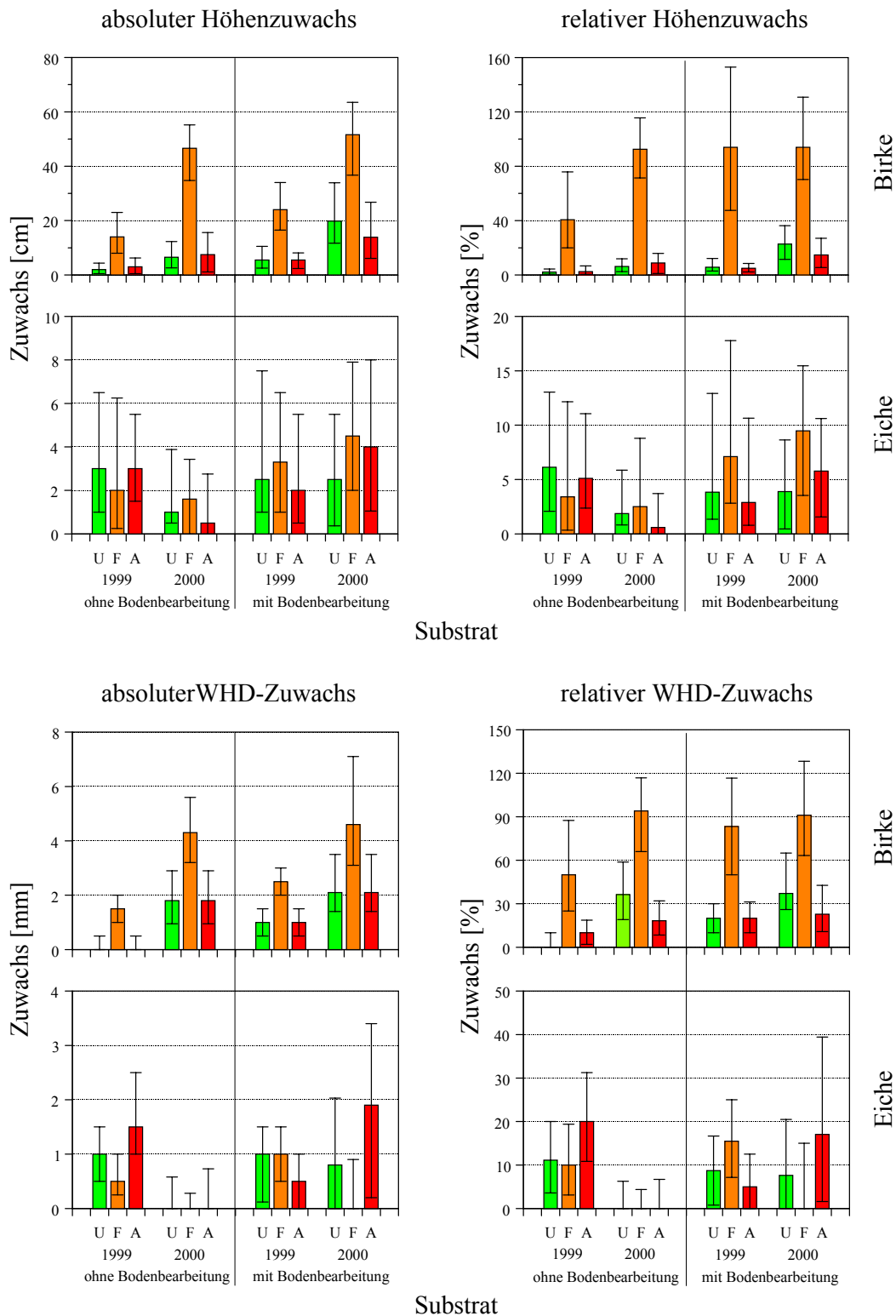


Abb. 3.4-2: Median, 1. und 3. Quartil des absoluten und relativen Höhen- und Wurzelhalsdurchmesserzuwachses von Birken und Eichen im 1. und 2. Jahr nach Pflanzung in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

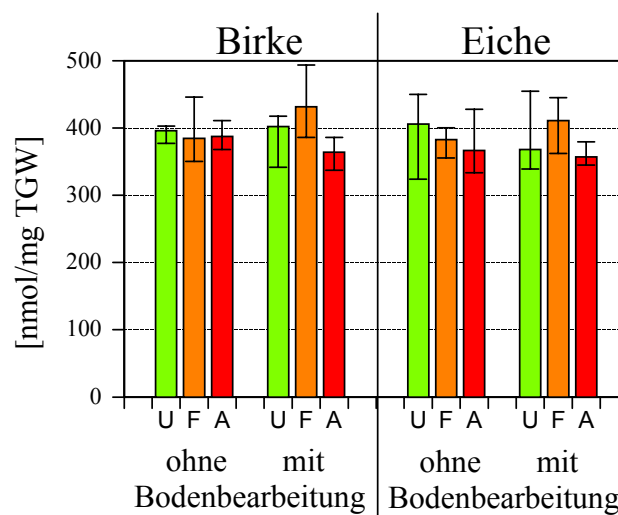


Abb. 3.4-3: Median, 1. und 3. Quartil des Gehaltes an löslichen Kohlenhydraten in Blättern von Birken und Eichen im 1. Jahr nach Pflanzung (1999) in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

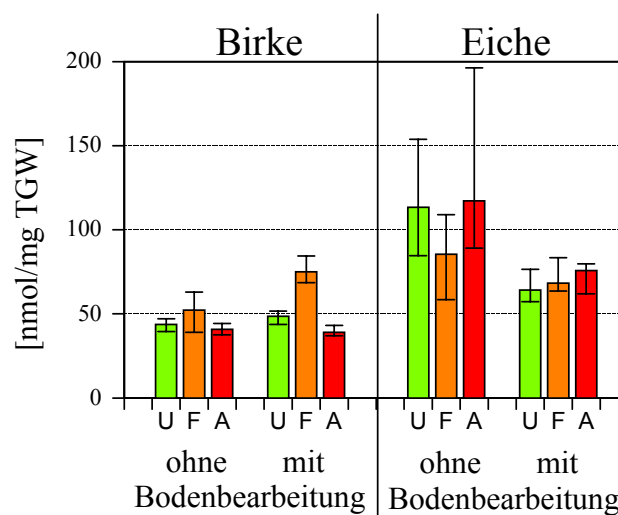


Abb. 3.4-4: Median, 1. und 3. Quartil der Monosaccharidgehaltes in Blättern von Birken und Eichen im 1. Jahr nach Pflanzung (1999) in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

Die durchschnittliche Saccharosekonzentration (Abb. 3.4-5) betrug in Blättern der Birke 163 bis 176 und in Blättern der Eiche 124 bis 167 nmol/mg TGW. Sie war in Blättern der Birke sowohl auf den verschiedenen Bodenbearbeitungs- als auch auf den verschiedenen Fraßvarianten sehr ähnlich. In Blättern der Eiche folgte nach frischem Fraß eine deutliche Absenkung des Saccharosegehaltes gegenüber den Varianten ohne Fraß - auf den Versuchsvarianten mit altem Fraß fanden sich leichte Minima.

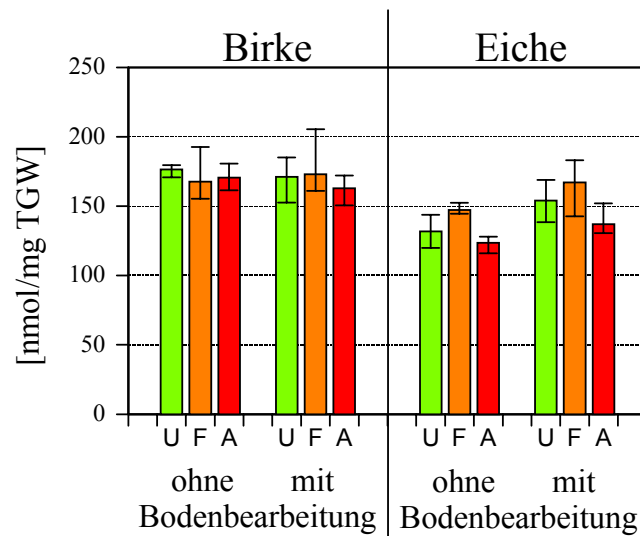


Abb. 3.4-5: Median, 1. und 3. Quartil der Saccharosekonzentration in Blättern von Birken und Eichen im 1. Jahr nach Pflanzung (1999) in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

3.4.3.2 Stärke

Der Stärkegehalt (Abb. 3.4-6) lag in Blättern der Birke zwischen 190 und 410 und in denen der Eiche zwischen 110 und 135 nmol Glucoseäquivalenten / mg TGW. Er wies in Blättern der Birke bei beiden Bodenbearbeitungsvarianten auf den Versuchsflächen mit frischem Fraß jeweils ein deutliches Minimum auf. Bei den Varianten ohne Bodenbearbeitung zeigte sich ein ausgeprägtes Maximum auf der unbefressenen Versuchsfläche, bei denen mit Bodenbearbeitung ein leichtes Maximum auf der Versuchsfläche mit altem Fraß. Auf den Versuchsvarianten mit Bodenbearbeitung wies der Stärkegehalt auf der unbefressenen Versuchsfläche und der mit frischem Fraß deutlich kleinere und auf der Versuchsfläche mit altem Fraß leicht erhöhte Werte als auf den entsprechenden Flächen ohne Bodenbearbeitung auf. Der Stärkegehalt in Blättern der Eiche wurde weder durch die Fraß- noch durch die Bodenbearbeitungsvarianten beeinflusst.

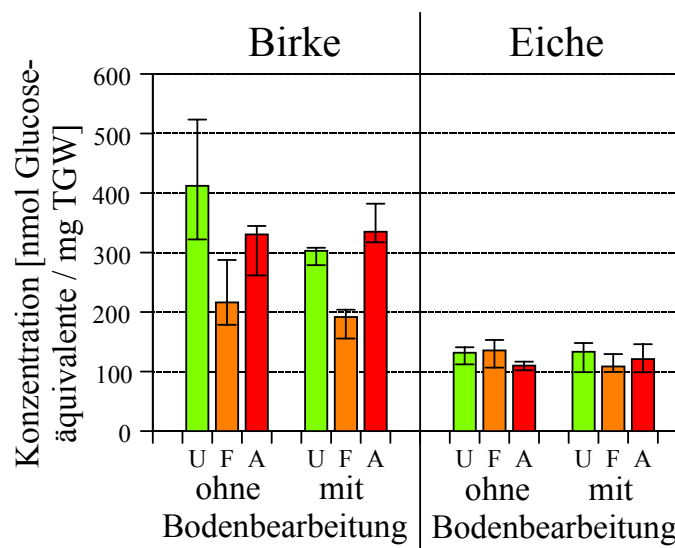


Abb. 3.4-6: Median, 1. und 3. Quartil der Stärkekonzentration in Blättern von Birken und Eichen im 1. Jahr nach Pflanzung (1999) in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

3.4.3.3 Chlorophyll

Der Chlorophyllgehalt (Abb. 3.4-7) lag in Blättern der Birke zwischen 5,6 und 70,8 und in denen der Eiche zwischen 4,7 und 6,2 nmol/mg TGW. Er wies jeweils auf den unbefressenen Versuchsf lächen ein Minimum und auf den Versuchsf lächen mit frischem Fraß ein Maximum (Ausnahme: Eiche mit Bodenbearbeitung: Maximum auf Versuchsf läche mit altem Fraß) auf. Bodenbearbeitung führte auf den unbefressenen Versuchsf lächen in Blättern beider untersuchten Baumarten zu einer Anhebung des Chlorophyllgehaltes. Auf den Versuchsf lächen mit frischem Fraß führte sie in Blättern der Birke zu einer Anhebung und in denen der Eiche zu einer Absenkung des Chlorophyllgehaltes, während es sich auf den Versuchsf lächen mit altem Fraß genau umgekehrt verhielt.

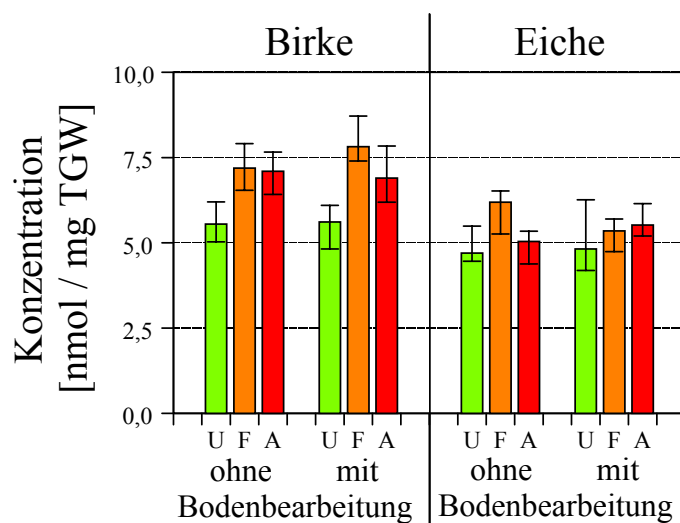


Abb. 3.4-7: Median, 1. und 3. Quartil der Chlorophyllkonzentration in Blättern von Birken und Eichen im 1. Jahr nach Pflanzung (1999) in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

3.4.3.4 proteingebundene Aminosäuren

Die Konzentration proteingebundener Aminosäuren (Abb. 3.4-8) lag in Blättern der Birke zwischen 530 und 1.230 und in denen der Eiche zwischen 895 und 1.050 nmol/mg TGW. Sie weist auf den unbefressenen Versuchsf lächen ein Minimum (Ausnahme: Birke auf der Versuchsf läche mit altem Fraß und Bodenbearbeitung) und auf denen mit frischem Fraß jeweils ein Maximum auf. Bodenbearbeitung führt auf allen Fraßvarianten zu einer zu einer Anhebung der Konzentration proteingebundener Aminosäuren in den Blättern (Ausnahme: Birke auf der Versuchsf läche mit altem Fraß und Bodenbearbeitung).

Die relativen Anteile der einzelnen Aminosäuren an ihrer Gesamtsumme (Abb. 3.4-9 und 3.4-10) weisen zum Teil erhebliche Schwankungen auf. In Blättern der Birke fielen besonders geringe Gehalte an Glutaminsäure, Serin und Treonin sowie hohe Gehalte an Valin, Isoleucin und Leucin auf den Versuchsf lächen mit altem Fraß auf. Arginin zeigte ein ausgeprägtes Maximum auf den Versuchsf lächen mit frischem Fraß. Bei den Versuchsvarianten ohne Bodenbearbeitung zeigte auf der Versuchsf läche mit frischem Fraß Glycin ein ausgeprägtes Minimum und Histidin ein Maximum, auf der Versuchsf läche mit altem Fraß prägte Lysin ein starkes Maximum aus. Bei den Versuchsvarianten mit Bodenbearbeitung zeigte Glycin ein ausgeprägtes Maximum auf der Versuchsf läche mit altem Fraß und Asparaginsäure auf der unbefressenen Versuchsf läche. In Blättern der Eiche war die Verteilung der proteingebundenen Aminosäuren auf den verschiede-

nen Versuchsvarianten gleichförmiger als in denen der Birke. Glycin zeigte auf den Versuchsf lächen mit frischem Fraß ein Maximum, Valin auf denen mit altem Fraß. Bei den Versuchsvarianten ohne Bodenbearbeitung zeigten auf der Versuchsf läche mit frischem Fraß Asparagin- und Glutaminsäure deutliche Minima, Leucin und Lysin ausgeprägte Maxima. Auf den Versuchsvarianten mit Bodenbearbeitung wies auf der Versuchsf läche mit altem Fraß Glutaminsäure ein Minimum und Leucin ein Maximum auf.

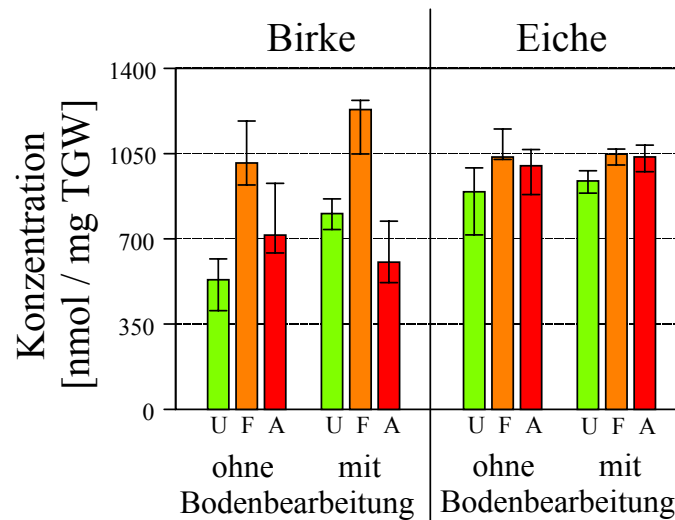


Abb. 3.4-8: Median, 1. und 3. Quartil der Summe der Konzentrationen proteingebundener Aminosäuren in Blättern von Birken und Eichen im 1. Jahr nach Pflanzung (1999) in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

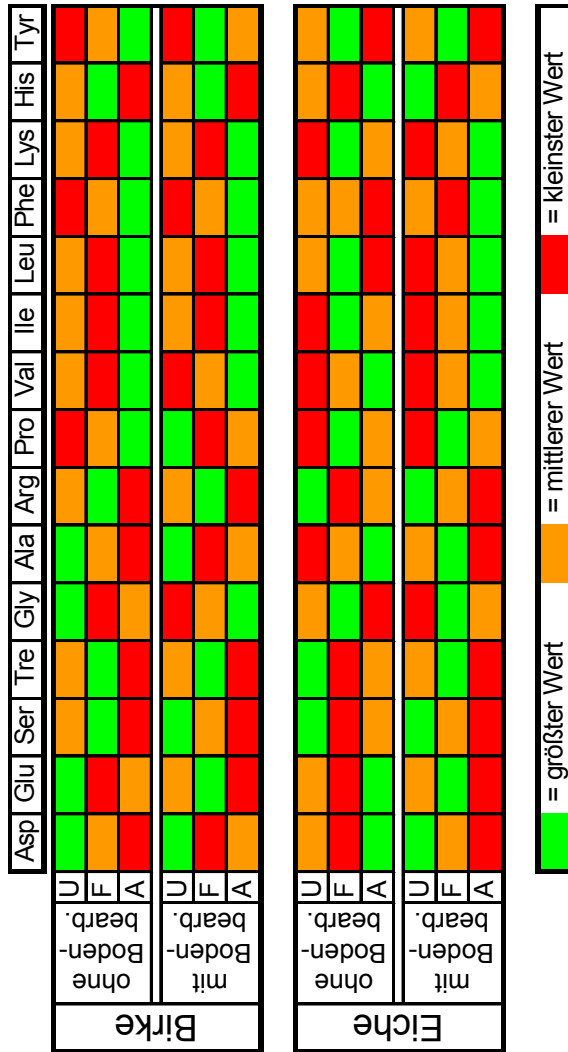
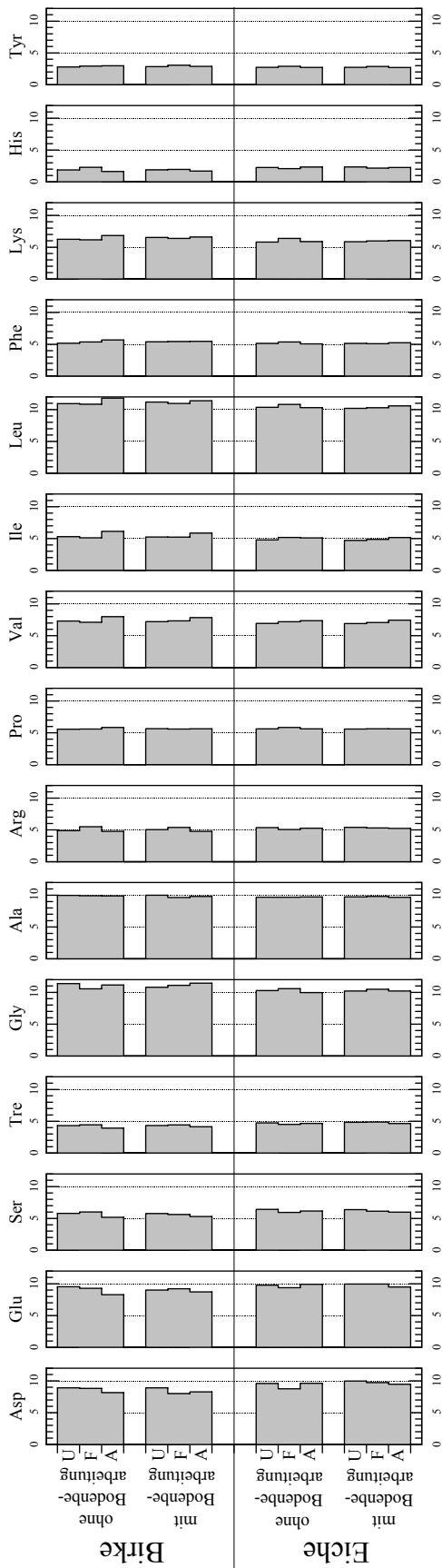


Abb. 3.4-9 (oben): Median des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Blättern von Birke und Eiche im 1. Jahr nach Pflanzung in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

Abb. 3.4-10 (links): Vergleich der relativen Anteile der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Blättern von Birke und Eiche im 1. Jahr nach Pflanzung in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß

3.4.3.5 Phenole

Die Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.4-11) betrug in Birkenblättern zwischen 70 und 140 und in denen der Eiche zwischen 20 und 75 nmol Catechinäquivalente / mg TGW. Sie wies in Blättern der Birke auf den unbefressenen Varianten ein Maximum. In Blättern der Eiche wurde sie durch den Fraßzustand nur leicht verändert. Während sie in Blättern der Birke nicht durch Bodenbearbeitung beeinflusst wurde, wies sie in Blättern der Eiche auf den bearbeiteten höhere Werte als auf den entsprechenden unbearbeiteten Versuchsvarianten auf.

Die Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.4-11) betrug in Blättern der Birke zwischen 230 und 355 und in denen der Eiche zwischen 245 und 330 nmol Catechinäquivalente / mg TGW. Sie wies in Blättern der Birke parallel zur Proanthocyanidinkonzentration auf den unbefressenen Varianten ein Maximum und auf denen mit frischem Fraß ein Minimum auf. Bodenbearbeitung hatte keinen nennenswerten Einfluß auf die Gesamtphenolkonzentration.

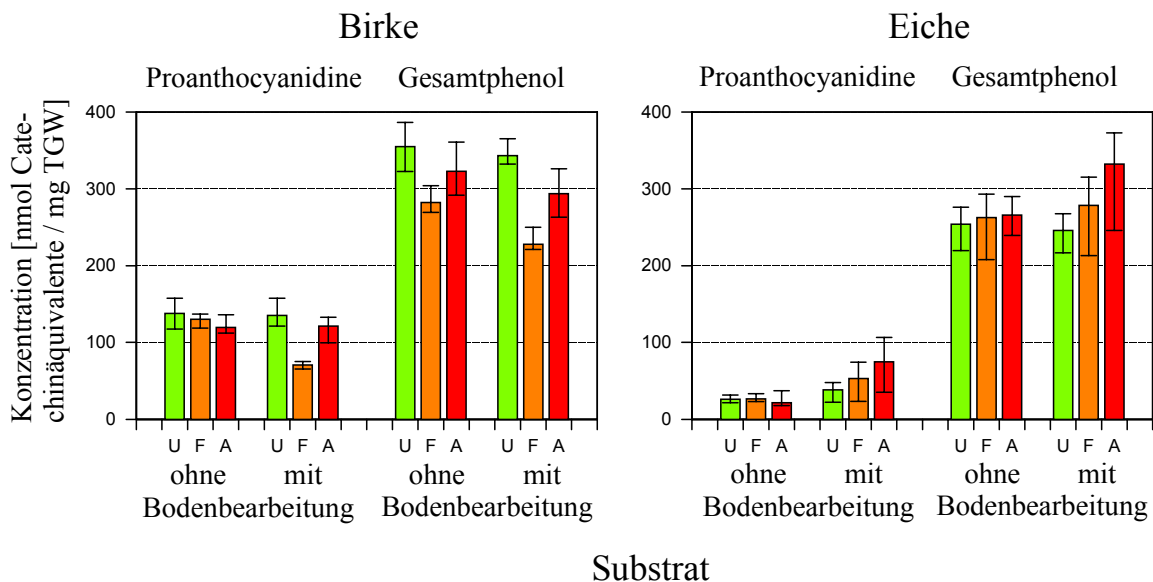


Abb. 3.4-11: Median, 1. und 3. Quartil der Proanthocyanidin- und Gesamtphenolkonzentration in Blättern von Birken und Eichen im 1. Jahr nach Pflanzung in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

3.4.3.6 Nahrungswertindices

Das Verhältnis der Summe der löslichen Kohlenhydrate zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.4-12) betrug in Blättern der Birke und der Eiche zwischen 1,1 und 1,8 nmol/mg TGW. Bodenbearbeitung führte weder in Blättern der Birke noch in denen der Eiche zu einer wesentlichen Veränderung des Verhältnisses. In Blättern der Birke wies das Verhältnis auf den Flächen mit frischem Fraß jeweils deutliche Maxima auf und war auf den Flächen mit altem Fraß gegenüber dem auf den unbefressenen Flächen leicht erhöht. In Blättern der Eiche nahm das Verhältnis von der Variante ohne über die mit frischem zu der mit altem Fraß hin ab.

Das Verhältnis der Summe der löslichen Kohlenhydrate zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.2-12) betrug in Blättern der Birke zwischen 2,7 und 6,3 und in Blättern der Eiche zwischen 5,4 und 16,6 nmol/mg TGW. Bodenbearbeitung führte in Blättern der Birke zu keiner gerichteten Veränderung des Verhältnisses. Während auf den Varianten ohne Bodenbearbeitung der Fraßzustand keinen Einfluß auf das Verhältnis hatte, zeigte dieses auf den Varianten mit Bo-

denbearbeitung ein ausgeprägtes Maximum auf der Fläche mit frischem Fraß, auf der unbefressenen Versuchsfläche und der mit altem Fraß deutlich niedrigere aber untereinander ähnliche Werte. In Blättern der Eiche führte die Bodenbearbeitung auf allen Fraßvarianten zu einer Verringerung des Verhältnisses. Während es auf den Flächen mit Bodenbearbeitung nicht gerichtet durch die Fraßvariante beeinflusst wurde, nahm es auf den Flächen mit Bodenbearbeitung von der Variante ohne über die mit frischem zu der mit altem Fraß hin ab.

Das Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.4-12) lag in Blättern der Birke zwischen 1,5 und 5,1 und in denen der Eiche zwischen 3,3 und 3,9. Es wies auf den Versuchsflächen mit frischem Fraß jeweils ein Maximum, das in Blättern der Birke besonders ausgeprägt war, und auf denen mit altem Fraß ein Minimum (Ausnahme: Birke auf unbefressener Versuchsfläche ohne Bodenbearbeitung) auf. Bodenbearbeitung führte auf den unbefressenen Versuchsflächen in Blättern beider untersuchten Baumarten zu einer Erhöhung des Verhältnisses. Auf den Versuchsflächen mit frischem Fraß führte sie in Blättern der Birke zu einer Anhebung und in denen der Eiche zu einer Absenkung des Verhältnisses, während es sich auf den Versuchsflächen mit altem Fraß genau umgekehrt verhielt.

Das Verhältnis der Konzentration proteingebundener Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.4-12) lag in Blättern der Birke zwischen 3,9 und 17,0 und in denen der Eiche zwischen 16,8 und 40,3. In Blättern der Birke wies es auf den Versuchsflächen mit frischem Fraß jeweils ein Maximum auf. Bodenbearbeitung führte auf den unbefressenen Versuchsflächen und auf denen mit frischem Fraß zu einer Erhöhung, auf den Versuchsflächen mit altem Fraß zu einer Absenkung des Verhältnisses. In Blättern der Eiche war das Verhältnis bei den Varianten ohne Bodenbearbeitung auf der unbefressenen Versuchsfläche und auf der mit altem Fraß nahezu identisch, während es auf jener mit frischem Fraß ein schwaches Maximum ausbildete. Bei den Varianten mit Bodenbearbeitung zeigte es ein Maximum auf der unbefressenen Versuchsfläche und ein Minimum auf der mit frischem Fraß. Bodenbearbeitung führt auf allen Fraßvarianten zu einer deutlichen Absenkung des Verhältnisses.

Das Verhältnis der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration (Abb. 3.4-12) betrug in Blättern der Birke zwischen 2,6 und 7,1 und in Blättern der Eiche zwischen 4,7 und 5,6 nmol/mg TGW. Bodenbearbeitung führte zu einem leichten Anstieg des Verhältnisses in Blättern der Birke und hatte auf Blätter der Eiche keinen wesentlichen Einfluß. In Blättern der Birke wies das Verhältnis auf den Varianten mit frischem Fraß jeweils deutliche Maxima, auf der unbefressenen Versuchsfläche und der mit altem Fraß deutlich niedrigere aber untereinander ähnliche Werte auf. In Blättern der Eiche fanden sich die Maxima des Verhältnisses ebenfalls auf den Varianten mit frischem Fraß, wobei die Werte auf den Varianten ohne bzw. mit altem Fraß nur leicht darunter lagen.

Das Verhältnis der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Hexoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration (Abb. 3.4-12) betrug in Blättern der Birke zwischen 5,7 und 24,1 und in Blättern der Eiche zwischen 22,5 und 56,7 nmol/mg TGW. In Blättern der Birke war das Verhältnis auf den Varianten ohne Bodenbearbeitung auf den beiden befressenen Flächen leicht gegenüber dem Wert auf der unbefressenen Fläche erhöht. Auf den Varianten mit Bodenbearbeitung wies das Verhältnis auf der Variante mit frischem Fraß ein deutliches Maximum, auf der unbefressenen Versuchsfläche und der mit altem Fraß deutlich niedrigere aber untereinander ähnliche Werte auf. Bodenbearbeitung führte in Blättern der Eiche auf allen Fraßvarianten zu einer deutlichen Absenkung des Verhältnisses, das jeweils auf den frisch befressenen Varianten Minima aufwies.

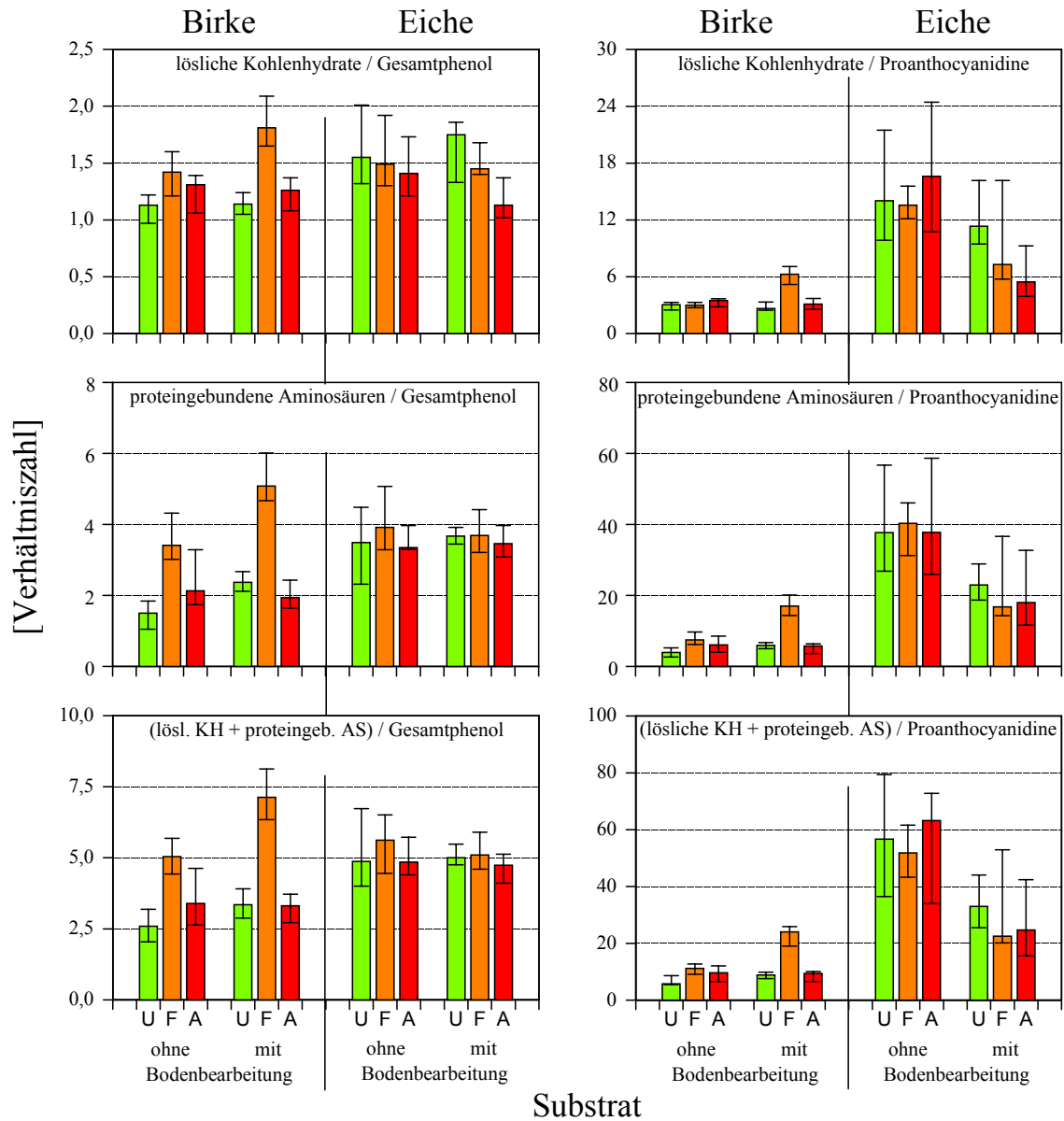


Abb. 3.4-12: Median, 1. und 3. Quartil verschiedener Nahrungswertindices in Blättern von Birken und Eichen im 1. Jahr nach Pflanzung (1999) in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (1998) (F) und mit altem (1995) (A) Insektenkahlfraß.

4. DISKUSSION

4.1 Kritik der Methode

4.1.1 Versuchsflächen

Die Anzucht der Pflanzen für die Untersuchungsvariante Saat unter Laborbedingungen erfolgte in Klimakammern. Die Steuerung der Lichtverhältnisse, der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit war nicht mit denen unter natürlichen Standortbedingungen vergleichbar.

Die Versuchsflächen für die Untersuchungsvarianten Saat unter Freilandbedingungen und Gefäßkultur unter Freilandbedingungen lagen in unmittelbarer räumlicher Nähe zueinander. Eine west- und nordseitig der Versuchsflächen stehende Hecke aus ca. 8 m hohen Laubbäumen führte zu Randeffekten bei den Versuchspflanzen, die auf Grund der Durchmischung der einzelnen Versuchsvarianten innerhalb der jeweiligen Versuchsflächen keinen gerichteten Einfluß hatten.

Kriterien für die Auswahl der Versuchsflächen für die Untersuchungsvariante Pflanzung unter Praxisbedingungen waren möglichst ähnliche Standortbedingungen und eine geringe Altersspanne der Bestände. Zur Schaffung gleichmäßiger Lichtverhältnisse am Boden wurde der Bestockungsgrad auf den Referenzflächen ohne Insektenfraß durch Fällungsmaßnahmen nivelliert. Eine forsthistorisch einheitliche Behandlung der Versuchsbestände kann nicht vorausgesetzt werden. Auf Grund der einheitlichen Standortbedingungen und der Gleichförmigkeit der Bestände waren relevante Unterschiede zwischen den einzelnen Untersuchungsbeständen nicht zu erwarten.

4.1.2 Probennahme und biochemische Analysen

Die Wetterbedingungen zum Zeitpunkt der Probennahme und diurnale Rhythmen der Versuchspflanzen haben einen Einfluß auf die Nadel- bzw. Blatinhaltsstoffe (DICKSON, 1991; SCHOONHOVEN et al., 1998). Um diesen zu minimieren wurden die Proben stets im gleichen Zeitfenster und in gleicher Reihenfolge entnommen, wobei auf stabile Wetterverhältnisse geachtet wurde. Um Einflüsse der Nadel- bzw. Blattstellung an der Versuchspflanze auf deren Inhaltsstoffe (WEHRMANN, 1959; GREF und TENOW, 1987) zu minimieren, wurden die Proben über die gesamte Versuchspflanze verteilt entnommen. Der Befall durch Pilze oder Insekten kann zu einer Veränderung der Nadel- bzw. Blatinhaltsstoffe führen. Um diesen Einfluß zu minimieren wurden nur unbefallene Nadel- bzw. Blattmasse analysiert. Da es sich bei den Versuchspflanzen ausschließlich um sehr junge Bäume handelte, kann eine systemische Reaktion auf den Befall durch Pilze oder Phytophage nicht ausgeschlossen werden (KARBAN und MYERS, 1989; GORA et al., 1994; HABERMANN, 1994).

Die biochemische Analytik der Nadel- bzw. Blatinhaltsstoffe erfolgte mit am Institut bewährten Methoden (Probenaufschluß: LUNDERSTÄDT und AHLERS, 1983; Probenaufbereitung: LUNDERSTÄDT und CLAUS, 1972; Gesamtphenole: SWAIN und HILLS, 1959; Stärke: KAKAC und VEJDELEK, 1974; Zucker: SCHOPF, 1986; proteingebundene Aminosäuren: KNECHT und CHANG, 1986; Proanthocyanidine: BROADHURST und JONES, 1978). Darüber hinaus wurden Aschegehalt (GORA, 1995) und Chlorophyllgehalt (ZIEGLER und EGGLE, 1965) der Nadel- bzw. Blattproben sowie Boden- und Sickerwasserparameter (KÖNIG und FORTMANN, 1996a und 1996b) bestimmt.

4.1.3 Datenauswertung

Für eine umfassende statistische Auswertung der gewonnenen Ergebnisse wäre eine Erhöhung der Probenanzahl insbesondere bei der Boden- und Sickerwasseranalyse, aber auch bei der Aufnahme der biochemischen Kenndaten der Nadeln- bzw. Blätter der Versuchsbäume wünschenswert gewesen. Auf Grund eingeschränkter finanzieller Mittel und begrenzten Laborkapazitäten war dies leider nicht möglich. Die sich von Teilversuch zu Teilversuch unterscheidenden Ver-

suchsvarianten (variierende Kotmengen, unterschiedliche Wuchssubstrate, differierendes Alter der Versuchsbäume) machte eine durchgängig einheitliche grafische Ergebnisdarstellung bzw. Versuchsauswertung unmöglich.

4.2 Humus- und Bodenparameter

In den Teilversuchen Saat unter Freilandbedingungen und Pflanzung unter Praxisbedingungen wurden bei Versuchsbeginn und nach drei Jahren bei Versuchsende Humusmaterial- und Bodenproben auf ihren Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt hin analysiert. Zwischen den einzelnen Baumarten traten nur geringe Unterschiede in der Änderung der Kohlenstoff- bzw. Stickstoffgehalte der Humusschicht und des Mineralbodens auf. Auf Grund der ressourcenbedingt geringen Probenanzahl ist es nicht möglich zu sagen, ob diese Änderungen systembedingt oder lediglich auf zufällige Schwankungen zurückzuführen sind.

In der Humusaufgabe beider Teilversuche ist die deutliche Abnahme des Kohlenstoffgehaltes sowohl auf den Varianten ohne als auch auf denen mit Insektenkot auf die Mineralisierung der organischen Substanz und der damit verbundenen Freisetzung von Kohlenstoff in Form von CO₂ zurückzuführen. In allen Teilversuchen und Substratvarianten wurde der auf Grund geringer Speicherkapazität sehr mobile Ammoniumstickstoff im Versuchsverlauf aus der Humusaufgabe ausgewaschen, wodurch ebenfalls der Gesamtstickstoff-Gehalt deutlich abnahm. Da letzterer Effekt stärker war als die Kohlenstoffabnahme über die CO₂-Freisetzung, stieg das C/N-Verhältnis im Versuchsverlauf an, blieb aber ständig in einem Bereich, der hohe biologische Aktivität ermöglicht. Veränderungen im Gehalt an organisch gebundenem Stickstoff sind zum Teil auf Mineralisierung und zum Teil auf Auswaschung aus der Humusschicht in den Mineralboden zurückzuführen (s. Abb. 3.2-1, 3.3-1, 4-1).

	Saat unter Freilandbedingungen				Gefäßkultur unter Freilandbedingungen							
	Humusaufgabe		Sandboden		Humusaufgabe			Sandboden		Waldboden		
	auf Sandb.	auf Sandb.	ohne Kot	mit Kot	auf Sandb.	auf Waldb.	auf Waldb.	ohne Kot	mit Kot	ohne Kot	mit Kot	
	ohne Kot	mit Kot			mit Kot	ohne Kot	mit Kot					
Kohlenstoff	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↘	↗	↗	↘	↘	
C/N-Verhältnis	↗	↗	↘	↘	↗	↗	↗	↘	↘	↗	↗	
Gesamtstickstoff	↘	↘	↗	↗	↘	↘	↘	↗	↗	↘	↘	
Ammoniumstickstoff	↘	↘	↗	↗	↘	↘	↘	↗	↗	↘	↘	
Org. geb Stickstoff	↘	↘	↗	↗	↘	↘	↘	↗	↗	↘	↘	

Abb. 4.1: Tendenzielle Veränderung verschiedener bodenkundlicher Kenndaten in den Teilversuchen Saat unter Freilandbedingungen und Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (jeweils in der Abfolge: Versuchsbeginn - unter Kiefer - unter Birke - unter Eiche (letztere jeweils am Versuchsende)).

Im Sandboden führte eine Zunahme des Ammonium- bzw. organisch gebundenem Stickstoffs durch Einwaschungen aus der Humusaufgabe zu einer Zunahme des Gesamtstickstoffgehaltes. Bei gleichzeitiger Abnahme des Kohlenstoffgehaltes durch Mineralisierung bzw. unveränderten Kohlenstoffgehalten nahm das C/N-Verhältnis im Versuchsverlauf ab, wodurch fortschreitende biologische Umsetzung gefördert wurde. Im Waldboden war bei Versuchsbeginn ein Vielfaches der organischen Substanz des Sandbodens vorhanden. Durch Mineralisierungs- und Auswa-

schungsprozesse nahmen der Kohlenstoff-, der Ammoniumstickstoff- und damit verbunden auch der Gesamtstickstoff-Gehalt ab. Einwaschungen aus der Humusschicht spielten bei dem von vornherein hohen Anteil organischer Substanz im Waldboden keine Rolle. Das C/N-Verhältnis blieb als Konsequenz daraus mehr oder weniger unverändert (Abb. 3.2-1, 3.3-1, 4-1).

Eine Bilanzierung der Verschiebung der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte der Humusaufgabe und des Sand- bzw. Waldbodens war auf Grund fehlender Information zu den Mengen der auf-gebrachten Humusaufgabe, des eingebrachten Bodens und des abfließenden Sickerwassers nicht möglich.

4.3 Sickerwasserparameter

Im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen wurde das aus den Pflanzgefäßen austretende Sickerwasser auf seinen Kohlenstoff- und Stickstoff-Gehalt sowie seinen Gehalt an verschiedenen Ionen hin analysiert. Eine quantitative Bilanzierung der absoluten Mengen der aus den Pflanzgefäßen ausgetragenen Stoffmengen war auf Grund fehlender Daten zur eingebrachten Sand- bzw. Waldbodenmasse und der aufgebrachten Humusmenge nicht möglich.

Auf dem Sandboden wurde der aus der aufgebrachten Humusaufgabe freigesetzte Nitratstickstoff auf Grund seiner hohen Mobilität aus dem Boden ausgewaschen. Die Aufbringung einer Humusaufgabe, die schnell mineralisiert wurde (Abb. 3.3-1) führte hier zu sehr hohen Nitratkonzentrationen im Sickerwasser zu Beginn der Versuchsreihe (Abb. 3.3-2, 3.3-3). Die auf Waldboden ebenfalls auftretenden hohen Stickstoffauswaschungen zu Versuchsbeginn waren durch hohe Ammoniumstickstoff-Anteile gekennzeichnet, die offenbar nicht in starkem Maße im Boden gebunden werden konnten. Insektenkot in der aufgebrachten Humusaufgabe hatte hier keinen Effekt auf die Stickstoffauswaschung, vielmehr führte die Störung des Waldbodens bei Füllung der Pflanzgefäße und Pflanzung der Bäume zu einer erhöhten biologischen Aktivität und damit zu einer schnellen Mineralisation des im Boden vorhandenen organischen Materials. Der zunehmende Anteil Nitratstickstoff im Sickerwasser deutet auf fortschreitende Mineralisation während des Versuchszeitraumes hin (Abb. 3.3-2, 3.3-3).

Bei den übrigen untersuchten ausgetragenen Stoffen lassen sich zwei Gruppen bilden: Aluminium- und Eisenionen wurden aus Waldboden mit einer Humusaufgabe sowohl ohne als auch mit Insektenkot zu Versuchsbeginn in hohen, später in deutlich niedrigeren Konzentrationen ausge-tragen. Das selbe galt für Manganionen aus Sandboden mit Humusaufgabe (Abb. 3.3-4). Diese Kationen liefen als Ladungsausgleich mit den ausgewaschenen Nitrationen. Die zweite Gruppe bestehend aus Kalium-, Natrium-, Calcium-, Magnesium-, Chlorid-, Sulfat- und Phosphationen zeigte ausgeprägte Schwankungen im Sickerwasser. Jeweils im dritten Quartal eines Jahres traten besonders häufig Peaks auf (Abb. 3.3-4, 3.3-5). Die Pflanzen wurden in der gesamten Versuchsperiode bei Bedarf mit Leitungswasser gegossen. Die Stoffausträge aus den Pflanzgefäßen sind sehr stark durch die Menge des eingesetzten Gießwassers beeinflusst. Die Peaks im jeweils dritten Quartal eines Jahres fallen mit dem höchsten Wasserbedarf der Pflanzen und damit mit der höchsten Menge Gießwasser zusammen. Dadurch wird eine Diskussion der Saisonalitäten des Stoffaustrages unmöglich.

4.4 Keimverlauf und -verhalten

In der Untersuchung unter Laborbedingungen zeigte sich kein Unterschied im Keimerfolg aller drei Baumarten in Abhängigkeit von der Stickstoffdüngermenge in Höhe des Stickstoffgehaltes des aufgebracht Kots. Dagegen lag für Kiefer und Birke eine klare Verminderung des Keimprozenten mit ansteigender Kotkonzentration vor, die Eiche zeigte keine Reaktion (Abb. 4-2). Das Plateau, auf dem keine weitere Steigerung des Keimerfolgs eintrat, war bei Kiefer um so später und bei Birke, wenn auch weniger ausgeprägt, um so früher erreicht, je höher der Kotanteil war (Abb. 3.1-1). Die Unbeeinflussbarkeit des Keimerfolgs von Eiche sowohl durch Kot als auch durch Dünger ist wahrscheinlich auf die Nutzung des hohen Nährstoffvorrates im Samen zurückzuführen, während Kiefer und Birke mit ihren kleinen Samen nach Verbrauch der geringen darin eingelagerten Vorräte sehr schnell einen Anschluß an das Nährstoffangebot des Saatbeetes finden müssen. Während der Keimungsprozeß bei Kiefer und Birke durch Kot phytophager Insekten, die an Kiefer gefressen hatten, deutlich behindert war, waren keine Wachstumsunterschiede der Keimlinge feststellbar. Kiefer und Eiche zeigten das typische determinierte Triebwachstum, Birke das vegetationszeitgebundene Dauerwachstum in jeweils parallelen Verläufen über alle Varianten (Abb. 4-2).

Teilversuch	Parameter	Kiefer	Birke	Eiche
Saat unter Laborbedingungen	Keimprozent	↘	↘	—
	Keimperiode	↗	↘	—
	Höhenentwicklung	—	—	—
Saat unter Freilandbedingungen	Höhenentwicklung	↘	↘	↘
	WHD-Entwicklung	↘	↘	↘
Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	Austrieb	—	—	—
	Blattfall		—	—
	Höhenentwicklung	S ↘	↘	↘
		W ↘	↘	↘
WHD-Entwicklung	S ↘	↘	↘	
	W ↘	↘	↘	
Pflanzung unter Praxisbedingungen	Überlebensrate		↘	↘
	Höhenentwicklung		↗	—
	WHD-Entwicklung		↗	—

Abb. 4.2: Tendenzielle Veränderung verschiedener phänologischer Parameter unter Gabe von Insektenkot in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot), Saat unter Freilandbedingungen (in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot (S) bzw. in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot (W)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß). Grau unterlegt sind aufgetretene Änderungen unter Einfluß der Zugabe von Insektenkot.

Ein Vergleich der Keimlings- und Wachstumsverläufe zeigt, daß die Hemmwirkung von Komponenten des Insektenkots vor der Ausbildung der funktionsfähigen Primärwurzel liegt. Ungeklärt ist, ob und welche Rolle Mykorrhizierung bei dem Keimungs- und Primärwurzelbildungsprozeß unter hohen Kotdichten, wie sie bei Insektenmassenvermehrungen anfallen, spielen, da in dieser Untersuchung sterilisierter Sand als Grundsubstrat eingesetzt wurde. Eine ökologische Funktion von Insekten als indirekte Regler von Sukzessionen nach Massenvermehrungen über die Steuerung des Keimverhaltens konkurrierender Baumarten ist denkbar.

4.5 Austrieb und Blattfall

Im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen wurde der Nadel- bzw. Blattaustrieb der Kiefer, Birke und Eiche sowie die herbstliche Blattverfärbung der Birke und Eiche bonitiert. Sowohl der Nadel- bzw. Blattaustrieb als auch die herbstliche Blattverfärbung verlief bei den einzelnen Baumarten unabhängig vom Grundsubstrat (Waldboden bzw. Sand) und der Humusaufgabe (aus von Insekten unbeeinflusstem bzw. kahlgefressenem Kiefernbestand) parallel. Ein möglicher Einfluß von Insektenkot wurde nicht gefunden (Abb. 4-2).

4.6 Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung, Vitalität

Zur Beurteilung der Wuchsleistung der Versuchsbäume wurden im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen das Höhenwachstum, in den übrigen Teilversuchen zusätzlich das Wurzelhalsdurchmesser-Wachstum erfaßt.

Im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen wiesen die drei Versuchsbaumarten auf der Nullvariante (Sand) und den Varianten mit ansteigender Insektenkot- bzw. Düngermenge jeweils ein annähernd gleiches Höhenwachstum auf (Abb. 4-2). WARDLE et al. (1998) fanden ein vermindertes Höhenwachstum von Birkensämlingen bei hohen Gehalten phenolischer Verbindungen im Boden. Ein deutlicher Einfluß von Insektenkot mit den darin enthaltenen Phenolen bzw. Dünger auf das Höhenwachstum konnte in dieser Untersuchung nicht beobachtet werden.

Dagegen zeigten im Teilversuch Saat unter Freilandbedingungen die drei Versuchsbaumarten auf der Substratvariante mit Kot sowohl ein geringeres Höhen- als auch Wurzelhalsdurchmesser-Zuwachs als auf der ohne Kot (Abb. 4-2). Besonders ausgeprägt trat diese Zuwachsdepression bei der Kiefer und Eiche auf. Das unterschiedliche Zuwachsverhalten der Versuchsbäume unter Labor- und Freilandbedingungen zeigt, daß im Labor von den natürlichen Umweltbedingungen merklich abweichende Verhältnisse vorlagen, die die natürliche Entwicklung der Sämlinge veränderten.

Im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen zeigten die drei Versuchsbaumarten, besonders aber die Eiche, auf der Sandvariante mit Kot ein sowohl absolut als auch relativ zur Baumhöhe verstärktes Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Wachstum als auf der Variante ohne Kot; auf der Waldbodenvariante mit Kot dagegen war ein sowohl absolut als auch relativ zur Baumhöhe vermindertes Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Wachstum als auf der ohne Kot zu verzeichnen (Abb. 4-2). Auf den Varianten mit Sand als Grundsubstrat wurden durch die Aufbringung einer Humusaufgabe aus einem kahlgefressenen Kiefernbestand der Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Zuwachs gesteigert. Diese Wuchsverbesserung ist auf offenbar auf den Nährstoffeintrag durch das Humusmaterial zurückzuführen. Dieser Nährstoffeintrag könnte die wuchshemmende Wirkung der im Insektenkot enthaltenen physiologisch wirksamen sekundären Pflanzenstoffen überwiegen. Auf den Varianten mit dem von sich aus bereits nährstoffreicheren Waldboden als Grundsubstrat hingegen wird die auf das Wachstum der Bäume positive Wirkung

des zusätzlichen Nährstoffeintrags über die Humusbeimengung durch die negative Wirkung der enthaltenen insektenkotbürtigen physiologisch wirksamen sekundären Pflanzenstoffe übertroffen.

Im Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen zeigte die Birke in beiden Versuchsjahren unabhängig von der Bodenbearbeitung auf den Versuchsflächen mit frischem Insektenkahlfraß sowohl absolut als auch relativ zur Baumhöhe ein deutlich stärkeres Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Wachstum als auf den Versuchsflächen ohne bzw. mit altem Insektenkahlfraß des Hauptbestandes. Die Eiche zeigte die selbe Zuwachstendenz wie die Birke, allerdings deutlich schwächer ausgeprägt (Abb. 4-2). Auf dem nährstoffarmen Sandboden der Versuchsflächen führte das durch frischen Insektenkahlfraß anfallende und schnell umsetzbare Nadel- und Insektenkotmaterial zu einer deutlichen Verbesserung der Nährstoffsituation und damit einher gehend zu einem verstärkten Wachstum der Bäume.

Im Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen wurde die Vitalität der gepflanzten Birken und Eichen im ersten und zweiten Jahr nach der Pflanzung aufgenommen. In beiden Jahren zeigte sich die selbe Tendenz. Die Vitalität der Bäume war bei allen Varianten auf den Flächen mit Bodenbearbeitung deutlich besser als auf denen ohne. Insektenkahlfraß des Hauptbestandes führte bei Eiche unabhängig von der Bodenbearbeitung und bei Birke auf den Flächen mit Bodenbearbeitung zu einer geringeren Anzahl voll vitaler Bäume (Abb. 3.4-1). Die negativen Auswirkungen des Insektenkahlfraßes des Hauptbestandes auf die gepflanzten jungen Birken und Eichen kann offenbar durch die Entfernung der Humusaufgabe an den Pflanzplätzen überkompensiert werden.

4.7 Blatt- bzw. Nadelinhaltsstoffe

Die Teile einer Lebensgemeinschaft sind in einem dynamischen, sich selbst regulierendem System (= Ökosystem) mit einander verbunden (LUNDERSTÄDT, 1981a). Die Summe der Beziehungen zwischen den einzelnen Ökosystemgliedern wird als ökologische Bindung bezeichnet (LUNDERSTÄDT, 1981b). Der Masseinhalt in einem funktionstüchtigen System ist charakteristisch auf seine Glieder verteilt. Das bestehende Fließgleichgewicht kann durch den systeminternen Massefluß charakterisiert werden, dessen Grenzgrößen für eine Aufrechterhaltung der Funktionsfähigkeit des Systems nicht überschritten werden dürfen. Der Prozeß dieses Massetransfers wird als ökophysiologische Bindung bezeichnet (LUNDERSTÄDT, 1981a).

Das Wachstum phytophager Insekten wird wesentlich durch die Verfügbarkeit und die Qualität der Nahrung gesteuert, und nur verstärkend bzw. abschwächend durch Räuber und Parasiten beeinflusst (LUNDERSTÄDT, 1987). Innerhalb des Massenwechsels nimmt die Nahrung eine zentrale Stellung ein (LUNDERSTÄDT, 1973). Das als Nahrung für Insekten dienende Pflanzenmaterial unterliegt in seiner Zusammensetzung sowohl unter Freiland- als auch unter Laborbedingungen ständigen Änderungen in seiner chemischen Zusammensetzung (LUNDERSTÄDT und CLAUS, 1972). Physiologische Langzeitprozesse, wie z.B. die Anpassung des pflanzlichen Stoffwechsel an Fruktifikation, sind an physiologische Altersklassen gekoppelt und werden von periodischen Kurzzeitprozessen, wie z.B. Laubaustrieb, überlagert (LUNDERSTÄDT, 1987).

Eine Übersicht über die Größenordnung verschiedener Nadel- bzw. Blattinhaltsstoffe von Kiefer, Birke und Eiche in Abhängigkeit der Ausgangsbedingungen in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen, Saat unter Freilandbedingungen, Gefäßkultur unter Freilandbedingungen und Pflanzung unter Praxisbedingungen gibt Tab. 4.1.

Hervorzuheben sind die großen Unterschiede in der Inhaltsstoffzusammensetzung von Nadeln bzw. Blättern von Sämlingen und älteren Bäumen unter Labor- und Freilandsaatbeetbedingungen bzw. Gefäßkultur- und Praxisbedingungen. Blätter der Sämlinge von Birke und Eiche wiesen unter Laborbedingungen Nahrungswertindices auf, die ihnen eine wesentlich bessere Eignung als Insektennahrung verlieh; Blätter älterer Bäume hingegen waren unter Praxisbedingungen besser als Insektennahrung geeignet als unter Gefäßkultur-Bedingungen. Unter künstlichen Umweltbedingungen durchgeführte Versuche zur physiologischen Zusammensetzung von Nadeln bzw. Blättern - und damit ihrer Eignung als Insektennahrung - sind daher sehr nur bedingt auf unter natürlichen Umweltbedingungen aufgewachsenen Pflanzen zu übertragen.

4.7.1 proteingebundene Aminosäuren

Chemischer Aufbau

Stickstoff liegt in Pflanzen in anorganischer (Nitrat- und Ammoniumionen) und organischer Form (Nucleotide, Alkaloide, Proteine und Aminosäuren) vor. Aminosäuren sind organische Verbindungen mit Carboxyl- (-COOH) und Aminogruppen (-NH₂). Höhere Pflanzen sind stickstoffautotroph, sie können alle Aminosäuren selbst aus anorganischen Stickstoffquellen aufbauen (BORRIS und LIBBERT, 1985). Das Stickstoffangebot des Bodens ist in natürlichen Ökosystemen zumeist der limitierende Faktor für das Pflanzenwachstum (DALE, 1988). In dieser Untersuchung wurden lediglich die proteingebundenen Aminosäuren betrachtet (methodenbedingt ohne Cystein, Methionin und Tryptophan). Ihre Biosynthese geht in der Regel von Intermediaten des Kohlenstoffwechsels aus, denen durch reduktive Aminierung, Transaminierung oder reduktive Transaminierung eine α -Aminogruppe angefügt wird. Die proteingebundenen Aminosäuren lassen sich zu Aminosäurefamilien zusammenfassen, deren Biosynthese ihrer Kohlenstoffgerüste von einer gemeinsamen Vorstufe ausgeht (BORRIS und LIBBERT, 1985):

- α -Oxoglutarat- oder Glutamatfamilie: Glutaminsäure, Arginin und Prolin
- Pyruvatfamilie: Alanin, Valin, Leucin und Lysin
- Oxalacetat- oder Aspartatfamilie: Asparaginsäure, Lysin, Threonin, Methionin und Isoleucin
- Serinfamilie: Serin, Glycin und Cystein
- Pentosefamilie: Histidin, Tryptophan, Tyrosin und Phenylalanin

Lysin läßt sich auf Grund zweier möglicher Synthesewege (aus Aspartat + Pyruvat oder aus α -Oxoglutarat + Acetat) auch in die Glutamat- bzw. Pyruvatfamilie einordnen.

Tyrosin und Phenylalanin sind Vorstufen der meisten sekundären aromatischen Pflanzenstoffe. Im Phenylpropan-Stoffwechsel werden sie durch Desaminierung zu *p*-Cumarin bzw. *trans*-Zimtsäure umgesetzt (SCHÜTTE, 1982). Sie stellen somit ein Bindeglied zwischen dem Primär- und dem Sekundärstoffwechsel der Pflanze dar.

Bedeutung für die Pflanze

Die in der Pflanze vorliegenden Proteine lassen sich funktional in Enzym-, Struktur-, Speicher-, Transport- und kontraktile Proteine untergliedern (JACOB et al., 1991). Sie dienen in perennierenden Pflanzen zur Speicherung von Assimilaten und weisen als Bausteine und Enzyme eine zentrale Bedeutung im Stoffwechsel der Pflanzen auf (DICKSON, 1991).

Der Aminosäurestoffwechsel der Pflanze wird stark durch den Stickstoffgehalt des Bodens bestimmt. Eine Erhöhung des limitierenden Stickstoffangebots durch Düngung führte zu einer Zunahme der Aminosäurenkonzentration in Buchenblättern (BALSBERG PÄHLSSON, 1992). Ein zu hohes Stickstoffangebot führte zu einer Hemmung der Nitratreduktase und als Folge zu einer Abnahme der Aminosäuregehalte in Eichenblättern (AHRENS, 1998). Die Effizienz der Nährstoffaufnahme, insbesondere die der Stickstoffaufnahme, wurde bei Hängebirke und Waldkiefer

stark vom Phenolgehalt des Bodens herabgesetzt. Auf Böden mit geringem Stickstoffangebot war die Hängebirke im Gegensatz zur Waldkiefer nur bei geringen Gehalten phenolischer Verbindungen im Boden in der Lage, genügend Stickstoff aufzunehmen (WARDLE et al., 1998). Der Aufbau von Proteinen aus Aminosäuren wurde durch Wasserstreß behindert. Es kommt zu qualitativen Veränderungen der Proteine und zu einer Abnahme der Proteingehalte (DHINDSA und CLELAND, 1975; FORD, 1984; GOMEZ et al., 1988).

Blätter der Laubbäume weisen mit bis zu 5 % der Trockenmasse eine deutlich höhere Stickstoffkonzentration auf als Koniferennadeln (1-2 % der Trockenmasse) (MATTSON und SCRIBER, 1987). KALUDIN und KALUDIN (1968) sehen einen Zusammenhang zwischen dem Alter der Pflanze und ihrem Stickstoffhaushalt. In ihren Untersuchungen wiesen 30- bis 40jährige Waldkiefern deutlich erhöhte Protein-, Aminosäure- und Gesamtstickstoffgehalte auf als 10jährige und über 70jährige Bäume. Der Stickstoffgehalt von jungem Pflanzengewebe ist häufig deutlich höher als der älterer Pflanzenteile (SCRIBER und SLANSKY, 1981). Während junges Pflanzengewebe reich an löslichen Proteinen und freien Aminosäuren ist, finden sich in älterem Gewebe vor allem unlösliche Strukturproteine (MATTSON, 1980).

NAMBIAR und FIFE (1987) wiesen an *Pinus radiata* Stickstoffverlagerungen von Alt- zu Mainadeln während der Austriebsphase nach. Nach WETZEL und GREENWOOD (1989) wird der für das Streckungswachstum der Jungtriebe benötigte Stickstoff aus den Altnadeln herangeführt. Die für das Folgejahr notwendige Stickstoffeinlagerung findet in den Nadeln ab Spätsommer statt.

In Fichtennadeln traten im Frühjahr und im Herbst Maxima an proteingebundenen Aminosäuren, im Juli ein Zwischenmaximum auf. Die jahreszeitliche Schwankung der Summe der Konzentrationen der proteingebundenen Aminosäuren spiegelte sich in den Konzentrationsschwankungen der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren wieder. Mit steigendem Nadelalter wurden fallende Konzentrationen proteingebundener Aminosäuren beobachtet (LUNDERSTÄDT, 1973).

Bedeutung für die Insektenernährung

Für phytophage Insekten stellen die proteingebundenen Aminosäuren der Pflanzen die zentrale Stickstoffquelle und eine sekundäre Kohlenhydratquelle dar.

Der Gesamtstickstoff-Gehalt von Pflanzenmaterial liegt zwischen 1 und 5 % (BORRIS und LIBBERT, 1985; SCHOONHOVEN et al., 1998). In Kiefern- bzw. Fichtennadeln wurden Werte von 1 und 3 % gefunden (WEHRMANN, 1959; LUNDERSTÄDT, 1973). SCHOONHOVEN et al. (1998) fanden in Insektenlarven einen Gesamtstickstoff-Gehalt von 8 bis 14 %, allgemein findet sich in tierischem Gewebe ein Gesamtstickstoff-Gehalt von über 10 % (BORRIS und LIBBERT, 1985). In Larven der Blattwespe *Gilpinia* wurden 20- bis 30-fach höhere Proteingehalte als in ihnen als Nahrung dienenden Fichtennadeln gefunden (LUNDERSTÄDT, 1981b). Insekten sind während ihres Wachstums gezwungen, den in ihrer Nahrung vorhandenen Stickstoff stark zu akkumulieren. Aus entwicklungsphysiologischer Sicht kann der Stickstoff somit als begrenzenden Faktor für die Phytophagenentwicklung bezeichnet werden (MATTSON, 1980; SCRIBER und SLANSKY, 1981; WHITE, 1984; STRONG et al. 1984).

Der Gesamtstickstoff-Gehalt der Pflanzen spielt für die Beurteilung ihrer Eignung als Nahrung für phytophage Insekten nur eine untergeordnete Rolle. Von Bedeutung ist vielmehr die Betrachtung der verwertbaren proteingebundenen Aminosäuren, in denen in Kiefernadeln 50 bis 75 % des Gesamtstickstoffs gebunden ist (GORA, 1995). Lösliche Aminosäuren sind als Nahrungsfaktor mengenmäßig zu vernachlässigen. Sie liegen in Kiefern- und Fichtennadeln um den Faktor 100 niedriger als die proteingebundenen Aminosäuren vor (OTTO, 1970; LUNDERSTÄDT, 1973). Neben dem pflanzlichen Nahrungsbrei stellen symbiotische Darmbakterien eine weitere

Proteinquelle für die Insektenlarven dar (LUNDERSTÄDT UND HOPPE, 1975; SCHOPF, 1986). Proteingebundene Aminosäuren sind weiterhin für phytophage Insekten wichtige Nährstoffe, da ihr Stickstoffanteil für den Aufbau insekteneigener Verbindungen, wie z.B. Chitin, Proteine und Nucleinsäuren, unerlässlich ist (LUNDERSTÄDT et al., 1975; LEVINSON, 1976; SCHOPF, 1981). Dabei kommt den aromatischen proteingebundenen Aminosäuren eine besondere Bedeutung bei der Sklerotifizierung der Insekten zu (ANDERSEN, 1973; BERNAYS und WOODHEAD, 1984). Während den Aminosäuren Arginin, Histidin, Phenylalanin, Prolin und Tyrosin eine wichtige Rolle bei der Steuerung der ökophysiologischen Bindung zugesprochen wird, werden die übrigen Aminosäuren im wesentlichen als Zuwachsträger wirksam (LUNDERSTÄDT, 1983).

Neben ihrer Rolle als primäre Stickstoffquelle für phytophage Insekten kommt den Aminosäuren in der pflanzlichen Nahrung bei einer Kohlenhydrat-Mangelversorgung eine Bedeutung als sekundäre Kohlenhydratquelle zu. Aus ihnen wird im Stoffwechsel der Insekten über Acetyl-CoA, den Zitronensäurezyklus und Phosphoenolpyruvat Glucose synthetisiert. Im Vergleich zur direkten Kohlenhydrat-Zufuhr ist mit diesem Stoffwechselweg jedoch ein erhöhter Energieaufwand pro nutzbarem Mol Glucose verbunden (LUNDERSTÄDT et al., 1975; LEVINSON, 1976; SCHOPF, 1980).

In mehreren Untersuchungen wird auf die Bedeutung des in den Nahrungspflanzen enthaltenen Stickstoffs für die Entwicklung phytophager Insekten hingewiesen. Verbesserte Larvenentwicklungen zeigten Tiere, die stickstoffreiche Kost zu sich nahmen (SCHOPF, 1980; SCRIBER und SLANSKY, 1981; BRYANT et al., 1987; STOCKHOFF, 1992). Auf Populationsebene waren Größe, Abundanz und Überlebensrate phytophager Insekten mit dem Gesamtstickstoff-Gehalt der Pflanzen positiv korreliert (MYERS und POST, 1981; WHITE, 1984). Diese Befunde decken sich mit denen von MATTSON (1980). Er zeigte, daß die Nahrungsaufnahmemenge um so größer ist, je stickstoff- bzw. proteinärmer die Nahrung ist.

Viele Untersuchungen liegen zur Frage der Entwicklung phytophager Insekten in Abhängigkeit vom Proteingehalt ihrer Nahrung vor. Larven des Schmetterlings *Prodenia eridania* (Cramer) nahmen als Nahrung bevorzugt Pflanzen mit einem hohen Proteingehalt auf (SOOHOO und FRAENKEL, 1966 a und b). Insektenlarven, die proteinreiche Nahrung zu sich nahmen, entwickelten sich im allgemeinen besser als solche auf proteinärmerer Kost (MATTSON, 1980). Protein-Mangelversorgung führt gerade in den ersten Larvenstadien phytophager Insekten zu einer Entwicklungshemmung (WHITE, 1978 und 1984; TAYLOR, 1984; JENSEN, 1991; LINDROTH et al., 1991; MURUGAN und GEORGE, 1992; SHEPPARD und FRIEDMAN, 1992). Das Wachstum verschiedener Lepidopterenlarven wurde bei Verfütterung von Diäten maßgeblich durch die Zusammensetzung der in der Nahrung vorliegenden Proteine bestimmt (HORIE und WATANABE, 1983; KAROWE und MARTIN, 1989). Während SCHOPF (1986) keinen Zusammenhang zwischen dem Entwicklungserfolg von Larven der Blattwespe *Gilpinia hercyniae* und dem Proteingehalt ihrer Nahrung fand, wurde von anderen Autoren in Fütterungsversuchen eine Korrelation zwischen dem Gehalt an proteingebundenen Aminosäuren in der Nahrung und der Mortalitätsrate bzw. der Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven gefunden (LUNDERSTÄDT und HOPPE, 1975; BOMBOSCH und LUNDERSTÄDT, 1975; LUNDERSTÄDT, 1977; AVTZIS, 1978). Diese Zusammenhänge wurden in Freilandversuchen für die Nonne *Lymantria monacha* an Kiefer bestätigt (WALDMANN, 1999).

Ein Vergleich des Gehaltes an proteingebundenen Aminosäuren in der Nahrung und im Kot von Larven der Blattwespe *Gilpinia hercyniae* zeigte, daß diese keinen Mangelfaktor für das Insekt darstellen (LUNDERSTÄDT, 1973). Die Aufnahme rate des in der Nahrung vorliegenden Gesamtstickstoffs durch phytophage Insektenlarven liegen bei 50-60 % (LARSSON und TENOW, 1979; JENSEN, 1991), die der proteingebundenen Aminosäuren bei an Kiefer fressenden Larven

von Kiefernswärmer (*Hyloicus pinastri* L.), Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L.) und Nonne (*Lymantria monacha* L.) bei 75 % (WEDDELING, 1993; JANSEN, 1995). Im Laufe der Individuaalentwicklung unterliegt der Bedarf der Insektenlarven an Proteinen in der Nahrung Änderungen (STOCKHOFF, 1992). Der Proteingehalt im Kot von Larven der Nonne (*Lymantria monacha*) war im L6-Stadium besonders hoch (WALDMANN, 1999). Untersuchungen am Schwammspinner (*Lymantria dispar*) zeigten ab dem vierten Larvenstadium abnehmende Stickstoff-Aufnahmeraten (MONTGOMERY, 1982). In einem mittleren Konzentrationsbereich verläuft die Larvenentwicklung von phytophagen Insekten unabhängig vom Stickstoff-Gehalt der Nahrung. Sie sind hier in der Lage, sich durch eine Erhöhung der Stickstoff-Aufnahmerate an stickstoffärmere Nahrung anzupassen (SCHROEDER, 1986; KAROWE und MARTIN, 1989; JINDRA und SEHNAL, 1989).

Einzelne phytophage Insektenarten weisen sehr unterschiedliche Anforderungen an den Proteingehalt ihrer Nahrung auf (BROADWAY und DUFFEY, 1986). Entscheidend ist nicht die absolute Menge der in der Nahrung vorhandenen Proteine, sondern deren qualitative Zusammensetzung (LUNDERSTÄDT und HOPPE, 1975; BROADWAY und DUFFEY, 1986; KAROWE und MARTIN, 1989; SHEPPARD und FRIEDMAN, 1992) und eine für die Verdauung und Aufnahme proteingebundener Aminosäuren aus der Nahrung angepaßte Funktion des Darms (SCHROEDER, 1986). Bei der Blattwespe *Gilpinia hercyniae* erfolgt eine von den Bedürfnissen der Larve bestimmte Andauung der in der Nahrung vorliegenden Proteine (LUNDERSTÄDT und HOPPE, 1975; LUNDERSTÄDT, 1977). Hohe Aufnahmeraten durch die Insektenlarven fanden sich vor allem für die Aminosäuren Alanin, Arginin und Lysin sowie in abgeschwächter Form für Glutaminsäure und Phenylalanin. Diese stellen somit für die Larvenentwicklung einen relativen Mangelfaktor dar. Niedrige Aufnahmeraten wurden vor allem für Serin und Prolin gefunden (LUNDERSTÄDT, 1973; LUNDERSTÄDT und HOPPE, 1975; LUNDERSTÄDT, 1983; BROADWAY und DUFFEY, 1986). Wegen ihrer starken Konzentrationsschwankungen innerhalb untersuchter Pflanzengewebe weist DALE (1988) den Aminosäuren der α -Oxoglutarat- und der Oxalacetatfamilie die größte Bedeutung für das Populationswachstum von Herbivoren zu. Zwischen den einzelnen Inhaltsstoffen kommt es im Insektenkörper zu Wechselwirkungen. Die Verfügbarkeit der pflanzlichen Proteine für die Larven kann durch Komplexbildung mit ebenfalls im Nahrungsbrei vorhandenen Phenolen eingeschränkt werden (FEENY, 1970). Der Proteinaufschluß im Darm der Blattwespe *Gilpinia hercyniae* wird vom Kohlenhydratgehalt des Nahrungsbreis beeinflusst (LUNDERSTÄDT und HOPPE, 1975). Ein hoher Wassergehalt der Nahrung führt offenbar zu einer verbesserten Proteinverwertung (SOOHOO und FRAENKEL, 1966 a und b; MURUGAN und GEORGE, 1992).

4.7.2 Kohlenhydrate

Kohlenhydrate sind als Primärprodukte der Photosynthese Ausgangspunkt sämtlicher pflanzlichen Stoffwechselvorgänge (SUNG et al., 1988). Sie weisen eine ebenfalls zentrale Bedeutung in der Nahrungsphysiologie der Insekten auf. Sie stellen ein zentrales Element des Energiestoffwechsels dar und sind unentbehrlich für den Aufbau körpereigener Stoffe (LUNDERSTÄDT und CLAUS, 1972; LUNDERSTÄDT et al., 1975; LEVINSON, 1976, SCHOPF, 1983a).

Chemischer Aufbau

Kohlenhydrate sind eine große Klasse von Naturstoffen, die in jeder pflanzlichen und tierischen Zelle vorkommen. Chemisch betrachtet handelt es sich bei ihnen um Polyhydroxyverbindungen mit der allgemeinen Grundformel $C_n(H_2O)_m$. Ihre Biosynthese erfolgt primär aus Wasser und Kohlendioxid im Calvin-Zyklus der Photosynthese und aus anderen organischen Substanzen, besonders aus Fetten (Gluconeogenese) (BORRIS und LIBBERT, 1985).

Monosaccharide sind die einfachsten Kohlenhydrate. Sie lassen sich hydrolytisch nicht in einfachere spalten. Formal handelt es sich bei ihnen um primäre Oxidationsprodukte mehrwertiger Alkohole: Aldosen (z.B. Glucose) enthalten als funktionelle Gruppe eine Aldehydgruppe, Ketosen (z.B. Fructose) statt dessen eine Oxogruppe. Pflanzliche Monosaccharide enthalten 3 bis 7, seltener 8 oder 9 Kohlenstoffatome, die in der Regel in einer unverzweigten Kette angeordnet sind. Der größte Anteil der Aldose- und Ketosemoleküle liegt in der Zelle nicht offenkettig (acyklisch) vor, sondern bildet intramolekulare Halbacetale (Lactole) in Form heterozyklischer Fünfringe (Furanosen) oder Sechsringe (Pyranosen). Hexosen und Pentosen sind durch reversible Isomerisation in einander umwandelbar. Monosaccharide finden sich in pflanzlichen und tierischen Zellen in freier Form, vor allem als D-Glucose und D-Fructose, und gebunden in Oligo- und Polysacchariden sowie in Glycosiden (BORRIS und LIBBERT, 1985).

Oligosaccharide sind aus 2 bis 9 glycosidisch verbundenen Monosaccharidresten zusammengesetzte Kohlenhydrate. Sie sind in Pflanzen sowohl in freier als auch in gebundener Form weit verbreitet. Besondere Bedeutung in der Stoffwechselphysiologie der Pflanze kommt der Saccharose zu. Ihre Biosynthese erfolgt mit Hilfe von Glycosyltransferasen über Nucleosiddiphosphatzucker aus je einer Einheit Glucose und Fructose. Polysaccharide werden aus 10 bis zu einigen tausend Monosaccharidresten gebildet. Sie treten sowohl in unverzweigter als auch in verzweigter Form und aus einer Monosaccharidart oder als Mischpolymerisate auf. Besondere Bedeutung kommt der Cellulose als pflanzlichem Strukturkohlenhydrat und der Stärke als pflanzlichem Speicherkohlenhydrat zu. Cellulose ist ein hochmolekulares, unverzweigtes Polysaccharid aus 500 bis 30.000 Glucoseresten. Stärke ist ein hochmolekulares Polysaccharid aus Glucose, das zu 70-90% aus Amylopectin (durch glycosidische Bindungen verzweigtes Glucan) und zu 10-30% aus Amylose (unverzweigte, schraubenförmig gewundene Glucankette) besteht (BORRIS und LIBBERT, 1985).

Bedeutung für die Pflanze

Die Photosynthesereaktion mit der Biosynthese von Monosacchariden ist die grundlegende Form der Energiegewinnung der Pflanzen. Zuckermoleküle sind somit der Ausgangspunkt sämtlicher pflanzlicher Stoffwechselforgänge, sowohl des Energiestoffwechsels als auch der Synthese pflanzlicher Biomasse, (SUNG et al., 1988) und dienen der Pflanze als Energiespeicher- (Stärke) bzw. Energietransportmoleküle (Saccharose) (ZIMMERMANN und ZIEGLER, 1975; CHAMPIGNY, 1985; ESCHRICH, 1989). Darüber hinaus spielen sie neben organischen Säuren und anorganischen Ionen eine entscheidende Rolle bei der Regulation des osmotischen Druckes in der Pflanzenzelle (MATTSON und HAACK, 1987; HOLTZER et al., 1988).

Monosaccharide als Primärprodukte der Photosynthese liegen in der Pflanzenzelle in freier Form, vor allem als D-Glucose und D-Fructose, vor (HESS, 1999). Der größte Teil dieser Monosaccharide wird zur Speicherung des fixierten Kohlenstoffs und der Energie sofort in Saccharose und Stärke umgewandelt (CHAMPIGNY, 1985). Polysaccharide treten in der Pflanze als kettenförmige unverzweigte Moleküle aus einer Monosaccharidart (z.B. Stärke oder Cellulose) und als Mischpolymerisate (z.B. Hemicellulose) auf (BORRIS und LIBBERT, 1985). Während die löslichen Kohlenhydrate in den Zellvakuolen der Pflanze gespeichert werden, wird die Stärke als das dominierende Speicherkohlenhydrat höherer Pflanzen in Form von Stärkekörnern in den Amyloplasten eingelagert (BORRIS und LIBBERT, 1985; JACOB et al., 1991; STRASBURGER, 1991).

In Nadeln verschiedener Koniferen wurden lösliche Kohlenhydrate mit einem Anteil von 5 bis 10 % an der Trockenmasse gefunden (OTTO, 1970; LUNDERSTÄDT, 1973). Es wurden Monosaccharide (Arabinose, Fructose, Glucose und Xylose), Disaccharide (Rhamnose und Saccharose) und Trisaccharide (Melibiose und Raffinose) in den Nadeln nachgewiesen (ASSARSSON und THEANDER, 1958; THEANDER, 1965). In bedeutendem Umfang treten nur Fructose, Glucose und

Saccharose auf, während die übrigen Zucker lediglich in zu vernachlässigenden Mengen vorhanden sind (FISCHER und HÖLL, 1991). Saccharose stellt in Kiefernadeln den größten Anteil an den löslichen Zuckern, während Fructose und Glucose nur eine untergeordnete Rolle spielen (KÄTZEL et al., 1995). Dieses wurde von WALDMANN (1999) bestätigt.

Koniferen speichern Kohlenstoff und Energie in Form von Stärke in den Altnadeln, von wo aus sie im Frühjahr zur Bildung neuer Nadelmasse herangezogen werden (LARSSON, 1964; ERICSSON, 1978 und 1979), eine Heranführung von Speicherstoffen aus den übrigen Baumteilen unterbleibt nahezu vollständig (HANSEN und BECK, 1990).

WALDMANN (1999) stellte an ca. 20-jähriger Kiefer unter Freilandbedingungen im praxisüblichen Bestand eine deutliche Verringerung der Gesamtzuckergerhalte in den Nadeln nach Raupenfraß fest. Er vermutet, daß innerhalb des Systems Baum ein durch das Fraßgeschehen induzierter Verlagerungsprozeß als Abwehrreaktion der Kiefer stattfindet, der über die fraßbedingte Abnahme der Photosynthesekapazität hinausgeht.

Bedeutung für die Insektenernährung

Für phytophage Insekten stellen die pflanzenbürtigen lösliche Kohlenhydrate auf Grund ihrer zentralen Stellung im Energiestoffwechsel unverzichtbare Nährstoffe dar (DADD und MITTLER, 1965; LUNDERSTÄDT und CLAUS, 1972; SCHOPF, 1983a). Sie dienen neben der Energieerzeugung als Grundstoff der Synthese insekteneigener Polysaccharide, wie z.B. Trehalose, Glycogen und Chitin, sowie des Fettaufbaus (LUNDERSTÄDT et al., 1975; LEVINSON, 1976).

Kohlenhydrate, insbesondere Fructose, Glucose und Saccharose wirken in hohem Maße fraßstimulierend auf phytophage Insekten (OTTO, 1970; MATTSON und HAACK, 1987; SCHOONHOVEN et al., 1998). Die mit der Nahrung aufgenommenen löslichen Kohlenhydrate werden von älteren Larvenstadien phytophager Insekten fast komplett aufgenommen (OTTO, 1970; LUNDERSTÄDT und CLAUS, 1972; LUNDERSTÄDT und HOPPE, 1975; KULCKE, 1983; JENSEN, 1991; WEDDELING, 1993; WALDMANN, 1999). Jüngere Larven können offenbar nur Teile der in der Nahrung zur Verfügung stehenden löslichen Kohlenhydrate verwerten (OTTO, 1970). Eine Erhöhung des Kohlenhydratgehaltes der Nahrung führte bei der Nonne (*Lymantria monacha* L.) und bei Kiefernspinnern (*Dendrolimus pini* L.) zu höheren Überlebensrate der Larven (SCHWENKE, 1968).

Im Gegensatz zur Verwertung löslicher Kohlenhydrate ist die Nutzung der in der Nahrung enthaltenen Stärke durch phytophage Insektenlarven stark eingeschränkt. Obwohl im Darm von Larven der Blattwespe *Gilpinia hercyniae* Htg. und der Kiefernbuschhornblattwespe *Diprion pini* L. eine enzymatische Aufspaltung der in der Nahrung vorhandenen Stärke mittels Amylase nachgewiesen worden ist (SCHULZE und ERHARD, 1963; DINISH, 1974), wurde eine Stärkeanreicherung im Kot dieser Larven und von Larven der Nonne *Lymantria monacha* L. und Forleule *Panolis flammea* L. gefunden (LUNDERSTÄDT et al., 1975; GORA, 1995). Bei älteren Larven des Kiefernswärmers (*Hyloicus pinastri* L.) wurde dagegen eine vollständige Verwertung der in der Nahrung enthaltenen Stärke gefunden (OTTO, 1970).

4.7.3 Phenole

In den Zellen höherer Pflanzen finden sich viele verschiedene Verbindungen, die keine Funktion im primären auf Wachstum und Fruktifikation ausgerichteten Stoffwechsel der Pflanze haben. Diese Verbindungen werden unter dem Überbegriff „sekundäre Pflanzenstoffe“ gebündelt. Die sekundären Pflanzenstoffe können zwischen 10 und 20 % der Trockenmasse ausmachen (SCHOPF et al., 1982; HELDT, 1996) und liegen in den Zellvakuolen, in spezialisierten Zellen wie

Harzkanälen und Oxalatzellen oder als Zellwandkomponenten vor (HASLAM et al., 1992). Da ihre Biosynthese sehr energieaufwendig ist (CROTEAU et al., 1972; GULMAN und MOONEY, 1986; LAMBERS und RYCHTER, 1990) und dadurch zu einer Einschränkung der pflanzlichen Primärfunktionen Wachstum und Fruktifikation führt (MATTSON, 1980), müssen sie für die Pflanze eine hohe Bedeutung aufweisen. Ihre exakte Funktion im System Pflanze ist noch weitgehend unklar (SCHÜTTE, 1982). Sekundäre Pflanzenstoffe treten als Enzyminhibitoren, Wachstumsfaktoren und Antioxidantien auf und spielen eine wichtige Rolle im pflanzlichen Abwehrstoffwechsel (SWAIN 1977; BORRIS und LIBBERT, 1985).

Chemischer Aufbau

Der größte Anteil der sekundären Pflanzenstoffe wird von den Phenolen gebildet, die als funktionelle Gruppe einen C₆-Ring aufweisen (BORRIS und LIBBERT, 1985). Phenole finden sich in Pflanzen in freier Form oder in gebundener Form als Ester oder Glycoside (ANDERSSON und LUNDGREEN, 1988; HASLAM, 1989; HASLAM et al., 1992).

Sie lassen sich in einfache Phenole, Flavonoide und Hydroxyzimtsäurederivate einteilen (HO, 1992). Polymere mit mindestens zwei phenolischen Hydroxylgruppen werden als Polyphenole – und wenn sie in der Lage sind Proteine zu präzipitieren als Tannine oder Gerbstoffe - bezeichnet (HASLAM, 1988).

Flavonoide sind typische Produkte des Sekundärstoffwechsels der Pflanzen und bilden die am weitesten verbreitete Gruppe der phenolischen Sekundärstoffe (SCHÜTTE, 1982). Als Grundgerüst fungiert das Ringsystem des 2-Phenylchromans (= Flavan), das über den Stoffwechsel der Phenylpropane auf dem Shikimisäure- und dem Polyketidweg synthetisiert wird. Ein Phenylpropanderivat (aktivierte *p*-Cumarinsäure oder andere aktivierte Zimtsäurederivate) dient als Startmolekül für die Anlagerung von drei Acetateinheiten (aus Malonyl-CoA stammend), wobei im Beisein von Flavanon-Synthetase ein offenkettiges C₁₅-Intermediat entsteht. Dieses Intermediat zyklisiert über Chalcon zu einem Flavanon als primärem Flavonoid. Die Mehrzahl der Flavonoide liegt in der Pflanze in glycosidierter Form vor. Durch Hydroxylierung entstehen Flavanonole, aus denen sich unter anderem Flavonole, Flavon-3,4-diole, Anthocyanidine und Catechin ableiten. Catechine (= Flavan-3-ole oder Flavanole) bilden die am stärksten reduzierte Klasse der Flavonoide. Sie stellen zusammen mit Leucoanthocyanidinen die Muttersubstanzen von Catechingerbstoffen und Phlobaphenen (SCHÜTTE, 1982; BORRIS und LIBBERT, 1985).

Flavonotannine oder –gerbstoffe weisen ein Molgewicht von 5.000 bis 20.000 U auf. Wichtigste Vertreter dieser Gruppe sind Proanthocyanidine (Flavan-3-ol-Dimere oder –Oligomere), die aus Prodelphinidinen und Procyanidinen bestehen. Procyanidine entstehen aus Catechin und Epicatechin nach enzymatischer Oxidation und spontaner radikalischer Polymerisation (HASLAM, 1988; HASLAM, 1989; KINDL, 1994; HESS, 1999).

Komplexbildung mit Proteinen

Die Polyphenole werden in den Pflanzenzellen in Vakuolen gespeichert. Eine Zerstörung der Zellstrukturen, wie sie zum Beispiel durch Insektenfraß hervorgerufen werden kann, führt zu einer Freisetzung der Polyphenole, die dann mit den im Cytoplasma vorhandenen Proteinen und Polyphenoloxidasen in Kontakt kommen können (HASLAM et al., 1992). Über die Hydroxylgruppen können die Polyphenole mit den Amid- und Carboxylgruppen der Proteine sowohl reversible als auch irreversible Bindungen eingehen (SWAIN, 1977 und 1979; HASLAM, 1988). Es ist von molekülspezifischen Reaktionen auszugehen (SCHOPF und HARTL, 1977). Eine entscheidende Rolle bei der Interaktionsfähigkeit der Polyphenole mit den Proteinen spielt ihre räumliche Struktur, ihr Polymerisationsgrad und damit zusammenhängend die Anzahl ihrer funktio-

nellen Phenolgruppen (HASLAM, 1988). Oligomere aus 8 bis 9 Epicatechin- bzw. Catechineinheiten weisen die stärkste Bindungsfähigkeit und damit die höchste biologische Aktivität auf (PORTER und WOODRUFFE, 1984). GORA (1995) faßt zusammen, daß die Fähigkeit der Polyphenole zur Proteinpräzipitation abhängig ist von der Struktur der Polyphenole und der zu komplexierenden Proteine, dem pH-Wert der Lösung und dem Vorhandensein einer ausreichenden Wassermenge.

Die entstehenden Tannin-Protein-Komplexe blockieren die aktiven Zentren der Enzyme und maskieren Substratproteine (SWAIN, 1977 und 1979). Für phytophage Insekten bedeutet das eine verdauungshemmende Komplexbildung mit Nahrungsproteinen und eine direkte Hemmung insekteneigener Verdauungsenzyme (FEENY, 1970). HENN (1997) weist darauf hin, daß auch Komplexbildungen von Polyphenolen mit Kohlenhydraten auftreten können.

Bedeutung für die Insektenernährung

Im Laufe der Koevolution haben sich phytophage Insekten an die chemische Zusammensetzung ihrer Nahrungspflanzen angepaßt (LINDROTH et al., 1991). Insektenlarven können die negativen Wirkungen der nahrungsbürtigen Tannine während der Nahrungsverdauung im Darm abschwächen. Ihnen stehen dabei folgende Möglichkeiten zur Verfügung: metabolische Degradation der Stoffe durch Enzyme, Konjugation mit Zuckern, Aminosäuren, Sulfaten oder Phosphaten, Variation des pH-Wertes im Darm und Einsatz oberflächenaktiver Substanzen („surfactants“) (GORA, 1995).

Die metabolische Degradation von Tanninen findet im wesentlichen enzymatisch (über multifunction-oxidasen) im Mitteldarm der Insektenlarven statt, wobei ältere Larvenstadien eine höhere Enzymaktivität aufweisen als jüngere (BRATTSTEN, 1979). Im Darm von Lepidopterenlarven wurden Esterasen als Detoxifikationsenzyme für phenolische Glycoside nachgewiesen (LINDROTH, 1989).

Bei Larven des Schwammspinners *Lymantria dispar* L. treten Phospholipide als oberflächenaktive Substanzen auf, die eine entscheidende Rolle bei der Verhinderung der Proteinpräzipitation durch Polyphenole spielen (VEAU und SCHULTZ, 1992). Die große Bedeutung von organischen oberflächenaktiven Substanzen wird von MARTIN und MARTIN (1984) und MARTIN et al. (1987) unterstrichen, die eine starke Einschränkung der Komplexbildung von Polyphenolen mit Proteinen fanden.

Komplexe aus Polyphenolen und Proteinen werden bei pH-Werten $> 8,0$ instabil (LOOMIS und BATAILLE, 1966). Schon früh wurde vermutet, daß die alkalischen pH-Werte im Bereich des Mitteldarms eine evolutionäre Anpassung phytophager Insekten an den Tanningehalt ihrer Nahrung darstellt (FEENY, 1969). Für die Nahrungsverwertung stellt der pH-Wert im Mitteldarm der Insektenlarven eine entscheidende Größe dar. Neben seinem großen Einfluß auf die Komplexbildung aus nahrungsbürtigen Polyphenolen und Proteinen regelt er die Enzymaktivität und wirkt entscheidend auf die Darmsymbionten ein (BERENBAUM, 1980).

Die Auswirkung tanninreicher Kost auf die Entwicklung phytophager Insektenlarven ist nicht eindeutig geklärt. Unterschiedliche Untersuchungen zeigen sowohl, besonders auf Einzeltierebene, entwicklungshemmende als auch entwicklungsfördernde Einflüsse.

Das Larvenwachstum und das Puppengewicht von Larven des Frostspanners *Operophtera brumata* L., die auf mit Tanninen aus Eichenblättern versetzten Nährmedien aufgezogen worden sind, waren negativ mit dem Tanningehalt der Nahrung korreliert. Eine Begründung hierfür wird in der Komplexbildung von Polyphenolen mit Nahrungsproteinen und damit einem erschwerten

enzymatischen Abbau vermutet (FEENY, 1968 und 1969). Sekundäre Pflanzenstoffe können grundsätzlich auf drei Arten negative Auswirkungen auf das phytophage Insekt hervorrufen: Durch die Induzierung einer Beiß- bzw. Schluckhemmung kann die Nahrungsaufnahme quantitativ verringert werden, die Nahrungsverwertbarkeit kann abgesenkt werden (Tannin-Protein-Komplexe) und es kann zu direkter Beeinflussung physiologischer Prozesse (Wirkung als Fraßgift) kommen (SCHOONHOVEN et al., 1998). Zusätzlich wurde eine inhibierende Wirkung phenolischer Substanzen auf die metabolische Aktivität der Darmflora gefunden (SCHOPF, 1986). Nahrungsbürtige Phenole können im Darm der Insektenlarven zu einer unmittelbaren Epitelienschädigung führen. Dadurch können sie den Verdauungstrakt verlassen und in der Hämolymphe den metabolischen Stoffwechsel des Insektes behindern (BERNAYS, 1978; STEINLY und BEE-RENBAUM, 1985; SCHOPF, 1986; LINDROTH und PETTERSON, 1988). Tanninreiche Kost bewirkt oft eine gesteigerte Mortalität und verminderte Wachstumsgeschwindigkeit bei Insektenlarven. Gründe hierfür sind eine quantitativ niedrigere Nahrungsaufnahme, die mit einer verminderten Aufschließbarkeit der Nahrung und damit einem geringeren Ausnutzungsgrad durch das Insekt einher geht (REESE et al., 1982; SCHOPF, 1983 b und 1986; BRYANT et al., 1987). Trotz der Vielzahl an nicht erfaßbaren Einflüssen und Wechselwirkungen unter Freilandbedingungen konnte WALDMANN (1999) in Larven der Nonne *Lymantria monache* L. deutliche Hinweise für eine verdauungshemmende Wirkung von Proanthocyanidinen finden. Die Anfälligkeit phytophager Insekten für Pathogene wird durch Streß infolge einer durch sekundäre Pflanzenstoffe hervorgerufenen individuellen Verschlechterung der Ernährungssituation verstärkt (MEADE und HARE, 1994).

Nahrungsbürtige Tannine können andererseits durch negative Auswirkungen auf Viren, die das Insekt befallen haben, zu einer Verbesserung der Insektenentwicklung führen (KEATING und YENDOL, 1987; KEATING et al., 1988; LORD und UNDEEN, 1990; APPEL, 1993 und 1995). ROTH et al. (1997) fanden eine erhöhte Parasitenmortalität in Larven des Schwammspinners *Lymantria dispar* L., die mit tanninangereicherter Kost gefüttert worden sind. Die Eignung phytophager Insekten als Nahrung für Räuber und Parasiten kann durch aufgenommene Polyphenole verschlechtert werden, so daß mit einem verbesserten Entwicklungserfolg der Phytophagenpopulation zu rechnen ist (HAUKIOJA, 1980).

Es finden sich Hinweise darauf, daß hohe Phenolgehalte im Boden das Höhenwachstum von Birkensämlingen vermindern (WARDLE et al., 1998).

Jahresgang der Phenole

In Kiefernnadeln wurden von einigen Autoren unter Freilandbedingungen nur geringe Schwankungen der Phenolgehalte in Alt- und Mainadeln im Jahresverlauf gefunden (WATT, 1989; HATCHER, 1990; WALDMANN, 1999). Andere Autoren fanden ein ausgeprägtes Proanthocyanidinmaximum in Mainadeln während der Austriebsphase (WEDDELING, 1993; GORA, 1995) bzw. durchgehend in Altnadeln höhere Gesamtphenolgehalte als in Mainadeln (WAGNER und EVANS, 1985).

Im Gegensatz zur Kiefer zeigen die Gesamtphenolgehalte in den Blattorganen laubabwerfender Bäume einen ausgeprägten Jahresgang. Eine Erhöhung des Proanthocyanidingehaltes führt mit zunehmendem Alter der Blattorgane zu einem deutlichen Anstieg des Gesamtphenolgehaltes in Eichenblättern und Lärchennadeln (FEENY, 1970; HABERMANN, 1994).

4.7.4 Chlorophyll

Die Photosynthese stellt durch die Umwandlung von Strahlungsenergie in durch Lebewesen nutzbare chemische Energie und die Schaffung primärer Kohlenstoffverbindungen die Grundlage für alles Leben dar. Eine zentrale Rolle spielen Chlorophylle als die grünen Photosynthesepigmente, die in den Thylakoiden aller photoautotrophen Pflanzen anzutreffen sind.

Chemischer Aufbau

Chlorophylle treten in fünf chemisch verschiedenen Formen (Chlorophyll a bis e) auf, wovon lediglich die Chlorophylle a und b in Samenpflanzen vorkommen. Sie sind vom Porphin, bzw. seinen Di- und Tetrahydroderivaten, abgeleitete Mangan-Komplexe. Sie weisen neben den vier Pyrrolringen des Porphins einen Cyclopentenonring und zwei Carboxylgruppen auf. Von letzteren liegt eine (außer beim Chlorophyll c) mit einem C₂₀-Alkohol (dem Diterpen Phytol) verestert, die andere methyliert vor (BORRIS und LIBBERT, 1985, NULTSCH, 1986).

Bedeutung für die Pflanze

Zur Durchführung der Photosynthesereaktion sind Pflanzen zwingend auf das Vorhandensein von Chlorophyll a und b angewiesen. Chlorophylle stellen somit eine unverzichtbare Voraussetzung für den Aufbau primärer Kohlenhydratmoleküle der Pflanze und somit des pflanzlichen Stoffwechsels überhaupt dar.

Chlorophylle treten in Samenpflanzen mit 0,5-2 % der pflanzlichen Trockenmasse auf. Sie liegen als aktive Photosynthesepigmente in den Thylakoiden der Pflanze vor. Thylakoide sind photosynthetisch aktive Membranstrukturen, die in Form säckchenartig geschlossener Gebilde auftreten. Bei höheren Pflanzen differenzieren sie sich in einzeln liegende Stromathylakoide und kurze, dicht gestapelt vorliegende Granathylakoide (BORRIS und LIBBERT, 1985, NULTSCH, 1986). Die Photosynthesepigmente sind wie die die Photosynthese-Elektronen-Transportkette tragenden Proteinkomplexe in die die Grundstruktur der Thylakoide bildende Lipiddoppelschicht eingelagert. Hier bilden sie mit den Proteinkomplexen gemeinsame Chlorophyll-Proteinkomplexe.

Eine herausragende Rolle für die Photosynthese spielt das weit verbreitete Chlorophyll a. Von diesem sind mit den Molekül-Formen P₇₀₀ und P₆₈₀ zwei photochemisch aktive Typen bekannt. Chlorophyll a dient in den Photosynthesereaktionszentren als Energiefalle ("Trapping Center"). Chlorophyll b tritt in den Samenpflanzen als akzessorisches Pigment auf. Es kommt hier nur zu etwa einem Drittel der Menge des Chlorophyll a vor (NULTSCH, 1986).

Bedeutung für die Insektenernährung

Chlorophylle spielen weder für den Energiestoffwechsel der phytophagen Insekten noch als sekundäre pflanzliche Störstoffe eine größere Rolle.

4.7.5 Nahrungswertindices

Nadeln und Blätter von Bäumen enthalten neben den für den Energie- und Baustoffwechsel phytophager Insekten unentbehrlichen Stoffen (lösliche Kohlenhydrate als primäre Energiequelle, proteingebundene Aminosäuren als sekundäre Energiequelle und Grundsubstanzen für den Baustoffwechsel (LUNDERSTÄDT et al., 1975) auch Störstoffe (phenolische Verbindungen), die sich negativ auf die Insektenentwicklung auswirken. Die Detoxifizierung der in der Nahrung enthaltenen Störstoffe ist für die Insekten energieaufwendig (SCHOPF, 1986). Phenolische Verbindungen setzen somit den Wirkungsgrad der aufgenommenen Nahrung für den Energie- und

Baustoffwechsel der Insekten herab. In dieser Effizienzverminderung ist die Wirkung phenolischer Substanzen in der Nahrung auf den Stoffwechsel der Insekten zu sehen (BUTLER und ROGLER, 1992).

Für den Entwicklungserfolg phytophager Insekten spielt die Qualität der Nahrung eine herausragende Rolle. Eine Vielzahl von Untersuchungen kommen zu dem Schluß, daß nicht deren absolute Gehalte einzelner Verbindungen, sondern vielmehr das Verhältnis der Nähr- und Störstoffe zueinander die Qualität der Nahrung für Insekten bestimmt (FEENY, 1970; LUNDERSTÄDT und HOPPE, 1975; SCHOPF, 1982 und 1986; HABERMANN, 1994). Eine Häufung des Auftretens vieler Phytophagenarten im Frühsommer fällt mit einem für die Insekten günstigen Verhältnis von Nähr- zu Störstoffen in Nadeln der Fichte zusammen (LUNDERSTÄDT und AHLERS, 1983). Der Entwicklungserfolg von Larven der Roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer* Geoff.) wurde durch hohe Stickstoff-Phenol-Verhältnisse in den Nadeln der Kiefer verbessert (NIEMELÄ et al., 1987). Hohe Gehalte an phenolischen Verbindungen bei gleichzeitig niedrigen Proteingehalten in der Nahrung führten bei Lepidopterenlarven zu einer Entwicklungsverzögerung und erhöhter Sterblichkeit (LINDROTH und BLOOMER, 1991; JOSEPH et al., 1993).

Durch eine aktive Verringerung der Nahrungsqualität ihrer Nadeln- bzw. Blätter können Pflanzen bis zu einem gewissen Grade phytophage Insekten abwehren (HARBORNE, 1995). Streß und starke Nadelverluste führen jedoch bei der Kiefer zu einer Verbesserung der Nahrungsqualität für Insekten (WHITE, 1974; WAGNER und EVANS, 1985). Die Bedeutung der Nahrungsqualität ist für phytophage Insekten besonders in den ersten Larvenstadien sehr groß, ein für sie ungünstiges Nährstoff-/Störstoffverhältnis führt zu einer erhöhten Mortalitätsrate (ZWÖLFER, 1934; OTTO, 1970; BRATTSTEN, 1979; SCRIBER und SLANSKY, 1981; LARSSON et al., 1986; SCHULTZ und LECHOWICZ, 1986; LINDROTH und BLOOMER, 1991).

4.7.6 Ergebnisse dieser Untersuchung

Einfluß der Versuchsanordnung auf die Inhaltsstoff-Muster der Nadeln bzw. Blätter

Die Gehalte an verschiedenen Inhaltsstoffen und deren Verhältnisse zu einander in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche wiesen innerhalb der einzelnen Teilversuche und in deutlich stärkerem Maße auch zwischen den verschiedenen Teilversuchen zum Teil sehr starke Schwankungen auf (Tab. 4-1, Abb. 4-3 und 4-4). So zeigte der Gehalt an Monosacchariden in Nadeln bzw. Blättern der Bäume eine starke Streuung über die einzelnen Teilversuche, die im Vergleich der Teilversuche Saat unter Laborbedingungen und Saat unter Freilandbedingungen besonders hoch war. Der Saccharosegehalt lag in den einzelnen Teilversuchen eng beieinander, lediglich Nadeln von Kiefer (deutlich erhöht) und Blättern von Birke (deutlich erniedrigt) im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen wichen stark ab. Auf Grund des großen Saccharoseanteils zeigte sich das gleiche Bild bei der Summe der löslichen Kohlenhydrate. Der Stärkegehalt und der Gesamtgehalt phenolischer Verbindungen hingegen lagen bei Kiefer und Birke in den einzelnen Teilversuchen jeweils eng beieinander. Bei Eiche waren sie über die Teilversuche stark variierend, wobei die Werte auf den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen und Saat unter Freilandbedingungen die Extrema bildeten. Auffällig verhielt sich ebenfalls der Chlorophyllgehalt, der im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen deutlich über dem in den anderen Teilversuchen liegt. Der Gesamtgehalt an proteingebundenen Aminosäuren wies zwischen den Teilversuchen nur geringe Streuungen auf, lediglich in Nadeln von Kiefer im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen war er deutlich erhöht (Abb. 4.3). Insgesamt betrachtet sind die Unterschiede zwischen den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen und Saat unter Freilandbedingungen sowohl in Bezug auf die Einzelstoffe als auch deren Verhältnisse zueinander deutlich größer als die zwischen den Teilversuchen Gefäßkultur unter Freilandbedingungen und Pflan-

zung unter Praxisbedingungen. Die innerhalb eines Teilversuches auftretenden Schwankungen können durch die genetische Vielfalt des verwendeten Pflanzenmaterials, kleinere versuchsbedingte Standort- und Behandlungsunterschiede der einzelnen Pflanzen und in geringem Maße analysebedingte Abweichungen bedingt sein. Die zum Teil sehr großen Differenzen der Inhaltsstoffgehalte zwischen den Teilversuchen Saat unter Freilandbedingungen und Saat unter Laborbedingungen bzw. den Teilversuchen Pflanzung unter Praxisbedingungen und Gefäßkultur unter Freilandbedingungen gingen jedoch deutlich über die Schwankungen in den einzelnen Teilversuchen hinaus. Insbesondere im Vergleich der Teilversuche Saat unter Laborbedingungen und Saat unter Freilandbedingungen zeigten sich deutliche Unterschiede in den Größenordnungen der untersuchten Nadel- bzw. Blatinhaltsstoffe und deren Verhältnissen zueinander (Nahrungswertindices). Während Kiefer, Birke und Eiche bei den Einzelstoffen mehr oder weniger gleich stark betroffen waren, nahm die Beeinflussung der Nahrungswertindices von Kiefer über Birke zu Eiche deutlich zu. Im Vergleich der Teilversuche Gefäßkultur unter Freilandbedingungen und Pflanzung unter Praxisbedingungen zeigte sich in Blättern von Birke lediglich eine Verschiebung der Größenordnung des Chlorophyllgehaltes, während in Blättern von Eiche bei gleichen Größenordnungen der untersuchten Einzelstoffe eine Veränderung verschiedener Nahrungswertindices auftrat. Da gleiche Probennahme- und Analysebedingungen eingehalten worden sind, sind die aufgetretenen Verschiebungen in den Größenordnungen der untersuchten Parameter auf die unterschiedliche Reaktion der Pflanzen auf die Unterschiede zwischen den nahezu natürlichen Wuchsbedingungen einerseits und denen unter Labor- bzw. Gefäßkultur-Bedingungen andererseits zurückzuführen. Obwohl versucht worden ist, letztere an die natürlichen Wuchsbedingungen anzupassen, ist dieses offensichtlich nur sehr eingeschränkt gelungen. Eine Übertragung der unter künstlichen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse auf die forstliche Praxis ist daher nur sehr eingeschränkt möglich.

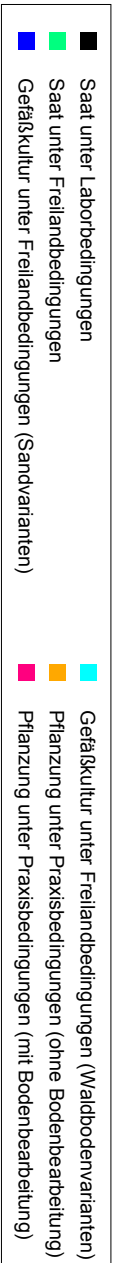
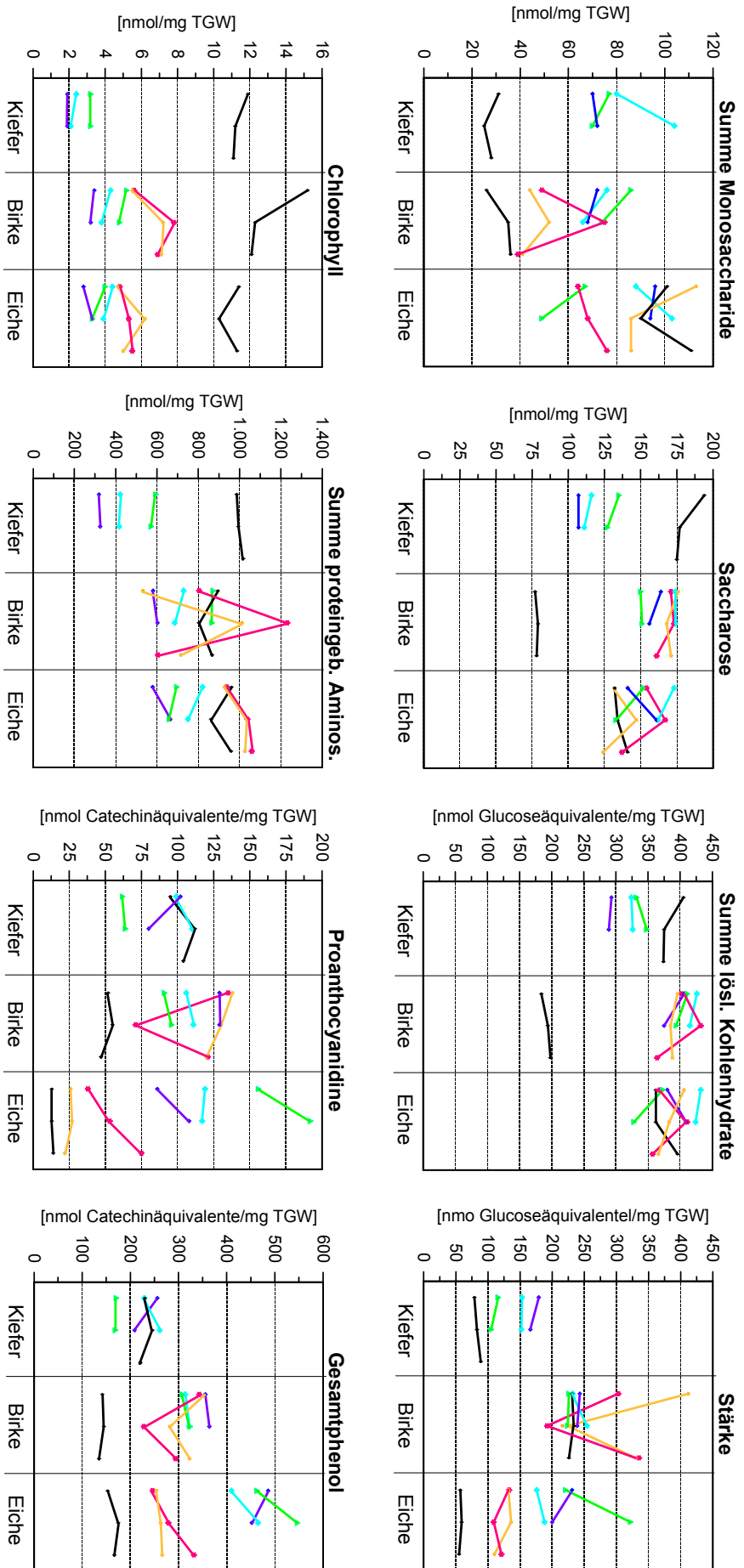


Abb. 4.3: Mediane der Konzentrationen verschiedener Inhaltsstoffe in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (Sand - Sand mit Insektenkot - Sand mit Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (Sand - Sand mit Insektenkot; Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne und mit Bodenbearbeitung)).

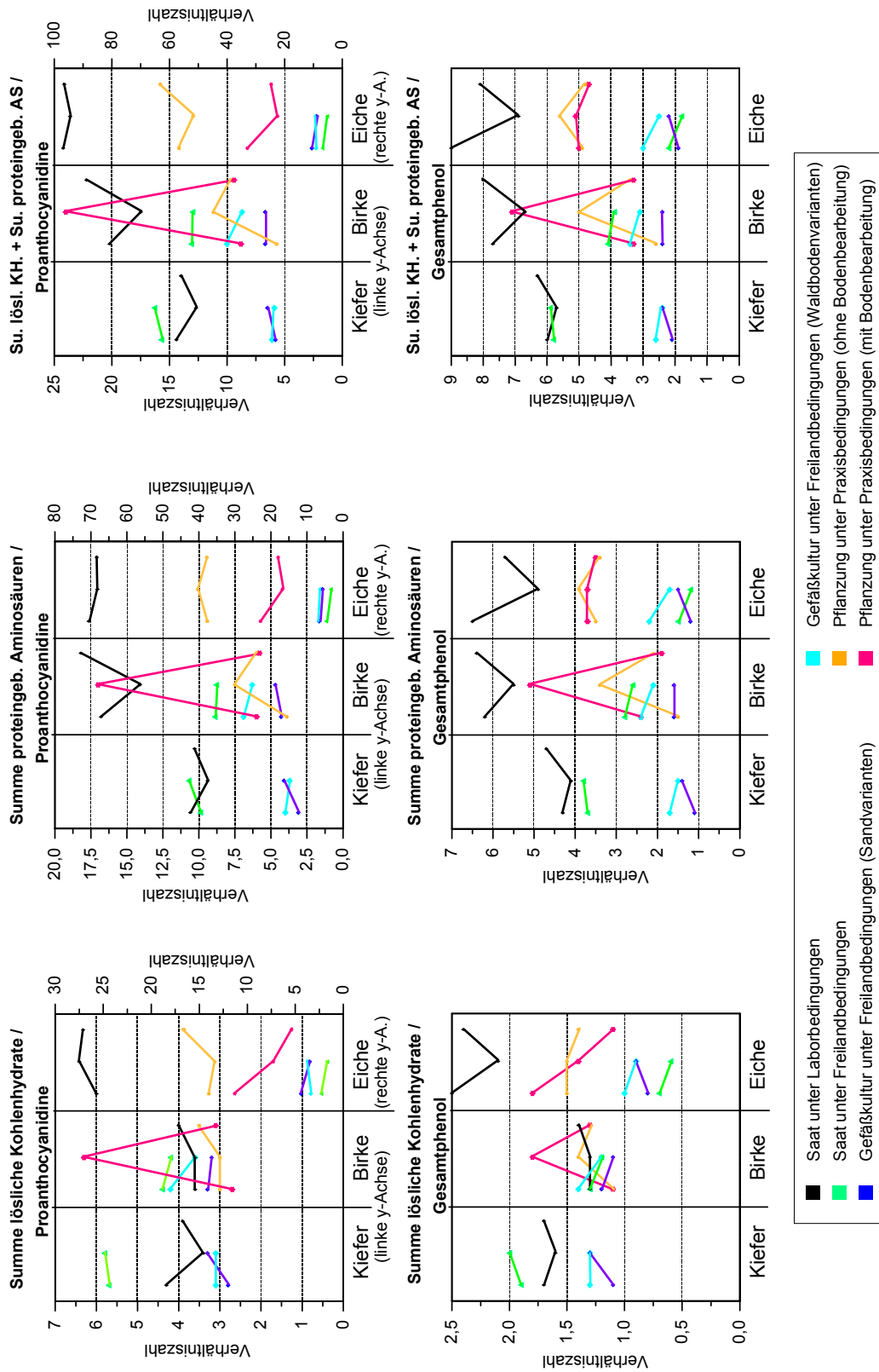


Abb. 4.4: Mediane der Verhältnisse der Konzentrationen verschiedener Inhaltsstoffe in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot - Sand mit Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot; Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß jeweils für die Varianten ohne und mit Bodenbearbeitung).

Einfluß der Gabe von Insektenkot und der Bodenbearbeitung auf die Inhaltsstoff-Muster der Nadeln bzw. Blätter

Eine starke Beeinflussung der Inhaltsstoff-Konzentrationen und deren Verhältnisse zu einander durch Gabe von Insektenkot in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche trat insbesondere in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen und Pflanzung unter Praxisbedingungen auf. Blätter von Eiche wurden darüber hinaus auch im Teilversuch Saat unter Freilandbedingungen zum Teil deutlich beeinflusst (Abb. 4-5).

	Kiefer					Birke					Eiche					Σ				
	Saat unter Laborbedingungen		Saat unter Freilandbedingungen		Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	Saat unter Laborbedingungen		Saat unter Freilandbedingungen		Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	Pflanzung unter Praxisbedingungen		Saat unter Laborbedingungen		Saat unter Freilandbedingungen		Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	Pflanzung unter Praxisbedingungen		
	Kot	Dünger	Sand-	Wald-		Kot	Dünger	Sand-	Wald-		ohne Bodenbearb.	mit Bodenbearb.	Kot	Dünger	Sand-			Wald-	ohne Bodenbearb.	mit Bodenbearb.
Monosaccharide	✓	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
Saccharose	✓	✓	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
lösl. Kohlenhydrate	✓	✓	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
Stärke	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
Chlorophyll	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9
proteingeb. Aminos.	✓	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9
Proanthocyanidine	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Gesamtphenol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
lösl. Kohlenhydrate / Proanthocyanidine	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
lösl. Kohlenhydrate / Gesamtphenol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9
proteingeb. Aminos. / Proanthocyanidine	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
proteingeb. Aminos. / Gesamtphenol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9
Lösl. KH + proteing. AS / Proanthocyanidine	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Lösl. KH + proteing. AS / Gesamtphenol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8
Σ	14	12	0	0	0	9	7	0	0	0	10	13	6	2	7	0	2	6	10	

Abb. 4-5: Tendenzieller Verlauf der Mediane verschiedener Inhaltsstoffe bzw. derer Verhältnisse zueinander in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (Kot in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / Dünger in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (Sandboden in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / Waldboden in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (ohne Bodenbearbeitung in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß / mit Bodenbearbeitung in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß). Grau unterlegt sind Änderungen unter Einfluß der Zugabe von Insektenkot bzw. Dünger, zeilen- und spaltenweise ist die Anzahl der Teilversuche mit insektenkotbedingter Änderung aufsummiert.

Der bei Kahlfraßsituationen in großen Mengen anfallende Insektenkot enthält neben vielen physiologisch wirksamen sekundären Pflanzenstoffen eine nicht unbeachtliche Menge an organisch gebundenem Stickstoff. Im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen wurde untersucht, ob

mögliche Veränderungen im Inhaltsstoff-Muster von Nadeln bzw. Blättern durch Gabe von Insektenkot auf dessen Düngewirkung zurückzuführen sind. Dem Grundsubstrat eines Teils der Versuchspflanzen wurde Insektenkot in drei unterschiedlich hohen Konzentrationen zugegeben, dem eines anderen Teils Kalkammonsalpeter in entsprechender Stickstoffmenge. Bei allen drei untersuchten Baumarten wurden mehr Inhaltsstoffe der Nadeln bzw. Blätter in ihrer Konzentration durch Gabe von Insektenkot als durch Gabe von Dünger beeinflusst, wobei die Anzahl der beeinflussten Inhaltsstoffe bzw. deren Verhältnisse zueinander bei Kiefer am höchsten und bei Eiche - möglicherweise auf Grund des hohen Nährstoffvorrates im Samen - am niedrigsten war. Nur in sehr wenigen Fällen war die Beeinflussung gleichgerichtet - in den weitaus meisten Fällen nahm die Veränderung der Inhaltsstoff-Muster mit zunehmender Gabe von Kot einen anderen Verlauf als die mit entsprechender Gabe von Dünger (Abb. 4-5 und 4-6). Ausschlaggebend für den in diesem Teilversuch starken Einfluß von Insektenkot auf das Inhaltsstoff-Muster in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche ist somit nicht dessen Stickstoffanteil. Offensichtlich spielen die hohen Konzentrationen physiologisch wirksamer sekundärer Pflanzenstoffe im Insektenkot hier eine entscheidende Rolle. In Nadeln von Kiefer führte die Gabe von Insektenkot zu einer Abnahme der Saccharosekonzentration und damit des Gesamtgehaltes an löslichen Kohlenhydraten und zu einer Zunahme der Proanthocyanidinkonzentration und des Gesamtgehaltes phenolischer Verbindungen. In Verbindung mit einer je nach Menge des zugegebenen Insektenkots schwankenden Konzentration proteingebundener Aminosäuren ergaben sich daraus Nahrungswertindices, die unter Gabe von Kot niedriger waren als auf der Nullvariante (Abb. 4-3 und 4-4). In Blättern von Birke führte die Gabe von Insektenkot zu einer deutlichen Abnahme der Konzentration proteingebundener Aminosäuren. Da die Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate und der Störstoffe nicht wesentlich beeinflusst worden sind, kam es auch in ihnen zu proteingebundenen-Aminosäure-abhängigen Nahrungswertindices, die unter Gabe von Kot niedriger waren als auf der Nullvariante (Abb. 4-3 und 4-4). In Blättern von Eiche führte die Gabe von Kot zu abfallenden Konzentrationen proteingebundener Aminosäuren. In Verbindung mit geringen Verschiebungen der Konzentrationen der übrigen Nähr- und Störstoffe ergaben sich insbesondere Gesamtphenol-abhängige Nahrungswertindices, die unter Gabe von Kot niedriger waren als auf der Nullvariante (Abb. 4-3 und 4-4). Die Gabe von Insektenkot auf das Wuchssubstrat von Kiefern-, Birken- und Eichen-Keimlingen führt unter den gewählten Laborbedingungen somit zu einer deutlich schlechteren Eignung ihrer Nadeln bzw. Blätter als Nahrungsgrundlage von Insekten.

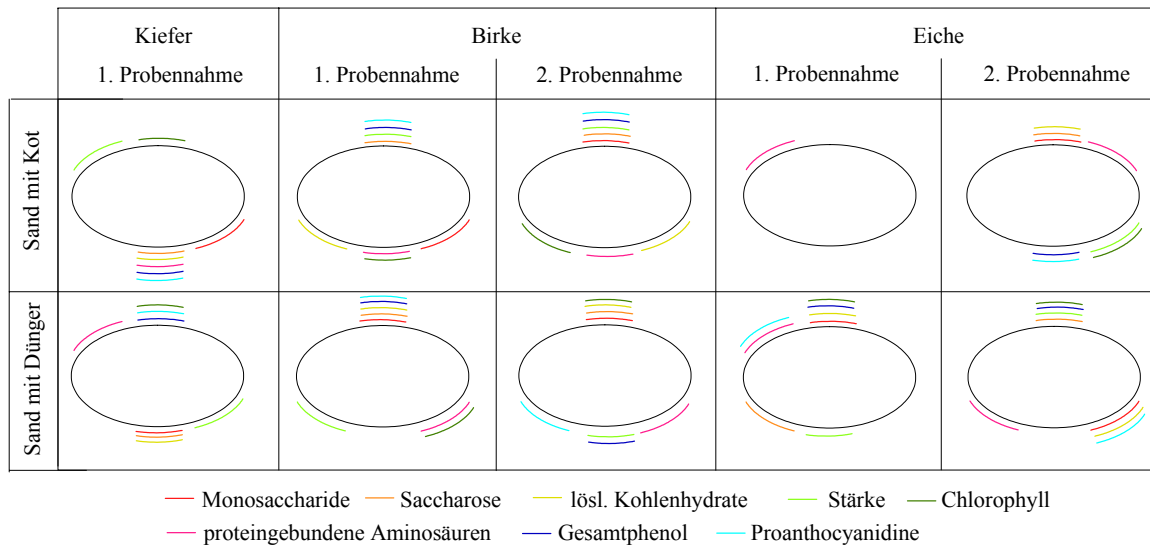


Abb. 4-6a: Tendenzieller Verlauf der Konzentration von Inhaltsstoffen in Kiefernadeln, Birken- und Eichenblättern von Pflanzen im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen deren Substrat in aufsteigender Reihung mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot bzw. Dünger mit jeweils entsprechendem Stickstoffgehalt versetzt worden war: Monosaccharide (= Glucose + Fructose), Saccharose, lösliche Kohlenhydrate (=Monosaccharide + 2 Hexoseäquivalente pro Saccharose-einheit), Stärke (in Glucoseäquivalenten), proteingebundenen Aminosäuren, Gesamtphenol (in Catechinäquivalenten), Proanthocyanidine (in Catechin-äquivalenten) und Chlorophyll (Bezug: Abb. 3.1-19).

	Kiefer						Birke						Eiche							
	abfallend		stationär		ansteigend		abfallend		stationär		ansteigend		abfallend		stationär		ansteigend			
	Kot	Dünger	Kot	Dünger	Kot	Dünger	Kot	Dünger	Kot	Dünger	Kot	Dünger	Kot	Dünger	Kot	Dünger	Kot	Dünger		
	1. PN	2. PN	1. PN	2. PN	1. PN	2. PN	1. PN	2. PN	1. PN	2. PN	1. PN	2. PN	1. PN	2. PN	1. PN	2. PN	1. PN	2. PN		
Monosaccharide					X	X			X	X	X	X			X	X			X	X
Saccharose			X	X					X	X	X	X			X	X				
lösl. Kohlenhydrate			X	X			X				X	X	X				X			
Stärke					X	X		X			X	X					X	X		
Chlorophyll			X	X			X				X	X			X	X			X	X
proteingeb. Aminos.			X	X					X	X	X	X			X	X			X	X
Gesamtphenol			X	X					X	X	X	X			X	X			X	X
Proanthocyanidine			X	X					X	X	X	X			X	X			X	X

Abb. 4-6b: Zusammenfassung der Verschiebung der Stoffwechsellagen im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen durch Änderung der Kot- bzw. Düngermenge (Grundlage: Abb. 4-6a). PN = Probennahme.

Im Teilversuch Saat unter Freilandbedingungen wurden das Muster der untersuchten Nadel- und Blatthaltstoffe und deren Verhältnisse zueinander bei Kiefer und Birke nicht wesentlich durch die Kotgabe beeinflusst (Abb. 4-5). Bei der Eiche hingegen führte insbesondere ein gesteigener Gesamtgehalt phenolischer Verbindungen zu einer Verringerung verschiedener Nahrungswertindices. Ihre Blätter wiesen somit unter diesen Versuchsbedingungen ebenfalls eine schlechtere Eignung als Nahrungsgrundlage für phytophage Insekten auf.

Die Bestandteile des Insektenkots werden zum Teil sehr schnell im Boden in andere Verbindungen umgesetzt bzw. mineralisiert. Zur Untersuchung der Frage, ob eine über eine Vegetationsperiode hinausgehende Beeinflussung der Inhaltsstoffmuster der Nadeln bzw. Blätter gegeben ist, wurde dieses im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen über drei Jahre hinweg analysiert. Die Veränderung der Konzentrationen einzelner Inhaltsstoffe und ihrer Verhältnisse zu einander verlief auf den Substraten ohne Insektenkot zum Teil sehr unterschiedlich zu der auf den entsprechenden Substraten mit Insektenkot, wobei die Auswirkung des Insektenkots auf den Waldbodenvarianten nicht die gleiche war wie auf den Sandbodenvarianten (Abb. 4-7 und 4-8). So lag z.B. die Konzentration löslicher Kohlenhydrate und das Verhältnis der löslichen Kohlenhydrate zur Proanthocyanidinkonzentration in jungen Blättern von Birke und Eiche (Juni-Probenahmen) zu Beginn der Versuche auf Waldboden signifikant über denen auf Waldboden mit Insektenkot. Im zeitlichen Versuchsablauf nahm die entsprechende Differenz ab, so daß bei Versuchsende kein Unterschied zwischen den Substratvarianten ohne und mit Insektenkot mehr festzustellen war (Abb. 3.3-11 und 4-5). Durch die schnelle Umsetzung verlor die Gabe von Insektenkot hier innerhalb von drei Vegetationsperioden ihre Wirkung auf die Gesamtkonzentration löslicher Kohlenhydrate und damit auch auf deren Verhältnis zur Proanthocyanidinkonzentration in den jungen Blättern der Pflanzen. Veränderungen der zeitlichen Verläufe des Gesamtgehaltes phenolischer Verbindungen, der Gesamtkonzentration proteingebundener Aminosäuren, des Saccharose- und des Monosaccharidgehaltes durch Gabe von Insektenkot traten in Blättern von Eiche lediglich auf den Sandvarianten, nicht jedoch auf den Waldbodenvarianten auf. In Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke ergibt sich eine gleichmäßigere Verteilung über die Substratvarianten, wobei jedoch die Waldbodenvarianten etwas häufiger betroffen sind (Abb. 4-7). Bei den Nahrungswertindices waren die Sand- und die Waldbodenvarianten gleichermaßen betroffen. Hier traten bei allen drei Baumarten besonders häufig Veränderungen der zeitlichen Verläufe durch Gabe von Insektenkot bei den Verhältnissen proteingebundener Aminosäuren zum Proanthocyanidingehalt bzw. zum Gesamtgehalt phenolischer Verbindungen auf (Abb. 4-8). Da die pflanzenbürtigen Proteine die zentrale Stickstoffquelle für phytophage Insekten darstellen und ihre Aufnahme stark durch die sekundären Pflanzenstoffe beeinflusst wird, kann diese durch Insektenkot bedingte Beeinflussung zu einer starken Änderung der Nahrungsqualität der Nadeln von Kiefer und Blätter von Eiche und Birke für die Insekten führen.

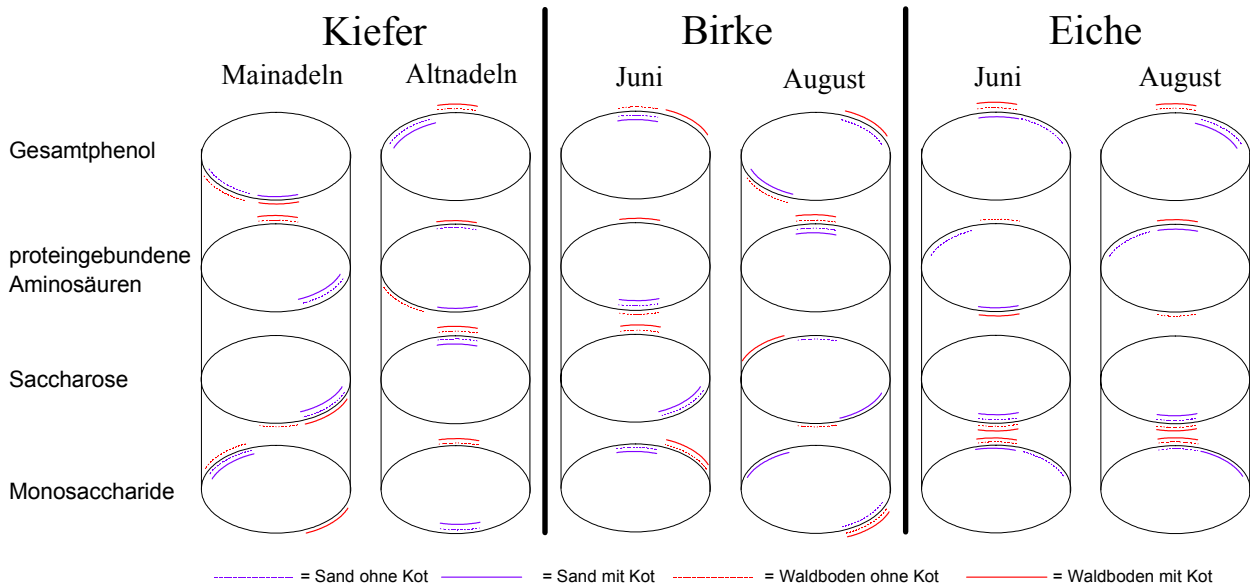


Abb. 4-7a: Verlauf der Mediane ausgewählter Inhaltsstoffe (Gesamtphenol, proteingebundene Aminosäuren, Saccharose und Monosaccharide) in Mai- und Altnadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen auf verschiedenen Substratvarianten an sechs Terminen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr.

	Kiefer								Birke								Eiche							
	Mainadeln				Altnadeln				Juni				August				Juni				August			
	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK
Gesamtphenol	-	=	-	=	+	+	=	=	=	=	=	-	-	-	-	-	-	=	=	=	-	-	=	=
proteingeb. Aminos.	+	+	=	=	=	=	-	=	=	=	=	=	=	=	=	=	+	=	=	=	+	=	=	=
Saccharose	+	+	=	+	=	=	=	=	+	+	=	=	=	+	=	+	=	=	=	=	=	=	=	=
Monosaccharide	+	+	+	+	=	=	=	=	=	=	-	-	+	+	+	+	-	=	=	=	=	=	=	=

Abb. 4-7b: Verlauf der Mediane ausgewählter Inhaltsstoffe (Gesamtphenol, proteingebundene Aminosäuren, Saccharose und Monosaccharide) in Mai- und Altnadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen auf verschiedenen Substratvarianten an sechs Terminen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (-: Abnahme, =: stationärer Zustand, +: Zunahme). Grau unterlegt sind unterschiedliche Medianverläufe der Inhaltsstoffe in Nadeln bzw. Blättern der Bäume auf der Variante ohne und der entsprechenden Variante mit Zugabe von Insektenkot. (Grundlage: Abb. 4-7a).

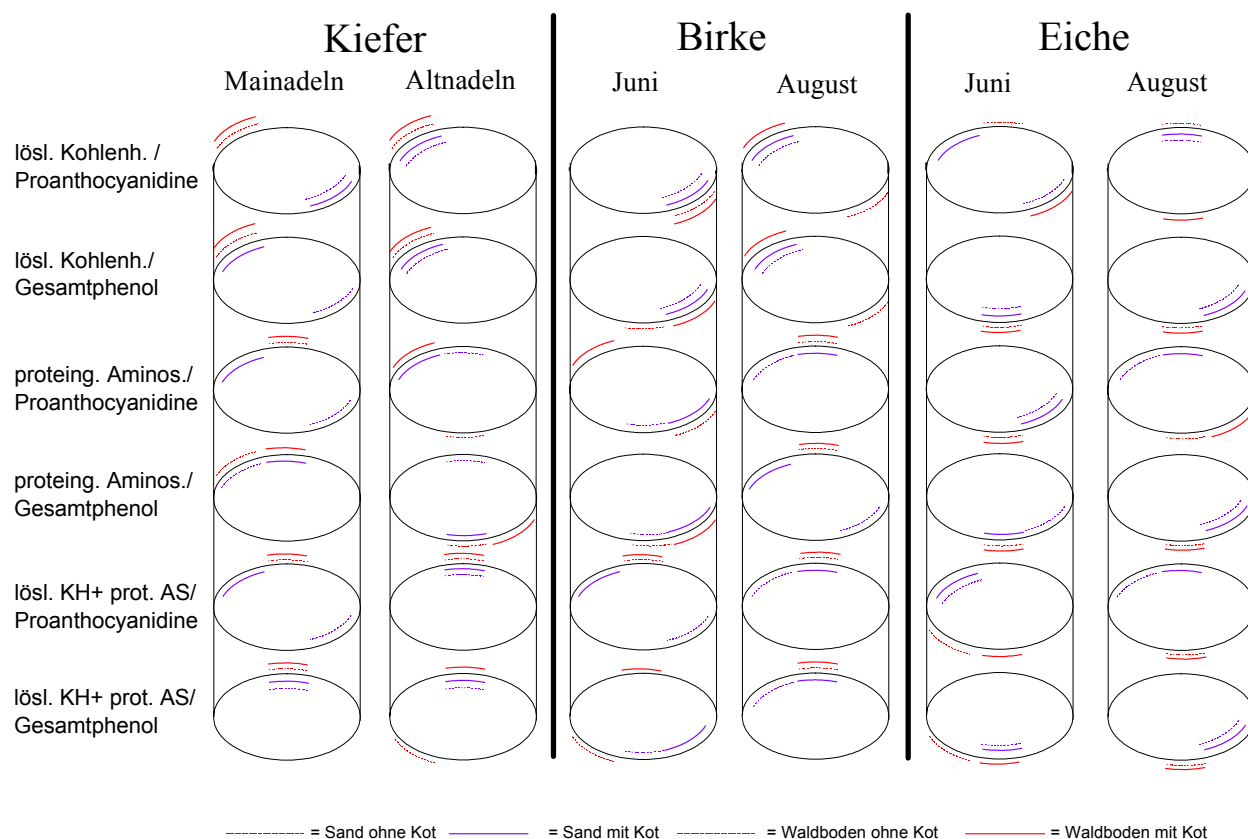


Abb. 4-8a: Verlauf der Mediane der Verhältnisse ausgewählter Inhaltsstoffe zueinander in Mai- und Altnadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen auf verschiedenen Substratvarianten an sechs Terminen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr.

	Kiefer								Birke								Eiche											
	Mainadeln				Altnadeln				Juni				August				Juni				August							
	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK	S	SK	W	WK
lösl. Kohlenhydrate / Proanthocyanidine	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	=	+	=	=	=	=	=	=	=	=
lösl. Kohlenhydrate / Gesamtphenol	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	=	+	+	+	+	+	=	=	=	=	+	+	=	=	=	=	=	=
proteingeb. Aminos. / Proanthocyanidine	+	+	=	=	=	+	=	+	=	+	+	+	+	=	=	=	+	+	=	=	+	=	=	=	+	=	=	+
proteingeb. Aminos. / Gesamtphenol	+	=	+	=	=	=	=	+	=	+	=	+	+	+	=	=	+	=	=	=	+	+	=	=	=	=	=	=
lösl. KH + prot. AS / Proanthocyanidine	+	+	=	=	=	=	=	=	+	+	=	=	+	=	=	=	+	+	-	=	+	=	=	=	=	=	=	=
lösl. KH + prot. AS / Gesamtphenol	=	=	=	=	=	=	=	=	=	+	-	=	+	=	=	=	=	=	=	=	+	+	=	=	=	=	=	=

Abb. 4-8b: Verlauf der Mediane der Verhältnisse ausgewählter Inhaltsstoffe zueinander in Mai- und Altnadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen auf verschiedenen Substratvarianten an sechs Terminen vom ersten bis zum dritten Versuchsjahr (-: Abnahme, =: stationärer Zustand, +: Zunahme). Grau unterlegt sind unterschiedliche Medianveränderungen der Inhaltsstoffe in Nadeln bzw. Blättern der Bäume auf der Variante ohne und der entsprechenden Variante mit Zugabe von Insektenkot. (Grundlage: Abb. 4-8a).

Die insbesondere auf armen Standorten zum Teil in erheblichen Stärken auftretende Humusschicht über dem Mineralboden könnte in der Lage sein, die für das Pflanzenwachstum potentiell wirksamen sekundären Pflanzenstoffe aus dem Insektenkot zu binden und so einer Aufnahme durch den stockenden Bestand zu verhindern. Um die Einfluß der Humusschicht auf die Veränderung der Blattinhaltstoff-Muster bei unterschiedlichen Kahlfraßsituationen (unbefressen, frischer bzw. alter Insektenkahlfraß) des Hauptbestandes zu untersuchen, wurden im Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen die Versuchspflanzen bei intakter Humusschicht und parallel dazu bei abgetragener Humusschicht gepflanzt. Während die Unterschiede der Inhaltsstoff-Muster in Blättern von Birke auf den Flächen ohne bzw. mit Räumung der Humusschicht nur gering waren, trat in Blättern der Eiche eine deutliche Änderung auf (Abb. 4.5). Auf den Teilflächen mit geräumter Humusschicht kam es zwischen den verschiedenen Kahlfraßsituationen häufiger zu einer Veränderung der Konzentration einzelner Inhaltsstoffe und besonders der Inhaltsstoff-Verhältnisse zu einander als auf denen ohne. Die Blätter von Eichen auf den Teilflächen mit Räumung der Humusschicht wiesen nach Kahlfraß des Hauptbestandes für die Insektenernährung ungünstigere Nahrungswertindices auf. Blätter von Birke auf Flächen mit frischem Insektenkahlfraß des Hauptbestandes wiesen geringere Stärke- und Störstoff-Konzentrationen und erhöhte Konzentrationen der übrigen untersuchten Stoffe sowie der gebildeten Nahrungswertindices auf, als solche auf Flächen ohne bzw. mit altem Insektenkahlfraß. Frischer Insektenkahlfraß des Hauptbestandes führte somit praktisch unabhängig von der Behandlung der Humusschicht zu einer deutlich verbesserten Eignung der Blätter von Birke als Nahrungsgrundlage für Insekten. In Blättern von Eiche führte Insektenkahlfraß des Hauptbestandes zu sehr unterschiedlichen Konzentrationsänderung der einzelnen Nähr- und Störstoffe. Während die Nahrungswertindices auf den Teilflächen ohne Räumung der Humusschicht in der Konsequenz nicht beeinflusst worden sind, zeigten sie auf den Teilflächen mit Räumung der Humusschicht auf den Flächen mit Insektenfraß des Hauptbestandes niedrigere Werte als auf der ohne. Die Räumung der Humusschicht in Verbindung mit Insektenkahlfraß des Hauptbestandes führte somit zu einer Verschlechterung der Nahrungsqualität von Eichenblättern für die Insektenernährung (Abb. 4-3, 4-4 und 4-5).

Die proteingebundenen Aminosäuren der Pflanzen stellen für phytophage Insekten die zentrale Stickstoffquelle dar. Für die Beurteilung ihrer Eignung als Insektennahrung ist nicht nur ihr absoluter Gehalt in den Nadeln bzw. Blättern, sondern auch ihre Zusammensetzung von entscheidender Bedeutung. Das Zusammensetzungsmuster der proteingebundenen Aminosäuren wurde durch Gabe von Kot unter den verschiedenen Wuchsbedingungen in den einzelnen Teilversuchen und zwischen den verschiedenen Baumarten unterschiedlich verändert. Auf den Versuchsvarianten mit dem Grundsubstrat Sand wurde es am stärksten in Nadeln der Kiefernkeimlinge beeinflusst, ältere Kiefern sowie Blätter von Birke und Eiche waren deutlich seltener betroffen (Abb. 4-9). Auf den Versuchsvarianten mit dem Grundsubstrat Waldboden waren die Beeinflussungen zwischen den Baumarten gleichmäßiger als auf dem Grundsubstrat Sand verteilt und entsprachen in ihrer Häufigkeit ungefähr der bei älteren Bäumen auf dem Grundsubstrat Sand. Die Beeinflussung der Muster proteingebundener Aminosäuren durch Gabe von Insektenkot war zwischen den untersuchten Baumarten und den verschiedenen Versuchs- und damit Wuchsbedingungen unterschiedlich. Die relativen Anteile der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an ihrer Gesamtsumme wurden unterschiedlich häufig und mit unterschiedlichem Vorzeichen verändert. Besonders häufig wurden die relativen Anteile von Glutaminsäure und Prolin (α -Oxoglutarat-Familie), Glycin (Serin-Familie) sowie Histidin und Tyrosin (Pentose-Familie) beeinflusst (Abb. 4-9 und 4-10). Gerade diesen Aminosäuren kommt eine zum Teil herausragende Bedeutung in der Beziehung zwischen Pflanze und phytophagem Insekt zu. Tyrosin ist eine der Vorstufen der meisten sekundären Pflanzenstoffe und stellt somit ein Bindeglied zwischen dem Primär- und dem Sekundärstoffwechsel der Pflanze dar (SCHÜTTE, 1982). Zusammen mit Histidin und Phenylalanin spielt es eine wichtige Rolle bei der Steuerung der ökophysiologi-

schen Bindung zwischen Wirtspflanze und Insekt (LUNDERSTÄDT, 1983). Als aromatische Aminosäure ist das Tyrosin für die Sklerotifizierung der Insekten von besonderer Wichtigkeit (ANDERSEN, 1973; BERNAYS und WOODHEAD, 1984). DALE (1988) weist Glutaminsäure und Prolin auf Grund gefundener starker Konzentrationsschwankungen im Pflanzengewebe große Bedeutung für phytophage Insekten zu. LUNDERSTÄDT (1973) fand relativ hohe Aufnahmearten von u.a. Alanin und Glutaminsäure durch die Blattwespe *Gilpinia hercyniae*. Eine durch Gabe von Insektenkot induzierte Verschiebung des Musters proteingebundener Aminosäuren in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche führt somit zu einer Variation ihrer Eignung als Nahrung für phytophage Insekten und damit wahrscheinlich zu einer Beeinflussung der Befallswahrscheinlichkeit.

	Sandbodenvarianten									Waldbodenvarianten						Häufigkeit der Beeinflussung			
	Kiefer				Birke			Eiche		Kiefer		Birke		Eiche					
	Mainadeln		Alt		Saar u. Laborbed.	Saar u. Freilandbed.	Gefäßkultur	Saar u. Laborbed.	Saar u. Freilandbed.	Gefäßkultur	Mai	Alt	Gefäßkultur	Pflanzung o.B.	Pflanzung m.B.		Gefäßkultur	Pflanzung o.B.	Pflanzung m.B.
	Saar u. Laborbed.	Saar u. Freilandbed.	Gefäßkultur	Gefäßkultur															
asp																		5	
glu																		7	
ser																		4	
tre																		3	
gly																		7	
ala																		5	
arg																		3	
pro																		6	
val																		2	
ile																		2	
leu																		1	
phe																		5	
lys																		3	
his																		8	
tyr																		7	
Σ	5	12	3	4	0	3	3	3	2	3	5	7	5	2	4	0	6	3	

Abb. 4-9: Tendenzielle Änderung des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Blättern von Kiefer und Nadeln von Birke und Eiche bei Variation der Substratvarianten, der Anzuchtbedingungen und des Gehaltes an Insektenkot. Dargestellt sind deutliche Erhöhungen (hellgrau) und Absenkungen (dunkelgrau) des Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäure bei Gabe von Insektenkot (Bezug: Abb. 3.1-9 und 10, 3.2-10 und 3.4-10).

	Kiefer - Mainadeln						Kiefer - Altnadeln						Birke						Eiche						Σ
	Sandboden			Waldboden			Sandboden			Waldboden			Sandboden			Waldboden			Sandboden			Waldboden			
	+	-	+/-	+	-	+/-	+	-	+/-	+	-	+/-	+	-	+/-	+	-	+/-	+	-	+/-	+	-	+/-	
Asp	1	2	0,5	0	3	0,0	2	1	2,0	3	0	∞	5	1	5,0	3	3	1,0	2	4	0,5	2	4	0,5	3
Glu	3	0	∞	0	3	0,0	3	0	∞	3	0	∞	3	3	1,0	5	1	5,0	3	3	1,0	3	3	1,0	5
Ser	2	1	2,0	2	1	2,0	1	2	0,5	2	1	2,0	4	2	2,0	5	1	5,0	2	4	0,5	3	3	1,0	1
Tre	2	1	2,0	1	2	0,5	2	1	2,0	1	2	0,5	4	2	2,0	6	0	∞	2	4	0,5	2	4	0,5	1
Gly	0	3	0,0	2	1	2,0	0	3	0,0	0	3	0,0	3	3	1,0	2	4	0,5	3	3	1,0	4	2	2,0	3
Ala	2	1	2,0	3	0	∞	3	0	∞	2	1	2,0	3	3	1,0	3	3	1,0	3	3	1,0	2	4	0,5	2
Arg	2	1	2,0	2	1	2,0	2	1	2,0	1	2	0,5	5	1	5,0	4	2	2,0	2	4	0,5	4	2	2,0	1
Pro	0	3	0,0	3	0	∞	1	2	0,5	1	2	0,5	2	4	0,5	2	4	0,5	1	5	0,2	4	2	2,0	3
Val	1	2	0,5	2	1	2,0	1	2	0,5	3	0	∞	3	3	1,0	4	2	2,0	4	2	2,0	2	4	0,5	1
Ile	1	2	0,5	2	1	2,0	2	1	2,0	2	1	2,0	2	4	0,5	4	2	2,0	3	3	1,0	4	2	2,0	0
Leu	1	2	0,5	2	1	2,0	2	1	2,0	1	2	0,5	2	4	0,5	3	3	1,0	4	2	2,0	4	2	2,0	0
Phe	1	2	0,5	2	1	2,0	2	1	2,0	0	3	0,0	3	3	1,0	5	1	5,0	5	1	5,0	4	2	2,0	3
Lys	1	2	0,5	2	1	2,0	1	2	0,5	1	2	0,5	2	4	0,5	2	4	0,5	2	4	0,5	2	4	0,5	0
His	2	1	2,0	3	0	∞	0	3	0,0	3	0	∞	4	2	2,0	4	2	2,0	4	2	2,0	2	4	0,5	3
Tyr	1	2	0,5	1	2	0,5	2	1	2,0	0	3	0,0	1	5	0,2	1	5	0,2	5	1	5,0	4	2	2,0	4
Σ			3			5			4			7			3			5			3			0	

Abb. 4-10: Tendenzielle Änderung des relativen Anteils der einzelnen proteingebundenen Aminosäuren an deren Gesamtsumme in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen in Abhängigkeit von der Substratvariante a) reiner Sandboden zu Sandboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß überschichtet und b) Waldboden mit Humusmaterial aus einem unbefressenen Kiefernbestand zu Waldboden mit Humusmaterial aus einem Kiefernbestand nach Insektenkahlfraß. Dargestellt sind die Anzahl der Probenahmen mit positiver Veränderung (+) und mit negativer Veränderung (-) sowie deren Verhältnis zueinander (+/-). Hervorgehoben wurden Verhältniszahlen $\geq 5,0$ und $\leq 0,2$. Die Anzahl der hervorgehobenen Änderungen ist zeilen- und spaltenweise aufsummiert. (Bezug: Abb. 3.3.18, 3.3.20 und 3.3.22).

Im Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen wurde untersucht, inwieweit die Räumung der Humusschicht bei sonst gleichen Versuchsbedingungen einen Einfluß auf das Muster proteingebundener Aminosäuren auf Blätter von Birke und Eiche hat. Auf den Teilflächen ohne Insektenkahlfraß des Hauptbestandes führte die Entfernung der Humusschicht sowohl in Blättern von Birke als auch in denen von Eiche nur bei wenigen Aminosäuren zu einer Änderung ihrer relativen Anteile. Auf den Teilflächen mit frischem und altem Insektenkahlfraß des Hauptbestandes hingegen bewirkte sie deutlich häufiger eine Veränderung der relativen Anteile der einzelnen Aminosäuren, wobei Blätter von Eiche stärker betroffen waren als die von Birke (Abb. 4-11). Besonders häufig wurden die Aminosäuren Asparaginsäure, Glutaminsäure, Glycin und Alanin beeinflusst. Dabei haben die Aminosäuren Glutaminsäure und Alanin wie oben diskutiert eine besondere Bedeutung für das Verhältnis zwischen Pflanze und phytophagem Insekt. Durch die Entfernung der Humusschicht wird also bei auftretendem Insektenkahlfraß des Hauptbestandes ebenfalls zu einer Variation des Musters proteingebundener Aminosäuren in Blättern von Birke und Eiche beigetragen und somit wiederum ihre Eignung als Nahrung phytophager Insekten beeinflusst.

Fraßzustand Bodenbearbeitung	Birke						Eiche						Σ OO
	unbefressen		frischer Fraß		alter Fraß		unbefressen		frischer Fraß		alter Fraß		
	nein	ja	nein	ja	nein	ja	nein	ja	nein	ja	nein	ja	
asp	●	●	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	5
glu	○	○	○	○	○	○	●	●	○	○	○	○	5
ser	○	○	○	○	●	●	●	●	○	○	○	○	4
tre	●	●	●	●	●	●	○	○	○	○	○	○	3
gly	○	○	○	○	○	○	○	○	●	●	○	○	5
ala	●	●	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	5
arg	●	●	●	●	●	●	●	●	○	○	○	○	2
pro	○	○	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	3
val	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	●	●	2
ile	●	●	●	●	●	●	●	●	○	○	○	○	2
leu	●	●	●	●	●	●	○	○	○	○	○	○	3
phe	●	●	●	●	●	●	●	●	○	○	○	○	2
lys	●	●	●	●	●	●	●	●	○	○	○	○	2
his	●	●	●	●	●	●	○	○	●	●	○	○	2
tyr	●	●	○	○	○	○	●	●	●	●	●	●	2
Σ OO	5		8		6		6		10		12		

Abb. 4-11: Einfluß der Bodenbearbeitung im Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen auf das Muster der proteingebundenen Aminosäuren in Blättern von Birke und Eiche im ersten Jahr nach Pflanzung in einem Kiefernbestand ohne, mit frischem und mit altem Insektenkahlfraß. Bodenbearbeitung bewirkt Änderung (leere Kreise) bzw. keine Änderung (volle Kreise) der jeweiligen Aminosäurenanteile im Vergleich des Kahlfraßstatus des Kiefernbestandes. Grün: größter, orange: mittlerer, rot: kleinster Wert der Mediane der relativen Anteile der jeweiligen proteingebundenen Aminosäure in Blättern einer Baumart über die drei Fraßzustände. Grau unterlegt sind auf die Bodenbearbeitung zurückzuführende Verschiebungen des Musters proteingebundener Aminosäuren. Ihre Anzahl ist zeilen- und spaltenweise aufsummiert (ΣOO).

4.7.7 Schlußfolgerung

Der bei Massenvermehrungen phytophager Insekten in großen Mengen anfallende Kot enthält neben für das Pflanzenwachstum förderlichen Stickstoffverbindungen einen hohen Anteil hemmender sekundärer Pflanzenstoffe.

Die im Kot enthaltenen sekundären Pflanzenstoffe wirken sich negativ auf die Keimfähigkeit von Kiefern- und Birkensamen aus. Denkbar ist eine daraus resultierende ökologische Funktion von Insekten als Regler von Sukzessionsabläufen über die Steuerung des Keimverhaltens konkurrierender Baumarten.

Die Humusschicht am Pflanzplatz und vor allem die im Insektenkot enthaltenen sekundären Pflanzenstoffe haben vielfältige Auswirkungen auf das Muster der untersuchten Einzelstoffe und deren Verhältnisse zueinander in den Nadeln von Kiefer bzw. den Blättern von Birke und Eiche. Insbesondere führt die Kotgabe häufig zu einer Absenkung verschiedener Nahrungswertindices, so daß die Blattorgane für phytophage Insekten eine ungünstigere Nahrungsquelle darstellen. Dieses ist möglicherweise eine direkte Reaktion der Bäume auf die Massenvermehrung phytophager Insekten. Insektenkot bedingte Verschiebungen der Proteinzusammensetzung betreffen häufig besonders die Aminosäuren, die eine große Bedeutung für die Insektenernährung aufweisen.

Zwischen Teilversuchen unter kontrollierten Bedingungen einerseits und denen unter praxisnahen andererseits traten bei gleichen Probennahme- und Analysebedingungen zum Teil große Unterschiede im Muster der untersuchten Einzelstoffe und deren Verhältnisse zueinander in den Nadeln von Kiefer bzw. den Blättern von Birke und Eiche auf. Eine direkte Übertragung der unter künstlichen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse auf die forstliche Praxis ist daher nur eingeschränkt möglich.

5. Zusammenfassung

Ökologische Bedeutung von Massenvermehrungen phytophager Insekten

Massenvermehrungen phytophager Insekten sind integraler Bestandteil im Bestandesleben naturbelassener und bewirtschafteter Wälder (DUNCAN und HODSON, 1958; SCHIMITSCHEK, 1969; TENOW, 1972; BENZ, 1974; MATTSON und ADDY, 1975) und werden als Regler der natürlichen Sukzessionsfolge und eines ressourcengerechten Wachstums (LUNDERSTÄDT, 1997) verstanden. Im Verlauf der Massenvermehrungen fallen große Mengen Insektenkot an. In ihm sind für Pflanzen als Nährstoffe verwertbare Stickstoffverbindungen enthalten. Daneben ist er mit sekundären Pflanzenstoffen mit artunterschiedlicher, potentiell wuchshemmender Wirkung in großem Umfang angereichert. Die vom Insektenkot ausgehende wuchsfördernde Wirkung auf der einen Seite (Düngeeffekt) und die wuchshemmende Wirkung der sekundären Pflanzenstoffe auf der anderen Seite beeinflussen das Keimverhalten und das frühe Wachstum von Kiefer, Birke und Eiche in vielfältiger Weise.

Ziel dieser Arbeit

Vor diesem Hintergrund ist das Ziel dieser Arbeit, den Einfluß von Insektenkot - und den darin enthaltenen für das Pflanzenwachstum fördernden und hemmenden chemischen Verbindungen - auf die Keimung und das Wachstum von jungen Kiefern, Birken und Eichen als den wichtigsten Vertretern von natürlichen Sukzessionen in Kiefern-Waldgesellschaften zu untersuchen. Einen Schwerpunkt bildet die Erfassung und Diskussion von Veränderungen des Musters der Nähr- und Störstoffe in den Nadeln bzw. Blättern der Versuchsbäume.

Versuchsordnung

Zur Datengewinnung wurden vier Teilversuche angelegt, die sich im Alter der Versuchsbäume (Keimlinge bis Baumschulpflanzen 2+0) und in den Umgebungsbedingungen (Laborbedingungen, Saaten und Gefäßkulturen im Freiland, Pflanzung unter Praxisbedingungen) voneinander unterscheiden. Im Teilversuch Saat unter Laborbedingungen wurden Kiefern, Birken und Eichen auf nährstoffarmem Sand als Grundsubstrat ausgesät. Zur Untersuchung des Einflusses von Insektenkot wurde auf das Grundsubstrat Insektenkot aus einer Laborzucht von Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L.) bzw. synthetischer Dünger mit einer entsprechenden Stickstoffmenge aufgebracht. Im Teilversuch Saat unter Freilandbedingungen wurden Kiefern, Birken und Eichen in Saatbeeten mit nährstoffarmen Sand als Grundsubstrat und einer Humusaufgabe aus einem Kiefernbestand nach Kahlfraß durch Kiefernspinner (*Dendrolimus pini* L.) bzw. einem Kiefernbestand ohne nennenswerte Insektenbeeinflussung ausgesät. Im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen wurde baumschulübliches Pflanzenmaterial (Kiefer 2+0, Birke und Eiche jeweils 1+0) in Gefäße mit Waldboden aus einem von Insekten nicht nennenswert beeinflussten Kiefernbestand bzw. Sand als Grundsubstrat, auf das teilweise Humus aus einem durch Nonne (*Lymantria monacha* L.) kahlgefressenen Kiefernbestand aufgebracht wurde, eingebracht. Im Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen wurde baumschulübliches Pflanzenmaterial (Birke 2+0, Eiche 1+2) unter Praxisbedingungen in drei Kiefernbestände (ohne nennenswerte Insektenbeeinflussung (NFA Oerrel, Rfö. Oldenstadt, Abt. 173 a 1), mit vier Jahre zurückliegendem Kahlfraß durch Nonne (*Lymantria monacha* L.) (NFA Oerrel, Rfö. Oldenstadt, Abt. 170 b) bzw. mit frischem Kahlfraß durch Kiefernspanner (*Bupalus piniarius* L.) (NFA Carrenzien, Rfö. Falkenhof, Abt 81 a 1)) eingebracht.

Aufgenommen wurden bodenkundliche Kenndaten sowie Daten zur Keimung (zeitlicher Keimverlauf, Keimprozent), zum Wachstum (Nadel- bzw. Blattaustrieb, Blattverfärbung sowie Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung) und zur Verteilung ausgewählter Inhaltsstoffe in den Nadeln bzw. Blättern der Versuchsbäume (Glucose, Fructose, Saccharose, Stärke, protein-

gebundene Aminosäuren, Chlorophyll, Proanthocyanidine und Gesamtgehalt phenolischer Verbindungen).

Keimprozent und Keimlingswachstum

Kiefer und Birke zeigten im Laborversuch unter Gabe steigender Insektenkotmengen ein Abnehmendes Keimprozent; bei Gabe von Dünger mit entsprechender Stickstoffmenge wurde keine Veränderung des Keimverhaltens beobachtet. Das Keimverhalten von Eiche und das Höhenwachstum der Keimlinge aller drei Baumarten wurde weder durch Insektenkot- noch durch Düngergabe verändert. Die Hemmwirkung von Inhaltsstoffen des Insektenkots auf die Keimung von Kiefer und Birke greift somit offenbar vor Ausbildung einer funktionierenden Primärwurzel. Denkbar ist eine daraus resultierende ökologische Funktion von Insekten als indirekte Regler von Sukzessionen nach Massenvermehrungen über die Steuerung des Keimverhaltens konkurrierender Baumarten.

Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Entwicklung

Das Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Wachstum älterer Bäume wurde durch Gabe von Insektenkot zum Teil stark beeinflusst. Auf Sandboden zeigten Kiefer, Birke und Eiche sowohl in der Gefäßkultur (nach Kotgabe) als auch unter Praxisbedingungen (nach frischem Insektenkahlfraß) ein unter Insektenkoteinfluß gesteigertes Höhen- und Wurzelhalsdurchmesser-Wachstum. Auf Waldboden in der Gefäßkultur hingegen wurde unter Gabe von Insektenkot ein vermindertes Wachstum beobachtet. Die auf das Pflanzenwachstum positiv wirkende Zuführung von Stickstoff über den Insektenkot scheint auf den armen Sandböden die für die Pflanzen negativen Wirkungen der Störstoffe zu überwiegen, während auf dem nährstoffreicherem Waldboden der Düngeeffekt einen geringeren und der Störeffekt einen größeren Einfluß zu haben scheint.

Vitalität

Unter Praxisbedingungen wiesen Birken und Eichen auf den Flächen mit Insektenkahlfraß eine verminderte Vitalität auf. Sowohl auf den Flächen ohne als auch auf denen mit Insektenkahlfraß war die Vitalität der Bäume, deren Pflanzplatz von der Humusaufgabe geräumt war, jeweils besser als die der ohne Pflanzplatzvorbereitung gepflanzten Bäume. Die auf die Vitalität negative Auswirkung des Insektenkots nach Massenvermehrungen konnte offenbar durch Räumung der Humusschicht an den Pflanzplätzen überkompensiert werden.

Inhaltsstoff-Muster der Nadeln und Blätter

Die Gehalte der untersuchten Verbindungen und deren Verhältnisse zueinander in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche wiesen innerhalb der einzelnen Teilversuche starke Schwankungen auf. Diese können auf genetische Unterschiede zwischen den einzelnen Pflanzen, kleinere versuchsbedingte Standort- und Behandlungsunterschiede und in geringem Maße analysebedingte Abweichungen zurückgeführt werden. Zwischen den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen und Saat unter Freilandbedingungen bzw. Gefäßkultur unter Freilandbedingungen und Pflanzung unter Praxisbedingungen traten Schwankungen in deutlich stärkerem Maße als innerhalb der einzelnen Teilversuche auf. Da gleiche Probennahme- und Analysebedingungen eingehalten worden sind, sind diese Verschiebungen im Inhaltsstoffmuster der Blattorgane auf die Unterschiede zwischen den natürlichen Wuchsbedingungen einerseits und denen unter Labor- bzw. Gefäßkulturbedingungen andererseits zurückzuführen. Eine direkte Übertragung der unter künstlichen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse auf die forstliche Praxis ist daher nur eingeschränkt möglich.

Unter Laborbedingungen wurden in den Blattorganen durch die Gabe von Insektenkot mehr der untersuchten Verbindungen und deren Verhältnisse zueinander beeinflusst als durch die Gabe von Dünger mit entsprechendem Stickstoffgehalt. Das Inhaltsstoffmuster in Blättern von Birkenkeimlingen und vor allem in Nadeln von Kieferkeimlingen wurde dabei deutlich häufiger verändert als das in Blättern von Eichenkeimlingen. Dieses ist möglicherweise durch bessere Startbedingungen der Eiche auf Grund des großen Nährstoffvorrates in der Eichel bedingt. Auftretende Veränderungen des Inhaltsstoffmusters sind bei Gabe von Insektenkot und Dünger in der Regel nicht gleich gerichtet, so daß zu vermuten ist, daß nicht der Stickstoffanteil des Insektenkots sondern vielmehr die darin enthaltenen sekundären Pflanzenstoffe für die auftretenden Veränderungen maßgeblich sind. Bei allen drei Baumarten wurden die Nahrungswertindices (Nährstoffe zu Störstoffe-Verhältnis) der Nadeln bzw. Blätter durch Gabe von Kot erniedrigt. Unter Freilandbedingungen zeigten lediglich Blätter von Eichenkeimlingen erniedrigte Nahrungswertindices. Die durch die Gabe von Insektenkot hervorgerufene Herabsetzung verschiedener Nahrungswertindices bedeutet eine schlechtere Eignung der Nadeln bzw. Blätter als Nahrung für phytophage Insekten. Dieses kann als Schutzreaktion junger Bäume vor Insektenfraß nach Massenvermehrungen gedeutet werden.

Im Teilversuch Gefäßkultur unter Freilandbedingungen wurde die über eine Vegetationsperiode hinausgehende Wirkung des aufgebrauchten Insektenkots untersucht. Die Veränderung der Konzentrationen einzelner Inhaltsstoffe und ihrer Verhältnisse zueinander verlief auf den Substraten ohne Insektenkot zum Teil sehr unterschiedlich zu der auf den entsprechenden Substraten mit Insektenkot, wobei die Auswirkung des Insektenkots auf den Waldbodenvarianten nicht die gleiche war wie auf den Sandbodenvarianten. Bei allen drei Baumarten traten besonders häufig Veränderungen der zeitlichen Verläufe durch Gabe von Insektenkot bei den Verhältnissen proteingebundener Aminosäuren zum Proanthocyanidingehalt bzw. zum Gesamtgehalt phenolischer Verbindungen auf. Da die pflanzenbürtigen Proteine die zentrale Stickstoffquelle für phytophage Insekten darstellen und ihre Aufnahme stark durch die sekundären Pflanzenstoffe beeinflusst wird, kann diese durch Insektenkot bedingte Beeinflussung der Nahrungswertindices zu einer starken Änderung der Nahrungsqualität der Nadeln von Kiefer und Blätter von Birke und Eiche für die Insekten führen.

Um den Einfluß der Humusschicht auf die Veränderung der Blatinhaltsstoffmuster bei unterschiedlichen Kahlfraßsituationen (unbefressen, frischer bzw. alter Insektenkahlfraß) des Hauptbestandes zu untersuchen, wurden im Teilversuch Pflanzung unter Praxisbedingungen die Versuchspflanzen bei intakter Humusschicht und parallel dazu bei abgetragener Humusschicht gepflanzt. Während die Räumung der Humusschicht das Inhaltsstoffmuster der Blätter von Birke nur gering beeinflusst hat, führte sie in Blättern von Eiche zur Beeinflussung der untersuchten Verbindungen und Nahrungswertindices. In Blättern von Birke führte frischer Insektenkahlfraß zu erhöhten Nahrungswertindices. Sie stellten somit eine für phytophage Insekten günstigere Nahrungsquelle dar. Blätter von Eiche hingegen wurden bei ungestörter Humusaufgabe nicht wesentlich durch Insektenkahlfraß beeinflusst, bei geräumter Humusaufgabe hingegen wurden die Nahrungswertindices in ihnen abgesenkt, so daß sie schlechter als Nahrung für phytophage Insekten geeignet waren.

Die proteingebundenen Aminosäuren der Pflanzen stellen für phytophage Insekten die zentrale Stickstoffquelle dar. Für die Beurteilung ihrer Eignung als Insektennahrung ist nicht nur ihr absoluter Gehalt in den Nadeln bzw. Blättern, sondern auch ihre Zusammensetzung von entscheidender Bedeutung. Das Zusammensetzungsmuster der proteingebundenen Aminosäuren wurde durch Gabe von Kot zum Teil stark beeinflusst. Besonders häufig wurden die relativen Anteile von Glutaminsäure, Prolin, Glycin, Histidin und Thyrosin verändert. Gerade diesen Aminosäuren kommt eine herausragende Bedeutung in der Beziehung zwischen Pflanze und phytophagem

Insekt zu. Eine durch Gabe von Insektenkot induzierte Verschiebung des Musters proteingebundener Aminosäuren in Nadeln von Kiefer und Blättern von Birke und Eiche führt somit zu einer Variation ihrer Eignung als Nahrung für phytophage Insekten und damit möglicherweise zu einer Beeinflussung der Befallswahrscheinlichkeit.

Schlußfolgerung

Der bei Massenvermehrungen phytophager Insekten in großen Mengen anfallende Kot enthält neben für das Pflanzenwachstum förderlichen Stickstoffverbindungen einen hohen Anteil hemmender sekundärer Pflanzenstoffe.

Die im Kot enthaltenen sekundären Pflanzenstoffe wirken sich negativ auf die Keimfähigkeit von Kiefern- und Birkensamen aus. Denkbar ist eine daraus resultierende ökologische Funktion von Insekten als Regler von Sukzessionsabläufen über die Steuerung des Keimverhaltens konkurrierender Baumarten.

Die Humusschicht am Pflanzplatz und vor allem die im Insektenkot enthaltenen sekundären Pflanzenstoffe haben vielfältige Auswirkungen auf das Muster der untersuchten Verbindungen und deren Verhältnisse zueinander in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche. Insbesondere führt die Kotgabe häufig zu einer Absenkung verschiedener Nahrungswertindices, so daß die Blattorgane für phytophage Insekten eine ungünstigere Nahrungsquelle darstellen. Dieses ist möglicherweise eine direkte Reaktion der Bäume auf die Massenvermehrung phytophager Insekten. Insektenkot-bedingte Verschiebungen der Proteinzusammensetzung betreffen häufig besonders die Aminosäuren, die eine große Bedeutung für die Insektenernährung aufweisen.

Zwischen Teilversuchen unter kontrollierten Bedingungen einerseits und denen unter praxisnahen andererseits traten bei gleichen Probennahme- und Analysebedingungen zum Teil große Unterschiede im Muster der untersuchten Verbindungen und deren Verhältnisse zueinander in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche auf. Eine direkte Übertragung der unter künstlichen Bedingungen gewonnenen Ergebnisse auf die forstliche Praxis ist daher nur eingeschränkt möglich.

6. Literaturverzeichnis

- AHRENS, S. (1998):** Einfluß von Stickstoffgaben auf die Blattstruktur, Aminosäure- und Kohlenhydratkonzentrationen bei der Stieleiche (*Quercus robur* L.). Dipl. Fak. Forstw. u. Waldöko., Univ. Göttingen.
- ALTENKIRCH, W. (1986):** Die Nonne (*Lymantria monacha* L.) in Nordwestdeutschland 1977-1980. Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz 59: 67-74.
- AMANN, H. (1930):** Birkenvorwald als Schutz gegen Spätfröste. Forstwiss. Cbl. 52.
- ANDERSEN, S.O. (1973):** Comparison between the sclerotization of adult and larval cuticle in *Schistocerca gregaria*. J. Insect Physiol. 19: 1603-1614.
- ANDERSSON, R.; LUNDGREN, L.N. (1988):** Monoaryl and cyclohexenone glycosides from needles of *Pinus sylvestris*. Phytochem. 27: 559-562.
- APPEL, H.M. (1993):** Phenolics in ecological interactions: The importance of oxidation. J. Chem. Ecol. 19: 1521-1551.
- APPEL, H.M. (1995):** The chewing herbivore gut lumen, physiochemical conditions and their impact on plant nutrients, allelochemicals, and insect pathogens. In BERNAYS, E.A. (Hrsg.): Insect-Plant Interactions Vol. 5, Boca Raton, CRC Press. S. 209-223.
- ASSARSON, A.; THEANDER, O. (1958):** The constituents of conifer needles I. Low molecular weight carbohydrates in the needles of *Pinus sylvestris* L.. Acta Chem. Scand. 12: 1319-1322.
- AVTZIS, N. (1978):** Einfluß verschiedener waldbaulicher Maßnahmen auf die Eignung von Fichtennadeln als Nahrung für *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hym., Diprionidae). Diss. Forstl. Fak. Geoerg-August-Universität Göttingen.
- BALSBERG PÄHLSSON, A.M. (1992):** Influence of nitrogen fertilization on minerals, carbohydrates, amino acids and phenolic compounds in beech (*Fagus sylvatica* L.) leaves. Tree Physiology 10: 93-100.
- BARTELS, H. (1983a):** Bedecktsamer. Göttingen, Inst. f. Forstbotanik, Univ. Göttingen.
- BARTELS, H. (1983b):** Nacktsamer. Göttingen, Inst. f. Forstbotanik, Univ. Göttingen.
- BARTSCH, N.; PETERCORD, R.; LÜPKE, B. von (1996):** Wachstum von Traubeneiche in Mischung mit Kiefer. Forst u. Holz 51: 195-200.
- BENZ, G. (1974):** Negative Rückkopplung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderungen der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* (Günée) (Lep., Tortricidae). Z. ang. Ent. 76: 196-228.
- BERENBAUM, M.(1980):** Adaptive significance of midgut pH in larval lepidoptera. Am. Nat. 115: 138-146.
- BERNAYS, E.A. (1978):** Tannins: an alternative viewpoint. Ent. exp. appl. 24: 44-53.

- BERNAYS, E.A.; WOODHEAD, S. (1984):** The need for high levels of phenylalanine in the diet of *Schistocera gregaria* Nymphs. *J. Insect Physiol.* 30: 489-493.
- BESTER, R. (1995):** Einfluß von Bestandesstruktur und Nadelphysiologie großflächiger 40jähriger Kiefernreinbestände auf die Entstehung von Massenvermehrungen nadelfressender Kieferninsekten. Diplomarbeit, Forstwissenschaftl. Fachbereich, Univ. Göttingen.
- BOMBOSCH, S.; LUNDERSTÄDT, J. (1975):** Zur Frage der Ursachen standortbedingter Unterschiede in der Vermehrung von Schadinsekten. *Forstarchiv*, 46: 153-155.
- BORRIS, H.; LIBBERT, E. (1985):** Wörterbuch der Biologie / Pflanzenphysiologie. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, UTB Taschenbuch 1344.
- BRATTSTEN, L.B. (1979):** Biochemical defence mechanism in herbivores against plant allelochemicals. In ROSENTHAL, G.A.; JANZEN, D.H. (Hrsg.): *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*. New York, London, Academic Press, S: 200-270.
- BROADHURST, R.B.; JONES, W.T. (1978):** Analysis of condensed tannins using acidified vanillin. *J. Sci. Food Agric.* 29: 788-794.
- BROADWAY, R.M.; DUFFEY, S.S. (1986):** The effect of dietary protein on the growth and digestive physiology of larval *Heliothis zea* (Boddi.) and *Spodoptera exigua* (Hubner). *J. Insect Physiol.* 32: 673-680.
- BROWN, A.H.F. (1992):** Functioning of mixed-species stands at Gisburn. N.W. England. *The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees*, Special Publication 11 of the British Ecology Society. Oxford, Blackwell Sci. Publ.
- BRYANT, J.P.; CLAUSEN, T.P.; REICHARDT, P.B.; MCCARTHY, M.C.; WERNER, R.A. (1987):** Effect of nitrogen fertilization upon the secondary chemistry and nutritional value of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) leaves for the large aspen tortrix (*Choristoneura conflictana* Walter). *Oecologia* 73: 513-517.
- BUTIN, H.; ZYCHA, H. (1983):** Krankheiten der Wald- und Parkbaeume : Leitfaden zum Bestimmen von Baumkrankheiten. Stuttgart, Thieme Verlag.
- BUTLER, L.G.; ROGLER, J.C. (1992):** Biochemical mechanisms of the antinutritional effects of tannins. In HO, C. ; LEE, C.L.; HUANG, M. (Hrsg.): *Phenolic compounds in food and their effects on health I*. Washington, American Chemical Society, S: 298-304.
- CHAMPIGNY, M.L. (1985):** Regulation of photosynthetic carbon assimilation at the cellular level: a review. *Photosyn. Res.* 6: 173-286.
- CROTEAU, R.; BURBOTT, A.J.; LOOMIS, W.D. (1972):** Apparent energy deficiency in mono- and sesquiterpene biosynthesis in peppermint. *Phytochem.* 11: 2937-2948.
- DADD, R.H.; MITTLER, T.E. (1965):** Studies on artificial feeding of the aphid *Myzus persicae* Sulzer. III. Some major nutritional requirements. *J. Insect Physiol.* 11: 717-743.
- DALE, D. (1988):** Plant-mediated effects of soil mineral stress on insects. In HEINRICH, E.A. (Hrsg.): *Plant-Stress-Insect Interactions* New York, Wiley & Sons. S. 35-110.

- DENGLER, A. (1992):** Waldbau auf ökologischer Grundlage, Bd. I: der Wald als Vegetationsform und seine Bedeutung für den Menschen. Hamburg, Berlin, Paul Parey Verlag.
- DHINDSA, R.S.; CLELAND, R.E. (1975):** Water stress and protein synthesis. *Plant Physiol.* 55: 778-781.
- DICKSON, R.E. (1991):** Assimilate distribution and storage. In RAGHAVENDRA, A.S. (Hrsg.): *Physiology of trees*. New York, John Wiley & Sons, S. 51-86.
- DINISH, K.N. (1974):** Zur Nahrungsqualität von Fichtennadeln für forstliche Schadinsekten. 5. Untersuchungen zum stärkespaltenden Enzym (Amylase) in Larven von *Gilpinia hercyniae* Htg. *Z. ang. Ent.* 77: 113-121.
- DIERSCHKE, H. (1994):** Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden. Ulmer, Stuttgart.
- EBELING, K.; HANSTEIN, U. (1989):** Kiefern-Eichen-Mischbestände - Ein Betriebszieltyp mit Zukunft?. *Forst u. Holz* 44: 63-66.
- ELLENBERG, H. (1986):** Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 4. Auflage. Stuttgart, Eugen Ulmer Verlag.
- ERICSSON, A. (1978):** Seasonal changes in translocation of ^{14}C from different age-classes of needles on 20-year-old Scots pine trees (*Pinus sylvestris* L.). *Physiol. Plant.* 43: 351-358.
- ERICSSON, A. (1979):** Effects of fertilization and irrigation on the seasonal changes of carbohydrate reserves in different age-classes of needles on 20-years-old Scots pine trees (*Pinus sylvestris*). *Physiologia Plantarum* 45: 270-280.
- ERTELD, (1986):** Grundriß der Kiefernwirtschaft. München, Selbstverlag des Lehrstuhls f. Waldwachstumskunde der Universität München.
- ESCHRICH, W. (1989):** Stofftransport in Bäumen. Schriften aus der Forstl. Fak. der Univ. Göttingen und der Nds. Forstl. Versuchsanstalt, Bd. 94. Frankfurt, Sauerländer's Verlag.
- FEENY, P. (1968):** Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *J. Insect Physiol.* 14: 805-817.
- FEENY, P. (1969):** Inhibitory effect of oak leaf tannins on the hydrolysis of proteins by trypsin. *Phytochemistry* 8: 2119-2126.
- FEENY, P. (1970):** Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- FIEDLER, F. (1962):** Das Höhenwachstum junger Birken im Vorwaldgefüge auf verschiedenen Standorten. *Arch. Forstw.* 11.
- FISCHER, C.; HÖLL, W. (1991):** Food reserves of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) I. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles. *Trees* 5: 187-195.
- FLESSNER, G. (1981):** Bäume und Sträucher in Wald, Flur und Garten. Kiel, Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten.

- FORD, C.W. (1984):** Accumulation of lower molecular weight solutes in water-stressed tropical legumes. *Phytochem.* 23: 1007-1015.
- GOMEZ, J.; SANCHEZ-MARTINEZ, D.; STIEFEL, V.; RIGAU, J.; PUIGDOMENECH, P.; PAGES, M. (1988):** A gene induced by the plant hormone abscisic acid in response to water stress encodes a glycine-rich protein. *Nature* 334: 262-264.
- GORA, V. (1995):** Physiologische Untersuchungen zur standort- und altersabhängigen Befallsdisposition von Kiefern- (*Pinus sylvestris*)-Beständen für nadelfressende Insekten. Diss. Forstwiss. Fachb. Univ. Göttingen, Cuvillier Verlag.
- GORA, V.; KÖNIG, J.; LUNDERSTÄDT, J. (1994):** Physiological defence reactions of young beech trees (*Fagus sylvatica*) to attack by *Phyllaphis fagi*. *For. Ecol. Manag.* 70: 245-254.
- GREF, R.; TENOW, O. (1987):** Resin acid variation in sun and shade needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Can. J. For. Res.* 17: 346-349.
- GULMAN, S.L.; MOONEY, H.A. (1986):** Costs of defence and their effects on plant productivity. In GIVNISH, T.J. (Hrsg.): *On the economy of plant form and function*. Cambridge, Cambridge University Press, S. 681-698.
- HABERMANN, M. (1994):** Untersuchungen zur Nadelphysiologie von Lärchen (*Larix* spp.) bei Befall durch die Lärchenminiermotte *Coleophora laricella* Hbn. (Lepidoptera, Coleophoridae). Göttingen, Cuvillier Verlag
- HABERMANN, M.; BESTER, R. (1997):** Einfluß von Bestandesstrukturen und Nadelphysiologie auf die Entstehung von Massenvermehrungen der Nonne (*Lymantria monacha* L.) in Kiefernbeständen (*Pinus sylvestris* L.) eines Dauerschadagebiets in Niedersachsen. *Allg. Forst- u. J. Ztg.* 168: 157-162.
- HANSEN, J.; BECK, E. (1990):** The fate and paith of assimilation products in the steem of 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. *Trees* 4: 16-21.
- HARBORNE, J.B. (1995):** Ökologische Biochemie: Eine Einführung. Heidelberg, Berlin, Oxford, Spektrum Akad. Verlag.
- HASLAM, E. (1988):** Plant polyphenols (syn. vegetable tannins) and chemical defence – a reappraisal. *J. Chem. Ecol.* 14: 1789-1805.
- HASLAM, E. (1989):** Plant polyphenols, vegetable tannins revisited. Cambridge, New York, Cambridge University Press.
- HASLAM, E.; LILLEY, T.H.; WARMINSKI, E.; LIAO, H.; CAI, Y.; MARTIN, R.; GAFFNEY, S.H.; GAULDING, P.N.; LUCK, G. (1992):** Polyphenol Complexation. In HO, C. ; LEE, C.L.; HUANG, M. (Hrsg.): *Phenolic compounds in food and their effects on health I*. Washington, American Chemical Society, S: 18-50.
- HATCHER, P.E. (1990):** Seasonal and age-related variation in the needle quality of five conifer species. *Oecologia* 85: 200-212.

- HAUKIOJA, E. (1980):** On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos* 35: 202-213.
- HELDT, H.W. (1996):** Pflanzenbiochemie. Heidelberg, Berlin, Oxford, Spektrum Akad. Verlag.
- HENN, M. (1997):** Adsorption von Tanninen aus Eichenblättern an kohlenhydrathaltige Verbindungen. In: DEUTSCHE GESELLSCHAFT FÜR ALLGEMEINE UND ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE (Hrsg.): Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie, Bayreuth, S. 495-499.
- HESS, D. (1999):** Pflanzenphysiologie. Molekulare und biochemisch-physiologische Grundlagen von Stoffwechsel, Entwicklung und Ökologie. Stuttgart, Ulmer Verlag.
- HO, C. (1992):** Phenolic compounds in food. In HO, C. ; LEE, C.L.; HUANG, M. (Hrsg.): Phenolic compounds in food and their effects on health I. Washington, American Chemical Society, S: 2-7.
- HOLLINGER, D.Y. (1986):** Herbivory and the cycling of nitrogen and phosphorus in isolated California oak trees. *Oecologia* (Berlin) 70: 291-297.
- HOLTZER, T.O.; ARCHER, T.L.; NORMAN, J.M. (1988):** Host plant suitability in relation to water stress. In HEINRICH, E.A. (Hrsg.): Plant stress – insect interactions. New York, John Wiley & Sons, S. 111-137.
- HORIE, Y.; WATANABE, K. (1983):** Effects of various kinds of dietary protein and supplementation with limiting amino acids on growth, haemolymph components and uric acid excretion in the Silkworm, *Bombix mori*. *J. Insect. Physiol.* 29: 187-199.
- HUSS, J. (1995):** Neue Ansätze für die Begründung und Pflege von Kiefernjungbeständen. In LÜPKE, B.V. (Hrsg.): Waldbauliche Fragen der Kiefernwirtschaft. Schriften aus der Forstl. Fak. Univ. Göttingen u. der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt 119: 88-131.
- INST. FÜR WALDBAU (1987):** Die einheimischen und die wichtigsten fremdländischen Baumarten. Göttingen, Institut für Waldbau der Tropen und Naturwaldforschung, Univ. Göttingen.
- JACOB, F.; JÄGER, E.J.; OHMANN, E. (1991):** Botanik. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- JANSEN, K. (1995):** Untersuchungen zum Entwicklungserfolg von *Dendrolimus pini* (Lasiocampidae, Lepidoptera) und *Lymantria monacha* (Lymantriidae, Lepidoptera) an Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) in Abhängigkeit vom physiologischen Zustand der Fraßpflanze. Dipl. Arb. FB Biologie Univ. Göttingen.
- JENSEN, T.S. (1991):** Patterns of nutrient utilization in the needle-feeding guild. In BARANCHIKOV, Y.N.; MATTSON, W.J.; HAIN, F.P.; PAYNE, T.L. (Hrsg.): Forest insect guilds: Patterns of interaction with host trees. General Tech. Report NE 153, S. 134-143.
- JINDRA, M.; SEHNAL, F. (1989):** Larval growth, food consumption, and utilization of dietary protein and energy in *Galleria mellonella*. *J. Insect Physiol.* 35: 719-724.
- JONSSON, B. (1961):** Yield of mixed coniferous forests. *Medd. Stat. Skogsforskn. Inst.* 49.

- JOSEPH, G.; KELSLEY, R.G.; MOLDENKE, A.F.; MILLER, J.C.; BERRY, R.E.; WERNZ, J.G. (1993):** Effects of nitrogen and Douglas-fir allelochemicals on development of the Gypsy moth, *Lymantria dispar*. J. Chem. Ecol. 19: 1245-1263.
- KAKAC, B.; VEJDELEK, Z. (1974):** Handbuch der photometrischen Analytik organischer Verbindungen, Bd. 2. Weinheim, Verlag Chemie.
- KALUDIN, K.; KALUDIN, I. (1968):** Untersuchungen über den Stickstoff- und Aminosäuregehalt in den Nadeln von *Pinus sylvestris*. Arch. Forstw. 17: 839-844.
- KARBAN, R.; MYERS, J.H. (1989):** Induced plant responses to herbivory. Ann. Rev. Ecol. Sys. 20: 331-348.
- KAROWE, D.N.; MARTIN, M.M. (1989):** The effects of quantity and quality of diet nitrogen on the growth, efficiency of food utilization, nitrogen budget, and metabolic rate of fifthinstar *Spodoptera eridania* larvae (Lepidoptera: Noctuidae). J. Insect Physiol. 35: 699-708
- KÄTZEL, R.; MÖLLER, K.; SCHOPF, R. (1995):** Zum Einfluß stickstoffbelasteter Kiefern (*Pinus sylvestris* L.) auf den Entwicklungserfolg des Kiefernspanners (*Bupalus piniarius* L. [Lep.; Geometridae]). J. Appl. Ent. 119: 21-28.
- KEATING, S.T.; YENDOL, W.G. (1987):** Influence of selected host plants on gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) larval mortality caused by a baculovirus. Environmental Entomology 16: 459-462.
- KEATING, S.T.; YENDOL, W.G.; SCHULTZ, J.C. (1988):** Relationship between susceptibility of gypsy moth larvae (Lepidoptera; Lymantriidae) to a baculovirus and host plant foliage constituents. Environmental Entomology 17: 952-958.
- KINDL, H. (1994):** Biochemie der Pflanzen, 4. Auflage. Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag.
- KLIMETZEK, D. (1992):** Schädlingsbelastung der Waldbäume in Mitteleuropa und Nordamerika. Forstw. Centralbl. 111: 61-69.
- KNECHT, R., CHANG, J.Y. (1986):** Liquid chromatographic determination of amino acids after gas-phase hydrolysis and derivatisation with (dimethylamino)azobenzene-sulfomylchloride. Analyt. Chem. 58: 2375-2379.
- KÖNIG, N., FORTMANN, H. (1996a):** Probenvorbereitungs-, Untersuchungs- und Elementbestimmungs-Methoden des Umwelt-Analytiklabors der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt und des Zentrallabors II des Forschungszentrums Waldökosysteme. Teil 1: Elementbestimmungsmethoden A-M und Sammelanhänge. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe B, Bd. 46.
- KÖNIG, N., FORTMANN, H. (1996b):** Probenvorbereitungs-, Untersuchungs- und Elementbestimmungs-Methoden des Umwelt-Analytiklabors der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt und des Zentrallabors II des Forschungszentrums Waldökosysteme. Teil 1: Elementbestimmungsmethoden N-Z und Sammelanhänge. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe B, Bd. 47.

- KÖSTLER, J. (1955):** Waldbau: Grundriß und Einführung als Leitfaden zu Vorlesungen über Bestandesdiagnose und Waldtherapie. Hamburg, Berlin, Paul Parey Verlag.
- KRAMER, H. (1988):** Waldwachstumslehre : ökologische und anthropogene Einflüsse auf das Wachstum des Waldes, seine Massen- und Wertleistung und die Bestandessicherheit. Hamburg, Parey Verlag
- KULCKE, J. (1983):** Vergleich der larvenentwicklung und Auswertung von Nadelinhaltsstoffen aus identischem Pflanzenmaterial von Fichte (*Picea abies* Karst.) durch gleichzeitig ange-setzte Larven von *Gilpinia hercyniae* (Hym., Diprion.) und *Lymantria monacha* bzw. *Lymantria dispar* (Lep., Lymantr.). Dipl. Arb. Forstl. Fak. Univ. Göttingen.
- LAMBERS, H.; RYCHTER, A.M. (1990):** The biochemical background of variation in respiration rate: respiratory pathways and chemical composition. In LAMBERS, H.; CAMBRIDGE, M.L.; KONINGS, H.; PONS, T.L. (Hrsg.): Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. The Hague, Academic Publishing, S. 199-225.
- LARSSON, P.R. (1964):** Contribution of different needles to growth and wood formation of young red pines. *Ibid.* 10: 224-238.
- LARSSON, S.; TENOW, O. (1979):** Utilization of dry matter and bioelements in larvae of *Neodiprion sertifer* Geoffr. (Hym., Diprionidae) feeding on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Oecologia* 43: 157-172.
- LARSSON, S.; BJÖRKMANN, C.; GREF, R. (1986):** Responses of *Neodiprion sertifer* (Hym., Diprionidae) larvae to variations in needle resin acid concentration in Scots pine. *Oecologia* 70: 77-84.
- LEVINSON, H.Z. (1976):** Ernährungs- und Stoffwechselphysiologie der Insekten und deren Anwendungsmöglichkeiten zur Schädlingsbekämpfung. *Z. ang. Ent.* 81: 113-132.
- LINDROTH, R.L. (1989):** Biochemical detoxification: mechanism of differential Tiger swallow-tail tolerance to phenolic glycosides. *Oecologia* 81: 219-224.
- LINDROTH, R.L.; PETTERSON, S.S. (1988):** Effects of plant phenols on performance of Southern armyworm larvae. *Oecologia* 75: 185-189.
- LINDROTH, R.L.; BLOOMER, M.S. (1991):** Biochemical ecology of the forest tent caterpillar: responses to dietary protein and phenolic glycosides. *Oecologia* 86: 408-413.
- LINDROTH, R.L.; BARMAN, M.A.; WEISBROD, A.V. (1991):** Nutrient deficiencies and the gypsy moth, *Lymantria dispar*: effects on larval performance and detoxication enzyme activities. *J. Insect. Physiol.* 37: 45-52.
- LOOMIS, W.D.; BATAILLE, J. (1966):** Plant phenolic compounds and the isolation of plant enzymes. *Phytochem.* 5: 423-438.
- LORD, J.C.; UNDEEN, A.H. (1990):** Inhibition of a *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* toxin by dissolved tannins. *Environmental Entomology* 19: 1547-1551.

- LOVETT, G.M.; RUESINK, A.E. (1995):** Carbon and nitrogen mineralization from decomposing gypsy moth frass. *Oecologia* 104: 133-138.
- LUNDERSTÄDT, J. (1973):** Zur Nahrungsqualität von Fichtennadeln für forstliche Schadinsekten. 3. Über physiologisch bedingte Veränderungen in Fichtennadeln. *Z. ang. Ent.* 73: 340-351.
- LUNDERSTÄDT, J. (1977):** Zur Nahrungsqualität von Fichtennadeln für forstliche Schadinsekten. 8. Untersuchungen zum Abbau von Proteinen aus Fichtennadeln im Verdauungstrakt der Larven von *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hym., Diprionidae). *Z. ang. Ent.* 84: 19-31.
- LUNDERSTÄDT, J. (1980/81):** The role of food as a density-determining factor for phytophagous insects with reference to the relationship between Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hymenoptera, Diprionidae). *Forest Ecology and Management* 3: 335-353.
- LUNDERSTÄDT, J. (1981a):** Methodische Überlegungen zur Bestimmung der Nahrung als Abundanzfaktor für phytophage Insekten am Beispiel der Wechselwirkung zwischen Fichte und *Gilpinia hercyniae* (Hym., Diprionidae). *Z. ang. Ent.* 91: 316-319.
- LUNDERSTÄDT, J. (1981b):** Ernährungsphysiologische Gesichtspunkte für die Systembindung von forstlich wichtigen Phytophagen. *Z. ang. Ent.* 92: 510-520.
- LUNDERSTÄDT, J. (1983):** Steuerungsprinzipien für die ökophysiologische Bindung zwischen waldbäumen und phytophagen Insekten. *Z. ang. Ent.* 96: 157-165.
- LUNDERSTÄDT, J. (1987):** Zur Steuerung der Populationsdichte von phytophagen Insekten durch ihre Wirtspflanze. 4. Der Ablauf der Wechselwirkungen zwischen Pflanze und Insekt. *Z. ang. Ent.* 104: 29-46.
- LUNDERSTÄDT, J. (1988):** Resistance of plants at the population level to attack by phytophagous insects. In MATTSON, W.J.; LEVIEUX, J.; BERNARD-DAGAN, C. (Hrsg.): Mechanism of woody plant defence against insects. New York, Berlin, Springer Verlag, S. 131-137.
- LUNDERSTÄDT, J. (1991):** Befallsmusterbildung in Wirtschaftswäldern als Folge unterschiedlicher Altersklassenbindung von Schadinsekten. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* 162: 165-170.
- LUNDERSTÄDT, J. (1997):** Die ökophysiologische Funktion von Insekten in Waldökosystemen aus forstlicher Sicht. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.* 11: 669-671.
- LUNDERSTÄDT, J.; CLAUS, G. (1972):** Zur Nahrungsqualität von Fichtennadeln für forstliche Schadinsekten. 2. Vergleichende biochemische Analysen von Fichtennadeln und Kot der Larven von *Gilpinia hercyniae* Htg. *Z. ang. Ent.* 70: 386-403.
- LUNDERSTÄDT, J.; HOPPE, I.-M. (1975):** Zur Nahrungsqualität von Fichtennadeln für forstliche Schadinsekten. 6. Nährstoffausnutzung durch Larven von *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hym., Diprionidae) bei Verfütterung von Nadeln von Fichte (*Picea abies* Karst.) unter Standardbedingungen. *Z. ang. Ent.* 79: 177-193.

- LUNDERSTÄDT, J.; AHLERS, S. (1983):** Zur Nahrungsqualität von Fichtennadeln für forstliche Schadinsekten. 19. Der Jahresgang von Fichtennadelinhaltsstoffen unter dem Gesichtspunkt der Systembindung zwischen Fichte (*Picea abies* Karst.) und *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hym., Diprionidae). Z. ang. Ent. 95: 141-150.
- LUNDERSTÄDT, J.; SCHWARZ, U.; DINISH, K.N. (1975):** Über Zusammenhänge zwischen dem Zuckerstoffwechsel bei Larven von *Gilpinia hercyniae* (Hym., Depriionidae) und dem Kohlenhydratgehalt ihrer natürlichen Nahrung, den Nadeln der Fichte (*Picea abies* Karst.). Z. ang. Ent. 77: 258-262.
- MARTIN, J.S.; MARTIN, M.M.; BERNAYS, E.A. (1987):** Failure of tannic acid to inhibit digestion by reduced digestibility of plant protein in gut fluids of insect herbivores. J. Chem. Ecol. 13: 605-621.
- MARTIN, M.M.; MARTIN, J.S. (1984):** Surfactants: their role in preventing the precipitation of proteins by tannins in insect guts. Oecologia 61: 342-345.
- MATTSON, W.J. (1980):** Herbivory in relation to plant nitrogen content. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 119-161.
- MATTSON, W.J.; ADDY, N.D. (1975):** Phytophages insects as regulators of forest primary production. Science 190: 515-522.
- MATTSON, W.J.; HAACK, R.A. (1987):** The role of drought in outbreak of plant eating insects. Bio Science 37: 110-118.
- MATTSON, W.J.; SCRIBER, J.M. (1987):** Nutritional ecology of insect folivores of woody plants: nitrogen, water, fiber, and mineral considerations. In SLANSKY, F.; RODRIGUEZ, J.G. (Hrsg.): Nutritional ecology of insects, mites and spiders and related invertebrates. New York, Wiley & Sons, S. 105-146.
- MEADE, T.; HARE, J.D. (1994):** Effects of genetic and environmental host plant variation on the susceptibility of two noctuids to *Bacillus thuringiensis*. Entomol. exp. appl. 70: 165-178.
- MONTGOMERY, M.E. (1982):** Life-cycle nitrogen budget for the gypsy moth, *Lymantria dispar* reared on artificial diet. J. Insect Physiol. 28: 437-442.
- MURUGAN, K.; GEORGE, A. (1992):** Feeding and nutritional influence on growth and reproduction of *Daphnis nerii* (Linn.) (Lepidoptera: Sphingidae). J. Insect. Physiol. 38: 961-967.
- MYERS, J.H.; POST, B.J. (1981):** Plant nitrogen and fluctuations of insect population: a test with the Cinnabor moth – Tansay ragwort system. Oecologia 48: 151-156.
- NAMBIAR, E.K.; FIFE, D.N. (1987):** Growth and nutrient retranslocation in needles of Radiata pine in relation to nitrogen supply. Ann. Bot. 60: 147-156.
- NIEDERSÄCHSISCHE FORSTLICHE VERSUCHSANSTALT (1998):** Austriebsboniturschema Kiefer. Unveröffentlicht.

- NIEMELÄ, P.; ROUSI, M.; SAARENMAA, H. (1987):** Topographical delimitation of *Neodiprion sertifer* (Hym., Diprionidae) outbreaks on Scots pine in relation to needle quality. *Z. ang. Ent.* 104: 84-91.
- NULTSCH, W. (1986):** Allgemeine Botanik, 8. Aufl. Stuttgart, New York, Thieme Verlag.
- OTTO, D. (1970):** Zur Bedeutung des Zuckergehaltes der Nahrung für die Entwicklung nadelfressender Insekten. *Arch. Forstw.* 19 (2): 135-150.
- OTTO, D. (1982):** Standortansprüche der wichtigsten Waldbaumarten. Bonn, Auswertungs- und Informationsdienst für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten.
- OTTO, H.J. (1989):** Langfristige ökologische Waldbauplanung für die Niedersächsischen Landesforsten. Aus dem Walde, Schriftenreihe Nds. LFV, 42: 1-442.
- PETERCORD, R. (1991):** Entwicklung bewirtschafteter Buchen-Edellaubholz-Mischbestände unter dem Einfluß der Buchenwollschilddlaus (*Cryptococcus fagisuga* Lind.) unter besonderer Berücksichtigung physiologischer und genetischer Aspekte. Diss. Fak. Forstw. u. Waldökol. Univ. Göttingen, Hainholz Verlag.
- PORTER, L.J.; WOODRUFFE, J. (1984):** Haemanalysis: The relative astringency of proanthocyanidin polymers. *Phytochemistry* 23: 1255-1256.
- RECH, A. (1997):** Untersuchungen unter Freilandbedingungen zum Einfluß von Insektenkot auf die Physiologie ein- bis zweijähriger Fichten, Buchen und Eichen in mit Sandboden bestückten Pflanzkästen. Dipl.arb., Göttingen, Univ. Göttingen, Fak. f. Forstwissensch. & Waldökologie.
- REESE, J.C.; CHANG, B.G.; WAISS, A.C. (1982):** Effects of cotton condensed tannin, maysin (corn) and pinotol (soybeans) on *Heliothis zea* growth and development. *J. Chem. Ecol.* 8: 1429-1436.
- ROTH, S.; KNORR, C.; LINDROTH, R.L. (1997):** Dietary phenolics affects performance of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and its parasitoid *Cotesia melanoscela* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology* 26: 668-671.
- RUBNER, K.; SCHÖNBACH, H. (1962):** Kiefernrassestudium in der Bundesrepublik Deutschland. *Forstarchiv* 33.
- SCHIMITSCHEK, E. (1969):** Grundzüge der Waldhygiene. Hamburg, Berlin, Paul Parey Verlag.
- SCHOONHOVEN, L.M.; JERMY, T.; LOON, J.J.A. VAN (1998):** Insect-plant biology: From physiology to evolution. London, Chapman & Hall.
- SCHOPF, R. (1980):** Zur Nahrungsqualität von Fichtennadeln für forstliche Schadinsekten. 13. Untersuchungen zum Stickstoff-Haushalt von Larven von *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hym., Diprionidae) nach Verfütterung von Nadeln von Fichte (*Picea abies* Karst.) verschiedener Herkünfte. *Z. ang. Ent.* 89: 3-12.
- SCHOPF, R. (1981):** Untersuchungen zum Aminosäurenstoffwechsel der Fichtennadeln fressenden Blattwespe *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hym., Diprionidae). *Z. ang. Ent.* 92: 84-92.

- SCHOPF, R. (1982):** Die Bestimmung der Nahrungsqualität zur Beurteilung der Eignung von Waldbäumen für den Befall durch phytophage Insekten. Forstarchiv 53: 205-208.
- SCHOPF, R. (1983a):** Zur Nahrungsqualität von Fichtennadeln für forstliche Schadinsekten. 20. Korrelationen der Konzentrationen von Fichtennadeln Inhaltsstoffen mit Entwicklungsparametern der Blattwespe *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hym., Diprionidae). Z. ang. Ent. 95: 189-196.
- SCHOPF, R. (1983b):** Zur Bedeutung des Inhaltsstoffmusters von Fichtennadeln für die Entwicklung phytophager Insekten. Z. ang. Ent. 96: 166-172.
- SCHOPF, R. (1986):** Zur Kausalanalyse der Disposition von Nadelbäumen für den Befall durch nadelfressende Insekten am Beispiel *Picea abies* (L.) Karst. und *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hym., Diprionidae). Schriften der Forstl. Fak. Univ. Göttingen u. d. Nieders. Forstl. Versuchsanstalt, Bd. 87.
- SCHOPF, R.; HARTEL, F.-J. (1997):** Der Wirtsbaum als Nahrung für phytophage Insekten. Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 11: 633-638.
- SCHOPF, R.; MIGNAT, C.; HEDDEN, P. (1982):** As to the food quality of spruce needles for forest damaging insects. 18. Resorption of secondary plant metabolites by the sawfly *Gilpinia hercyniae* Htg. (Hym., Diprionidae). Z. ang. Ent. 93: 244-257.
- SCHOWALTER, T.D.; SABIN, T.E.; STAFFORD, S.G.; SEXTON, J.M. (1991):** Phytophage effects on primary production, nutrient turnover, and litter decomposition of young Douglas fir in Western Oregon. For. Ecol. Manage. 42: 229-243.
- SCHROEDER, L.A. (1986):** Protein limitation of a tree feeding lepidopteren. Ent. exp. appl. 41: 115-120.
- SCHÜTTE, H.R. (1982):** Biosynthese niedermolekularer Naturstoffe. Jena, Gustav Fischer Verlag.
- SCHULZE, E.F.; EHRHARDT, P. (1963):** Nachweis kohlenhydratspaltender Fermente im Darmtrakt verschiedener Entwicklungsstadien von *Diprion pini* L. (Hym., Tenthredinidae). Ent. exp. appl. 6: 114-122.
- SCHULTZ, J.C.; LECHOWICZ, M.J. (1986):** Host plant, larval age, and feeding behaviour influence midgut pH in the Gypsy moth (*Lymantria dispar*). Oecologia 70: 133-137.
- SCHWAPPACH, A. (1929):** Ertragstabellen der wichtigsten Holzarten in tabellarischer und graphischer Form, 3. Aufl. Neudamm, Neumann.
- SCHWENKE, W. (1968):** Neue Hinweise auf eine Abhängigkeit der Vermehrung blatt- und nadelfressender Forstinsekten vom Zuckergehalt ihrer Nahrung. Z. ang. Ent. 61: 365-369.
- SCHWERDTFEGER, F. (1941):** Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Z. ang. Ent. 28: 254-303.
- SCHWERDTFEGER, F. (1981):** Die Waldkrankheiten: ein Lehrbuch der Forstpathologie und des Forstschutzes. 4. Auflage. Hamburg, Parey Verlag.

- SCRIBER, J.M.; SLANSKY, F. jr. (1981):** The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.* 26:183-211.
- SHEPPARD, C.A.; FRIEDMAN, S. (1992):** Effect of dietary nitrogen on gypsy moth larval nutritional indices, development and lipid content. *Entomol. exp. appl.* 64: 269-280.
- SOOHOO, C.F.; FRAENKEL, G. (1966a):** The selection of food plants in a polyphagous insect, *Prodenia eridania* (Cramer). *J. Insect. Physiol.* 12: 693-709.
- SOOHOO, C.F.; FRAENKEL, G. (1966b):** The consumption, digestion, and utilization of food plants by a polyphagous insect, *Prodenia eridania* (Cramer). *J. Insect. Physiol.* 12: 711-730.
- STEINLY, B.A.; BERENBAUM, M. (1985):** Histopathological effects of tannins on the midgut epithelium of *Papilio polyxenes* and *Papilio glaucus*. *Entomol. Exp. appl.* 39: 3-9.
- STOCKHOFF, B.A. (1992):** Diet-switching by gypsy moth: effects of diet nitrogen history vs. switching on growth, consumption and food utilization. *Entomol. exp. appl.* 64: 225-238.
- STRASBURGER, E. (1991):** Lehrbuch der Botanik. Stuttgart, G. Fischer Verlag
- STRONG, D.R.; LAWTON, H.J.; SOUTHWOOD, R. (1984):** Insects on plants. Blackwell Scientific Publications.
- SUNG, S.-J.S.; XU D.-P.; GALLOWAY, C.M.; BLACK, C.C. (1988):** A reassessment of glycolysis and glyconeogenesis in higher plants. *Physiologia Plantarum* 72: 650-654.
- SWAIN, T. (1977):** Secondary compounds as protective agents. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 479-501.
- SWAIN, T. (1979):** Tannins and lignins. In: ROSENTHAL, G.A.; JANZEN, D.H. (Hrsg.): *Herbivores – Their interactions with secondary plant metabolites*. New York, London, Academic Press.
- SWAIN, T.; HILLS, W.E. (1959):** The phenolic constituents of *Prunus domestica*. *J. Sci. Food Agricult.* 19: 131-135.
- SWANK, W.T.; WAIDE, J.B.; CROSSLY, D.A. Jr.; TODD, R.L. (1981):** Insect defoliation enhances nitrate export from forest ecosystems. *Oecologica (Berlin)* 51: 297-299.
- TAYLOR, M.F.J. (1984):** The dependence of development and fecundity of *Samea multiplicalis* on early larval nitrogen intake. *J. Insect Physiol.* 30: 779-785.
- TENOW, O. (1972):** The outbreaks of *Oporinia autumnata* Bkh. & *Operophtera* ssp. (Lep., Geometridae) in the Scandinavian mountain chain and northern Finland 1862-1968. *Zool. Bidr. Uppsala Supplement* 2: 3-105.
- THEANDER, O. (1965):** The constituents of conifer needles III. Isolation of β -D-Glucosides of guaiacyl glycerol from *Pinus sylvestris* L.. *Acta Chem. Scand.* 19: 1792-1796.
- VEAU, E.J.I.; SCHULTZ, J.C. (1992):** Reassessment of interaction between gut detergents and tannins in Lepidoptera and significance for gypsy moth larvae. *J. Chem. Ecol.* 18: 1437-1453.

- WAGNER, M.R.; EVANS, P.D. (1985):** Defoliation increases nutritional quality and allelochemicals of pine seedlings. *Oecologia* 67: 235-237.
- WALDMANN, R. (1999):** Einfluß von Bestandesstruktur und waldbaulicher Behandlung auf die Entstehung großflächiger Massenvermehrungen nadelfressender Kieferninsekten am Beispiel der Nonne (*Lymantria monacha* L.) in Dauerschadgebieten des Niedersächsischen Tieflandes. Diss. Forstwiss. Fachb. Univ. Göttingen. Selbstverlag Forschungszentrum Waldökosysteme, Göttingen.
- WARDLE, D.A.; ZACKRISSON, O.; NILSSON, M.-C. (1998):** The charcoal effect in Boreal forests: mechanisms and ecological consequences. *Oecologia* 115: 419-426.
- WATT A.D. (1989):** The chemical composition of pine foliage in relation to the population dynamics of the pine beauty moth, *Panolis flamea*, in Scotland. *Oecologia* 78: 251-258.
- WEDDELING, B. (1993):** Untersuchungen unter Laborbedingungen zur Nadelphysiologie von Kiefern (*Pinus sylvestris*) in ihrer Bedeutung für den Entwicklungserfolg des Kiefernschwärmers (*Hyloicus pinastri*) bei geringer und hoher Fraßdichte. Dipl. Arb. Forstw. Fachb. Univ. Göttingen.
- WEHRMANN, J. (1959):** Methodische Untersuchungen zur Durchführung von Nadelanalysen in Kiefernreinbeständen. *Fw. Centralblatt* 78: 77-79.
- WETZEL, S.; GREENWOOD, J.S. (1989):** Proteins as a potential nitrogen storage compound in bark and leaves of several softwoods. *Trees* 3: 149-153.
- WHITE, T.C.R. (1974):** A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia* 16: 279-301.
- WHITE, T.C.R. (1978):** The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33: 71-86.
- WHITE, T.C.R. (1984):** The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 90-105.
- WICKMANN, B.E. (1980):** Increased growth of White fir after a Douglas-fir tussock moth outbreak. *J. Forest.* 78: 31-33.
- ZIEGLER, R., EGGLE, K. (1965):** Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. I. Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyll-Bestimmung. *Beitr. Biol. Pflanzen* 41: 11-37.
- ZÖFEL, P. (1988):** Statistik in der Praxis. Stuttgart, Fischer-Verlag.
- ZIMMERMANN, M.H.; ZIEGLER, H. (1975):** Appendix III, List of sugar and sugar alcohols in sieve-tube exudates. In ZIMMERMANN, M.H.; MILBURN, J.A. (Hrsg.): *Transport in plants I, Phloem transport*. Berlin, Springer Verlag, S. 480-503.
- ZWÖLFER, W. (1934):** Studien zur Ökologie, insbesondere der Bevölkerungslehre der Nonne, *Lymantria monacha* L.. *Z. ang. Ent.* 20: 1-50

A n h a n g

	Kiefer				Birke				Eiche						
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum
S	360	380	405	428	468	133	149	184	222	279	161	320	362	408	593
WK	358	377	399	405	422	59	161	194	213	291	87	295	351	393	540
MK	346	355	362	367	410	139	167	189	210	309	310	362	416	447	534
VK	359	366	384	397	412	145	188	215	227	244	202	327	353	410	603
WD	358	362	365	388	389	110	162	183	218	255	223	347	401	436	551
MD	352	363	363	374	433	164	197	214	238	336	267	352	390	430	601
VD	367	392	398	404	438	127	175	187	202	233	136	355	394	444	570
Saat unter Freilandbedingungen	186	274	332	425	538	201	348	411	457	569	209	311	373	400	493
SK	191	281	348	387	572	249	331	394	504	626	228	290	328	363	428
S	151	249	293	342	438	204	341	406	462	614	210	325	380	430	582
SK	127	252	289	345	489	208	327	375	460	591	279	360	409	454	550
Freilandbedingungen	99	255	324	391	580	281	381	426	478	584	256	397	432	475	648
WK	175	260	326	397	589	281	360	415	465	564	274	373	424	478	625
U o.B.						282	377	396	403	442	304	324	406	450	521
F o.B.						187	350	385	446	469	348	356	383	401	513
A o.B.						336	368	388	411	430	265	333	366	428	594
U m.B.						306	342	402	418	437	264	339	368	455	543
F m.B.						366	386	432	494	523	314	362	411	445	475
A m.B.						311	337	364	386	450	251	345	357	379	461

Anhang 1: Statistische Kennwerte zur Summe der löslichen Kohlenhydrate [nmol Glucoseäquivalente/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer					Birke					Eiche						
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum		
Saar unter Laborbedingungen	S	28	29	31	33	46	18	23	26	26	35	120	29	70	101	126	267
	WK	12	13	20	26	28	8	22	27	27	38	104	14	51	83	110	173
	MK	14	17	25	33	36	8	28	38	38	48	120	43	81	113	144	211
	VK	13	25	32	36	44	6	29	47	47	63	135	32	65	88	131	248
	WD	14	21	28	29	36	11	26	31	31	42	81	39	70	100	139	241
Saar unter Freilandbedingungen	MD	23	26	28	28	32	17	32	45	45	63	173	39	81	103	138	237
	VD	17	30	33	35	41	7	29	39	39	58	100	32	81	116	160	289
	S	36	64	77	89	110	32	70	86	86	103	141	13	35	67	84	113
	SK	35	53	70	87	157	39	63	74	74	94	120	30	40	49	81	115
	S	9	52	70	88	243	8	52	72	72	96	168	30	67	96	114	187
Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	SK	8	53	72	97	239	10	49	68	68	84	133	28	62	94	117	210
	W	8	54	80	123	179	8	43	76	76	99	176	31	64	88	116	190
	WK	16	55	104	130	234	10	48	66	66	89	158	45	82	103	126	188
	U.o.B.						33	40	44	44	47	65	72	85	113	154	160
	F.o.B.						17	39	52	52	63	66	54	58	86	109	149
Pflanzung unter Praxisbedingungen	A.o.B.						32	38	41	41	44	64	54	58	86	109	149
	U.m.B.						32	44	49	49	52	67	49	57	64	76	247
	F.m.B.						56	69	75	75	84	95	51	64	68	83	98
	A.m.B.						27	37	39	39	43	64	46	62	76	80	117

Anhang 2: Statistische Kennwerte zur Summe der Monosaccharide [mmol/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saar unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saar unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkanfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer				Birke				Eiche						
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum
S	165	170	194	203	220	56	63	77	86	120	85	114	132	147	179
WK	171	177	186	192	197	53	68	82	88	97	17	120	132	144	190
MK	163	165	169	176	188	65	71	74	88	117	114	138	152	164	182
VK	157	174	183	186	192	22	77	83	90	115	69	120	132	142	177
WD	163	168	173	180	187	41	64	75	82	115	89	132	146	157	180
MD	165	168	169	171	202	56	78	82	88	113	109	131	142	154	199
VD	168	179	185	191	198	17	67	72	78	85	52	124	138	151	175
Saat unter Freilandbedingungen	70	89	135	177	224	82	130	150	186	222	88	128	152	169	212
SK	65	94	127	165	258	101	132	151	206	277	87	125	133	142	177
S	57	92	107	128	165	92	126	164	198	267	65	118	141	164	228
SK	55	92	107	124	179	86	127	156	194	261	98	137	161	176	232
Freilandbedingungen	17	101	116	137	209	116	158	174	194	288	82	151	173	193	255
WK	65	97	111	133	197	107	144	174	199	250	81	137	162	185	246
U o.B.						125	171	176	180	194	116	120	132	144	164
F o.B.						85	155	168	193	202	127	145	147	152	200
A o.B.						150	161	171	181	195	79	116	124	128	201
U m.B.						129	153	171	185	190	102	139	154	169	232
F m.B.						155	161	173	205	217	129	143	167	183	200
A m.B.						137	151	163	172	197	102	131	137	152	193

Anhang 3: Statistische Kennwerte zur Saccharose-Konzentration [nmol/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer					Birke					Eiche						
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum		
Saar unter Laborbedingungen	S	63	72	79	82	86	107	198	231	256	432	33	50	57	66	92	
	WK	68	72	75	83	92	96	181	225	250	381	43	50	55	62	99	
	MK	80	82	82	91	94	169	224	259	309	485	47	57	59	64	185	
	VK	82	84	88	91	104	103	171	218	251	335	36	53	62	70	144	
	WD	74	84	87	92	97	73	211	247	301	591	38	50	54	60	101	
	MD	69	83	90	97	99	83	143	204	245	336	37	46	54	62	120	
	VD	84	85	102	111	112	127	175	211	287	440	41	51	57	63	111	
	Saat unter Freilandbedingungen	S	77	103	116	132	190	110	188	226	257	412	97	156	221	313	462
	SK	75	96	105	125	181	120	186	224	261	416	118	236	322	398	503	
	Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	S	83	142	179	231	485	102	196	243	318	578	95	172	231	291	477
SK		86	126	166	233	549	83	197	239	320	672	102	162	200	254	366	
W		66	111	153	197	427	95	168	232	301	653	65	118	176	219	406	
WK		65	115	152	196	336	123	201	254	309	656	71	145	188	246	464	
U o.B.							170	322	412	523	685	82	112	132	141	201	
F o.B.							125	179	216	287	365	81	107	136	153	193	
Pflanzung unter Praxisbedingungen	A o.B.						163	262	330	345	811	93	102	110	117	168	
	U m.B.						226	279	303	308	371	76	99	133	148	191	
	F m.B.						108	155	192	204	238	87	100	109	129	177	
	A m.B.						180	317	335	382	651	90	99	121	146	201	

Anhang 4: Statistische Kennwerte zum Stärkegehalt [nmol Glucoseäquivalente/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung)

	Kiefer				Birke				Eiche						
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum
S	11,4	11,8	11,9	11,9	12,6	13,1	14,1	15,2	16,4	19,0	6,7	9,7	11,4	12,8	18,1
WK	11,1	11,3	11,5	11,8	12,4	10,7	12,8	13,6	15,2	17,5	5,8	9,5	10,1	11,7	15,9
MK	10,2	10,4	10,6	11,1	11,2	7,2	10,0	11,5	12,3	17,4	5,6	9,5	10,6	12,0	14,7
VK	10,1	10,4	11,3	11,5	12,0	8,6	9,8	11,9	13,3	15,9	7,2	9,0	10,5	11,9	14,9
WD	9,8	10,4	10,7	10,8	11,5	7,7	10,6	11,4	12,7	15,5	8,0	10,5	11,5	12,5	16,8
MD	10,4	10,9	11,2	11,5	11,7	8,2	11,4	12,0	13,4	15,6	4,9	10,3	11,6	12,7	14,6
VD	11,1	11,6	11,6	11,8	12,1	10,0	12,5	13,5	15,8	18,1	7,7	10,0	10,9	11,8	15,3
S	2,6	2,8	3,2	3,9	4,8	3,1	4,2	5,2	5,8	6,8	2,3	3,3	4,0	4,7	6,8
SK	1,1	2,4	3,2	3,6	4,5	3,0	4,3	4,8	5,5	7,3	2,2	3,0	3,3	3,8	5,3
S	0,6	1,5	1,9	2,4	3,9	1,3	2,5	3,4	4,3	6,8	1,2	2,3	2,8	3,7	5,8
SK	0,6	1,5	1,9	2,3	3,5	1,8	2,6	3,2	3,8	6,4	1,7	2,7	3,3	4,1	6,8
W	1,0	1,9	2,4	3,1	5,3	2,1	3,6	4,3	4,9	8,1	2,2	3,8	4,4	5,5	7,9
WK	1,1	1,8	2,1	2,6	3,6	1,6	3,1	3,8	4,3	5,7	1,4	3,1	3,9	4,9	7,5
U o.B.						4,3	5,0	5,5	6,2	7,0	2,9	4,5	4,7	5,5	6,2
F o.B.						5,4	6,5	7,2	7,9	8,5	3,7	5,3	6,2	6,5	8,8
A o.B.						5,3	6,4	7,1	7,7	8,7	3,9	4,4	5,0	5,3	6,9
U m.B.						4,5	4,8	5,6	6,1	6,5	3,4	4,2	4,8	6,3	9,0
F m.B.						6,3	7,4	7,8	8,7	9,3	3,8	4,7	5,3	5,7	6,4
A m.B.						3,6	6,2	6,9	7,8	8,3	4,8	5,2	5,5	6,1	6,3

Anhang 5: Statistische Kennwerte zur Chlorophyll-Konzentration [nmol/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer					Birke					Eiche					
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	
Saar unter Laborbedingungen	S	892	923	986	1006	1089	400	842	895	1004	1346	617	851	961	1058	1376
	WK	940	952	1012	1036	1093	507	764	891	1018	1228	557	787	887	1020	1288
	MK	842	877	905	1019	1057	203	580	761	937	1282	521	823	919	1002	1303
	VK	940	1030	1066	1137	1147	557	619	758	921	1121	451	678	779	906	1117
	WD	882	900	966	1035	1060	354	548	682	1077	1646	681	843	930	1016	1248
Saar unter Freilandbedingungen	MD	944	1013	1028	1096	1207	335	645	925	1125	2585	596	877	973	1050	1400
	VD	1021	1034	1061	1071	1204	329	715	993	1229	1912	428	868	974	1100	1401
	S	371	505	595	719	938	601	772	872	957	1089	284	556	696	795	1774
	SK	284	496	572	753	838	529	683	867	1006	1355	463	581	660	721	871
	S	189	266	319	387	706	195	467	581	680	1031	296	465	579	697	1106
Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	SK	97	288	325	377	1131	193	476	603	766	2136	277	564	664	747	981
	W	163	351	422	498	1011	201	614	729	803	1859	512	714	821	907	1388
	WK	234	369	417	465	711	252	558	686	808	1440	438	634	750	855	1269
	U.o.B.						260	405	532	618	919	320	721	928	994	1379
	F.o.B.						793	921	1012	1184	1214	905	1026	1036	1151	1505
Pflanzung unter Praxisbedingungen	A.o.B.						367	642	716	928	1071	734	903	1026	1088	1304
	U.m.B.						667	738	804	864	971	674	888	938	979	1032
	F.m.B.						748	1049	1231	1269	1782	934	997	1038	1070	1221
	A.m.B.						367	520	604	773	1015	802	996	1059	1090	1228

Anhang 6: Statistische Kennwerte zur Summe der Konzentrationen proteingebundener Aminosäuren [nmol/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saar unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saar unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer				Birke				Eiche						
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum
S	188	210	230	233	245	111	134	142	148	192	87	127	153	177	251
WK	188	235	246	251	288	104	124	139	151	194	99	150	179	203	289
MK	216	219	227	242	274	116	141	155	172	210	107	156	170	196	246
VK	219	248	266	277	286	78	128	141	153	176	111	153	174	207	296
WD	197	206	218	241	289	88	122	137	151	204	96	141	157	182	253
MD	192	211	231	245	263	105	125	143	151	198	108	159	178	195	211
VD	200	210	215	228	228	93	121	130	149	169	103	138	163	185	265
Saat unter Freilandbedingungen	117	152	171	185	218	231	282	308	346	363	289	384	463	546	662
SK	101	158	169	186	246	216	289	324	346	474	352	471	547	606	747
S	130	203	256	335	472	167	291	356	423	558	213	352	486	557	721
SK	116	181	209	275	421	163	307	364	419	680	257	364	452	537	655
Freilandbedingungen	124	180	229	312	449	213	276	314	361	580	210	337	410	483	739
WK	125	197	261	312	467	139	285	322	374	512	207	396	465	520	728
U o.B.						309	323	355	386	431	155	220	254	276	341
F o.B.						249	270	282	304	350	171	208	263	293	362
A o.B.						213	292	323	361	402	223	239	266	290	337
U m.B.						249	332	343	365	422	146	217	246	268	288
F m.B.						198	221	228	250	355	193	213	279	315	387
A m.B.						222	263	294	326	392	232	246	332	373	420

Anhang 7: Statistische Kennwerte zur Gesamtphenol-Konzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelmäßig und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelmäßig und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer					Birke					Eiche					
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	
Saar unter Laborbedingungen	S	75	84	95	105	114	39	48	52	58	85	11	12	13	15	22
	WK	70	103	111	114	118	32	46	51	61	87	8	11	13	15	39
	MK	83	90	107	120	123	41	53	60	73	100	11	12	14	15	22
	VK	102	113	128	146	151	26	45	53	65	72	9	12	13	15	28
	WD	77	84	100	117	145	32	40	47	57	89	11	13	15	16	116
Saar unter Freilandbedingungen	MD	81	101	114	118	126	30	40	49	55	96	11	13	14	16	151
	VD	93	94	101	107	114	23	40	46	51	69	11	13	14	16	41
	S	30	49	62	80	113	43	73	91	114	192	29	123	156	200	287
	SK	18	43	64	75	111	42	79	96	113	159	61	154	192	232	389
	S	18	61	102	150	286	37	88	129	165	237	11	63	86	123	247
Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	SK	17	46	80	122	301	31	99	129	160	332	28	82	108	147	291
	W	18	66	99	155	283	56	86	106	132	330	24	90	119	170	339
	WK	30	68	110	156	319	52	93	111	146	304	11	85	117	153	344
	U.o.B.						105	117	138	157	170	14	22	26	32	45
	F.o.B.						113	119	130	141	188	21	23	27	33	63
Pflanzung unter Praxisbedingungen	A.o.B.						76	112	120	136	168	14	18	22	37	68
	U.m.B.						103	121	135	157	212	17	22	38	48	60
	F.m.B.						45	65	71	75	148	14	23	53	74	128
	A.m.B.						67	100	121	133	216	18	35	75	107	135

Anhang 8: Statistische Kennwerte zur Proanthocyanidin-Konzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer				Birke				Eiche						
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum
S	1,6	1,6	1,7	2,1	2,4	1,0	1,1	1,3	1,5	2,0	1,1	1,9	2,5	3,0	4,3
WK	1,4	1,5	1,6	1,6	2,3	0,4	1,2	1,3	1,6	2,0	0,4	1,7	2,0	2,4	3,8
MK	1,4	1,5	1,6	1,6	1,7	0,8	1,1	1,3	1,4	2,0	1,6	2,1	2,4	3,0	3,8
VK	1,3	1,4	1,5	1,6	1,6	1,1	1,4	1,6	1,7	2,0	1,0	1,8	2,0	2,5	4,3
WD	1,4	1,5	1,7	1,8	1,9	0,9	1,1	1,4	1,7	1,9	1,2	2,1	2,6	3,0	4,1
MD	1,4	1,5	1,5	2,0	2,1	1,0	1,4	1,6	1,8	2,7	0,2	1,8	2,2	2,5	4,0
VD	1,6	1,7	1,9	1,9	2,2	0,8	1,3	1,4	1,6	1,8	0,5	2,2	2,5	3,0	4,4
Saat unter Freilandbedingungen	1,1	1,7	1,9	2,3	3,7	0,5	1,1	1,3	1,6	2,0	0,4	0,6	0,7	1,0	1,7
SK	1,1	1,7	2,0	2,3	4,3	0,6	1,0	1,2	1,6	2,3	0,4	0,5	0,6	0,7	1,2
S	0,4	0,9	1,1	1,4	2,6	0,4	0,8	1,2	1,6	2,7	0,3	0,6	0,8	1,0	2,2
SK	0,6	1,0	1,3	1,6	3,1	0,4	0,8	1,1	1,4	3,6	0,2	0,8	0,9	1,1	1,9
Freilandbedingungen	0,3	1,1	1,3	1,7	2,9	0,6	1,1	1,4	1,6	2,1	0,5	0,9	1,0	1,3	2,9
WK	0,5	1,1	1,3	1,6	2,5	0,7	1,0	1,2	1,6	3,0	0,5	0,8	0,9	1,2	2,3
U o.B.						0,7	1,0	1,1	1,2	1,4	1,1	1,3	1,5	2,0	2,4
F o.B.						0,5	1,2	1,4	1,6	1,7	1,0	1,3	1,5	1,9	2,2
A o.B.						0,8	1,1	1,3	1,4	1,7	0,9	1,2	1,4	1,7	2,3
U m.B.						0,7	1,0	1,1	1,2	1,6	1,1	1,3	1,8	1,9	2,4
F m.B.						1,4	1,6	1,8	2,1	2,3	1,2	1,4	1,4	1,7	2,1
A m.B.						1,0	1,1	1,3	1,4	1,5	0,7	1,0	1,1	1,4	1,5

Anhang 9: Statistische Kennwerte zum Verhältnisses der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Glucoseäquivalenten) zur Gesamphenolkonzentration in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer					Birke					Eiche					
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	
Saar unter Laborbedingungen	S	3,3	3,7	4,3	4,9	6,2	2,3	3,1	3,6	4,1	5,8	14,2	22,9	25,7	28,9	38,5
	WK	3,0	3,5	3,5	4,0	6,0	1,0	3,2	3,7	4,3	6,2	7,5	23,8	26,9	29,9	45,5
	MK	2,8	3,2	3,4	3,8	4,0	1,6	2,6	3,4	3,8	5,1	17,6	27,3	30,0	35,3	43,2
	VK	2,5	2,7	3,2	3,5	3,9	2,2	3,6	3,9	4,9	5,9	9,8	23,8	27,3	29,9	44,3
	WD	2,7	3,1	4,0	4,6	4,7	2,4	2,9	3,9	4,6	6,5	2,9	23,6	27,6	29,7	40,2
	MD	2,9	3,1	3,1	4,3	4,6	2,2	3,5	4,6	5,4	9,3	2,8	23,1	26,8	30,5	38,7
	VD	3,4	3,4	3,9	4,3	4,7	2,6	3,6	4,2	4,9	6,4	9,3	24,4	26,9	29,9	38,7
	S	2,7	4,4	5,7	6,5	11,2	1,3	3,3	4,4	5,9	10,2	1,1	1,6	2,3	3,2	15,1
	SK	1,7	4,4	5,8	7,9	17,3	1,8	3,3	4,2	5,5	10,9	0,8	1,3	1,7	2,0	5,4
	Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	S	0,7	2,0	2,8	4,3	20,9	1,0	2,2	3,3	4,8	10,1	1,3	3,0	4,4	5,6
SK		0,8	2,6	3,3	6,0	20,9	0,8	2,0	3,2	4,2	18,6	1,4	2,7	3,5	5,2	15,1
W		0,4	2,3	3,1	4,9	20,1	1,2	3,1	4,2	5,4	8,0	1,4	2,5	3,4	5,2	20,6
WK		0,7	2,3	3,1	4,7	10,0	1,4	2,6	3,6	5,1	8,7	1,0	2,6	3,6	5,0	40,6
Pflanzung unter Praxisbedingungen	U.o.B.						1,7	2,5	3,0	3,3	3,7	9,2	9,8	14,0	21,5	33,8
	F.o.B.						1,0	1,7	3,0	3,3	4,1	5,5	12,0	13,4	15,5	23,4
	A.o.B.						2,2	2,8	3,5	3,7	4,9	5,1	10,8	16,6	24,4	33,0
	U.m.B.						1,4	2,5	2,7	3,3	3,9	5,3	9,5	11,3	16,2	24,1
	F.m.B.						3,4	5,2	6,3	7,1	9,3	3,7	5,8	7,3	16,2	21,8
	A.m.B.						2,1	2,6	3,1	3,7	4,6	2,2	3,9	5,4	9,3	19,7

Anhang 10: Statistische Kennwerte zum Verhältnisses der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Glucoseäquivalenten) zur Proanthocyanidkonzentration in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandböden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandböden (S) und Sandböden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandböden (S), Sandböden mit Kot (SK), Waldböden (W) und Waldböden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer				Birke				Eiche						
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum
S	3,8	4,1	4,3	4,7	5,5	3,4	5,8	6,2	7,4	11,3	2,9	5,2	6,5	7,7	13,1
WK	3,5	3,8	4,2	4,5	5,1	3,4	5,2	6,6	8,2	10,4	1,9	4,1	5,2	6,3	10,2
MK	3,8	3,8	4,0	4,1	4,6	1,0	3,9	4,5	6,2	9,7	3,3	4,5	5,7	6,8	10,2
VK	3,4	3,8	4,3	4,6	4,7	3,4	4,9	5,4	6,1	14,4	2,3	3,5	4,5	5,9	8,0
WD	3,1	4,3	4,5	4,6	5,0	2,3	3,9	5,3	8,5	12,6	3,4	4,9	5,8	6,7	9,9
MD	3,6	4,1	4,8	5,4	5,7	2,7	4,8	6,3	7,9	18,0	0,5	4,5	5,4	6,5	11,7
VD	4,7	4,8	4,9	5,3	5,3	2,2	5,7	7,3	10,5	14,8	2,1	4,8	5,9	7,5	11,6
S	2,0	3,1	3,7	4,1	6,4	1,5	2,2	2,8	3,2	4,2	0,9	1,2	1,5	2,1	3,9
SK	1,8	3,2	3,8	4,4	4,9	1,3	2,2	2,6	3,1	5,3	0,7	1,0	1,2	1,5	2,0
S	0,6	0,9	1,1	1,7	3,9	0,4	1,1	1,6	2,5	3,9	0,4	0,9	1,2	1,8	3,2
SK	0,6	1,1	1,4	2,0	4,1	0,5	1,2	1,6	2,3	8,7	0,5	1,1	1,5	2,0	3,3
W	0,6	1,4	1,7	2,4	4,3	0,4	1,8	2,4	2,8	5,2	0,8	1,5	2,2	2,6	4,4
WK	0,7	1,3	1,5	2,0	4,3	0,6	1,6	2,1	2,7	7,1	0,7	1,2	1,7	2,1	5,4
U o.B.						0,7	1,1	1,5	1,8	2,9	2,1	2,3	3,5	4,5	5,3
F o.B.						2,5	3,0	3,4	4,3	4,7	2,8	3,3	3,9	5,1	6,5
A o.B.						1,1	1,7	2,1	3,3	4,6	2,6	3,3	3,4	4,0	4,9
U m.B.						1,8	2,1	2,4	2,7	3,9	3,2	3,4	3,7	3,9	4,1
F m.B.						2,5	4,7	5,1	6,0	7,6	3,0	3,2	3,7	4,4	4,9
A m.B.						1,4	1,6	1,9	2,4	3,5	2,6	3,1	3,5	4,0	4,3

Anhang 11: Statistische Kennwerte zum Verhältnisses der proteingebundenen Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer					Birke					Eiche					
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	
Saatkultur unter Laborbedingungen	S	8,2	9,1	10,6	11,3	14,5	10,3	14,8	16,8	19,5	34,6	43,5	62,6	70,6	76,5	98,9
	WK	8,5	8,9	9,4	9,7	13,6	9,4	13,8	17,7	23,9	33,8	28,8	58,4	69,1	79,0	109,9
	MK	7,2	8,4	9,6	9,8	10,9	2,4	9,2	11,0	14,2	24,4	35,2	60,2	71,0	80,8	99,1
	VK	6,4	7,2	8,9	9,7	11,0	8,3	12,6	14,0	17,2	43,6	14,2	49,3	61,3	75,0	107,6
	WD	6,1	9,1	10,2	10,9	12,2	5,8	11,0	15,1	24,5	41,1	5,9	59,2	67,3	72,0	85,2
Saatkultur unter Freilandbedingungen	MD	8,0	8,0	9,6	11,9	12,7	7,1	12,4	18,4	22,8	53,8	6,2	55,5	70,4	80,3	104,7
	VD	10,0	10,1	10,6	11,0	11,4	6,7	17,4	19,0	29,9	53,5	20,3	57,6	69,2	78,0	98,2
	S	3,9	8,0	9,9	11,7	19,5	4,0	7,2	8,9	11,1	22,1	2,2	3,1	4,7	6,7	25,4
	SK	2,6	8,8	10,7	12,7	28,6	3,7	7,3	8,8	11,5	25,5	1,4	2,7	3,4	4,8	11,9
	S	0,8	1,9	3,1	5,3	31,0	1,0	2,9	4,3	7,7	18,5	1,2	4,3	6,6	10,5	64,0
Gefäßkultur unter Freilandbedingungen	SK	1,0	2,4	4,1	7,3	31,0	1,2	2,9	4,7	6,9	32,9	1,4	4,2	5,7	8,3	27,7
	W	1,1	2,7	4,0	6,9	25,5	1,1	5,1	6,9	9,4	16,1	2,2	4,6	6,7	9,9	55,5
	WK	0,9	2,6	3,7	5,8	16,4	1,2	4,2	6,3	8,1	19,4	1,6	4,4	6,3	9,8	78,7
	U o.B.						2,2	2,7	3,9	5,2	8,0	11,9	26,8	37,7	56,7	64,3
	F o.B.						5,6	6,2	7,5	9,7	10,1	18,2	31,2	40,3	46,0	51,6
Pflanzung unter Praxisbedingungen	A o.B.						2,8	4,0	6,0	8,5	13,0	10,8	25,9	37,8	58,6	75,4
	U m.B.						4,4	5,0	6,0	6,7	9,5	15,4	18,7	22,9	28,9	54,3
	F m.B.						6,1	14,4	17,0	20,1	27,2	7,9	14,3	16,8	36,7	64,7
	A m.B.						2,7	3,7	5,8	6,4	8,9	8,6	11,6	18,0	32,7	55,5

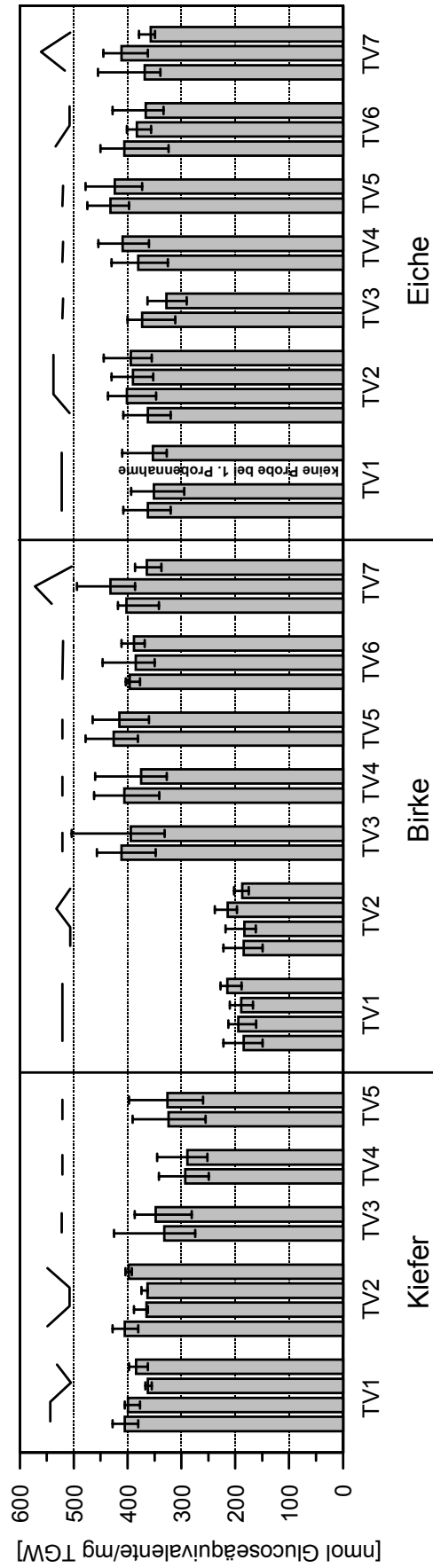
Anhang 12: Statistische Kennwerte zum Verhältnisses der proteingebundenen Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer				Birke				Eiche						
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum
S	5,4	5,9	6,0	6,6	7,8	1,2	6,9	7,7	8,6	13,2	4,3	7,0	9,0	10,4	17,4
WK	4,9	5,5	5,8	6,2	7,3	4,8	6,3	7,9	9,4	12,3	2,6	5,9	7,1	8,9	13,4
MK	5,3	5,4	5,4	5,7	6,1	1,7	5,0	5,7	7,3	9,6	5,7	6,7	7,8	9,7	13,4
VK	4,8	5,4	5,9	6,2	6,3	5,0	6,3	7,0	7,7	16,3	3,7	5,4	6,8	8,3	10,2
WD	4,4	5,8	6,2	6,3	6,8	3,4	5,2	7,3	9,0	14,0	5,0	7,0	8,4	9,6	13,7
MD	5,0	5,6	6,3	7,3	7,8	3,8	6,4	7,9	9,3	19,3	0,7	6,5	7,5	9,0	15,4
VD	6,3	6,7	6,8	7,0	7,5	3,3	7,2	8,6	12,1	16,3	4,0	7,7	8,4	10,1	16,0
S	3,3	4,7	5,8	6,3	10,1	1,5	3,1	4,1	4,7	6,2	1,4	1,8	2,2	3,1	3,5
SK	3,0	5,1	5,9	6,8	7,7	1,4	3,2	3,9	4,7	7,3	1,0	1,5	1,8	2,2	3,1
S	1,0	1,7	2,1	2,7	5,1	1,0	2,0	2,4	3,2	6,1	0,9	1,4	1,9	2,6	4,7
SK	1,0	1,9	2,4	3,0	5,2	1,2	1,9	2,4	3,4	10,7	0,7	1,8	2,2	2,8	5,0
W	1,5	2,1	2,6	3,6	5,7	1,1	2,7	3,4	4,1	6,5	1,4	2,3	3,0	3,8	7,1
WK	1,2	2,0	2,4	3,3	6,5	1,4	2,6	3,1	3,9	10,0	0,6	2,0	2,5	3,0	6,8
U o.B.						1,7	2,0	2,6	3,2	4,1	3,3	4,0	4,9	6,7	7,3
F o.B.						3,6	4,4	5,0	5,7	6,1	3,9	4,5	5,6	6,5	8,5
A o.B.						2,4	2,6	3,4	4,6	6,3	3,9	4,4	4,8	5,7	6,4
U m.B.						2,7	2,9	3,3	3,9	5,5	4,6	4,7	5,0	5,5	5,8
F m.B.						3,9	6,3	7,1	8,1	9,2	4,3	4,6	5,1	5,9	6,8
A m.B.						2,6	2,7	3,3	3,7	4,7	3,5	4,1	4,7	5,1	5,8

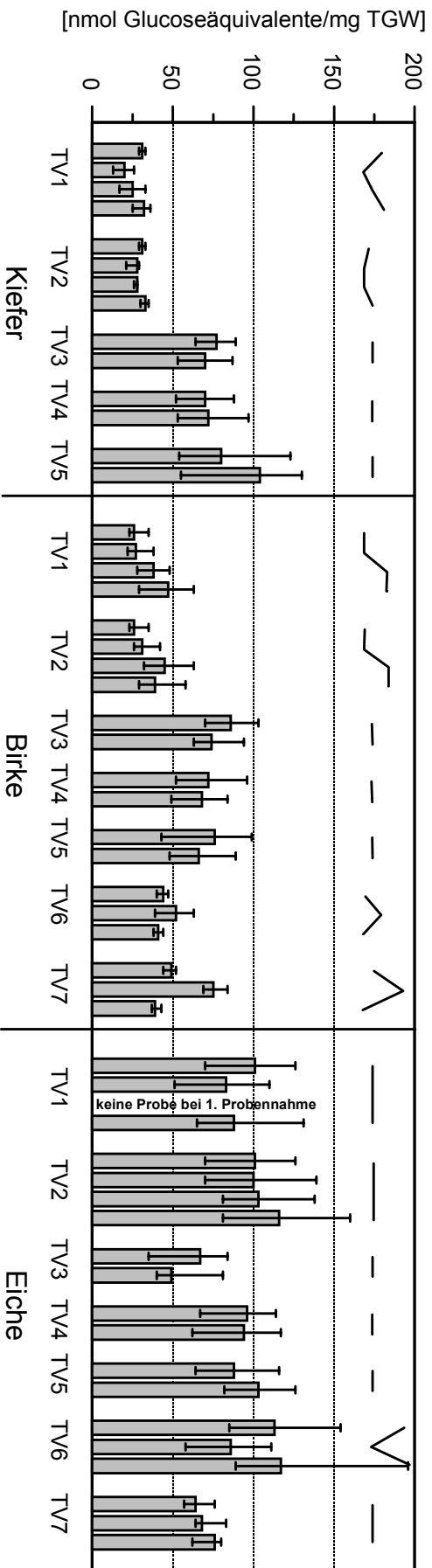
Anhang 13: Statistische Kennwerte zum Verhältnisses der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Glucoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Gesamtphenolkonzentration in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).

	Kiefer					Birke					Eiche					
	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	Minimum	1. Quartil	Median	2. Quartil	Maximum	
Saater unter Laborbedingungen	S	11,7	12,9	14,4	16,2	20,7	3,1	17,6	20,2	23,8	40,4	66,0	86,0	96,9	103,5	122,2
	WK	8,5	12,1	12,8	13,6	19,7	12,6	15,9	20,8	27,0	39,5	36,3	81,0	97,5	109,2	149,0
	MK	10,2	11,2	12,6	13,5	13,6	4,0	12,1	14,5	17,6	28,1	53,1	85,8	101,4	116,9	126,3
	VK	9,0	10,4	12,3	13,3	14,9	11,7	15,9	17,9	21,2	49,5	23,9	77,1	88,9	105,9	136,5
	WD	8,8	11,9	14,9	15,5	16,8	8,7	14,6	19,2	25,7	45,6	8,8	87,2	95,3	102,2	114,8
Saater unter Freilandbedingungen	S	6,6	12,1	15,7	18,4	30,7	5,4	10,3	13,1	16,2	31,6	3,6	4,7	6,9	9,6	39,1
	SK	4,3	13,2	16,3	21,6	45,9	5,1	10,4	13,0	17,4	35,0	2,2	4,1	5,3	6,8	17,3
	S	1,8	3,2	5,8	8,3	38,8	2,6	5,2	6,7	9,7	28,5	2,6	7,0	10,6	14,7	98,3
	SK	1,8	4,2	6,5	11,3	38,8	2,4	4,9	6,7	9,9	42,3	2,9	6,9	8,9	12,5	42,8
	W	2,7	4,2	6,1	10,0	32,0	2,6	7,8	10,0	12,9	22,7	3,5	7,1	9,1	13,9	72,3
Pflanzung unter Praxisbedingungen	WK	2,3	4,0	5,9	8,4	25,8	2,7	6,5	8,7	12,2	27,4	2,5	6,9	9,2	14,0	119,3
	U.o.B.						3,1	5,5	5,7	8,6	11,2	23,6	36,5	56,7	79,4	98,1
	F.o.B.						6,6	9,2	11,2	12,7	13,3	23,8	43,3	51,8	61,6	70,0
	A.o.B.						5,9	6,6	9,7	12,0	17,9	15,9	34,0	63,2	72,8	108,3
	U.m.B.						7,0	7,5	8,8	9,8	13,4	20,7	25,5	33,0	44,0	69,4
Pflanzung unter Praxisbedingungen	F.m.B.						9,5	19,0	24,0	25,9	36,5	11,6	20,1	22,5	52,9	86,5
	A.m.B.						4,8	6,6	9,4	10,1	12,7	10,8	15,6	24,7	42,4	73,8

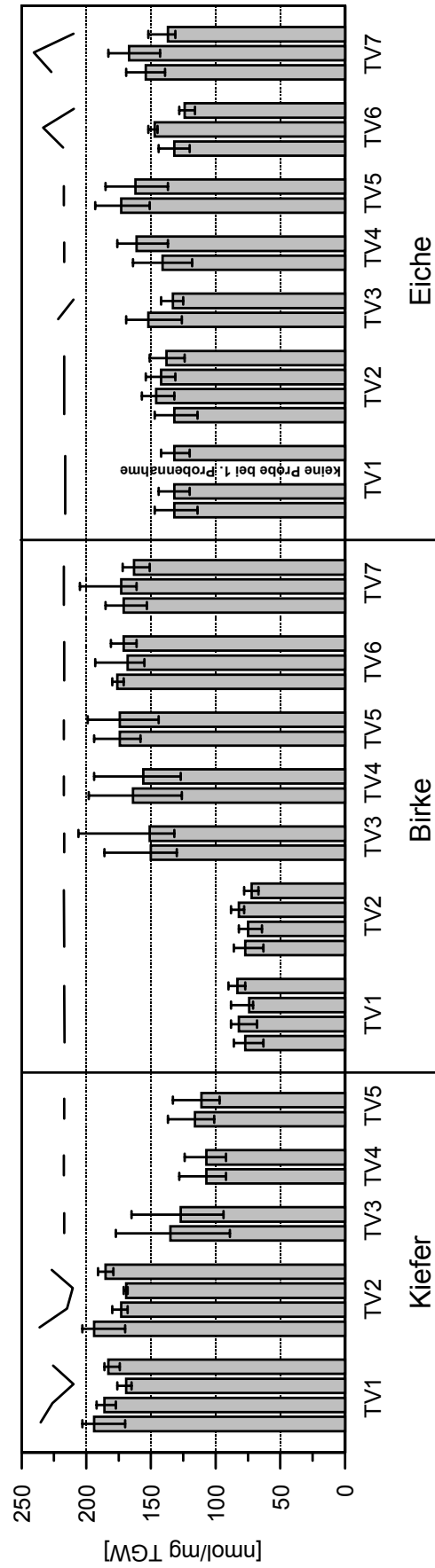
Anhang 14: Statistische Kennwerte zum Verhältnisses der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate (in Glucoseäquivalenten) und der proteingebundenen Aminosäuren zur Proanthocyanidinkonzentration in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (auf Sandboden (S), Sand mit wenig, mittelviel und viel Kot (WK, MK, VK) und Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger (WD, MD, VD)), Saat unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S) und Sandboden mit Kot (SK)), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (auf Sandboden (S), Sandboden mit Kot (SK), Waldboden (W) und Waldboden mit Kot (WK)) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (in einem Kiefernbestand ohne (U), mit frischem (F) und mit altem (A) Insektenkahlfraß, jeweils ohne (o.B.) und mit (m.B.) Bodenbearbeitung).



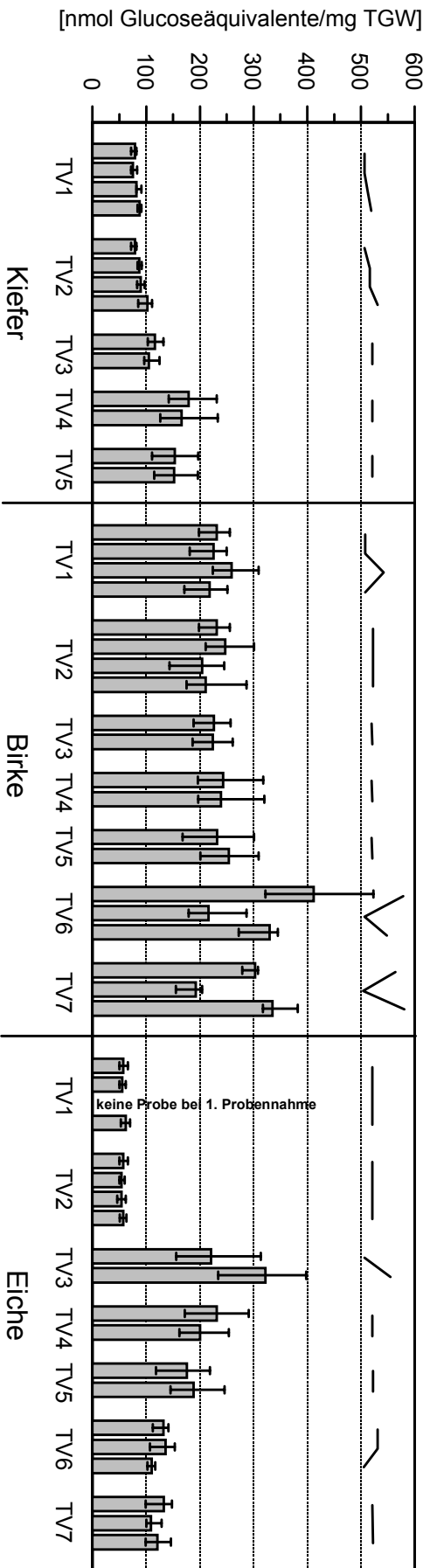
Anhang 15: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf der Summe der Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate [nmol Glucoseäquivalente/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



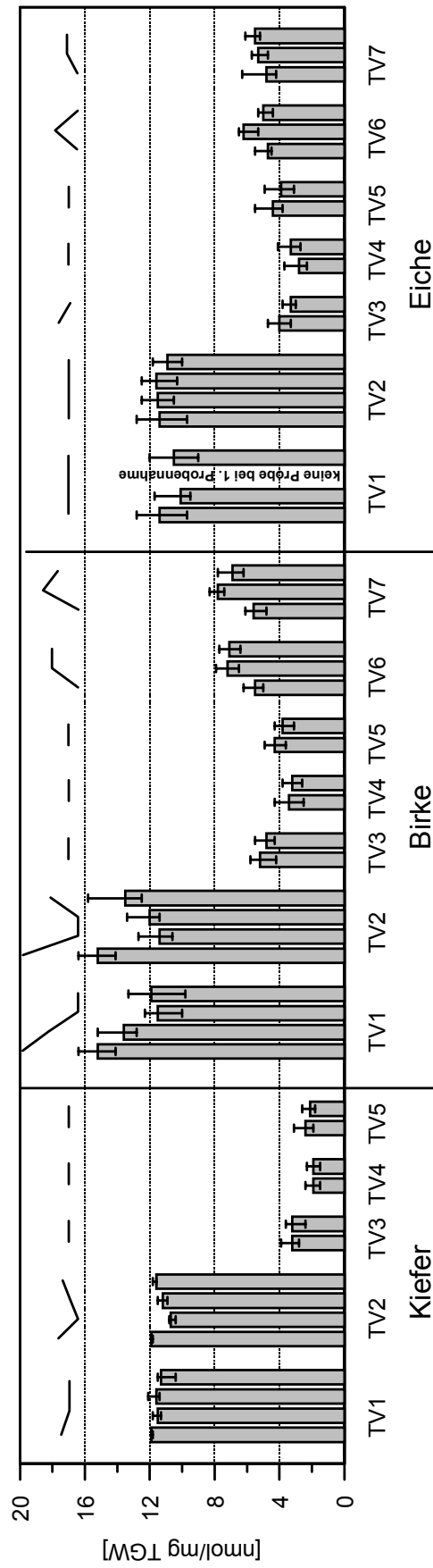
Anhang 16: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf der Summe der Konzentrationen der Monosaccharide [nmol Hexoseäquivalente/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



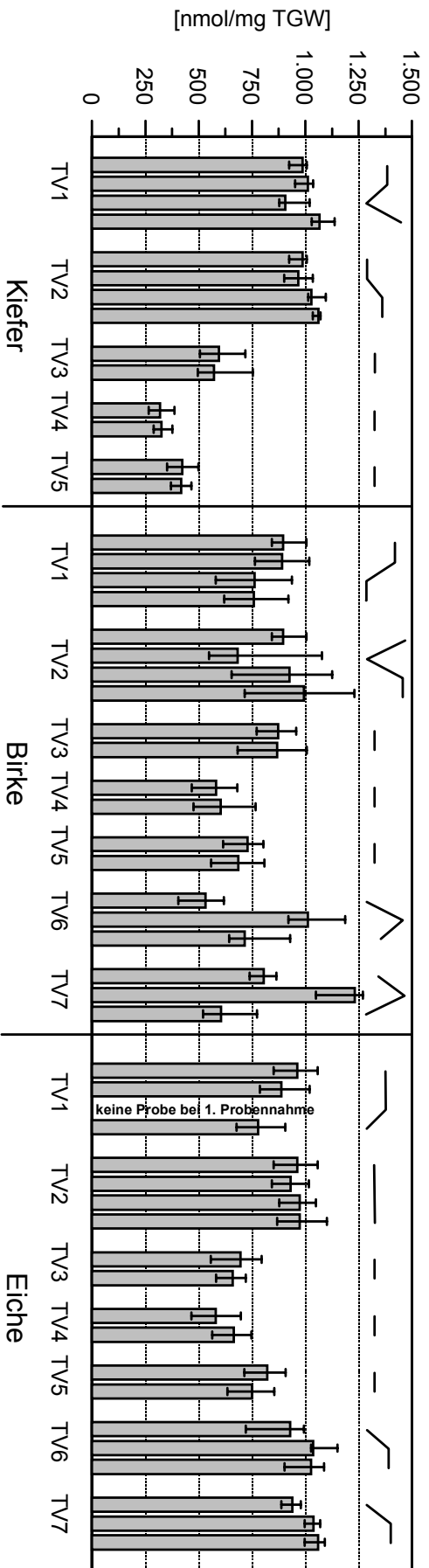
Anhang 17: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf der Saccharosekonzentration [nmol /mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



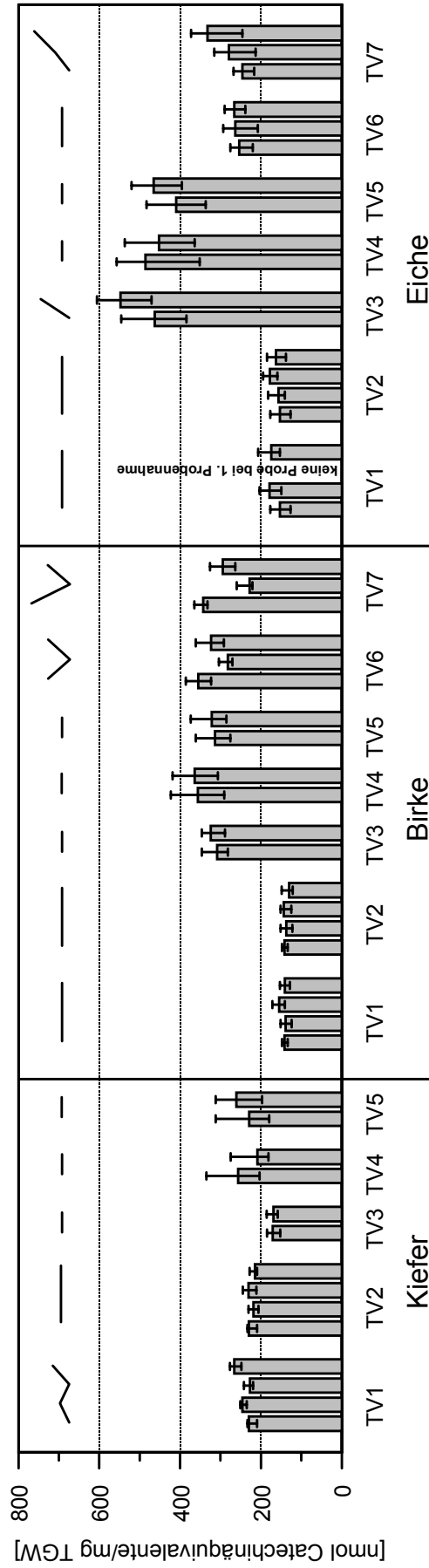
Anhang 18: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf der Stärkekonzentration [nmol Glucoseäquivalente/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



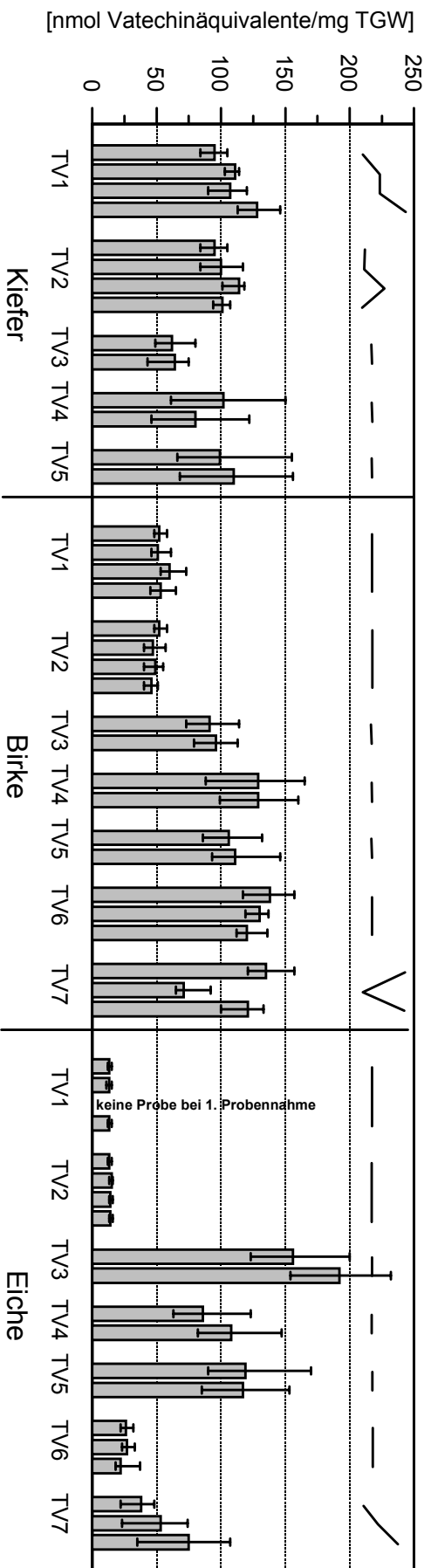
Anhang 19: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf der Chlorophyllkonzentration [nmol/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



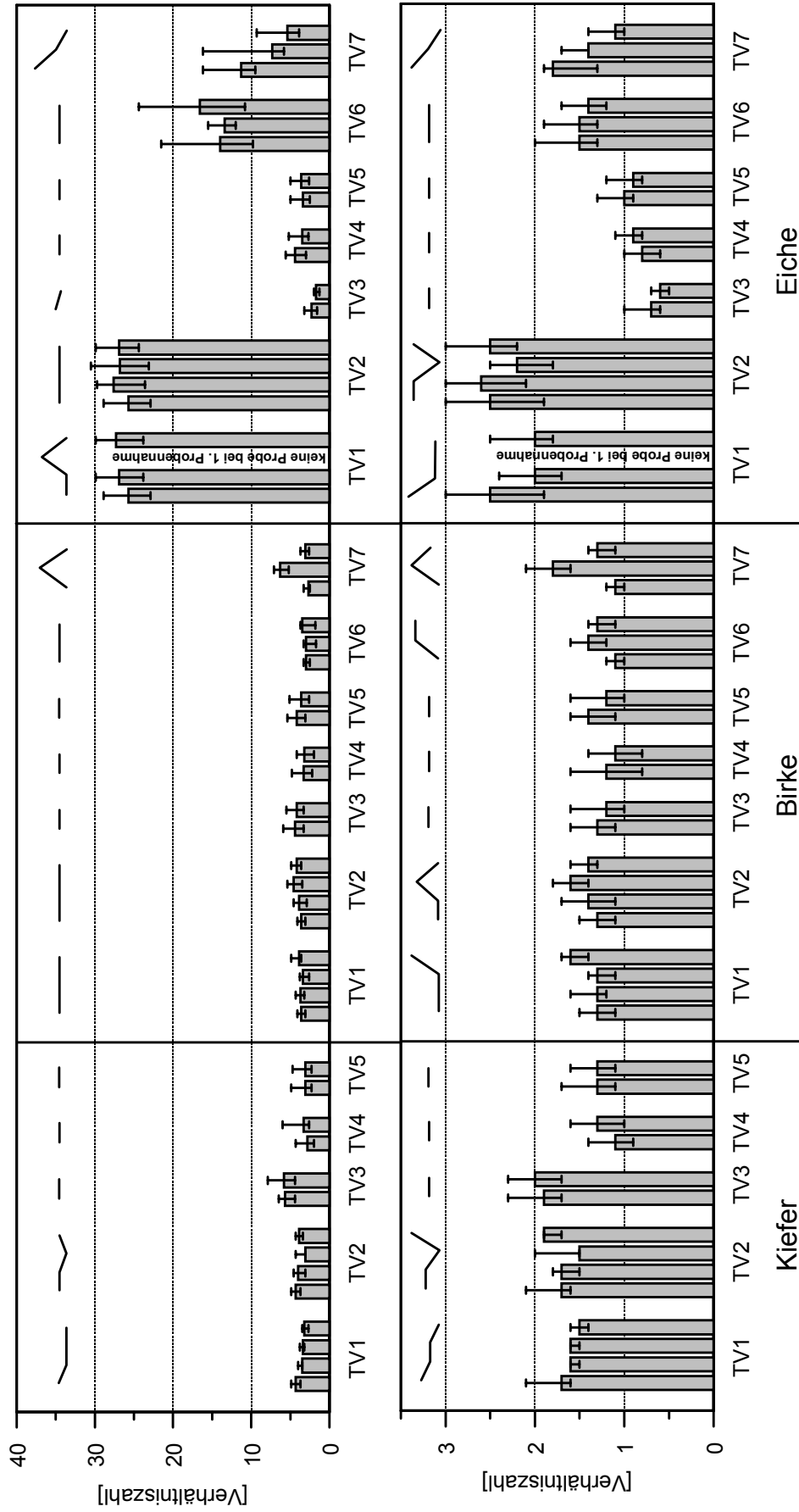
Anhang 20. Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf der Summe der Konzentrationen proteingebundener Aminosäuren [nmol/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



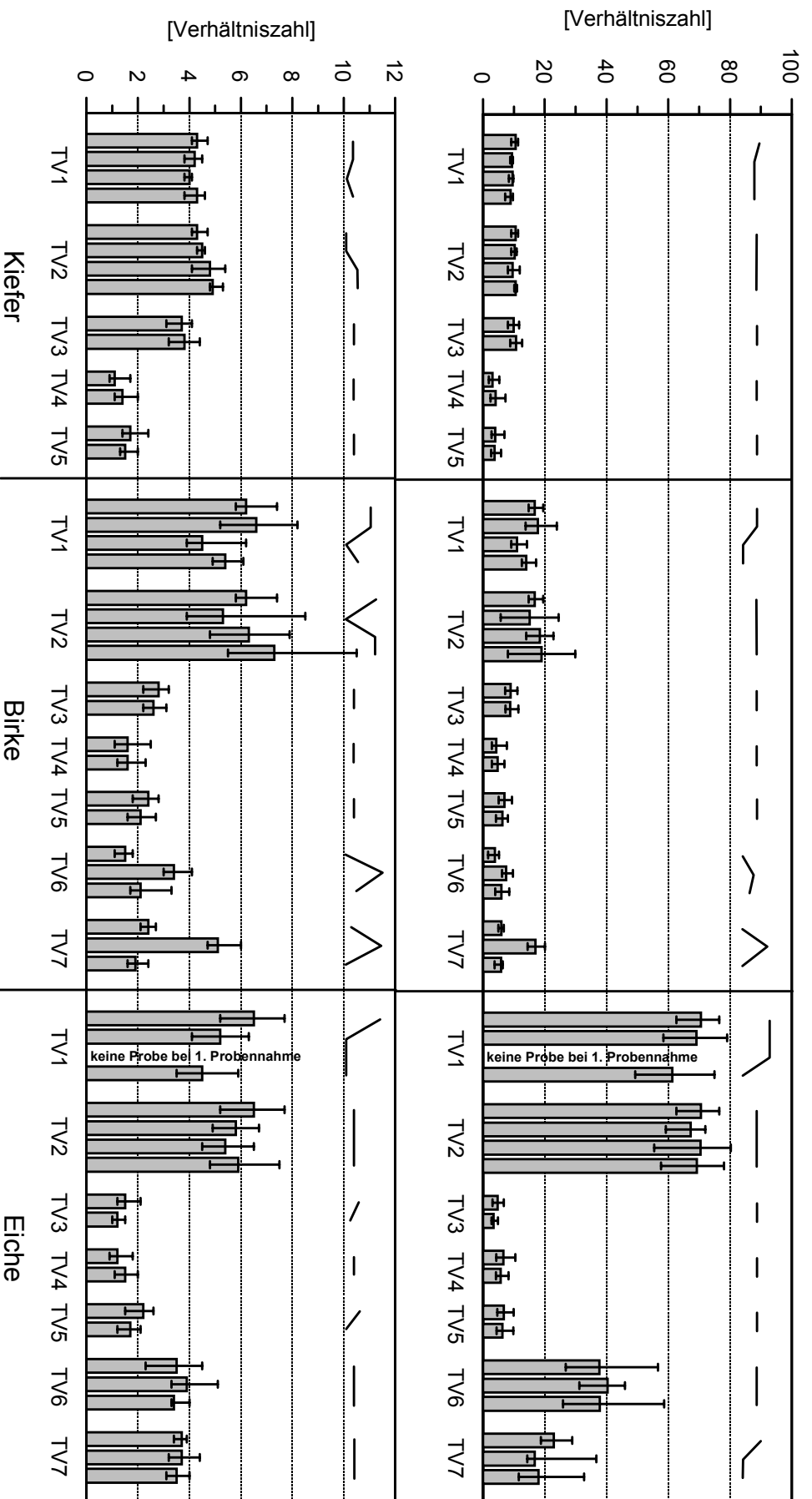
Anhang 21: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf der Gesamphenolkonzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



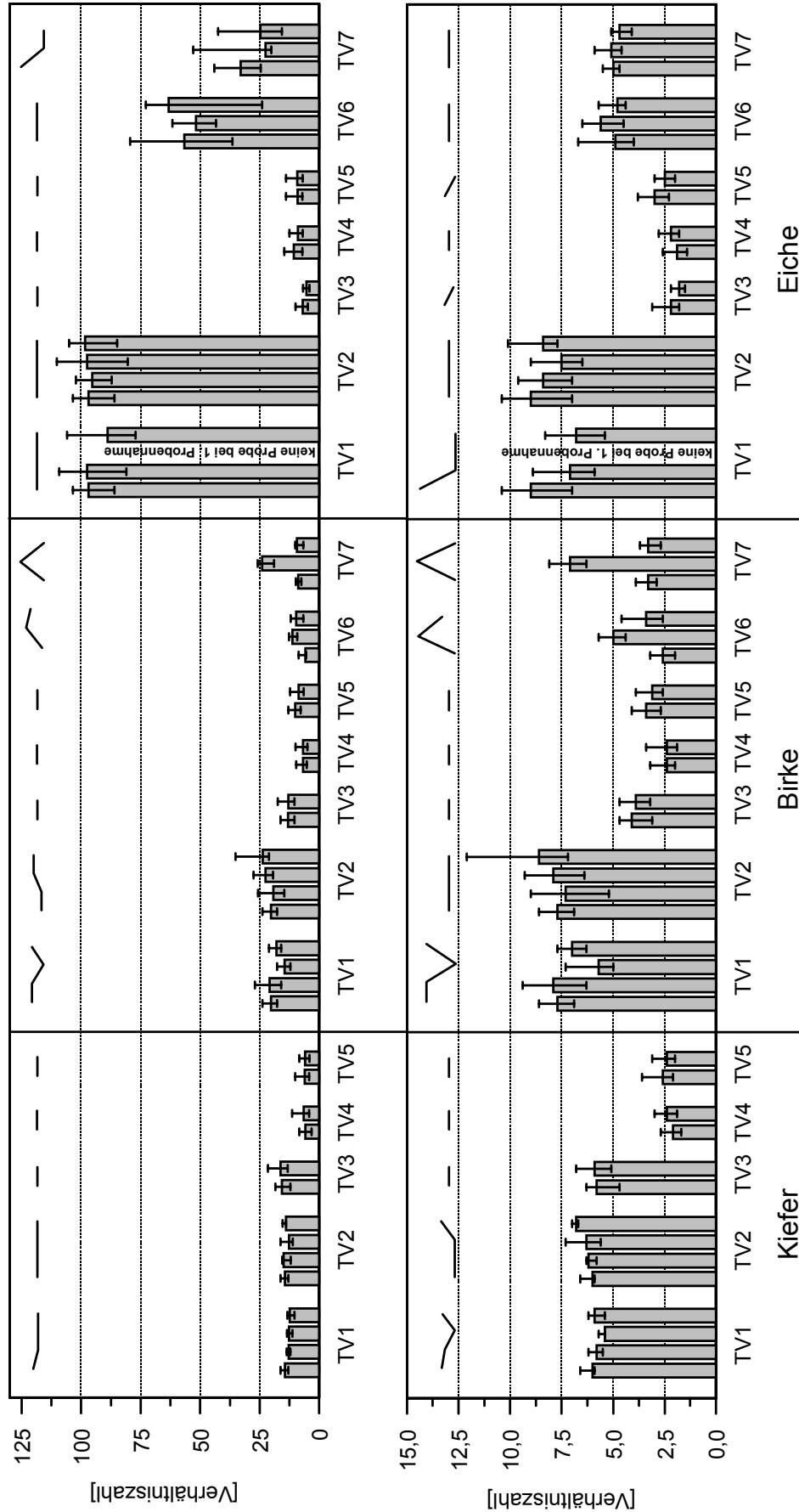
Anhang 22: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf der Proanthocyanidinkonzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



Anhang 23: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf des Verhältnisses der Summe der löslichen Kohlenhydrate [nmol Glucoseäquivalente/mg TGW] zur Proanthocyanidinkonzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] (oberer Grafikteil) bzw. zur Gesamtphenolkonzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] (unterer Grafikteil) in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



Anhang 24: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf des Verhältnisses der Summe der proteingebundenen Aminosäuren [nmol/mg TGW] zur Proanthocyanidinkonzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] (oberer Grafikteil) bzw. zur Gesamtphenolkonzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] (unterer Grafikteil) in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot), Gefäßkultur unter Freilandbedingungen (TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Waldboden - Waldboden mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).



Anhang 25: Median, 1. und 3. Quartil sowie tendenzieller Verlauf des Verhältnisses der Summe der löslichen Kohlenhydrate [nmol Glucoseäquivalente/mg TGW] und der proteingebundenen Aminosäuren [nmol/mg TGW] zur Proanthocyanidinkonzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] (oberer Grafikteil) bzw. zur Gesamphenolkonzentration [nmol Catechinäquivalente/mg TGW] (unterer Grafikteil) in Nadeln von Kiefer bzw. Blättern von Birke und Eiche in den Teilversuchen Saat unter Laborbedingungen (TV1 in der Abfolge: Sand, Sand mit wenig, mittelviel und viel Insektenkot / TV2 in der Abfolge: Sand - Sand mit wenig, mittelviel und viel Dünger), Saat unter Freilandbedingungen (TV3 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV4 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV5 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV6 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot / TV7 in der Abfolge: Sand - Sand mit Insektenkot) und Pflanzung unter Praxisbedingungen (TV6 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten ohne Bodenbearbeitung) / TV7 in der Abfolge: unbefressen - frischer Fraß - alter Fraß (jeweils für die Varianten mit Bodenbearbeitung)).

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. J. Lunderstädt, Institut für Forstzoologie und Waldschutz, für die Themenstellung dieser Arbeit und seine fachliche Betreuung. Seine ständige Gesprächsbereitschaft und konstruktive Kritik haben maßgeblich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Herrn Prof. Dr. S. Schütz danke ich dafür, daß ich diese Arbeit nach seiner Übernahme der Institutsleitung in seinem Labor fortführen konnte.

Ohne die engagierte und zuverlässige Mitarbeit der Labormannschaft hätte diese Arbeit nicht entstehen können. Mein Dank gilt daher insbesondere Frau Kira Duntemann, Frau Ulrike Eisenwiener, Frau Martina Knaust, Frau Angela Reipert, Frau Christine Reuter und Frau Kerstin Sauerland.

Mein Dank gilt ebenfalls Herrn Jörg Berger, Herrn Reinhold Dankworth und Herrn Stefan Rath, die aufgetretene technische Probleme stets unkompliziert gelöst haben.

Den wissenschaftlichen Mitarbeitern des Institutes danke ich für ein ständig offenes Ohr und viele spannende Diskussionen. Ich bedanke mich darüber hinaus bei Herrn Dr. Rainer Hurling für die professionelle Hilfe bei den stets präsenten Computerproblemen, Herrn Dr. Ralf Petercord für die vielen praktischen Hilfen bei der Versuchsflächenanlage und die Einführung in die Laboranalytik sowie Herrn Dr. Frank Krüger für seinen unermüdlichen Einsatz im Labor.

Mein Dank gilt auch den vielen wissenschaftlichen Hilfskräften, ohne die die Probennahme und -aufbereitung nicht in diesem großen Umfang möglich gewesen wäre.

Allen Mitarbeitern des Institutes danke ich für die äußerst angenehme Arbeitsatmosphäre und die ständige Bereitschaft, auftretende Probleme gemeinsam zu lösen.

Für die Bereitstellung der Versuchsflächen im NFA Oerrel, Rfö. Oldenstadt und im NFA Carrenzien, Rfö. Falkenhof danke ich der Landesforstverwaltung Niedersachsen. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. Habermann und Herrn Stefan Weiß von der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, die mir bei der Auswahl und Anlage der Versuchsflächen unverzichtbare Hilfestellung gegeben haben.

Die Durchführung der Arbeit wurde ermöglicht durch finanzielle Zuwendungen der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Projekt „Auswirkung organischer Rückstände auf den Folgebestand nach Massenvermehrung phytophager Forstinsekten“), der Landesforstverwaltung Niedersachsen und der Landesforstverwaltung Rheinland-Pfalz.

Lebenslauf

Persönliche Daten:

Name: Peter Jung
Geburtsdatum: 25.10.1964
Geburtsort: Schönberg/Holstein
Familienstand: verheiratet, 1 Kind
Wohnort: Stenløsevej 10, Slagslunde, 3660 Stenløse, Dänemark

Schulbildung:

1971 - 1975: Grundschule der Dörfergemeinschaftsschule Probsteierhagen
1975 - 1985: Heinrich-Heine-Gymnasium in Heikendorf, Abschluß: Abitur

Berufsausbildung:

August 1985 - Juni 1987: Ausbildung zum Forstwirt bei der Frhr. v. Fürstenbergischen Forstverwaltung Nehnten, Abschluß: Forstwirtprüfung

Zivildienst:

Juli 1987 - Februar 1989: Zivildienst als Rettungssanitäter beim ASB Schönberg/Holstein

Hochschulausbildung:

Okt. 1988 - März 1989: Studium der Forstwissenschaft an der Universität München
April 1989 - März 1993: Studium der Forstwissenschaft an der Georg-August-Universität Göttingen, Abschluß: Diplom

Referendariat:

Juni 1993 - Dez. 1993: Vorbereitungsdienst für die Laufbahn des höheren Forstdienstes, Land Rheinland-Pfalz
Jan. 1994 - Dez. 1995: Vorbereitungsdienst für die Laufbahn des höheren Forstwirtschaftlich-technischen Dienstes, Land Hessen
Abschluß: Große Forstliche Staatsprüfung

Fortbildung:

März 1996 - März 1997: Weiterbildung zum "Sachverständigen für Bodenschutz und Altlasten" beim Büro für Umwelt-Pädagogik, Göttingen, Abschluß: Zertifikat

Berufliche Tätigkeit:

Mai 1993: Wissenschaftliche Hilfskraft mit Examen am Institut für Forstzoologie und Waldschutz der Georg-August-Universität Göttingen
April 1997 - Okt. 1997: Freiberufliche Tätigkeit für die Nieders. Landesforstverwaltung
Nov. 1997 - Dez. 1997: Kraftfahrer bei der Deutschen Post AG
März 1998 - Juli 1998: Mitarbeiter der Niedersächs. Landesforstverwaltung
Aug. 1998 - Dez. 2000: Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Forstzoologie und Waldschutz der Georg-August-Universität Göttingen
Dez. 2000 - Aug. 2003: Erziehungsurlaub
Sept. 2003 - Nov. 2004: Fertigstellung der Dissertation