

Stabile Isotope in der Dendroklimatologie

KERSTIN TREYDTE, JAN ESPER und HOLGER GÄRTNER

Keywords: Dendroclimatology; Alps; Karakorum; stable isotopes; tree rings. FDK 111.83 : 161 : 561.24

1. Einleitung

Die chemische Analyse von Pflanzenmaterial findet in der Umweltforschung der letzten Jahrzehnte zunehmend Aufmerksamkeit. Neben Untersuchungen zu Schadstoffbelastungen oder Düngungseffekten werden mit Isotopen von Kohlenstoff ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), Sauerstoff ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) und Wasserstoff (D/H) Umweltveränderungen untersucht. Messungen der stabilen Isotope in Jahrringen (im Folgenden «Dendroisotope» genannt) sind allerdings erst seit Anfang der 1990er Jahre routinemässig möglich. Zum ersten Mal konnten Ende der 1940er Jahre systematische Unterschiede zwischen den Isotopenverhältnissen im organischen Material und dem zur Photosynthese genutzten Ausgangsmaterial (z.B. atmosphärisches Kohlendioxid, Wasser) festgestellt werden (NIER 1940; NIER & GULBRANSEN 1939). Erste pflanzenphysiologische und klimatologische Interpretationsansätze lieferten unter anderem CRAIG (1953, 1954a, 1954b) und UREY (1947). In den 1970er Jahren erfolgte ein rascher Anstieg in der Anzahl der Isotopenstudien zu biochemischen, physiologischen und metabolischen Prozessen (DENIRO & EPSTEIN 1977; LERMAN *et al.* 1974; TROUGHTON *et al.* 1974). Mit der technischen Weiterentwicklung der Isotopenanalytik nahm in den frühen 1980er Jahren die Zahl der Studien zu Zusammenhängen zwischen Klimaschwankungen und stabilen Isotopen in Jahrringen zu (YAPP & EPSTEIN 1982; LEAVITT & LONG 1983a, 1983b). Diese ersten Ergebnisse in Verbindung mit dem Prozessverständnis aus theoretischen Modellen (PARK & EPSTEIN 1960, 1961; FARQUHAR *et al.* 1982) rückten die Isotopenanalyse an Jahrringen ab Beginn der 1990er Jahre als potenzielles Werkzeug zur Rekonstruktion von Klima- und Umweltbedingungen vermehrt in den Mittelpunkt des Interesses. Daneben werden aber auch Stoffflüsse zwischen Boden bzw. Atmosphäre und Baum oder bauminterne Transportmechanismen untersucht. So soll ein besseres Verständnis der hinter der Detektierung von Umweltveränderungen stehenden pflanzenphysiologischen Prozesse erlangt werden. Die Dendroisotope agieren bei diesen Themen in jüngster Zeit auf zwei Zeitskalen:

- Auf der interannuellen, also jährlich aufgelösten Skala. Hier werden mehrhundertjährige Zeitreihen erstellt und deren interannuelle, dekadische und säkulare Variationen in Hinblick auf Klimaveränderungen untersucht.
- Auf der intraannuellen Skala mit saisonaler, monatlicher oder gar mehrtägiger Auflösung der einzelnen Jahrringe. Hier wird vor allem der Frage nach der pflanzenphysiologischen Überprägung von Umweltsignalen nachgegangen oder es werden einzelne Extremereignisse näher untersucht.

Im vorliegenden Aufsatz werden zunächst Prinzipien der Isotopenfixierung in Jahrringen und Besonderheiten der Feld- und Labormethoden besprochen. Anschliessend werden an Beispielen einige der oben erwähnten Aspekte näher beleuchtet, Potenziale aufgezeigt, aber auch Probleme und Grenzen in der Anwendung diskutiert. Dabei liegt der Schwerpunkt auf den am häufigsten untersuchten Isotopen von Kohlenstoff und Sauerstoff.

2. Hintergründe

Über die Spaltöffnungen (Stomata) von Blättern bzw. Nadeln wird der Gasaustausch von Wasserdampf, CO_2 und O_2 zwischen dem Blätterinneren und der äusseren Umgebung gesteuert. Auslöser für ein Öffnungssignal an die Stomata ist die Abnahme der CO_2 -Konzentration im Blätterinneren aufgrund der Fixierung von CO_2 bei der Photosynthese. Der entscheidende Auslöser für ein Schliesssignal ist das Dampfdruckgefälle zwischen interzellulärer und atmosphärischer relativer Luftfeuchte. Sinkt das Wasserpotenzial im Mesophyll unter einen bestimmten Schwellenwert, verengen sich die Stomata, um einen zu starken Wasserverlust zu vermeiden. Diese CO_2 - und H_2O -Regelkreise sind eng gekoppelt. So erfolgt der Stomatenschluss z.B. bei Trockenstress trotz einer nicht optimalen CO_2 -Konzentration im Interzellularraum, weil sich unter diesen Bedingungen eine niedrige Photosyntheserate weniger stark auswirkt als der möglicherweise tödliche Wasserverlust (LARCHER 1994; NULTSCH 2001).

Während des Einbaus von Kohlenstoff (aus dem atmosphärischen CO_2), Sauerstoff und Wasserstoff (aus dem über die Wurzeln aufgenommenen Wasser) in das Blatt und letztlich in das Xylem von Bäumen laufen Prozesse ab, bei denen vermehrt leichtere oder schwerere Isotope dieser Elemente verwendet werden. Diese Diskriminierung wird als «Isotopenfraktionierung» bezeichnet (FARQUHAR *et al.* 1982). Sie führt zu Unterschieden zwischen dem Verhältnis der schwereren zu den leichteren Isotopen, das im Ausgangsmaterial besteht (z.B. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ im atmosphärischen Kohlendioxid, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ oder D/H im aufgenommenen Wasser) und dem in die Pflanze eingebauten Material (z.B. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, D/H in der Zellulose, im Lignin oder im Gesamtholz). Die Stärke der Fraktionierungen ist zum Grossteil abhängig von den äusseren Bedingungen, und daher spiegeln die Isotopenwerte im Jahrringmaterial Umweltveränderungen wider.

2.1 Nomenklatur

Im globalen Kohlenstoff- und Wasserhaushalt treten die jeweils leichteren Isotope am häufigsten auf. Bei allen isotopenanalytischen Untersuchungen werden die Isotopenverhältnisse des Probenmaterials (R_{Probe}) relativ zum bekannten Isotopenverhältnis eines Standards (R_{Standard}) gemessen. Die Abweichung vom Standard wird in der sogenannten δ -Notation und in [‰] angegeben.

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{Probe}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{Standard}}} - 1 \right) \times 1000 \text{ [‰]}$$
$$\delta^{18}\text{O} = \left(\frac{^{18}\text{O}/^{16}\text{O}_{\text{Probe}}}{^{18}\text{O}/^{16}\text{O}_{\text{Standard}}} - 1 \right) \times 1000 \text{ [‰]}$$

Ein positiver δ -Wert entspricht einer Zunahme der schweren Isotope in der Probe im Vergleich zum Standard, ein negativer einer Abnahme. Ursprünglich wurden als Standards für die Messung der Kohlenstoffisotope Belemniten der Pee-Dee-Formation aus North-Carolina/USA benutzt (PDB-Standard) und für die Bestimmung von Sauerstoff- und Wasserstoffisotopen Standards aus Ozeanwasser (SMOW – Standard Mean Ocean Water) (CRAIG 1957). Heute sind an diesen Werten geeichte, international von der IAEA (International At-

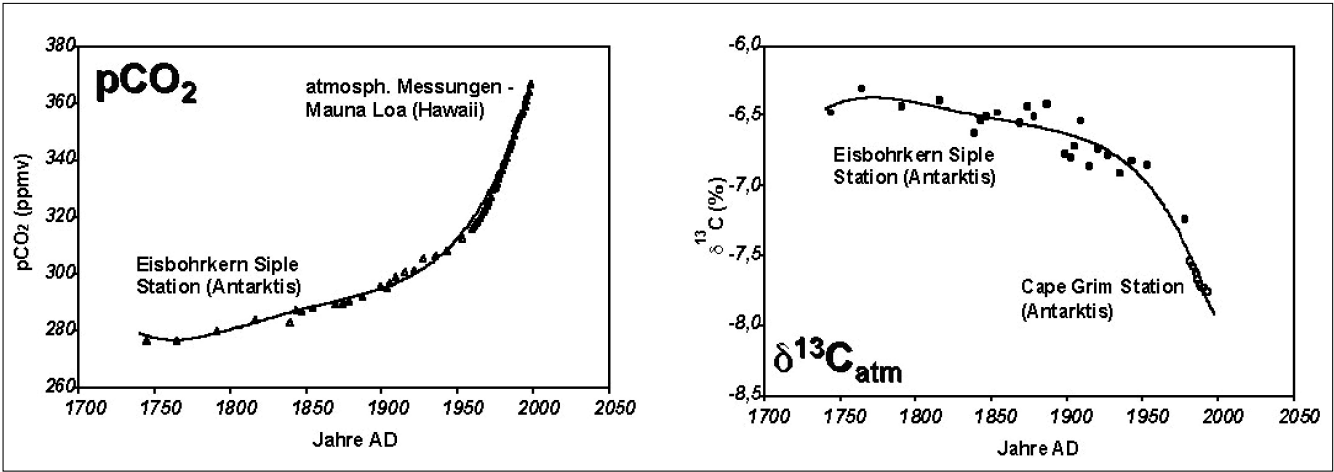


Abbildung 1: Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration (pCO₂) und Abnahme der atmosphärischen δ¹³C-Werte seit Beginn der Industrialisierung (Daten: FRIEDLI *et al.* 1986; KEELING & WHORF 2002; NEFFEL *et al.* 1994; FRANCEY & ALLISON 1998).

mic Energy Agency) festgelegte Standards gebräuchlich, die ein den «Craig»-Standards äquivalentes Isotopenverhältnis haben und als «Vienna SMOW» (VSMOW) bzw. «Vienna PDB» (VPDB) bezeichnet werden. Für die massenspektrometrischen Isotopenbestimmungen werden allerdings häufig nicht die Originalstandards selbst, sondern an diesen geeichte interne Laborstandards verwendet.

2.2 δ¹³C-Variationen in Jahrringen

Die Quelle des Kohlenstoffes in allen photosynthetisch aktiven, terrestrischen Pflanzen ist das atmosphärische Kohlendioxid (CO₂). Dies wird zum Aufbau von Kohlenhydraten, den Bausteinen für komplexe Makromoleküle wie z.B. Zellulose und Lignin, benötigt. Der atmosphärische δ¹³C-Wert (δ¹³C_{atm}) wird je nach Art des Metabolismus (C₃-, C₄- oder CAM-Stoffwechsel) mehr oder weniger stark durch pflanzenphysiologische Prozesse verändert (FARQUHAR *et al.* 1989). Wir betrachten hier ausschliesslich Bäume und damit C₃-Pflanzen.

Daten aus Eisbohrkernen (FRIEDLI *et al.* 1986) und seit den 1950er Jahren direkte atmosphärische Messungen (KEELING 1979; KEELING *et al.* 1980, 1995; FRANCEY *et al.* 1995) zeigen, dass in den letzten 200 Jahren konform mit der globalen Erhöhung der CO₂-Konzentration von präindustriellen 280 ppmv auf heute 370 ppmv (CONWAY *et al.* 1994; HOUGHTON 1995; ANDERSON *et al.* 1998) ein exponentiell abnehmender δ¹³C-Trend festzustellen ist (Abbildung 1). Durch die Verbrennung fossiler Energieträger, die bereits ¹³C-abgereichert sind (z.B. Kohle und Erdöl -22‰ bis -28‰, Erdgas -35‰ bis -48‰ (STUIVER 1978)), wird isotopisch leichtes CO₂ in die Atmosphäre abgegeben und damit eine Abnahme des δ¹³C_{atm}-Wertes verursacht. Alleine im 20. Jahrhundert fiel der Wert von -6,5‰ auf fast -8‰. Diese Veränderungen im Quellwert sind von zentraler Bedeutung für die Datenbearbeitung und Interpretation der Jahrringisotope.

Das atmosphärische CO₂ überwindet auf dem Weg durch die Stomata ins Blattinnere zu den Chloroplasten verschiedene Diffusionswiderstände, wobei das

leichtere ¹²C-Isotop schneller ist. Das in den Chloroplasten sitzende Enzym, welches für die Umsetzung des Kohlenstoffes aus dem CO₂ zuständig ist («RubisCO»), verarbeitet bevorzugt das leichte ¹²C-Isotop bzw. diskriminiert das schwere ¹³C-Isotop. Diese Fraktionierung (ε_c) ist im Vergleich zur Diffusion in die Chloroplasten ungleich stärker (ROESKE & O'LEARY 1984). Je grösser das interne CO₂-Angebot ist, desto selektiver läuft der Umsetzungsprozess ab und desto stärker wird gegen ¹³C diskriminiert. Das Ausmass der Fraktionierung ist also letztlich abhängig a) von der Öffnungsweite der Stomata bzw. der stomatären Leitfähigkeit und b) von der Photosyntheserate (FARQUHAR *et al.* 1989). Im Folgenden verdeutlichen zwei extreme Witterungssituationen, wie Klimavariationen über die Steuerung der Stomata die δ¹³C-Variationen beeinflussen können (Abbildung 2). Der Quellwert in der Atmosphäre wird in diesem Fall als konstant bei -8‰ angenommen.

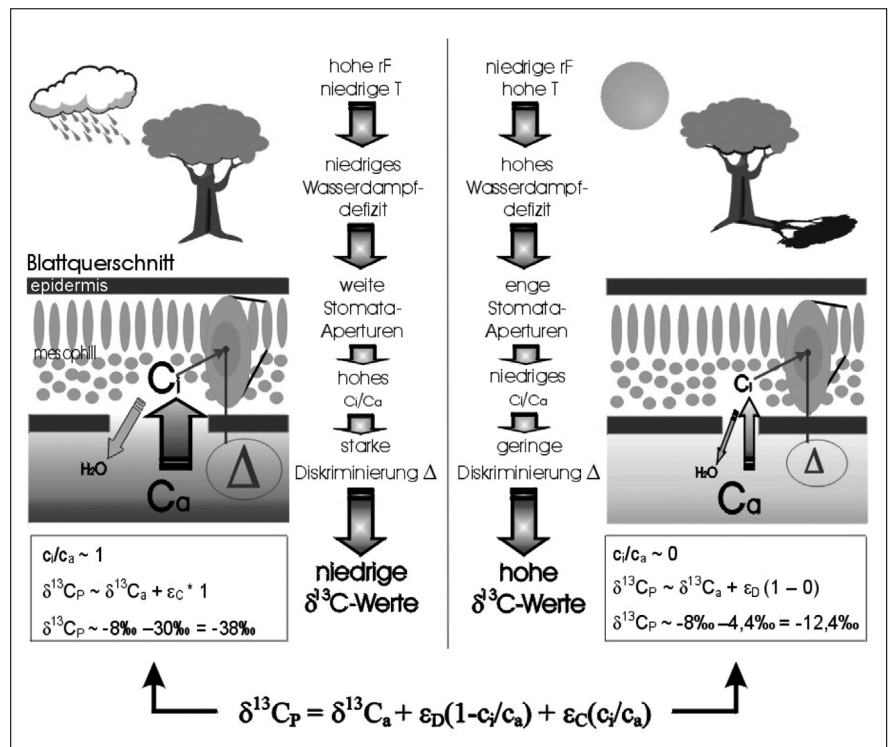


Abbildung 2: Einfluss von Witterungsbedingungen auf die C-Isotopenwerte im Blatt.

rf = relative Luftfeuchte, T = Temperatur, c_i/c_a = Verhältnis von blattinterner (c_i) zu äusserer (c_a) CO₂-Konzentration, Δ = blattinterne Diskriminierung gegen ¹³C, δ¹³C_p = Isotopenwert der Pflanze, δ¹³C_a = Isotopenwert im atmosphärischen CO₂, ε_D = Fraktionierung bei der Diffusion, ε_c = Fraktionierung bei der Carboxylierung

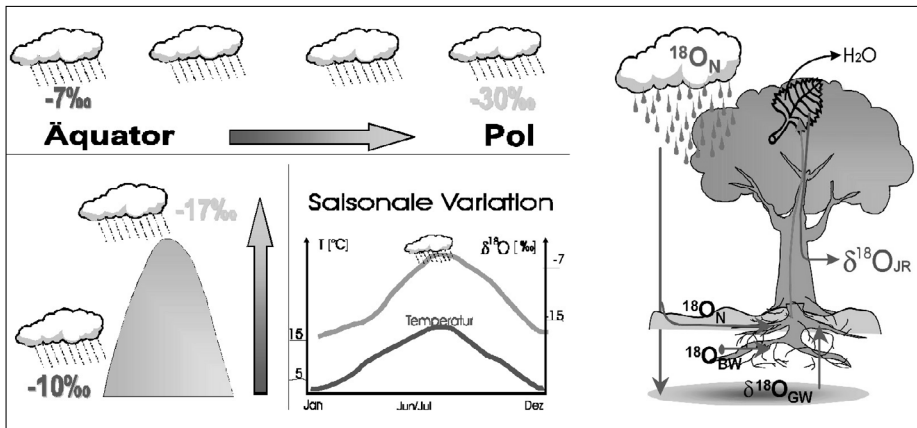


Abbildung 3: Links: Veränderungen der $\delta^{18}\text{O}$ -Werte im Niederschlag mit geographischer Breite, Höhe und Jahreszeit. Rechts: Einfluss der Niederschlagswerte auf die Jahrringisotope.

N = Niederschlag, BW = Bodenwasser, GW = Grundwasser, JR = Jahrring

1. Kühl und/oder feucht

Unter diesen Witterungsbedingungen sind die Stomata aufgrund der hohen Luftfeuchte, die in den gemässigten Breiten meist mit niedrigen Temperaturen korreliert, weit geöffnet. Damit steigt die interne CO_2 -Konzentration und entspricht nahezu der Konzentration aussen ($c_i/c_a \approx 1$). Die Fraktionierung durch RubisCO (ϵ_c) kommt voll zum Tragen, während die Fraktionierung durch Diffusion (ϵ_D) in den Hintergrund tritt. Dies führt zu niedrigen $\delta^{13}\text{C}$ -Werten.

2. Warm und/oder trocken

Unter diesen Bedingungen sind die Stomata weitgehend geschlossen, um den Wasserverlust durch Transpiration möglichst gering zu halten. Damit diffundiert nur wenig CO_2 in die Interzellularen, die blattinterne CO_2 -Konzentration sinkt und das Verhältnis der Konzentration innen zu der aussen (c_i/c_a) ist theoretisch ≈ 0 . Das Enzym RubisCO muss alles, was an CO_2 intern verfügbar ist, fixieren. Es findet also nahezu keine «Auswahl» bei der Umsetzung (ϵ_c) statt und die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Photosyntheseprodukte werden in erster Linie durch die Fraktionierung bei der Diffusion (ϵ_D) bestimmt. Dies führt zu hohen $\delta^{13}\text{C}$ -Werten.

Bei den vorangegangenen Ausführungen ist zu berücksichtigen, dass diese vor allem für die Blattebene Gültigkeit haben. Beim Transport der Photosyntheseprodukte in den Stamm können zusätzlich Fraktionierungen auftreten, die den Isotopenwert im Jahrring weiter modifizieren (HELLE & SCHLESER 2004).

2.3 $\delta^{18}\text{O}$ -Variationen in Jahrringen

Die Quelle des Sauerstoffs und Wasserstoffs in höheren Landpflanzen ist das Wasser, das über die Wurzeln aufgenommen wird. Dieses Wasser kann zum einen direkt und kurzfristig aus dem Niederschlag kommen, zum anderen längerfristig als Grund- oder Stauwasser im Boden gespeichert sein. Wie beim atmosphärischen CO_2 steuern auch hier die Isotopenwerte dieses Wassers massgeblich die Werte im Jahrring. Während das direkt aus dem Niederschlag gespeiste Oberflächenwasser im Idealfall den Isotopenwert des Niederschlages beibehält und dessen kurzfristige Schwankungen nachzeichnet, repräsentiert das Grundwasser eher ein langfristiges Mittel und besitzt negativere Werte (SIEGENTHALER & OESCHGER 1980; SAURER *et al.* 1995a). Speziell die Isotopenwerte des Niederschlages sind für klimatische Fragestellungen interessant: Der bei der Evaporation der Ozeane entstehende Wasserdampf regnet bei der Überquerung von Landmassen nach und nach ab. Da Wassermoleküle mit schweren Isotopen leichter kondensie-

ren, reichert sich der entstehende Niederschlag im Vergleich zum Wasserdampf mit den schweren Isotopen an. Folglich wird der verbleibende Wasserdampf isotopisch leichter. Beim weiteren Luftmassentransport über Landmassen hinweg und durch stetiges Abregnen wiederholen sich diese Evaporations- und Kondensationseffekte, so dass die Niederschläge mit zunehmender Entfernung zur Ausgangsquelle isotopisch immer leichter werden. So besteht eine Abhängigkeit der O-Isotope von a) der Entfernung zum Herkunftsort der Luftmasse («Kontinentaleffekt»), b) der geographischen Breite («Breiteneffekt») und c) der Höhe über dem Meer («Höheneffekt»).

Daneben spielt auch die Niederschlagsmenge («Mengeneffekt») eine Rolle (Abbildung 3).

Da Verdunstungs- und Kondensationsvorgänge in engem Zusammenhang mit der Lufttemperatur stehen, zeigen Niederschlagsisotope zumindest in mittleren und hohen Breiten häufig einen Temperatureffekt (CRAIG 1961). In vielen anderen Regionen dagegen korrelieren die Isotopenwerte im Niederschlag nicht oder nur schwach mit der Temperatur oder den Niederschlagssummen (COLE *et al.* 1999; JOUZEL *et al.* 1997; JOUZEL *et al.* 2000; ROZANSKI *et al.* 1992). Es lassen sich aber möglicherweise Rückschlüsse auf die Herkunft der Luftmassen ziehen.

Während der Wasseraufnahme über die Wurzeln und beim Transport durch das Xylem in die Blätter finden keine bedeutenden Fraktionierungen statt (WHITE *et al.* 1985). Daher spiegelt das Xylemwasser den Isotopenwert des aufgenommenen Wassers wider. Dieser Ursprungswert wird aber im Blatt durch die Transpiration der Pflanze verändert: Die leichten Isotope gehen vermehrt in die Dampfphase über und diffundieren nach aussen. Damit ist das Blattwasser an schweren Isotopen angereichert (DONGMANN *et al.* 1974; BRENNINKMEIJER 1983; FÖRSTEL 1978; YAKIR 1992). Das Ausmass der Verschiebung ist dabei abhängig von der relativen Luftfeuchte und Temperatur in der Umgebung der Blätter, vom Isotopenwert des Wasserdampfes in der Luft und von Stomata- und Grenzflächenwiderständen während der Diffusion des Wasserdampfes aus dem Blatt in die Umgebungsluft (CRAIG & GORDON 1965).

Das Blattwasser wiederum determiniert den Isotopenwert der Kohlenhydrate, die während der Photosynthese in den Blättern gebildet werden (YAKIR 1992; FARQUHAR & LLOYD 1993). Allerdings finden bei deren Bildung weitere biochemische Prozesse mit Diskriminierungen gegen die schweren Isotope statt (STERNBERG 1989; LUO & STERNBERG 1992; YAKIR 1992; FARQUHAR *et al.* 1998). Bisher ist noch nicht eindeutig geklärt, wie stark sich die Anreicherung im Blattwasser tatsächlich im aufgebauten organischen Material des Blattes und Xylems widerspiegelt (SAURER *et al.* 1997a). Es werden Austauschvorgänge zwischen dem aufsteigendem Xylemwasser (mit dem Ursprungswert) und dem aus dem Blatt Richtung Stamm abtransportierten Phloemsaft postuliert (LIPP *et al.* 1991; SAURER *et al.* 1995b; SAURER *et al.* 1997b). Diese machen vorherige Fraktionierungseffekte zum Teil rückgängig. Daher ist die Zellulose im Jahrring isotopisch leichter als die in den Blättern aufgebauten Kohlenhydrate.

Trotz zahlreicher offener Fragen bezüglich der biochemischen Prozesse werden meist hohe Korrelationen zwischen den O-Isotopen von Jahrringreihen und denen des Quellwassers festgestellt (EPSTEIN *et al.* 1977; BURK & STUIVER 1981; YAPP & EPSTEIN 1982a; LAWRENCE & WHITE 1991; SAURER *et al.* 1995a).

Vor allem an nicht von Grundwasser beeinflussten Standorten paust sich in den $\delta^{18}\text{O}$ -Werten der Jahrringzellulose das Isotopensignal des Niederschlags durch.

3. Methoden

3.1 Standortwahl und Beprobung

Dendroisotope reagieren wegen der reduzierten Anzahl externer Einflussfaktoren im Vergleich zu Jahrringbreiten weniger sensibel auf lokale Standortinflüsse. Allerdings spielen die Feuchtebedingungen am Standort eine zentrale Rolle (LEUENBERGER *et al.* 1998). Das Klimasignal in den Isotopenwerten aller drei Elemente (C, O und H) ist an trockenen Standorten stärker als an feuchten (SAURER *et al.* 1997b; TREYDTE *et al.* 2001; TREYDTE 2003). Darüber hinaus ist speziell für O- und H-Isotope bei der Standortwahl zu empfehlen, den Niederschlagseinfluss zu maximieren. Grund- oder stauwasserferne Standorte auf lockerem, durchlässigem Substrat mit schlechter Wasserhaltefähigkeit und in Hanglage gewährleisten eine Wasseraufnahme überwiegend aus dem direkt gefallenem Niederschlag. Dessen Isotopenwert, der ja für die Klimainterpretation entscheidend ist, paust sich hier am deutlichsten durch. Seit einigen Jahrzehnten wird im Rahmen des «Global Network of Isotopes in Precipitation» (GNIP) der International Atomic Energy Agency (IAEA) und der World Meteorological Organization (WMO) weltweit die räumliche und zeitliche Verteilung der O- und H-Isotope in Niederschlägen gemessen (DANSGAARD 1964; SIEGENTHALER & OESCHGER 1980; LAWRENCE & WHITE 1991; ROZANSKI *et al.* 1992). Die räumliche Nähe zu diesen Stationen ist für die spätere Kalibration empfehlenswert.

Am besten sind für klimatische Fragen Bäume geeignet, die im Bestand (sub-) dominant sind und mit ihrer Krone die freie, von Canopy-Effekten (Respiration der Nachbarbäume) weniger beeinflusste Atmosphäre erreichen. Sie sollten frei von Kambialverletzungen und Störungen des Kronenraumes (z.B. Schneitelung) sein. Beprobte wird in Brusthöhe, möglichst unter Ausschluss von Druck- bzw. Zugholz. Eine Standort- und Baumansprache sollte in Form der von RIGLING *et al.* (in diesem Heft) vorgegebenen Richtlinien durchgeführt werden.

Als repräsentativ für den Bestand gelten vier bis sechs Individuen (LEAVITT & LONG 1984; MCCARROL & PAWELLEK 2001). Diese werden im Labor aus einem grösseren Pool beprobter Bäume ausgewählt. Entscheidungskriterien sind dabei a) die Jahrringbreite (kein stark von der Mittelkurve abweichendes Zuwachsverhalten; Breite $>0,01$ mm/Jahr), b) eine möglichst geringe Anzahl fehlender/auskeilender Jahrringe und c) gerade Jahrringgrenzen (kein Haselwuchs).

Die Anzahl der Radien pro Baum variiert zwischen den Publikationen und je nach Fragestellung. Für die Untersuchung bauminterner Variabilitäten gilt eine Empfehlung von vier Bohrkernen (LEAVITT & LONG 1984). Diese Richtlinie wird zum Teil auch für Untersuchungen baumübergreifender Variationen übernommen (LEUENBERGER *et al.* 1998). Einige Studien zeigen jedoch, dass die Variationen innerhalb eines Baumes geringer sind als die zwischen mehreren Individuen eines Standortes (LEAVITT & LONG 1984, 1986; SCHLESER *et al.* 1999; eigene Untersuchungen). Daher plädieren wir für eine geringere Anzahl Bohrkern pro Baum (ein bis zwei) zugunsten einer grösseren Anzahl Individuen pro Standort.

3.2 Laborverfahren

Eine sorgfältige dendrochronologische Vorarbeit ist unabdingbare Voraussetzung für Isotopenstudien. Datierungsfehler führen zu schwerwiegenden systematischen und sich fortplanzenden Problemen in den Isotopenreihen und können

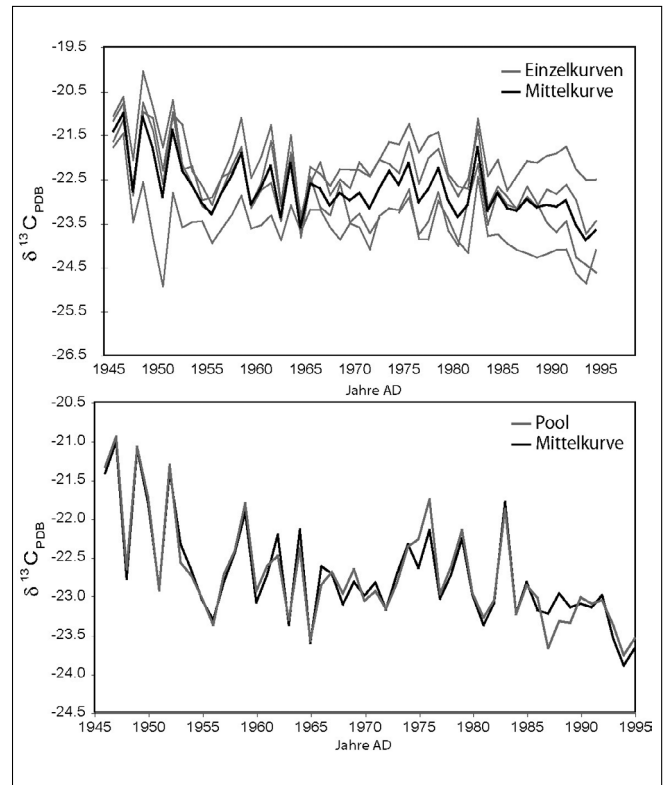


Abbildung 4: Oben: arithmetische Mittelkurve (schwarz) aus vier einzelnen Bohrkernen (grau). Unten: arithmetische Mittelkurve versus Poolkurve derselben Bäume.

im Nachhinein nicht mehr korrigiert werden. Bei der Präparation der Bohrkern (oder Segmente von Scheiben) ist darauf zu achten, alle kohlenstoffhaltigen Hilfsmittel zu vermeiden oder vor den weiteren Laborschritten wieder zu entfernen. So werden im Gegensatz zur klassischen Jahrringbreitenanalyse die Bohrkern nicht auf Objektträger geleimt, sondern z.B. in speziell angefertigten Vorrichtungen eingespannt. Bleistiftspitzen können durch Nadelstiche ersetzt werden. Kreide sollte nur sparsam verwendet werden.

Nach dem Crossdating und der Jahrringbreitenmessung werden für interannuelle Analysen von jedem Bohrkern die Jahrringe einzeln mit einem Skalpell abgetrennt und die Holzproben zu Holzmehl gemahlen. Für intraannuelle Untersuchungen werden die Ringe mit einem Dünnschnitt-Mikrotom in 15 bis 30 μm dünne Scheiben unterteilt und diese einzeln weiterverarbeitet. Bei einer Jahrringbreite von 0,5 mm und einer Schnittdicke von 20 μm entspricht das z.B. 250 Proben pro Jahr. Anschliessend erfolgt meist die Extraktion der Zellulose aus dem Gesamtholz. Diese wird im aktuellen Jahr der Kambialaktivität in die Zellwand eingebaut und bleibt dort über geologische Zeiträume chemisch unverändert. Damit ist sie der stabilste Holzbestandteil und am verlässlichsten für Isotopenmessung. Bisher ist noch nicht vollständig geklärt, in welchem Ausmass das originäre Isotopensignal bei der Synthetisierung von Lignin, Zuckern, Zellulose usw. in den Photosyntheseprodukten verfälscht wird oder erhalten bleibt. Einige Arbeiten zeigen, dass zumindest bei C-Analysen an rezentem Material oft keine Zellulose-Extraktion nötig ist (LIVINGSTON & SPITTLEHOUSE 1996; BORELLA *et al.* 1998). Arbeitet man dagegen mit fossilem Material, muss aufgrund der unterschiedlichen Abbaugeschwindigkeiten der Holzbestandteile die Extraktion in jedem Fall durchgeführt werden. Bei O-Analysen stellen BORELLA *et al.* (1999) z.B. an rezenten Eichen (*Quercus spp.*) im Schweizer Mittelland fest, dass Klimainformation verloren geht, wenn auf die Zelluloseextraktion verzichtet wird.

Tabelle 1: Standortinformationen zu den Untersuchungsflächen im Lötschental/Schweizer Alpen und Karakorumgebirge/Nordpakistan.

	Standort	Höhe NN (m)	Expos.	trocken	feucht	Baumart	Anzahl Bäume	Zeitfenster (Jahre AD)
Lötschental	Lö 1	1950	S	x		<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	4	1946–1995
	Lö 2	1900	S		x	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	5	1946–1995
	Lö 3	1450	S	x		<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	5	1946–1995
	Lö 4	1400	N		x	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	4	1946–1995
	Lö 5	1900	N	x		<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	4	1946–1995
	Lö 6	1950	N		x	<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	5	1946–1995
Karakorum	RAM hoch	3600	S		x	<i>Juniperus turkestanica</i> Kom.	4	1900–1998
	BAG hoch	3800	S		x	<i>Juniperus turkestanica</i> Kom.	4	1900–1998
	BAG tief	2900	S	x		<i>Juniperus turkestanica</i> Kom.	5	1900–1998
	MOR hoch	3900	SE	x		<i>Juniperus turkestanica</i> Kom.	7	826–1998

Von jeder Probe wird ein Teil abgewogen (Größenordnung je nach Labor: 200 µg bis 2 mg), in spezielle Behältnisse verpackt und der Massenspektrometrie zugeführt. Die Ermittlung der Isotopenverhältnisse erfolgt in einem an einen Elementaranalysator gekoppelten Isotopenverhältnis-Massenspektrometer und geschieht inzwischen meist automatisiert. Zur Kontrolle der Reproduzierbarkeit werden pro Probendurchlauf in regelmässigen Abständen Laborstandards mit bekanntem Isotopenverhältnis zwischengeschaltet. Aus deren Standardabweichung lässt sich die Qualität der Messungen abschätzen. Sie liegt für C durchschnittlich bei 0,01%, für O bei 0,2 bis 0,3%.

Poolmethode

Die vorangegangenen Ausführungen machen den enormen Arbeits- und Kostenaufwand bei der Erhebung von Isotopendaten deutlich. Für klimatologisch-ökologische Fragestellungen

müssen Jahrringdaten mehrerer Radien und Bäume gemittelt werden, um genetische oder standortspezifische Einflüsse zu unterdrücken und das gemeinsame Signal zu maximieren. Dazu berechnet man normalerweise Mittelwerte aus den Datensätzen der Einzelmessungen. Mischt man jedoch beim Abtrennen pro Standort die im selben Jahr gewachsenen Jahrringe aller Individuen und Radien und führt die weiteren Laborschritte mit diesen Mischproben durch, erhält man eine Standortmischkurve, die eine Chronologie aus arithmetisch gemittelten Einzelkurven ersetzen kann (*Abbildung 4*).

Bei zehn Bohrkernen pro Standort reduziert sich der Arbeitsaufwand nach dem Abtrennen damit auf ein zehntel. Dieses von LEAVITT & LONG (1984) vorgeschlagene Verfahren («Pooling») etabliert sich erst in jüngster Zeit auch in Europa (BORELLA et al. 1998; TREYDTE et al. 2001). Es ist zu berücksichtigen, dass die Repräsentativität von Mittelkurven grundsätzlich

von der Synchronität der Einzelkurven abhängt, die allerdings nicht mehr überprüft werden kann. Daher sollten an jedem neuen Standort zunächst Perioden auf der Basis von Einzelmessungen untersucht werden, um mögliche Unterschiede in den Reaktionen abzuschätzen. Weichen Individuen bereits in ihren Jahrringbreiten vom generellen Wachstum am Standort ab, sollten diese nicht in die Poolkurve einfließen. Das Wuchsniveau der zu mischenden Individuen sollte ähnlich sein, um Wichtungen zu vermeiden (nähere Angaben hierzu: BORELLA et al. 1998; TREYDTE et al. 2001). Die massive Reduzierung des Aufwandes durch diese Methode geht allerdings auf Kosten des Informationsgehaltes, der in der Analyse von Einzelkurven steckt (vor allem zeitlich variable Homogenität der Mittelkurve).

Die Datenauswertung und Interpretation erfolgt mit Hilfe der in der Dendroökologie gängigen statistischen Verfahren. Hierzu wird auf die einschlägige Literatur verwiesen (COOK & KAIRIUKSTIS 1990; ESPER et al. 2002; FRITTS 1976; SCHWEINGRUBER 1996).

4. Beispiele

4.1 Standorteinfluss

An der Jahrringzellulose ökologisch unterschiedlicher Standorte in einem inneralpinen Trockental (Lötschental, Schweizer Alpen) und einem subtropischen Hochgebirgsraum (Karakorumgebirge, Nord-

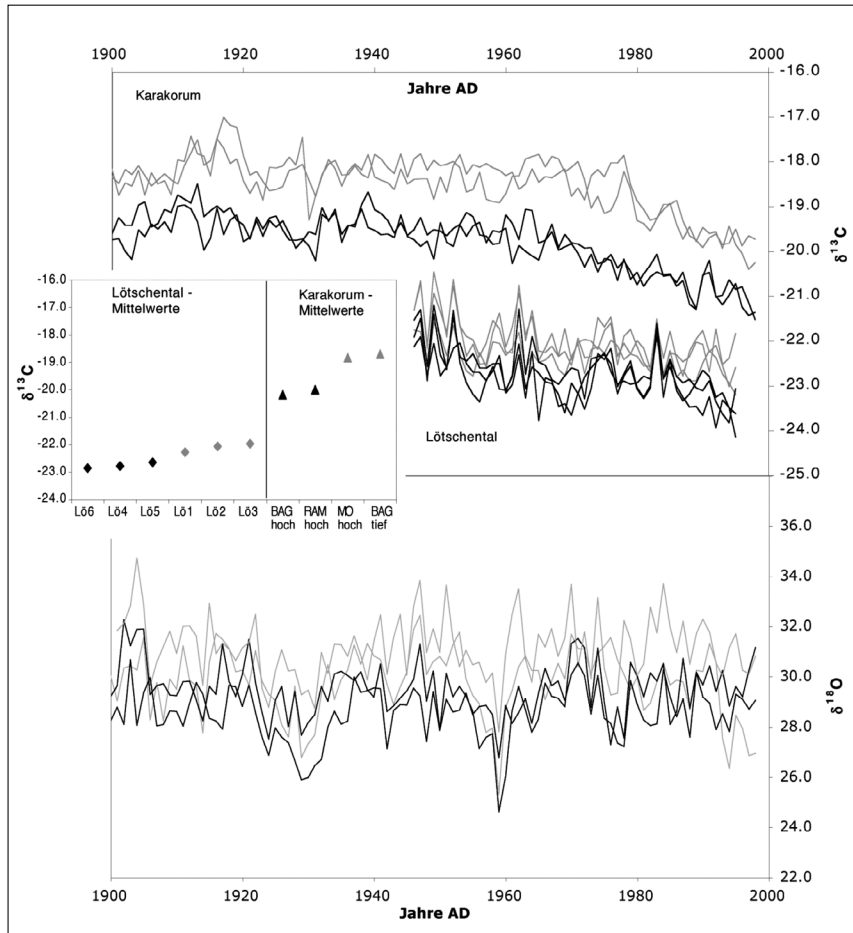


Abbildung 5: δ¹³C- (oben) und δ¹⁸O-Jahrringwerte (unten, nur Karakorum) ökologisch unterschiedlicher Standorte im Karakorumgebirge/Pakistan und Lötschental/Schweizer Alpen.

grau: trockenere Standorte, schwarz: feuchtere Standorte

pakistan) haben wir $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ in Abhängigkeit von Höhenlage, Exposition und Standortfeuchte untersucht (Tabelle 1).

Während die Löttschental-Standorte die ökologische Spannweite eines inneralpiner Trockentales abdecken, liegen die Karakorum-Standorte (alle in Hanglage ohne Grund- und Stauwassereinfluss) in drei Tälern entlang eines abnehmenden Niederschlagsgradienten von monsunalen Bedingungen im Süden bis zu semiariden Bedingungen im Norden (Luftlinie zwischen den Tälern jeweils 70 km). Die Absolutwerte der $\delta^{13}\text{C}$ -Kurven zeigen innerhalb der beiden Regionen eine klare Abhängigkeit von den Feuchtebedingungen (Abbildung 5).

Im Löttschental überprägt die Exposition die lokalen Standortbedingungen: Die südexponierten, trockeneren Standorte liegen mit ihren Isotopenwerten über den nordexponierten. Im Karakorum zeigen die beiden trockeneren Standorte (MOR hoch und BAG tief) höhere Isotopenwerte als die feuchteren. Während die alpinen Standorte aufgrund ihrer räumlichen Nähe um maximal 0,8‰ differieren, ist der Unterschied zwischen den pakistanischen Standorten mit 1,5‰ grösser. Insgesamt liegen deren Werte höher als die der schweizerischen, was zum Teil auf die grössere Trockenheit im Karakorum zurückzuführen ist. Zusätzlich kann sich auch ein genetisch bedingter Unterschied in den Isotopenwerten der beiden Baumarten durchpausen. Auch in den $\delta^{18}\text{O}$ -Mittelwerten der Karakorum-Bäume äussern sich trockenere bzw. feuchtere Bedingungen. Allerdings sind die Differenzen geringer.

Die beschriebenen Zusammenhänge stimmen mit den Modellvorstellungen überein. An trockenen Standorten sind die Spaltöffnungen insgesamt enger, um die Transpiration einzuschränken. Damit steht weniger CO_2 zur Verfügung und die Diskriminierung gegen ^{13}C ist geringer. Dies führt zu höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werten. Für die $\delta^{18}\text{O}$ -Werte gilt: Unter trockenen Bedingungen mit erhöhter Transpiration kommt es zu einer stärkeren Blattwasseranreicherung mit ^{18}O und damit höheren Isotopenwerten im Jahrring. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen SAURER *et al.* (1995a, 1997a) und LEUENBERGER *et al.* (1998) an Standorten im Schweizer Mittelland und SCHLESER (1995) bei Versuchen mit geklonten Fichtensetzlingen (*Picea abies* (L.) Karst.).

Korrelationsberechnungen zwischen den Standorten im Karakorumgebirge zeigen, dass die (standardisierten) Chronologien der Jahrringbreiten nur zwischen den jeweils feuchteren bzw. trockeneren Standorten ähnlich sind (Abbildung 6). Für die $\delta^{13}\text{C}$ -Chronologien bleibt dieses Bild erhalten, wobei sich die Zusammenhänge zwischen allen Standorten verstärken. Bemerkenswert sind die hohen Korrelationen zwischen allen vier $\delta^{18}\text{O}$ -Chronologien, insbesondere, wenn man die Variabilität der synoptischen Einflüsse berücksichtigt. Wie weiter unten gezeigt wird, paust sich hier der Winterniederschlag durch. Für die Rekonstruktion vergangener Umweltbedingungen aus $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ kann also bereits ein Standort repräsentativ sein.

4.2 Klima-Jahrring-Beziehungen

Der Schwerpunkt der Untersuchungen zum Klimasignal in Dendroisotopen liegt bis zum jetzigen Zeitpunkt auf Kalibrationsstudien mit dem Fokus auf den hochfrequenten Jahr-zu-Jahr-Schwankungen. Fundierte Rekonstruktionen im Sinne einer Anwendung von Transfermodellen stehen noch aus, da aufgrund des Arbeitsaufwandes kaum mehrhundert- oder gar tausendjährige Zeitreihen mit interannueller Auflösung existieren (LIPP *et al.* 1991; EDWARDS *et al.* 2000; ZIMMERMANN *et al.* 1997). Mit der Weiterentwicklung moderner Präparations- und Messtechniken wird sich dies jedoch in naher Zukunft ändern.

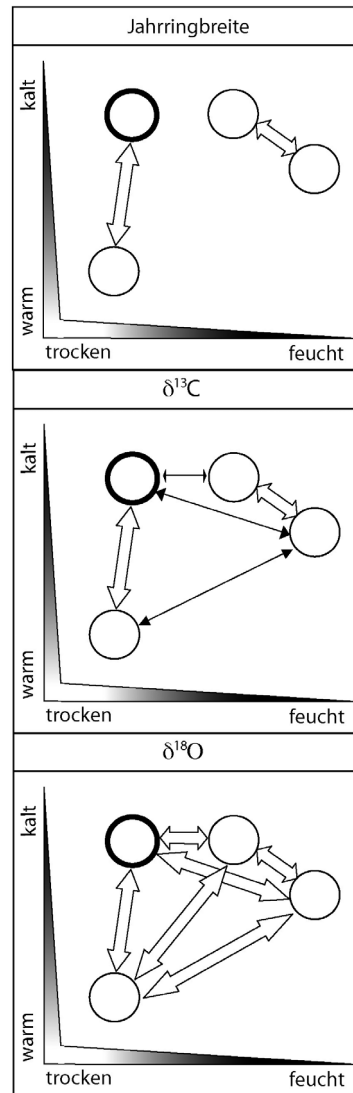


Abbildung 6: Standortbeziehungen im Karakorumgebirge auf der Basis von Jahrringbreiten, $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$.

Alle Datensätze wurden an einem 51-jährigen Kernelfilter standardisiert, um annuelle und dekadische Variationen zu betonen. dicke Pfeile: Korrelationskoeffizienten über dem 99,9%-Signifikanzniveau; dünne Pfeile: Korrelationskoeffizienten über dem 95%-Signifikanzniveau; fester Kreis: Standort MOR hoch mit tausendjährigen Wacholdern (*Juniperus turkestanica* Kom.).

$\delta^{13}\text{C}$

In der Mehrzahl der jüngeren Arbeiten zu C-Isotopen in Jahrringen werden in Übereinstimmung mit dem eingangs beschriebenen Modell positive Korrelationen zur Temperatur und/oder negative zum Niederschlag und zur relativen Luftfeuchte festgestellt, mit höchsten Beziehungen zu Monaten in der Vegetationsperiode (LIPP *et al.* 1996; EDWARDS *et al.* 2000; MAYR 2002; MCCARROLL & PAWELLEK 2001; SCHLESER 1995; TREYDTE *et al.* 2001; TREYDTE 2003). Analysen mit Spätholzmaterial zeigen meist das stärkste Signal, mit höchsten Korrelationen im Sommer (LIPP *et al.* 1991; SCHLESER *et al.* 1999; TREYDTE *et al.* 2001). In Abhängigkeit von den Standortbedingungen schwankt zwar die Intensität der Zusammenhänge, jedoch selten das Vorzeichen (Überblick in SCHLESER *et al.* 1999). Am Beispiel dreier Standorte im Löttschental wird die Einheitlichkeit des Klimasignals in den $\delta^{13}\text{C}$ -Variationen im Vergleich zu den Jahrringbreiten deutlich (Abbildung 7).

Unabhängig von der Höhenlage (Lö 2+5 obere Waldgrenze, Lö 4 Tal) bleiben Vorzeichen und Intensität der Reaktion auf Temperatur und Niederschlag erhalten. Die Konstellation warm/trocken bzw. kühl/feucht ist der entscheidende Faktor für die Öffnungsweite der Stomata und den daraus resultierenden Isotopenwert. Betrachtet man den Karakorum-Standort MOR hoch (3900 m NN) mit stark vom Löttschental differierenden ökologischen Bedingungen (kühl/trocken), ändert sich das Bild für die Jahrringbreiten. Sie korrelieren im positiv mit dem Niederschlag (und negativ mit den Temperaturbedingungen des Vorjahres, ohne Abbildung).

Dagegen bleibt das Temperatursignal in den C-Isotopen erhalten, wenn auch die Korrelationen aufgrund der grossen Entfernung zu den Klimastationen niedriger als im Lötschentäl sind. Auch diese Resultate bestätigen, dass für die Maximierung des hochfrequenten Klimasignals in C-Isotopen der Standorteinfluss eine geringere Rolle spielt als für die anderen Jahrringparameter. Bedenkt man zusätzlich, dass sich die Temperaturinformation in der Jahrringdichte auf kühl/feuchte Standorte beschränkt (SCHWEINGRUBER 1996) und deren Messung für *Juniperus*-Spezies aufgrund des geringen Spätholzanteils schwierig ist, können die C-Isotope hier im doppelten Sinne eine Lücke schliessen.

$\delta^{18}O$

Sauerstoffisotope sind vor allem aus Eisbohrkernen und marinen Sedimenten als Temperaturproxi bekannt (JOHNSEN *et al.* 2001). In jüngster Zeit erscheinen zunehmend Publikationen, die auch das Klimasignal in den O-Isotopen von Jahrringen untersuchen (ANDERSON *et al.* 1998, 2002; LIPP *et al.* 1996; ROBERTSON *et al.* 2001; SAURER *et al.* 1995a, 1997a, 2000, 2002; TREYDTE 2003). Dabei ergibt sich bei Korrelationsberechnungen mit den konventionellen Klimaparametern momentan noch ein diffuses Bild. Eine eindeutige Beziehung zur Temperatur, wie sie aufgrund der Ergebnisse aus den anderen Archiven vielleicht erwartet wird, kann bisher nicht nachgewiesen werden (BURK & STUIVER 1981; SAURER *et al.* 2000). Einige Autoren berichten von einer Feuchte-information (relative Luftfeuchte) in den O-Zeitserien (EDWARDS & FRITZ 1986; ROBERTSON *et al.* 2001). Diese resultiert aus der Reaktion der Spaltöffnungen auf diesen Parameter und die dadurch schwankende Blattwasseranreicherung.

Die Abhängigkeit der Sauerstoffisotope in Jahrringen von den Isotopenwerten des aufgenommenen Wassers und speziell der Niederschläge ist dagegen offensichtlich. In den meisten Fällen, in denen die Niederschlagsisotopenreihen genügend lang sind, um Kalibrationen zu rechnen, werden hohe positive Korrelationen festgestellt, meist zu den Niederschlägen der Vegetationsperiode (SAURER *et al.* 1995a; ROBERTSON *et al.* 2001; ANDERSON *et al.* 2002). Es zeigt sich aber auch ein Zusammenhang mit den Winterniederschlägen (ROBERTSON *et al.* 2001; SAURER *et al.* 2002, TREYDTE *et al.* in press), wie im Karakorum. In Zentralasien, wo keine genügend langen und lückenlosen Zeitreihen von Niederschlagsisotopen existieren, müssen sich Kalibrationsberechnungen auf die «konventionellen» Klimaparameter beschränken: Alle pakistanischen Standorte zeigen einen einheitlichen negativen Zusammenhang zu den Niederschlagsmengen des Winters (Abbildung 7). Zu bedenken ist, dass die Isotopenwerte von Schnee deutlich niedriger sind (bis zu 30%) als die der flüssigen Sommerniederschläge (ROZANSKI *et al.* 1992), was auch eigene Niederschlagsanalysen im Karakorum bestätigen. Ist nun das Angebot an isotopisch leichtem Schneeschmelzwasser zu Beginn der Vegetationsperiode hoch, wird ein Grossteil der Frühholzzellen damit angereichert, mit resultierenden niedrigen Isotopenwerten. Umgekehrt ist bei einer geringmächtigen Schneedecke im Frühjahr und/oder warmen Bedingungen die Evaporation erhöht. Dann wird mehr isotopisch schweres Wasser aufgenommen, was sich in höheren Jahrringisotopenwerten äussert. Gerade diese Sensitivität macht $\delta^{18}O$ -Variationen in Jahrringen zu einem vielversprechenden Niederschlagsproxi, sind doch die Möglichkeiten zur Rekonstruktion von Winterbedingungen bisher begrenzt.

δ^2H

Soweit man aus den vereinzelt Untersuchungen zum Umweltsignal in den Wasserstoffisotopen von Jahrringen ableiten kann, ähnelt es dem der Sauerstoffisotope. Die höch-

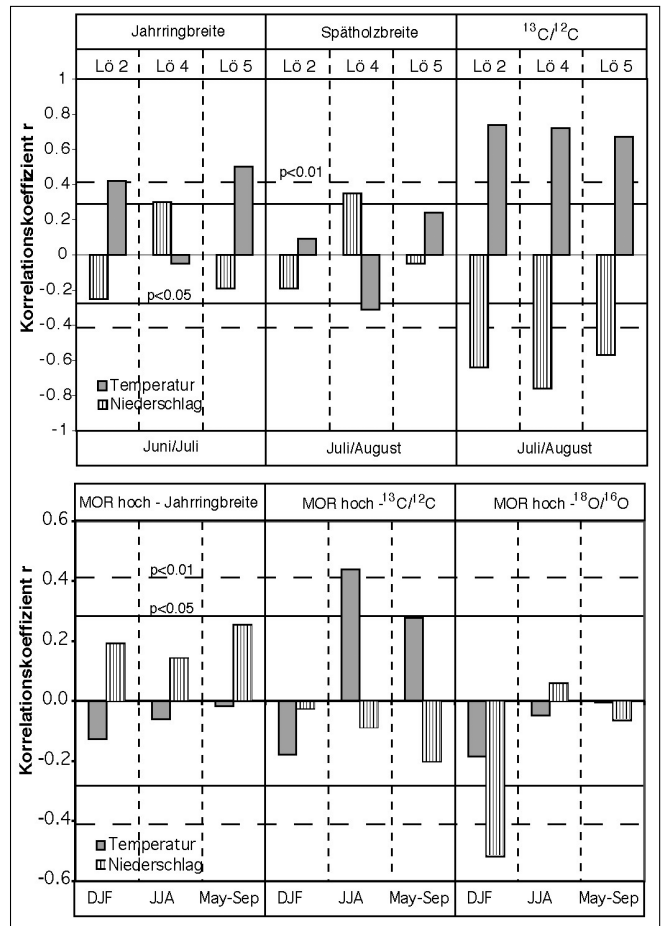


Abbildung 7: Klima-Jahrring-Korrelationen (standardisierte Reihen wie für *Abbildung 6*) an drei Standorten im Lötschentäl (Lö2, Lö4, Lö5) und einem Standort im Karakorumgebirge (MOR hoch).

ten Korrelationen treten auch hier zu den Isotopenwerten im Niederschlag auf (HEMMING 1998; MAYR 2002), wobei δ^2H sensitiver als $\delta^{18}O$ ist (LIPP *et al.* 1991; HEMMING 1998). HEMMING (1998) postuliert ausserdem eine starke Speziesabhängigkeit des enthaltenen Umweltsignals aufgrund von Untersuchungen an Fichten, Eichen und Buchen (*Fagus sylvatica* L.) in England. MAYR (2002) findet für Fichten in Mittelfranken signifikante Beziehungen zu allen drei Klimaparametern. Die Korrelationen sind jedoch deutlich niedriger als beim $\delta^{13}C$ derselben Bäume. Insgesamt existieren wohl noch zu wenige Publikationen, um die Qualität dieses Proxis eindeutig beurteilen zu können.

4.3 Langzeittrends

Weltweit zeigen speziell die $\delta^{13}C$ -Serien von Jahrringen ab etwa 1800 AD und verstärkt im 20. Jahrhundert einen langfristigen Abwärtstrend. Dieser ist nicht klimatisch bedingt, sondern wird verursacht durch die in Kapitel 2.2 beschriebenen anthropogenen CO_2 -Emissionen seit Beginn der Industrialisierung (FENG 1999; FREYER & BELACY 1983; KITAGAWA & MATSUMOTO 1993; LEAVITT & LONG 1989; LEAVITT & LARA 1994; LIPP *et al.* 1991; TREYDTE *et al.* 2001; TREYDTE 2003). Einerseits macht die Sensitivität der Bäume auf Veränderungen im atmosphärischen Kohlendioxid diesen Isotopenparameter zwar zu einem hervorragenden « CO_2 -Proxi» (LEAVITT & LONG 1983a). Andererseits behindert der säkulare CO_2 -Trend jedoch die Kalibration mit Klimadaten und muss deshalb eliminiert werden. Der Abfall der atmosphärischen $\delta^{13}C$ -Werte, die unmittelbar die Jahrringisotopenwerte determinieren (vgl. Formel in *Abbildung 2*), wird in den meisten der oben genannten Publikatio-

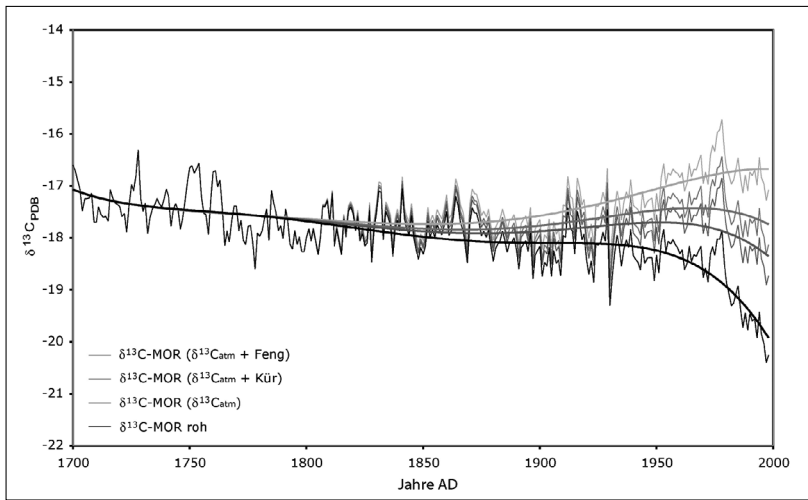


Abbildung 8: $\delta^{13}\text{C}$ -Jahringkurve (schwarz) und die Anwendung verschiedener Ansätze zur Korrektur des Einflusses veränderter atmosphärischer CO_2 -Bedingungen.

dunkelgrau: nur Veränderungen im atmosphärischen Isotopenwert ($\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}}$); mittelgrau und hellgrau: Veränderungen im atmosphärischen Isotopenwert plus unterschiedlich starke Berücksichtigung der pflanzenphysiologischen Reaktion auf die Zunahme der atmosphärischen CO_2 -Konzentration nach KÜRSCHNER 1996 ($\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}} + \text{Kür}$) und nach FENG & EPSTEIN 1995 ($\delta^{13}\text{C}_{\text{atm}} + \text{Feng}$).

nen, die einen Negativtrend feststellen, routinemässig herausgerechnet. Es gibt jedoch auch eine pflanzenphysiologische Reaktion auf die erhöhten CO_2 -Konzentrationen. So kann bei gleichbleibender Öffnungsweite der Stomata mehr CO_2 nach innen gelangen und die Diskriminierung gegen das schwere ^{13}C -Isotop ist höher. Dies führt zu niedrigeren Isotopenwerten, die nur durch das höhere CO_2 -Angebot und nicht durch Witterungsbedingungen verursacht sind. Möglicherweise werden die Spaltöffnungen sogar ein wenig verengt, um die Wassernutzungseffizienz zu erhöhen. Wie diese pflanzenphysiologischen Reaktionen im Detail aussehen, ist bisher jedoch nicht abschliessend geklärt. Daher können mehrere veröffentlichte Werte (KÜRSCHNER 1996; FENG & EPSTEIN 1995), die das Ausmass der Diskriminierungsänderungen unter erhöhten CO_2 -Bedingungen quantifizieren, zu weiterführenden Korrekturen genutzt werden (TREYDTE *et al.* 2001; TREYDTE 2003). Je nach berücksichtigtem Anteil der pflanzenphysiologischen Reaktion auf erhöhte CO_2 -Konzentrationen am Korrekturfaktor wird die $\delta^{13}\text{C}$ -Kurve mehr oder weniger stark angehoben (Abbildung 8).

Diese Korrekturen können aufgrund der beschriebenen Unsicherheiten bei der Berechnung von Transfermodellen zur Rekonstruktion säkularer Klimaveränderungen noch nicht konsequent angewandt werden. Eine zentrale Herausforderung der Isotopenforschung an Jahrringen muss es daher sein, die langfristige pflanzenphysiologische Reaktion auf atmosphärische CO_2 -Veränderungen besser zu verstehen und die unverzichtbaren Korrekturansätze weiter zu entwickeln.

Jüngste Untersuchungen weisen auf die Möglichkeit eines auch in den $\delta^{18}\text{O}$ -Serien vorhandenen, anthropogenen Abwärtstrends hin (TREYDTE 2003). In der Karakorumreihe nimmt dieser Trend erst in den letzten zehn Jahren extreme Werte an. Da bisher keine mehrhundertjährigen Vergleichschronologien existieren, ist noch unklar, ob dieser klimatisch oder ebenfalls zum Teil pflanzenphysiologisch determiniert ist. Es ist denkbar, dass dieser Trend ebenfalls ein indirekter Effekt der atmosphärischen CO_2 -Veränderungen ist. Reagieren Bäume auf ein erhöhtes CO_2 -Angebot mit der Reduktion der Spaltöffnungsweite zur besseren Wassernutzungseffizienz, ist wegen der geringeren Transpiration die Blattwasseranreicherung niedriger und sind damit auch die Jahrringwerte tiefer. Da aufgrund der Kürze der wenigen existierenden Zeitreihen ein

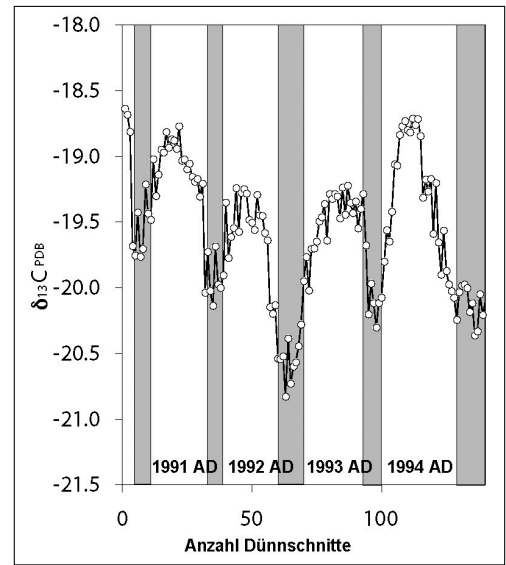


Abbildung 9: Intraannuelle $\delta^{13}\text{C}$ -Variationen in einem Pakistanischen Wacholder (*Juniperus turkestanica* Kom.).

graue Flächen: Spätholz

solcher Trend noch nicht beschrieben wurde, sind diese Ausführungen jedoch noch spekulativ.

4.4 Intraannuelle Variationen

Um den Anteil des pflanzenphysiologischen Signals am Gesamtisotopenwert in Jahrringen beurteilen zu können, werden in jüngster Zeit hochauflösende intraannuelle Analysen durchgeführt (HELLE & SCHLESER 2004). *Abbildung 9* zeigt an Jahrringen eines pakistanischen Wacholders ein typisches saisonales C-Isotopenmuster. Die Maxima liegen jeweils im Frühholz, danach erfolgt ein Abfall, bis innerhalb des Spätholzes das Minimum erreicht wird. Dann steigen die Werte zum Frühholz hin wieder an. Dieser Jahresgang tritt an Laubbäumen, die aufgrund des grösseren Spätholzanteils besser als Wacholder zu präparieren sind, noch deutlicher zutage (HELLE & SCHLESER 2004). Die Amplituden dieses intraannualen Verlaufes entsprechen in ihrer Grössenordnung ungefähr den interannualen Amplituden.

Nach dem eingangs vorgestellten Modell der C-Isotopenfestsetzung müssten eigentlich die höchsten Werte unter trocken/warmen Bedingungen im Sommer auftreten. Da auch die saisonalen Schwankungen im atmosphärischen CO_2 zu gering sind, um das Muster zu erklären, müssen zusätzliche Einflussfaktoren vorliegen. Helle und Schleser erklären dieses dreiphasige Muster mit saisonalen Änderungen biochemischer und pflanzenphysiologischer Prozesse im Kohlenhydratstoffwechsel. So werden unter anderem zu Beginn der Vegetationsperiode Reservestoffe, vor allem Stärke, remobilisiert, die im Sommer und/oder Herbst des Vorjahres in Parenchym- und Phloemzellen eingelagert wurden und hohe Isotopenwerte aufweisen. Der abfallende Trend bis hin zu Minimalwerten wird als Übergang von der Nutzung der Reserven hin zur Nutzung der aktuellen Photosyntheseprodukte interpretiert. Gegen Ende des Sommers werden zunehmend Reservestoffe akkumuliert, so dass die Isotopenwerte wieder ansteigen. Trotz der Komplexität der nicht-klimatischen Einflüsse paust sich aufgrund der Stomata-Reaktion auf die Witterungsbedingungen und die daraus resultierende An- oder Abreicherung der produzierten Assimilate vor allem im Sommer das Klimasignal durch (HELLE & SCHLESER 2004).

Diese Erkenntnisse, gekoppelt mit weiterführenden Klimakammer- und Feldversuchen (CO_2 -Begasung, Gaswechselformen, Tracerversuche usw.) und technischen Innovationen (Laserablation) könnten in naher Zukunft dazu beitragen, die in diesem Aufsatz aufgezeigten offenen Fragen beantworten zu können.

5. Schlussfolgerungen

Die vorangegangenen Ausführungen zeigen das enorme Potenzial, welches Dendroisotope für klimatologische und ökologische Fragestellungen enthalten, aber auch die derzeitigen Grenzen und Herausforderungen. Die im Vergleich zu Jahrringbreiten reduzierte Anzahl an Einflussfaktoren führt zu einer hohen Sensitivität gegenüber Witterungseinflüssen. Daraus resultieren hoch signifikante, räumlich und zeitlich stabile Klima-Jahrring-Beziehungen, deren Korrelationen häufig höher und einheitlicher sind als bei den anderen Jahrringparametern. Vor allem Kohlenstoffisotope in Jahrringen sind ein viel versprechender Proxi zur Rekonstruktion von Temperaturveränderungen im Rahmen der aktuellen Global-Change-Debatte. Solange allerdings der pflanzenphysiologische Anteil an dem anthropogen bedingten CO_2 -Trend in den $\delta^{13}\text{C}$ -Reihen nicht quantifiziert ist, haben die derzeitigen Korrekturen dieses Trends nur qualitativen Charakter. Das bedeutet, dass die niederfrequente Klimainformation in den $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopenreihen nicht konsequent ausgeschöpft werden kann. Dieses Problem zu lösen, ist eine zentrale Herausforderung der aktuellen Dendroisotopenforschung.

Sauerstoffisotope scheinen sich künftig vor allem als Proxi für die Isotopenwerte in Niederschlägen zu etablieren. Hier besteht die Herausforderung darin, an jedem Standort neu zunächst das Klimasignal in den Niederschlagsdatensätzen zu erfassen, um dann im nächsten Schritt dieses Signal aus den Jahrringen zu rekonstruieren. Darüber hinaus bieten $\delta^{18}\text{O}$ -Jahrringreihen die Möglichkeit zur Rekonstruktion von Winterniederschlägen. Doch auch hier sind noch Fragen offen bezüglich des Anteils pflanzenphysiologischer Prozesse am Isotopenwert.

Schliesslich besteht auch im Methodenverbund, d.h. in der Zusammenführung der verschiedenen Jahrringproxis, eine bedeutende Herausforderung. Nach dem derzeitigen Forschungsstand kann erst die Anwendung mehrerer Verfahren mit unterschiedlichem Informationsgehalt (stabile Isotope, Jahrringbreiten und Jahrringdichten) zu einer komplexeren Rekonstruktion vergangener Klimabedingungen im Sinne verschiedener Klimaelemente (Temperatur, Niederschlag, relative Luftfeuchte, Strahlung usw.) führen.

Zusammenfassung

Dieser Artikel erläutert grundlegende Prinzipien der Isotopenfestsetzung in Jahrringen und bespricht Feld- und Labormethoden. Beispiele aus Hochgebirgsregionen zeigen die aktuellen Potenziale und Grenzen der Methode für dendroklimatologische Ansätze auf. Während C-Isotope saisonal aufgelöste Informationen über Temperatur, Niederschlag und relative Luftfeuchte bieten, ermöglichen die O-Isotope hauptsächlich Rückschlüsse auf die Isotopenwerte im aufgenommenen Wasser und damit auf die Niederschlagsbedingungen. Vor allem die interannuellen und dekadischen Variationen enthalten ein starkes, nicht nur auf Extremstandorte beschränktes Klimasignal. Niederfrequent wird dieses jedoch speziell bei den C-Isotopen von einem nicht-klimatischen, anthropogen bedingten Langzeittrend überprägt. Korrekturansätze, um diesen zu eliminieren, sind bisher noch mit Unsicherheiten behaftet. Daher lie-

gen hier derzeit die Grenzen der stabilen Isotope für paläoklimatologische Fragestellungen. Hochauflösende pflanzenphysiologische und biochemische Analysen können hier einen entscheidenden Schritt weiterführen.

Summary

Stable isotopes and dendroclimatology

This paper expounds the basics of isotope fixation in tree rings and relevant field and laboratory procedures. Examples from high mountain regions show both the potential and limits of employing these methods in dendroclimatological studies. Carbon isotopes yield seasonally resolved information on temperature, precipitation and relative humidity, whilst oxygen isotopes provide information on the isotope values of the source water, and thus, on precipitation. Inter-annual and decadal variations, in particular, reflect a strong common climatic signal that extends across a wide range of site ecologies. However, low frequency trends are masked by a non-climatic, human induced long-term trend, especially where carbon isotopes are concerned. At present, detrending methods are of a provisional nature and set a limit to stable isotopes for paleoclimatic questions. Highly resolved plant physiological and biochemical investigations should provide more insight into these unsolved problems.

Résumé

Isotopes stables en dendroclimatologie

Cet article présente les principes fondamentaux de la fixation des isotopes dans les cernes annuels et les méthodes d'échantillonnage et de laboratoire. Des exemples provenant de régions de haute altitude montrent le potentiel actuel et les limites de ces méthodes pour des études dendroclimatologiques. Les isotopes de carbone donnent des informations sur l'évolution saisonnière de la température, des précipitations et de l'humidité relative, alors que les isotopes d'oxygène nous renseignent sur les valeurs isotopiques de l'eau utilisée par les arbres et par conséquent sur celles des précipitations. Les variations interannuelles et décennales reflètent un signal climatique fort, similaire dans différents écosystèmes forestiers. Cependant, des variations de basse fréquence, des isotopes de carbone en particulier, sont masquées par des variations non-climatiques d'origine humaine. Aujourd'hui, les méthodes pour éliminer ce signal sont encore entachées de nombreuses incertitudes, ce qui représente une limite méthodologique pour l'utilisation des isotopes stables à des fins paléoclimatiques. Des analyses détaillées sur la physiologie et la biochimie des plantes devraient apporter de nouvelles réponses à ces problèmes.

Literatur

- ANDERSON, W.T.; BERNASCONI, S.M.; MCKENZIE, J.A.; SAURER, M.; SCHWEINGRUBER, F.H. 2002: Model evaluation for reconstructing the oxygen isotopic composition in precipitation from tree ring cellulose over the last century. *Chemical Geology* 182: 121–137.
- ANDERSON, W.T.; BERNASCONI, S.M.; MCKENZIE, J.A.; SAURER, M. 1998: Oxygen and carbon isotopic record of climate variability in tree ring cellulose (*Picea abies*): An example from central Switzerland (1913–1995). *Journal of Geophysical Research* 103 (D24): 31,625–31,636.
- BORELLA, S.; LEUENBERGER, M.; SAURER, M. 1999: Analysis of $\delta^{18}\text{O}$ in tree rings: wood-cellulose comparison and method dependent sensitivity. *Journal of Geophysical Research* 104 (D16): 19,267–19,273.
- BORELLA, S.; LEUENBERGER, M.; SAURER, M.; SIEGWOLF, R. 1998: Reducing uncertainties in $\delta^{13}\text{C}$ analysis of tree rings: pooling,

- milling and cellulose extraction. *Journal of Geophysical Research* 103 (D16): 19,519–19,526.
- BRENNINKMEIJER, C.A.M. 1983: Deuterium, oxygen-18 and carbon-13 in tree rings and peat deposits in relation to climate. University of Groningen, 1st edition, 99 p.
- BURK, R.L.; STUIVER, M. 1981: Oxygen isotope ratios in trees reflect mean annual temperature and humidity. *Science* 211: 1417–1419.
- COLE, J.E.; RIND, D.; WEBB, R.S.; JOUZEL, J.; HEALY, R. 1999: Climatic controls on interannual variability of precipitation $\delta^{18}\text{O}$: Simulated influence of temperature, precipitation amount, and water source region. *Journal of Geophysical Research* 104: 14223–14235.
- CONWAY, T.J.; TANS, P.P.; WATEMAN, L.S.; THONING, K.W.; KITZIS, D.R.; MASARIE, K.A.; ZHANG, N. 1994: Evidence from interannual variability of the carbon cycle from the national oceanic and atmospheric administration/climate monitoring and diagnostics laboratory global air sampling network. *Journal of Geophysical Research* 99: 22831–22856.
- COOK, E.R.; KAIRIUKSTIS, L.A. 1990: Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences. Dordrecht, 394 p.
- CRAIG, H. 1961: Isotopic variations in meteoric waters. *Science* 133: 1702–1703.
- CRAIG, H. 1957: Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 12, 1–2: 133–149.
- CRAIG, H. 1954a: Carbon-13 in plants and the relationship between carbon-13 and carbon-14 variations in nature. *Journal of Geology* 62: 115–149.
- CRAIG, H. 1954b: Carbon-13 variations in sequoia rings and the atmosphere. *Science* 119: 141–143.
- CRAIG, H. 1953: The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 3, 2–3: 53–92.
- CRAIG, H.; GORDON, L.I. 1965: Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and the marine atmosphere. In: Tongiorgi, S. (Ed.): Stable isotopes in oceanographic studies and paleotemperatures. Spoleto Conferences in Nuclear Geology, Pisa: 9–130.
- DANSGAARD, W. 1964: Stable isotopes in precipitation. *Tellus* 16B: 436.
- DENIRO, M.J.; EPSTEIN, S. 1977: Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197: 261–263.
- DONGMANN, G.; NÜRNBERG, H.W.; FÖRSTEL, H.; WAGENER, K. 1974: On the enrichment of H_2^{18}O in leaves of transpiring plants. *Radiation and Environmental Biophysics* 11: 41–52.
- EDWARDS, T.W.D.; FRITZ, P. 1986: Assessing meteoric water composition and relative humidity from ^{18}O and ^2H in wood cellulose: Paleoclimatic implications for southern Ontario, Canada. *Applied Geochemistry* 1: 715–723.
- EDWARDS, T.W.D.; GRAF, W.; TRIMBORN, P.; STICHLER, W.; LIPP, J.; PAYER, H.D. 2000: $\delta^{13}\text{C}$ surface resolves humidity and temperature signals in trees. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64, 2: 161–167.
- EPSTEIN, S.; THOMPSON, P.; CRAYTON, J.Y. 1977: Oxygen and hydrogen isotopic ratios in plant cellulose. *Science* 198: 1209–1215.
- ESPER, J.; COOK, E.R.; SCHWEINGRUBER, F.H. 2002: Low-frequency signals in long chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science* 295: 2250–2253.
- FARQUHAR, G.D.; BARBOUR, M.M.; HENRY, B.K. 1998: Interpretation of oxygen isotope composition of leaf material. In: Griffiths, H. (Ed.): Stable Isotopes – Integration of Biological, Ecological and Geochemical Processes. BIOS Scientific Publishers, Newcastle upon Tyne: 27–62.
- FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J.R.; HUBICK, K.T. 1989: Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 503–537.
- FARQUHAR, G.D.; LLOYD, J. 1993: Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. In: Ehleringer, J. R.; Hall, A. E.; Farquhar, G. D. (Eds.): Stable Isotopes and Plant Carbon Water Relations. Academic, San Diego, California: 47–70.
- FARQUHAR, G.D.; O'LEARY, M.H.; BERRY, J.A. 1982: On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121–137.
- FENG, X. 1999: Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100–200 years: A response to atmospheric CO_2 concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63, 13–14: 1891–1903.
- FENG, X.; EPSTEIN, S. 1995: Carbon isotopes of trees from arid environments and implications for reconstructing atmospheric CO_2 concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 59, 12: 2599–2608.
- FÖRSTEL, H. 1978: The enrichment of ^{18}O in leaf water under natural conditions. *Radiation and Environmental Biophysics* 15: 323–344.
- FRANCEY, R.J.; ALLISON, C.E. 1998: *In situ* ^{13}C from Cape Grim, Tasmania, Australia: 1982–1993. In Trends: A Compendium of Data on Global Change, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., U.S.A (<http://cdiac.esd.ornl.gov/trends/co2/capegrim.html>).
- FRANCEY, R.J.; TANS, P.P.; ALLISON, C.E.; ENTING, I.G.; WHITE, J.W.C.; TROLIER, M. 1995: Changes in oceanic and terrestrial carbon uptake since 1982. *Nature* 373: 326–330.
- FREYER, H. D.; BELACY, N. 1983: $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ records in Northern Hemispheric trees during the past 500 years – anthropogenic impact and climatic superpositions. *Journal of Geophysical Research* 88 (C11): 6844–6852.
- FRIEDLI, H.; LÖTSCHER, H.; OESCHGER, H.; SIEGENTHALER, U.; STAUFFER, B. 1986: Ice core record of the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of atmospheric CO_2 in the past two centuries. *Nature* 324: 237–238.
- FRITTS, H.C. 1976: Tree rings and climate. London, 320 p.
- HELLE, G.; SCHLESER, G.H. 2004: Beyond CO_2 -fixation by Rubisco – An interpretation of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ variations in tree-rings from novel intraseasonal studies of broadleaf trees. *Plant, Cell and Environment* 27: 367–380.
- HEMMING, D. 1998: Stable isotopes in tree rings: biosensors of climate and atmospheric carbon-dioxide variations. Dissertation, University of Cambridge Cambridge, 270 p.
- HOUGHTON, J.T. 1995: Land-use change and the carbon cycle. *Global Change Biology* 1: 275–287.
- JOHNSEN, S.J.; DAHL-JENSEN, D.; GUNDESTRUP, N.; STEFFENSEN, J.P.; CLAUSEN, H.B.; MILLER, H.; MASSON-DELMOTTE, V.; SVEINBJÖRNS-DOTTIR, A.E.; WHITE, J. 2001: Oxygen isotope and paleotemperature records from six Greenland ice-core stations: Camp Century, Dye-3, GRIP, GISP, Renland and NorthGRIP. *Journal of Quaternary Science* 16, 4: 299–307.
- JOUZEL, J.; ALLEY, R.B.; CUFFEY, K.M.; DANSGAARD, W.; GROOTES, P.; HOFFMANN, G.; JOHNSEN, S.J.; KOSTER, R.D.; PEEL, D.; SHUMAN, C.A.; STIEVENARD, M.; STUIVER, M.; WHITE, J.W.C. 1997: Validity of the temperature reconstruction from water isotopes in ice cores. *Journal of Geophysical Research* 102: 26471–26487.
- JOUZEL, J.; HOFFMANN, G.; KOSTER, R.D.; MASSON, V. 2000: Water isotopes in precipitation: data/model comparison for present-day and past climates. *Quaternary Science Reviews* 19: 363–379.
- KEELING, C.D. 1979: Recent trends in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of atmospheric carbon dioxide. *Nature* 277: 121–123.
- KEELING, C.D.; BACASTOW, R.B.; TANS, P. 1980: Predicted shift in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of atmospheric carbon dioxide. *Geophysical Research Letters* 7, 7: 505–508.
- KEELING, C.D.; WHORF, T.P. 2002: Atmospheric CO_2 -records from sites in the SIO sampling network. In Trends: A compendium of data on global change, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., U.S.A. (<http://cdiac.esd.ornl.gov/trends/co2/sio-mlo.htm>).
- KEELING, C.D.; WHORF, T.P.; WAHLEN, M.; VAN DER PLICHT, J. 1995: Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature* 375: 666–670.
- KITAGAWA, H.; MATSUMOTO, E. 1995: Climatic implications of $\delta^{13}\text{C}$ variations in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) during the last two millennia. *Geophysical Research Letters* 22, 16: 2155–2158.
- KÜRSCHNER, K. 1996: Leaf stomata as biosensors of paleoatmospheric CO_2 levels. Utrecht, 160 p.
- LARCHER, W. 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. 5. neubearbeitete Aufl., Ulmer, Stuttgart, 394 S.
- LAWRENCE, J.R.; WHITE, J.W.C. 1991: The elusive climate signal in the isotopic composition of precipitation. In: Taylor, H. P.; O'Neil, J. R.; Kaplan, I. R. (Eds.): Stable Isotope Geochemistry: A Tribute to Samuel Epstein. The Geochemical Society, Vol. 3: 169–185.
- LEAVITT, S.W.; LARA, A. 1994: South American tree rings show declining $\delta^{13}\text{C}$ trend. *Tellus* 46B: 152–157.
- LEAVITT, S.W.; LONG, A. 1989: The atmospheric $\delta^{13}\text{C}$ record as derived from 56 pinyon trees at 14 sites in the southwestern United States. *Radiocarbon* 31, 3: 469–474.

- LEAVITT, S.W.; LONG, A. 1986: Stable-carbon isotope variability in tree foliage and wood. *Ecology* 6, 4: 1002–1010.
- LEAVITT, S.W.; LONG, A. 1984: Sampling strategy for stable isotope analysis of tree rings in pine. *Nature* 311: 145–147.
- LEAVITT, S.W.; LONG, A. 1983a: On a 50-year «climate-free» $\delta^{13}\text{C}$ record from juniper tree rings. *Radiocarbon* 25, 2: 267–268.
- LEAVITT, S.W.; LONG, A. 1983b: Possible climatic response of $\delta^{13}\text{C}$ in leaf cellulose of pinyon pine in Arizona, USA. *Isotope Geoscience* 1: 169–180.
- LERMAN, J.C.; DELEENS, E.; NATO, A.; MOYSE, A. 1974: Variation in carbon isotope composition of a plant with Crassulacian Acid Metabolism. *Plant Physiology* 53: 257–262.
- LEUENBERGER, M.; BORELLA, S.; STOCKER, T.; SAURER, M.; SIEGWOLF, R.; SCHWEINGRUBER, F.H.; MATYSSEK, R. 1998: Stable isotopes in tree rings as stress indicators. Zürich, vdf Hochschulverlag an der ETH Zürich, 200 p.
- LIPP, J.; TRIMBORN, P.; EDWARDS, T.; WASEL, Y.; YAKIR, D. 1996: Climatic effects on the $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of cellulose in the desert tree *Tamarix jordanis*. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60, 17: 3305–3309.
- LIPP, J.; TRIMBORN, P.; FRITZ, P.; MOSER, H.; BECKER, B.; FRENZEL, B. 1991: Stable isotopes in tree ring cellulose and climatic change. *Tellus* 43B: 322–330.
- LIVINGSTON, N.J.; SPITTLEHOUSE, D.L. 1996: Carbon isotope fractionation in tree ring early and late wood in relation to intragrowing season water balance. *Plant, Cell and Environment* 19: 768–774.
- LUO, Y.H.; STERNBERG, L.S.L. 1992: Hydrogen and oxygen isotope fractionation during heterotrophic cellulose synthesis. *Journal of Experimental Botany* 43: 47–50.
- MAYR, C. 2002: Möglichkeiten der Klimarekonstruktion im Holozän mit $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^2\text{H}$ -Werten von Baum-Jahringen auf der Basis von Klimakammerversuchen und Rezentstudien. Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität München, 139 S.
- MCCARROL; PAWELLEK 2001: Stable carbon isotope ratios of *Pinus sylvestris* from Northern Finland and the potential for extracting a climate signal from long Fennoscandian chronologies. *The Holocene* 11, 5: 517–526.
- NEFTEL, A.; FRIEDLI, H.; MOOR, H.; LÖTSCHER, H.; OESCHGER, H.; SIEGENTHALER, U.; STAUFFER, B. 1994: Historical CO_2 record from the Siple Station ice core. In *Trends: A Compendium of Data on Global Change*, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tenn., U.S.A. (<http://cdiac.ornl.gov/trends/co2/siple.htm>).
- NIER, A.O. 1940: A mass spectrometer for routine isotope abundance measurements. *Reviews of Scientific Instruments* 11: 212–216.
- NIER, A.O.; GULBRANSEN, E.A. 1939: Variations in the relative abundance of the carbon isotopes. *Journal of the American Chemistry Society* 61: 697–698.
- NULTSCH, W. 2001: *Allgemeine Botanik*. Thieme Verlag, Stuttgart, 11. Aufl., 663 S.
- PARK, R.; EPSTEIN, S. 1961: Metabolic fractionation of C^{13} and C^{12} in plants. *Plant Physiology* 36: 133–138.
- PARK, R.; EPSTEIN, S. 1960: Carbon isotope fractionation during photosynthesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 21: 110–126.
- ROBERTSON, I.; WATERHOUSE, J.S.; BARKER, A.C.; CARTER, A.H.C.; SWITSUR, V.R. 2001: Oxygen isotope ratios of oak in east England: implications for reconstructing the isotopic composition of precipitation. *Earth and Planetary Science Letters* 191: 21–31.
- ROESKE, C.A.; O'LEARY, M.H. 1984: Carbon isotope effects on the enzym-catalysed carboxylation of ribulose biphosphate. *Biochemistry* 23: 6275–6284.
- ROZANSKI, K.; ARAGUAS-ARAGUAS, L.; GONFIANTINI, R. 1992: Relation between long-term trends of oxygen-18 isotope composition of precipitation and climate. *Science* 258: 981–985.
- SAURER, M.; AELLEN, K.; SIEGWOLF, R. 1997a: Correlating $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in cellulose of trees. *Plant, Cell and Environment* 20: 1543–1550.
- SAURER, M.; BORELLA, S.; LEUENBERGER, M. 1995a: $\delta^{18}\text{O}$ of tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) as a record of $\delta^{18}\text{O}$ of the growing season precipitation. *Tellus* 49B: 80–92.
- SAURER, M.; BORELLA, S.; SCHWEINGRUBER, F.H.; SIEGWOLF, R. 1997b: Stable carbon isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences. *Trees* 11: 291–297.
- SAURER, M.; CHERUBINI, P.; SIEGWOLF, R. 2000: Oxygen isotopes in tree rings of *Abies alba*: The climatic significance of interdecadal variations. *Journal of Geophysical Research* 105 (D10): 12,461–12,470.
- SAURER, M.; SCHWEINGRUBER, F.H.; VAGANOV, A.; SHIYATOV, S.G.; SIEGWOLF, R. 2002: Spatial and temporal oxygen isotope trends at the northern tree-line in Eurasia. *Geophysical Research Letters* 29, 9, 10.1029/2001GL013739.
- SAURER, M.; SIEGENTHALER, U.; SCHWEINGRUBER, F. 1995b: The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus* 47B: 320–330.
- SCHLESER, G.H. 1995: Factors determining carbon isotope fractionation in plants. *Paläoklimaforschung/Palaeoclimate Research* 15: 71–96.
- SCHLESER, G.H.; HELLE, G.; LÜCKE, A.; VOS, H. 1999: Isotope signals as climate proxies: the role of transfer functions in the study of terrestrial archives. *Quaternary Science Reviews* 18: 927–943.
- SCHWEINGRUBER, F.H. 1996: *Tree Rings and Environment – Dendroecology*. Haupt, Bern, 609 p.
- SIEGENTHALER, U.; OESCHGER, H. 1980: Correlation of ^{18}O in precipitation with temperature and altitude. *Nature* 285: 314–317.
- STERNBERG, L.S.L. 1989: Oxygen and hydrogen isotope ratios in plant cellulose: Mechanisms and applications. In: Rundel, P.W.; Ehleringer, J.R.; Nagy K.A. (Eds.): *Stable Isotopes in Ecological Research*. Springer, Berlin: 124–141.
- STUIVER, M. 1978: Atmospheric carbon dioxide and carbon reservoir changes. *Science* 199: 253–258.
- TREYDTE, K. 2003: *Dendro-Isotope und Jahrringbreiten als Klimaproxis der letzten 1200 Jahre im Karakorumgebirge/Pakistan*. Schriften des Forschungszentrums Jülich, Reihe Umwelt/Environment, Vol. 38, 167 S.
- TREYDTE, K.; SCHLESER, G.H.; SCHWEINGRUBER, F.H.; WINIGER, M. 2001: The climatic significance of $\delta^{13}\text{C}$ in subalpine spruces (Lötschental, Swiss Alps) – A case study with respect to altitude, exposure and soil moisture. *Tellus* 53B, 5: 593–611.
- TREYDTE, K.; WELSCHER, C.; SCHLESER, G.H.; HELLE, G.; ESPER, J.; FRANK, D.; BÜNTGEN, U. 2004: The Climatic Signal in Oxygen Isotopes of Junipers at the lower Timberline in the Karakorum, Pakistan. In: Jansma, E.; Bräuning, A.; Gärtner, H.; Schleser G.: *TRACE – Tree Rings in Archeology, Climatology and Ecology*. Vol. 2, Proceedings of the Dendrosymposium 2003, Utrecht: 100–106.
- TROUGHTON, J.H.; CARD, K.A.; HENDY, C.H. 1974: Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. *Carnegie Institute of Washington Yearbook* 73: 768–780.
- UREY, H.C. 1947: The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of the Chemistry Society of London* 1: 562–581.
- WHITE, J.W.C.; COOK, E.R.; LAWRENCE, J.R.; BROECKER, W.S. 1985: The D/H ratios of sap in trees: implications for water sources and tree ring D/H ratios. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 49: 237–246.
- YAKIR, D. 1992: Variations in the natural abundance of oxygen-18 and deuterium in plant carbohydrates. *Plant, Cell and Environment* 15: 1005–1020.
- YAPP, C.; EPSTEIN, S. 1982: Climatic significance of the hydrogen isotope ratios in tree cellulose. *Nature* 297: 636–639.
- ZIMMERMANN, B.; SCHLESER, G.H.; BRÄUNING, A. 1997: Preliminary results of a Tibetan stable C-isotope chronology dating from 1200 to 1994. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 33: 157–165.

Dank

Die Publikation wurde gefördert durch die Projekte ALPIMP (BBW-Nr. 01.0498-1; K-Treydte), ISONET (BBW-Nr. 01.0499-1; J.Esper) und ROOKEY (Nr. C00.0067, H. Gärtner).

Autorin und Autoren

Dr. KERSTIN TREYDTE*, Dr. JAN ESPER, Dr. HOLGER GÄRTNER, Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald Schnee und Landschaft WSL, Zürcherstrasse 111, 8903 Birmensdorf.

*Korrespondenz, E-Mail: kerstin.treydte@wsl.ch.