

Lehrstuhl für Ökophysiologie der Pflanzen

**Risiko-Einschätzung der chronisch erhöhten
Ozonbelastung mittels „Free-Air“-Begasung von
Buchen (*Fagus sylvatica*) und Fichten (*Picea abies*)
eines forstlich begründeten Mischbestandes**

Angela Josefine Nunn

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum
Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen
Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines

Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. Wilfried Huber

Prüfer der Dissertation: 1. Univ.-Prof. Dr. Rainer Matyssek
2. Priv.-Doz. Dr. Christian Langebartels
3. Univ.-Prof. Dr. Wolfgang Höll

Die Dissertation wurde am 02. November 2004 bei der Technischen Universität
München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für
Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 20. Januar 2005 angenommen.

meinen Eltern

Inhaltsverzeichnis

1	Einführung	17
1.1	Troposphärisches Ozon als Schadstoff	17
1.2	Physiologische Grundlagen des Ozoneinflusses auf Pflanzen	19
1.3	Biochemische Grundlagen des Ozoneinflusses auf Pflanzen	19
1.3.1	Akute und chronische Zellschädigung durch Ozon	20
1.3.2	Ethylen und Polyamine	21
1.3.3	Phenolische Inhaltsstoffe	24
1.3.4	Oxidativer Zelltodzyklus	26
1.4	Ozonwirkung bei Altbäumen im Freiland	27
1.5	Konzept zur Einschätzung der Ozonwirkung bei Altbäumen im Freiland	28
1.6	Grenzwertkonzepte für Ozon: AOT40 und Ozonaufnahme	28
1.7	Aufgabenstellung	30
2	Material und Methoden	33
2.1	Standort	33
2.2	Experimentelles Design	35
2.3	Mikroklimatische Messungen	38
2.3.1	Strahlung	38
2.3.2	Lufttemperatur, Luftfeuchte und Luftdruck	40
2.3.3	Windgeschwindigkeit, Niederschlag und Bodenfeuchte	41
2.3.4	Mikroklima der Messäste	41
2.4	Ozonanalyse und Berechnung der Ozondosen, SUM0 und AOT40	41
2.4.1	Ozon-Monitoring mit UV-Analysatoren	41
2.4.2	Ozon-Monitoring mit Passivsammlern	41
2.4.3	SUM0, AOT40	42
2.5	Biochemische Methoden	43
2.5.1	1-Aminocyclopropan-1-carbonsäure (ACC) und Polyamine	44
2.5.2	Salicyl- und Gentisinsäure	45
2.5.3	Weitere phenolische Inhaltsstoffe: 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl	46
2.6	Bonitur der Phänologie und Blattschädigung	47

6 • Inhaltsverzeichnis

2.7 Biometrie	50
2.7.1 SLA-Bestimmung	51
2.7.2 Blattbiomasse-Bestimmung und Berechnung der Blattoberflächen	51
2.7.3 Vermessung der besetzten Astvolumen	52
2.7.4 Baumhöhen und Höhe der Messäste über Boden	53
2.7.5 Zuwachsmessung des Stammdickenwachstums	53
2.8 Ökophysiologische Methoden	53
2.8.1 Chlorophyll-Fluoreszenzmessung	53
2.8.2 Photosynthesemessung	54
2.9 Ozonaufnahme	63
2.9.1 Funktionsweise und Parametrisierung des korrelativen Ozon-Flux-Modells	63
2.9.2 Validierung der modellierten Daten	71
2.9.3 Grenzschichteinschätzung in der Baumkrone	72
2.10 Statistische Auswertungen	74
2.11 Übersicht über die erhobenen Datensätze, Methoden und Bearbeiter	76
3 Ergebnisse	79
3.1 Ozonexposition im Versuchsbestand	79
3.1.1 Räumliche Ozonverteilung im Kronenraum	79
3.1.2 Jahreszeitlicher Verlauf der Ozonkonzentrationen	81
3.1.3 Gesamtozonbelastung (SUM0) und AOT40	82
3.2 Biochemische Untersuchungen	84
3.2.1 ACC und Polyamine	84
3.2.2 Salicyl- und Gentisinsäure	90
3.2.3 Experimente zur schadverstärkenden Wirkung von Ethylen	95
3.2.4 Korrelation von Blattschäden mit den biochemischen Parametern bei Buche	99
3.3 Blattschädigung und Phänologie	100
3.3.1 Bonitur der Blattschädigung	100
3.3.2 Phänologie	105
3.4 Untersuchungen zu Kronenstruktur und Zuwachs	109
3.4.1 SLA-Verteilung in der Baumkrone bei Buche	109

3.4.2	Zuwachsuntersuchungen auf Astbasis	112
3.4.3	Raumbesetzung	113
3.4.4	Zuwachs des Stammesdurchmessers	114
3.5	Ökophysiologische Untersuchungen	115
3.5.1	Chlorophyll-Fluoreszenz	115
3.5.2	Photosynthese und Blattleitfähigkeit: Diagnostik mittels CO ₂ -Abhängigkeitskurven der Photosyntheserate (A/Ci-Kurven)	118
3.6	Validierung des Ozon-Flux-Modells	125
3.6.1	Vergleich zwischen modellierten und durch Gaswechselfmessungen bestimmten stomatären Leitfähigkeiten und resultierenden kumulativen Ozonaufnahmen	125
3.6.2	Im Ozon-Flux-Modell benutzte baumspezifische mittlere maximale stomatäre Leitfähigkeiten	132
3.6.3	Reduzierung der Ozonaufnahme durch die Blatt-Grenzschicht	133
3.7	Kumulative Ozonaufnahme der Messäste	136
4	Diskussion	139
4.1	Ozonempfindlichkeit von Buche und Fichte	139
4.1.1	Reaktionsmuster bei Buche und Fichte unter erhöhtem Ozon	140
4.1.2	Auswirkung der Ozonbehandlung auf die biochemischen Parameter	145
4.1.3	Zusammenhang zwischen Blattschädigung, Ozonkonzentrationen und Lichtstress	153
4.1.4	Auswirkung der Ozonbehandlung auf die stomatäre Leitfähigkeit	155
4.1.5	Chronische Effekte: Langzeitexponierung unter erhöhtem Ozon	156
4.1.6	Sonnen- versus Schattenkrone	157
4.1.7	Jungbäume versus Altbäume	159
4.1.8	Buche versus Fichte	160
4.2	Modellierung der Ozonaufnahme	163
4.2.1	Einfluss der Grenzschicht und der nicht-stomatären Deposition	163
4.2.2	Bestimmung der maximalen stomatären Leitfähigkeit für die Ozonaufnahme-Modellierung	166
4.2.3	Auswirkungen von Trockenstress	167
4.2.4	Nächtliche Ozonaufnahme	169
4.3	Ozongrenzwerte: AOT40 und Ozon-Flux	170

8 • Inhaltsverzeichnis

4.3.1	AOT40	170
4.3.2	Kumulative Ozonaufnahme und Vergleich mit AOT40 im Kranzberger Forst	172
4.3.3	Folgerungen und Empfehlungen zu Ozon-Grenzwerten für Buche und Fichte	176
5	Literaturverzeichnis	179
	Anhang A	189
	Anhang B	190
	Anhang C	191
	Anhang D	193
	Anhang E	195
	Anhang F	205
	Anhang G	208
	Anhang H	210
	Anhang I	211

Abkürzungsverzeichnis

- $1xO_3$ = unverändertes Ozonregime am Waldstandort Kranzberger Forst
 $2xO_3$ = mittels Free-Air-Begasung experimentelle Verdopplung des $1xO_3$ -Regimes bei Begrenzung der O_3 -Konzentration auf maximal 150 ppb
A = Netto- CO_2 -Assimilationsrate = Photosyntheserate [$\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
 A_{2000} = maximale Photosyntheserate unter Licht- und CO_2 -Sättigung [$\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
 A_{360} = Photosyntheserate unter Lichtsättigung bei 360 ppm CO_2 [$\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
A/Ci-Kurve: Abhängigkeitskurve der Photosyntheserate von der CO_2 -Konzentration in den Interzellularen
ACC = 1-Aminocyclopropan-1-carbonsäure: Vorläufer-Molekül bei der pflanzlichen Synthese von Ethylen
ACO= ACC-Oxidase
ACO1 = ACC Oxidase Isoform 1
ACS= ACC-Synthase
ACS1 = ACC Synthase Isoform 1
ACS2 = ACC Synthase Isoform 2
ADC= Arginin-Decarboxylase
AOT40 = akkumulierte Ozondosis über einer Konzentration von 40 nl l^{-1} [ppm h oder $\mu\text{l l}^{-1} \text{ h}$]
BHD = Baumstammdurchmesser in Brusthöhe
Ca = CO_2 -Konzentration in der Umgebungsluft [ppm]
CE = apparente Carboxylierungseffizienz
Ci = CO_2 -Konzentration in den Interzellularen des Blattes [ppm]
 CO_2 = Kohlendioxid
COU = „cumulative ozone uptake“ = kumulative Ozonaufnahme über einen bestimmten Zeitraum
 E_{360} = Transpirationsrate unter Lichtsättigung bei 360 ppm CO_2 [$\text{mmol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
EGS = „end of growing season“ = Ende der Vegetationsperiode
ETR1 = Ethylenrezeptor 1
ETRF1 = ethylenabhängiger Transskriptionsfaktor 1
F = die Fluoreszenzintensität des lichtadaptierten Blattes
 F_m' = maximale lichtadaptierte Fluoreszenz des Blattes nach einem sättigenden Lichtpuls
 FO_3 = Ozon-Flux [$\mu\text{mol } O_3 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
GA = Gentisinsäure
GACC = Glutaryl-ACC (ACC-Konjugat)
GB = Ganzbaumebene
 gCO_2_bl = Blatt-Leitfähigkeit für CO_2 [$\text{mmol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
 gH_2O_bl = Blatt-Leitfähigkeit für Wasserdampf [$\text{mmol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
 gH_2O_s = stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf [$\text{mmol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
 gH_2O_d = Grenzschicht- Leitfähigkeit für Wasserdampf [$\text{mmol } H_2O \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
GLM = „general linear model“ = Allgemeines Lineares Modell
 g_{min} = minimale stomatäre Tages-Leitfähigkeit in % von gO_{3max}
 g_{night} = nächtliche stomatäre Leitfähigkeit in % von gO_{3max}
 gO_3_s = stomatäre Leitfähigkeit für Ozon [$\text{mmol } O_3 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
 gO_{3max} = maximale Leitfähigkeit für Ozon [$\text{mmol } O_3 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
ICS= Isochorismat-Synthase
 J_{max} = maximale Elektronentransportrate, Kapazität der Regeneration des CO_2 -Akzeptors während der Photosynthese [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
LWF = Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft
MACC = Malonyl-ACC (ACC-Konjugat)

10 • Abkürzungsverzeichnis

- MEZ = **M**itte**e**uropäische **Z**eit
NJ = Nadeljahrgang bei Fichte
NO = Stickstoffmonoxid
NO₂ = Stickstoffdioxid
O₃ = Ozon
ODC= Ornithin-Decarboxylase
PAL= Phenylalanin-Ammoniumlyase
PAR = photosynthetisch aktive Strahlung (im Wellenlängenbereich von 400- 700 nm)
[μmol photonen m⁻² s⁻¹]
ph_{eff} = photosynthetische Photonenwirksamkeit (reflektiert in CO₂-Aufnahme)
PHT= Putrescin-Hydroxycinnamoyltransferase
QY = Effizienz der Quantenausbeute im Photosystem II
r_a = aerodynamischer Widerstand über der Baumkrone
r_{bkr} = Widerstand der Baumkronengrenzschicht
r_{bo} = Widerstand der Bodengrenzschicht
r_{day} = Atmungsrate tagsüber, gemessen bei Verdunklung [μmol CO₂ m⁻² s⁻¹]
r_{obfl} = Oberflächenwiderstand der Blätter
ROS = reaktive Sauerstoffspezies = Sauerstoffradikale und Wasserstoffperoxid
r_{stom} = stomatärer Widerstand
RUBISCO = **R**ibulose-**b**isphosphat-**C**arboxylase-**O**xigenase
rbcS = RUBISCO kleine Untereinheit
r_δ = Widerstand der Grenzschicht um die Blätter
SA = Salicylsäure
SAGase= Salicylsäure-Glucosid-Kinase
SAGT= Salicylsäure-Glucosid-Transferase
SAM-DC= SAM-Decarboxylase
SAM-S= S-Adenosylmethionin-Synthetase
SFB607 = Sonderforschungsbereich der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) Nr. 607
„Wachstum und Parasitenabwehr“
SGS = „**s**tart of **g**rowing **s**ea**s**on“ = Beginn der Vegetationsperiode
SLA = „**S**pecific **L**ea**f** **A**rea“ = spezifische Blattfläche = Blattfläche / Blattrockenmasse [m² kg⁻¹]
SNL = „**S**pecific **N**eedle **L**ength“ = spezifische Nadellänge = Nadellänge / Nadelrockenmasse [m kg⁻¹]
SOD = Superoxid-Dismutase
SUM0 = akkumulierte Ozondosis während eines Beobachtungszeitraumes [ppm h oder μl l⁻¹ h]
SWP = „**s**oil **w**ater **p**otential“ = Bodenwasserpotential [MPa]
TiJ = **T**ag im **J**ahr
TUM = Technische Universität München
UNECE = “United Nations Economic Commission for Europe” = Wirtschaftskommission der Vereinten Nationen für Europa
V_{cmax} = maximale katalytische Aktivität der RUBISCO (CO₂-bindendes Enzym der Photosynthese)
[μmol m⁻² s⁻¹]
VOC = „**V**olatile **O**rganic **C**ompounds“ = flüchtige Kohlenwasserstoffe
VPD = „**v**apour **p**ressure **d**eficit“ = Wasserdampfdruckdefizit der Umgebungsluft [kPa]
WUE = **W**ater-**U**se **E**fficiency = photosynthetischer Wassernutzungskoeffizient [mmol mol⁻¹]
δ = Dicke der laminaren Grenzschicht [mm]

Zusammenfassung

In der vorliegenden Studie wurde der Einfluss chronisch erhöhter Ozonbelastung auf Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) eines forstlich begründeten, gut mit Nährstoffen und Wasser versorgten, ca. 60 Jahre alten Mischbestandes (Kranzberger Forst/Freising) über einen Zeitraum von drei Jahren untersucht. Ziel war die Quantifizierung chronischer O₃-Wirkung auf Altbäume. Hierzu wurde die O₃-Empfindlichkeit biochemischer, physiologischer und struktureller Bauparameter zwischen einem experimentell durch „Free-Air-Begasung“ chronisch erhöhten O₃-Regime (2xO₃) und dem unveränderten O₃-Regime (1xO₃ = Kontrolle) der Bestandsluft verglichen.

Die Reaktionen von Photosynthese, Transpiration, stomatärer Regulation und struktureller Differenzierung von Blättern und Ästen sowie biochemischen Parametern (freie und konjugierte 1-Aminocyclopropan-1-carbonsäure (ACC), freie Polyamine, Salicyl- und Gentsinsäure) auf die O₃-Regime wurden hinsichtlich Konsistenz je Baumart sowie innerhalb der Sonnen- und Schattenkronen geprüft. Auf dieser Basis wurde eine ökologisch relevante Risiko-Einschätzung der am Waldstandort herrschenden chronischen O₃-Belastung für adulte Bestandsbäume erarbeitet.

Das momentan in der UNECE verwendete Ozon-Flux-Modell¹ wurde für die adulten Buchen und Fichten im Kranzberger Forst parametrisiert und gegenüber den aus Gaswechsellmessungen abgeleiteten Ozonaufnahmen an Buchen- und Fichtenästen validiert. Grenzwertkonzepte basierend auf AOT40 (= akkumulierte Ozondosis über einer Konzentration von 40 nl l⁻¹) und O₃-Flux wurden anhand der Befunde der vorliegenden Studie hinsichtlich ökologischer Relevanz bewertet.

Besonderes Augenmerk galt der Bestimmung der O₃-Empfindlichkeit von Sonnen- gegenüber Schattenlaub und dem Vergleich der Befunde an den Altbäumen mit Literaturangaben über junge Holzpflanzen. Vorschläge für eine Weiterentwicklung des O₃-Flux-Konzeptes zur Festlegung von '**Critical Levels for Ozone**' für Waldbäume auf der Basis von Dosis/Effekt-Beziehungen wurden erarbeitet.

Insbesondere wurden folgende Hypothesen an den Altbäumen untersucht:

- (1) Durch Integration der strukturellen, ökophysiologischen und biochemischen Befunde der untersuchten Skalenebenen (Zelle, Blatt, Ast, Baum) wird eine höhere Gefährdung von Buche durch Ozon gegenüber Fichte nachvollziehbar.
- (2) Laubanatomie und natürliche Blattlebensdauer bestimmen die O₃-Aufnahme und damit die O₃-Empfindlichkeit von Bäumen unterschiedlichen Belaubungstyps². Dieses, die chronische O₃-Wirkung bestimmende Beziehungsgefüge ist als Mechanismus der Ozonwirkung für Buche und Fichte verifizierbar.

¹ Emberson et al. 2000a: "Modeling stomatal ozone flux across Europe. *Env Pollut* 109, 403-413."

² Reich 1987: "Quantifying plant response to ozone: a unifying theory. *Tree Physiol* 3, 63-91."

12 • Zusammenfassung

- (3) Die ozonempfindliche Buche wird insbesondere durch die O₃-Aufnahme des Schattenlaubes beeinträchtigt.

Sowohl bei Buche als auch bei Fichte zeigten sich signifikante Reaktionen auf die erhöhte Ozonbelastung. Die Reaktionsmuster waren für beide Baumarten allerdings nicht durchgehend konsistent zwischen den Vegetationsperioden des dreijährigen Untersuchungszeitraumes. Buche und Fichte sowie jeweils deren Sonnen- und Schattenlaub reagierten unterschiedlich hinsichtlich Phänologie, Gaswechsel und biochemischer Parameter auf das 2xO₃-Regime.

Beide Baumarten zeigten biochemische Stressreaktionen unter 2xO₃: Bei Buche war das konjugierte ACC in der Schattenkrone unter 2xO₃ kontinuierlich um 30 - 45 % erhöht. Durch externe ACC-Zugabe auf Buchenäste im Freiland konnte die Beteiligung von Ethylen (durch sein Vorläufer-Molekül ACC) im oxidativen Zelltodzyklus für Buche bestätigt werden. Bei Fichte traten signifikante Reduktionen im Putrescin-Gehalt in Sonnen- und Schattenkrone unter erhöhter Ozonbehandlung auf. Beide Baumarten zeigten ozonbedingt Limitierungen in der Photosyntheseleistung. Bei Buche konnte im ersten Jahr der erhöhten Ozonbehandlung eine vorzeitige Blattalterung, und folglich eine signifikant verkürzte Vegetationszeit beobachtet werden. Bei Buche und Fichte waren keine ozonbedingten Einbußen im Stammdickenzuwachs feststellbar.

Zusätzlich traten bei Buche in der Sonnenkrone verschiedene Stadien makroskopisch sichtbarer, ozonbedingter Blattschädigungen („Intercostal-Nekrosen“) auf. Die Entwicklung der visuellen Blattschädigung bei Buche im Kranzberger Forst war nicht linear von den Ozonkonzentrationen und -dosen abhängig. Durch Messungen der Chlorophyllfluoreszenz (Effizienz der Quantenausbeute) konnte festgestellt werden, dass die Blätter der Sonnenkrone unter erheblich höherem Lichtstress (= oxidativer Stress) standen als die Blätter der Schattenkrone. Ein Zusammenhang zwischen Lichtstress und zusätzlichem oxidativem Stress (hervorgerufen durch Ozon) bei der Entstehung von Ozonsymptomen in Buchenblättern ist wahrscheinlich.

Buche und Fichte zeigten in ihrer Schattenkrone Reduktionen in den Photosyntheseparametern unter erhöhter Ozonbelastung, obwohl sie weniger als die Hälfte an Ozon aufgenommen hatten im Vergleich zu den Sonnenblättern. Diese Empfindlichkeit spiegelte sich aber nicht konsistent in den anderen untersuchten Parametern wider. Bei Fichte konnten in der Schattenkrone Reduktionen der Photosyntheseleistung schon im einjährigen Nadeljahrgang unter erhöhter Ozonbehandlung festgestellt werden, obwohl Fichte nur 14 - 18 % der Ozon-Jahresdosis der Buchen aufgenommen hatte. In der Reaktion des Gaswechsels auf Ozon erscheint Fichte in dieser Betrachtung empfindlicher als Buche. Ein zusätzlicher Faktor könnte sein, dass Fichte außerhalb der Vegetationsperiode von Buche im Mittel 23 % ihrer jährlichen kumulativen Ozonaufnahme (COU) unter klimatisch ungünstigen Bedingungen in die Nadeln aufnimmt.

Die chronisch erhöhte Ozonbelastung hat bei Buche und Fichte im Kranzberger Forst während des dreijährigen Behandlungszeitraums nicht zu Ozoneffekten geführt, die mit der Zeit stärker wurden.

Durch Anwendung des Ozon-Flux-Modells nach Emberson (parametrisiert für die Versuchsbäume im Kranzberger Forst) wurde die potentiell maximale Ozonaufnahme des Buchen- und Fichtenlaubes für Sonnen- und Schattenkrone bestimmt.

Bei der Modellierung der Ozonaufnahme ins Blatt mit dem korrelativen Modellansatz der UNECE¹ wurde der Einfluss der Grenzschicht und der nicht-stomatären Ozondeposition auf den Blättern auf die COU bewertet. Das Bodenfeuchte-Modul und ein Modul für die nächtliche Ozonaufnahme wurden in der vorliegenden Studie für adulte Buchen erstmalig parametrisiert. Die maximale Reduzierung der kumulativen Ozonaufnahme (COU) durch die Blattgrenzschicht bei Windstille betrug bei Buche 26 % in der Sonnenkrone und 8 % in der Schattenkrone. Bei Fichte wurde COU bei Windstille um maximal 1.4 % reduziert. Die Reduzierung von COU aufgrund der extremen Bodentrockenheit im Jahr 2003 belief sich bei Buche auf 23 - 28% im Vergleich zu COU in humiden Jahren.

Vor allem der nächtlichen Ozonaufnahme wird in der Literatur eine schädigende Wirkung zugeschrieben, da wegen nicht vorhandener Photosyntheseleistung der Pflanzenzelle weniger Energie für die Entgiftung und Reparatur zur Verfügung steht. Die nächtliche, stomatäre Leitfähigkeit erreichte bei den Altbuchen im Kranzberger Forst maximal 20 % der maximalen stomatären Leitfähigkeit während der Lichtstunden. Bei Buche und Fichte betrug die nächtliche, kumulative Ozonaufnahme 8 - 12 % der gesamten COU während einer Vegetationsperiode. Die nächtliche Ozonaufnahme verdient als potentiell schädigender Faktor Beachtung und sollte bei der Modellierung physiologisch relevanter Ozonaufnahmedosen ins Blatt berücksichtigt werden.

Als Fazit ergibt sich:

1. Fichte reagierte in dieser Fallstudie nicht wesentlich unempfindlicher auf Ozon als Buche.
2. Sonnen- und Schattenlaub von Buche und Fichte reagierten in unterschiedlichen Parametern auf Ozonstress. Ein genereller Unterschied in der Empfindlichkeit zwischen Sonnen- und Schattenlaub war nicht festzustellen.
3. Trotz Überschreitung des bestehenden Grenzwertes für Ozonbelastung bei Waldbäumen ($AOT_{40} = 10 \mu\text{l}^{-1} \text{h}$ pro Vegetationsperiode) traten während der dreijährigen Dauer der Studie keine Einbußen im radialen Stammzuwachs der untersuchten adulten Buchen und Fichten auf.
4. Die adulten Buchen und Fichten im Kranzberger Forst waren somit weniger ozonsensitiv als für Jungstadien in der Literatur angegeben wird.
5. Die Ozonaufnahme (d.h. der O_3 -Flux) als Maß für die physiologisch effektive O_3 -Dosis spiegelt das Gefährdungsrisiko der Waldbäume eher wider als der auf O_3 -Exponierung basierende AOT_{40} .

Hypothese 1 und 3 werden abgelehnt, da Buche nicht wesentlich empfindlicher auf Ozon reagierte als Fichte, und das Schattenlaub beider Baumarten keine potentiell höhere Gefährdung erkennen ließ. Das vorhergesagte, die chronische Ozonwirkung bestimmende, aber für wechsel- und immergrüne Baumarten gegensätzliche Beziehungsgefüge zwischen

Blattlebensdauer, Blattanatomie und stomatärer Öffnungsweite, wird durch die vorliegende Studie am Beispiel von Buche und Fichte bestätigt (Hypothese 2).

Folgerungen:

Aus dem Vergleich der Baumreaktionen zwischen den beiden Ozon-Regimen wird deutlich, dass unter derzeit herrschender Ozonbelastung die Existenz der 50 - 60-jährigen **Buchen** und **Fichten** im Kranzberger Forst nicht kurzfristig gefährdet ist. Allerdings zeigten die Ozonempfindlichkeiten von Photosynthese, biochemischen Parametern und Blattlebensdauer Ansatzpunkte einer Beeinträchtigung durch Ozon unter dem chronisch erhöhten O₃-Regime. Auf dieser Basis wird gefolgert, dass chronische Risiken durch Ozon für adulte Buchen und Fichten nicht ausgeschlossen werden können.

Summary

In a field experiment at "Kranzberger Forst" (near Freising/Germany) the impact of a chronically enhanced O₃ regime on about 60-year-old beech (*Fagus sylvatica* L.) and spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) trees was assessed throughout three growing seasons. Site conditions of the mixed beech/spruce forest were edaphically non-limiting in terms of the nutrient and water availability. The aim of the study was to quantify the chronic ozone impact on and the responses of the adult forest trees. To this end, the ozone sensitivity of biochemical, physiological and structural tree parameters was compared between an experimentally enhanced, twice-ambient ozone regime (2xO₃; through an free-air fumigation approach) and the unchanged ambient air (1xO₃ = control) at the forest site.

Responses of the gas exchange, transpiration, stomatal regulation and structural differentiation of leaves/needles and twigs as well as biochemical leaf parameters (free and conjugated 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC), free polyamines, salicylic- and gentisic acid) to the O₃ regimes were examined, regarding consistency within each tree species and their respective sun and shade crowns. Given this set of investigated parameters, an ecologically relevant risk assessment was performed, regarding effects of chronic O₃ regimes on the adult forest trees under site conditions.

The ozone-flux model currently promoted by UNECE policies¹ was parameterised for the adult beech and spruce trees at "Kranzberger Forst" and validated *versus* the ozone uptake into the leaf organs as assessed through gas exchange measurements of beech and spruce twigs. Threshold concepts for ozone based on AOT40 (= accumulated ozone dose over a threshold of 40 nl l⁻¹) and O₃ flux were evaluated for their ecological relevance.

Emphasis was on the quantification of the ozone sensitivity of sun *versus* shade leaves and on the comparison between findings from the adult trees at the site and the prevailing knowledge in the literature about juvenile beech and spruce as exposed to controlled chamber conditions. Suggestions are made towards improvement of the O₃-flux concept and revised "**Critical Levels for Ozone**" for forest trees in terms of dose-response relationships.

In particular following hypothesis were examined in view of adult forest trees:

- (1) When integrating the responses of the investigated structural, ecophysiological and biochemical parameters at the tree-internal scaling levels (cell, leaf, branch, whole-tree), a higher risk in beech than spruce becomes evident under chronic ozone exposure.
- (2) Leaf morphology and longevity govern O_3 uptake and, hence, the O_3 sensitivity of trees that contrast by foliage type. Reich's unifying theory about O_3 sensitivity² can be affirmed for deciduous beech and evergreen spruce.
- (3) The ozone sensitive beech is affected, in particular, through the O_3 uptake of the shade crown.

Statistically significant responses to the experimentally enhanced O_3 exposure were found in beech as well as in spruce. Overall, effects by $2xO_3$ were inconsistent in both tree species across the three investigated growing seasons. Beech and spruce (including their respective sun and shade leaves) differed in their responses in phenology, gas exchange and biochemical parameters to $2xO_3$.

Both species showed biochemical stress responses to $2xO_3$: In the shade crown of beech, conjugated ACC was continuously enhanced by about 30 - 45 %. By means of external ACC application to beech twigs in the field, involvement of ethylene (through its precursor ACC) in the formation of necrotic lesions following oxidative cell death was confirmed in adult beech under field conditions. Spruce displayed a significant reduction of the putrescine levels in the sun and shade crown under the enhanced ozone treatment. In both species, ozone caused limitations in photosynthesis. Beech displayed, in the first year of the enhanced ozone treatment, accelerated autumnal leaf senescence and, by this, a significantly shortened growing season. However, neither in beech nor spruce decrease in radial stem increment became evident across the three years of observation.

In addition, different stages of macroscopic, ozone-induced leaf injury ("stippling") occurred in the sun crown of beech. The development of macroscopic leaf injury was not linearly correlated with the O_3 concentration or O_3 dose. Chlorophyll fluorescence (efficiency of quantum yield) revealed the sun leaves to suffer from significantly higher light stress (= oxidative stress) than the shade leaves. An amplification of this stress by ozone (i.e., additional oxidative stress) in the formation of leaf injury in beech was likely.

Beech and spruce displayed, in their shade leaves, decreases in the photosynthetic parameters under enhanced O_3 even though the O_3 uptake was reduced to less than half of the amount taken up in the respective sun leaves. In shade crowns of spruce, the photosynthetic capacity of one-year-old needles was reduced, although the O_3 uptake at this age was only about 14 - 18 % of the annual O_3 uptake of beech leaves. In this latter respect, spruce appears to be more susceptible to ozone than beech. Spruce needles acquired, on average, 23 % of its annual cumulative ozone uptake (COU) during the leafless season of beech. The chronically enhanced ozone treatment did not gradually increase ozone effects in beech and spruce throughout the three years of investigation.

Maximum O_3 uptake of beech and spruce leaves in sun and shade crowns was determined through application of the ozone-flux model used by the UNECE¹, which was parameterised for the experimental trees of "Kranzberger Forst".

16 • Summary

The influence of the leaf boundary layer and the non-stomatal deposition of ozone to the leaf surface on the O₃ uptake into leaves was evaluated through employing the correlative modelling approach used by UNECE¹. The soil-moisture module and the nightly O₃ uptake were in the present study for the first time parameterised and calculated for beech: Maximum reduction of COU by the boundary layer in the absence of wind was by 26 % in the sun crown and 8 % in the shade crown of beech relative to maximum COU. In spruce, COU was reduced by 1.4 % maximum. Decreases in COU as a consequence of the extreme soil drought in 2003 were by 23 - 28 % in beech as compared to COU in humid years.

Especially the nocturnal O₃ uptake is regarded in the literature to be harmful to plants, given constraints on assimilate supply for detoxification and repair in the absence of light. In the adult beech trees of “Kranzberger Forst”, maximum stomatal conductance at night reached about 20 % of the daytime level. In beech and spruce, nightly COU was 8 - 12 % of total COU during one growing season. As adverse effects of nocturnal COU cannot be ruled out, night-time should be covered in modelling physiologically relevant O₃ doses.

Conclusions:

- (1) In this case study, spruce was not substantially less ozone sensitive than beech.
- (2) Parameters affected by ozone differed between sun and shade leaves each of beech and spruce. A general difference in ozone sensitivity between sun and shade leaves was not evident.
- (3) Even though the current threshold of AOT40 = 10 µl l⁻¹ h per growing season in trees was exceeded during the three years of investigation, no reduction in the radial stem increment of beech and spruce was found.
- (4) Adult beech and spruce at “Kranzberger Forst” were less ozone-sensitive in comparison with reports in the literature on juvenile trees.
- (5) O₃ uptake (resulting from O₃ flux) as a measure of the physiologically effective O₃ dose better reflects potential risks of ozone injury in trees as does AOT40, as the latter is solely based on O₃ exposure.

Hypothesis 1 and 3 were rejected, as beech is not substantially more ozone-sensitive than spruce, and because shade leaves of both tree species did not show a higher risk of ozone injury than sun leaves. The “unifying” relationship predicted by Reich² between leaf morphology and longevity, stomatal conductance and O₃ uptake did substantiate in this study (exemplified in beech and spruce) as a determinant of chronic ozone stress (hypothesis 2).

Capsule:

The comparison between the two O₃ regimes does not appear to indicate existential risks for adult beech and spruce at the short-term scale. However, leaf-level responses do reflect adverse O₃ effects under 2xO₃. On these grounds, it is concluded that risks by chronic ozone impact cannot be out ruled for adult beech and spruce trees on the long-term scale.

1 Einführung

1.1 Troposphärisches Ozon als Schadstoff

Die chemische Zusammensetzung unserer Atmosphäre unterliegt in den letzten Jahrzehnten, aufgrund der weltweiten Industrialisierung und Motorisierung, einer rapiden Veränderung. Die steigenden Konzentrationen von CO₂ und Ozon in der Troposphäre geben Anlass zur Sorge, da dadurch in sehr kurzer Zeit u.a. neue Bedingungen für das Pflanzenwachstum geschaffen werden.

Heggestad & Middleton (1959) wiesen nach, dass Ozon, als Bestandteil des photochemischen Smogs in Los Angeles, für die punktförmigen Blattschäden und die damit verbundenen Ernteeinbußen bei Tabak verantwortlich war. Mittlerweile wurden weltweit (Morgan et al., 2003), wie auch in Europa, beträchtliche ozonbedingte Ernteeinbußen bei landwirtschaftlichen Nutzpflanzen (Getreide: 8 %; Soja: 27 %; Nali et al., 2002) postuliert. In letzter Zeit stehen vermehrt die Wälder im Mittelpunkt des Interesses, da eine Veränderung ihrer Produktivität weit reichende Folgen auf unser Klima haben könnte (vgl. Treibhauseffekt; Kirschbaum, 2003).

In Mitteleuropa ist die Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) die Baumart mit der potentiell größten natürlichen Verbreitung (Ellenberg, 1996): Die Buche nimmt in Deutschland als häufigste Laubbaumart 20 % der Waldfläche ein (Schütt et al., 1992), in Bayern 10 % (Waldzustandsbericht, 2003). Aufgrund der Erhöhung von Bucheneinmischung im Rahmen des naturnahen Waldbaus gewinnt diese Baumart immer mehr an Bedeutung. Die Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.), als der forstwirtschaftlich bedeutendste Baum, macht in Bayern 48 % der Waldfläche aus (Waldzustandsbericht, 2003). Die bayerischen Waldzustandserhebungen deuteten von 1984 - 1986 erstmals auf eine großflächige Verschlechterung des Kronenzustandes von Buchen und Fichten hin. Der Anteil deutlich geschädigter Buchen und Fichten (Schadklasse 2 - 4: 26 - 100 % Blatt- bzw. Nadelverlust) lag bei 35 % bzw. 34 %. Bei Buche wiesen 1992 sogar 54 % der Baumkronen deutliche Schäden auf. Bis zum Jahr 1996 trat eine Verbesserung bis auf 22 % bei Buche bzw. 14 % bei Fichte ein. Zum Jahr 2003 hin nahm der Anteil der deutlich geschädigten Buchen und Fichten wieder auf 26% bzw. 23 % zu (Waldzustandsbericht, 2003).

Der Anteil geschädigter Waldbäume wird europaweit durch die Ermittlung der Kronentransparenz und -verfärbung quantifiziert (Innes, 1998). Diese Kriterien sind relativ unspezifische Indikatoren welche nach Innes (1998) häufig eine geringe Aussagekraft hinsichtlich des Gesundheitszustandes von Wäldern haben. Nach dem heutigen Stand der Kenntnis sind monokausale Erklärungen zu Ursachen von Waldschäden nicht wahrscheinlich (Ellenberg, 1996). Das Zusammenwirken zahlreicher Faktoren muss bei der Beurteilung von Waldschäden berücksichtigt werden (Heath & Taylor, 1997). Neben Standort- und Klimafaktoren spielen in diesem Zusammenhang auch anthropogene Einflüsse wie z.B. Luftschadstoffe (Stickoxide, Schwefeldioxid, Halogene und Photooxidantien) eine Rolle. Der verfügbare Kenntnisstand zur O₃-Wirkung in Pflanzen begründete in den 90er Jahren die Einschätzung, dass unter den toxischen Bestandteilen der Umgebungsluft Ozon (O₃) als der für

die pflanzliche Entwicklung mittelfristig Gefährlichste zu werten sei (Lefohn, 1992; Sandermann et al., 1997; Skärby et al., 1998; Matyssek & Innes, 1999).

Ozon (O_3) entsteht in der Troposphäre durch Reaktion von Luftsauerstoff mit einem durch Photolyse aus NO_2 abgespaltenen Sauerstoffatom. Das entstandene NO wird in einer Kettenreaktion mit Peroxyradikalen ($HO_2\cdot$ und $RO_2\cdot$) wieder zu NO_2 oxidiert. Peroxyradikale werden durch Reaktion flüchtiger Kohlenwasserstoffe mit photolytisch entstandenen OH-Radikalen und Anlagerung von Sauerstoff gebildet. Außerdem kann Ozon aus der Stratosphäre in die Troposphäre transportiert werden (Kley et al., 1999). Erhöhte Ozonkonzentrationen liegen vor allem im Sommerhalbjahr während der Vegetationsperiode vor, da Ozon bevorzugt an Tagen mit starker Sonneneinstrahlung und hohen Temperaturen photochemisch gebildet werden kann. Vorindustrielle Ozonkonzentrationen betragen nach Schätzungen 10 - 20 $nl\ l^{-1}$ (Matyssek & Sandermann, 2003). Seit dem 19. Jahrhundert sind die troposphärischen O_3 -Regime der nördlichen Hemisphäre auf das 2 - 5fache angestiegen (Matyssek & Sandermann, 2003) sowohl im Mittel als auch in den Spitzenbelastungen (ca. 1 - 2 % pro Jahr; Stockwell et al., 1997; Abb. 1-1). Zudem ist ein Abklingen der O_3 -Belastung für das 21. Jahrhundert nicht abzusehen (Fowler et al., 1999; Fabian, 2002). Für Bayern wurde für die nahe Zukunft (2031 - 2040) ein Anstieg der mittleren Ozonkonzentrationen im Sommerhalbjahr um 6 - 9 % sowie eine Häufung der Ozonspitzenbelastungen über $90\ nl\ l^{-1}$ um das Sechsfache prognostiziert (Forkel & Knoche, 2004).

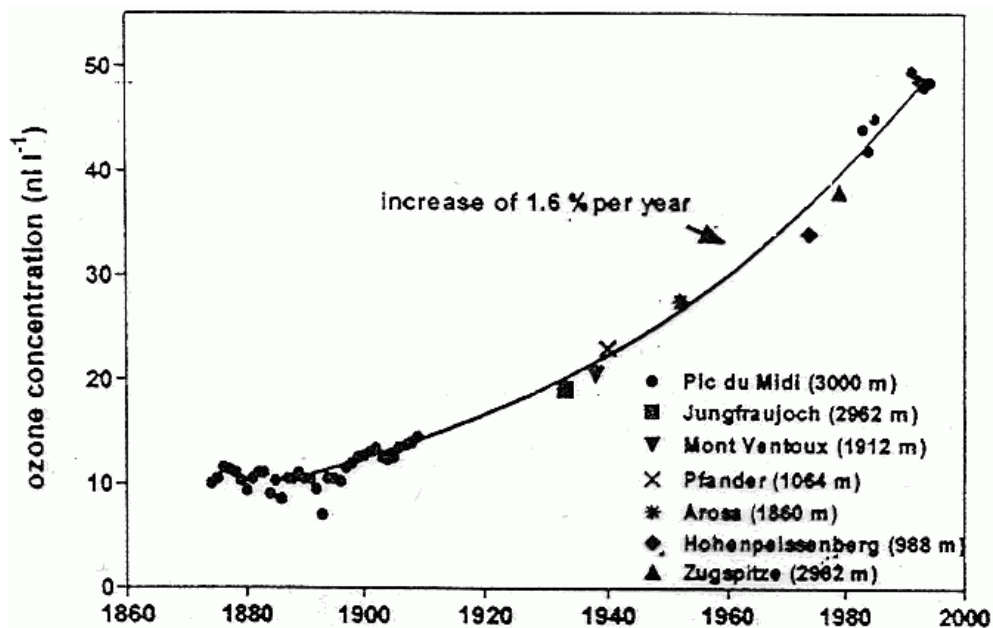


Abb. 1-1: Entwicklung der Ozonkonzentrationen in der Troposphäre basierend auf Daten von Höhenlagen-Luftmonitoringstationen (Marenco et al., 1994). Graph verändert nach Grünhage (2004).

Während ca. 20 Jahren Waldschadensforschung stand hauptsächlich die Fichte im Vordergrund, die als eher ozontolerant erscheint (Eamus et al., 1990; Küppers et al., 1993; Braun & Flückinger, 1994; Wieser, 1997). Die Buche gilt als ozonempfindlich (Pearson & Mansfield, 1994; Langebartels et al., 1997; Grams et al., 1999) und wurde zur Bestimmung der Ozongrenzwerte als Hauptbaumart ausgewählt (Braun & Flückinger, 1994; Emberson et al., 2000). Ihre Stresstoleranz wurde allerdings unter Freilandbedingungen bisher nur in wenigen

Studien untersucht (Baumgarten, 1999; Baumgarten et al., 2000; Wieser et al., 2003; Braun et al., 2004; Muzika et al., 2004). In einer Untersuchung im Bayerischen Wald wurden die adulten Buchen nicht als akut durch Ozon gefährdet eingestuft (Baumgarten, 1999; Baumgarten et al., 2000). Wieser et al. (2003) brachten die Reaktionen von Jung- und Altbuchen auf oxidativen Stress mit dem Gehalt an Antioxidantien in den Blättern in Beziehung. Demnach waren die Jungbuchen schlechter gegen oxidativen Stress geschützt als die Altbäume. In den Karpaten war der Stammeszuwachs der untersuchten Altbuchen an Standorten mit starker Luftverschmutzung (O_3 und SO_2) um bis zu 50 % reduziert (Muzika et al., 2004).

1.2 Physiologische Grundlagen des Ozoneinflusses auf Pflanzen

Als Folge natürlich vorkommender Ozonkonzentrationen wurden bei Bäumen eine Verringerung der Photosyntheseleistung, visuelle Blattschädigungen, verfrühter Blattverlust und Wachstumseinbußen beobachtet (Reich, 1987; Langebartels et al., 1991; Pearson & Mansfield, 1993; 1994; Matyssek & Sandermann, 2003; Vollenweider et al., 2003c).

Da Ozon hauptsächlich durch die Stomata und nicht über die Kutikula in die Pflanze aufgenommen wird (Kerstiens & Lenzian, 1989), hat sich die stomatäre Leitfähigkeit als ein wichtiger Parameter zur Abschätzung der Ozonempfindlichkeit von Pflanzen herausgestellt (Reich, 1987). Die stomatäre Leitfähigkeit von Pflanzen ist aber keine konstante Größe, sondern abhängig von verschiedenen Umweltparametern wie der Strahlung, dem Bodenwasserpotential, dem Wasserstatus und der Nährstoffversorgung der Pflanze und dem Wasserdampfdruckdefizit der Atmosphäre, welches durch die Lufttemperatur und die Strahlung reguliert wird. Ozon entsteht hauptsächlich bei starker Sonneneinstrahlung, hohen Temperaturen und damit angespannter Wasserversorgung. Deshalb korreliert das Auftreten erhöhter Ozonkonzentrationen im Freiland meistens mit Bedingungen, die eine reduzierte stomatäre Leitfähigkeit und somit Ozonaufnahme zur Folge haben. Um die Reaktionen von Pflanzen auf erhöhte Ozonwerte zu verstehen, darf deshalb nicht nur die auftretende externe Ozondosis betrachtet werden, sondern es müssen die Ozonaufnahme und die Wirkungen von O_3 innerhalb der Pflanze berücksichtigt werden (Cape, 1998).

1.3 Biochemische Grundlagen des Ozoneinflusses auf Pflanzen

Ist Ozon über die Stomata in die Blattinterzellularen eingedrungen, reagiert es sofort mit dem Flüssigkeitsfilm des Apoplasten unter Bildung von Sauerstoffradikalen, sog. „reaktiven Sauerstoffspezies“ (ROS), wie $OH\cdot$, $O_2^{\cdot-}$ und H_2O_2 . In den 90er Jahren konnte festgestellt werden, dass hohe ROS-Dosen Zellwand- und Membrankomponenten wie ungesättigte Fettsäuren der Mesophyllzellen durch Oxidierung schädigen. Dies führte zu Verlust der semipermeablen Membran-Eigenschaften (Heath & Taylor, 1997) und bei akut toxischen Ozondosen zu Plasmolyse und Zelltod. Da im Apoplasten sowie in Chloroplasten und Mitochondrien auch im normalen Zellstoffwechsel reaktive Sauerstoffspezies entstehen, existieren dort antioxidative Schutzsysteme (Schulze et al., 2002). Wichtige Bestandteile der antioxidativen Kapazität der Zelle sind Ascorbat, Glutathion, α -Tocopherol, Polyaminkonjugate und verschiedene Polyphenole (Heath & Taylor, 1997; Kronfuß et al., 1998) sowie Enzyme des Antioxidantienstoffwechsels wie die Superoxid-Dismutase (Polle et al., 2000). Durch diesen Schutz vor Oxidation wird je nach antioxidativer Kapazität der Zelle bzw. Pflanzenart und des

phänologischen Entwicklungsstadiums (Polle et al., 2000, 2001) ein Teil des eingedrungenen Ozons bzw. seiner Derivate sofort entgiftet. Trotzdem tritt bei einigen Pflanzenarten und -sorten schon bei geringeren Ozondosen der Zelltod mit einer Verzögerung von 24 - 48 h auf, was darauf schließen lässt, dass zusätzlich zur direkten oxidativen Schädigung der Membranen noch indirekte Prozesse bei der Zellschädigung durch Ozon beteiligt sind (Pell et al., 1997): Das in das Blatt eingedrungene Ozon agiert in Folge einer als „oxidative burst“ bezeichneten Reaktion als Auslöser des programmierten Zelltodes (Sandermann, 1996; Young et al., 1997; Rao & Davis, 2001; Overmyer et al., 2000, 2003; Langebartels & Kangasjärvi, 2004).

Durch Ozon zusätzlich induzierte „reaktive Sauerstoffspezies“ (ROS) lösen hierbei im Zusammenspiel mit Ethylen und Salicylsäure ein kontrolliertes Absterben von Pflanzenzellen aus (Overmyer et al., 2003; vgl. Kapitel 1.3.4). Dies dient im pflanzlichen Organismus primär zur Bekämpfung eingedrungener Pathogene (Kangasjärvi et al., 1996; Sandermann et al., 1998).

1.3.1 Akute und chronische Zellschädigung durch Ozon

Je nach Ozondosis und Empfindlichkeit einer Pflanzenart kann zwischen akuter und chronischer Ozonbelastung unterschieden werden. Ozon-Spitzenbelastungen verursachen akute Ozonschädigungen wie „Intercostal-Nekrosen“ durch oxidativen Zelltod (Pell et al., 1997, vgl. Kapitel 1.3.4), chronische Ozonbelastung ruft vermehrt verfrühte Seneszenz hervor (Pell et al., 1997; Schraudner et al., 1997; Rao & Davis, 2001).

Äußerlich sichtbare Anzeichen der Seneszenz von Blättern sind deren Verfärbung und die anschließende Abszission. Die natürlich verlaufende Seneszenz eines Blattes setzt in der gemäßigten Klimazone am Ende einer Vegetationsperiode mit zunehmendem Blattalter ein, und führt zum Absterben des Blattorgans. Es ist ein genetisch geregelter Prozess, der durch zunehmende Sensibilität der Abszissionszone für das pflanzliche Hormon Ethylen eingeleitet wird und über die Degradation der Chloroplasten, den Abbau des Chlorophylls zum Abbau der Blattproteine und zum Abtransport ihrer Aminosäuren führt (Pell et al., 1997). Auslöser dafür sind z.B. niedrige Temperaturen und Strahlungsniveaus sowie die Anzahl der täglichen Lichtstunden. Durch z.B. Pathogenbefall kommt es zur Abszission der befallenen Organe ohne vorherigen Chlorophyllabbau, was als verfrühte Seneszenz bezeichnet wird. Unter Ozonbehandlung wurde bei Buche eine verfrühte Blattalterung im Vergleich zu den Kontrollpflanzen beobachtet (Mikkelsen & Heide-Jorgsen, 1996; Zeuthen et al., 1997). Nach Taylor & Whitelaw (2001) ist, ähnlich wie bei Pathogenbefall, ein durch Ozon hervorgerufener Anstieg der Ethylenbiosynthese (vgl. Kapitel 1.3.2) mitverantwortlich für die beobachtete verfrühte Seneszenz der Blattorgane. Ozon verursacht weiterhin einen beschleunigten Abbau des Enzyms RUBISCO in der Zelle, ein Prozess, der im Verlauf der natürlichen Seneszenz ebenfalls auftritt (Pell et al., 1997; Kieber, 1997). Zusätzlich sind alternde Blätter schlechter gegen oxidativen Stress geschützt, da ihr Antioxidantienlevel sinkt. Sie werden somit anfälliger für Ozonschädigung (Pell et al., 1997; Polle et al., 2001). Die durch oxidativen Stress ausgelöste verfrühte Seneszenz unterscheidet sich in den beteiligten Genen klar von der natürlichen Blattalterung, bei der Gene aktiv werden, die durch erhöhten oxidativen Stress nicht induziert werden können (Navabpour et al., 2003; Matyssek & Sandermann, 2003).

1.3.2 Ethylen und Polyamine

Als Phytohormon wirkt Ethylen u.a. auf Samenkeimung, Zellteilung, Zellwandsynthese, Blühinduktion und das Wurzelwachstum (Abeles et al., 1992). Sowohl freie Polyamine als auch ihre Konjugate mit Hydroxycimtsäuren beeinflussen viele unterschiedliche Prozesse in Pflanzen, wie z.B. die Blühinduktion, Fruchtreife, Reproduktion, Wurzelbildung und die Seneszenz (Martin-Tanguy, 1997).

Biosynthese von Ethylen und Polyaminen

Der physiologische Vorläufer von Ethylen, ACC (1-Aminocyclopropan-1-carbonsäure), entsteht unter gleichzeitiger Bildung von 5'-Methylthioadenosin aus S-Adenosylmethionin (SAM) durch die ACC-Synthase (Abb. 1-2). Das so entstandene ACC kann dann entweder mit Hilfe der Enzyme ACC-Malonyltransferase und γ -Glutamyl-Transpeptidase zu Malonyl-ACC (MACC) und γ -Glutamyl-ACC (GACC) konjugiert oder weiter zu Ethylen umgewandelt werden. Die Ethylenbildung erfolgt in einer sauerstoffabhängigen Reaktion durch die ACC-Oxidase (Abb. 1-2). Nach Yang & Hoffman (1984) und Chen & Wellburn (1989) galt MACC lange Zeit als terminaler Metabolit, welcher gebildet wurde, um ACC-Überschuss in den Pflanzenzellen abzubauen. Elstner et al. (1985) sahen die MACC-Konzentration geschädigter Fichtennadeln als Indikator für den während ihrer Existenz erfahrenen Stress. Mittlerweile lassen sich für einige Baumarten wie Fichte und Tanne (*Abies alba*) aufgrund der Analyse von Tages- (Yang et al., 1993) und Jahresgängen (Wilksch et al., 1998) von ACC und konjugiertem ACC (KACC) die Reversibilität von konjugiertem ACC, entweder von Malonyl-ACC (MACC), γ -Glutamyl-ACC (GACC) oder beiden Komponenten, nicht mehr ausschließen.

Bei Pflanzen kann das Diamin Putrescin sowohl aus Ornithin als auch aus Arginin durch die jeweiligen Decarboxylasen (ODC= Ornithin-Decarboxylase, ADC= Arginin-Decarboxylase) gebildet werden. Die Spermidin- und Spermin-Biosynthese wird durch die Decarboxylierung von S-Adenosylmethionin (SAM) durch die SAM-Decarboxylase eingeleitet (Abb. 1-2). Die Bildung des Triamins (Spermidin) und des Tetramins (Spermin) erfolgt durch die Addition einer bzw. zweier Aminopropylgruppen aus decarboxyliertem SAM an Putrescin. Die gemeinsame Vorstufe S-Adenosylmethionin (SAM) verbindet somit die Biosynthesewege von Ethylen und Polyaminen, ihre Endprodukte inhibieren jeweils die anderen Biosynthesewege (Yang & Hoffman, 1984). Die Abhängigkeit der beiden Stoffwechselwege voneinander wurde durch die exogene Zuführung von Polyaminen und Ethylen, Inhibitoren der Polyamin- und Ethylenbiosynthese und mit transgenen Pflanzen bestätigt (Suttle, 1981; Gallardo et al., 1994; Kumar et al., 1996).

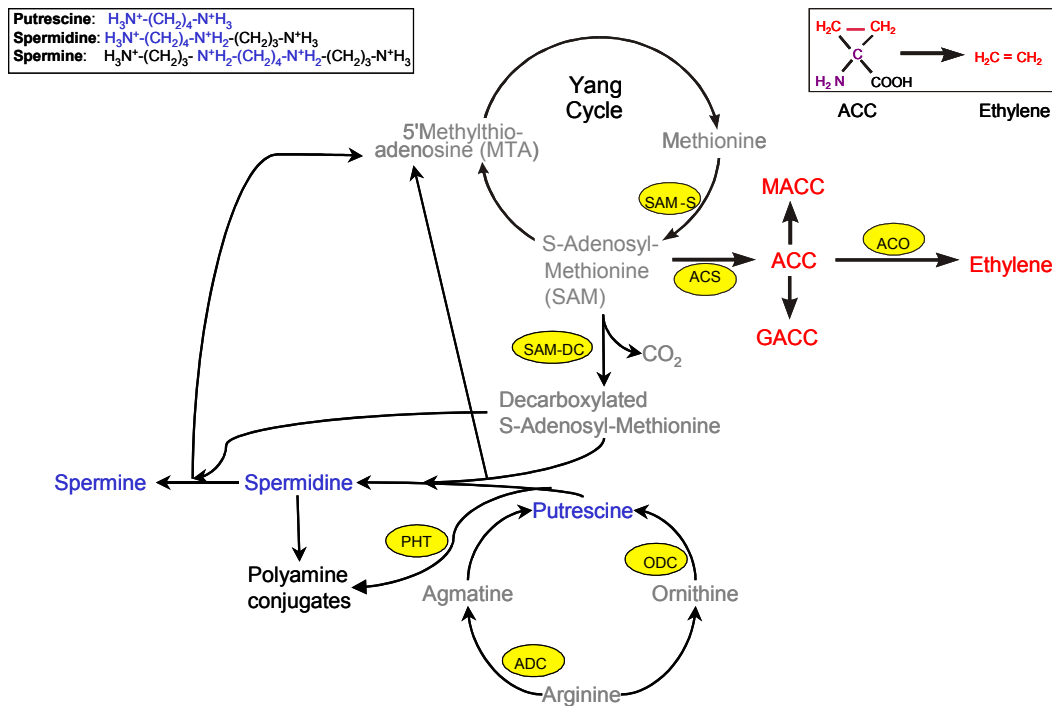


Abb. 1-2: Schema der Polyamin- und Ethylenbiosynthese in Pflanzen. SAM-S= S-Adenosyl-methionin-Synthetase; ACS= ACC-Synthase; ACO= ACC-Oxidase; ACC= 1-Aminocyclopropan-1-carbonsäure; MACC= Malonyl-ACC; GACC= γ -Glutamyl-ACC; SAM-DC= SAM-Decarboxylase; ODC= Ornithin-Decarboxylase; ADC= Arginin-Decarboxylase; PHT= Putrescin-Hydroxycinnamoyltransferase (nach Yang & Hoffman, 1984).

Die Rolle von Ethylen und Polyaminen bei der Zellschädigung

Auf zahlreiche biotische und abiotische Stressereignisse hin erfolgt eine Induktion der Ethylen- oder Polyaminbiosynthese, die auch bei der Ozonempfindlichkeit und der Entstehung von Ozonsymptomen eine Rolle spielt (Langebartels et al., 1991, 1997; Wellburn & Wellburn, 1996).

Ethylen ist ebenfalls ein wichtiges Signal der natürlichen herbstlichen Seneszenz (Alterung und Abtrennung von pflanzlichen Organen) oder der stressinduzierten verfrühten Seneszenz (Taylor & Whitelaw, 2001). Ethylen reguliert als Signalstoff Enzyme verschiedener anderer Stoffwechselwege und kann auf die Transkription von Genen einwirken (Schraudner et al., 1992; Solano & Ecker, 1998; Moeder et al., 2002). Gunderson & Taylor (1991) zeigten, dass Ethylen weiterhin einen direkten Einfluss auf den pflanzlichen Gaswechsel hat. Unter Ethylenbehandlung sank die Photosyntheserate in *Glycine max* um 80 % und die stomatare Leitfähigkeit um 62 %, der Einfluss des gebildeten Stressethylen auf die Photosyntheserate und die Leitfähigkeit wurde ebenfalls bestätigt (Taylor et al., 1988). Reagiert das von der Pflanze produzierte Ethylen mit Ozon, kommt es zusätzlich zur Bildung hoch reaktiver, wasserlöslicher Sauerstoffradikale und Aldehyde, welche zur oxidativen Gewebeschädigung beitragen können (Elstner et al., 1985). Es gibt Hinweise, dass ACC, der direkte Vorläufer von Ethylen, zusätzlich eigene induktive Eigenschaften auf Stoffwechselwege besitzt und insektizide oder antimikrobielle Eigenschaften aufweist (Salaün & Baird, 1995).

Ein rascher Anstieg der blatteigenen Ethylen-Bildung ist eine generelle Antwort von Pflanzen, die abiotischem oder biotischem Stress ausgesetzt sind (Abeles et al., 1992). Tingey et al. (1976) zeigten für Sojabohnen, einige Getreidearten und *Pinus ponderosa* sowie *Alnus rubra*,

dass die Menge an gebildetem Ethylen proportional zur Ozonexposition anstieg. Die Höhe der Ethylenemission steht bei vielen Pflanzen in einem deutlichen Zusammenhang mit ihrer Ozonempfindlichkeit (Tingey et al., 1976). Oft zeigen ozontolerante Arten und Sorten wesentlich geringere Ethylenemissionen als nah verwandte, ozonsensitive Arten (Abeles et al., 1992; Wellburn & Wellburn, 1996). Bei einer ozontoleranten (Bel B) und einer ozonsensitiven Tabaksorte (Bel W3) konnten Langebartels et al. (1991) die unterschiedliche Induktion von Polyaminen (ozontolerant) bzw. Ethylen (ozonsensitiv) nachweisen. Bel B zeigte nur dann „nekrotische“ Blattveränderungen (Zelltod), wenn durch besonders hohe Ozonkonzentrationen auch eine Induktion der Ethylen-Bildung erfolgte (Mehlhorn et al., 1991; Moeder et al., 2002). Die Höhe der Ethylen-Emission korreliert mit der von Ozonschädigungen betroffenen Blattfläche (Mehlhorn & Wellburn, 1987; Sandermann et al., 1998). Der Gehalt an ACC, dem Vorläufermolekül von Ethylen, zeigte sich in freier und konjugierter Form in einigen Experimenten an Buchen und Fichten nach Ozonbehandlung langfristig erhöht (Langebartels et al., 1997, 1998). Im Gegensatz zu der Erhöhung der ACC-Konzentration in krautigen Pflanzen, welche nur einige Stunden anhielt, waren diese Effekte in Bäumen erstaunlich persistent. Durch eine Inhibierung der Ethylensynthese oder -wirkung konnten bei krautigen Pflanzen die ozonbedingten Blattschädigungen verringert werden (Mehlhorn & Wellburn, 1987; Moeder et al., 2002). Aufgrund dieser Beobachtungen wird Ethylen als entscheidender Faktor für die ozonbedingte Entstehung von „Intercostal-Nekrosen“ (Zelltod) diskutiert (Mehlhorn et al., 1991; Sandermann, 1996; Wellburn & Wellburn, 1996). Als möglicher Wirkmechanismus des Ethylens wird die Beeinflussung des programmierten Zelltod-Zyklus diskutiert (vgl. Kapitel 1.3.4).

Polyamine liegen bei zellulären pH-Werten als Kationen vor und können mit anionischen Makromolekülen wie DNA, RNA, Phospholipiden und manchen Proteinen interagieren (Tabor & Tabor, 1984). Spermin ist hauptsächlich im Zellkern zu finden; gebunden an die DNA sättigt es dort deren negative Ladungen ab. Sein Gehalt in den Zellen unterliegt deshalb nicht so starken Schwankungen wie die Konzentrationen von Putrescin und Spermidin, welche in viele pflanzliche Stoffwechselforgänge eingebunden sind. Biotische und abiotische Stressfaktoren bewirken oft starke Veränderungen der Polyamingehalte in Pflanzen. Eine erhöhte Akkumulation von Polyaminen erfolgte z.B. durch Kaliummangel, osmotischen Schock, Hitze- und Kältestress (Bouchereau et al., 1999). Ein ozonbedingter Anstieg des Polyamingehaltes wurde bei Fichte (Dohmen et al., 1990), Buche (Simons, 1993), Birke (Tuomainen et al., 1996) und Tabak (Langebartels et al., 1991; Van Buuren et al., 2002) nachgewiesen. Die Wirkungsweisen von Putrescin und anderen Polyaminen gegen oxidativen Stress sind aber nach wie vor noch nicht eindeutig geklärt: Polyaminkonjugaten mit Hydroxyzimtsäuren (hauptsächlich vorliegend als Cumaroyl-, Caffeoyl- und Feruloylputrescin und -spermidin) werden Funktionen als Radikalfänger zugesprochen (Bors et al., 1989; Van Buuren et al., 2002); stabilisierende Funktionen für Thylakoidmembranen (Besford et al., 1993) werden ebenso diskutiert. Bei den freien Polyaminen haben sich vor allem der Gehalt an Putrescin und das Verhältnis von Putrescin zu Spermidin als geeignete Parameter erwiesen, Ozonbelastung aufzuzeigen (Langebartels et al., 1997; Anegg, 1999).

1.3.3 Phenolische Inhaltsstoffe

Phenolische Verbindungen zählen zu den sekundären Pflanzenstoffen, welche Produkte des primären Stoffwechsels von Kohlenhydraten, Fetten und Aminosäuren sind und z.T. als Endprodukte gelten oder als Speicherstoffe bzw. Grundbausteine essentieller komplexer Verbindungen Verwendung finden. Ein großer Teil der einfachen pflanzlichen Phenole (nur ein aromatischer Ring, z.B. Salicylsäure) wird aus Phenylalanin synthetisiert, dem Endprodukt des Shikimatwegs. Der zweite aromatische Ring der Phenylpropane (z.B. Flavonoide) entsteht durch Kondensation von drei Acetylresten aus Malonyl-CoA (Schulze et al., 2002). Bekannt sind Phenole als UV-B Schutzpigmente (z.B. p-Cumarsäure, Cumaroyl-Isoquercitin und diacylierte Flavonoide), als Regulatoren im Stoffwechselgeschehen (Salicylsäure) aber auch als Phytoalexine, niedermolekulare pflanzliche Abwehrstoffe. Als Phytoalexine wirken eine Vielzahl sekundärer Pflanzenstoffe hauptsächlich aus den Stoffklassen der Isoprenoide, Flavonoide und Stilbene, welche eine antimikrobielle Wirkung gegen Pilze und Bakterien entfalten (Schulze et al., 2002). Da vor allem der Phenylpropanstoffwechsel durch Ozon aktiviert wird (Schulze et al., 2002), wurde im Rahmen dieser Untersuchung besonderes Augenmerk auf die Salicyl- (SA) und Gentsinsäure (GA; 2,5-Dihydroxybenzoesäure) und das vermutlich bei Buche als Phytoalexin wirkende 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl (Zielke & Sonnenbichler, 1990) gelegt.

Salicyl- und Gentsinsäure

Biosynthese von Salicyl- und Gentsinsäure: Salicyl- und Gentsinsäure können in höheren Pflanzen aus der Aminosäure L-Phenylalanin synthetisiert werden (Abb. 1-3). Diese wird zuerst durch das Enzym PAL in trans-Zimtsäure und dann über mehrere Schritte in Benzoesäure umgewandelt. Salicylsäure entsteht durch Hydroxylierung der Benzoesäure an C₂ und Gentsinsäure durch Hydroxylierung der SA an C₅ (Yalpani et al., 1993). Neuere Studien zeigen, dass SA in höheren Pflanzen auch über einen zweiten Syntheseweg aus Chorismat gebildet wird (Wildermuth et al., 2001; Metraux, 2002) und die auf diesem Weg synthetisierte SA ebenfalls eine Rolle bei der Entstehung von SAR „systemic acquired resistance“ spielt. Salicyl- und Gentsinsäure liegen in der Pflanzenzelle in freier oder konjugierter Form als Glucoside vor (Abb. 1-3). Freie Salicyl- und Gentsinsäure sind die physiologisch aktiven Formen, während die Glucoside als Speicher- und Transportform innerhalb der Pflanze dienen.

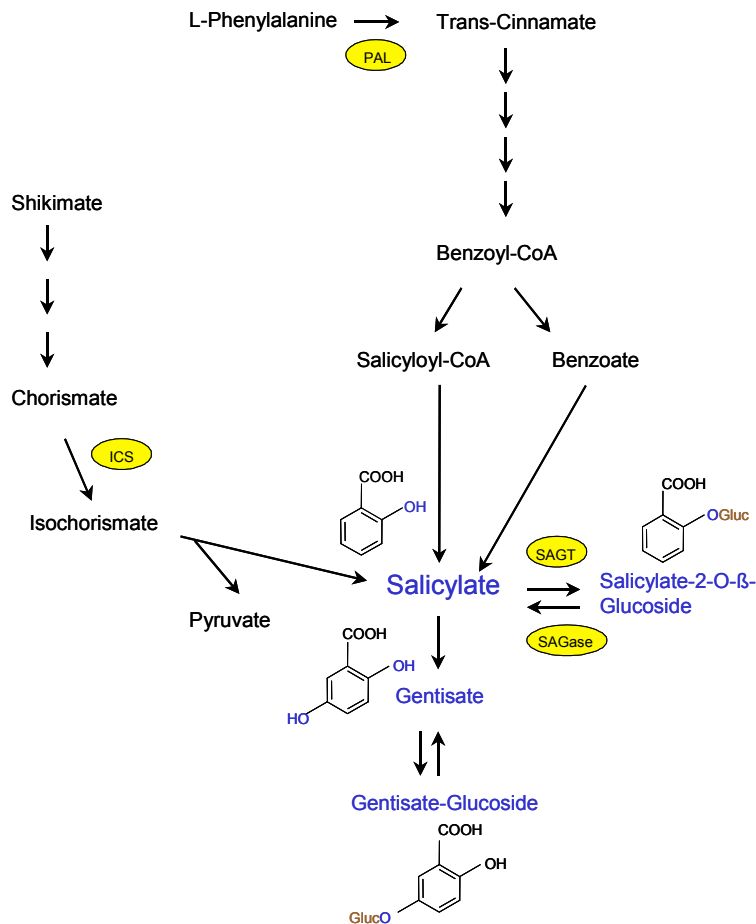


Abb. 1-3: Schema der Biosynthese von Salicyl- (Salicylate) und Gentisinsäure (Gentisate) nach Yalpani et al., 1993; Wildermuth et al., 2001; Metraux, 2002. PAL= Phenylalanin-Ammoniumlyase; ICS= Isochorismat-Synthase; SAGT= Salicylsäure-Glucosid-Transferase; SAGase= Salicylsäure-Glucosid-Kinase.

Schon White (1979) fand bei Versuchen mit Tabak und dem Tabakmosaikvirus, dass Salicylsäure die Pathogenabwehr von Pflanzen unterstützt. Das Aufsprühen von in Wasser aufgelöstem Aspirin (= Acetylsalicylsäure) reduzierte die Nekrosenbildung um bis zu 90%. Freie Salicylsäure dient in Zellen als ein pathogen-induzierbares Signal, welches die Pflanzenabwehr stimuliert und Resistenzen auch in den nicht befallenen Pflanzenteilen hervorrufen kann: SAR „systemic acquired resistance“ (Klessig et al., 1998). Weiterhin spielt SA auch eine regulative Rolle im „Oxidativen Zelltod-Zyklus“ (vanCamp et al., 1998; Rao & Davis, 1999). Koch et al. (2000) stellten fest, dass die Ozonsensitivität von Hybridpappeln mit ihrer Unempfindlichkeit gegenüber Salicylsäure zunahm sowie, dass SA ein wichtiger Faktor bei der „Nekrosenbildung“ ist. Salicylsäure wird auch mit der Seneszenz in Verbindung gebracht (Morris et al., 2000).

Gentisinsäure wird seit 1999 als ein weiteres Signal zur Aktivierung der pflanzlichen Abwehr diskutiert und könnte auch bei der pflanzlichen Reaktion auf O₃-Stress eine Rolle spielen (Bellés et al., 1999). Dieser Aspekt wurde hier zum ersten Mal in einer Freilandstudie an adulten Buchen und Fichten untersucht.

Phytoalexine: 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl bei Buche

Phytoalexine werden als Antwort auf Verwundung und Infektion bzw. Ozonstress gebildet und haben somit eine große Rolle in der pflanzlichen Stressabwehr (Schulze et al., 2002). In *Pinus sylvestris* konnten durch Ozonbehandlung Stilbene (Phytoalexine) zeit- und dosisabhängig induziert werden (Langebartels et al., 1997). In Birke fand unter Ozonbehandlung eine Akkumulation von Flavonol-Glykosiden und antioxidativ wirkenden phenolischen Verbindungen statt (Oksanen & Saleem, 1999). Zielke & Sonnenbichler (1990) fanden eine 4fache Erhöhung von 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl in den Blättern ozonbehandelter Jung-Buchen und adulter Buchen mit ausgeprägten Waldschadenssymptomen. Aus der erhöhten Konzentration von 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl unter Stressbedingungen vermuteten sie, ein Phytoalexin der Buche gefunden zu haben.

1.3.4 Oxidativer Zelltodzyklus

Die Reaktion der Pflanzenzelle auf Ozon ist vergleichbar mit der „hypersensitive response“ (Kangasjärvi et al., 1996, Sandermann et al., 1998), welche bei der Abwehr eines Pathogenangriffs zu einem schnellen Absterben der infizierten Zellen führt, um die weitere Ausbreitung des Krankheitserregers zu hemmen (Greenberg, 1997). Die Perzeption der durch Ozon gebildeten ROS, wahrscheinlich durch in den Zellmembranen befindliche Proteine, löst eine Öffnung der Ca^{2+} -Kanäle aus, wodurch die NADPH-Oxidasen, die ACC-Synthasen und die Salicylsäure-Biosynthese aktiviert werden (vgl. Kapitel 4.1.2, Abb. 4-3). Die NADPH-Oxidase, ein membrangebundenes, Ca^{2+} abhängiges Enzym, oxidiert NADPH zu NADP^+ unter Bildung des Superoxidanions ($\text{O}_2^{\cdot-}$) und H^+ . Superoxid-Dismutase (SOD) wandelt $\text{O}_2^{\cdot-}$ in H_2O_2 um und sorgt für eine zusätzliche Bildung reaktiver Sauerstoffspezies („oxidative burst“). Dadurch wird der oxidative Zelltod verstärkt und auch in Nachbarzellen ausgelöst (Sagi & Fluhr, 2001; Overmyer et al., 2003).

Zusätzlich spielt Salicylsäure (vgl. Kapitel 1.3.3) eine den oxidativen Zelltod verstärkende Rolle. Salicylsäure wird in ozonexponierten Pflanzen akkumuliert und hohe Konzentrationen an Salicylsäure korrelieren mit der Schadbildung bzw. dem oxidativen Zelltod (Overmyer et al., 2003). Dem aus dem ACC gebildeten Ethylen (vgl. Kapitel 1.3.2) wurde eine Rolle in der Regulation des Zelltodes während der hypersensitiven Reaktion auf einen Pathogenangriff (Greenberg, 1997) und während des ozoninduzierten Zelltodes zugesprochen (Langebartels & Kangasjärvi, 2004): Ethylen stimuliert den programmierten Zelltod (Young et al., 1997; Overmyer et al., 1998; Overmyer et al., 2000). Die sich in der Zelle befindenden Polyamine haben eine schädigungsdämpfende Wirkung (vgl. Kapitel 1.3.2). Langebartels et al. (2002) zeigten, dass Polyamine den ozoninduzierten Zelltod in Tabak und anderen Arten abschwächen. Ein Umschalten von der Ethylen- zur Polyaminbiosynthese und umgekehrt wurde als ein Hauptfaktor für die Ozonempfindlichkeit von Tabak gesehen (Langebartels et al., 1991). Jasmonsäure dient letztendlich der Eindämmung des oxidativen Zelltodes durch Abschwächung der „oxidative burst“-Reaktion, der Salicylsäurebiosynthese und der Ethylensensitivität in Pflanzenzellen (Rao et al., 2000; Overmyer et al., 2003; Langebartels & Kangasjärvi, 2004). Dieser Prozess führt zum kontrollierten Absterben (Zelltod) in diskret abgegrenzten Blattregionen Langebartels & Kangasjärvi (2004). Das Schadbild des

kontrollierten Zelltods (= programmierten Zelltods) wird in der vorliegenden Arbeit als „Intercostal-Nekrose“ („stippling“) bezeichnet, im Gegensatz zu „flächigen Nekrosen“, die auch durch nicht programmierte Zelltodprozesse entstanden sein könnten. Langebartels & Kangasjärvi (2004) definierten, dass nicht programmierter Zelltod durch physikalische oder chemische Traumata ausgelöst werden kann und zu großflächigen, nicht klar begrenzten Nekrosen (z.T. sterben ganze Gewebe ab) führt.

1.4 Ozonwirkung bei Altbäumen im Freiland

Der größte Teil der Studien über Ozonwirkung auf Bäume wurde an Jungbäumen in Klimakammern durchgeführt (Skärby & Karlsson, 1996; Matyssek & Innes, 1999). Diese Studien unterschieden sich, zusätzlich zum Baumalter, im Mikroklima, der Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit und dem Ausschluss von Konkurrenten von den Lebensbedingungen ausgewachsener Bäume im Freiland. Weiterhin unterscheiden sich Jungbäume von Altbäumen in physiologischer Hinsicht deutlich (Kolb & Matyssek, 2001). Deshalb wurde vermutet, dass die Reaktionen der Jungbäume auf Ozon durch die Kammerbedingungen beeinflusst wurden (Chappelka & Chevone, 1992).

Es ist anzunehmen, dass die erst in den vergangenen Jahrzehnten erfolgte Verschärfung der O₃-Belastung noch keine Anpassungen von Waldbäumen, mit ihren langen Generationsfolgen, an die chronisch erhöhten Ozonwerte erlaubte (Miller & McBride, 1999). Zwar waren durch akute O₃-Schädigung verursachte Bestandszusammenbrüche unwahrscheinlich (Matyssek et al., 1997), dennoch ließen sich die für die langfristige Existenz der Waldökosysteme relevanten Risiken der chronischen O₃-Belastung nicht einschätzen (Kolb et al., 1997; Matyssek & Innes, 1999). Einerseits waren die, oft unter experimentellen Bedingungen und an jungen Bäumen (Kapitel 1.2) erkennbaren, schädlichen Wirkungen des Ozons unbestritten, andererseits waren chronische O₃-Effekte gerade für adulte Waldbäume unter Standortsbedingungen kaum untersucht. Die Ozonwirkung könnte darüber hinaus durch weitere anthropogene Einflüsse (z.B. steigende CO₂-Konzentration der Luft, hohe N-Deposition) im Freiland maskiert sein (Wellburn, 1998; Karnosky et al., 2001b).

Weiterhin waren die Kenntnisdefizite für Altbäume gravierend, da die ‘Skalierung’ der O₃-Empfindlichkeit von jungen Einzelpflanzen auf Bestandsbäume, aufgrund der nicht verallgemeinerbaren Änderungen der Stress-Toleranz während der Baum-Ontogenie, sehr begrenzt ist (Rebbeck et al., 1992; Yoder et al., 1994; Hanson et al., 1994; Grulke & Miller, 1994; Kelly et al., 1995; Kolb et al., 1997; Kolb & Matyssek, 2001). Außerdem besitzen Bestandsbäume, vor allem schattentolerante Arten wie Buche und Fichte, produktive Schattenkronen, während sich in den 90er Jahren Befunde über erhöhte O₃-Empfindlichkeit der Blätter bei Lichtmangel mehrten (Volin et al., 1993; Matyssek et al., 1995a, b; Tjoelker et al., 1995), und in Schattenkronen (Baumgarten et al., 2000) sowie in ländlichen Gebieten auch nachts die O₃-Belastung hoch sein kann (Beyrich et al., 1996).

Um diese Defizite zu verringern, wurden in der vorliegenden Studie die beiden ökologisch und wirtschaftlich bedeutsamen sowie anatomisch, physiologisch und hinsichtlich ihrer Ozonempfindlichkeit sehr unterschiedlichen Baumarten Buche und Fichte in einem forstlich begründeten Buchen/Fichtenmischbestand untersucht.

1.5 Konzept zur Einschätzung der Ozonwirkung bei Altbäumen im Freiland

Durch den Vergleich struktureller, ökophysiologischer und biochemischer Baumparameter zwischen dem am Standort herrschenden O₃-Regimen mit einem experimentell zweifach erhöhten O₃-Regime auf den verschiedenen untersuchten Skalenebenen (Zelle, Blatt, Ast, Baum; Abb. 1-4) ist es möglich, die O₃-Empfindlichkeit von adulten Bäumen im Freiland zu untersuchen. Dadurch sollen Prozesse identifiziert werden, die unter dem unbeeinflussten O₃-Regime gefährdet sind oder beginnende Beeinträchtigungen zeigen (Nunn et al., 2002). Die auf diese Weise ermittelten Befunde dienen als ökophysiologisch relevante Datenbasis zur Festlegung von „Critical Levels for Ozone“ für die hinsichtlich der O₃-Empfindlichkeit wenig untersuchten Altbäume.

Die Konsistenz des Ozoneffektes wird über die verschiedenen bauminternen Skalenebenen hinweg für beide Baumarten in der Sonnen- und Schattenkrone geprüft. Daraus wird im Vergleich zum natürlichen Ozonregime am Standort das Vorhandensein von Reaktionsmustern auf die chronisch erhöhte Ozonbehandlung abgeleitet (Abb. 1-4).

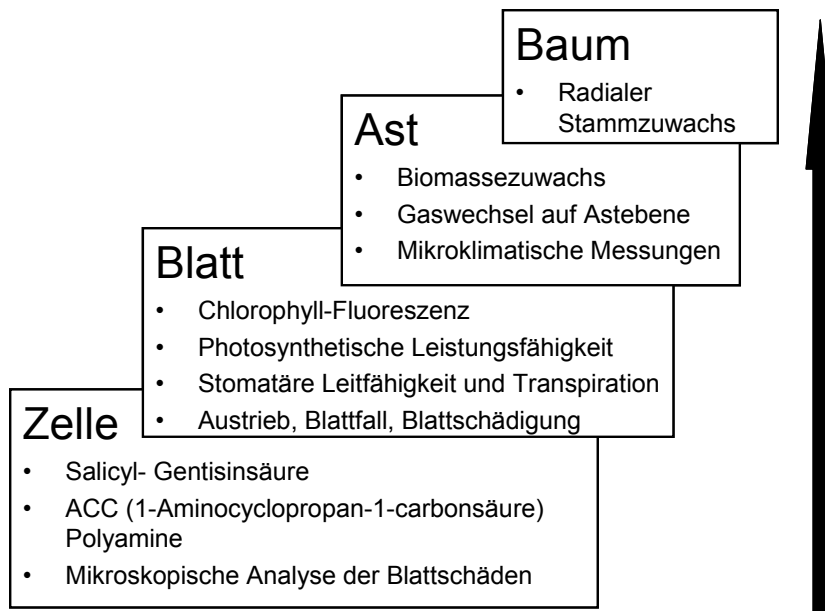


Abb. 1-4: Untersuchte Parameter auf den verschiedenen bauminternen Skalenebenen.

1.6 Grenzwertkonzepte für Ozon: AOT40 und Ozonaufnahme

EU-weit gelten seit September 2003 unterschiedliche Grenzwerte zum Schutz der Menschen und der Vegetation vor erhöhter Ozonbelastung (vgl. Tab. 1-1). Während die Grenzwerte für den Schutz der Bevölkerung sich an kurzen Zeiteinheiten orientieren (Stunden bis Tage) und somit auf die Vermeidung der für den menschlichen Organismus schädigenden O₃-Dosen setzen, muss für pflanzliche Organismen vor allem die chronische Ozonwirkung über längere Zeiträume berücksichtigt werden.

Zur Risikoeinschätzung der Ozonwirkung bei Pflanzen führte die UNECE das Konzept der „Critical Levels for Ozone“ ein. Ein auf der äußeren Ozonbelastung („ozone exposure“) beruhender Grenzwert AOT40 („accumulated ozone exposure over a threshold of 40 nl O₃ l⁻¹“) wurde vorgeschlagen und für Waldbäume, aufgrund von einigen wenigen

Begasungsexperimenten mit jungen Einzelpflanzen, auf $10 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ festgelegt (Fuhrer, 1994; Kärenlampi & Skärby, 1996; Fuhrer & Achermann, 1999). AOT40 sollte, wenn überschritten, das Risiko einer Wachstumseinbuße von über 10 %, im Vergleich zu vorindustriellen Ozonregimen anzeigen. Schon bald wiesen Studien auf die beschränkte Konsistenz zwischen AOT40 und dem Waldzustand hin (Matyssek & Innes, 1999). AOT40 ignoriert die nächtliche Ozonbelastung, orientiert sich nur an der O_3 -Empfindlichkeit der Biomasseproduktion und spiegelt die O_3 -Exponierung, nicht aber die physiologisch wirksame aufgenommene O_3 -Dosis wider. Außerdem sollte er für alle Baumarten, Standorte und Waldtypen gelten, wobei die genotypische Variabilität und die unterschiedlichen Standortsbedingungen ebenfalls nicht berücksichtigt wurden (VanderHeyden et al., 2001). Als Berechnungsgrundlage des AOT40 diente die Ozonkonzentration über der Baumkrone. Die O_3 -Verteilungen im Kronendach von Buchenbeständen (auch Mischbeständen mit Fichte) waren kaum bekannt (Baumgarten et al., 2000).

Tab. 1-1: Grenzwerte für Ozonkonzentrationen aus den EU-Richtlinien 80/779/EWG, 85/203/EWG und 92/72/EWG22, der VDI-Richtlinie 2310 für maximale Immissionskonzentrationen (MIK), den WHO- Luftqualitätsleitlinien zum langfristigen Schutz der Umwelt, der Senatskommission der Deutschen Forschungsgemeinschaft für maximale Arbeitsplatzkonzentrationen (MAK) sowie den „critical levels for ozone“ der UNECE zum Schutz der Vegetation (Skärby, 1994; LRTAP, 2004). *Die EU-Richtlinien 80/779/EWG, 85/203/EWG und 92/72/EWG22 ersetzen seit dem 09. September 2003 die deutsche 22.BimSchV. Die Umrechnung von $\mu\text{g m}^{-3}$ in nl l^{-1} erfolgte näherungsweise mit dem Faktor 0,5, da für die Richtwerte keine Rahmenbedingungen angegeben waren.

Richtlinie / Gesetzesgrundlage	Zeitbezug	O_3 -Konzentration / O_3 -Dosis
zum Schutz der Menschen: EU-Richtlinien 80/779/EWG, 85/203/EWG und 92/72/EWG*	Höchster 8-Stunden-Mittelwert eines Tages	60 nl l^{-1} ; darf an höchstens 25 Tagen pro Kalenderjahr überschritten werden, gemittelt über 3 Jahre
Schwellenwert für die Unterrichtung der Bevölkerung	1 h Mittelwert	90 nl l^{-1}
Alarmschwelle	1 h Mittelwert	120 nl l^{-1}
Schwellenwert für den Gesundheitsschutz (länger andauernd) VDI-2310, Bl. 15 (MIK-Wert)	0.5 h Mittelwert	60 nl l^{-1}
WHO-Leitwert	1 h Mittelwert	$75 - 100 \text{ nl l}^{-1}$
MAK-Wert	8 h Mittelwert (5 min Mittelwert)	100 nl l^{-1} (200 nl l^{-1})
zum Schutz der Vegetation: EU-Richtlinien 80/779/EWG, 85/203/EWG und 92/72/EWG* für Waldbäume	AOT40, berechnet aus 1- Stunden-Mittelwerten von Mai bis Juli; Lichtstunden	$4 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ gemittelt über 5 Jahre
	AOT40, berechnet aus 1- Stunden-Mittelwerten von Mai bis Oktober; Lichtstunden	$10 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ bzw. seit 30.9.2004 $5 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$

In den letzten Jahren wurden große Anstrengungen unternommen, den AOT40 durch ein Ozon-Flux-Konzept zu ersetzen, welches die aktuelle Ozonaufnahme als physiologisch wirksamen O_3 -Flux durch die Stomata in die Pflanze berücksichtigt (Emberson et al., 2000; Tuovinen, 2000; Karlsson et al., 2003; Karlsson et al., 2004; Massman, 2004; Tuovinen et al., 2004; Wieser & Emberson, 2004). In Kombination mit Einschätzungsmöglichkeiten für die

Entgiftungskapazität von Ozon in Pflanzen (Kolb & Matyssek, 2001; Wieser et al., 2003) gilt das Ozon-Flux-Konzept als viel versprechend für die Einschätzung des Ozonstress bei Pflanzen (Massman et al., 2000; Wieser et al., 2002a; Massman, 2004). Für das neu kreierte Dosis-Konzept des physiologisch wirksamen O₃-Fluxes durch die Stomata in die Pflanze fehlte noch die Datenbasis, um ökologisch relevante Grenzwerte festzulegen (Fuhrer & Achermann, 1999). Auch muss das Ozon-Flux-Konzept für die Anwendung in der Praxis noch vereinfacht werden. Bis heute stehen ausschließlich Studien mit Jungbäumen unter kontrollierten Bedingungen zur Verfügung (Skärby & Karlsson, 1996; Matyssek & Innes, 1999; Karlsson et al., 2004). Allerdings wurde in Freilandstudien mit Bäumen festgestellt, dass Altbäume oft weniger empfindlich auf Ozon reagieren als Jungbäume (Grunke & Miller, 1994; Fredericksen et al., 1996a; Wellburn et al., 1997; Kolb, 2001; Kolb & Matyssek, 2001).

Als Möglichkeit, O₃-Flux- aber auch AOT40-Konzepte für adulte Bestandsbäume zu validieren, bot sich seit den 90er Jahren der Ansatz der 'Free-Air' Begasung an (Musselman & Hale, 1997; Karnosky et al., 2001a). Dadurch können gewachsene Altbestände unter Vermeidung mikroklimatischer und damit physiologischer Artefakte untersucht werden. Im Kranzberger Forst bei Freising wurde dieser Ansatz für das Kronendach eines gewachsenen Buchen/Fichten-Altbestandes weiterentwickelt und umgesetzt (Nunn et al., 2002; Werner & Fabian, 2002; Häberle et al., 2003). Erstmals konnten nun die kompletten Kronenräume von Gruppen benachbarter Bestandsbäume einem im Vorgriff auf künftige Szenarien experimentell erhöhten O₃-Regime ausgesetzt und hinsichtlich struktureller, ökophysiologischer und biochemischer Reaktionsmuster (vgl. Kapitel 1.4) sowie Bezügen zu AOT40 und O₃-Flux, im Vergleich zu Kontroll-Bäumen in unveränderter Standortluft, geprüft werden.

1.7 Aufgabenstellung

Im Vordergrund der vorliegenden Arbeit steht die Klärung der chronischen O₃-Wirkungen auf Altbäume eines 60-jährigen, forstlich begründeten Buchen/Fichten-Mischbestandes.

Hieraus folgt im Einzelnen:

1. Klärung der täglichen und saisonalen Dynamik der O₃-Konzentration im Sonnen- und Schattenbereich des Bestandskronenraumes; Ermittlung verschiedener Indices chronischer O₃-Belastung (SUM0, AOT40, O₃-Flux).
2. Klärung der O₃-Empfindlichkeit der Photosynthese, Transpiration, stomatären Regulation und strukturellen Differenzierung von Blättern und Ästen sowie biochemischer Parameter unter experimentell erhöhter O₃-Belastung im Vergleich zu Befunden unter unbeeinflusster Standortluft (= Kontrolle).
3. Ermittlung des O₃-Fluxes in die Blattorgane unter beiden O₃-Regimen mittels des momentan im Rahmen des UNECE Level II-Konzeptes verwendeten Ozon-Flux-Modells von Emberson et al. (2000a, b). Durch Präzisierung der Parametrisierung des Ozon-Flux-Modells für die Buchen und Fichten des Versuchsbestandes soll das Ozon-Flux-Modell von Emberson et al. (2000a, b) unter Freilandbedingungen getestet und validiert werden.

4. Konsistenzprüfung zwischen AOT40- versus O₃-Flux-Konzept und Reaktionsmustern in strukturellen, ökophysiologischen und biochemischen Parametern.
5. Bestimmung der O₃-Empfindlichkeit von Sonnen- gegenüber Schattenlaub.
6. Konsistenzprüfung zwischen Befunden an den Altbäumen und - aus Literatur - jungen Holzpflanzen.
7. Weiterentwicklung des O₃-Flux-Konzeptes zur Festlegung von '**Critical Levels for Ozone**' für Waldbäume auf der Basis von Dosis/Effekt-Beziehungen. Erarbeitung einer ökologisch relevanten Risiko-Einschätzung der am Waldstandort herrschenden, chronischen O₃-Belastung.

Als **Hypothesen** wurden geprüft:

- (1) Durch Integration der strukturellen, ökophysiologischen und biochemischen Befunde der untersuchten Skalenebenen (Zelle, Blatt, Ast, Baum) wird eine höhere Gefährdung von Buche durch Ozon gegenüber der Fichte nachvollziehbar.
- (2) Die Laubanatomie und die natürliche Blattlebensdauer bestimmen die O₃-Aufnahme und damit die O₃-Empfindlichkeit von Bäumen unterschiedlichen Belaubungstyps (Reich, 1987). Dieses, die chronische O₃-Wirkung bestimmende Beziehungsgefüge, ist aufgrund dieser Studie als Mechanismus der Ozonwirkung für adulte Bestandsbäume verifizierbar.
- (3) Die ozonempfindliche Buche wird insbesondere durch die O₃-Aufnahme des Schattenlaubes beeinträchtigt.

2 Material und Methoden

2.1 Standort

Schauplatz der Untersuchung war ein 50 - 60 Jahre alter Buchen-Fichtenmischbestand mit einer im Jahr 2002 durchschnittlichen Kronenhöhe von 22 m im Kranzberger Forst (Freising, Deutschland/ 48°25'08" Nord, 11°39'41" Ost, Höhe 490 m üNN; Pretzsch et al., 1998). Der Bestand ist Teil einer Wuchsreihe aus Fichten-Buchen-Mischbeständen des Forstamtes Freising und wird seit 1994 ertragskundlich untersucht (Pretzsch et al., 1998). Die Buchen wurden in Gruppen zu je 50 Stück im Jahr 1944, sieben Jahre vor den sie umgebenden Fichten, nach der forstlichen Praxis des Buchen-Vorbaus (Rebel, 1982; Hehn, 1997) gepflanzt. 1994 betrug die Stammzahl pro Hektar im Versuchsbestand 540 für Fichte und 336 für Buche; der Derbholzvolumenzuwachs $17.5 \text{ Vfm ha}^{-1} \text{ Jahr}^{-1}$ für Fichte und $4.5 \text{ Vfm ha}^{-1} \text{ Jahr}^{-1}$ für Buche (Pretzsch et al., 1998). Die Buchen und Fichten befanden sich während der vorliegenden Untersuchung in ihrer Hauptwachstumsphase mit einem Höhenzuwachs von 40 - 70 cm pro Jahr. Die 20 Versuchsbäume (je 10 Buchen und Fichten) wurden zu Beginn des Experiments so ausgewählt, dass alle 4 Kraftklassen (aus Kramer & Akca, 1982) vertreten waren (Tab. 2-1), und damit den Aufbau des Versuchsbestandes repräsentieren (Pretzsch et al., 1998; Reiter, 2004). In jeder der zwei Behandlungsgruppen ($1xO_3$; $2xO_3$) waren im Jahr 2002 sowohl für Fichte als auch für Buche vorherrschende sowie beherrschte Bäume vertreten (Tab. 2-1).

Tab. 2-1: Stellung der Versuchsbäume im Bestand nach KRAFT im Jahr 2002 (Kramer & Akca, 1982).

Kraftklasse	Baumnummer			
	1xO ₃ Buche	Fichte	2xO ₃ Buche	Fichte
1 (vorherrschend)	409	535, 537	480	483, 484
2 (herrschend)	408	374	482	419
3 (gering mitherrschend)	399, 412	521	437, 443	485
4 (beherrscht)	410	373	439	486

Der Boden ist bodensystematisch als Parabraunerde (Schuhbäck, 2004) aus Löss über Molasse einzuordnen (Tab. 2-2). Die Parabraunerde, entstanden aus einer Lössauflage, ist von schluffig/lehmiger Textur und einer Mächtigkeit von 70 - 80 cm. Der pH-Wert im Unterboden beträgt vier oder liegt z.T. etwas höher. Die Humusaufgabe unter Buche ist Mull bis mullartiger Moder mit einem pH-Wert von vier bis fünf und geringer Mächtigkeit, da das Buchenlaub innerhalb eines Jahres komplett abgebaut wird. Unter Fichte befindet sich mullartiger Moder bis Moder (pH 4) mit einer Mächtigkeit von 2 - 4 cm. Als potentiell natürliche Vegetation gilt der Waldmeister-Tannen-Buchenwald (Galio-odorati-Fagetum). Der Standort ist gut wasserversorgt mit einem langjährigen Niederschlagsmittel von 730 - 790 mm im Wuchsbezirk 12.8 (Pretzsch et al., 1998; Tab. 2-2), wovon etwa zwei Drittel in der Vegetationsperiode fallen. Die durchschnittliche Länge der Vegetationsperiode beträgt 150 - 155 Tage und die durchschnittliche Temperatur während der Wachstumsphase $14.5 - 15^\circ\text{C}$. Der Stickstoffeintrag (Gesamt-N) betrug 1996 $9.8 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ und der Schwefeleintrag ($\text{SO}_4\text{-S}$) $6.3 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Diese

Werte entsprechen den mittleren Eintragungswerten in bayerischen Buchenwäldern (Pretzsch et al., 1998).

Tab. 2-2: Klimatische Bedingungen und Bodenbeschaffenheit im Kranzberger Forst (Pretzsch et al., 1998; Nunn et al., 2002; Schuhbäck, 2004).

Jahresdurchschnittslufttemperatur	7.0 - 7.5°C
Durchschnittslufttemperatur während der Vegetationsperiode	14.5 - 15.0°C
Jahresniederschlag	730 - 790 mm
Niederschlag während der Vegetationsperiode	410 - 520 mm
Länge der Vegetationsperiode	150 - 155 Tage
Bodenart	Parabraunerde
Organische Auflage unter Buche	Mull bis mullartiger Moder (bis 7 cm)
Organische Auflage unter Fichte	mullartiger Moder bis Moder (2 - 4 cm)
pH-Wert des Mineralbodens	4
pH-Wert der Humusaufgabe	4 - 5
Natürlicher Vegetationstyp	Galio-odorati-Fagetum

Der Klimaverlauf der Untersuchungsjahre 1999 - 2003, integriert aus Messdaten der Versuchsfläche in 24 m Höhe und der einen Kilometer entfernten Waldklimastation der LWF (Grimmeisen W., pers. Mitteilung), zeigt deutliche Unterschiede zwischen den Jahren (Tab. 2-3). 1999 (das Jahr vor Beginn der Ozonbehandlung, vgl. Kapitel 2.2), war im Vergleich zu den Folgejahren trockener und wärmer, lag aber während der Vegetationsperiode im Bereich des langjährigen Mittels. Die folgenden Jahre (2000, 2001 und 2002) waren durch höhere Gesamtniederschläge und geringere Durchschnittstemperaturen während der Vegetationsperioden gekennzeichnet. Das Jahr 2000 hatte ein warmes Frühjahr gefolgt von einem regnerischen Juli. 2001 war durch einen kühlen April und einen kalt nassen September geprägt, während 2002 ein trockenes, warmes Frühjahr gefolgt von hohen Sommerniederschlägen aufwies (Abb. A-1, Anhang A). Das Jahr 2003 war geprägt durch eine extreme Trockenheit während der Vegetationsperiode (Raspe, 2003; Tab. 2-3; Abb. A-1, Anhang A). Die Niederschlagssumme von April - Oktober war nur etwa halb so hoch wie in den Vorjahren, die mittlere Lufttemperatur um bis zu zwei Grad höher. Dieses Jahr diente als Grundlage für die Parametrisierung des Einflusses von Bodentrockenheit auf die stomatare Leitfähigkeit bei Buche (vgl. Kapitel 2.9.1), da in den Jahren 1999 - 2001 die Bodenwasserversorgung des Versuchsbestandes im Kranzberger Forst nicht limitierend war (Hammel & Kennel, 2001) und 2002 eine ähnliche Niederschlagssumme wie 2001 zu verzeichnen war.

Tab. 2-3: Monatsmittelwerte der Lufttemperatur und monatliche Niederschlagssummen von 1999 - 2003 gemessen auf der Versuchsfläche und der einen Kilometer entfernten Waldklimastation der LWF (Grimmeisen W., pers. Mitteilung).

Kranzberger Forst Jahr/Monat	Mittlere Lufttemperatur [°C]					Niederschlagssumme [mm]				
	1999	2000	2001	2002	2003	1999	2000	2001	2002	2003
April	8.6	10.2	6.0	7.7	8.6	66.9	61.9	63.4	19.5	24.9
Mai	14.4	14.8	14.7	13.2	15.0	106.5	101.6	72.5	100.2	101.9
Juni	15.3	17.6	13.9	17.8	20.9	93.4	73.7	113.3	67.8	43.6
Juli	20.8	15.4	17.2	17.1	19.0	74.5	128.4	44.9	127.0	76.0
August	18.2	19.0	18.1	17.3	22.4	54.5	77.9	118.1	164.8	30.2
September	15.7	13.6	10.2	11.3	14.1	57.9	101.8	125.0	78.9	27.5
Oktober	8.1	9.7	11.3	8.0	5.9	31.6	104.4	55.8	87.7	80.4
Jahresmittel bzw. Jahressumme	9.0	9.4	7.9	8.8	9.1	796.4	896.8	1091.0	1015.2	557.5
April-Oktober	14.5	14.3	13.1	13.2	15.1	485.3	649.7	593.0	645.9	384.5

2.2 Experimentelles Design

Eine Baumgruppe aus fünf Buchen und fünf Fichten mit bis zu 29 m hohen Individuen wurde einem gegenüber der unveränderten Standortluft ($1xO_3$ = Kontrolle) 2-fach erhöhten Ozonregime ($2xO_3$) ausgesetzt (Abb. 2-1, Abb. 2-2). Dies erfolgte während der Vegetationsperiode (Mai - Oktober) 24 h täglich mittels einer „Free-Air“-Ozonbegasungsanlage (Abb. 2-3; Werner & Fabian, 2002). Die O_3 -Spitzenkonzentrationen des $2xO_3$ -Regimes wurden auf $< 150 \text{ nl } O_3 \text{ l}^{-1}$ begrenzt, um akute Schädigung durch episodische, für den gewählten Standort untypisch hohe O_3 -Konzentrationen zu vermeiden. Die Baumkronen der 20 benachbarten Versuchsbäume (jeweils fünf Buchen und Fichten unter $1xO_3$ oder $2xO_3$; Tab. 2-1) sind über ein Gerüst auf vier Ebenen zwischen 18 und 24 m Höhe zugänglich. Seit 2001 steht ein Forschungskran zur Verfügung, der auch die Untersuchung der gerüstabgewandten Kronenregionen erlaubt.

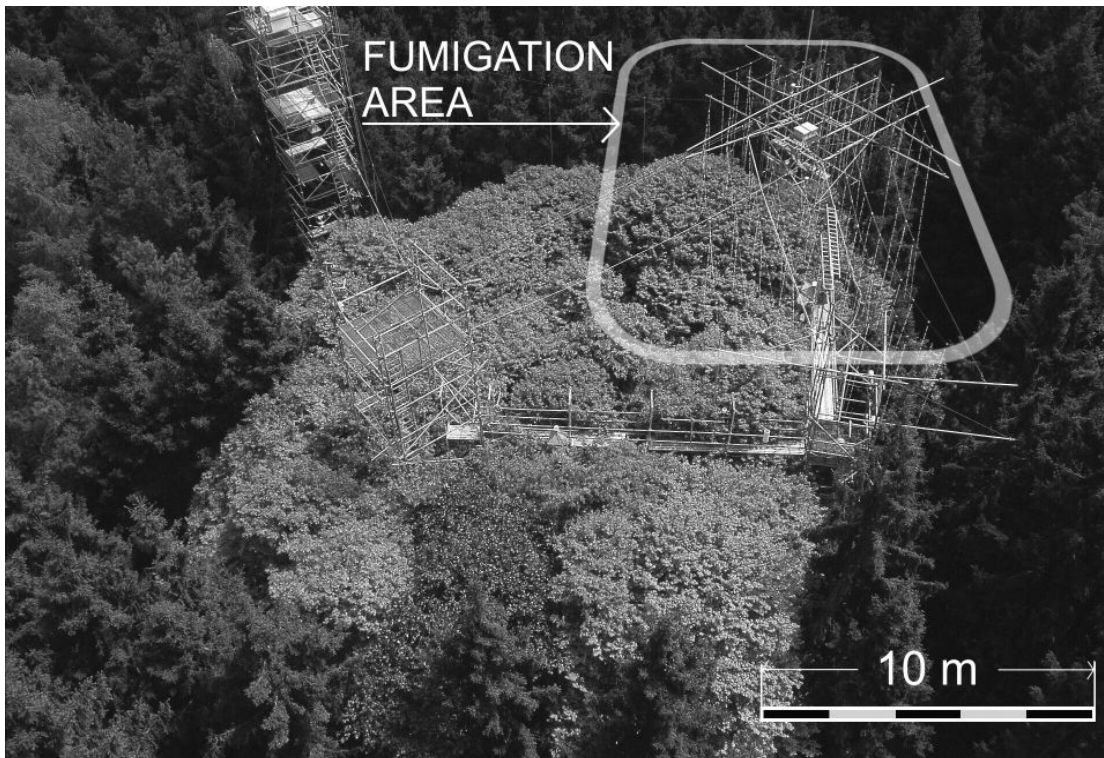


Abb. 2-1: Aufsicht auf den Versuchbestand im Kranzberger Forst. Die drei Gerüsttürme im Vordergrund sind auf 4 Ebenen durch Plattformen verbunden. Im Hintergrund ist der Referenzmessturm sichtbar. Der Bereich der 2-fachen Ozonbegasung ist durch einen weißen Rahmen gekennzeichnet. Die Buchen sind durch hellgraue, die Fichten durch dunkelgraue Färbung erkennbar. Graphik aus Nunn et al. (2002).

An jedem Baum wurden in der Sonnen- („Sonne“) und in der Schattenkrone („Schatten“) je ein Ast für strukturelle und einer für biochemische Untersuchungen als Intensivmessäste ausgewählt, um die strukturellen, ökophysiologischen und biochemischen Extrema innerhalb der Baumkronen zu erfassen (Abb. 2-2). Bereits 1998, zwei Jahre vor Beginn der Ozonbegasung, wurde mit der intensiven Untersuchung der Versuchsbäume im Rahmen des SFB607 „Wachstum und Parasitenabwehr“ begonnen (Matyssek et al., 2002; Reiter, 2004).

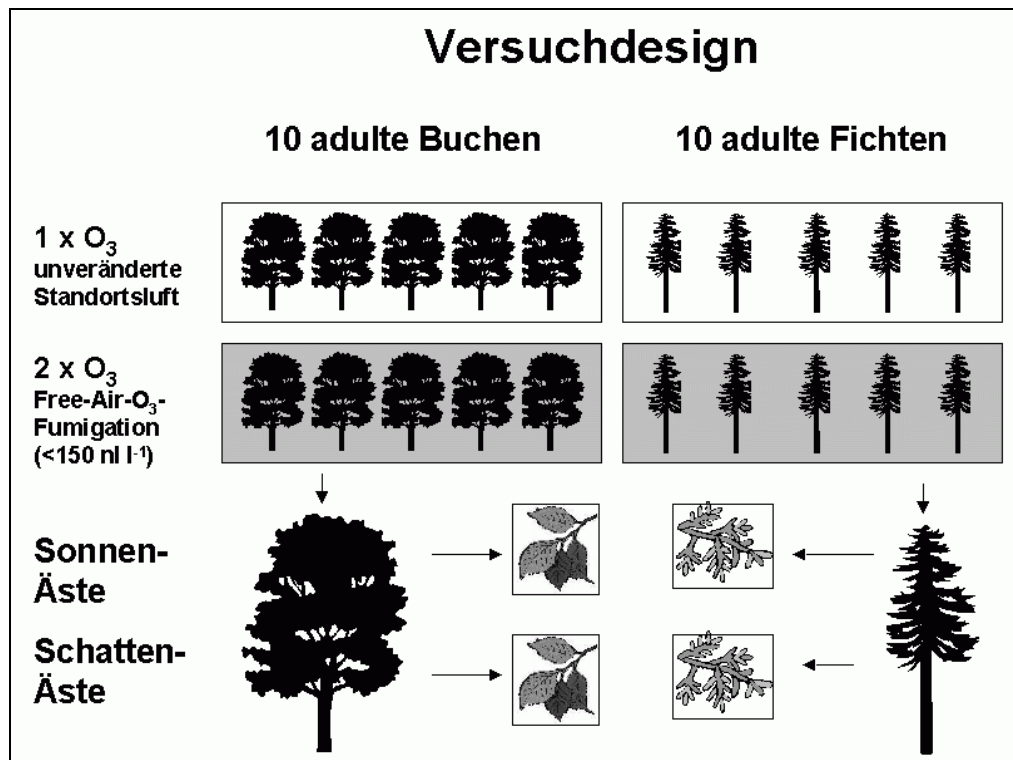


Abb. 2-2: Versuchsdesign der Ozonstudie im Kranzberger Forst.

Die O₃-Kronenbegasung der Versuchsbäume wurde seit Mai 2000 während der Vegetationsperioden kontinuierlich durchgeführt. Die Ozonbegasung begann jeweils kurz vor dem Austrieb der Laubbäume und endete Anfang November nach herbstlichem Blattwurf. Ozon wurde durch elektrische Entladung im Ozongenerator (Abb. 2-3) aus mit 90 % sauerstoffangereicherter, spurengasfreier Luft hergestellt und durch 117 Teflonschläuche im Kronenraum verteilt (Abb. 2-3; Werner & Fabian, 2002). Das kontrolliert begaste Kronenvolumen konnte mit Hilfe des Forschungskranes im Frühjahr 2002 von zunächst ca. 1500 m³ auf annähernd 2000 m³ ausgeweitet werden. Ozon wurde über Schläuche im Kronenraum verteilt, die zur Kompensation des höhenbedingten Druckabfalls über entsprechend kalibrierte Düsen verfügten. Die hohe Düsenzahl von durchschnittlich drei Düsen pro m³ ermöglichte eine homogene Ozonverteilung im Kronenraum. Modellrechnungen und Mikromessungen an den Düsen belegten, dass die unvermeidliche Überhöhung der O₃-Konzentration direkt an der Düsenöffnung bereits innerhalb von 4 - 5 cm Entfernung von den Düsen auf den angestrebten Umgebungswert (2xO₃) abgesunken war, und dass die Windgeschwindigkeit in der Nähe der Düsen nicht erhöht wurde. Die erhöhten Ozonkonzentrationen im 2xO₃-Kronenraum wurden durch ein computergesteuertes Feedback-System auf halbstündlicher Basis geregelt. Als Referenzwert für die Verdopplung der Ozonkonzentration diente das Ozonmessgerät auf dem 30 m entfernten Referenzturm (Abb. 2-1, Abb. 2-3).

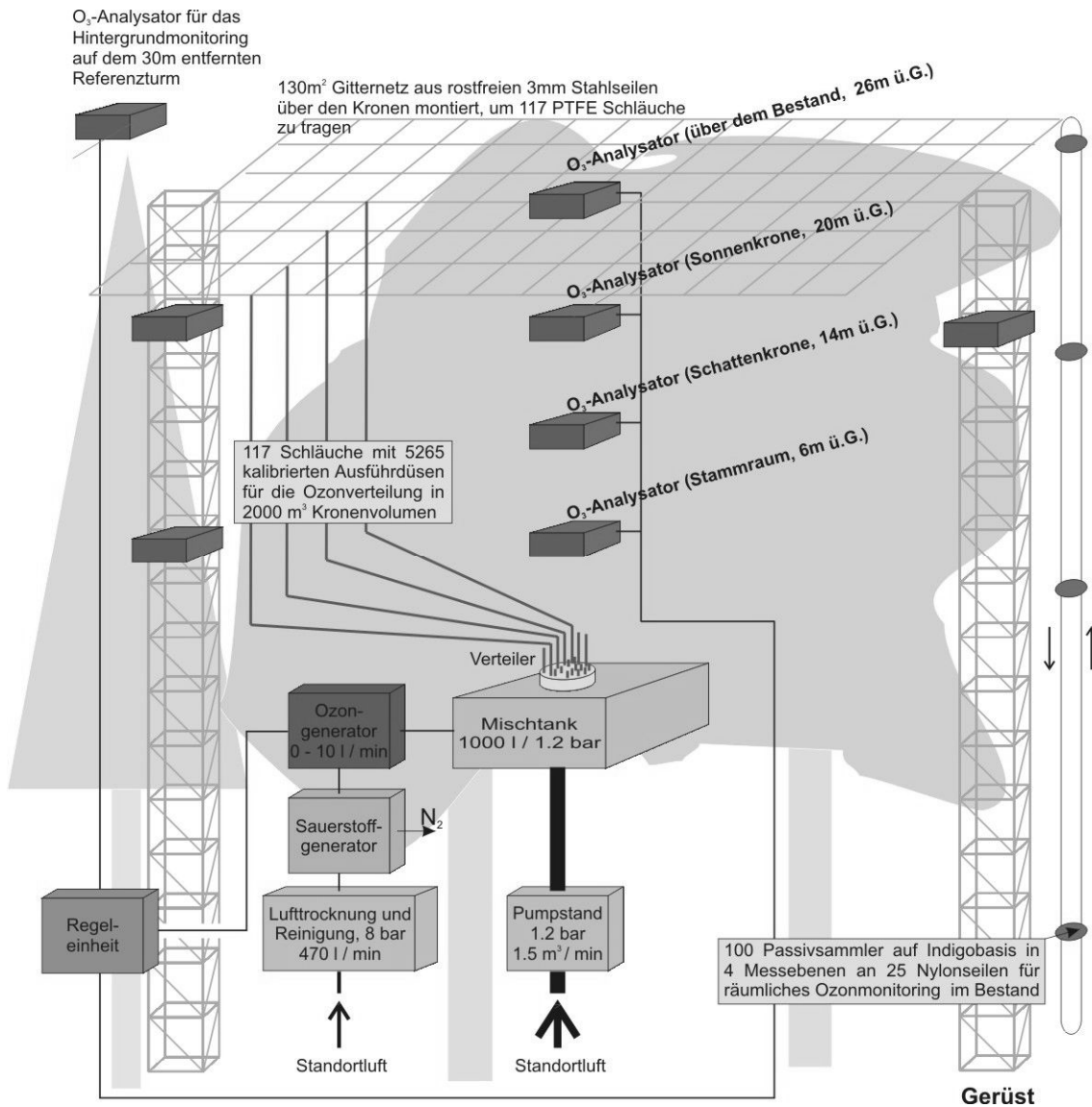


Abb. 2-3: Aufbau der "FREE-AIR Ozonbegasungsanlage" im Kranzberger Forst. Graphik aus Nunn et al. (2004), erstellt von H. Werner.

2.3 Mikroklimatische Messungen

2.3.1 Strahlung

Im Rahmen des DFG-Projektes RAQUAS (Raumbezogene Quantifizierung des Strahlungsangebotes in einem Fichten-Buchen-Mischbestand) wurde eine neuartige Messapparatur zur Quantifizierung der spektralen und räumlichen Verteilung der „photosynthetisch aktiven Strahlung“ entwickelt (= PAR, 400 - 700 nm); (Reitmayer et al., 2002; Werner & Fabian, 2002). Die Messapparatur ermöglicht es, Spektren mit hoher Auflösung (Messzyklus max. 14 min; spektrale Auflösung 0.8 nm) pro Messstelle aufzuzeichnen. Die Strahlung wird mit 200 4 π -Sensorköpfen über 30 m lange Lichtleiter an ein zentrales Spektrometer mit Kalibriereinrichtung weitergeleitet. Je vier Sensoren (Abb. 2-4) wurden an 40 Messästen der 20 Versuchsbäume (1xO₃ + 2xO₃, je 20 Äste in Sonnen- und Schattenkronen) angebracht.

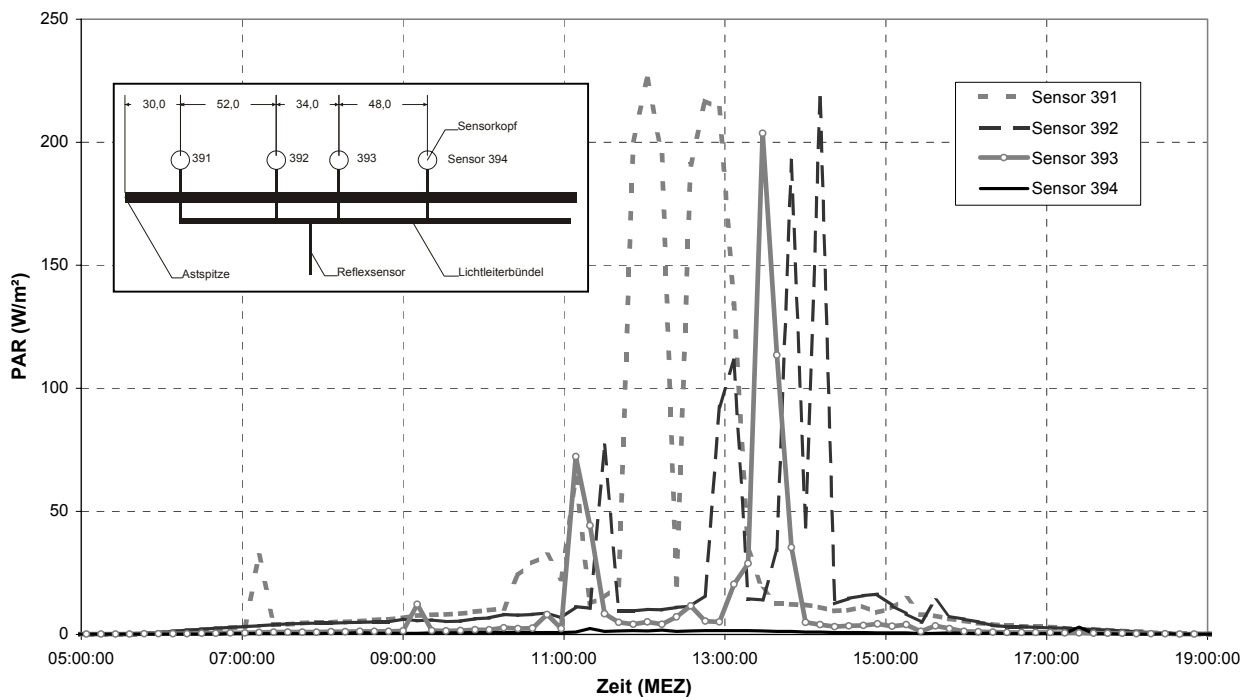


Abb. 2-4: PAR-Tagesverlauf am 'Sonnenast' einer Buche. Der Himmel war am 09.09.2002 wolkenlos (clear sky). Im Kasten ist eine schematische Darstellung der Sensorabstände in cm für die 4 Sensoren 391 - 394 am Intensivmessast 408 Sonne gezeigt. Graphik aus Nunn et al. (2004), erstellt von H. Werner.

Die Lichtdaten der 160 Sensoren (graue Kreise in Abb. 2-5) bilden die Grundlage für die Berechnung der „photosynthetisch aktiven Strahlung“, welche in die Ozon-Flux-Modellierung eingeht. Gleichzeitig wurde die Globalstrahlung [W m^{-2}] am Referenzturm (Turm 4) auf 32 m Höhe gemessen (Abb. 2-3, Abb. 2-5). Die Datenerhebung und Auswertung erfolgte in Zusammenarbeit mit M. Leuchner (Bioklimatologie TUM; SFB 607). Gerätebedingte Messausfälle wurden durch Kopplung der „photosynthetisch aktiven Strahlungswerte“, jedes einzelnen Sensors, mittels linearer Regression an die Globalstrahlung gefüllt (Dr. Liu, Ecomatic, Dachau).

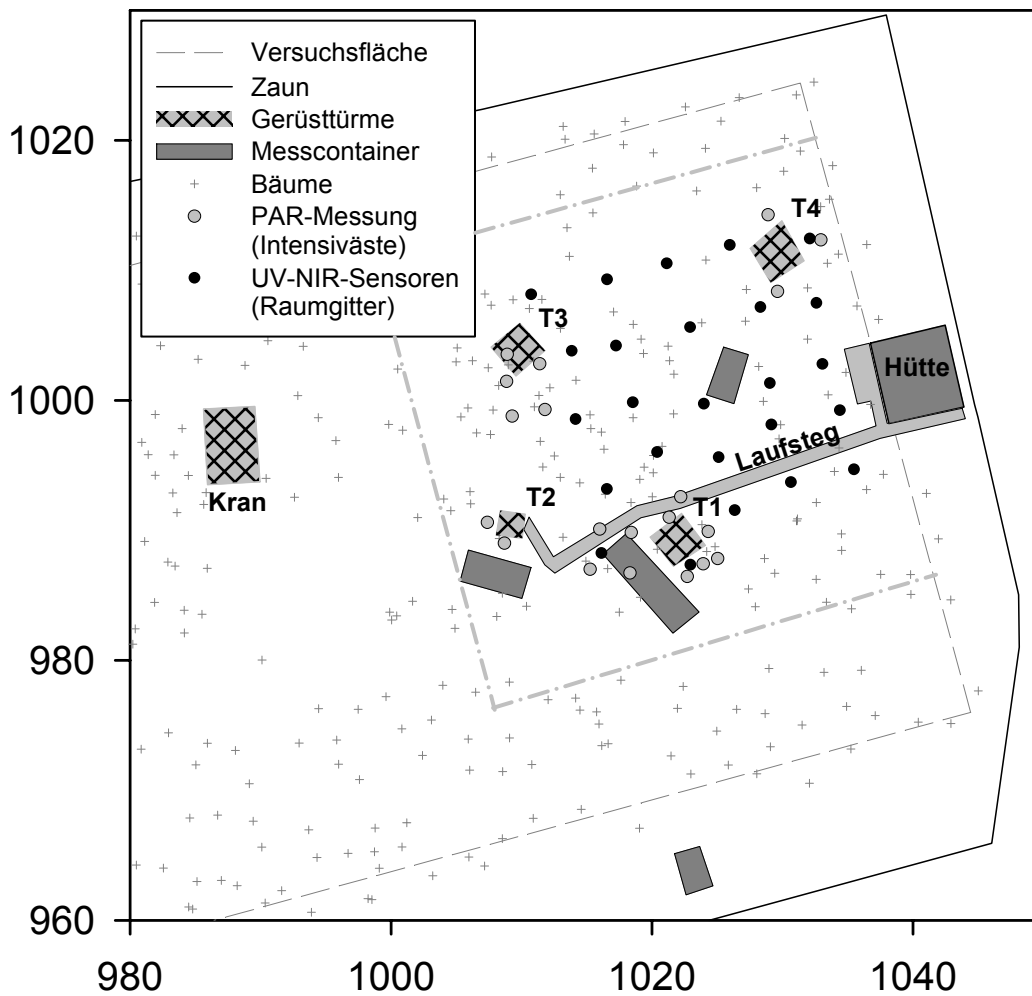


Abb. 2-5: Aufsicht auf die Versuchsfläche (Schnittebene unterhalb der Baumkronen). Die Intensivmessfläche, in welcher die 20 Versuchsbäume stehen, ist durch eine graugestrichelte Linie gekennzeichnet. Die Positionen der Strahlungssensoren sind durch graue Punkte (PAR-Sensoren; ein Punkt repräsentiert je acht Sensoren: vier in der Sonnenkrone und vier in der Schattenkrone) und schwarze Punkte (UV-VIS-NIR-Sensoren) hervorgehoben. Das Gerüst ist aus 4 Türmen (T1 - T4) aufgebaut, wovon T1 - T3 durch Plattformen verbunden sind. Die Achsenbeschriftungen geben Meter-Abstände an, die von einem festen Bezugspunkt aus gemessen wurden. Graphik aus Nunn et al. (2004), erstellt von H. Werner.

2.3.2 Lufttemperatur, Luftfeuchte und Luftdruck

Lufttemperatur und Luftfeuchte wurden an 16 Positionen innerhalb der Buchen- und Fichtenbaumkronen im 30-Minuten-Abstand kontinuierlich erhoben (in Zusammenarbeit mit Wipfler P., Grote R., Pretzsch H.; Waldwachstumskunde, TUM, SFB 607). Zusätzlich fanden Messungen an Turm 1 und Turm 4 in vier Höhen (6 m, 14 m, 20 m, 28 m) im 10-Minuten-Abstand die ganze Vegetationsperiode über statt. Der Luftdruck wurde im 10-Minuten-Intervall an Turm 4 in 28 m Höhe bestimmt (Abb. 2-5; in Zusammenarbeit mit Heerdt C. & Werner H.; Bioklimatologie, TUM, SFB 607).

2.3.3 Windgeschwindigkeit, Niederschlag und Bodenfeuchte

Die Windgeschwindigkeit wurde mittels Schalenanemometern ca. 3 m über dem Kronendach des Versuchsbestandes bestimmt (Turm 4; 32 m Höhe). Zusätzlich standen Daten, gemessen auf der Lichtung der nahe gelegenen Waldklimastation (ca. 1 km entfernt, LWF), als Vergleichswerte zur Verfügung. Niederschlagswerte und Daten zur Bodenfeuchte wurden ebenfalls an der Waldklimastation der LWF erhoben (Grimmeisen W., pers. Mitteilung).

2.3.4 Mikroklima der Messäste

Kurzzeitige Ausfälle gab es im Kranzberger Forst während der Vegetationsperiode zumeist durch Stromausfall infolge Gewitter oder Hard- und Softwareversagen, wobei die Ausfallzeiten gering blieben (< 1 %). In den Wintermonaten (Dezember bis Februar) wurde der Messbetrieb auf der Versuchsfläche eingestellt. Für die Modellierung der Ozonaufnahme waren lückenlose Jahresgänge der Strahlungs- und mikroklimatischen Parameter in 10-Minuten-Intervallen notwendig. Aufgetretene Datenlücken wurden mittels Vergleichsdaten aus dem Kranzberger Forst (vgl. Kapitel 2.3.2) aufgefüllt. Standen diese nicht zur Verfügung (vor allem im Winter) wurden Klimadatensätze der Bioklimatologie (Heerdt & Werner, pers. Mitteilung) oder der Bayerischen Landesanstalt für Landwirtschaft (Dr. G. Fröhlich, pers. Mitteilung) herangezogen. Beide Messstationen befinden sich auf dem Gelände der TUM in Freising ca. 6 km von der Versuchsfläche entfernt. Die Messwerte der 16 Luftfeuchte- und Temperaturfühler (vgl. Kapitel 2.3.2) wurden zuerst mit den Vergleichsdaten durch lineare Regression korreliert. Die Datensätze, die die besten Korrelationen lieferten ($R^2 > 0.70 - 0.99$), wurden zur Lückenfüllung benutzt, indem sie durch die ermittelte lineare Regression an die 16 Messfühler angepasst wurden. Den 40 Messästen wurden aufgrund der räumlichen Nähe die Klimadaten der 16 Fühler zugeordnet, sodass jeder Ast sein eigenes, individuelles jährliches Strahlungs- und Mikroklima zugeordnet bekam.

2.4 Ozonanalyse und Berechnung der Ozondosen, SUM0 und AOT40

2.4.1 Ozon-Monitoring mit UV-Analysatoren

In der Begasungs- und Referenzzone (mit den Kontrollbäumen) wurden mit acht UV-Ozonanalysatoren (Monitor Labs/USA; Typ 8811; Genauigkeit +/- 2 ppbv) die Ozonkonzentrationen in der Luft kontinuierlich im 10 s-Takt analysiert. In der O₃-Begasungszone (2xO₃) wurden vier Monitore auf 6 m, 14 m, 20 m und 26 m betrieben. In der Referenzzone registrierten vier Monitore, ein Gerät auf 2 m, zwei Geräte auf 20 m und ein Gerät auf 28 m (Referenzgerät für O₃-Hintergrundwerte, d.h. 1xO₃) die zeitlichen Verläufe der O₃-Konzentration. Die Messwerte des Referenzgerätes bildeten die Basis für die Steuerung der Ozonbegasung, die vom Lehrstuhl für Bioklimatologie der TUM (H. Werner, C. Heerdt) entwickelt und betreut wurde.

2.4.2 Ozon-Monitoring mit Passivsammlern

Zur Dokumentation der O₃-Verteilung in der Begasungs- und Referenzzone wurde die kontinuierliche Registrierung der Ozonmonitore durch eine große Anzahl von ozonspezifischen Passivsammlern ergänzt (Werner 1992). Mit den Passivsammlern lässt sich die

durchschnittliche Verteilung der Ozonkonzentration räumlich hoch aufgelöst dokumentieren (Heerdt 1999). Mit 100 (in zusätzlichen Messkampagnen zur Ermittlung von Vertikalgradienten im Bestand, bis zu 200) Passivsammlern wurde während der Vegetationsperiode in vier Messebenen (6 m, 14 m, 20 m und 26 m) die Verteilung der Ozonkonzentrationen im Kronenraum als Wochenmittel gemessen. Dies bildete die Basis für die Darstellung der horizontalen Ozonverteilung im Kronenraum und erlaubte einen Vergleich der wöchentlichen Ozondosen, die direkt neben einem Ozonmessgerät ermittelt wurden, mit denen, die in der Nähe der Intensivmessäste gemessen wurden.

Im Jahr 2000 wurde überwiegend mit dem Passivsammlertyp P gemessen, bei dem, ähnlich wie bei Laubblättern, die Ozondeposition abhängig von der Windgeschwindigkeit ist (Heerdt, 1999). Mit Beginn der Vegetationsperiode 2001 wurde das Passivsampling auf den Sammlertyp D (Abb. 2-6) umgestellt. Passivsammlertyp D ist baugleich mit Typ P, hat aber zusätzlich vor der Sensorfläche einen Diffusor, der aus ca. 320 Glaskapillaren aufgebaut ist ("multi-tube sampler"). Dieser Diffusor bewirkt eine weitgehende Unabhängigkeit des Messergebnisses von der Windgeschwindigkeit (Heerdt, 1999). Dadurch wird die Berechnung der mittleren Ozonkonzentration in der unmittelbaren Umgebung der Passivsammler ermöglicht. Dies war für die Berechnung der horizontalen Verteilung der Ozonkonzentrationen im Kronenraum („Ozonwolke“) unerlässlich.

Beide Sammlertypen wurden nach dem Fahnenmastprinzip an Seilen in die jeweilige Messposition gezogen. Die Entwicklung der Passivsammler und die Datenerhebung erfolgte von Heerdt C. & Werner H. (Bioklimatologie). Die Auswertung der Ozondaten erfolgte in Zusammenarbeit mit Heerdt C. & Werner H. (Bioklimatologie).

2.4.3 SUM0, AOT40

Der Summenwert der Ozonkonzentrationen (SUM0) wurde als die Summe aller Stundenmittelwerte der herrschenden Ozonkonzentrationen berechnet. Es wird kein Schwellenwert abgezogen und die nächtlichen Ozonkonzentrationen gehen ebenfalls ein. Dieser Wert gibt die maximal aufgetretene externe Ozondosis an (= O₃-Exponierung).

Die akkumulierte externe O₃-Dosis über Schwellenwert von 40 nl l⁻¹ (AOT40) wurde nach (Fuhrer, 1994) berechnet, als die Summe der Stundenmittelwerte der Ozonkonzentrationen > 40 nl l⁻¹ (nach Subtraktion des Basisniveaus von 40 nl l⁻¹) bei gleichzeitig herrschenden Lichtbedingungen > 50 W m⁻² (d.h., die Nachtstunden werden nicht berücksichtigt). AOT40 und SUM0 wurden für die Dauer der Vegetationsperiode gebildet. AOT40 stellt das derzeit in Europa gültige Grenzwertkonzept für Ozon bei Pflanzen dar, vgl. Skärby (1994), Fuhrer et al. (1997), Matyssek et al. (2004).

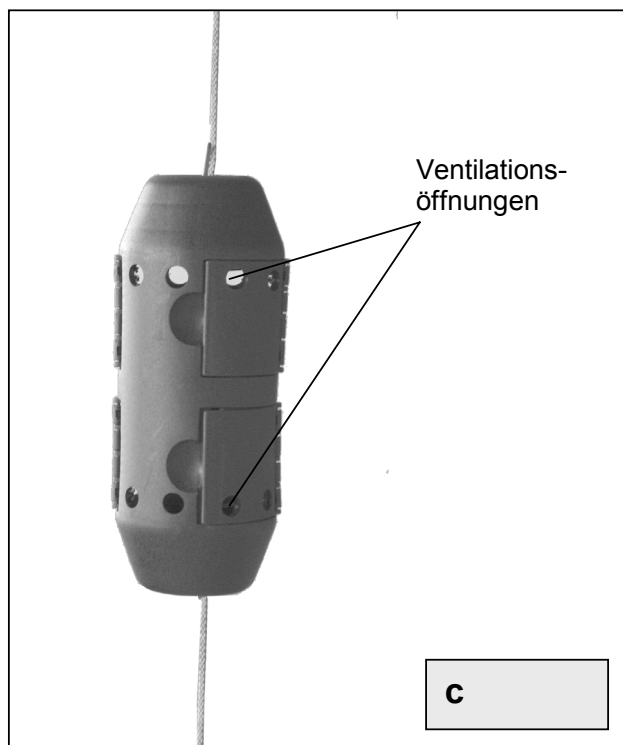
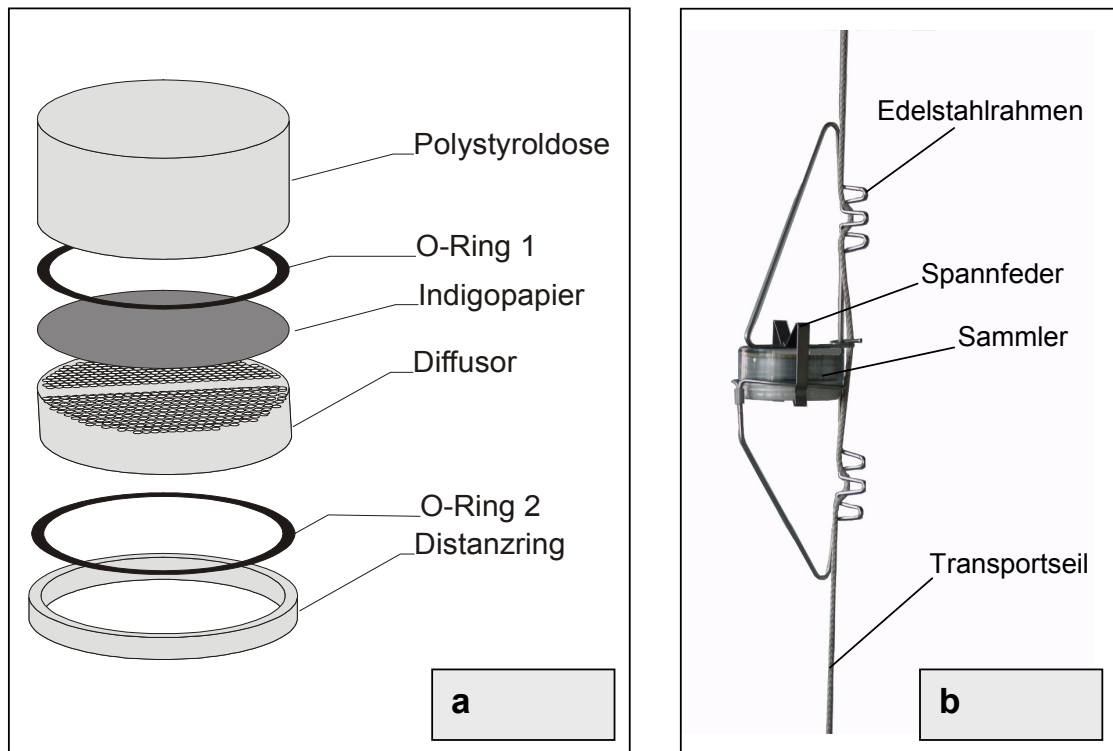


Abb. 2-6:

a: Aufbau des Passivsammlers vom Typ 'D'. Die 1 cm dicke Diffusorscheibe besteht aus 320 vergossenen Glaskapillaren.

b: Sammler im Schnellwechselrahmen, in welchem er mit dem Transportseil in die Messposition in der Baumkrone gezogen wird.

c: Schnellwechseleinheit mit zusätzlicher Schutzbox. Sie kann mit einem Handgriff aufgeklappt und entfernt werden.

Entwicklung und Betreuung: H. Werner und C. Heerd. Graphik aus Nunn et al., 2004.

2.5 Biochemische Methoden

Blattproben für die biochemischen Messungen im Jahresgang wurden von Mai 2000 bis August 2001 im 14-tägigen bis monatlichen Abstand für Buche und Fichte in der Sonnen- und Schattenkrone in unmittelbarer Nähe der 40 Messäste genommen. Im Juli 2001 wurde an zwei

Tagen eine Probenahme in 4-stündigen Intervallen an zwei Buchen (je eine unter $1xO_3$ und $2xO_3$) durchgeführt, um die tagesperiodischen Schwankungen der biochemischen Parameter zu ermitteln. Weiterhin wurden einmalig Blattproben von Buche mit verschiedenen starken Fraßschäden durch den Buchenspringrüssler (*Fagocytba cruenta*) genommen, um den eventuellen Einfluss der Fraßschäden auf die untersuchten biochemischen Parameter abzuschätzen. Die Blattproben (Buche: 5 Blätter; Fichte: Nadeln von 6 cm langen Zweigstücken vom 0 und 1 jährigen Jahrgang) wurden sofort nach der Probenahme mit Hilfe von Trockeneis eingefroren und dann bei -80°C bis zur Analyse gelagert.

2.5.1 1-Aminocyclopropan-1-carbonsäure (ACC) und Polyamine

Analyse

Die Analyse von freiem und konjugiertem ACC erfolgte auf Basis der Standardmethode von Lizada & Yang (1979), welche auf der chemischen Oxidation von ACC zu Ethylen beruht. Zur Extraktion von freiem und konjugiertem ACC wurden eine Spatelspitze Polyvinylpolypyrrolidon (PVPP) und 1.2 ml einer 2-%tigen (w/v) Metaphosphorsäure zu 0.2 g homogenisiertem Blattmaterial gegeben und 15 min unter Schütteln inkubiert. Die Proben wurden zweimal 15 min zentrifugiert (15000 rpm) und nach jeder Zentrifugation 1000 μl bzw. 900 μl des Überstandes entnommen. Für die Bestimmung des freien ACC-Gehaltes wurden zu 200 μl des Extraktes 500 μl H_2O bidest und 100 μl HgCl_2 (10 mM) zugegeben und in Schraubdeckelgläsern auf Eis gestellt. Am Gaschromatographen wurden 200 μl einer Oxidationslösung (NaClO -Lösung mit 4 % verfügbarem NaClO und 10 M NaOH im Verhältnis 2/1 v/v) zugegeben, um das ACC zu Ethylen zu oxidieren, und die Schraubdeckelgläser mit gasdichten Silikonsepten verschlossen. Nach insgesamt 20 s Schütteln und 2.5 min Inkubationszeit auf Eis wurde 1 ml des Gasraums mit einer Wegwerfspritze entnommen und mit einem Perkin-Elmer Gaschromatograph mit Flammenionisationsdetektor (Autosystem XL, Überlingen, Deutschland; Porapak Q Säule 0.92 m x 2 mm) analysiert. Die Säulen-, Injektor- und Detektortemperaturen betragen 50, 150 bzw. 200°C . Als Trägergas diente Stickstoff (Linde, Unterschleißheim) bei einer Durchflussrate von 30 ml min^{-1} . Die Retentionszeit für Ethylen betrug unter diesen Bedingungen 0.75 min. Zur Bestimmung des Gesamt-ACC-Gehaltes im Blattmaterial wurden weitere 200 μl des Überstandes mit 40 μl 2 N HCl versetzt und bei 120°C einer dreistündigen sauren Hydrolyse unterzogen. Danach erfolgte durch Zugabe von 2 N NaOH eine Neutralisierung des Hydrolysates, welches in ein Schraubdeckelglas gefüllt, mit 240 μl H_2O bidest und 100 μl der obigen Oxidationslösung versetzt, und verschlossen auf Eis gestellt wurde. Die weitere Analyse erfolgte, wie oben beschrieben. Das konjugierte ACC wurde durch Subtraktion aus dem Gesamt-ACC-Gehalt und dem Gehalt an freiem ACC berechnet.

Bei den Polyaminen Putrescin, Spermidin und Spermin wurde die freie Form auf Basis von Langebartels et al. (1991) bestimmt. Zur Extraktion der freien Polyamine wurde 1.25 ml einer 5-%tigen (v/v) Perchlorsäure zu 0.1 g homogenisiertem Blattmaterial gegeben. Nach einstündiger Inkubation und 10-minütiger Zentrifugation (20000 g, 4°C) wurden 15 μl des Überstandes mit 360 μl 0.1 M NaHCO_3 , 100 μl Azeton und 200 μl 0.1 mM 9-fluorenylmethylchloroformate (FMOC) in Azeton versetzt. Die Proben wurden zuerst 5 min bei Raumtemperatur und anschließend 10 min bei 50°C inkubiert. Nachdem die Proben auf Eis abgekühlt waren, wurden

300 µl Ethanol zugegeben und 20 µl der Lösung für die HPLC-Analyse verwendet. Die freien Polyamine wurden mittels eines MeOH/Wasser Gradienten (0 bis 30 min 80 - 100 %; 30 bis 37 min 100 %) auf einem Merck/Hitachi HPLC-System (Pumpe 16200, Integrator D 2500; Merck, D-Darmstadt) mit einer Spherisorb ODS II Säule (5 µm, 250 x 4.6 mm, Bischoff) aufgetrennt. Die Detektion erfolgte durch ein Spectrofluorimeter (RF 551, Shimadzu, D-Duisburg) bei einer Anregungswellenlänge von 260 nm und einer Emissionswellenlänge von 313 nm.

Die ACC und Polyamin-Gehalte wurden auf Blatt-Frischgewicht [nmol g fw^{-1}] bezogen.

ACC Zugabe-Experiment

Im Jahr 2001 wurde in einem Vorversuch geklärt, ob es möglich ist, O_3 -bedingte Blattschädigung durch die exogene Zugabe von ACC zu verstärken. Da dies gelang, wurde im Jahr 2002 ein ACC Zugabe-Versuch mit jeweils 3 Parallelen pro Behandlung (+ACC) und Kontrolle in der Sonnenkrone einer Buche an separaten Ästen mit 40 - 60 Blättern durchgeführt. Eine 1 mM ACC-Lösung wurde 3-mal im Abstand von 10 - 14 Tagen auf die +ACC-Äste aufgesprüht. Die Äste wurden sodann in Teflontüten für eine Einwirkzeit von 2 Stunden verpackt. Die Kontrolläste wurden, bis auf die fehlende ACC-Zugabe zum Sprühwasser, auf die gleiche Weise behandelt. Als Lösungsvermittler diente Tween 20 (0.01 % v/v). Für die Versuchsäste wurde eine alternierende Anordnung zwischen Behandlung und Kontrolle gewählt. 35 Tage nach der Erstapplikation und 14 Tage nach der letzten ACC-Zugabe wurden ACC, Polyamine und Salicylsäure aus geerntetem Blattmaterial bestimmt.

Am Tag der letzten ACC-Behandlung erfolgte nach 2 Stunden Einwirkdauer eine Analyse des Ethylengehaltes der Luft in den Teflonsäcken. Dafür wurden Luftproben mittels einer 1 ml Wegwerfspritze entnommen und im Labor mit dem Perkin-Elmer Gaschromatograph analysiert (vgl. ACC-Analyse). An den Versuchsästen wurden die chlorotischen und nekrotischen Blattflächen (Zelltod) sowie Blattverlust und der Insektenfraß bonitiert. Die Angabe von Blattschädigung und Blattverlust erfolgten in % bezogen auf die Blattfläche am Beginn des Experiments.

2.5.2 Salicyl- und Gentisinsäure

Analyse

Die Bestimmung der Salicyl- (SA) und Gentisinsäure-Gehalte (GA) erfolgte nach Raskin et al. (1989), Yalpani et al. (1991) und Yalpani et al. (1993). Aus 0.2 g homogenisiertem Blattmaterial wurde ein Methanol-Extrakt (9 ml; 100 % Methanol) erstellt. Die Lösung wurde im Rotationsverdampfer verdampft und der Rückstand in 2 ml Ameisensäure (20 % v/v) wieder aufgenommen. Nach Zugabe von 50 µl HCl (32 % v/v) wurde die Probe mit 8 ml einer 1:1 Cyclohexan/ Ethylacetat-Mischung ausgeschüttelt. Dabei geht die in saurer Lösung protonierte Salicylsäure in die organische Phase über, das Glykosid der Salicylsäure (konjugierte Salicylsäure) verbleibt in der wässrigen Phase. Der organische Überstand (Cyclohexan/ Ethylacetat) wurde wiederum im Rotationsverdampfer bis zur Trockenheit eingedampft und dann in 500 µl Probenpuffer (Puffer A + 20 % Methanol; siehe unten) aufgenommen. Nach Zentrifugation (15000 rpm; 10 min) wurde die Probe in ein HPLC-

Röhrchen überführt. Das in der wässrigen Phase (Ameisensäure) befindliche Glykosid der Salicylsäure wurde durch saure Hydrolyse (1.3 ml HCl 32 % v/v; 1 h; 80°C) aufgeschlossen und nach Abkühlung dem gleichen Analyseverfahren wie die freie Salicylsäure unterzogen. Gentisinsäure wird gleichzeitig mit der Salicylsäure extrahiert. Die Standardmethode zur Detektion von Salicyl (SA)- und Gentisinsäure (GA) musste an Buche angepasst werden, da bei der HPLC-Messung (High-Liquid Pressure Chromatography) mittels Fluoreszenz-Detektion Hydroxyzimtsäurederivate fast gleichzeitig mit GA von der HPLC-Säule eluierten. Es wurde eine neue Trennmethode auf der Basis der Gradientenelution entwickelt (Tab. 2-4): Die Pufferlösung A aus Zitronensäure (30 mM) und Natriumtrihydrat (27 mM) wurde im pH-Wert verändert (pH 5.0 auf 3.5 gesenkt; die Zugabe von NaOH zur Pufferlösung entfiel). Dies veränderte das Elutionsverhalten von GA und SA dahingehend, dass sie länger auf der Säule blieben und sich dadurch voneinander und den Hydroxyzimtsäurederivaten trennten. Damit SA unter diesen Bedingungen von der Säule eluierte, musste ein Methanolanteil von 15 % erreicht werden. Dieser entstand durch Mischung von Puffer A mit Puffer B (5 % Wasser und 95 % Methanol v/v) über einen Zeitraum von 3 min. Die neuen Retentionszeiten betragen 9 min für Gentisinsäure und 20 min für Salicylsäure. Die beiden Substanzen wurden mittels Zugabe von Standards (käufliche Salicyl- und Gentisinsäure in 20 % Methanol) identifiziert.

Die Salicyl- und Gentisinsäure-Gehalte wurden auf Blatt-Frischgewicht [nmol g fw^{-1}] bezogen.

Tab. 2-4: Gradient für die Trennung von Salicyl- und Gentisinsäure mittels HPLC

Zeit [min]	Puffer A: pH 3,5 [%]	Puffer B [%]
0-10	100	0
10-13	85	15
13-23	85	15
23-24	0	100
24-34	0	100
34-35	100	0
35-40	100	0

2.5.3 Weitere phenolische Inhaltsstoffe: 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl

Analyse

Aus einem Aliquot von 80 mg Blatthomogenat (Blattmaterial/Celite = 1:1; Homogenisation 1.5 min am Dismembrator; Braun, Melsungen) wurde ein Methanolextrakt (450 μl , Methanol Lichrosolv, Merck) erstellt und nach Extraktion über Nacht im Kühlschrank abzentrifugiert (11000 rpm; 10 min). Der klare Überstand diente zur HPLC-Analyse der löslichen phenolischen Inhaltsstoffe. Die zellwandgebundenen Inhaltsstoffe wurden mit Natronlauge (150 μl 1 N NaOH mit 100 mM Ascorbinsäure und 0.2 % NaBH_4 , 17 h bei Raumtemperatur im Dunkeln) aus den Rückständen der Methanolextraktion freigesetzt. Das Hydrolysat wurde mit Ameisensäure neutralisiert (150 μl 1.5 N Ameisensäure), 1:2 mit Methanol verdünnt und ebenfalls an der HPLC-Anlage analysiert. Die Messung erfolgte an einem Gold 7.11 HPLC-System (Beckman) mit einer Spherisorb ODS II Säule (5 μm , Bischoff, Leonberg). Die mobile Phase bestand aus Lösung A (H_2O) und Lösung B (Methanol), beide Lösungen mit Ammoniumformiat und Ameisensäure. Der Gradient für zellwandgebundene Phenole (0 - 5 min: 0 % B; 5 - 45 min: 0 - 100 % B; Turunen et al., 1999) unterschied sich von dem für lösliche Inhaltsstoffe (J.

Rothenburger, unveröffentlicht): Alle chromatographischen Bedingungen sind gleich wie bei zw-gebundenen Inhaltsstoffen, der Gradient ist nur länger). Die Detektion erfolgte jeweils bei 280 nm (Diodenarray-Detektor 168, Beckman). Besonderes Augenmerk wurde auf die Identifizierung des 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl gelegt, welches als potentiell Phytoalexin bei Buchen gilt. Es eluiert bei einer Retentionszeit von 71.8 min von der Säule (vgl. Absorptionsspektrum: Abb. 2-7). Die Analysen wurden von Frau Susanne Stich (Sekundärstoffwechsel, Dr. W. Heller; Biochemische Pflanzenpathologie der GSF, Neuherberg) durchgeführt.

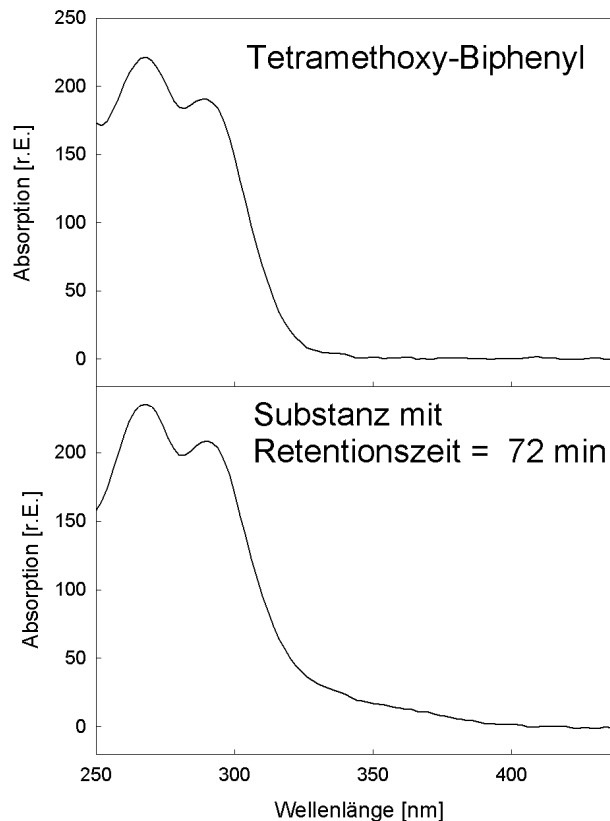


Abb. 2-7: Absorptionsspektrum von 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl. Die obere Teilgraphik zeigt das Absorptionsspektrum der Referenzsubstanz, die Untere das Absorptionsspektrum des aus Buche isolierten Phenols mit einer Retentionszeit von 72 Minuten.

2.6 Bonitur der Phänologie und Blattschädigung

Buche

In den Jahren 2000 - 2002 wurden Austrieb (in 7 Stufen, Tab. 2-5) sowie der Verlauf der herbstlichen Seneszenz der Messbäume dokumentiert (vgl. Brügger, 1998; Nunn et al., 2002). Die seneszenten Blattfläche (verfärbte plus abgefallene Blattfläche) wurde angegeben in Prozent der jeweiligen Ausgangsblattfläche der 20 Messäste. Um die abgefallene Blattfläche zu ermitteln, wurden die Äste vor Beginn des herbstlichen Blattfalls in engmaschige, handelsübliche Baumnetze (Maschenweite = 1 cm²) verpackt. Mittels einer sigmoidalen Anpassung nach Boltzman (vgl. Kapitel 2.10) wurde das Datum bestimmt, an dem 50 % der Blätter verfärbt und/oder abgefallen waren. Dieses Datum diente als Vergleich zwischen den Ozonbehandlungen (1xO₃; 2xO₃) und den Sonnen- und Schattenkronenästen bei Buche. Der

phänologische Endpunkt für die Ozonaufnahme-Modellierung (EGS= „end of growing season“, vgl. Kapitel 2.9.1) wurde ebenfalls auf dieses Datum bezogen. Das Vergleichsdatum für den Austrieb wurde durch die sigmoidale Boltzman-Anpassung beim Austriebsstadium 3 (Tab. 2-5) festgelegt. Der Startzeitpunkt der Ozonaufnahme-Modellierung (SGS= „start of growing season“, vgl. Kapitel 2.9.1) bezog sich ebenfalls auf dieses Datum.

Die Anzahl männlicher und weiblicher Blüten wurde nach einer 4-stufigen Skala im Frühjahr 2001 und 2002 aufgenommen: 0 = keine, 1 = wenig, 2 = mittel, 3 = viele Blüten. Nach Entwicklung eines Boniturschlüssels für Schädigungssymptome in Buchenblättern auf der Basis von Hartmann et al. (1995) und eigenen Beobachtungen sowie Photographien wurden makroskopische Veränderungen im Jahresverlauf (2001 - 2002) bonitiert (Tab. 2-6).



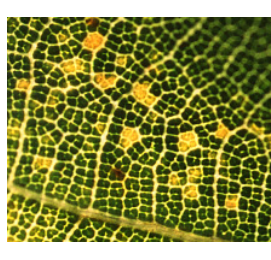




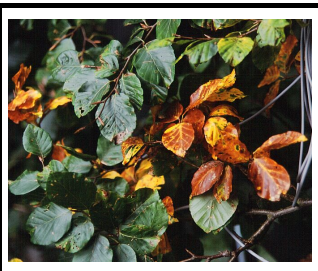



Tab. 2-5: Boniturschema des Austriebs bei Buche und Fichte vgl. Brügger (1998).

Baumart/ Austriebsstadium	Definition
Buche	
0	Winterknospen
1	Knospen gestreckt, kein Grün sichtbar
2	grüne Blatt-Spitzen an den Knospen sichtbar
3	erste Blätter sichtbar, gefaltet
4	Blätter entfaltet, hängend
5	Blätter waagrecht abstehend, Langtrieb gestreckt, aber hängend
6	Blätter voll entwickelt, Langtrieb abstehend
Fichte	
0	Winterknospen, Knospen geschlossen, nicht verdickt
1	Knospen verdickt, grüne Nadeln schimmern durch Knospenhülle durch
2	Knospen infolge Verdickung aufgeplatzt, Knospenhaube teilweise abgeworfen
3	Längenwachstum beginnt
4	fortgeschrittenes Längenwachstum
5	Nadeln der neuen Triebe sind leicht abgespreizt
6	Längenwachstum abgeschlossen, Auftreten neuer Knospenanlagen am Spitzentrieb

In den Jahren 2000 und 2001 wurde bei 20 zufällig ausgewählten Blättern der Intensivmessäste in der Sonnen- und Schattenkrone bei Buche die prozentuale Schädigung, im Bezug auf die Gesamtblattfläche der untersuchten Blätter nach Tab. 2-6 bonitiert. Die Bonitur erfolgte im 2 bis 4 wöchentlichen Rhythmus. Bei dieser Methode der zufälligen Blattauswahl variierten die Messergebnisse stark. Im Jahr 2002 wurde, um die Varianz einzuschränken, die Bonitur an jeweils 10, am Beginn der Vegetationsperiode ausgewählten Blättern durchgeführt. Zusätzlich wurden weiterhin 10 zufällig ausgewählten Blättern bonitiert, um die Vergleichbarkeit zu den 2001 gewonnenen Daten zu gewährleisten und die beiden Boniturmethoden zu vergleichen.

Da ozonbedingte Blattschädigungen an adulten Buchen unter Freilandbedingungen nicht ausreichend dokumentiert waren, wurde der jahreszeitliche Verlauf der Blattsymptomatik und die ozonbedingte Entstehung der Blattschädigungen im Kranzberger Forst von den Experten des europäischen „Ozone Validation Center“ in Birmensdorf/Schweiz validiert (Frau Dr. M.S. Günthardt-Goerg, WSL, Birmensdorf/Schweiz; (Vollenweider et al., 2003b; Anhang B - D).

Tab. 2-6: Schadklassen der phänologischen Blattschädigungsbonitur; Photos: Angela Nunn.

Chlorosen	flächige Nekrosen	Intercostal-Nekrosen	Kutikularfraß
			
großflächige Chlorosen, die nicht auf Intercostalfelder beschränkt sind	großflächige Nekrosen, die nicht auf Intercostalfelder beschränkt sind	punktförmige Nekrosen (Zelltod), die Intercostalfelder dritter oder vierter Ordnung betreffen ¹	Buchenzirpe (<i>Fagocyba cruenta</i>) vgl. Hartmann et al, (1995) einzelne Zellen des oberen Blattgewebes betroffen
Gallbildung		Pilzschäden	
			
Buchenblattgallmücke (<i>Mikiola fagi</i>)	Gallmücke (<i>Hartigiola annulipes</i>)	Buchenbräune (<i>Apiognomonina errabunda</i>) z.T. ganze Zweige betroffen	
Insektenschäden: Fraßschäden			Sonstige
			
Buchenspringrüssler (<i>Rhynchaenus fagi</i>)	Buchenzierlaus (<i>Phyllaphis fagi</i>)	Verformung des Blattes: Verursacher unbekannt	

¹validiert als ozonbedingte Blattschädigung durch „Ozone Validation Center“ Birmensdorf/Schweiz im Jahr 2001.

Zur mikromorphologischen und histochemischen Überprüfung der Schädigungssymptome (Günthardt-Goerg, 2001; Vollenweider et al., 2003a) an Buche wurden im Jahr 2001 im August und 2002 monatlich von Mai bis Oktober Blattproben an das „Ozone Validation Center“ zur Analyse gegeben. Von den ausgewählten Blättern zweier Messbäume der 1xO₃- Behandlung und zweier aus der 2xO₃-Behandlung wurden je zwei Blattrondelle mit 1 cm Durchmesser herausgestanzt. Eines dieser Rondelle wurde in Methanol und das andere durch Infiltration mit Glutaraldehyd-Lösung (pH 7) fixiert. Alle Blätter wurden vor und nach der Rondellentnahme photographisch dokumentiert.

Im Jahr 2003 wurden ergänzende Messungen zur Blattschädigung an Buche mit einer neuen, 2-dimensional-bildgebenden Chlorophyllfluoreszenz-Analytik durchgeführt (Imaging-PAM, Firma Walz; Anhang D).

Häufig war das Absterben mit einem Ausbruch des endophytischen Pilzes *Apiognomonia errabunda* (A) verbunden. Bei Buche konnten 9 Äste von 1999 - 2002 kontinuierlich vermessen werden, bei den anderen 11 Ästen gab es keine durchgehenden Zeitreihen. Bei Fichte ist in diesem Zeitraum kein Messast abgestorben.

2.7.1 SLA-Bestimmung

Buche

Ende August wurde der SLA-Gradient der Blätter („**Specific Leaf Area**“ = spezifische Blattfläche als Quotient „Blattfläche/Blatttrockenmasse“; [$\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$]) vom Astansatz (Beginn der Belaubung) bis zur Astspitze an den 20 Buchenästen bestimmt. Je 5 Blätter wurden vom Ersten bis zum letzten Drittel des Asts entnommen, die Blattfläche sofort mittels Delta-T Scan 2.0 (Delta-T, Burwell, UK) ermittelt und die Blätter dann bei 60°C, 2 Tage bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Aus dem Trockengewicht und der ermittelten projizierten Blattfläche wurde SLA [$\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$] berechnet. Das gleiche Verfahren wurde auf alle Buchenblätter angewendet, an denen Gaswechsel gemessen wurde. Die SLA liefert eine wichtige Skalierungsgröße für den Vergleich der Gaswechseldaten zwischen 1xO₃ und 2xO₃, Sonnen- und Schattenkrone und Buche und Fichte.

Fichte

Zur Bestimmung der SLA der Fichtennadeln, an denen Gaswechsel gemessen wurde, kam das gleiche Verfahren wie bei Buche zum Einsatz. Die Nadeln wurden nach der Messung von den Zweigstücken getrennt und ihre projizierte Fläche mittels Delta-T Scan bestimmt. Die Gesamtoberfläche der Fichtennadeln wurde aus der projizierten Nadelfläche durch Multiplikation mit dem Faktor 2.6 nach Oren et al. (1986) berechnet.

2.7.2 Blattbiomasse-Bestimmung und Berechnung der Blattoberflächen

An 40 Ästen der 20 Messbäume (je einer in der Schatten- und Sonnenkrone) wurden in den Jahren 2001-2003 vor Beginn der Vegetationsperiode Zuwachsmessungen durchgeführt (vgl. Reiter et al., 2005; Reiter, 2004).

Bei Buche wurden die Knospenanzahl, die Anzahl der Neutriebe und der Längenzuwachs an allen Trieben pro Ast im Vergleich zum Vorjahr bestimmt. Um die Gesamtblaubmasse der Messäste zu bestimmen, wurden die Äste vor Beginn des Laubfalls mit Netzen umhüllt (vgl. Kapitel 2.6). Am Ende der Vegetationsperiode wurde die Blatttrockenmasse der sich in den Netzen befindlichen Blättern bestimmt (60°C; 2 Tage) und um den aus den Fraß- und Blattverlust-Boniturdaten (vgl. Kapitel 2.6) bestimmten, prozentualen Blattverlust während der Vegetationsperiode korrigiert. Die Gesamt-Blattoberflächen der Messäste, auch derjenigen innerhalb der Walz-Gaswechsellküvetten, wurden durch Multiplikation der Blatttrockenmasse mit den an den Messästen, im Herbst bestimmten SLA-Werten berechnet.

Bei Fichte wurde die benadelte Länge der diesjährigen, ein- und zweijährigen Nadeljahrgänge (NJ) sowie die gesamte benadelte Länge aller Nadeljahrgänge älter als zwei Jahre bestimmt. Zusätzlich wurde die Anzahl der nadeltragenden sowie der nadellosen Jahrgänge am Messast gezählt. Der Zuwachs im Vergleich zum Vorjahr ergab sich aus der zugewachsenen Länge des

diesjährigen NJ im Vergleich zur benadelten Gesamtlänge des Fichtenzweiges im Vorjahr. Zur Berechnung der Nadelmasse sowie der Nadeloberfläche wurde das Zweig-Biomasse-Modell von Reiter et al. (2005) und Reiter (2004) verwendet. Im Jahr 2002 wurde, zur Parametrisierung des Biomasse-Modells für Fichtenzweige, die durchschnittliche Nadellänge, Nadeldichte abhängig vom Nadeljahrgang und die SLA-Verteilung an einem Sonnen- und einem Schattenast von Fichte bestimmt (vgl. Reiter, 2004). Funktionen für die spezifische Nadellänge (SNL ; Gleichung 1) und die spezifische Blattfläche (SLA ; Gleichung 2) wurden abhängig vom Nadeljahrgang (NJ), der relativen Kronenhöhe ($r_{Höhe}$; d.h. Position des Astes im belaubten Kronenanteil zwischen 0 = Kronenansatz und 1 = Apex) und der relativen Entfernung am Ast vom Stamm ($r_{Länge}$; zwischen 0 = Astansatz und 1 = Astspitze) bestimmt.

$$SNL = \max\left[2.8; -2.049 * \ln(NJ) - 4.756 * r_{Höhe} + 1.914 * r_{Länge} + 8.63\right] \quad \text{Gleichung 1}$$

$$SLA = \max\left[2.8; -1.836 * \ln(NJ) - 4.261 * r_{Höhe} + 1.482 * r_{Länge} + 7.83\right] \quad \text{Gleichung 2}$$

Die Gesamtlänge aller Nadeln (l_{blNJ}) an einem Ast wurde aus der jahrgangsspezifischen Nadeldichte (d_{NJ}) und der mittleren Nadellänge (l_{mittel} ; 14.84 mm +/- 1.017 mm; n = 109 Fichtentriebe) ermittelt. Die Gesamtblattmasse (M_{bl} ; Gleichung 3) und die projizierte Oberfläche ($O_{proj.}$; Gleichung 4) der Fichtenäste wurde mit Hilfe der Funktionen für SNL und SLA berechnet. Die Gesamtoberfläche der Fichtennadeln wurde aus $O_{proj.}$ durch Multiplikation mit dem Faktor 2.6 nach Oren et al. (1986) berechnet. Auch die Oberflächenbestimmung der Fichtenäste in den Walz-Gaswechsellküvetten (vgl. Kapitel 2.8.2) zur Berechnung der Gaswechsellparameter wurde über das gleiche Modell durchgeführt. Für weitere Details siehe Reiter et al. (2005) und Reiter (2004).

$$M_{bl} = \sum_{NJ, Höhe, Länge} \frac{l_{blNJ} * d_{NJ} * l_{mittel}}{SNL_{NJ, Höhe, Länge}} \quad \text{Gleichung 3}$$

$$O_{proj.} = \sum_{NJ, Höhe, Länge} \frac{l_{blNJ} * d_{NJ} * SLA_{NJ, Höhe, Länge} * l_{mittel}}{SNL_{NJ, Höhe, Länge}} \quad \text{Gleichung 4}$$

2.7.3 Vermessung der besetzten Astvolumen

Die Raumbesetzung des belaubten Anteils der 40 untersuchten Buchen- und Fichtenäste wurde mittels eines Kegelstumpf-Modells (Gleichung 5; Reiter, 2004; Reiter et al., 2005), durch die Vermessung der maximalen horizontalen (d_{hi}) und vertikalen (d_{vi}) Ausbreitung des Laubes an i Positionen entlang der belaubten Hauptachse (l), berechnet. Die horizontalen und vertikalen Ausdehnungen des belaubten Astanteils im Raum dienen als Durchmesser der Ellipsen, welche neben der Entfernung ($l_{i+1}-l_i$) zwischen den beiden Ellipsen auf der Hauptachse, die Grundlage der Kegelstümpfberechnung sind. Die Summe aller Kegelstümpfe ergibt das belaubte Astvolumen (V) und somit die Raumbesetzung dieses Astes. Die Messungen wurden von 1999 - 2002 einmal pro Jahr vor dem Beginn der Vegetationsperiode durchgeführt. Die weitere Auswertung der Raumbesetzungsdaten erfolgte als prozentualer Volumenzugewinn pro Jahr (vgl. Kapitel 2.10). Daten für 1999 - 2000 aus Reiter (2004).

$$V = \sum_{i=0}^{n-1} \frac{\pi * (l_{i+1} - l_i)}{3} + \left\{ \frac{d_{vi} * d_{hi}}{4} + \sqrt{\frac{d_{vi} * d_{hi} * d_{vi+1} * d_{hi+1}}{16}} + \frac{d_{vi+1} * d_{hi+1}}{4} \right\} \quad \text{Gleichung 5}$$

2.7.4 Baumhöhen und Höhe der Messäste über Boden

Die Höhe der Messäste von Buche und Fichte über Boden wurde für die Jahre 2001 und 2002 mittels eines Maßbandes vom Gerüst aus bestimmt. Die Messung der Baumhöhe wurde durchgeführt von P. Wipfler und R. Grote (Waldwachstumskunde, TUM). Bei Fichte wurde durch Messung der Zuwachslänge des Haupttriebes (Maßband; Messung aus der Krangondel im Jahr 2003) die Baumhöhe bis ins Jahr 1999 zurückgerechnet.

Tab. 2-8: Höhe der Versuchsbäume und maximale Höhe der Messäste in Meter über Boden: oberer Wert Schattenast (Schatten), unterer Wert Sonnenast (Sonne).

Buche Baumhöhe [m]										
Jahr/	399	408	409	410	412	437	439	443	480	482
Baumnummer										
2002	25.16	23.61	23.50	23.80	23.80	22.71	22.80	23.17	24.96	24.38
Buche Höhe der Messäste über Boden [m]										
Jahr/	399	408	409	410	412	437	439	443	480	482
Baumnummer										
2002 Schatten	20.80	20.30	19.00	19.25	18.10	18.70	17.30	18.10	14.45	18.70
Sonne	24.10	22.40	22.50	23.00	23.30	20.40	21.80	22.25	24.00	23.35
Fichte Baumhöhe [m]										
Jahr/	373	374	521	535	537	419	483	484	485	486
Baumnummer										
1999	21.03	24.09	22.74	25.30	26.57	23.45	26.69	28.13	22.99	20.69
2000	21.11	24.49	23.04	25.98	27.09	23.75	26.94	28.44	23.49	21.14
2001	21.23	24.89	23.44	26.64	27.48	24.00	27.13	28.91	24.11	21.63
2002	21.38	25.29	23.79	27.25	27.64	24.40	27.52	29.33	24.64	22.17
Fichte Höhe der Messäste über Boden [m]										
Jahr/	373	374	521	535	537	419	483	484	485	486
Baumnummer										
2002 Schatten	17.10	18.30	16.65	18.30	17.05	17.35	17.00	17.60	16.30	17.05
Sonne	20.30	22.20	21.70	24.00	21.50	21.05	23.10	25.30	21.00	20.50

2.7.5 Zuwachsmessung des Stammdickenwachstums

Ab Mai 1997 wurde der BHD-Durchmesserzuwachs mittels Dendrometerbändern während der Vegetationsperiode monatlich von P. Wipfler und R. Grote (Waldwachstumskunde, TUM) auf der Versuchsfläche aufgezeichnet und zur Verfügung gestellt. Die BHD-Durchmesser [cm] wurden für die 20 Versuchsbäume auf Flächenbasis (Kreisfläche in cm²) umgerechnet und der durchschnittliche prozentuale sowie absolute Jahres-Flächenzuwachs der Einzelbäume untereinander und zwischen den Ozonbehandlungen verglichen.

2.8 Ökophysiologische Methoden

2.8.1 Chlorophyll-Fluoreszenzmessung

Neben dem in Kapitel 2.6 bereits erwähnten „Imaging-PAM“ System wurde die Chlorophyll-Fluoreszenz auch mit dem „Mini-PAM“ Messsystem untersucht (Walz, Effeltrich /D). Das Gerät

misst die Chlorophyll a - Fluoreszenz mittels der amplitudenmodulierten Lichtpuls-methode. Die Effizienz der Quantenausbeute im Photosystem II (QY) wurde nach folgender Formel berechnet:

$$QY = \frac{(Fm' - F)}{Fm'}$$

Gleichung 6

QY = Effizienz der Quantenausbeute im Photosystem II

F = die Fluoreszenzintensität des lichtadaptierten Blattes

Fm' = maximale lichtadaptierte Fluoreszenz des Blattes nach einem sättigenden Lichtpuls (3000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) von 800 ms Dauer welcher zusätzlich zur Umgebungsstrahlung appliziert wird (Schreiber & Bilger, 1993).

Während der Messungen wurde darauf geachtet, die Blattstellung und den Beschattungsgrad des Blattes beizubehalten, um die Lichtbedingungen, an die das Blatt adaptiert war, nicht zu verändern.

Um einen eventuellen Einfluss der Ozonbehandlung auf die Effizienz der Quantenausbeute am Photosystem II feststellen zu können, erfolgten im Jahr 2001 die Messungen von QY im monatlichen Abstand an Strahlungstagen jeweils zwischen 11:00 und 13:00 Uhr MEZ zur Bestimmung der Leistungsfähigkeit der Reaktionszentren des Photosystems II unter maximaler Lichtbelastung. Zusätzlich wurden in zwei Tagesgangmessungen (Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang) QY-Werte lichtadaptierter Buchenblätter und Fichtennadeln in der Sonnen- und Schattenkrone an den 40 Messästen bestimmt. Im Jahr 2002 wurden die monatlichen Messungen unter den Lichtverhältnissen der Morgen- und Abenddämmerung aufeinander folgender Tage zum Nachweis potentieller chronischer Schädigung des Photosystems II fortgeführt. Die saisonal unterschiedlichen Zeiten des Sonnenauf- und untergangs wurden berücksichtigt, sodass die Blätter der Messäste im Jahresverlauf immer gleichen Lichtverhältnissen ausgesetzt waren.

2.8.2 Photosynthesemessung

Abhängigkeitsfunktion der Photosyntheserate von der CO₂-Versorgung (A/Ci-Kurven)

Die Beurteilung der photosynthetischen Leistungsfähigkeit eines Blattes unter Feldbedingungen erfolgte anhand der gemessenen Abhängigkeitskurven der Photosyntheserate (A) von der CO₂-Konzentration in den Blatt-Interzellularen (Ci; „A/Ci-Kurve“: Abb. 2-8). Mit einem tragbaren CO₂/H₂O-Diffusionsporometer (Li-6400, LI-COR Inc., Nebraska, USA) wurden bis zu dreimal pro Messjahr an ausgewählten Blättern und Nadeln der 40 Messäste A/Ci-Kurven nach folgendem Schema gemessen: [CO₂] in der Blattküvette (Ca) = 360, 80, 180, 720, 2000 $\mu\text{l l}^{-1}$ (Abb. 2-8) unter Lichtsättigung (1500 PPFD [$\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$]; PAR-Kunstlicht), bei 25°C und 30 - 40% Luftfeuchtigkeit. Die Auswirkungen der Blattschädigungen auf die Photosyntheseleistung wurden zusätzlich im August-September 2000 - 2002 an geschädigten Buchen-Blättern untersucht: Der Prozentsatz der geschädigten Blattfläche an der Gesamtblattfläche wurde nach Tab. 2-6 Kapitel 2.6 bestimmt und anschließend an diesem Blatt eine A/Ci-Kurve gemessen. Am Ende jeder Messung einer CO₂-Abhängigkeitskurve stand die Bestimmung der Atmungsrate unter Umgebungs-CO₂-Konzentration (360 ppm), wobei die Küvette verdunkelt und die Stabilisierung des Messwertes abgewartet wurde (Dauer ca.

10 min). Dadurch wird die mitochondriale Atmungsrate unter Tagesbedingungen (r_{day}) der Blätter und Nadeln bestimmt (Villar et al., 1994).

Die gemessenen Blätter und Nadeln wurden anschließend zur SLA-Bestimmung geerntet.

Weitere analytische Gaswechselfparameter wurden nach Tab. 2-9 abgeleitet.

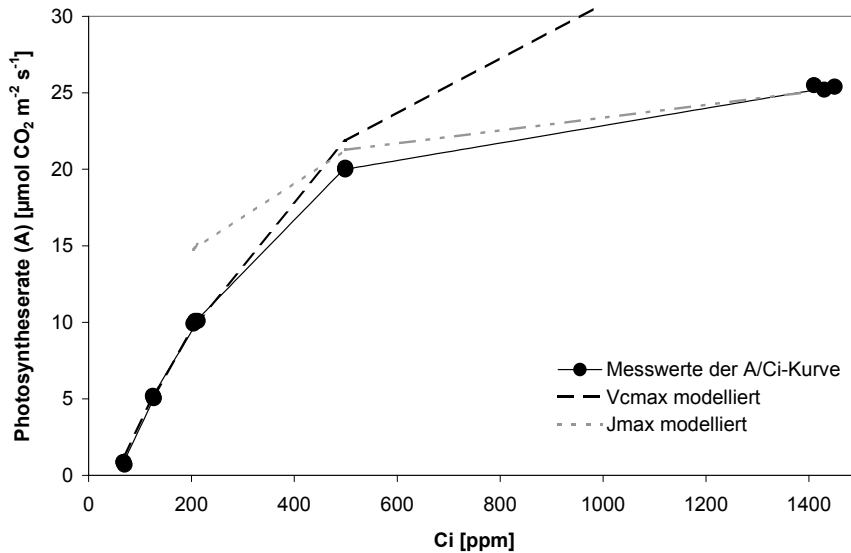


Abb. 2-8: Die gestrichelten Linien zeigen die Funktionen, mit denen nach iterativer Anpassung (Fit) an die gemessenen Wertepaare der A/Ci-Kurve (schwarze Punkte) V_{cmax} und J_{max} bestimmt werden.

Die Berechnung von V_{cmax} (maximale katalytische Aktivität der RUBISCO) und J_{max} (maximale Elektronentransportrate, Kapazität der Regeneration des CO_2 -Akzeptors während der Photosynthese) erfolgte in Anlehnung an das mechanistische Photosynthese-Modell von Farquhar et al. (1980) und von Caemmerer & Farquhar (1981). Mittels iterativer Anpassung (Excel, Microsoft Corporation, Redmond, WA, USA; vgl. Reiter, 2004) der durch die Enzymkonstanten der RUBISCO vorgegebenen Funktionen für V_{cmax} und J_{max} (Abb. 2-8) an die gemessenen Wertepaare (A/Ci) konnten V_{cmax} und J_{max} -Werte der untersuchten Bäume im Jahresgang und zwischen den Jahren verglichen werden. Die Funktion für V_{cmax} wurde an die Wertepaare der CO_2 -Abhängigkeitskurven bei $C_i \leq 360$ ppm CO_2 angepasst. J_{max} wurde durch Anpassung an die Wertepaare bei $C_i > 400$ ppm CO_2 errechnet (Abb. 2-8). Das Modell wurde parametrisiert nach Harley & Tenhunen (1991) und artspezifisch für Buche und Fichte nach Falge et al. (1997) adaptiert. Die Faktoren r_{day} (Atmungsrate tagsüber) und die photosynthetische Photoneneffizienz (ϕ_{eff}), welche ebenfalls in das Modell eingehen, wurden durch eigene Messungen zusätzlich zu jeder CO_2 -Abhängigkeitskurve bestimmt.

Tab. 2-9: Berechnete Gaswechselfparameter und Abkürzungen

Parameter	Einheit oder Berechnungsgrundlage
Netto-CO ₂ -Assimilationsrate (A) unter natürlichen Umgebungsbedingungen	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Netto-CO ₂ -Assimilationsrate bei [CO ₂] = 360 $\mu\text{l l}^{-1}$ (A₃₆₀) bei Lichtsättigung (1500 PPFD)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Netto-CO ₂ -Assimilationsrate bei [CO ₂] = 2000 $\mu\text{l l}^{-1}$ (A₂₀₀₀) bei Lichtsättigung (1500 PPFD)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Transpiration (E₃₆₀) bei [CO ₂] = 360 $\mu\text{l l}^{-1}$ bei Lichtsättigung (1500 PPFD)	$\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf (gH₂O_s) bei [CO ₂] = 360 $\mu\text{l l}^{-1}$ unter Lichtsättigung (1500 PPFD)	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
photosynthetische Photonenwirksamkeit (ph_{eff})	Steigung der Regressionsgeraden zwischen A und PPFD $\leq 80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
apparente Carboxylierungseffizienz (CE)	Steigung der Regressionsgeraden zwischen A und [CO ₂] $\leq 360 \mu\text{l l}^{-1}$
water use efficiency - photosynthetischer Wassernutzungskoeffizient (WUE)	$A_{360} / E_{360} \quad \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf pro Netto-CO ₂ -Assimilationsrate (gH₂O_s / A₃₆₀)	$\text{gH}_2\text{O}_s / A_{360} \quad \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Atmungsrate tagsüber (r_{day})	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
CO ₂ -Konzentration in den Interzellularen des Blattes (C_i)	$\mu\text{l l}^{-1}$ (ppm)
maximale katalytische Aktivität der RUBISCO (V_{cmax})	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Kapazität der Regeneration des CO ₂ -Akzeptors; potentielle maximale Elektronentransportrate bei Lichtsättigung (J_{max})	$\mu\text{mol Elektronen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Da V_{cmax} und J_{max} anhand eines mechanistischen Modells mittels Enzymkonstanten berechnet werden und diese temperaturabhängig sind, war eine Temperaturkorrektur immer dann notwendig, wenn das Porometer aufgrund zu hoher oder zu niedriger Außentemperaturen nicht in der Lage war, 25°C Blatttemperatur exakt zu regeln. Bei kleineren Abweichungen von 25°C (1 - 2°C) erfolgte die Korrektur von V_{cmax} und J_{max} anhand der vom Porometer aufgezeichneten Blatttemperatur nach Bernacchi et al. (2001) für V_{cmax} bzw. Harley et al. (1992) für J_{max} (vgl. Reiter, 2004). V_{cmax} und J_{max} korrelierten stark miteinander (Leuning, 1997), deshalb konnten fehlende Werte der V_{cmax} / J_{max} -Paare durch die Steigung der durch den Ursprung verlaufenden Regressionsgeraden zwischen den beiden Parametern berechnet werden (Tab. 2-10).

Tab. 2-10: Steigung der durch den Ursprung verlaufenden Regressionsgeraden zwischen V_{cmax} und J_{max} .

Jahr	1xO ₃		2xO ₃	
	Buche	Fichte	Buche	Fichte
2001	1.9256 $R^2 = 0.94$	2.1383 $R^2 = 0.50$	1.8892 $R^2 = 0.93$	2.6565 $R^2 = 0.70$
2002	2.1783 $R^2 = 0.78$		2.0882 $R^2 = 0.95$	
2001 und 2002	1.9614 $R^2 = 0.92$		1.9438 $R^2 = 0.93$	

Um die durch unterschiedliche Blattdicken verursachte Varianz von V_{cmax} und J_{max} der Stichproben aus 1xO₃ und 2xO₃ zu verringern, wurden V_{cmax} und J_{max} auf eine einheitliche SLA für die Sonnen- und Schattenkrone bei Buche (11.0 bzw. 36.6 $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$) und Fichte (3.3 bzw.

5.6 m² kg⁻¹) normiert. Für die gemessenen V_{cmax}- und J_{max}-Werte und die korrespondierenden SLA-Werte der untersuchten Buchenblätter und Fichtennadeln wurde eine lineare Regression berechnet. Durch Parallelverschiebung der Ausgleichsgeraden, welche durch die Steigung der linearen Regression (Tab. 2-11) und den SLA-Wert (y-Abschnitt) des Messblattes vorgegeben war, auf den Norm-SLA-Wert für Sonnen- bzw. Schattenkrone, konnte die SLA-Korrektur durchgeführt werden. Für Buche wurden eigene Ausgleichsgeraden für die 1xO₃- und die 2xO₃-Behandlung berechnet (Tab. 2-11).

Tab. 2-11: Steigung der Regressionsgeraden (V_{cmax} bzw. J_{max} gegen SLA) für die SLA-Korrektur von V_{cmax} und J_{max} bei Buche und Fichte.

Jahr	Buche		Fichte	
	1xO ₃	2xO ₃	1xO ₃	2xO ₃
1999	V _{cmax}			
	-1.3189	-1.1589	nicht gemessen	
	R ² = 0.52	R ² = 0.66		
2000	-1.2266	-1.3249	-2.909	
	R ² = 0.36	R ² = 0.63	R ² = 0.15	
2001	-1.4577	-1.7854	-3.2749	
	R ² = 0.73	R ² = 0.73	R ² = 0.52	
2002	-1.4307	-1.8016	nicht gemessen	
	R ² = 0.71	R ² = 0.93		
J _{max}	1xO ₃	2xO ₃	1xO ₃	2xO ₃
1999	-2.2529	-2.1113	nicht gemessen	
	R ² = 0.53	R ² = 0.56		
2000	-2.3321	-2.4774	-6.5511	
	R ² = 0.47	R ² = 0.70	R ² = 0.17	
2001	-2.755	-3.5779	-6.3874	
	R ² = 0.75	R ² = 0.83	R ² = 0.58	
2002	-3.1316	-4.1131	nicht gemessen	
	R ² = 0.89	R ² = 0.95		

Lichtabhängigkeitsfunktion der Photosyntheserate

Zur Bestimmung, der photosynthetischen Photonenwirksamkeit (ph_{eff}) wurde vor Beginn der Messung einer CO₂-Abhängigkeitskurve eine Lichtabhängigkeitskurve (20, 40, 60, 80, 1500 µmol Photonen m⁻² s⁻¹; PPF) unter Umgebungs-CO₂-Konzentration (Ca = 360 µl l⁻¹) gemessen (vgl. Reiter, 2004). Die photosynthetische Photonenwirksamkeit (p_{heff}) ist die Steigung der Regressionsgeraden durch die Wertepaare der Photosyntheserate / PAR ≤ 80 µmol Photonen m⁻² s⁻¹ (Tab. 2-9).

Tagesgangmessungen

Im Jahr 2002 wurden an Buchenblättern aus der Sonnen- und Schattenkrone unter 1xO₃ und 2xO₃ mit dem Porometer (Li-6400) 24-Stunden-Messungen unter natürlichen Strahlungsbedingungen (natürliches Lichtregime; [CO₂] = 360 µl l⁻¹; 25°C; 30 - 40 % Luftfeuchtigkeit) durchgeführt, um die maximale stomatäre Wasserdampfleitfähigkeit bei an ein natürliches Lichtregime angepassten Blättern zu erfassen. Die Messungen fanden dreimal im Juni, einmal im August und einmal im September parallel an je einem Individuum der 1xO₃- und 2xO₃-Behandlung an Sonnen- und Schattenblättern statt. Jedes Blatt wurde einmal pro Stunde für 10 Minuten bis zur Konstanz der Photosyntheserate kontinuierlich gemessen. Die Blätter wurden anschließend zur SLA-Bestimmung geerntet.

Messungen mit einer stationären Gaswechsellmessanlage

Zur Validierung des Ozon-Flux-Modells (vgl. Kapitel 2.9.2) wurden kontinuierliche Gaswechsellmessungen an Zweigen mit zwei stationären Gaswechsel-Messküvetten (Walz, Effeltrich /D) unter den herrschenden Witterungsbedingungen durchgeführt (Abb. 2-9). Abwechselnd wurden der Gaswechsel und das dazugehörige Mikroklima von Buchen- und Fichtenzweigen in den Sonnen- und Schattenkronen unterschiedlicher Versuchsbäume aufgezeichnet. 2001 fanden die Gaswechsellmessungen an Zweigen unter $1xO_3$ statt. 2002 wurde das System erweitert, und es fanden 2002 und 2003 gleichzeitig Messungen an Zweigen unter $1xO_3$ und $2xO_3$ statt. Buchenäste wurden zwischen Mai und Oktober abwechselnd in die Küvetten eingebaut. Messungen an Fichtenästen liefen kontinuierlich von Oktober bis April (vgl. Kapitel 2.9.2). Am Ende jeder Messperiode wurden die Zweige geerntet und die Blattoberfläche, das Trockengewicht und SLA bestimmt (vgl. Kapitel 2.9.2). Bezugsgrößen waren bei Buche die projizierte Blattoberfläche, bei Fichte die gesamte Nadeloberfläche.



Abb. 2-9: Stationäre Gaswechsellküvette mit eingebautem Buchenast im Kranzberger Forst. 1 = Querstromlüfter; 2 = PAR-Sensor; 3 = Blatttemperaturfühler; 4 = Küvetteninnentemperatur-Sensor unter Abdeckung; 5 = Kühlrippen der Peltierelemente zur Temperaturklimatisierung der Küvette.

Die stationären Gaswechsellkuvetten wurden mit Außenluft unveränderter Feuchte, Ozon- und CO₂-Gehaltes versorgt. Die Wände der Gaswechsellkuvetten bestanden aus Plexiglas mit einem hohen Transmissionsgrad (> 90%) im Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR). Der Kammerdeckel bestand aus poliertem Quarzglas mit einer hohen Durchlässigkeit im UV- und IR-Bereich (WALZ, pers. Mitteilung). Die Strahlungsmessung erfolgte mittels eines PAR-Sensors (LI-190SB, LI-COR Inc., Nebraska, USA) in der Kuvettenmitte (Abb. 2-9). Die Temperaturklimatisierung erfolgte über Peltierelemente. Die Regelung der Kammertemperatur (Ist) erfolgte mit 0.1°C Genauigkeit durch kontinuierlichen Vergleich mit der Außentemperatur (Soll). Für die gleichmäßige Vermischung der Luft im Messraum sorgte ein Querstromlüfter. Die Blatttemperatur wurde mit einem Differenzthermoelement (Kupfer-Konstantan; Eigenbau Ing. Feuerbach; Abb. 2-9) gemessen. Die Referenztemperatur bildete die Kuvetteninnentemperatur. Die Kammerfeuchterege lung hatte die Aufgabe, die Erhöhung der Luftfeuchte durch Transpiration der eingebauten Messzweige zu verhindern und die Transpirationsrate zu ermitteln. Dies wurde mittels eines zusätzlichen Trockenkreislaufes, dem Nebenschluss, erreicht (von Willert et al., 1995). Eine detaillierte Beschreibung des Gaswechsellsystems befindet sich in Götz (1996). Die Datenaufzeichnung erfolgte kontinuierlich in 10-s-Werten gemittelt über 4-min.

Die Bestimmung der Netto-CO₂-Assimilationsrate (A) erfolgte im Differenzmessverfahren. Hierbei wurde die durch Assimilation und Atmung veränderte CO₂-Konzentration der Kammerluft mit der ursprünglichen Eingangskonzentration verglichen. Zur Bestimmung des CO₂-Unterschiedes diente ein IR-Differenzgasanalysator (Binos 4b.2, Emerson, Hasselroth, D). Der Nullpunkt des Differenzgasanalysators wurde vor jeder Messung bestimmt, die Gasanalysatoren wurden zusätzlich in regelmäßigen Abständen mit Prüfgasen kalibriert. Der Kammerdurchfluss wurde mittels elektronischen Massendurchflussmessern erfasst (Tylan FM 360, Tylan General TCA GmbH, Eching/D). Die Netto-CO₂-Assimilationsrate (A) errechnete sich nach von Caemmerer & Farquhar (1981):

$$A = (\Delta CO_2 - Np) * \frac{(F_{Hs1} + F_{Hs2})}{k1} \quad \text{Gleichung 7}$$

- A = Netto-CO₂-Assimilationsrate [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ Kuvette}^{-1}$]
 ΔCO_2 = ermittelte CO₂-Differenz des Binos [ppm]
 Np = elektrischer Nullpunkt des Binos [ppm]
 F_{Hs1} = Hauptschlussdurchfluss zur CO₂- und H₂O-Analyse [l min^{-1}]
 F_{Hs2} = Durchfluss zur Nebenschlussfeuchteanalyse = 0.5 [l min^{-1}]
 k1 = Molvolumen von Luft = 22,414 [l mol^{-1}]

Die Transpirationmessung erfolgte im Kompensationsverfahren. Die Transpirationsrate errechnete sich aus dem Feuchteunterschied zwischen Kammerluft und getrockneter Nebenschlussluft (ΔH_2O im Nebenschluss) multipliziert mit der Durchflussrate der Luft. Die Luftfeuchten wurden mittels IR-Gasanalysator (Binos 4b.2), die Durchflüsse elektronisch ermittelt (siehe oben). Der Nebenschlussdurchfluss wurde durch kontinuierliches Vergleichen von Eingangs- (Luftfeuchtigkeit der einströmenden Luft = Sollwert) und Ausgangsfeuchte

(Luftfeuchtigkeit der ausströmenden Luft = Istwert) geregelt. Die Transpirationsrate (E) wurde nach von Willert et al. (1995) berechnet:

$$E = \Delta H_2O_{Ns} * \frac{F_{Ns}}{k1} + \Delta H_2O_{Hs} * \frac{F_{Hs}}{k1} \quad \text{Gleichung 8}$$

- E = Transpiration [$\text{mmol H}_2\text{O min}^{-1}$ Küvette $^{-1}$]
- ΔH_2O_{Ns} = Differenz der molaren Feuchte im Nebenschluss vor und nach Trocknung [%]
- F_{Ns} = Durchflussrate im Nebenschluss [l min^{-1}]
- $k1$ = Molvolumen von Luft = 22,414 [l mol^{-1}]
- ΔH_2O_{Hs} = Differenz der molaren Feuchte im Hauptschluss vor und nach Verlassen der Messküvette [%]
- F_{Hs} = Hauptschlussdurchfluss = Kammerdurchsatz [l min^{-1}] = $F_{Hs1} + F_{Hs2}$ (siehe oben)

Die Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (gH_2O_{bl}) wird bestimmt durch die Transpiration und das luftdruckbezogene Dampfdruckdefizit am Blatt (Δw). Sie ist ein Maß für den mittleren Öffnungsgrad der Spaltöffnungen des gesamten Blattkollektivs und errechnet sich nach von Willert et al. (1995) aus dem Wassersättigungsdampfdruck am Blatt und dem Dampfdruck der Küvettenluft.

$$gH_2O_{bl} = \frac{E}{\Delta w} \quad \text{Gleichung 9}$$

- gH_2O_{bl} = Blattleitfähigkeit für Wasserdampf [$\text{mmol H}_2\text{O min}^{-1}$ Küvette $^{-1}$]
- E = Transpiration [$\text{mmol H}_2\text{O min}^{-1}$ Zweig $^{-1}$]
- Δw = Differenz der Molenbrüche von Sättigungsdampfdruck im Blatt und Umgebungsdampfdruck [mmol mol^{-1}]

Der C_i -Wert gibt die CO_2 -Konzentration der Luft in den Mesophyll-Interzellularen an. Er wird aus der Netto- CO_2 -Assimilationsrate, der CO_2 -Kammerkonzentration und der Blattleitfähigkeit für CO_2 bestimmt (von Willert et al., 1995).

$$C_i = C_a - \frac{A}{gCO_2_{bl}} \quad \text{Gleichung 10}$$

- C_i = CO_2 -Konzentration der Luft in den Mesophyll-Interzellularen [ppm]
- C_a = CO_2 -Konzentration der Luft in der Küvette [ppm]
- gCO_2_{bl} = Blattleitfähigkeit für CO_2 [$\text{mmol CO}_2 \text{ min}^{-1}$ Küvette $^{-1}$] = $gH_2O * 0.624$

Alle Gaswechselraten (A , E und gH_2O) wurden erst ohne Flächenbezug auf die Küvette bezogen (Gleichungen 7 - 10), am Ende der Vegetationsperiode wurden die jeweiligen Messäste geerntet und die Blattoberfläche bestimmt (Kapitel 2.7.2). Danach wurden die Gaswechselraten für Buche auf die projizierte und für Fichte auf die Gesamtoberfläche bezogen.

Die Berechnung der Ozonaufnahme ins Blatt erfolgte nach Gleichung 16 (Kapitel 2.9.1). Die Ozonaufnahmeraten berechnet aus den Messdaten der Walz-Gaswechselküvetten dienen der Validierung des Ozon-Flux-Modells (Kapitel 2.9.2).

Die Bestimmung der durch den Ventilator verursachten Windgeschwindigkeit innerhalb der Astküvette erfolgte mittels eines Hitzdrahtanemometers (DANTEC, Dänemark) beispielhaft für einen Buchenast (Abb. 2-10). Im Mittel betrug sie 0.9 m s^{-1} .

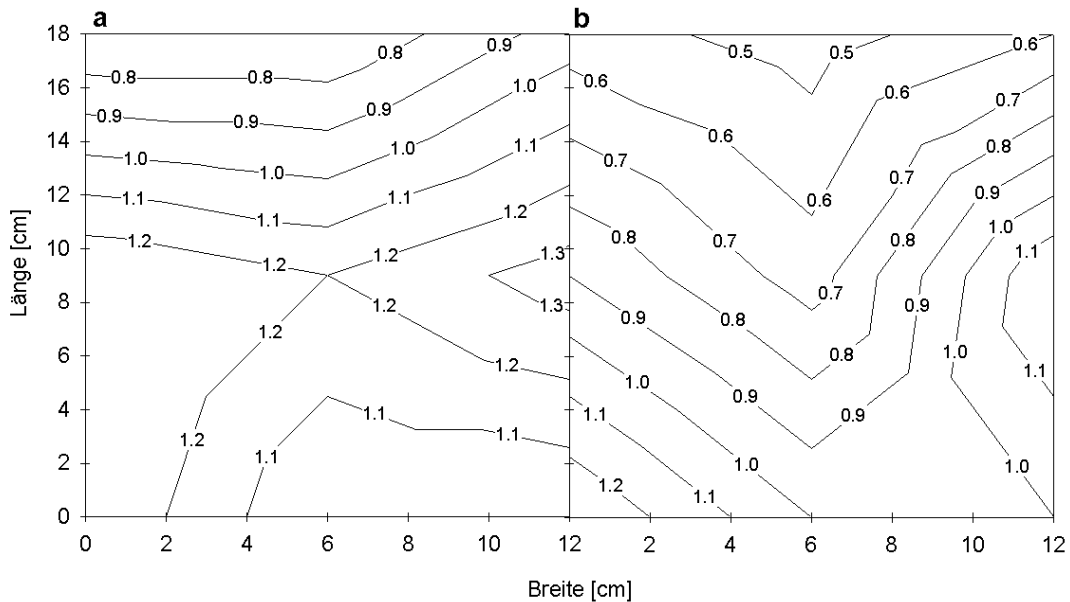


Abb. 2-10: Verteilung der Windgeschwindigkeit [m s^{-1}] innerhalb der Walz-Gaswechselküvetten (Länge 18 cm; Breite 12 cm) 2 cm unterhalb des Deckels (a) oberhalb des Buchenastes und 3 cm unterhalb des Deckels (b) im Bereich des Buchenastes. Der Ventilator befindet sich bei Länge Null und deckt die gesamte Breite der Küvette ab.

Die mittlere Dicke der durch diese Windgeschwindigkeit hervorgerufenen äquivalenten, für das ganze Blatt repräsentativen, laminaren Grenzschicht wurde nach folgender Formel (von Willert et al., 1995) für Buchenblätter und Fichtennadeln bestimmt.

$$\delta = 4.0 \text{ mm s}^{-0.5} * \sqrt{\frac{l}{v}} \quad \text{Gleichung 11}$$

- δ = mittlere Dicke der äquivalenten Grenzschicht um das Blatt bzw. die Nadel [mm]
- l = mittlere Blattlänge in Fließrichtung der Luft [m]
- v = Windgeschwindigkeit [m s^{-1}]

Nach dieser Formel ist δ ein mittlerer Näherungswert für die Dicke der laminaren Grenzschicht um Blätter und Nadeln, der die Beziehung zwischen Blattlänge und Windgeschwindigkeit widerspiegelt (vgl. von Willert et al., 1995). Abb. 2-11 zeigt exemplarisch die Abhängigkeit der mittleren Grenzschichtdicke von der Windgeschwindigkeit für ein Buchenblatt von 5 cm Länge und 3 cm Breite und eine Fichtennadel von 1.5 cm Länge und 0.2 cm Breite.

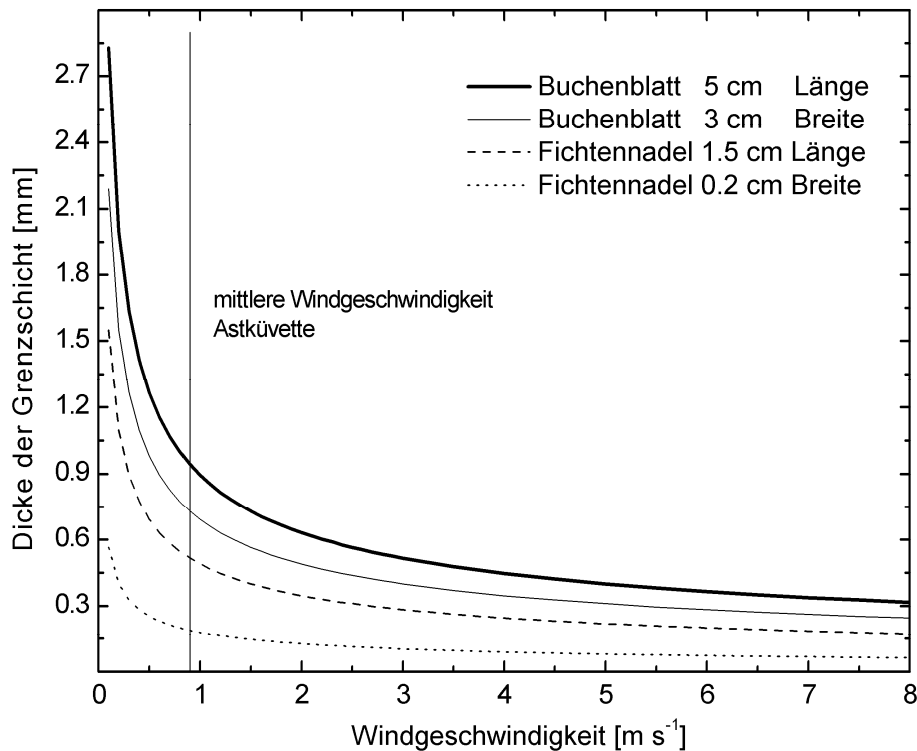


Abb. 2-11: Abhängigkeit der mittleren Grenzschichtdicke von der Windgeschwindigkeit bei Buchenblättern und Fichtennadeln unterschiedlicher Länge und Breite. Berechnet nach Gleichung 11 für laminare Strömung.

Aus der in der Küvette gemessenen Leitfähigkeit ($g_{H_2O_bl}$) der Buchenblätter bzw. Fichtennadeln wurde mittels der mittleren Windgeschwindigkeit in der Küvette (0.9 m s^{-1}) die stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf berechnet ($g_{H_2O_s}$; Gleichungen 12 - 14). Daraus konnten die Blatt-Leitfähigkeiten (Gleichungen 13, 15) z.B. für die maximale Grenzschichtdicke ($g_{H_2O_bl_0.1}$) bei Windstille (0.1 m s^{-1}) und für die minimale Grenzschichtdicke ($g_{H_2O_bl_5.0}$) bei Windgeschwindigkeiten größer 5 m s^{-1} nach von Willert et al. (1995) bestimmt werden.

$$\frac{1}{g_{H_2O_bl}} = \frac{1}{g_{H_2O_s}} + \frac{1}{g_{H_2O_δ}} \quad \text{Gleichung 12}$$

$$g_{H_2O_δ} = \frac{D_{H_2O}}{\delta} \quad \text{Gleichung 13}$$

daraus folgt:

$$g_{H_2O_s} = \frac{g_{H_2O_bl} * g_{H_2O_δ}}{(g_{H_2O_δ} - g_{H_2O_bl})} \quad \text{Gleichung 14}$$

$$g_{H_2O_bl} = \frac{g_{H_2O_s} * g_{H_2O_δ}}{(g_{H_2O_s} + g_{H_2O_δ})} \quad \text{Gleichung 15}$$

Hierbei bedeuten:

$g_{H_2O_bl}$ = in der Küvette gemessene Blattleitfähigkeit für Wasserdampf [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]

$g_{H_2O_s}$	= stomatäre Blattleitfähigkeit für Wasserdampf [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
$g_{H_2O_d}$	= Leitfähigkeit der Grenzschicht für Wasserdampf [mm s^{-1}]
δ	= ist die mittlere Dicke der äquivalenten Grenzschicht [mm]
D_{H_2O}	= Diffusionskoeffizient für Wasserdampf = $2.4 \cdot 10^{-5} [\text{m}^2 \text{s}^{-1}]$

2.9 Ozonaufnahme

2.9.1 Funktionsweise und Parametrisierung des korrelativen Ozon-Flux-Modells

Die Berechnung des O_3 -Fluxes (O_3 -Aufnahme über die Stomata) in die Blätter erfolgte nach folgender Gleichung:

$$FO_3 = [O_3] * g_{O_3_s} \quad \text{Gleichung 16}$$

FO_3 ist die Ozonaufnahmerate pro Zeiteinheit, $[O_3]$ ist die Ozonkonzentration der Umgebungsluft und $g_{O_3_s}$, die stomatäre Leitfähigkeit für Ozon. Diese kann durch Multiplikation mit 0.613 (dem Diffusionsquotienten für Wasserdampf und Ozon) aus der Leitfähigkeit für Wasserdampf abgeleitet werden (Matyssek et al., 1995b). Um den Ozonfluss in das Blattinnere zu berechnen, ist es notwendig anzunehmen, dass die Ozonkonzentration in den Interzellularen gleich Null ist (Laisk et al., 1989) und dass die Ozonaufnahme nur durch die Stomata erfolgen kann. Kerstiens & Lenzian (1989) zeigten, dass die Kutikula undurchlässig für Ozon ist. $g_{O_3_s}$ wurde nach dem Modell von Emberson et al. (2000a, b) berechnet. Zugrunde gelegt ist ein korrelatives Modell zur Berechnung der stomatären Leitfähigkeit ($g_{H_2O_s}$) in Abhängigkeit von mikroklimatischen Faktoren, wie Strahlung, Lufttemperatur, Wasserdampfdruckdefizit der Luft (VPD), Bodenwasserpotential (SWP) nach Jarvis (1976) und artspezifischen Faktoren, wie maximale stomatäre Leitfähigkeit ($g_{O_3\text{max}}$) und phänologischen Größen (Abb. 2-12; Gleichungen 17 - 23; Parameter siehe Tab. 2-12 a, b).

f_{light} beschreibt die Veränderung von $g_{H_2O_s}$ durch unterschiedliche Strahlungsintensitäten ($PPFD$; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$):

$$f_{light} = 1 - e^{-a * PPFD} \quad \text{Gleichung 17}$$

f_{temp} gibt die Temperaturabhängigkeit (T ; °C) der stomatären Öffnungsweite an:

$$f_{temp} = 1 - \left(\frac{T - T_{opt}}{T_{opt} - T_{min}} \right)^2 \quad \text{Gleichung 18}$$

f_{vpd} beschreibt den Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits (VPD ; kPa) der Luft auf $g_{H_2O_s}$:

$$f_{vpd} = \min \left\{ 1, \left((1 - g_{min}) + \frac{(VPD_{min} - VPD)}{(VPD_{min} - VPD_{max})} \right) + g_{min} \right\} \quad \text{Gleichung 19}$$

f_{soil} gibt die Abhängigkeit der stomatären Öffnungsweite vom Bodenwasserpotential (SWP ; MPa) an:

$$f_{soil} = \min \left\{ 1, \left((1 - g_{\min}) + (SWP_{\min} - SWP) / (SWP_{\min} - SWP_{\max}) \right) + g_{\min} \right\} \quad \text{Gleichung 20}$$

f_{phen} beschreibt den Einfluss des phänologischen Entwicklungsstadiums der Blätter auf gH_2O_s (Abkürzungen siehe Tab. 2-12):

Buche:

$$f_{phen} = \begin{cases} Tag \text{ im Jahr} < SGS ; 0 \\ SGS \leq Tag \text{ im Jahr} \leq (SGS + f_{phen_b}); \\ \quad (1 - f_{phen_a}) * ((Tag \text{ im Jahr} - SGS) / f_{phen_b}) + f_{phen_a} \\ (SGS + f_{phen_b}) \leq Tag \text{ im Jahr} \leq (EGS - f_{phen_c}); 1 \\ EGS \geq Tag \text{ im Jahr} \geq (EGS - f_{phen_c}); \\ \quad (1 - f_{phen_a}) * ((EGS - Tag \text{ im Jahr}) / f_{phen_c}) + f_{phen_a} \\ Tag \text{ im Jahr} > EGS ; 0 \end{cases} \quad \text{Gleichung 21}$$

Fichte:

$$f_{phen} = f_{phen_a} * Tag \text{ im Jahr} * f_{phen_b} * (Tag \text{ im Jahr})^2 + f_{phen_c} \quad \text{Gleichung 22}$$

Die Funktionen f_{light} , f_{temp} , f_{vpd} , f_{soil} und f_{phen} variieren jeweils zwischen 0 (maximale Limitierung der stomatären Leitfähigkeit durch diesen Faktor) und 1 (keine Limitierung von gH_2O_s durch diesen Faktor). All diese Faktoren reduzieren die maximale stomatäre Leitfähigkeit für O_3 (gO_{3max}) bis zur minimalen Leitfähigkeit (g_{\min}), die z.B. bei Buche tagsüber 13% von gO_{3max} beträgt. g_{night} gibt die nächtliche Ozonleitfähigkeit der Blätter an.

$$gO_3 = \begin{cases} night : & g_{night} * gO_{3max} \\ day : & \max \left\{ \begin{array}{l} f_{phen} * g_{\min} * gO_{3max} \\ f_{phen} * (f_{light} * f_{temp} * f_{vpd} * f_{soil}) * gO_{3max} \end{array} \right\} \end{cases} \quad \text{Gleichung 23}$$

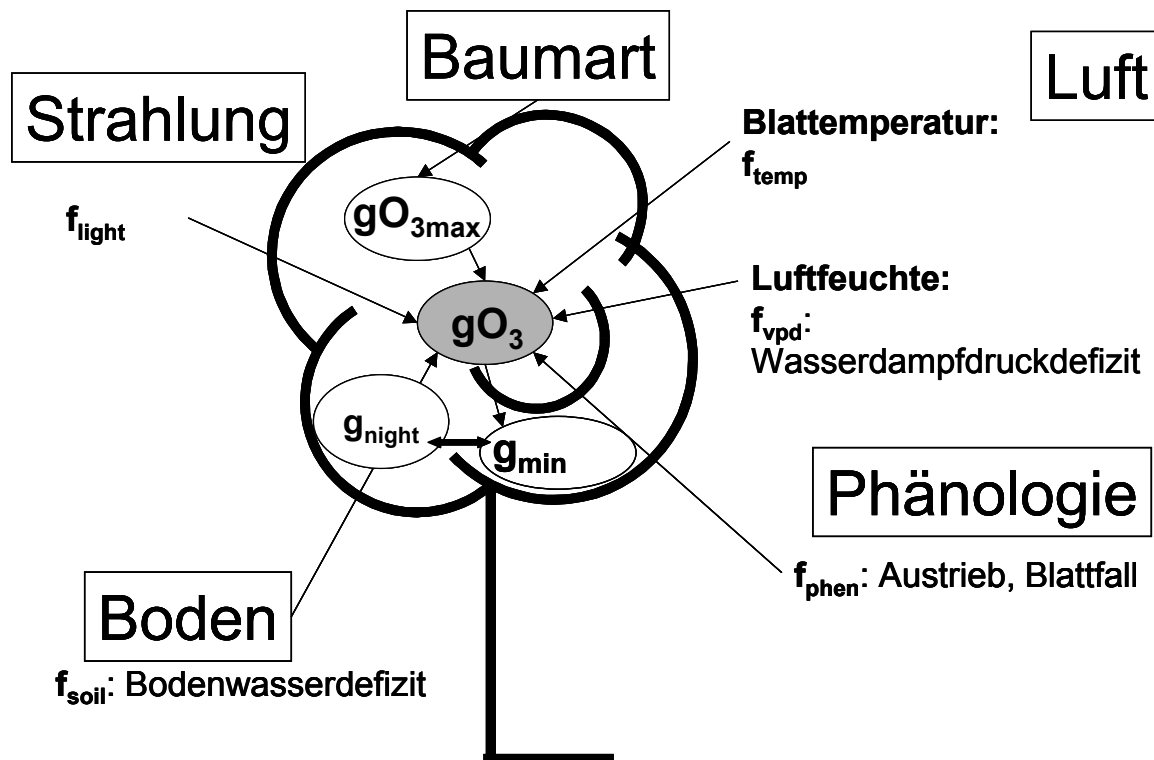


Abb. 2-12: Schema für die Berechnung der aktuellen Leitfähigkeit für Ozon (g_{O_3}) nach dem korrelativen Modell von Emberson et al. (2000a). g_{O_3} = stomatische Leitfähigkeit für O_3 unter den aktuellen Standortklimabedingungen; g_{O_3max} = maximale stomatische Leitfähigkeit für O_3 unter nicht limitierten klimatischen Bedingungen; g_{night} = nächtliche Leitfähigkeit für O_3 ; g_{min} = minimale stomatische Leitfähigkeit für O_3 unter Tageslichtbedingungen. Die Funktionen f_{light} , f_{temp} , f_{vpd} , f_{soil} und f_{phen} geben die Einflüsse von Klima (Strahlung, Temperatur, VPD, Bodenwasserpotential) und Blattentwicklung auf die stomatische Leitfähigkeit an.

Dieses Modell wurde durch die eigene Parametrisierung (Tab. 2-12 a - c) aus den CO_2 -Abhängigkeitskurven der Photosyntheserate (vgl. Kapitel 2.8.2) an die Bäume im Kranzberger Forst angepasst. Je Baumindividuum wurde die maximale stomatische Leitfähigkeit für Wasserdampf für die Parametrisierung des Ozonaufnahme-Modells (Emberson et al. 2000a, b) ermittelt bei $[CO_2] = 360 \mu l l^{-1}$ unter Lichtsättigung (1500 PPFD). Zur weiteren Parametrisierung wurden die 2002 an Buchenblättern aus der Sonnen- und Schattenkrone unter $1xO_3$ und $2xO_3$ ermittelten maximalen stomatischen Leitfähigkeiten für Wasserdampf der Tagesgangmessungen unter natürlichen Lichtbedingungen herangezogen (vgl. Kapitel 2.8.2). Die Parameter SGS (= „start of growing season“; Beginn der Vegetationsperiode) und EGS (= „end of growing season“; Ende der Vegetationsperiode) wurden aus den phänologischen Beobachtungen der Messbäume abgeleitet (vgl. Kapitel 2.6).

Tab. 2-12 a: Standard-Parameter des Leitfähigkeitsmodells (Emberson et al., 2000a) im Vergleich zu eigener Parametrisierung, mittels Porometermessungen, der phänologischen Bonitur und der Validierung gegen die Messwerte der Walz-Gaswechsellanlage, für Sonnen- und Schattenkrone der untersuchten Buchen im Kranzberger Forst. Abkürzungen vgl. Abb. 2-12. SGS = Datum des Austriebs (Stadium 3) als Tag im Jahr (TiJ); EGS = Datum 50 % Seneszenz (TiJ); f_{phen_a} = Anfangs- und Endwert von f_{phen} (Gleichung 21 - 22) zwischen 0 und 1; f_{phen_b} = Anzahl der Tage nach SGS bis gO_{3max} erreicht wird; f_{phen_c} = Tage vor EGS, an der die altersbedingte stomatare Limitierung einsetzt; f_{light_a} = beschreibt die exponentielle Abhängigkeit der stomataren Leitfähigkeit von der Strahlung (Gleichung 17); T_{min} , T_{max} , T_{opt} = minimale, maximale bzw. optimale Temperatur der Temperaturabhängigkeit von gH_2O_s (Gleichung 18); VPD_{min} , VPD_{max} = maximales und minimales VPD (Gleichung 19); SWP_{min} , SWP_{max} = maximales und minimales SWP (Gleichung 20); f_{night_m} = Steigung und f_{night_t} = y-Abschnitt der linearen Regression: beschreibt den Anstieg der nächtlichen Leitfähigkeit während der Vegetationsperiode.

Buche	Emberson et al., 2000a	Sonnenkrone (neue Parametrisierung)	Schattenkrone (neue Parametrisierung)
gO_{3max} [mmol O ₃ m ⁻² s ⁻¹] bezogen auf Gesamtoberfläche	66	Baum spezifisch	Baum spezifisch
g_{min} [% gO_{3max}]	13	13	13
SGS [TiJ]	berechnet	ast- und jahresspezifisch aus Boniturdaten	
EGS [TiJ]	berechnet	vgl. Kapitel 2.6	
f_{phen_a}	0.3	0.4	0.3
f_{phen_b} [Tage]	50	50	50
f_{phen_c} [Tage]	50	50	30
f_{light_a}	-0.006	-0.006	-0.06
T_{max} [°C]	34	34	30
T_{min} [°C]	13	8	0
T_{opt} [°C]	24	21	15
VPD_{max} [kPa]	1.1	1.1	1.1
VPD_{min} [kPa]	3.1	3.1	3.1
SWP_{max} [MPa]	-1.0	-0.05	-0.05
SWP_{min} [MPa]	-1.9	-1.25	-1.25
g_{night} [% gO_{3max}]		1999 : noch keine 2xO ₃ -Behandlung	
f_{night_m}		1999: 0.0013712	1999: 0.0005179
	im Modell nicht enthalten	1xO ₃ : 0.0013468 2xO ₃ : 0.0013955	1xO ₃ : 0.0005344 2xO ₃ : 0.0005013
f_{night_t}		1999: -0.222324	1999 : -0.06082
		1xO ₃ : -0.2078112 2xO ₃ : -0.2368368	1xO ₃ : -0.0636772 2xO ₃ : -0.0579627

Tab. 2-12 b: Standard-Parameter des Leitfähigkeitsmodells (Emberson et al., 2000b) im Vergleich zu eigener Parametrisierung (mittels Porometermessungen und Validierung gegen die Messwerte der stationären Gaswechsellanlage) für die Sonnen- und Schattenkrone der untersuchten Fichten im Kranzberger Forst. Abkürzungen siehe Tab. 2-12 a und Abb. 2-12.

Fichte	Emberson et al., 2000b	Sonnenkrone (neue Parametrisierung)	Schattenkrone (neue Parametrisierung)
gO_{3max} [mmol O ₃ m ⁻² s ⁻¹] bezogen auf Gesamtoberfläche	50	Baum spezifisch	Baum spezifisch
g_{min} [% gO_{3max}]	10	10	10
f_{phen_a}	0.0085	0.0085	0.0085
f_{phen_b} [Tage]	-0.0000232	-0.0000232	-0.0000232
f_{phen_c} [Tage]	0.2147	0.2147	0.2147
f_{light_a}	-0.0083	-0.0083	-0.02
T_{min} [°C]	1	1	1
T_{opt} [°C]	19	19	19
VPD_{max} [kPa]	0.6	0.6	0.6
VPD_{min} [kPa]	3.5	3.5	3.5
SWP_{max} [MPa]	-0.66	-0.66	-0.66
SWP_{min} [MPa]	-0.98	-0.98	-0.98
g_{night} [% gO_{3max}]	im Modell nicht enthalten	10	10

Tab. 2-12 c: Aus den CO₂-Abhängigkeitskurven der Photosynthese und den Tagesgangmessungen abgeleitete gO_{3max} -Werte in [mmol O₃ m⁻² (Gesamtoberfläche) s⁻¹] für die einzelnen Baumindividuen in Sonnen- und Schattenkrone.

Buche Schatten	Baumnummer									
Jahr	399	408	409	410	412	437	439	443	480	482
1999	49.0	35.8	48.8	36.3	32.5	26.1	28.0	23.4	38.5	22.4
2000-2002	35.4	24.7	33.1	31.4	41.9	32.3	27.9	29.5	27.0	26.6
Buche Sonne	Baumnummer									
Jahr	399	408	409	410	412	437	439	443	480	482
1999	58.5	97.8	91.9	74.1	76.9	41.0	46.5	51.7	46.8	50.3
2000-2002	69.9	97.3	89.5	64.0	89.0	61.2	75.1	59.2	45.3	91.2
Fichte Schatten	Baumnummer									
Jahr	373	374	521	535	537	419	483	484	485	486
1999	6.6	7.1	12.3	10.7	9.4	7.5	7.5	7.5	7.5	7.5
2000-2002	6.6	7.1	12.3	10.7	9.4	4.4	4.4	6.9	6.2	7.1
Fichte Sonne	Baumnummer									
Jahr	373	374	521	535	537	419	483	484	485	486
1999	14.8	22.6	21.5	24.8	17.2	17.7	17.7	17.7	17.7	17.7
2000-2002	14.8	22.6	21.5	24.8	17.2	13.3	16.4	18.8	11.3	16.4

Bei der Berechnung der Ozonaufnahme wurde durch Einführung einer zusätzlichen Funktion f_{night} bei Buche berücksichtigt, dass die Stomata vor allem gegen Ende der Vegetationsperiode bei dieser Baumart nachts nicht vollständig schließen (Abb. 2-13). Pro Behandlung (1xO₃; 2xO₃;

Sonnen- und Schattenkrone) wurde von Juni bis September monatlich die Photosyntheserate und die stomatäre Leitfähigkeit an 4 - 7 Blättern unterschiedlicher Versuchsbäume zwischen 21:00 und 23:00 Uhr MEZ unter natürlichen Standortsbedingungen ermittelt. Die Funktion für die Berechnung von g_{night} wurde, über eine lineare Regression, aus den Mittelwerten der jeweiligen Behandlungsgruppen an den vier Messterminen abgeleitet (Abb. 2-13). Aus diesen Regressionen wurden die Faktoren f_{night_m} (Steigung) und f_{night_t} (y-Abschnitt) bestimmt (Abb. 2-13, Tab. 2-12a). Diese Untersuchung wurde exemplarisch nur an Buche durchgeführt. Messungen mit der stationären Gaswechselanlage zeigten, dass die geringen Transpirationsraten von Fichte während der Nacht, nicht als von Null verschieden, auflösbar waren.

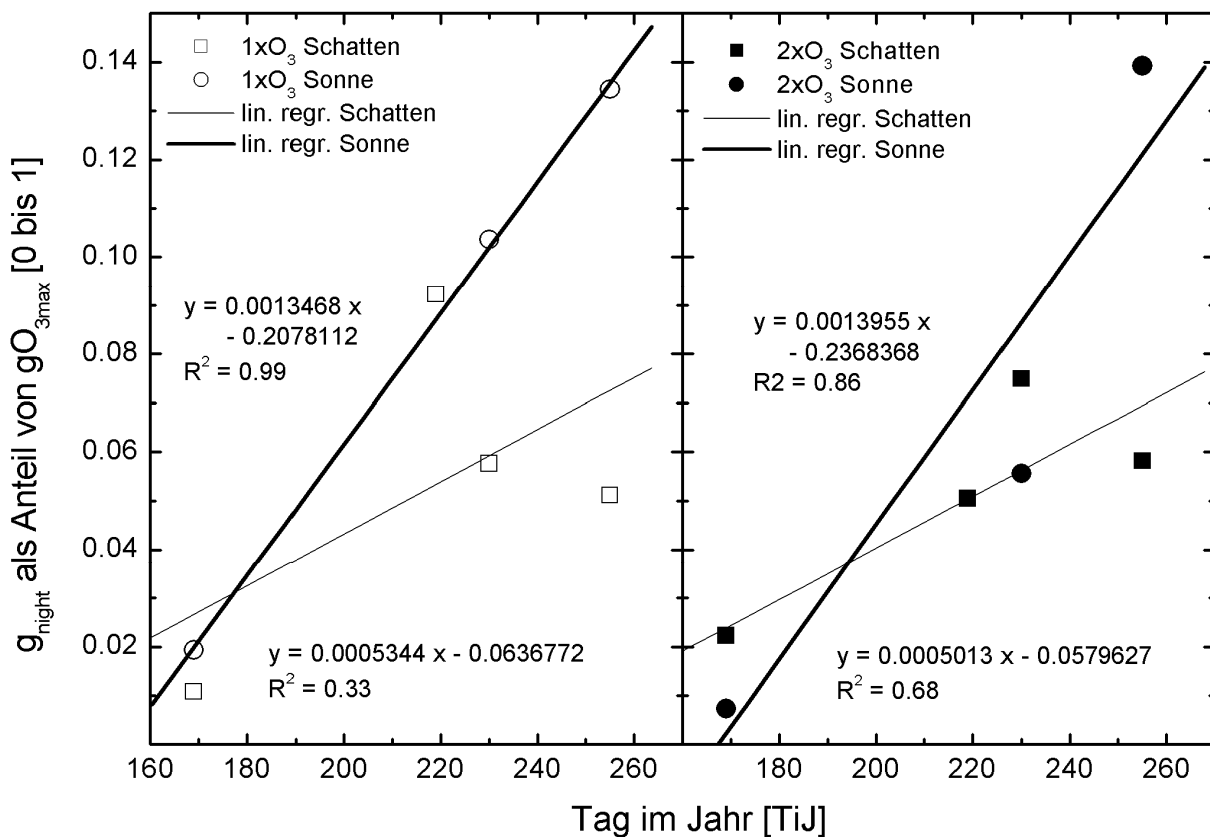


Abb. 2-13: Messung der Nachtleitfähigkeit für Buche in der Sonnen- und Schattenkrone im Jahr 2002 unter 1xO₃ und 2xO₃: Mittelwerte (n = 4 – 7). Lineare Regressionen für 1xO₃ und 2xO₃ in der Sonnen- und Schattenkrone von Buche.

Das Bodenfeuchte-Modul des Ozon-Flux-Modells (Gleichung 20) nahm für die Jahre 1999 - 2002 durchgehend den Wert 1 an, da der Standort sehr gut mit Wasser versorgt war. Außer im Trockenjahr 2003 trat auf der nahe liegenden Waldklimastation „Freising“ (Bayer. Staatsforstverwaltung; 1 km von der Versuchsfläche entfernt) mit vergleichbarer Bodenstruktur keine Limitierung der Transpiration durch Einschränkung der Wasserverfügbarkeit im Boden ein (Hammel & Kennel, 2001; Bayer. Staatsforstverwaltung, 2004). Der von Emberson et al. (2000a) für Buche vorgeschlagene Wert für SWP_{max} (-1.0 MPa; Tab. 2-12) wurde allerdings auch im extremen Trockenjahr 2003 nicht unterschritten (Abb. 2-14), obwohl die Transpirationsfähigkeit vor allem im August und September um ca. 50 % eingeschränkt war

(Bayer. Staatsforstverwaltung, 2004). Deshalb musste das Bodenfeuchte-Modul für Buche im Jahr 2003 eigens parametrisiert werden. Der von Karlsson et al. (2004) vorgeschlagene Wert von -0.05 MPa für SWP_{max} traf den Beginn der auftretenden Trockenperioden sehr gut, allerdings war die von Emberson et al. (2000a) vorgeschlagene lineare Funktion nicht in der Lage, die Einschränkungen der limitierenden Wasserversorgung auf die Tagesgänge der Leitfähigkeit exakt widerzuspiegeln. Vor allem Regenfälle führten zu sofortiger Erholung der Leitfähigkeit der untersuchten Buchen für 1 - 2 Tage (Kapitel 3.6.1, Abb. 3-31 c), während die Bodenfeuchte davon in Schichten tiefer als 5 cm unberührt blieb. Für das Jahr 2003 wurde deshalb der Bodenfeuchtefühler in 5 cm Tiefe als Referenz für die Modellierung von f_{soil} (Abb. 2-14) gewählt. Für SWP_{min} ergab sich ein Wert von -1.25 MPa , um eine 50-%-tige Reduzierung der Leitfähigkeit in August und September zu erzielen (in Anlehnung an Bayer. Staatsforstverwaltung, 2004 und Abb. 2-14).

Für Fichte konnte das Bodenfeuchte-Modul des Ozon-Flux-Modells nicht angepasst werden, da im Jahr 2003 keine Datensätze aus den stationären Gaswechsellkuvetten für diese Baumart zur Verfügung standen. Die Parametrisierung des Bodenfeuchte-Moduls von Emberson et al. (2000b) sprach bei Fichte im Jahr 2003 zu spät an, da schon ab Juli eine deutliche Einschränkung der stomatären Leitfähigkeit gemessen worden war (Kapitel 3.5.2, Abb. 3-30), das Bodenwasserpotential aber erst Ende August den kritischen Wert von -0.66 MPa unterschritt (Tab. 2-12 b; Abb. 2-14). Die Ozonaufnahme konnte deshalb für Fichte im Jahr 2003 nicht berechnet werden.

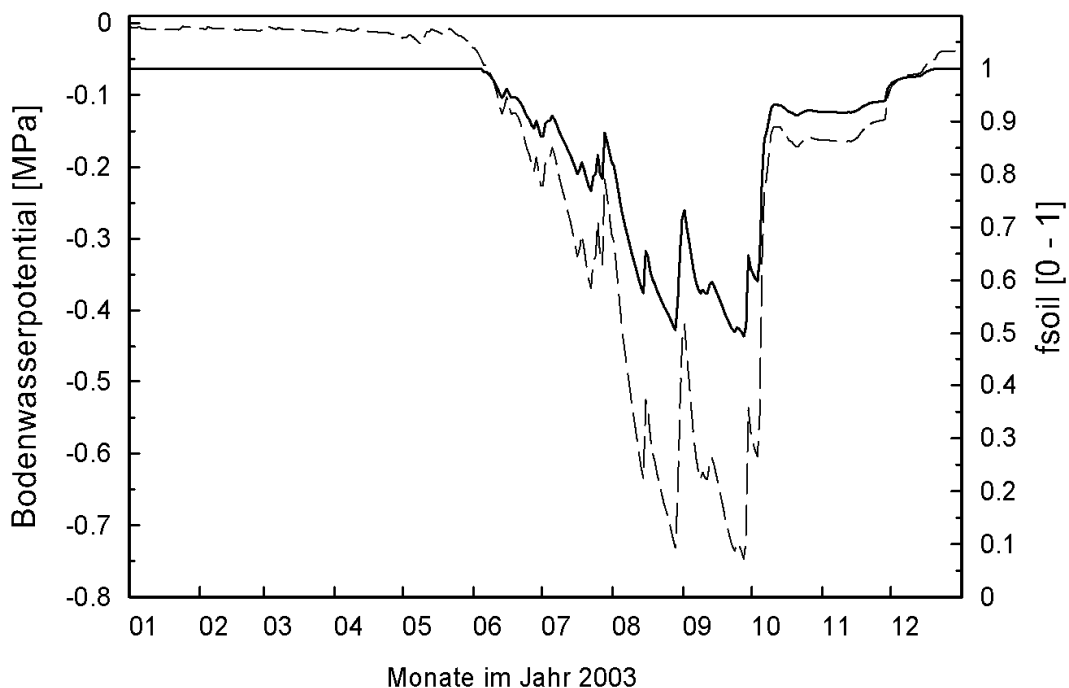


Abb. 2-14: Bodenwasserpotential (gestrichelte Linie) und f_{soil} (durchgezogene Linie) im Verlauf des extremen Trockenjahrs 2003 im Kranzberger Forst in 5 cm Bodentiefe, berechnet nach Bayer. Staatsforstverwaltung (2004); Karlsson et al. (2004) und eigenen Daten (Tab. 2-12 a).

Die zur Parametrisierung benutzten Abhängigkeiten der stomatären Leitfähigkeit von der Strahlung, der Temperatur, dem Wasserdampfdruckdefizit der Luft (VPD) und dem

Bodenwasserpotential sind als Punktwolken in Anhang E für zwei Sonnenäste (Jahr 2002 und 2003) und einen Schattenast von Buche dargestellt. Verglichen wurden die realen Messwerte mit den modellierten Leitfähigkeiten. Auch die Beziehung zwischen Leitfähigkeit und Photosyntheserate wurde überprüft (vgl. Anhang E).

Die kumulative Ozonaufnahme (COU= „cumulative ozone uptake“) pro Vegetationsperiode ist die Summe der vom Ozon-Flux-Modell ermittelten Ozonaufnahmeraten (FO_3) für diesen Zeitraum. Für Buche wurde in Analogie zum AOT40 (vgl. Kapitel 2.4.3) die Vegetationsperiode (SGS - EGS in Tagen) und für Fichte das gesamte Jahr zugrunde gelegt.

Die Datenanalyse basierte auf astspezifischen Klimadaten und Ozondaten in 10-min-Mittelwerten (Kapitel 2.3 und 2.4). Jeder Ast wurde entlang der beblätterten Hauptachse in vier Sektoren unterteilt. Jeder Sektor enthielt einen Lichtfühler, welcher das spezifische Lichtregime für diesen Abschnitt aufzeichnete (vgl. Kapitel 2.3.1). So konnte die Ozonaufnahme für jeden der vier Abschnitte der 40 Messäste individuell bestimmt werden. Da die Ozonkonzentration nur von je einem Ozonanalysator in der Sonnen- bzw. Schattenkrone aus der $1xO_3$ und $2xO_3$ -Behandlung aufgezeichnet wurden, wurden die für jeden Astabschnitt ermittelten Jahressummen der Ozonaufnahme mit Hilfe der Ozon-Passivsammler korrigiert.

Tab. 2-13: Korrekturfaktor für die Ozonaufnahme der Messäste, ermittelt aus den Passivsammlern unmittelbar neben den Messästen im Vergleich zu den Passivsammlern neben den korrespondierenden online-Ozonanalysatoren. Angegeben ist der mittlere Jahresdurchschnittswert für jeden Intensivmessast +/- Standardfehler; n = 26.

Buche Schatten		Baumnummer									
Jahr		399	408	409	410	412	437	439	443	480	482
1999-2001		0.76	0.76	0.77	0.77	0.77	0.86	0.83	0.83	0.97	1.00
		+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.00
2002		1.07	1.07	1.07	1.07	1.07	0.86	0.83	0.83	0.97	1.00
		+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.00
Buche Sonne		Baumnummer									
Jahr		399	408	409	410	412	437	439	443	480	482
1999-2001		0.78	0.78	0.72	0.78	0.72	0.87	0.83	0.83	0.96	0.96
		+/- 0.04	+/- 0.04	+/- 0.03	+/- 0.04	+/- 0.03	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02
2002		1.08	1.08	1.00	1.08	1.00	0.87	0.83	0.83	0.96	0.96
		+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.00	+/- 0.03	+/- 0.00	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02
Fichte Schatten		Baumnummer									
Jahr		373	374	521	535	537	419	483	484	485	486
1999-2001		0.74	0.77	0.73	0.72	0.72	0.94	1.00	1.00	0.97	0.97
		+/- 0.02	+/- 0.03	+/- 0.04	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.02	+/- 0.00	+/- 0.00	+/- 0.02	+/- 0.02
2002		0.90	0.94	0.88	0.87	0.87	0.94	1.00	1.00	0.97	0.97
		+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.01	+/- 0.01	+/- 0.02	+/- 0.00	+/- 0.00	+/- 0.02	+/- 0.02
Fichte Sonne		Baumnummer									
Jahr		373	374	521	535	537	419	483	484	485	486
1999-2001		0.86	0.91	0.83	0.83	0.83	0.83	0.90	0.93	1.03	1.03
		+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.04	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.02	+/- 0.03	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02
2002		1.06	1.11	1.00	1.02	1.02	0.83	0.90	0.93	1.03	1.03
		+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.00	+/- 0.03	+/- 0.03	+/- 0.02	+/- 0.03	+/- 0.02	+/- 0.02	+/- 0.02

Der Korrekturfaktor (Tab. 2-13) berechnete sich aus dem Verhältnis des aufgenommenen Ozons des Passivsammlers in unmittelbarer Nähe des Messastes und demjenigen neben dem korrespondierenden Ozonmessgerät. Während der Vegetationsperiode wurde wöchentlich die Ozonabscheidung an den Passivsammlern gemessen. Der Jahresmittelwert des Quotienten der Ozonwerte des astnahen Passivsammlers und des Passivsammlers neben dem Ozonanalysator (Referenz), wurde als Korrekturfaktor für die jährliche Gesamtozonaufnahme der Intensivmessäste verwendet (Tab. 2-13).

2.9.2 Validierung der modellierten Daten

Die Validierung der mit dem Ozonflux-Modell berechneten Ozonleitfähigkeiten erfolgte auf Basis der online-Messdaten der Walz-Gaswechselküvetten ermittelten Leitfähigkeiten für Ozon (vgl. Kapitel 2.8.2). Tabelle 2-14 gibt einen Überblick über die zur Validierung benutzten Datensätze der Walz-Gaswechselküvetten. gO_{3max} der Küvetten-Äste wurde aus den parallel an Blättern der Nachbarzweige durchgeführten Porometermessungen (Kapitel 2.8.2) abgeleitet, EGS und SGS entstammen der jährlich auch an den Küvetten-Ästen durchgeführten Austriebs- und Seneszenzbonitur (Kapitel 2.6). Die Modellberechnungen wurden jeweils für die Standardparametrisierung nach Emberson et al. (2000a, b) und die neue Parametrisierung nach Tab. 2-12 a - c durchgeführt.

Die Validierung erfolgte einerseits auf Tagesgangbasis in ausgewählten Zeiträumen, andererseits durch einen Vergleich der modellierten mit den ermittelten Leitfähigkeitswerten über den gesamten Beobachtungszeitraum anhand einer linearen Regression. Weiterhin wurde die aus den ermittelten und modellierten Leitfähigkeiten berechnete COU am Ende der jeweiligen Messperioden verglichen.

Durch Erfassung der Gaswechselraten der Fichtenäste im Winter sollte es möglich sein, die Ozonaufnahme der immergrünen Fichte im Vergleich zur laubabwerfenden Buche zu ermitteln. Allerdings kam es im Winter immer wieder zu Wasserausfall in den Walz-Gaswechselküvetten, bedingt durch die Kondenswasserbildung bei starkem Temperaturabfall in Strahlungsnächten, sodass diese Datensätze nur für kurze Zeiträume zur Verfügung standen.

Tab. 2-14: Übersicht über die Datensätze der Walz-Gaswechselküvetten für Buche und Fichte, welche zur Modellvalidierung zur Verfügung standen; gO_{3max} [$mmol O_3 m^{-2} s^{-1}$ bezogen auf Gesamtoberfläche] und SGS / EGS [TiJ].

Datum	Astküvette 1			Astküvette 2		
	Ast	gO_{3max}	SGS/EGS	Ast	gO_{3max}	SGS/EGS
23.05.01 - 01.10.01	Buche 417 1xO ₃ Schatten	18.0	120 / 278	Buche 417 1xO ₃ Sonne	66.6	120 / 293
02.10.01 - 29.05.02	Fichte 374 1xO ₃ Schatten	14.0	ganzjährig	Fichte 374 1xO ₃ Sonne	30.7	ganzjährig
23.07.02 - 11.09.02	Buche 417 1xO ₃ Sonne	76.6	120 / 288	Buche 482 2xO ₃ Sonne	91.2	124 / 289
12.09.02 - 10.10.02	Buche 417 1xO ₃ Schatten	35.6	122 / 286	Buche 482 2xO ₃ Schatten	26.6	122 / 286
11.10.02 - 01.04.03	Fichte 419 2xO ₃ Sonne	13.3	ganzjährig	Fichte 373 1xO ₃ Sonne	14.8	ganzjährig
21.05.03 - 01.10.03	Buche 417 1xO ₃ Sonne	61.3	116 / 283	Buche 482 2xO ₃ Sonne	47.5	111 / 294

2.9.3 Grenzschichteinschätzung in der Baumkrone

Die Ozondeposition in einer Baumkrone wird in den meisten Ozon-Flux-Modellen durch „top-down“-Ansätze, d.h., über Gradienten aus der Atmosphäre zum Boden hin modelliert (Emberson et al., 2000; Tuovinen et al., 2004; Hole et al., 2004; Massman, 2004). Dabei wird angenommen, dass die Ozonkonzentration der Atmosphäre auf einem stomatären und einem nicht-stomatären Depositionsweg in der Baumkrone verringert wird (Abb. 2-15). Im Modell werden aus der Höhe der jeweiligen Depositionsrate (stomatär und nicht-stomatär) Widerstände bestimmt, welche zur Berechnung der Abnahme der Ozonkonzentration innerhalb der Baumkrone dienen (Abb. 2-15). So kann die Ozonkonzentration direkt vor den Stomata ermittelt und daraus die Ozonaufnahme in das Blatt, bei Kenntnis von gO_3_s , berechnet werden.

In der vorliegenden Studie wurde die Ozonkonzentration mittels online-Messung an online-Ozonalysatoren und aus Passivsammlerdaten abgeleiteten Durchschnittswerten in unmittelbarer Nähe der Messäste im Kronenraum bestimmt (Tab. 2-13) und gO_3_s (in Abb. 2-15 der Kehrwert des stomatären Widerstandes: r_s , grau hinterlegt) mittels eines korrelativen Leitfähigkeitsmodells berechnet (vgl. Kapitel 2.9.1). Deshalb wirkt nur die Grenzschicht um die Blätter (r_b , Abb. 2-15, grau hinterlegt), und nicht die Grenzsichten innerhalb der Baumkrone (r_a, r_{bkr}), erniedrigend auf die aus den Messdaten berechnete Ozonaufnahme.

Da sich der Bestand im Kranzberger Forst nicht für eddy-Korrelationsmessungen eignet, aus denen die nicht-stomatäre Depositionsrate von Ozon auf die Blattoberfläche (r_{non_s} , Abb. 2-15, weiss hinterlegt) abgeleitet werden könnte (K.-H. Häberle, pers. Mitteilung), wurde in dem Modellansatz der vorliegenden Studie die nicht-stomatäre Deposition nicht berücksichtigt. Bei hohen Windgeschwindigkeiten ist der Einfluss der nicht-stomatären Deposition auf die Ozonaufnahme ins Blattinnere gering. Nur bei geringen Windgeschwindigkeiten innerhalb der Baumkrone verringert die nicht-stomatäre Deposition auf die Blattoberfläche die O_3 -Konzentration in der Blatt-Grenzsicht und vermindert somit die O_3 -Aufnahme (H. Werner, pers. Mitteilung).

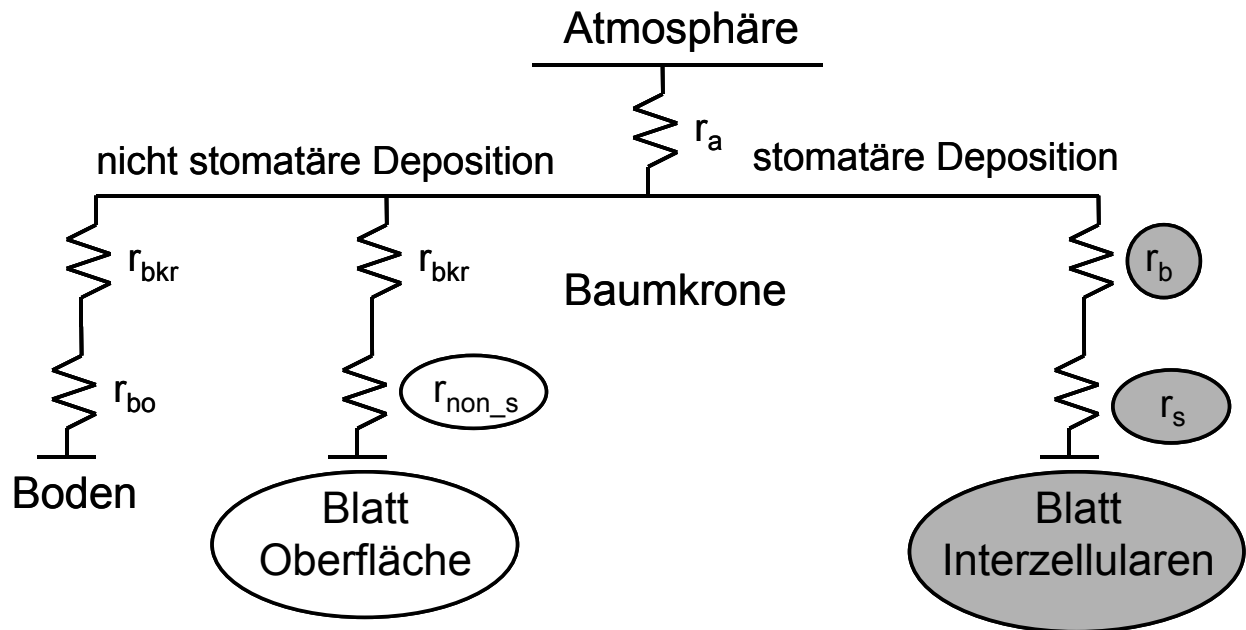


Abb. 2-15: Modell für die Ozondeposition in einer Baumkrone. r_a = aerodynamischer Widerstand über der Baumkrone, r_b = Widerstand der Grenzschicht um die Blätter, r_s = stomatärer Widerstand, r_{bkr} = Widerstand der Baumkronengrenzschicht, r_{non_s} = Oberflächenwiderstand der Blätter bedingt durch die nicht-stomatäre Depositionsrates, r_{bo} = Widerstand der Bodengrenzschicht bedingt durch den Ozonabbau am Boden.

Als Grundlage zur Einschätzung der Grenzschichtdicke δ (zur Berechnung von r_b) an den Blättern wurde eine Analyse der Windverteilung im Kronenraum des Kranzberger Forstes durchgeführt. Die Berechnung der daraus resultierenden Grenzschichtdicke (δ) und der Grenzschichtleitfähigkeit ($g_{H_2O_}\delta$) an Buchenblättern und Fichtennadeln erfolgte nach den Gleichungen 11 - 15 in Kapitel 2.8.2. Die Windgeschwindigkeiten im Kronenraum wurden nach Winterhalter (1998) aus den 3 m über dem Kronendach gemessenen Windgeschwindigkeiten (Kapitel 2.3.3) modelliert. Winterhalter (1998) fand eine durchschnittliche Reduzierung der Windgeschwindigkeiten im Kronenraum um 80 % im Vergleich zu 3 m über der Baumkrone eines ähnlich strukturierten Mischwaldes im Bayerischen Wald.

Ziel war es, die durchschnittliche prozentuale Verminderung der maximal möglichen Ozonaufnahme (berechnet durch das Ozon-Flux-Modell) zu ermitteln. Speziell für das Schattenlaub kann dadurch COU im windgeschützten Inneren einer Baumkrone korrigiert werden, um die Ozonempfindlichkeit der Schattenblätter besser einschätzen zu können.

Da mit dieser Methode nur eine Abschätzung der durchschnittlichen Reduktion von COU durch die Grenzschicht getroffen werden konnte, wurde exemplarisch für die Buchen- und Fichtenäste aus den stationären Gaswechsellkuvetten die maximale Reduzierung von COU unter realen Gaswechselbedingungen wie folgt ermittelt:

Aus den stationären Gaswechseldaten für Buche und Fichte (Tab. 2-14) wurden basierend auf den Überlegungen aus Kapitel 2.8.2 die stomatären Leitfähigkeiten nach Gleichung 14 aus den in der Kuvette ermittelten Blattleitfähigkeiten berechnet. Das berechnete $g_{H_2O_s}$ diente zur Bestimmung der Obergrenze der Ozonaufnahme (COU_{max}), welche auch durch das Ozon-Flux-Modell simuliert wurde, da dort $g_{H_2O_s}$ zur Ermittlung von $g_{O_{3max}}$ eingesetzt wurde

(Kapitel 2.9.1). Nach dem Widerstandsmodell (Jones, 1985) kann die Blattleitfähigkeit ($g_{H_2O_bl}$) aus $g_{H_2O_s}$ und der Grenzschichtleitfähigkeit ($g_{H_2O_δ}$) nach Gleichung 15 für jede beliebige Grenzschichtdicke berechnet werden. Unter dieser Annahme konnte die minimale COU (COU_{min}) bei angenommener Windstille (= maximale Grenzschichtdicke) ermittelt werden und so im Vergleich zu COU_{max} die maximale Reduzierung von COU durch die Grenzschicht berechnet werden.

2.10 Statistische Auswertungen

Das Datenmanagement erfolgte mit Diadem (Version 8.1, National Instruments, Austin, USA), Origin 6.0 (Microcalc Inc., Northampton, USA) und Excel (Office 2000, Microsoft Corporation, Redmond, USA).

Versuchsansatz und statistische Modelle

Pro Baumart (Buche, Fichte) befanden sich in jeder Behandlungsgruppe ($1xO_3$ und $2xO_3$) fünf Baumindividuen ($n = 5$). An jedem Baumindividuum wurden ein Ast in der Sonnen- und einer in der Schattenkrone untersucht (Abb. 2-2). Die statistischen Analysen wurden für beide Baumarten getrennt durchgeführt. Da sich an jedem Messbaum 2 Messäste befanden, wurde ein „nested design“-Ansatz gewählt: die Gruppe der Kronenregionen (Sonne/Schatten) befindet sich innerhalb der Behandlungsgruppen ($1xO_3/2xO_3$).

Zum Screening potentieller Ozon-Behandlungseffekte wurden t-Tests (zweiseitig; für gepaarte oder unabhängige Stichproben) mit der Statistikfunktion von Excel (Microsoft) für homogene bzw. nicht homogene Varianzverteilung durchgeführt.

Der statistische Test auf Behandlungseffekte auf Baumindividuenzebene zwischen dem $1xO_3$ und $2xO_3$ -Regime erfolgte anschließend mittels des univariaten Varianzanalyse-Moduls des Allgemeinen Linearen Modells („general linear model“; GLM) von SPSS (12.0, SPSS Inc., Chicago, USA) für Buche und Fichte getrennt. Die Vorteile des GLM sind, dass es robust gegen Abweichungen von der Normalverteilung ist (Bühl & Zöfel, 2000). Die beiden Behandlungsgruppen und die Kronenregionen („nested“ in den Behandlungsgruppen) dienten als Kofaktoren. Lagen statistisch signifikante Veränderungen zwischen den Ozonregimen vor, konnte durch Trennung des Datensatzes in Sonnen- und Schattenkronendaten getestet werden, in welcher Kronenregion dieser Effekt stärker zum Tragen kam.

Um die durch allometrische Unterschiede zwischen den Baumindividuen hervorgerufene Varianz innerhalb des Datensatzes zu vermindern, wurden die SLA, die Stammquerschnittsfläche am BHD und die Baumhöhe als Kovariaten in das GLM einbezogen (Kovarianzanalyse). Davor waren Korrelationsanalysen nach Spearman zwischen den untersuchten Parametern und den allometrischen Größen durchgeführt worden.

Wiederholte Messungen

Da die Datensätze der biochemischen, der photosynthetischen und der phänologischen Messungen aus wiederholten Beobachtungen im Versuchszeitraum 1999 - 2002 an den 20 Messbäumen (40 Messästen) bestanden, wurde das Verfahren der „wiederholten Messungen“ innerhalb des GLM angewandt, wenn signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen zu erwarten waren. Lagen Messungen aus dem Jahr 1999 (vor Beginn der

Ozonbehandlung) vor, konnte getestet werden, ob die beobachteten Unterschiede zwischen $1xO_3$ und $2xO_3$ ein ozonbedingter Behandlungseffekt waren, oder ob diese Unterschiede schon von vorneherein bestanden. Dazu wurden die Messwerte aus dem Jahr 1999 als Kovariate in das Modell eingeführt. Durch unterschiedliche Wahl der Kovariaten (aus den Jahren 2000 - 2002) war es möglich zu testen, ob die ozonbedingten Unterschiede mit der Zeit intensiver wurden oder abklagen. Weiterhin konnten auch in diesem Modul des GLM die allometrischen Größen als Kovariaten in das Modell mit einbezogen werden.

Phänologie

Mit Hilfe der sigmoidalen Boltzman-Anpassung (Origin 6.0, Microcalc Inc.) wurden das Datum des „halb maximalen“ Austriebs (Stadium 3; Kapitel 2.6: Tab. 2-5) und der „halb maximalen“ Seneszenz (50 % seneszenz Blattfläche; Kapitel 2.6) aus den Boniturdaten der 40 Messäste berechnet. Dieses Datum, ausgedrückt als Tag im Jahr (TiJ), diene als Vergleichsdatum für das Fortschreiten des Austriebs und der Seneszenz zwischen den beiden Ozonbehandlungen, Kronenregionen und Baumarten. Die Länge der Vegetationsperiode in Tagen wurde durch Subtraktion dieser beiden Daten errechnet.

Definition der Boxplots:

Die Boxplots wurden mit SPSS (12.0, SPSS Inc.) dargestellt. Der Mittelstrich in der Box gibt den Median an. Die Box umfasst 50 % des Interquartilbereiches. Die Striche über und unter der Box geben den Maximal- bzw. Minimalwert an, solange dieser weniger als 1.5 Boxlängen vom Rand der Box entfernt ist. Mit „°“ sind die Ausreißer gekennzeichnet, welche 1.5 - 3 Boxlängen vom Boxrand entfernt liegen. Ein „*“ gibt die Extremwerte an, welche über 3 Boxlängen vom Boxrand entfernt sind.

Photosynthesemessungen (CO₂-Abhängigkeitskurven)

Da pro Baumindividuum eine unterschiedliche Anzahl an Messungen pro Messjahr durchgeführt worden war, wurde die Messperiode 1999 - 2002 in fünf Messzeiträume eingeteilt (Tab. 2-15). Für jeden der 20 Messbäume wurde über diesen Zeitraum der Mittelwert aller Messungen, für den Sonnen- und Schattenast getrennt, gebildet. Der Mess-Zeitpunkt 1 diene zum Vergleich der Behandlungsgruppen unter $1xO_3$ und $2xO_3$ vor Beginn der Ozonbehandlung im Mai 2000 und als Referenzpunkt für die Veränderungen unter $2xO_3$.

Tab. 2-15: Überblick über die Messzeiträume zur Ermittlung der Mittelwerte für die baum- und kronenregion-spezifischen Photosyntheseparameter. Im Untersuchungszeitraum 1999 - 2002 konnten so fünf vergleichbare Mess-Zeitpunkte festgelegt werden.

Mess-Zeitpunkt	Messzeitraum
1	Mai - Juli 1999
2	Mai - Juli 2000 und 2001
3	August - September 2000
4	August - September 2001
5	August - September 2002

Regressionsmodelle

Nichtlineare Regressionsmodelle, z.B. für die Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit von der Temperatur (zur Festlegung von T_{\max} und T_{\min} ; Kapitel 2.9.1) wurden mit SPSS (12.0, SPSS Inc.) aufgestellt. Zur Berechnung linearer Regressionen wurde Excel (Microsoft) verwendet.

2.11 Übersicht über die erhobenen Datensätze, Methoden und Bearbeiter

Tabelle 2-17 zeigt den Zeitplan der durchgeführten Untersuchungen für 1999 - 2003, das Untersuchungsschema, eine Übersicht über die Datensätze, welche in dieser Doktorarbeit ausgewertet wurden, und deren Bearbeiter.

Tab. 2-16: Übersicht über die in dieser Doktorarbeit ausgewerteten Datensätze, deren Methoden und Bearbeiter für 1999 - 2003.

Untersuchung	Methode	Untersuchungs- objekte	Zeitraum	Daten erhoben von:
Mikroklima	Meteorologische Messungen	Kronenraum des Versuchsbestandes	kontinuierlich	C. Heerdt / Dr. H. Werner (Bio- klimatologie) Dr. R. Grote / P. Wipfler (Waldwachstum skunde)
Ozonverteilung	UV-Analysatoren; Passivsammler	Kronenraum des Versuchsbestandes	kontinuierlich; wöchentlich	C. Heerdt
Phänologie	Bonitur	10 Buchen, 10 Fichten; Sonnen- und Schattenkrone; 1xO ₃ und 2xO ₃	Austrieb, Seneszenz	A. Nunn, I. Reiter, Dr. K.-H. Häberle
Blattschädigung	Bonitur	10 Buchen, 10 Fichten; Sonnen- und Schattenkrone; 1xO ₃ und 2xO ₃	Jahresgang 2000 -2002; 2 - 4 wöchentlich	A. Nunn
	Photographie und Mikroskopische Validierung der Ozonsymptome	4 Buchen; Sonnen- und Schattenkrone; je 2 unter 1xO ₃ und 2xO ₃ -Behandlung	2002; monatlich	A. Nunn Dr. M. Günthardt- Goerg, Dr. P. Vollenweider (WSL, Schweiz)
Biochemie	Analyse von ACC, Polyaminen, Salicyl- und Gentsinsäure, z.T. Phenole	10 Buchen, 10 Fichten (nur ACC und Polyamine); Sonnen- und Schattenkrone; 1xO ₃ und 2xO ₃	Jahresgang 2000 - 2001; 2 - 4 wöchentlich	A. Nunn S. Stich, Dr. W. Heller, R. Ludwig, L. Gößl (GSF)
		2 Buchen; Sonnen- und Schattenkrone; je 1 unter 1xO ₃ und 2xO ₃ -Behandlung	Tagesgang; 2 Tage im 4- stündigen Abstand jährlich	A. Nunn S. Stich, Dr. W. Heller, R. Ludwig (GSF)
Biometrie	Astvermessung	40 Messäste aus Sonnen- und Schattenkrone von Buche und Fichte; 1xO ₃ und 2xO ₃	jährlich	A. Nunn, I. Reiter, M. Löw
	Raumbesetzung	40 Messäste aus Sonnen- und Schattenkrone von Buche und Fichte; 1xO ₃ und 2xO ₃	jährlich	A. Nunn, I. Reiter, M. Löw

Untersuchung	Methode	Untersuchungs- objekte	Zeitraum	Daten erhoben von:
Chlorophyll- fluoreszenz	SLA-Verteilung	Je 15 Blätter der 20 Messäste aus Sonnen- und Schattenkrone von Buche; 1xO ₃ und 2xO ₃	September 2001 und 2002	A. Nunn
	Blattmasse	aus Netzen; 20 Messäste aus Sonnen- und Schattenkrone von Buche; 1xO ₃ und 2xO ₃	jährlich	A. Nunn, I. Reiter, M. Löw
	Stammzuwachs	alle Bäume des Versuchsbestandes	2 - 4 wöchentlich	R. Grote / P. Wipfler
	Mini-Pam; Walz	10 Buchen, 10 Fichten; Sonnen- und Schattenkrone; 1xO ₃ und 2xO ₃	Jahresgang 2001 - 2002; 2 - 4 wöchentlich	A. Nunn
Gaswechsel	Mini-Pam; Walz	10 Buchen, 10 Fichten; Sonnen- und Schattenkrone; 1xO ₃ und 2xO ₃	2 - 4 Tagesgang; 2 Tage im 4- stündigen Abstand	A. Nunn
	A/Ci-Kurven; LiCor 6400	10 Buchen, 10 Fichten; Sonnen- und Schattenkrone; 1xO ₃ und 2xO ₃	2 - 4-mal pro Vegetations- periode	A. Nunn, I. Reiter
	Tagesgang; LiCor 6400	10 Buchen, 4 Fichten; Sonnen- und Schattenkrone; 1xO ₃ und 2xO ₃	2002 und 2003 monatlich; 2002 bei Buche nachts (4x)	A. Nunn, I. Reiter, M. Löw (Fichte)
	Stationäre Gaswechsel- küvetten	Äste von 2 Buchen, 3 Fichten; Sonnen- und Schattenkrone; 1xO ₃ und 2xO ₃	kontinuierlich	T. Feuerbach, A. Nunn, I. Reiter

3 Ergebnisse

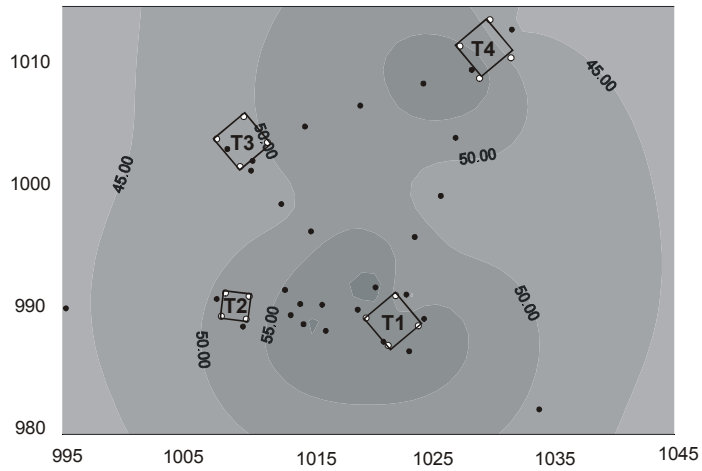
3.1 Ozonexposition im Versuchsbestand

3.1.1 Räumliche Ozonverteilung im Kronenraum

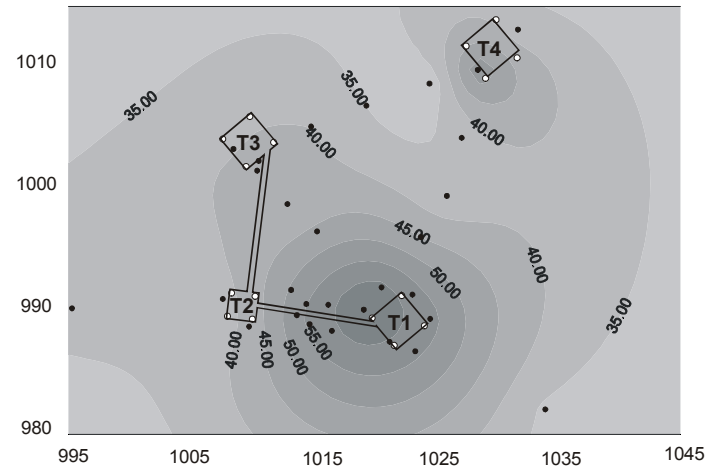
Die Contourplots (Abb. 3-1) zeigen die Ozonverteilung in den vier Messebenen (E2 = 6 m üG, E4 = 14 m üG, E6 = 20 m üG und E8 = 26 m üG) exemplarisch für Anfang Mai 2002. Die Applikation des $2xO_3$ -Regimes erfolgte im Kronenraum um den Turm 1 (T1) herum bis nahe an den Turm 2 (T2). Im Übergang Schattenkrone - Stammraum liegt die Messebene E4 „Kronenansatz“. Da der Stammraum nicht mit Ozon beaufschlagt wurde, fand hier - je nach Vertikaltransport - bereits eine Ozonverdünnung statt. Gleiches galt für den Bereich "über Krone". Hier fand durch weitgehend ungehinderten Horizontaltransport eine deutliche Verfrachtung und Verdünnung der ausgebrachten Ozonwolke statt. Um den Turm 3 (T3) liegt die Buchenreferenzzone und um den Turm 4 (T4) die Fichtenreferenzzone (jeweils Kontrollbäume unter $1xO_3$). Diese Bereiche wurden durch die experimentelle Ozonerhöhung in der Sonnen- und Schattenkrone der $2xO_3$ -Versuchsbaume um Turm 1 (T1) nicht beeinflusst (Abb. 3-1). Die Contourplots der Ebenen E4 und E6 zeigen den Umriss der experimentell erzeugten „Ozonwolke“ um Turm 1 bis nahe Turm 2. Isolinien und Grauskala lassen in der Begasungszone das erreichte Ziel der experimentellen Verdopplung des ambienten $1xO_3$ -Regimes erkennen. E2 im Stammraum zeigte eine uniforme Ozonverteilung, die mit dem $1xO_3$ -Regime vergleichbar war. Die Messwerte am Referenzturm in 28 m Höhe (E9) entsprachen denen im Stammraum (E2) in 6 m Höhe in der Begasungszone (vergleiche Teilabbildungen rechts unten in Anhang F, Abb. F-1 a, b, c). Die experimentelle Ozonerhöhung blieb, wie angestrebt, auf den Kronenraum der Behandlungsbaumgruppe beschränkt.

Abb. 3-1: Contourplots der Ozonverteilung in 4 Messebenen errechnet aus Passivsammlerdaten (Position durch Punkte markiert) für die Woche vom 7.5. bis 14.5.2002. Die experimentelle Ozonapplikation erhöhte die O₃-Konzentrationen lokal in der Sonnen- und Schattenkrone der ausgewählten Versuchsbäume (2xO₃) rund um Turm 1 (T1). Graphik erstellt von H. Werner, C. Heerdt aus Nunn et al. (2004).

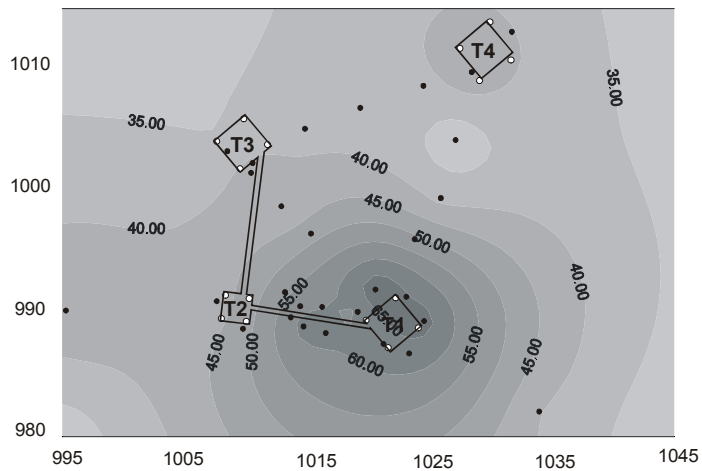
Ozonverteilung im Kranzberger Forst
(Turmspitze / Ebene 8 = 26m üG)
exponiert vom 7.5.-14.5. 2002



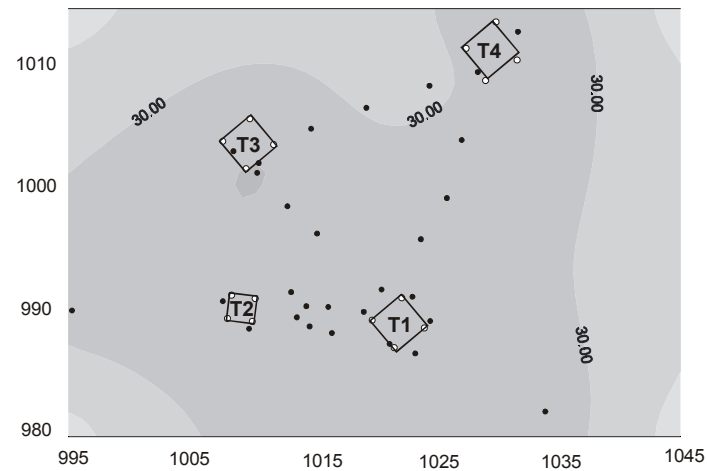
Ozonverteilung im Kranzberger Forst
(Schattenkrone / Ebene 4 = 14m üG)
exponiert vom 7.5.-14.5. 2002



Ozonverteilung im Kranzberger Forst
(Sonnenkrone / Ebene 6 = 20m üG)
exponiert vom 7.5.-14.5. 2002



Ozonverteilung im Kranzberger Forst
(Stammraum / Ebene 2 = 6m üG)
exponiert vom 7.5.-14.5. 2002



Die Vertikalverteilung des Ozons im Versuchsbestand (Abb. 3-2) zeigte sowohl unter $1xO_3$ wie unter $2xO_3$ einen schwach ausgeprägten Ozongradienten im belaubten Kronenraum (Sonnen- und Schattenkrone). Unter $1xO_3$ (dicke schwarze Linie mit weißen Rauten) und den übrigen unbelasteten Bereichen der Versuchsfläche (vgl. Abb. 3-1) war vom Stammraum bis in die Kronen hinein nur ein geringer O_3 -Gradient ausgebildet. Lediglich in der dichten Belaubungszone der Oberkrone wurde der Gradient steiler. Im Kronenraum bei $2xO_3$ wurde nur ein geringer Gradient beobachtet, da die Ozonbehandlung gleichmäßig im gesamten belaubten Kronenraum durchgeführt wurde. An den Messstellen über der Krone sehr nahe an der Vegetationsoberfläche wurden abgeschwächte O_3 -Konzentrationen gemessen, was für eine rasche Verdünnung des $2xO_3$ -Regimes oberhalb der Belaubung spricht. Ein steiler O_3 -Gradient bildete sich unter $2xO_3$ vom Stammraum zum Kronenansatz aus, da der Stammraum (schwarzes Rechteck) nicht mit Ozon behandelt wurde und auf der Versuchsfläche gut durchlüftet war. Die Profile innerhalb des $1xO_3$ und $2xO_3$ -Regimes (Abb. 3-2, gestrichelte Linien geben die Extremwerte an) verliefen insgesamt sehr ähnlich zueinander und überlappten sich zwischen den beiden Behandlungsgruppen nie. Die mittlere gestrichelte Linie zwischen der $1xO_3$ und $2xO_3$ -Behandlung stellt ein Passivsammlerprofil am Rande der $2xO_3$ -Behandlung dar.

3.1.2 Jahreszeitlicher Verlauf der Ozonkonzentrationen

Die aufsummierten Ozonkonzentrationen der Umgebungsluft (SUM0) unterschieden sich im Beobachtungszeitraum 2000 - 2002 untereinander nur geringfügig (schwarze durchgezogene Linie in Anhang F, Abb. F-1 a, b, c). Das erklärt sich mit den relativ gleichförmigen Temperaturverläufen in den drei Vegetationsperioden (Anhang A, Abb. A-1), die erfahrungsgemäß sehr gut mit den Ozonkonzentrationen korrelieren (Dr. H. Werner; pers. Mitteilung). Der Verlauf der O_3 -Tagesmittel zeigt im Vergleich zwischen den Jahren (Teilabbildungen rechts unten in Anhang F, Abb. F-1 a, b, c), dass im Sommer 2001 vermehrt Ozonspitzen aufgetreten sind. Diese kurzen Episoden schlagen sich in den SUM0 Werten kaum nieder, wohl aber in den unterschiedlichen Berechnungsverfahren, aufsteigend von AOT40 über AOT60 zu SUM60.

Die hohe Präzision der O_3 -Regelung der „Free-Air“-Begasungsanlage wird durch den parallelen Verlauf der Ozonmesswerte in der Sonnenkrone (E6, $2xO_3$) und höhengleich am Referenzmessturm (E9, $1xO_3$) dokumentiert (in Anhang F, Abb. F-1 a, b, c). Die in den drei Vegetationsperioden erreichten Erhöhungsfaktoren (2000 = 1.64; 2001 = 1.86; 2002 = 1.79) bei $2xO_3$ lagen unterhalb des angestrebten Sollfaktors von 2.0 (Kästen in Anhang F, Abb. F-1 a, b, c). Das erklärt sich durch die Kappungsgrenze bei 150 nl l^{-1} , die eingeführt wurde, um akute Ozonschäden an der Vegetation durch unrealistisch hohe Ozonspitzen zu vermeiden.

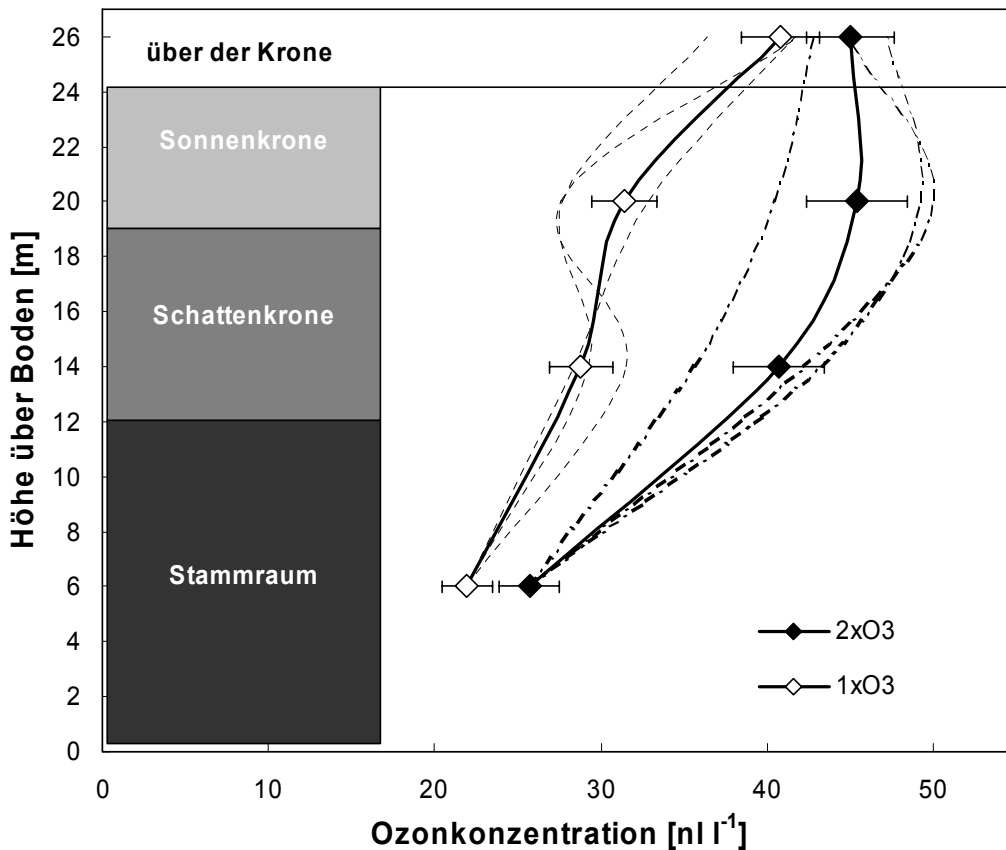


Abb. 3-2: Vertikalverteilung des Ozons im Versuchsbestand: Die Passivsammler hingen zu je 4 Stück an 25 Seilen in 6 m, 14 m, 20 m und 26 m Höhe über dem Boden. Durchgezogene schwarze Linie mit schwarzen Rauten: Mittlere Ozonkonzentration im ozonbehandelten Kronenraum (2xO₃), durchgezogene schwarze Linie mit weißen Rauten: Mittlere Ozonkonzentration in der Referenzzone (1xO₃) während der Vegetationsperiode 2002 (14.5.- 15.10.2002). Mittelwerte +/- Standardfehler: n = 23 (Messintervall einwöchig). Die gestrichelten Linien geben die Extremwerte der Ozonkonzentrationen in der 1xO₃ und 2xO₃-Behandlung an. Die vertikale Ausdehnung des Kronenraums wird durch das hellgraue (Sonnenkrone) und das dunkelgraue (Schattenkrone) Rechteck angedeutet. Der Stammraum (schwarzes Rechteck) wurde nicht mit Ozon behandelt und ist auf der Versuchsfläche gut durchlüftet, deshalb waren dort in beiden Behandlungen sinkende Ozonkonzentrationen zu verzeichnen. Die dicht belaubte Oberkrone der Buchengruppe ist im Mittel ca. 3 - 4 m dick. Die Fichten tragen zwischen 12 und 25 m Stammhöhe Laub. Datenbasis Passivsammler (Heerdt & Werner, pers. Mitteilung).

3.1.3 Gesamtozonbelastung (SUM0) und AOT40

Aus den Jahrgängen der Ozonkonzentration (auf Basis der 10 min-Mittelwerte der online-Messgeräte) und der Länge der Vegetationsperioden ermittelt durch Bonitur an den 20 Messästen von Buche (vgl. Kapitel 2.6) wurde die externe Gesamtozonbelastung (SUM0) und der AOT40 je Messast und Jahr bestimmt (Tab. 3-1 a). Im Jahr 1999, dem Jahr vor Beginn der Ozonbehandlung, gab es keinen Unterschied im SUM0 als auch im AOT40 zwischen den Buchen- und Fichtenästen der künftigen Behandlungsgruppen 1xO₃ und 2xO₃. Die Verdoppelung der herrschenden Ozonkonzentrationen in den Jahren 2000 - 2002 während der Vegetationsperiode (Anfang Mai - Ende Oktober) bewirkte eine Erhöhung des SUM0 um 1.4 bis

1.9 bei Buche (Schatten- bzw. Sonnenkrone). Bei Fichte wurde der SUM0 entsprechend um den Faktor 1.3 bis 1.6 erhöht (Tab. 3-1 b). Die Faktoren sind bei der immergrünen Fichte niedriger, da, im Gegensatz zur wechselgrünen Buche, als Berechnungsgrundlage nicht nur die Vegetationsperiode mit dem $2xO_3$ -Regime der Free-Air-Begasung, sondern das gesamte Jahr berücksichtigt wurde (Tab. 3-1 a, b). Das $2xO_3$ -Regime bewirkte einen 2.8 - 4.7-mal höheren AOT40 bei beiden Baumarten im Vergleich zu $1xO_3$. Der nicht sehr ausgeprägte Vertikalgradient im Kronenraum von $2xO_3$ (Abb. 3-2) verringerte SUM0 und AOT40 in der Schattenkrone geringfügig. Zusätzlich war die Vegetationsperiode 2001 und 2002 in der Schattenkrone kürzer als in der Sonnenkrone (vgl. Kapitel 3.3.2). Von 2000 - 2002 zeigte sich deshalb in der Schattenkrone von Buche und Fichte unter $2xO_3$ eine um 8 - 25 % geringere Ozonbelastung (SUM0) als in der Sonnenkrone. Der AOT40 war 2001 und 2002 in der Schattenkrone unter $2xO_3$ um 27 - 32 % erniedrigt. Unter $1xO_3$ war kein Unterschied in SUM0 und AOT40 zwischen Sonnen- und Schattenkrone zu beobachten.

Tab. 3-1 : Vergleich von SUM0 und AOT40 (jeweils repräsentativ für Bestandskronendach) von 1999 - 2002 an 20 Buchen- und 20 Fichtenästen (Mittelwerte +/- Standardfehler; n = 20). Bei Buche wurde die Länge der Vegetationsperiode der untersuchten Äste zugrunde gelegt, bei der immergrünen Fichte das gesamte Jahr. (a) Absolutwerte, (b) Quotienten zwischen der $2xO_3$ - und der $1xO_3$ -Behandlung. Berechnungen für 1999 - 2000 basieren auf Daten aus Reiter (2004).

1a	SUM0 [$\mu\text{l l}^{-1}\text{ h}$]				AOT40 [$\mu\text{l l}^{-1}\text{ h}$]			
	1999	2000	2001	2002	1999	2000	2001	2002
Buche								
1xO ₃	124.4	139.4	131.5	123.2	10.1	15.4	15.0	16.0
Schatten	+/- 0.3	+/- 0.3	+/- 0.7	+/- 1.2	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.1	+/- 0.1
2xO ₃	117.1	201.0	191.2	180.7	13.4	59.9	48.3	48.0
Schatten	+/- 0.3	+/- 2.4	+/- 0.3	+/- 0.3	+/- 0.0	+/- 0.3	+/- 0.0	+/- 0.1
1xO ₃	124.7	140.2	136.4	126.4	10.2	15.4	15.0	16.3
Sonne	+/- 0.5	+/- 0.2	+/- 0.5	+/- 0.3	+/- 0.0	+/- 0.0	+/- 0.1	+/- 0.1
2xO ₃	122.5	221.5	256.2	234.0	13.6	62.4	70.9	67.2
Sonne	+/- 0.5	+/- 0.5	+/- 1.1	+/- 0.7	+/- 0.1	+/- 0.0	+/- 0.2	+/- 0.1
Fichte								
1xO ₃	217.9	212.9	217.5	211.1	13.0	16.4	16.5	18.7
Schatten								
2xO ₃	197.2	278.3	282.4	271.6	16.4	62.0	51.1	52.7
Schatten								
1xO ₃	217.9	212.9	217.5	211.1	13.0	16.4	16.5	18.7
Sonne								
2xO ₃	211.3	303.7	345.2	328.3	16.4	65.5	74.1	72.6
Sonne								
1b								
	SUM0 [$\mu\text{l l}^{-1}\text{ h}$]				AOT40 [$\mu\text{l l}^{-1}\text{ h}$]			
	1999	2000	2001	2002	1999	2000	2001	2002
Buche: Quotient $2xO_3$ zu $1xO_3$								
Schatten	0.9	1.4	1.5	1.5	1.3	3.9	3.2	3.0
Sonne	1.0	1.6	1.9	1.9	1.3	4.2	4.7	4.1
Fichte: Quotient $2xO_3$ zu $1xO_3$								
Schatten	0.9	1.3	1.3	1.3	1.3	3.8	3.1	2.8
Sonne	1.0	1.4	1.6	1.6	1.3	4.0	4.5	3.9

3.2 Biochemische Untersuchungen

3.2.1 ACC und Polyamine

ACC- und Polyamin-Konzentrationen in Buchenblättern am Standort Kranzberger Forst

Die Konzentrationen an konjugiertem ACC (Abb. 3-3 b) bei Buche waren in der Schattenkrone über den gesamten Versuchszeitraum von Mai 2000 bis August 2001 ca. 1.5 bis 3-fach höher als in der Sonnenkrone ($p < 0.001$; Tab. 3-2). Durch die Ozonbehandlung wurde auf Baumebene (Sonnen- und Schattenast eines Baumes zusammen betrachtet) kein signifikanter Unterschied im Gehalt an konjugiertem ACC hervorgerufen ($p = 0.60$). Bei detaillierter Betrachtung (Tab. 3-2) ergab sich allerdings eine tendenzielle Erhöhung des konjugierten ACC's in der Schattenkrone von Buche unter $2xO_3$ von Mai bis August in beiden Untersuchungsjahren. Im Jahr 2000 war das konjugierte ACC unter $2xO_3$ bis zum Einsetzen der herbstlichen Seneszenz Ende September um ca. 30 % erhöht im Vergleich zum $1xO_3$ -Regime. Im Jahr 2001 intensivierte sich dieser Behandlungsunterschied auf eine kontinuierliche Erhöhung um 28 - 45 % (Abb. 3-3 b). In der Sonnenkrone zeigten sich keine Reaktionen auf die erhöhte Ozonbehandlung.

Freies ACC konnte in Sonnen- und Schattenblättern von Buche vermehrt am Ende der Vegetationsperiode (ab Ende September) nachgewiesen werden. In der Schattenkrone war freies ACC signifikant erhöht im Vergleich zu Sonnenkrone ($p < 0.05$; $n = 160 - 180$; t-Test, 2-seitig) und betrug maximal $0.6 \pm 0.1 \text{ nmol g fw}^{-1}$. Ein Einfluss der Ozonbehandlung konnte in der Sonnenkrone nicht festgestellt werden ($p = 0.62$). In der Schattenkrone allerdings zeigten sich ab Ende September signifikant erhöhte Konzentrationen von freiem ACC ($p < 0.05$) unter $1xO_3$.

Tab. 3-2: GLM mit Messwertwiederholung und „nested design“ für Kronenregion in Ozonbehandlung (SPSS 12.0, SPSS, USA): $p < 0.05$ = signifikant; $p < 0.001$ höchst signifikant; $n = 8 - 10$ pro Behandlung und Zeitpunkt: $n = 8$ für 2000; $n = 5$ für 2001.

Jahr	2000 (Mai - August)		2001 (Mai - August)	
	Kronenregion	Ozonbehandlung	Kronenregion	Ozonbehandlung
Konjugiertes ACC	höchst signifikant erhöht in der Schattenkrone ab Mai	Sonnenkrone: kein Unterschied Schattenkrone: $p = 0.110$; Werte schon ab Mai tendenziell erhöht unter $2xO_3$	höchst signifikant erhöht in der Schattenkrone ab Mai	Sonnenkrone: kein Unterschied Schattenkrone: $p = 0.097$; Werte schon ab Mai tendenziell erhöht unter $2xO_3$
Putrescin	höchst signifikant erhöht in der Sonnenkrone ab Mai	Sonnen- und Schattenkrone: kein Unterschied	höchst signifikant erhöht in der Sonnenkrone ab Mai	Sonnen- und Schattenkrone: kein Unterschied

Die Putrescin-Konzentrationen (Abb. 3-3 c) zeigten einen zu ACC entgegengesetzten Verlauf und waren in der Sonnenkrone 2 bis 4-fach höher als in der Schattenkrone ($p < 0.001$; Tab. 3-2), eine Reaktion auf das erhöhte Ozon-Regime konnte nicht festgestellt werden (Tab. 3-2). Die jeweiligen Schwankungen der beiden Substanzen korrelierten bis zum Einsetzen der herbstlichen Seneszenz Ende September mit den absoluten Änderungen der

Ozonkonzentration unter $1xO_3$ und $2xO_3$ (Abb. 3-3 a), d.h., eine Ozonspitzenbelastung bewirkte ein Ansteigen der ACC-Konjugate und eine Abnahme der Putrescin-Konzentration in den Buchenblättern.

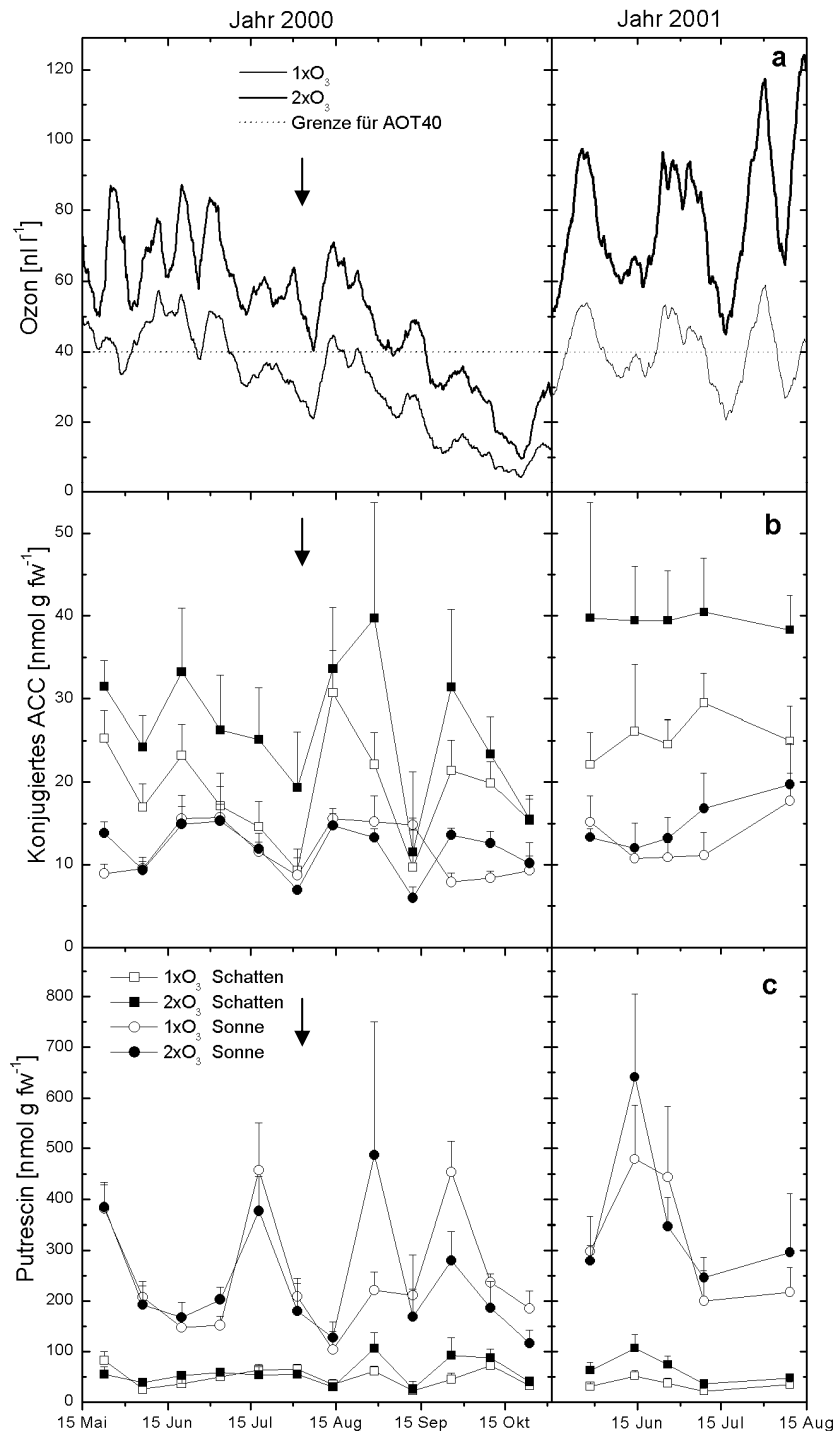


Abb. 3-3: Relation zwischen Ozon-Regimen $1xO_3$ und $2xO_3$ (a) und den Konzentrationen an konjugiertem ACC (b) und Putrescine (c) an adulten Buchen im Kranzberger Forst im Jahresgang 2000 - 2001. Mittelwerte + Standardfehler; $n = 5$ pro Behandlung, Kronenregion und Datum. Die Pfeile markieren die Reaktionen von konjugiertem ACC und Putrescine auf eine Periode mit erhöhten Ozonwerten.

Spermidin und Spermin zeigten keine Reaktion auf die $2xO_3$ -Behandlung ($p = 0.2 - 0.9$; $n = 160 - 170$; t-Test, 2-seitig). Zwischen der Schatten- und Sonnenkrone der untersuchten Buchen gab es höchst signifikante Unterschiede ($p < 0.001$) im Spermidin-Gehalt, nicht aber im Spermin-Gehalt ($p = 0.84$). Die durchschnittlichen Konzentrationen an Spermidin waren in der Sonnenkrone doppelt so hoch wie in der Schattenkrone ($90 \pm 2 \text{ nmol g fw}^{-1}$), die an Spermin betragen durchschnittlich $85 \pm 2 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schatten- und Sonnenkrone für den gesamten Messzeitraum und beide Ozonbehandlungen.

Die 2001 zusätzlich durchgeführten Tagesgangmessungen bei Buche bestätigten größtenteils die Ergebnisse der Jahregänge für ACC und Polyamine: Konjugiertes ACC war in der Schattenkrone höchst signifikant höher ($p < 0.001$) als in der Sonnenkrone (Abb. 3-4 b), Putrescin zeigte höchst signifikant höhere Konzentrationen in der Sonnenkrone ($p < 0.001$; Abb. 3-4 c). Unter $2xO_3$ war die Konzentration an konjugiertem ACC in der Schattenkrone des Versuchsbaumes signifikant ($p < 0.05$) sowie in der Sonnenkrone höchst signifikant ($p < 0.001$) erhöht im Vergleich zu $1xO_3$. Für eine einmalige, nächtliche Blattprobenahme im August 2000 konnte gezeigt werden, dass konjugiertes ACC 2 - 3-fach erhöht war im Vergleich den Konzentrationen, die in den Blättern bestimmt wurden, die um die Mittagszeit geerntet worden waren ($1xO_3$ Schatten: $9.3 \text{ nmol g fw}^{-1}$ mittags / $26.9 \text{ nmol g fw}^{-1}$ nachts; $2xO_3$ Schatten: $19.4 \text{ nmol g fw}^{-1}$ mittags / $41.92 \text{ nmol g fw}^{-1}$ nachts). Im Tagesverlauf konnte freies ACC vermehrt in der Schattenkrone der untersuchten Buchen nachgewiesen werden (Mittelwert = $0.1 \pm 0.0 \text{ nmol g fw}^{-1}$), allerdings gab es keinen Unterschied zwischen den Ozonbehandlungen.

Die Putrescin-Konzentrationen waren im Versuchbaum unter $1xO_3$ sowohl in der Schatten- als auch in der Sonnenkrone signifikant niedriger ($p < 0.01$. bzw. $p < 0.001$) als in der Buche unter $2xO_3$. Die täglichen Schwankungen der untersuchten biochemischen Substanzen verliefen unter $2xO_3$ ausgeprägter als unter $1xO_3$ (Abb. 3-4 b, c) und zeigten eine deutliche Reaktion auf die tagsüber erhöhten Ozonkonzentrationen im Bestand (Abb. 3-4 a). Die höchsten Putrescin-Konzentrationen wurden am frühen Morgen, nach einigen Stunden mit niedrigen Ozonkonzentrationen, beobachtet, die niedrigsten am späten Nachmittag, nach dem Ozonmaximum des Tages (Abb. 3-4 c). Die Tagesrhythmik konnte bei konjugiertem ACC nur am ersten Versuchstag beobachtet werden.

Bei den Polyaminen Spermidin und Spermin zeigte sich in der Sonnenkrone der zwei untersuchten Buchen kein ozonbedingter Unterschied ($p = 0.75$ bzw. 0.83 ; $n = 12$; t-Test, 2-seitig). In der Schattenkrone gab es höchst signifikante Unterschiede bei beiden Parametern ($p < 0.001$). Der Baum unter $1xO_3$ hatte niedrigere Spermidin-, aber höhere Spermin-Konzentrationen als der Vergleichsbaum unter $2xO_3$. Spermidin war in der Sonnenkrone höchst signifikant erhöht ($p < 0.001$). Bei den Spermin-Konzentrationen zeigte sich kein Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenkrone ($p = 0.65$). Die durchschnittlichen Konzentrationen an Spermidin waren in der Schattenkrone halb so hoch wie in der Sonnenkrone ($151 \pm 6 \text{ nmol g fw}^{-1}$), die an Spermin betragen $75 \pm 2 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schatten- und Sonnenkrone für den gesamten Messzeitraum und beide Ozonbehandlungen.

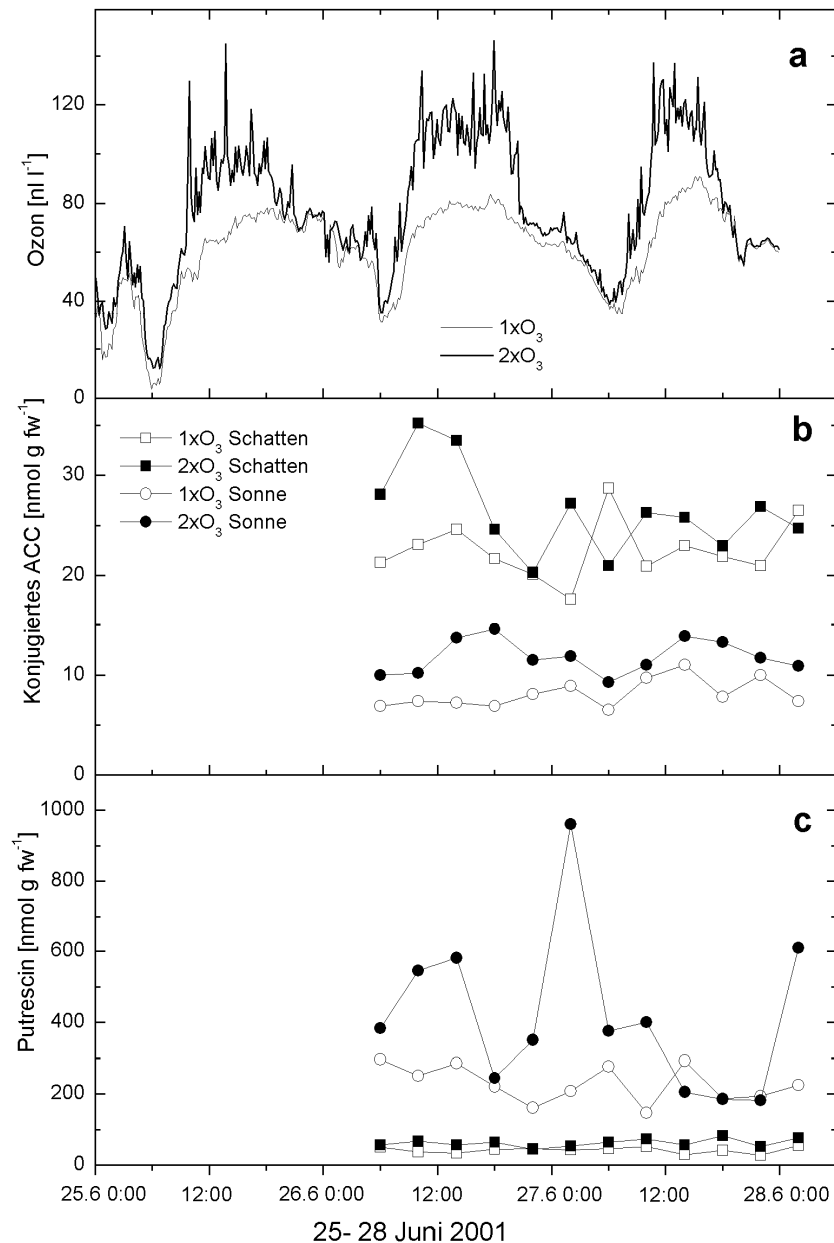


Abb. 3-4: Relation zwischen den Ozon-Regimen $1xO_3$ und $2xO_3$ (a) und den Konzentrationen an konjugiertem ACC (b) und Putrescine (c) an adulten Buchen im Kranzberger Forst im Tagesgang vom 25.6.- 28.6.2000. t-Test, 2-seitig; $n = 12$ pro Kronenregion und Ozonbehandlung.

Im Jahr 2000 wurde zusätzlich überprüft, ob Fraßschäden, verursacht durch die Zwergzikade *Fagocyba cruenta*, einen Anstieg von freiem oder konjugiertem ACC bewirken, und so den durch oxidativen Stress verursachten Anstieg an ACC-Konzentration im Blatt maskieren könnten. Unterschiedlich befallene Buchenblätter eines Versuchbaumes wurden auf ihren ACC-Gehalt untersucht. Es konnte kein Unterschied im Gehalt an freiem und konjugiertem ACC in Blättern mit unterschiedlich starken Fraßschäden durch *Fagocyba* festgestellt werden (Abb. 3-5). Die Fraßtätigkeit dieses Insektes bewirkte keine langfristige Erhöhung der ACC-Konzentrationen in Buchenblättern.

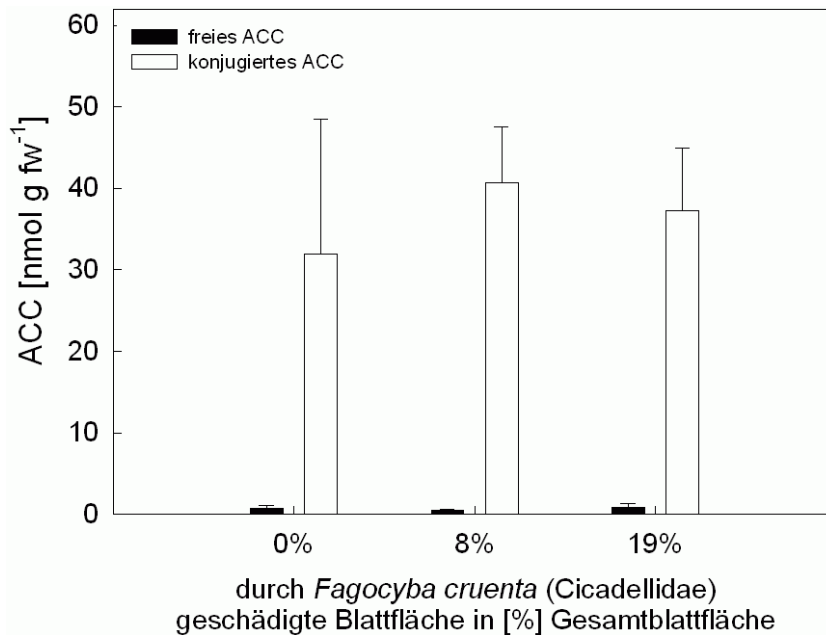


Abb. 3-5: Konzentration an freiem und konjugiertem ACC in Buchenblättern mit Fraßschäden unterschiedlicher Intensität [%] durch die Zwergzikade (*Fagocyba cruenta*) an adulten Buchen im Kranzberger Forst. Mittelwerte + Standardfehler: $n = 3$. $p = 0.66$ für ACC bzw. $p = 0.83$ für konjugiertes ACC; GLM (univariate Varianzanalyse, SPSS) für die Unterschiede zwischen den unterschiedlichen Fraßschäden.

ACC- und Polyamin-Konzentrationen in Fichtennadeln am Standort Kranzberger Forst

Bei Fichte gab es keine signifikanten Unterschiede in den ACC-Konjugatkonzentrationen zwischen Sonnen- und Schattenkrone ($p = 0.26$). Sie betragen für den gesamten Messzeitraum und beide Ozonbehandlungen durchschnittlich $4.8 \pm 0.3 \text{ nmol g fw}^{-1}$ (Abb. 3-6 a). Unter der $2xO_3$ -Behandlung trat eine tendenzielle Erniedrigung der ACC-Konjugatkonzentrationen auf. In der Sonnenkrone war diese Reaktion nach einer Expositionsdauer von 3 Monaten (Nadeljahrgang (NJ) 2001: $p = 0.107$) in der Schattenkrone erst nach einem Jahr und drei Monaten (NJ 2000: $p = 0.072$) zu beobachten (Abb. 3-6 a). Der Nadeljahrgang 1999, welcher noch unter $1xO_3$ -Bedingungen gebildet worden war, reagierte nach sieben Monaten O_3 -Behandlung weder in der Sonnen- noch in der Schattenkrone auf die zusätzliche Ozonbelastung (Abb. 3-6 a). Freies ACC konnte in Fichtennadeln in allen Behandlungen und Jahrgängen nur am Ende der Vegetationsperiode (Ende November) in gleich hohen Konzentrationen (max. $0.3 \pm 0.1 \text{ nmol g fw}^{-1}$) nachgewiesen werden. Ein Einfluss der Ozonbehandlung konnte nicht festgestellt werden.

Die mittleren Putrescin-Konzentrationen der Fichtennadeln waren im gesamten Messzeitraum bei beiden Ozonbehandlungen in der Sonnenkrone doppelt so hoch wie in der Schattenkrone ($197 \pm 18 \text{ nmol g fw}^{-1}$, $p < 0.01$). Unter $2xO_3$ waren die Putrescin-Konzentrationen bei den Nadeljahrgängen 2000 und 2001 hoch signifikant erniedrigt ($p < 0.01$ bzw. $p < 0.001$). In der Sonnenkrone sowie in der Schattenkrone trat dies nach einer Expositionsdauer von drei Monaten auf (Abb. 3-6 b). Der Nadeljahrgang 1999, welcher noch unter $1xO_3$ -Bedingungen gebildet worden war, reagierte nach sieben Monaten O_3 -Behandlung weder in der Sonnen- noch in der Schattenkrone auf die zusätzliche Ozonbelastung (Abb. 3-6 b).

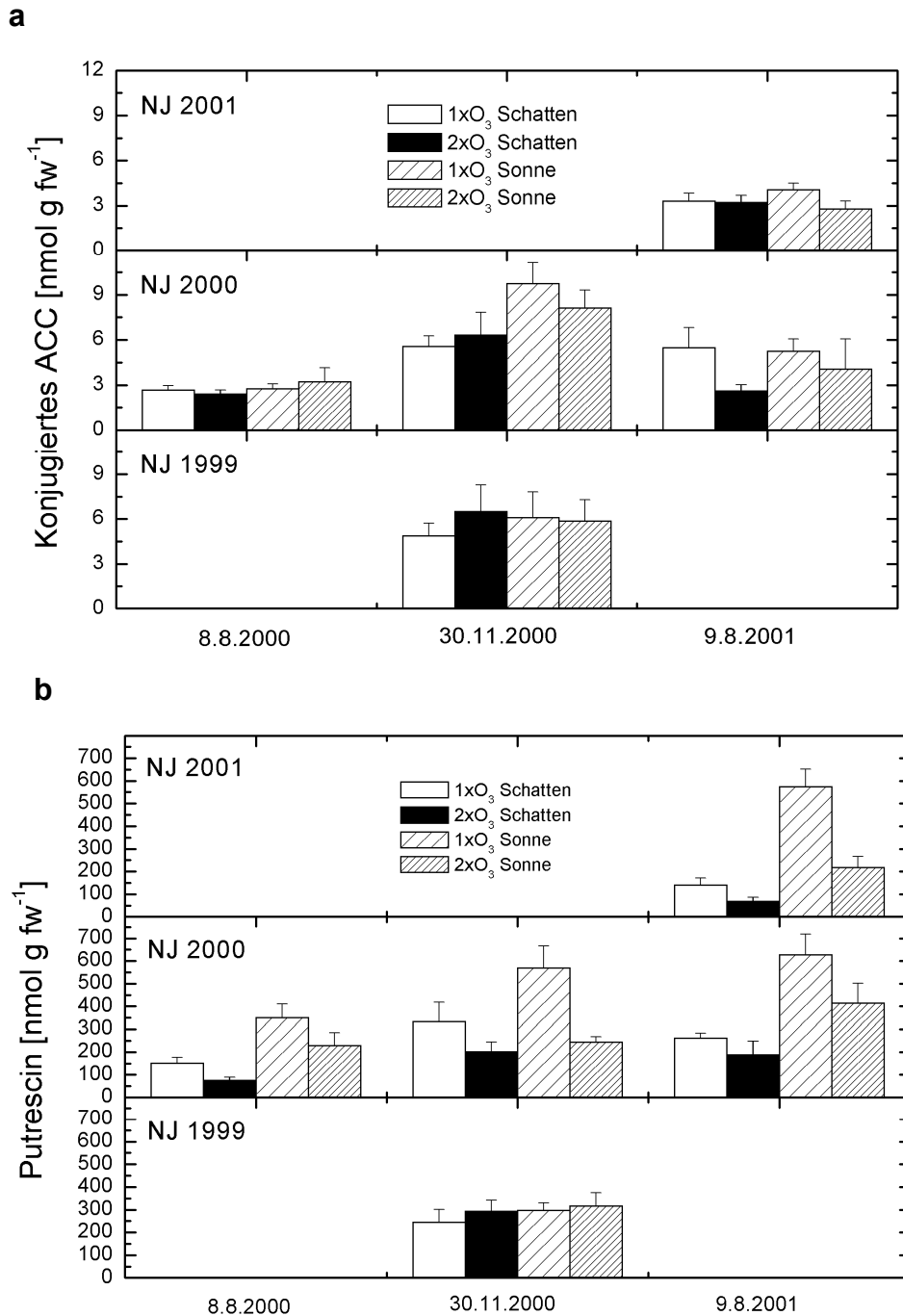


Abb. 3-6: Konzentrationen an konjugiertem ACC (a) und Putrescin (b) im Jahrgang 2000 - 2001 an adulten Fichten im Kranzberger Forst. NJ gibt das Jahr an, in dem die untersuchten Fichtennadeln gebildet wurden. Mittelwerte + Standardfehler: $n = 5$ pro Behandlung, Kronenregion und Datum. GLM mit Messwertwiederholung und „nested design“ für Kronenregion in Ozonbehandlung (SPSS 12.0): $p < 0.05$ = signifikant; $p < 0.001$ = höchst signifikant; $n = 8 - 10$ pro Behandlung und Zeitpunkt: $n = 3$ für NJ 2000; GLM, univariate Varianzanalyse (SPSS): $n = 5$ für einzelne Zeitpunkte.

Bei den Polyaminen Spermidin und Spermin zeigte sich keine ozonbedingte Reaktion, sowohl in der Sonnen- und Schattenkrone als auch zwischen den untersuchten Nadeljahrgängen. Weiterhin zeigten Fichtennadeln in Sonnen- und Schattenkrone der 10 Versuchsbäume keine signifikant unterschiedlichen Konzentrationen an Spermidin ($p = 0.46$; $n = 50$; t-Test, 2-seitig)

und Spermin ($p = 0.095$). Die durchschnittlichen Konzentrationen an Spermidin betragen $238 \pm 6 \text{ nmol g fw}^{-1}$, die an Spermin $24 \pm 1 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schatten- und Sonnenkrone für den gesamten Messzeitraum und beide Ozonbehandlungen.

3.2.2 Salicyl- und Gentisinsäure

Durch Erarbeitung eines verbesserten HPLC-Trennverfahrens für Salicyl- und Gentisinsäure (vgl. Kapitel 2.5.2, Tab. 2-4) konnte die Gentisinsäure eindeutig von den in Buche vorkommenden Hydroxyzimtsäuren getrennt werden (Abb. 3-7) und somit zusätzlich zur Salicylsäure in Buchenblattproben analysiert werden.

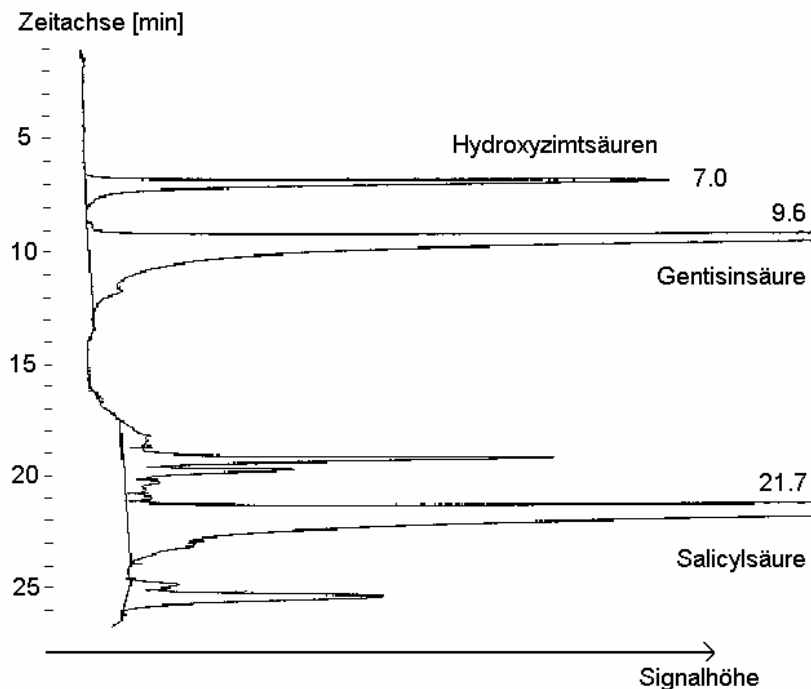


Abb. 3-7: Chromatogramm der Analyse phenolischer Inhaltsstoffe in Buche: Hydroxyzimtsäuren, Gentisin- und Salicylsäure.

Im Jahresgang waren die Konzentrationen an freier Salicylsäure (SA) in der Schattenkrone von Buche höchst signifikant erhöht ($p < 0.001$) im Vergleich zur Sonnenkrone (Abb. 3-8 b). Die konjugierte SA wies nur eine tendenzielle Erhöhung in der Schattenkrone auf (Abb. 3-8 c). Die durchschnittlichen Konzentrationen an freier SA betragen $2.5 \pm 0.1 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schattenkrone und $1.3 \pm 0.1 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Sonnenkrone, die an konjugierter SA $41 \pm 2 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schattenkrone und $31 \pm 2 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Sonnenkrone für den gesamten Messzeitraum und beide Ozonbehandlungen. Ein Unterschied zwischen den beiden Ozon-Regimen zeigte sich erst im Jahr 2001, dem zweiten Jahr der Ozonbehandlung. Die freie SA zeigte eine tendenzielle und die Konjugate der SA eine hoch signifikante Erhöhung ($p < 0.01$) unter $2xO_3$ (Abb. 3-8 b, c). Eine Korrelation mit den absoluten Änderungen der Ozonkonzentrationen (Abb. 3-8 a, Abb. 3-9 a) unter $1xO_3$ und $2xO_3$ konnte für die Salicylsäure nicht beobachtet werden.

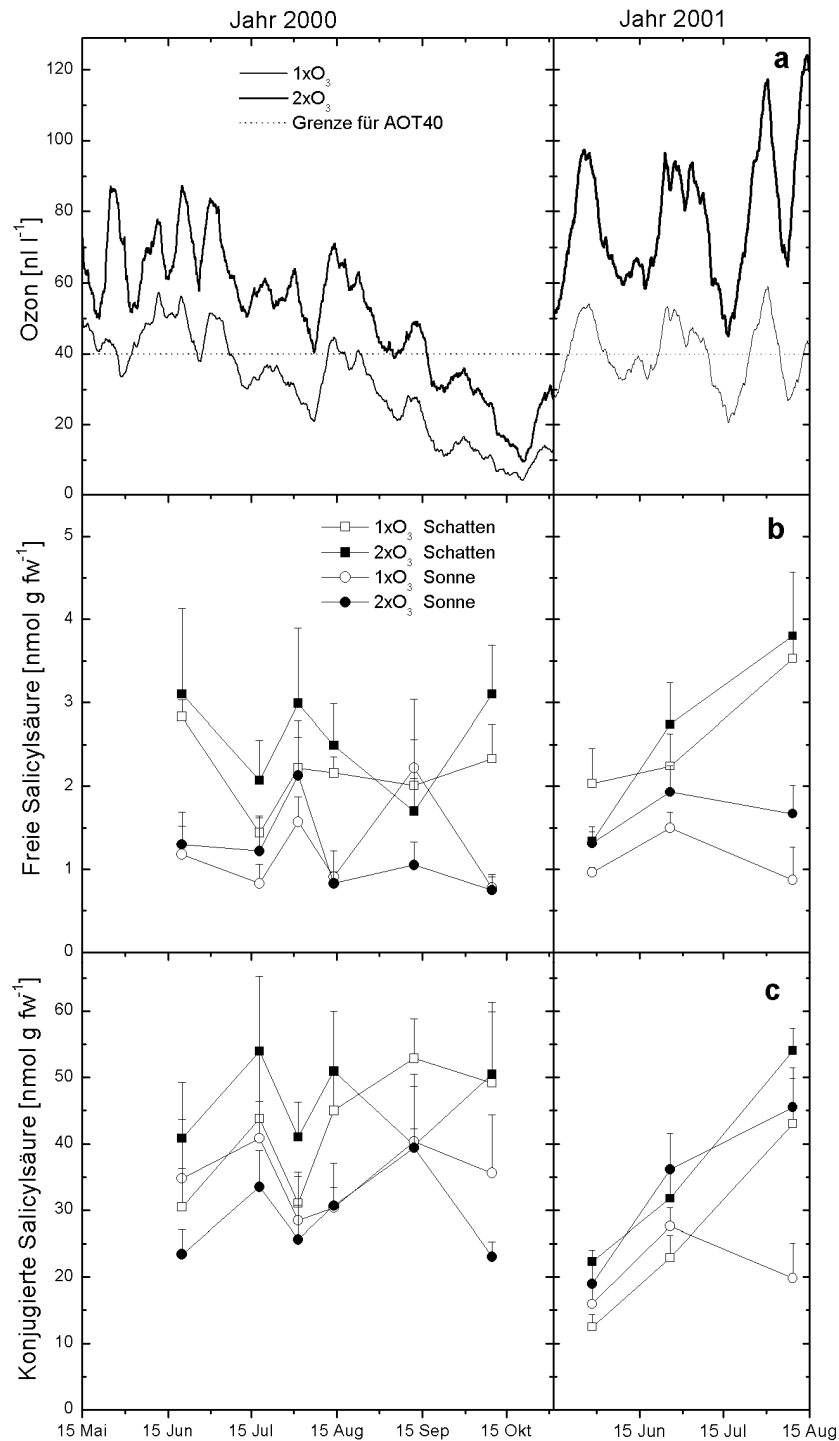


Abb. 3-8: Relation zwischen den Ozon-Regimen $1xO_3$ und $2xO_3$ (a) und den Konzentrationen an freier (b) und konjugierter Salicylsäure (c) an adulten Buchen im Kranzberger Forst im Jahresgang 2000 - 2001. Mittelwerte + Standardfehler: $n = 3 - 5$ pro Behandlung, Kronenregion und Datum. GLM mit Messwertwiederholung und „nested design“ für Kronenregion in Ozonbehandlung (SPSS 12.0): $p < 0.05$ = signifikant; $p < 0.001$ = höchst signifikant; $n = 8 - 10$ pro Behandlung und Zeitpunkt: $n = 6$ für 2000 und $n = 3$ für 2001.

Bei der Tagesgangmessung 2001 konnte kein signifikanter Unterschied ($p = 0.79$ und $p = 0.89$) in den Konzentrationen an freier und konjugierter Salicylsäure zwischen der Schatten- und Sonnenkrone der zwei untersuchten Buchen nachgewiesen werden (Abb. 3-9 b, c). Die durchschnittlichen Konzentrationen an freier SA betragen $3.0 \pm 0.1 \text{ nmol g fw}^{-1}$, die an

konjugierter SA $24 \pm 1 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schatten- und Sonnenkrone für den gesamten Messzeitraum und beide Ozonbehandlungen. Unter $2xO_3$ war die Konzentration an konjugierter SA in der Schatten- und Sonnenkrone des Versuchsbaumes signifikant ($p < 0.05$) erhöht im Vergleich zu $1xO_3$ (Abb. 3-9 c). Bei freier SA zeigte sich kein Ozoneffekt (Abb. 3-9 b).

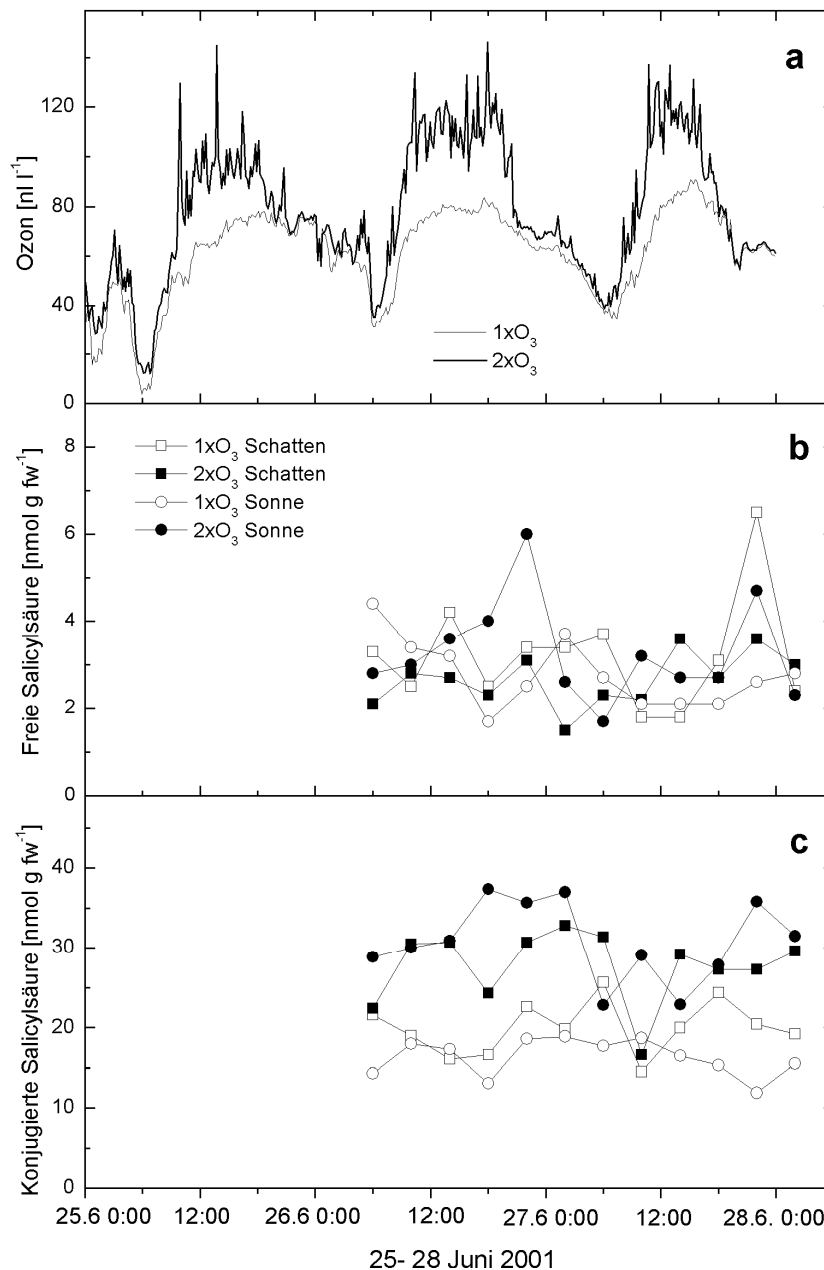


Abb. 3-9: Relation zwischen Ozon-Regimen $1xO_3$ und $2xO_3$ (a) und den Konzentrationen an freier (b) und konjugierter Salicylsäure (c) an adulten Buchen im Kranzberger Forst im Tagesgang 25.-28.6.2001. t-Test, 2-seitig; $n = 12$ pro Kronenregion und Ozonbehandlung.

Zur Gentisinsäure, welche als Aktivator pflanzlicher PR-Proteine (Abwehrproteine) in Tomaten gilt (Bellés et al., 1999), konnten erste Messergebnisse für Buche beigetragen werden. Im Jahrgang waren die Konzentrationen an freier und konjugierter Gentisinsäure (GA) in der Schattenkrone von Buche signifikant erhöht ($p < 0.05$ und $p < 0.05$) im Vergleich zur Sonnenkrone (Abb. 3-10 b, c). Die durchschnittlichen Konzentrationen an freier GA betragen

$2.0 \pm 0.3 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schattenkrone und $0.4 \pm 0.0 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Sonnenkrone, die an konjugierter GA $291 \pm 18 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schattenkrone und $178 \pm 9 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Sonnenkrone für den gesamten Messzeitraum und beide Ozonbehandlungen.

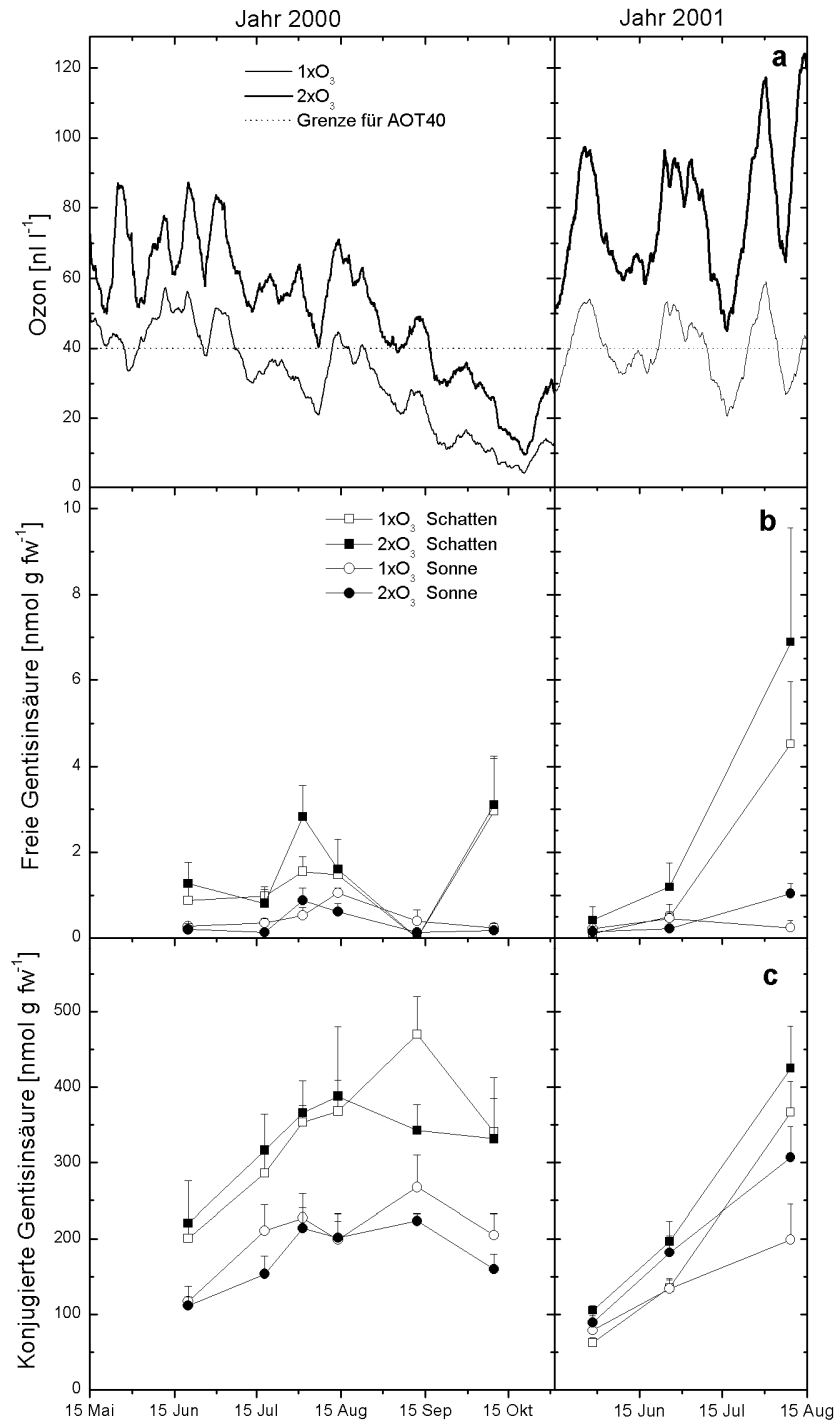


Abb. 3-10: Relation zwischen den Ozon-Regimen $1xO_3$ und $2xO_3$ (a) und den Konzentrationen an freier (b) und konjugierter Gentisinsäure (c) an adulten Buchen im Kranzberger Forst im Jahresgang 2000 - 2001. Mittelwerte + Standardfehler: $n = 3 - 5$ pro Behandlung, Kronenregion und Datum. GLM mit Messwertwiederholung und „nested design“ für Kronenregion in Ozonbehandlung (SPSS 12.0, SPSS, USA): $p < 0.05$ = signifikant; $p < 0.001$ = höchst signifikant; $n = 8 - 10$ pro Behandlung und Zeitpunkt: $n = 6$ für 2000 und $n = 3$ für 2001.

Ein Unterschied zwischen den beiden Ozon-Regimen ergab sich erst im Jahr 2001, dem zweiten Jahr der Ozonbehandlung (Abb. 3-10 b, c). Die freie GA zeigte eine tendenzielle und die Konjugate der GA eine signifikante Erhöhung ($p < 0.05$) unter $2xO_3$. Eine Korrelation mit den absoluten Änderungen der Ozonkonzentrationen (Abb. 3-10 a, Abb. 3-11 a) unter $1xO_3$ und $2xO_3$ konnte für die Gentisinsäure nicht beobachtet werden.

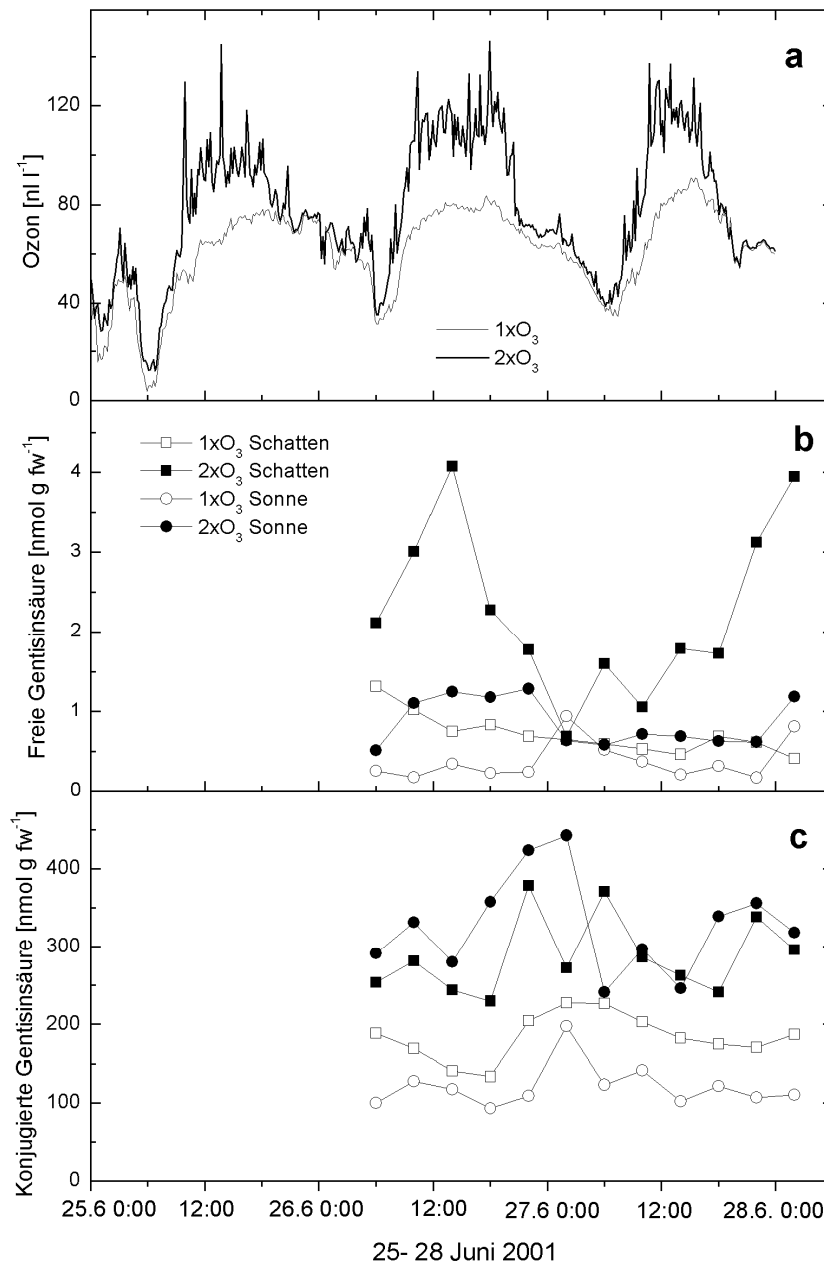


Abb. 3-11: Relation zwischen den Ozon-Regimen $1xO_3$ und $2xO_3$ (a) und den Konzentrationen an freier (b) und konjugierter Gentisinsäure (c) an adulten Buchen im Kranzberger Forst im Tagesgang 25.- 28.6.2001. *t*-Test, 2-seitig: $n = 12$ pro Kronenregion und Ozonbehandlung.

Bei der Tagesgangmessung 2001 konnte kein signifikanter Unterschied ($p = 0.66$) in den Konzentrationen an konjugierter Gentisinsäure zwischen der Schatten- und Sonnenkrone der zwei untersuchten Buchen nachgewiesen werden (Abb. 3-11 b, c). Die freie GA war in der Sonnenkrone unter $2xO_3$ höchst signifikant erniedrigt ($p < 0.001$). Die durchschnittlichen

Konzentrationen an freier GA betragen $1.5 \pm 0.2 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schattenkrone und $0.6 \pm 0.1 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Sonnenkrone, die an konjugierter GA $230 \pm 14 \text{ nmol g fw}^{-1}$ in der Schatten- und Sonnenkrone für den gesamten Messzeitraum und beide Ozonbehandlungen. Unter $2xO_3$ war die Konzentration an freier und konjugierter GA in der Schatten- und Sonnenkrone des Versuchsbaumes höchst signifikant ($p < 0.001$ und $p < 0.001$) erhöht im Vergleich zu $1xO_3$ (Abb. 3-11 b, c).

3.2.3 Experimente zur schadverstärkenden Wirkung von Ethylen

Im Jahr 2001 wurde ein Vorversuch zur schadverstärkenden Wirkung von exogen aufgebrachtem ACC, dem Vorläufer-Molekül von Ethylen im pflanzlichen Stoffwechsel, auf Buchenblätter in der Sonnen- und Schattenkrone einer Buche an je einem Ast durchgeführt (Abb. 3-12). In der Schattenkrone hatte die exogene Zugabe von ACC keine Zunahme der Blattschädigung in Form von Chlorosen, Nekrosen (Zelltod) oder verfrühtem Blattfall (vgl. Kapitel 0) im Vergleich zum Kontrollast (Abb. 3-12, oben) zur Folge. In der Sonnenkrone konnte eine deutliche Beschleunigung des Blattfalles (11 Tage) und eine Zunahme der nekrotischen Blattfläche (Zelltod) unter +ACC im Vergleich zum Kontrollast beobachtet werden (Abb. 3-12, unten).

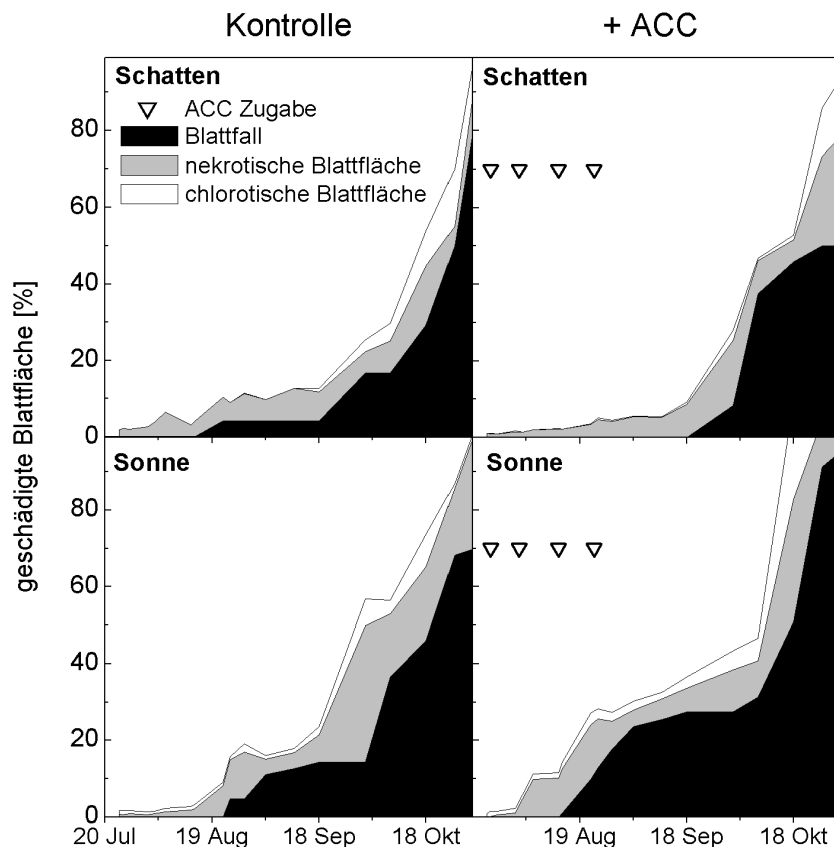


Abb. 3-12: Entwicklung der Blattschädigung (in % der Blattfläche pro Ast) im Sommer 2001 hervorgerufen durch Zugabe von ACC (das Dreieck (.) markiert die Behandlungszeitpunkte). „+ ACC“ (rechte Spalte) im Vergleich zu „Kontrolle“ (linke Spalte) in je einem Sonnenkronen- (unten) und Schattenkronenast (oben) einer adulten Buche im Kranzberger Forst (jede Teilgraphik repräsentiert einen Buchenast).

Weiterhin wurde die Effizienz der Quantenausbeute am Photosystem II ($QY = Fv' / Fm'$) an den +ACC- und Kontrollästen mittels der Chlorophyllfluoreszenzmessung (vgl. Kapitel 3.5.1) untersucht. Durch die ACC-Zugabe wurde die Effizienz der Quantenausbeute am Sonnenkronenast der Versuchsbuche, im Vergleich zum Kontrollast, hoch signifikant ($p < 0.01$) gesenkt (Abb. 3-13). Vor allem durch die ersten beiden ACC-Zugaben wurde QY der ACC-behandelten Blätter stark eingeschränkt, diese Erniedrigung blieb auch nach Beendigung der ACC-Zugabe in abgeschwächter Form erhalten. In der Schattenkrone dagegen trat kein Behandlungseffekt auf ($p = 0.59$).

Im Jahr 2002 wurde deshalb der Versuch in der Sonnenkrone einer Buche an je drei Parallel-Ästen für die +ACC- und Kontrollvariante wiederholt.

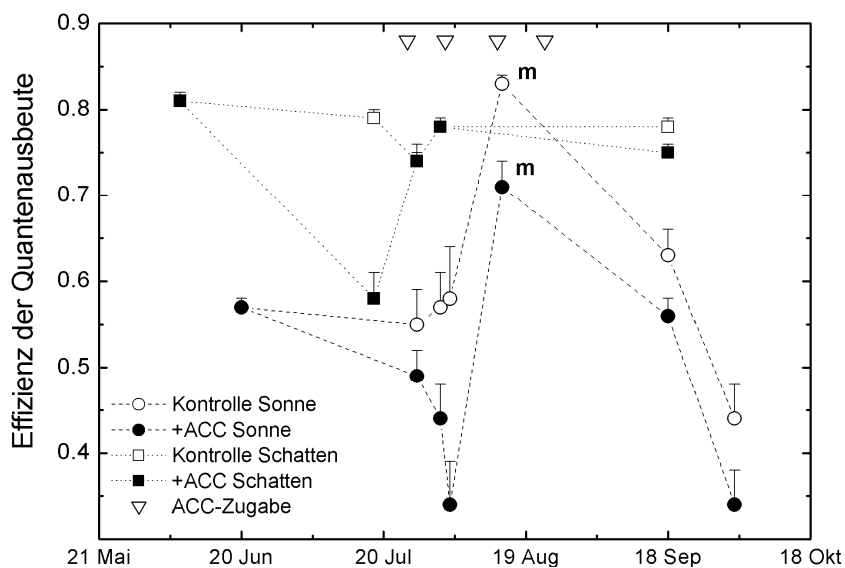


Abb. 3-13: Effizienz der Quantenausbeute am Photosystem II (Fv' / Fm' ; vgl. Kapitel 2.8.1) an den +ACC- und Kontrollästen im Sommer 2001 aus Sonnenkronen- und Schattenkronenast einer adulten Buche im Kranzberger Forst. Mittelwerte + Standardfehler ($n = 10 - 15$). Dreiecke (.) markieren die Behandlungszeitpunkte. „m“ kennzeichnet Messungen, die in der Morgendämmerung durchgeführt wurden. Messungen ohne Kennzeichnung wurden zwischen 11:00 und 13:00 MEZ durchgeführt. t-Test, 2-seitig für gepaarte Stichproben für 6 Messzeitpunkte ab Behandlungsbeginn.

Durch Zugabe von ACC wurde die durch Ozon hervorgerufene Blattschädigung im Jahr 2002 wiederum verstärkt (Abb. 3-14). Die Blätter der ACC-Behandlung (rechte Spalte, Abb. 3-14) zeigten im Vergleich zu den Blättern der Kontrolle (linke Spalte, Abb. 3-14) eine beschleunigte Entwicklung von nekrotischer Blattfläche (Zelltod) und wurden frühzeitig abgeworfen (vgl. Kapitel 0). Die Ergebnisse aus dem Vorversuch im Jahr 2001 wurden somit bestätigt. Bilder der Blattschädigung sind in Anhang C zu sehen. Die Messung des Ethylengehaltes der Luft (vgl. Kapitel 2.5.1) der untersuchten Äste zeigte, dass er bei den ACC-behandelten Ästen um ca. 66 % höher lag, als in den Tüten der Kontrolläste. Das aufgesprühte ACC wurde durch die Buchenblätter zu Ethylen umgesetzt.

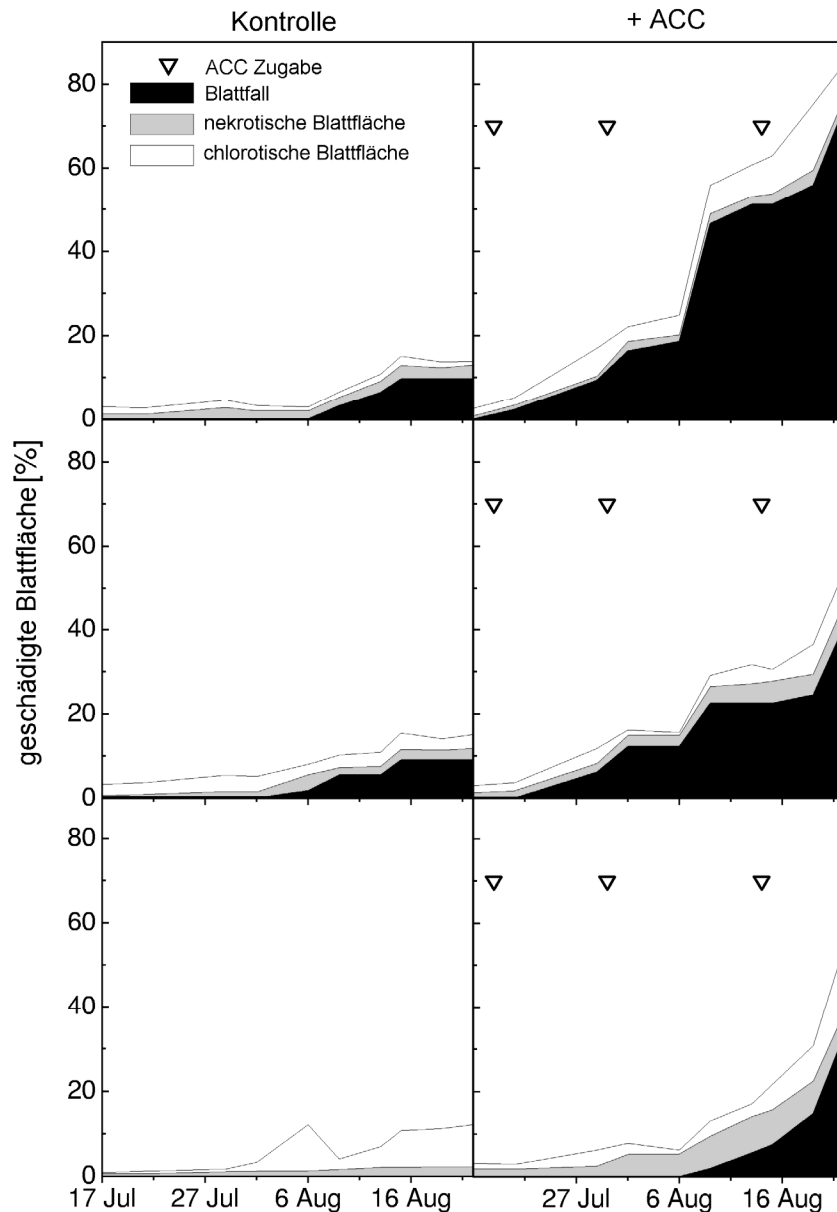


Abb. 3-14: Entwicklung der Blattschädigung (in % der Blattfläche pro Ast) im Sommer 2002 hervorgerufen durch Zugabe von ACC. „+ ACC“ (rechte Spalte) im Vergleich zu „Kontrolle“ (linke Spalte) in je 3 Sonnenkronenästen einer adulten Buche im Kranzberger Forst (jede Teilgraphik repräsentiert einen Buchenast). Dreiecke (▽) markieren die Behandlungszeitpunkte.

Durch die exogene ACC-Zugabe wurde die blattinterne Ethylensynthese (s.o.) und ACC-Produktion hoch signifikant angeregt, welche wiederum zur Bildung konjugiertem ACC ($p < 0.01$; Erhöhung in der ACC-Behandlung) führte (Tab. 3-3, Abb. 3-14). Die Putrescine-Bildung war signifikant gehemmt. Der signifikante Anstieg an konjugierter Salicylsäure (SA) in den +ACC-Blättern deutete auf eine Stimulierung der pflanzlichen Abwehr hin (vgl. Kapitel 3.2.2). Die freie SA zeigte allerdings keine Reaktion auf die ACC-Zugabe. Weiterhin wurde ein tendenzieller Anstieg der freien GA nach ACC-Behandlung festgestellt (Kontrolle: $1.0 \pm 0.0 \text{ nmol g fw}^{-1}$; +ACC: $1.7 \pm 0.2 \text{ nmol g fw}^{-1}$). Die konjugierte GA sowie die Polyamine Spermidin und Spermin zeigten keine Reaktion auf die ACC-Zugabe. Zusätzlich konnte das früher bereits als mögliches Phytoalexin der Buche beschriebene 3,3',4,4'-

Tetramethoxybiphenyl (Zielke & Sonnenbichler, 1990) ausschließlich in den mit ACC-behandelten Buchenblättern gefunden werden (Tab. 3-3; Abb. 3-15).

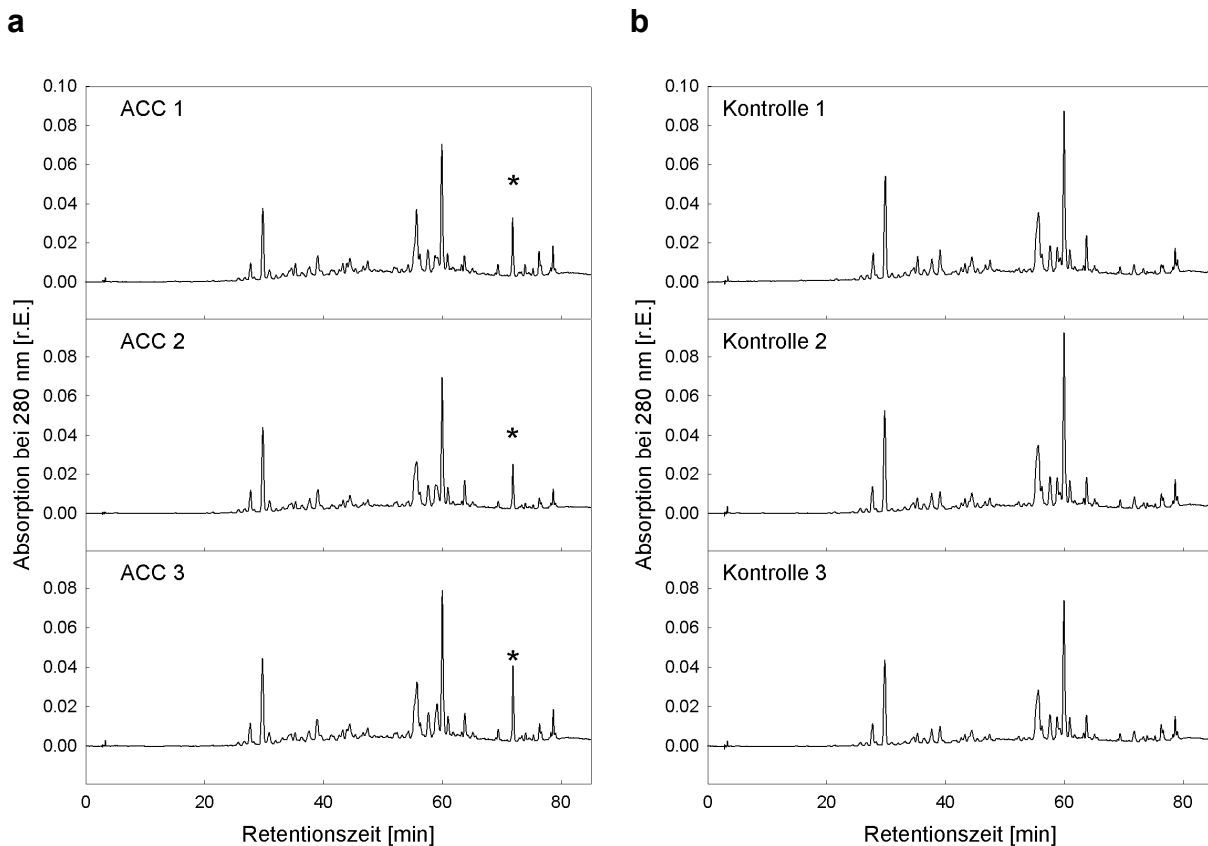


Abb. 3-15: Chromatogramm der Analyse phenolischer Inhaltsstoffe in Buche mit (a) und ohne (b) zusätzlicher ACC-Behandlung. Jede Graphik stellt die Ergebnisse der Blattproben (Blattanzahl: $n = 5$) eines Buchenastes dar. 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl ein mögliches Phytoalexin der Buche (Zielke & Sonnenbichler, 1990) konnte ausschließlich in den Blättern der mit ACC-behandelten (a; * = Peak) Buchenäste gefunden werden. In den Blättern der Kontroll-Äste (b) trat im Chromatogramm an dieser Stelle kein Peak auf.

Die Bestimmung von Apiognomonina-DNA in den Blattproben zeigte eine tendenzielle Erhöhung durch die ACC-Zugabe, allerdings zeigte ein Ast der +ACC-Variante keine Symptome von Apiognomonina-Befall und den niedrigsten Gehalt an Pilz-DNA der in den Proben festgestellt wurde (Tab. 3-3).

Tab. 3-3: Konzentrationen an ACC, konjugiertem ACC, Putrescin, Salicylsäure (SA) und Apiognomonin DNA in den Blättern der mit ACC behandelten Buchenäste (+ACC) und der Kontrolläste einer adulten Buche im Kranzberger Forst. Mittelwerte +/- Standardfehler: n = 3. Bei den phenolischen Inhaltsstoffen wurde die Anwesenheit von 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl, einem möglichen Phytoalexin der Buche, getestet. * = p < 0.05; ** = p < 0.01; t-Test 2-seitig für gepaarte Stichproben.

	23.08.2002	ACC nmol/ g fw	konjugiertes ACC nmol/ g fw	Putrescin nmol/ g fw	konjugierte SA nmol/ g fw	Phenole "Tetramethoxy- biphenyl"	Apiognomonin DNA pg
Kontrolle	1	0.0	16.9	262.9	29.7	no	41.0
Kontrolle	2	0.4	13.4	308.9	28.5	no	110.0
Kontrolle	3	0.7	16.6	265.3	32.6	no	35.0
	Mittelwert	0.4	15.6	279.0 *	30.2	no	62.0
		+/- 0.2	+/- 1.1	+/- 14.9	+/- 1.2		+/- 24.1
+ ACC	1	1.8	40.9	198.3	58.4	yes	149.0
+ ACC	2	2.5	40.1	271.0	42.7	yes	210.0
+ ACC	3	3.3	35.5	222.3	55.6	yes	6.1
	Mittelwert	2.6 **	38.8 **	230.5	52.2 *	yes **	121.7
		+/- 0.4	+/- 1.7	+/- 21.4	+/- 4.9		+/- 60.4

3.2.4 Korrelation von Blattschäden mit den biochemischen Parametern bei Buche

Der ACC-Versuch hatte gezeigt, dass die Nekrosenbildung durch ACC verstärkt wird und sich der Prozess der Schadbildung in den biochemischen Blattparametern widerspiegelte. Die flächig-nekrotische Blattfläche im Jahresverlauf 2001 (vgl. Kapitel 3.3.1) wurde mit den im gleichen Zeitraum erhobenen biochemischen Blattparametern verglichen (Tab. 3-4), um zu überprüfen, ob ein Zusammenhang zwischen dem Prozess des programmierten Zelltodes und der Nekrosenbildung bei Buche bestehen könnte.

Tab. 3-4: Korrelation der flächig-nekrotischen Blattfläche in [%] Gesamt-Laubfläche, bonitiert an Buche im Kranzberger Forst im Jahr 2001, mit den biochemischen Blattparametern, erhoben im gleichen Zeitraum. Angegeben sind die Korrelationskoeffizienten (r) der Rang-Korrelation nach Spearman für signifikante Korrelationen: * = p < 0.05; ** = p < 0.01; n = 25 - 50.

Parameter	Schatten	Sonne	Sonne und Schatten
ACC			
Konjugiertes ACC		0.284 *	0.281 **
Putrescin	-0.289 *	-0.343 *	-0.299 **
Spermidin	-0.563 **	-0.582 **	-0.450 **
Spermin	-0.523 **	-0.309 *	-0.423 **
SA	0.420 *		
Konjugierte SA	0.428 *		
GA			0.271 *
Konjugierte GA	0.419 *		0.354 **

Die Polyamine Putrescin, Spermidin und Spermin korrelierten negativ mit der flächig-nekrotischen Blattfläche sowohl in der Sonnen-, der Schattenkrone als auch über die gesamte Baumkrone der untersuchten Buchen hinweg (Tab. 3-4). Je geringer die Polyamin-Konzentration in einem Buchenblatt desto höher waren die flächig-nekrotischen Blattschäden.

Konjugiertes ACC korrelierte positiv mit der Schadbildung in der Sonnenkrone und der Gesamtbaumkrone von Buche. Bei freier und konjugierter Salicylsäure sowie konjugierter Gentisinsäure konnten positive Korrelationen mit der flächig-nekrotischen Blattfläche hauptsächlich in der Schattenkrone und für die gesamte Baumkrone nachgewiesen werden. Zwischen den Intercostal-Nekrosen („stippling“) und den untersuchten biochemischen Blattparametern ergaben sich bei dieser Korrelation keine signifikanten Zusammenhänge.

3.3 Blattschädigung und Phänologie

3.3.1 Bonitur der Blattschädigung

Regelmäßige Bonituren der Blätter und Nadeln hinsichtlich Schädigung durch abiotische und biotische Faktoren (vgl. Kapitel 2.6, Tab 2-6) zeigten keine signifikanten Wirkungen der chronisch erhöhten $2xO_3$ -Behandlung. Kleinfeldrige Intercostal-Nekrosen (Anhang B - D; Tab. 3-5) blieben auf die oberen 50 cm der Sonnenkrone einzelner Baumindividuen beschränkt. Diese Symptome traten in beiden O_3 -Regimen auf, jedoch unter $2xO_3$ im Jahr 2000 stärker ausgeprägt als unter $1xO_3$. Vor allem bei einem Individuum unter $2xO_3$ waren 2000 und 2001 80 - 95 % aller Blätter in der Sonnenkrone betroffen (Tab. 3-6). Damit waren an diesem Baum maximal 8.2 % der Laubfläche von Intercostal-Nekrosen betroffen. Im gleichen Zeitraum waren unter $1xO_3$ mehr Individuen betroffen als unter $2xO_3$, allerdings in geringerem Ausmaß (20 - 60 % aller Blätter, maximal 3.4 % geschädigte Laubfläche; Tab. 3-6). Im Jahr 2002 traten die Intercostal-Nekrosen in beiden Behandlungen in gleichem Maße auf (Tab. 3-6).

Tab. 3-5: Vergleich der Intercostal-Nekrosen nach betroffenen Individuen sowie betroffener Blattanzahl und betroffener Laubfläche, bezogen auf die Gesamt-Blattanzahl bzw. Gesamt-Laubfläche der untersuchten Bäume, jeweils Ende September 2000 - 2002 an den Messästen zwischen den verschiedenen Ozonregimen und Kronenregionen (Mittelwerte +/- Standardfehler: n = 5).

Intercostal-Nekrosen	betroffene Individuen [%]		betroffene Blattanzahl [%]		betroffene Laubfläche [%]	
	1xO ₃ Sonne	2xO ₃ Sonne	1xO ₃ Sonne	2xO ₃ Sonne	1xO ₃ Sonne	2xO ₃ Sonne
2000	80	40	32.0 +/- 14.3	24.0 +/- 10.7	1.1 +/- 0.5	1.7 +/- 0.8
2001	80	20	22.0 +/- 9.8	19.0 +/- 8.5	1.4 +/- 0.6	1.3 +/- 0.6
2002	60	60	12.0 +/- 10.8	13.0 +/- 9.8	0.8 +/- 0.8	0.4 +/- 0.2

Das erste Auftreten der Intercostal-Nekrosen in den Jahren 2000, 2001 und 2002 fand an den Sonnenästen der dominanten bis subdominanten Buchen des untersuchten Bestandes im Zeitraum zwischen Ende Mai bis Mitte Juni statt. Die unterständigen Buchen entwickelten Intercostal-Nekrosen in ihrer Sonnenkrone, wenn überhaupt, erst Anfang August. In der Schattenkrone traten nie visuell-sichtbare Intercostal-Nekrosen auf. Ein Zusammenhang zwischen Lichtstress und Bildung ozonbedingter Intercostal-Nekrosen wird vermutet.

Tab. 3-6: Vergleich der Intercostal-Nekrosen in betroffener Laubfläche sowie betroffener Blattanzahl, bezogen auf die Gesamt-Laubfläche bzw. Gesamt-Blattanzahl der untersuchten Bäume, jeweils Ende September 2000 - 2002 an den Messästen in der Sonnenkrone von drei Buchen im Kranzberger Forst. Mittelwerte: n = 20 pro Baum und Jahr.

Baumindividuum	2000		2001		2002	
	betroffene Laubfläche	betroffene Blattanzahl	betroffene Laubfläche	betroffene Blattanzahl	betroffene Laubfläche	betroffene Blattanzahl
	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]
408 1xO₃ Sonne	3.4	60	2.4	25	0	0
409 1xO₃ Sonne	0.6	20	3.0	40	3.9	55
482 2xO₃ Sonne	8.2	80	6.3	95	1.2	50

Ozon als Ursache für die beobachteten Intercostal-Nekrosen wurde anhand von Blattproben der betroffenen Baumindividuen 2001 und 2002 mittels licht- und elektronenmikroskopischen sowie histochemischen Analysen (Anhang C) durch das „European Ozone Validation Center“ in Birmensdorf (Dr. M.S. Günthardt-Goerg, Dr. P. Vollenweider) bestätigt (Vollenweider et al., 2003a). Im Jahr 2001 wurden die an Baum 482 (2xO₃-Behandlung) in der Sonnenkrone bonitierten Intercostal-Nekrosen (vgl. Anhang B – D) als ozonbedingte „Nekrosen“ (Zelltod) validiert (Günthardt-Goerg, 2001). 2002 wurde im Jahresgang die Symptomentwicklung an Buchenblättern aus der Sonnen- und Schattenkrone von zwei Bäumen im 1xO₃-Regime (409: stark betroffen; 412: kaum betroffen) und zwei Individuen der 2xO₃-Behandlung (482: stark betroffen; 443: weniger betroffen) untersucht. Erste ozonbedingte Intercostal-Nekrosen wurden in den Proben der Sonnenkrone am 13.6.2002 bei Baum 409 mikroskopisch validiert. Dieser Befund deckt sich mit den eigenen visuellen Bonitur-Ergebnissen (erstes Auftreten 11.6.2002). Im Verlauf der Vegetationsperiode 2002 konnten bei drei der vier untersuchten Buchen ozonbedingte Intercostal-Nekrosen bestätigt werden (409, 443 und 412), allerdings waren diese z.T. durch von Pilzinfektionen hervorgerufene ähnliche Symptome maskiert. Eine zweifelsfreie Unterscheidung zwischen ozonbedingten und durch Pilzinfektion hervorgerufenen Intercostal-Nekrosen war nicht immer möglich (Vollenweider et al., 2003a). Auch die eigene Bonitur bestätigte den im feuchten Sommer 2002, im Vergleich zu den anderen Untersuchungsjahren, ungewöhnlich hohen Pilzbefall an Buche. Außer *Apiognomonium errabunda* (s.u.) wurde ausschließlich im Sommer 2002 noch eine zweite nicht identifizierte Pilzinfektion beobachtet. Die Ozon-Symptome waren an Buche von Juli bis Mitte September am deutlichsten ausgeprägt, danach fand eine Überlagerung durch die einsetzende herbstliche Seneszenz statt.

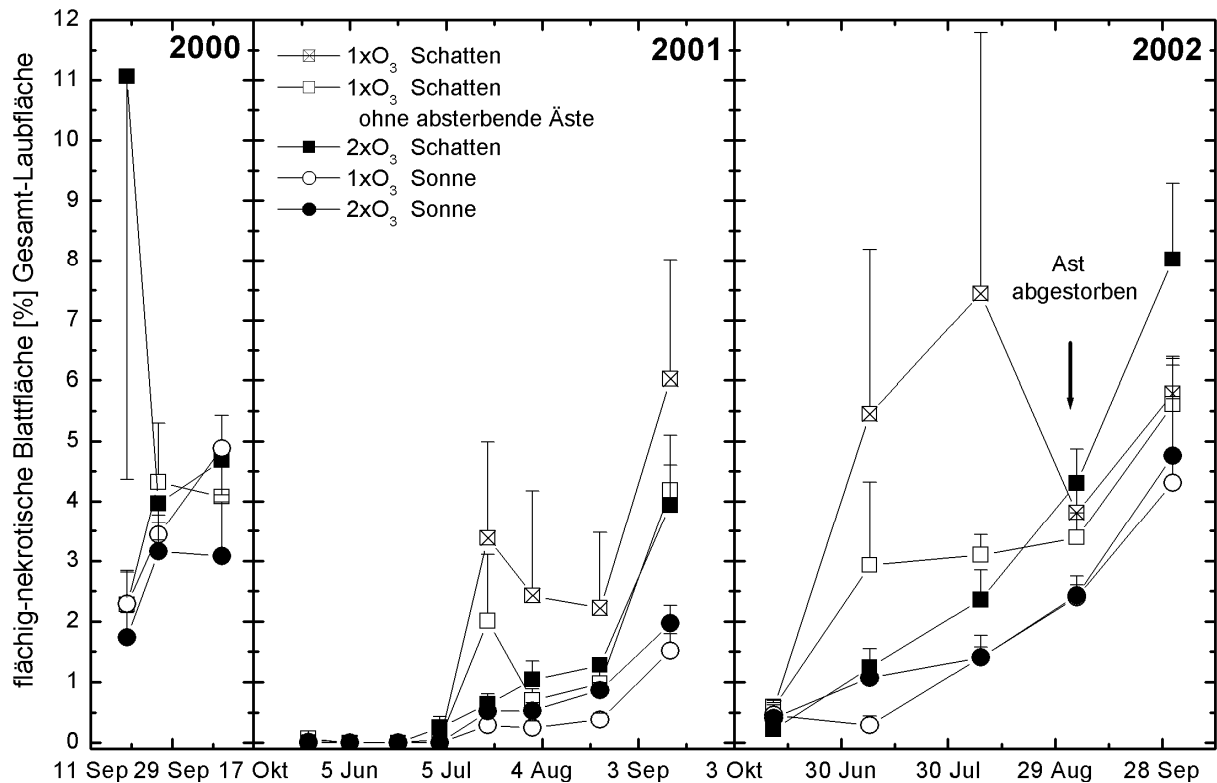


Abb. 3-16: Verlauf der Entwicklung der von flächigen Nekrosen betroffenen Blattfläche in [%] der Gesamt-Laubfläche (Mittelwerte + Standardfehler: $n = 4 - 5$ pro Kronenregion, Ozonregime und Zeitpunkt) an den 20 Messästen bei Buche im Kranzberger Forst für die Jahre 2000 - 2002.

Flächige Nekrosen traten an den untersuchten Buchenästen ab Anfang Juli vermehrt auf. Am Jahresende nahmen sie ca. 8 % der Gesamt-Laubfläche ein (Abb. 3-16). Ein Einfluss der Ozonbehandlung auf die Entstehung flächiger Nekrosen wurde nicht nachgewiesen. Generell war der Anteil der flächig-nekrotischen Blattfläche in der Schattenkrone höher als in der Sonnenkrone. Dies stand im Zusammenhang mit den in der Schattenkrone häufiger ausbrechenden *Apiognomonia errabunda* – Infektionen (Dr. G. Bahnweg; GSF, pers. Mitteilung), welche z.T. zu hohem Blattverlust und zum Absterben ganzer Äste führten (Abb. 3-16 b, c). Der hohe Prozentsatz flächig-nekrotischer Blattfläche in der Schattenkrone der 1xO₃-Behandlung war 2001 und 2002 auf Äste mit einem akuten *Apiognomonia*-Ausbruch zurückzuführen. Im Jahr 2002 starb einer dieser Äste Ende August ab (Abb. 3-16 c).

Die Schädigungen durch biotische Faktoren summierten sich bei Buche auf 10 - 15 % der Gesamt-Laubfläche. Im Falle der biotischen Schädigungen durch den Buchenspringrüssler (*Rhynchaenus fagii*, Tab. 3-7), die Zwergzikade (*Fagocyba cruenta*; Abb. 3-17) oder die Bildung von Blattgallen, war keine signifikanten Abhängigkeiten vom O₃-Regime festzustellen.

Tab. 3-7: Vergleich der Blattschädigungen durch Lochfraß in [%] Blattfläche bezogen auf die Gesamt-Laubfläche (Mittelwerte +/- Standardfehler: n = 5 pro Kronenregion, Behandlungsstufe und Jahr) an den 20 Messästen bei Buche im Kranzberger Forst jeweils Ende September von 2000 - 2002.

	1xO ₃ Schatten	2xO ₃ Schatten	1xO ₃ Sonne	2xO ₃ Sonne
Lochfraß (<i>Rhynchaenus fagii</i>) [%] Blattfläche				
2000	3.8 +/- 0.7	3.4 +/- 0.8	3.0 +/- 0.4	2.9 +/- 0.8
2001	4.8 +/- 1.0	2.6 +/- 0.3	2.5 +/- 0.6	3.5 +/- 0.8
2002	4.7 +/- 0.7	4.3 +/- 0.2	2.3 +/- 0.5	3.9 +/- 1.1

Allerdings zeigte sich beim Fraßverhalten der Zwergzikade (Abb. 3-17) eine deutliche Tendenz zu erhöhter Fraßtätigkeit unter 2xO₃ vor allem in der Schattenkrone. Am Jahresende waren ca. 6 - 7 % der Laubfläche betroffen. Deutlich zeigten sich zwei Hauptfraßperioden am Anfang und am Ende der Vegetationsperiode in den Jahren 2001 und 2002 (Abb. 3-17).

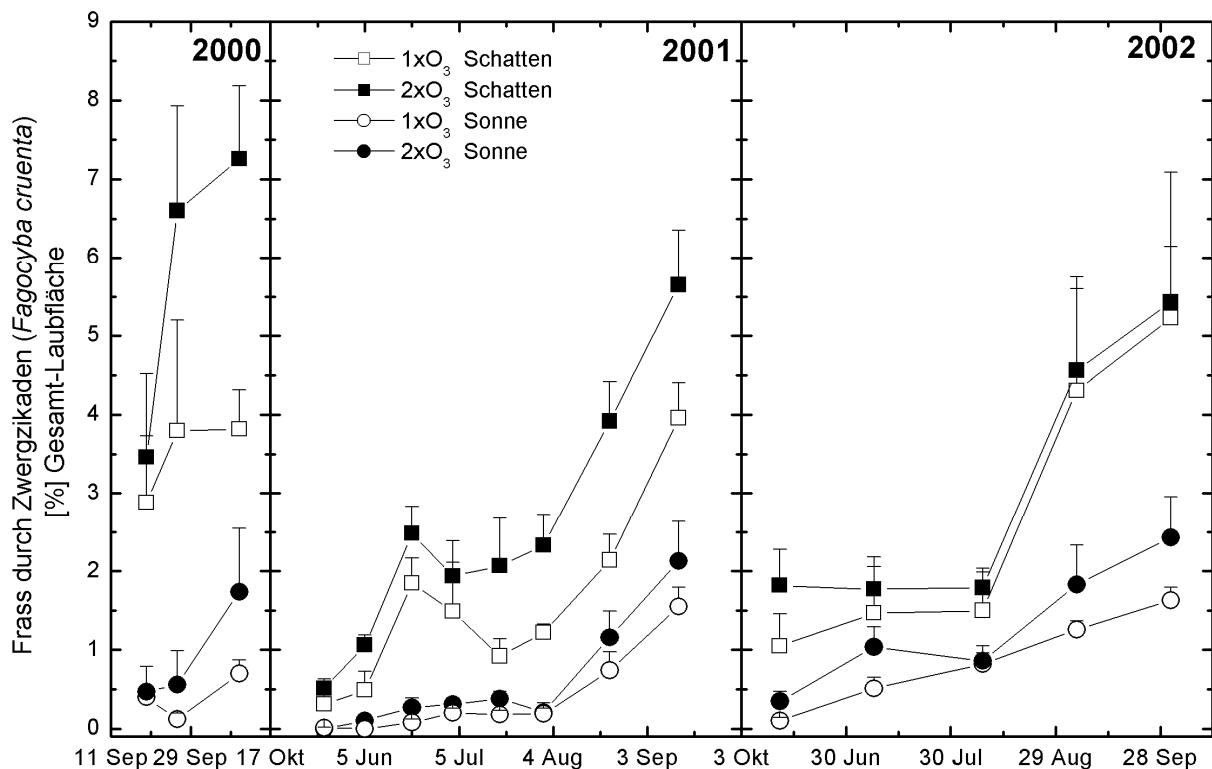


Abb. 3-17: Verlauf der Fraßschäden von Zwergzikaden (*Fagocytba cruenta*) in [%] geschädigte Blattfläche der Gesamt-Laubfläche (Mittelwerte + Standardfehler: n = 5 pro Kronenregion, Behandlungsstufe und Zeitpunkt) an den 20 Messästen bei Buche im Kranzberger Forst in den Jahren 2000 - 2002.

In den Jahren 2001 und 2002 konnte ein hoher Befall der Schattenkrone von Buche mit *Apiognomonia errabunda* beobachtet werden. Zum Teil waren ab Anfang September bis 10% der Laubfläche bei einzelnen Individuen unter 2xO₃ betroffen. In Schattenblättern konnten im Vergleich zu Sonnenblättern deutlich höhere Mengen von *Apiognomonia*-DNA als Maß für die Pilzbiomasse nachgewiesen werden (Dr. G. Bahnweg; GSF, pers. Mitteilung). In den Sonnenblättern waren bei den 2xO₃ Bäumen geringere Mengen an pilzspezifischer DNA

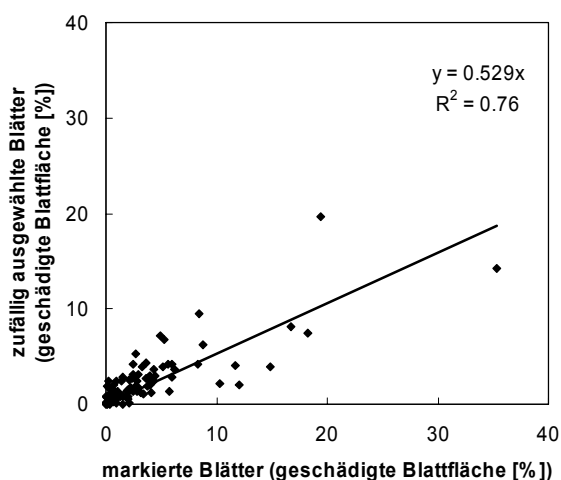
vorhanden, nicht jedoch in den Schattenblättern. Im Frühjahr war in den Sonnenblättern stets ein hemmender Einfluss von erhöhtem Ozon auf die Pilzbiomasse beobachtbar. Im Sommer und Herbst kehrte sich dieser Effekt um, der Pilzbefall war unter $2xO_3$ erhöht. Zudem konnte gezeigt werden, dass der erhöhte Gehalt an löslichen phenolischen Inhaltsstoffen in Sonnenblättern der Buche eine hemmende Wirkung auf das Pilzwachstum hatte (Dr. G. Bahnweg; GSF, pers. Mitteilung).

Bei Fichte trat die kleine Fichtenblattwespe (*Pristiphora abietina*) als Schädling am jeweils jüngsten Nadeljahrgang auf. Der durch das Insekt verursachte Laubverlust schwankte von Jahr zu Jahr und war insgesamt mäßig. Ein Zusammenhang mit den O_3 -Regimen wurde nicht festgestellt.

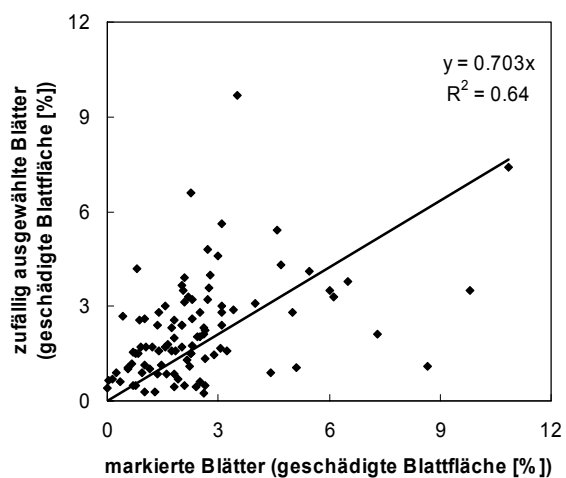
Methodenvergleich

Im Jahr 2002 wurden zusätzlich zwei Boniturmethoden miteinander verglichen (Tab. 3-5, vgl. Kapitel 3.5). Die Betrachtung von 10 kurz nach Blattaustrieb markierten und wiederholt bonitierten Blättern im Vergleich zu 10 zufällig ausgewählten Blättern pro Boniturtermin ergab einen systematischen Unterschied (Abb. 3-18): Bei zufälliger Auswahl der Blätter zeigte sich eine Tendenz, die durch flächige Nekrosen (Abb. 3-18 a; $y = 0.53$) bzw. Lochfraß (Abb. 3-18 b; $y = 0.70$) geschädigte Blattfläche zu unterschätzen. Die durch die Zwergzikade verursachten Blattschäden wurden allerdings durch beide Methoden gleich gut wider gegeben (Abb. 3-18 c; $y = 1.1$), d.h., die Boniturergebnisse sind ebenfalls abhängig von der Art des untersuchten Schadbildes (großflächige gegen punktförmige Schädigung). Bei der Bonitur von Blattschäden sollten die beobachteten Blätter unbedingt am Anfang der Vegetationsperiode ausgewählt und markiert werden. So wird der Bearbeiterfehler in Grenzen gehalten, falls keine streng zufällige Auswahl, z.B. mit statistischen Methoden, getroffen werden kann. Ein Nachteil ist allerdings, dass bei Auswahl der Blätter vor Beginn der Schädigung nicht sicher zu stellen ist, dass ein für die Schädigung am Ast repräsentatives Blattkollektiv ausgewählt wird.

a flächige Nekrosen



b Lochfraß



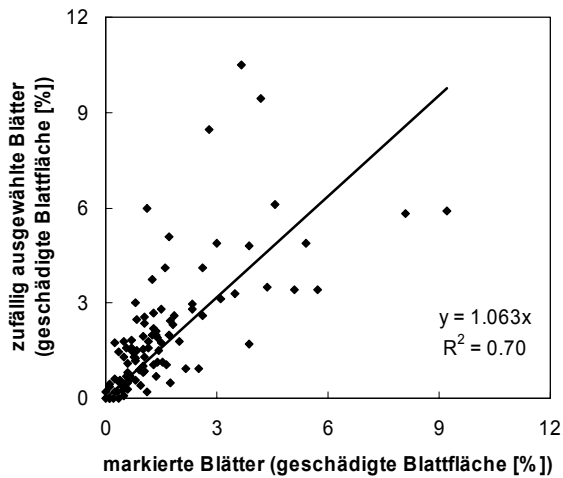
c Zikadenfraß

Abb. 3-18: Vergleich zweier Methoden zur Bonitur von Blattschäden. Die geschädigte Blattfläche wurde (Methode 1) an 10 zu Beginn der Vegetationsperiode markierten Blättern ermittelt und (Methode 2) durch zufällige Auswahl von 10 Blättern an jedem Boniturtermin bestimmt. Die lineare Regression zwischen markierten und zufällig ausgewählten Blättern war für die drei untersuchten Symptome: flächige Nekrosen (a), Lochfraß (b) und Zikadenfraß (c) höchst signifikant ($p < 0.001$; SPSS 12.0).

3.3.2 Phänologie

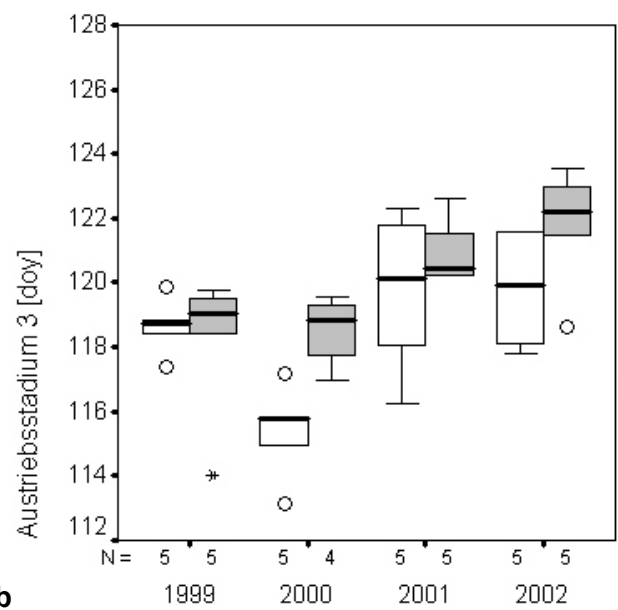
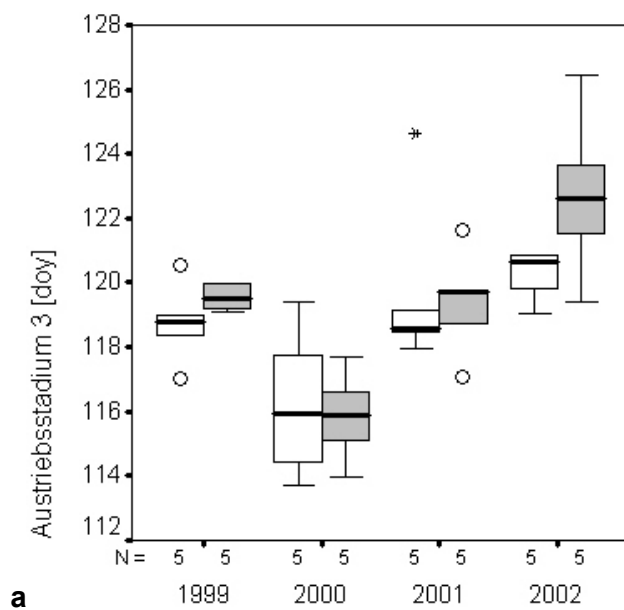
Buche:

Vor Beginn der Ozonbehandlung im Jahr 1999 gab es keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Behandlungsgruppen in Austriebs- und Seneszenzverhalten sowie der Länge der Vegetationsperiode (Abb. 3-19). Über die drei Versuchsjahre 2000 - 2002 traten keine signifikanten Unterschiede im Austriebsverhalten sowie im Blattfall zwischen den jeweiligen fünf Messästen aus der Sonnen- und Schattenkrone unter $1xO_3$ und $2xO_3$ auf (Abb. 3-19 a, b). Das Austriebsverhalten von Buche wurde durch die $2xO_3$ -Behandlung nicht signifikant beeinflusst. Eine tendenzielle Verzögerung des Austriebs der untersuchten Buchenäste unter $2xO_3$ war nur in den Jahren 2000 ($p = 0.094$; GLM, univariate Varianzanalyse, SPSS) und 2002 zu sehen (Abb. 3-19 a, b). Deutlich hingegen zeigte sich eine beschleunigte herbstliche Seneszenz unter $2xO_3$ in der Sonnen- und Schattenkrone von Buche (Abb. 3-19 c, d) im Vergleich zu $1xO_3$ (Nunn et al., 2002). Die markanteste Beschleunigung des herbstlichen Blattfalls trat im Jahr 2000, dem ersten Jahr mit erhöhtem O_3 -Regime, auf ($p = 0.058$; GLM, univariate Varianzanalyse, SPSS). Im nasskalten September des Jahres 2001 fielen klimabedingt fast alle Schattenblätter der untersuchten Buchen innerhalb von zwei Wochen ab. Ein Ozoneinfluss auf die Seneszenz war deshalb in der Schattenkrone nicht auflösbar (Abb. 3-19 c). In der Sonnenkrone zeigte sich eine hauptsächlich von einer frühzeitigen Seneszenz herrührende Verkürzung der Vegetationsperiode (Abb. 3-19 f) über die Jahre 2000 (2000: $p < 0.05$; GLM, univariate Varianzanalyse, SPSS) bis 2002 unter $2xO_3$ ($p = 0.090$ für 2000 - 2002; GLM, Messwertwiederholung, SPSS). In der Schattenkrone war die Verkürzung der Vegetationsperiode im Jahr 2000 und 2002 nicht signifikant (Abb. 3-19 e).

Die Boniturergebnisse auf Astebene wurden durch Boniturdaten der einzelnen Baumkronen der Intensivmessbäume vom Boden aus bestätigt (pers. Mitteilung, Dr. K.-H. Häberle, Ökophysiologie der Pflanzen, TUM; Abb. 3-19 g - i). Im Vergleich zu den Jahren vor Beginn der Ozonbehandlung (1998, 1999) konnten 2000 - 2002 eine signifikant beschleunigte herbstliche Seneszenz ($p < 0.05$; GLM, Messwertwiederholung, SPSS) und dadurch bedingte Verkürzung der Vegetationsperiode ($p = 0.067$; GLM, Messwertwiederholung, SPSS) unter $2xO_3$ beobachtet werden. Dabei war die Verkürzung der Vegetationsperiode im Jahr 2000 unter $2xO_3$ signifikant ($p < 0.05$; GLM, univariate Varianzanalyse, SPSS), 2001 und 2002 war eine tendenzielle Verkürzung zu beobachten. Das Austriebsverhalten der Buchenkronen wurde durch $2xO_3$ nicht beeinflusst.

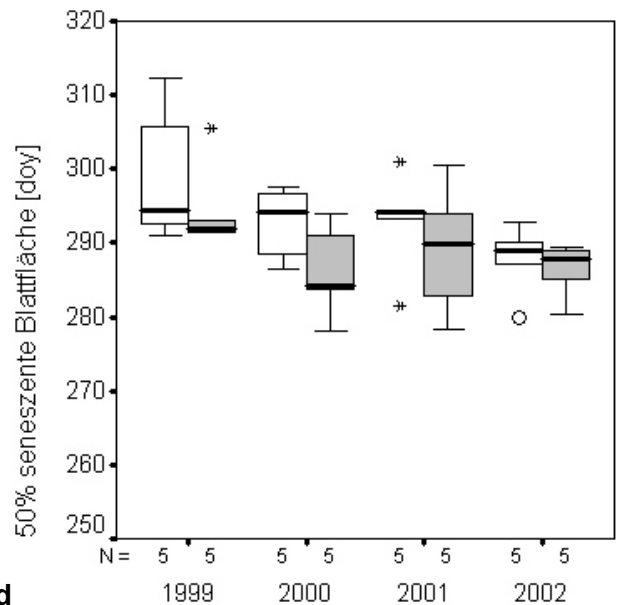
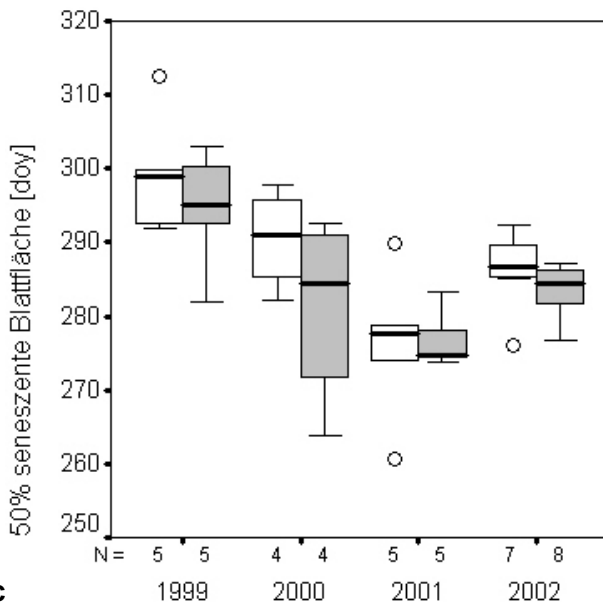
Schattenkrone

Sonnenkrone



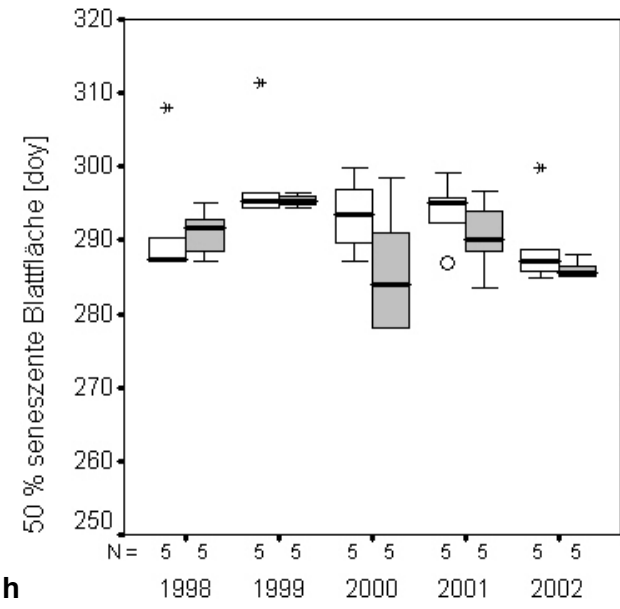
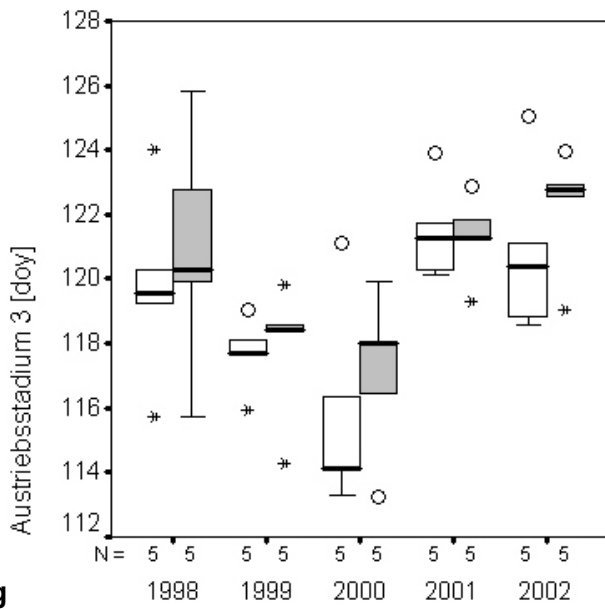
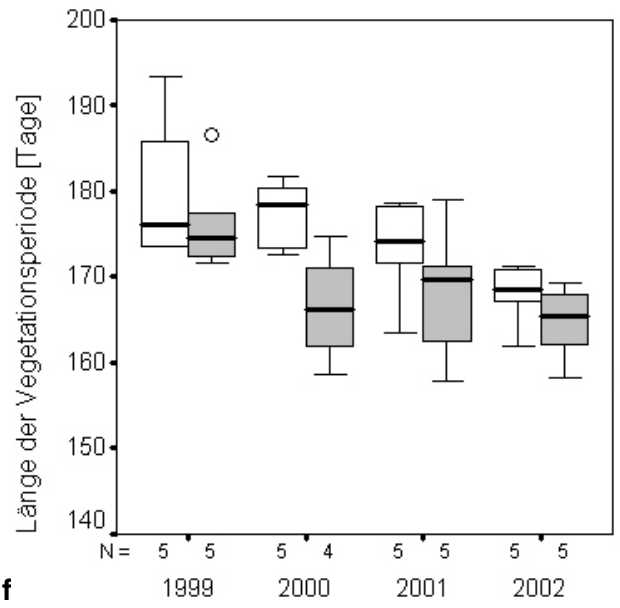
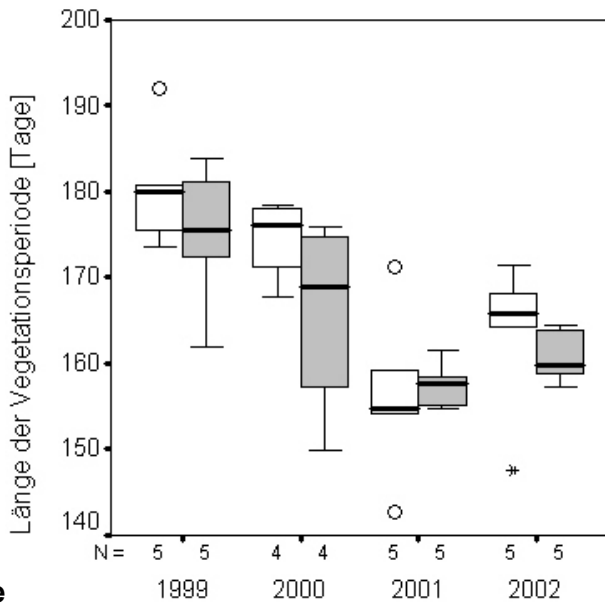
a

b



c

d



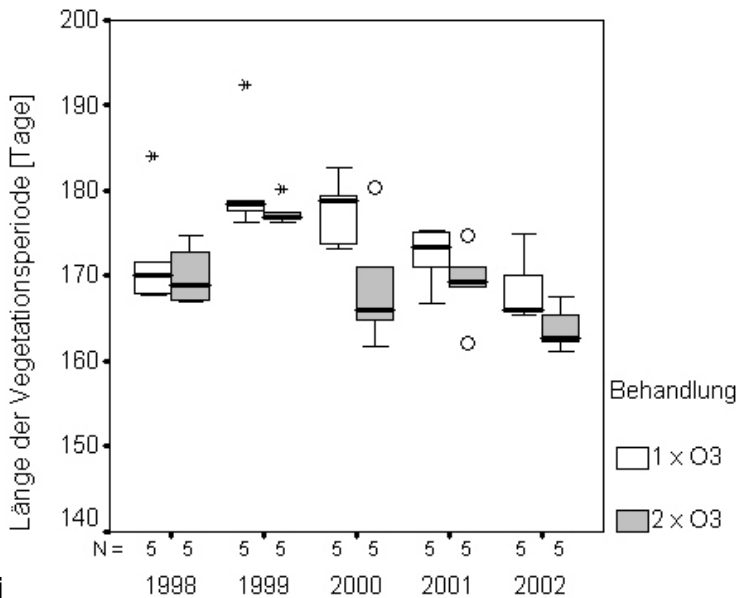


Abb. 3-19: Austriebsstadium 3, 50 % seneszenzente Blattfläche und Länge der Vegetationsperiode, ermittelt für die 20 Intensivmessäste der Buchen im Kranzberger Forst aus phänologischen Untersuchungen 1999 – 2002, getrennt nach Schatten- (a, c, e) und Sonnenkrone (b, d, f) und den beiden Ozonbehandlungen. Die Graphiken g, h, i zeigen die gleichen Parameter, bonitiert für die einzelnen Baumkronen der 10 untersuchten Buchen vom Boden aus. In den Jahren 1998 und 1999 fand noch keine zusätzliche Ozonbehandlung statt, beide Gruppen hatten 1xO₃ Bedingungen. Boxplots: der Mittelstrich in der Box gibt den Median an, die Box umfasst 50 % des Interquartilbereiches, die Striche über und unter der Box geben den Maximal- bzw. Minimalwert an, solange dieser weniger als 1.5 Boxlängen vom Rand der Box entfernt ist. o gibt die Ausreißer an: 1.5- 3 Boxlängen entfernt vom Boxrand; * gibt Extremwerte an: über 3 Boxlängen entfernt vom Boxrand (SPSS 12.0 Inc., USA). Daten für a-f 1999 - 2000 aus Reiter (2004). Daten für g - i Dr. K.-H. Häberle, Ökophysiologie der Pflanzen, WZW.

Fichte:

Bei Fichte zeigte sich ab 2000 ein ozonbedingter Unterschied im Austriebsverhalten (Abb. 3-20 a, b). Sowohl in der Sonnen- als auch in der Schattenkrone war der Austrieb von 2000-2002 an den Intensivmessästen unter 2xO₃ signifikant beschleunigt im Vergleich zu 1xO₃ ($p < 0.05$; GLM, Messwertwiederholung, SPSS); ein Unterschied der im Jahr 1999 nicht ausgeprägt war. Eine Erklärung für das noch nicht so stark beeinflusste Austriebsverhalten von Fichte im Jahr 2000 (Abb. 3-20 a, b) trotz des erhöhten Ozonregimes könnte sein, dass die Knospen schon im Vorjahr unter 1xO₃-Bedingungen angelegt worden waren und so der Einfluss des erhöhten Ozons erst ab 2001 deutlich zu sehen war.

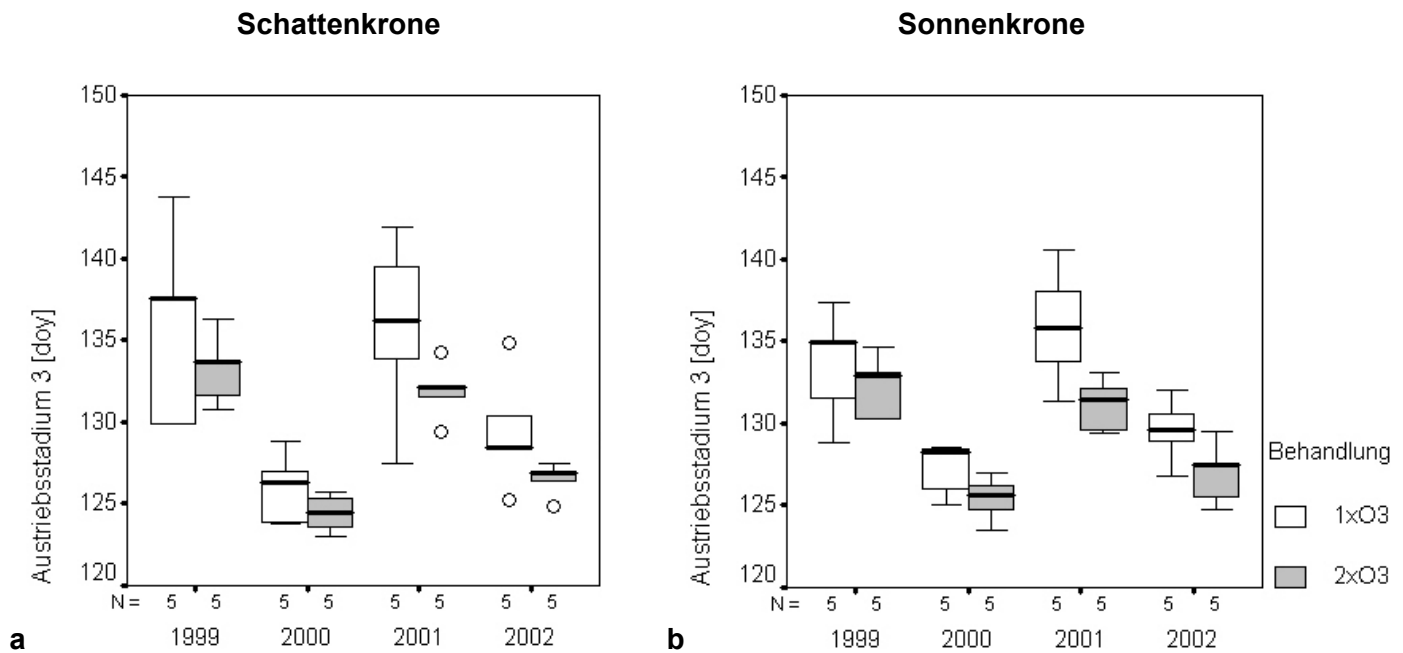


Abb. 3-20: Austribsstadium 3, ermittelt für die 20 Intensivmessäste der Fichten im Kranzberger Forst aus phänologischen Untersuchungen 1999 - 2002, getrennt nach Schatten- (a) und Sonnenkrone (b) und den beiden Ozonbehandlungen. 1999 fand noch keine zusätzliche Ozonbehandlung statt, beide Gruppen hatten $1xO_3$ Bedingungen. Boxplot-Definition wie Abb. 3-19. Daten für 1999 - 2000 aus Reiter (2004).

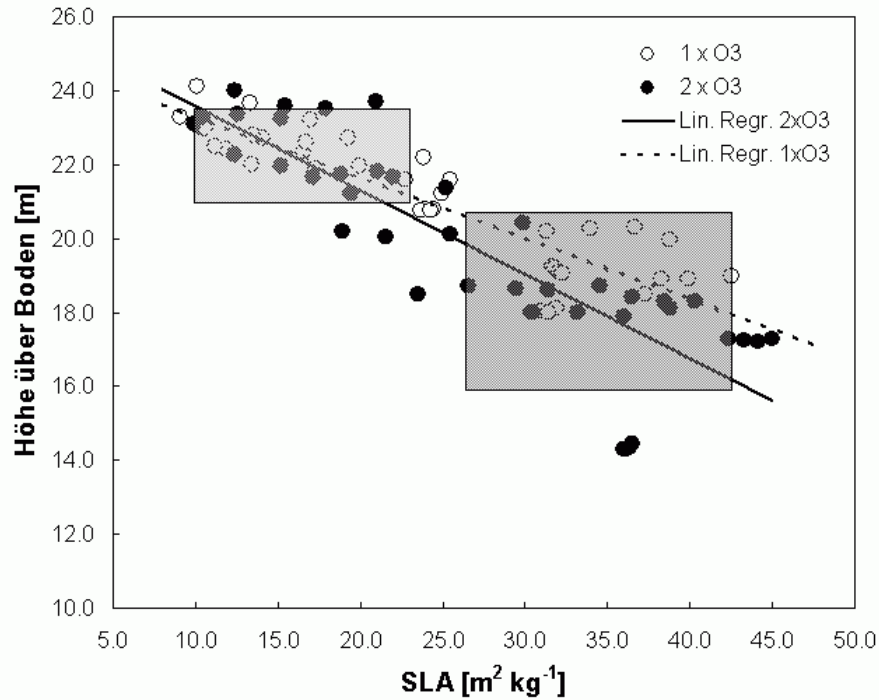
3.4 Untersuchungen zu Kronenstruktur und Zuwachs

3.4.1 SLA-Verteilung in der Baumkrone bei Buche

Buche:

Anhand der im August genommenen Blattproben der Buchen-Intensivmessäste wurde die Verteilung der spezifischen Blattfläche (SLA) der Buchenblätter in der Baumkrone bestimmt. Der SLA-Gradient wurde durch die Höhe der untersuchten Äste in der Baumkrone (Abb. 3-21 a, b) und das an den Messästen herrschende Lichtklima (Abb. 3-22) bestimmt. Es ergab sich eine hohe Korrelation zwischen der an den Messästen bestimmten SLA und der Höhe der untersuchten Äste über dem Boden (Abb. 3-21 a). Die mittlere SLA lag in der Schattenkrone zwischen 26.9 und $41.7 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, in der Sonnenkrone zwischen 10.9 und $23.4 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$. Da die Messäste ausgewählt worden waren, die Extrema des Lichtgenusses in einer Baumkrone zu erfassen, lagen einige Messäste außerhalb der mittleren Bereiche (graue Vierecke in Abb. 3-21 und 9) von Sonnen- und Schattenkrone. Unter $2xO_3$ fanden sich bei gleicher Asthöhe in der Schattenkrone tendenziell niedrigere SLA-Werte als unter $1xO_3$. Bezogen auf die relative Kronenhöhe (d.h. Position des Messastes innerhalb des belaubten Kronenanteils; Kronenansatz = 0; oberer Kronenrand = 1) ergab sich in der Sonnenkrone der $2xO_3$ -Behandlung eine höhere SLA bei gleicher relativer Kronenhöhe als unter $1xO_3$ (Abb. 3-21 b).

a



b

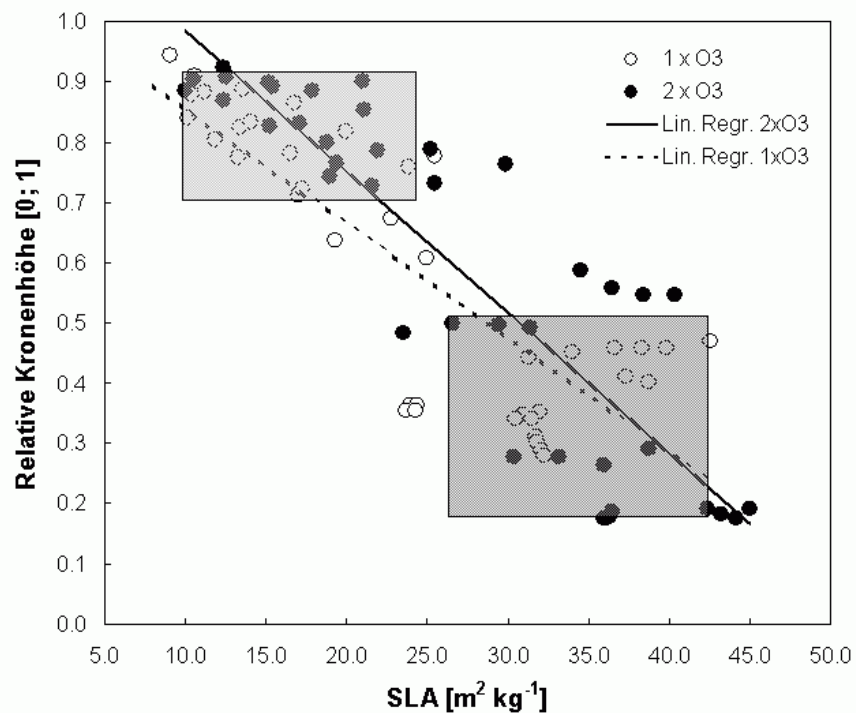


Abb. 3-21: SLA-Gradient durch die Baumkrone, exemplarisch für 2002. Abhängigkeit der Spezifischen Blattfläche (SLA) von der absoluten Höhe über Boden (a): $1xO_3$, $y = -0.0191x + 1.0485$, $R^2 = 0.69$; $2xO_3$, $y = -0.0233x + 1.2169$, $R^2 = 0.78$. Abhängigkeit von der relativen Kronenhöhe (b; 0 = Kronenansatz; 1 = oberstes Kronenende): $1xO_3$, $y = -0.1637x + 24.931$, $R^2 = 0.78$; $2xO_3$, $y = -0.2275x + 25.864$, $R^2 = 0.73$. Die hellgrau hinterlegten Rechtecke bezeichnen den mittleren Bereich der Sonnenkrone, die dunkelgrau hinterlegten Rechtecke bezeichnen den mittleren Bereich der Schattenkrone. Die Bereiche wurden festgelegt aus dem Mittelwert der Asthöhen (gemessen an den 4 Lichtsensoren pro Messast), der jeweiligen Behandlung und Kronenregion, +/- Standardabweichung.

Die proximalen Bereiche der Messäste aus der Sonnenkrone waren stark durch ihre Nachbaräste beschattet und wiesen deshalb eine für die Sonnenkrone untypisch niedrige SLA auf. Messäste der Schattenkrone in Bestandeslücken zeigten im Vergleich zu ihrer relativen Höhe im Bestand eine niedrige SLA. Die SLA-Werte korrelierten linear mit der Kronenhöhe bzw. der relativen Kronenhöhe ($R^2 = 0.69 - 0.78$).

Die Korrelation zwischen der SLA und der an den Intensivmessästen gemessenen Jahreslichtsummen zeigte einen logarithmischen Zusammenhang (Abb. 3-22). In der Schattenkrone (SLA zwischen 26.9 und 41.7 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) variierten die mittleren Jahreslichtsummen zwischen 32 und 226 $\text{mol Photonen m}^{-2}$. In besonders dichten Kronenregionen wurden an einzelnen Lichtsensoren auch geringere Lichtsummen als 32 $\text{mol Photonen m}^{-2}$ bei der in der Schattenkrone herrschenden SLA-Verteilung beobachtet. In Bestandeslücken konnten vereinzelt höhere Lichtsummen abgelesen werden. In der Sonnenkrone (SLA zwischen 10.9 und 23.4 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$) variierten die mittleren Jahreslichtsummen zwischen 213 und 2454 $\text{mol Photonen m}^{-2}$.

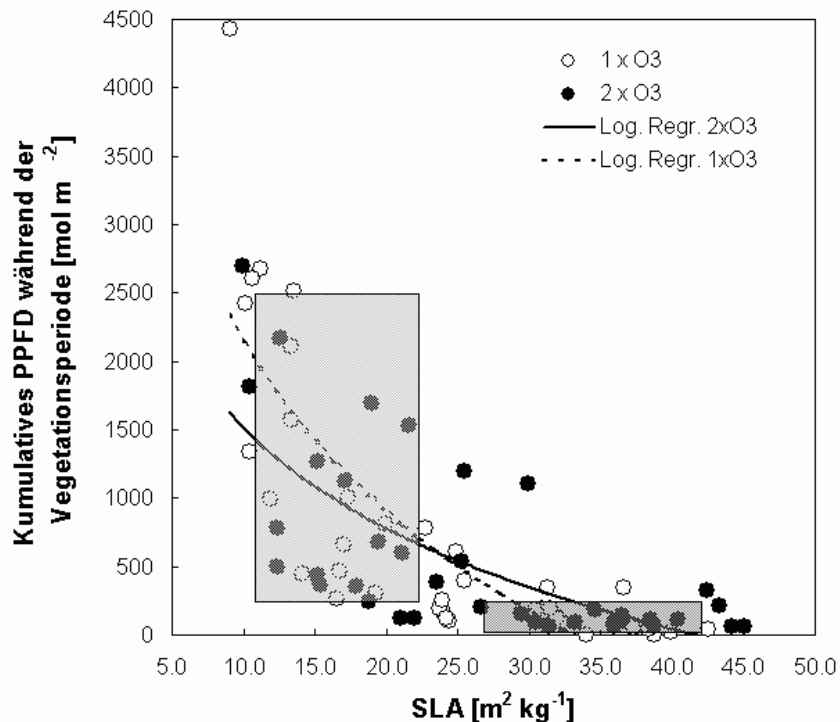


Abb. 3-22: Korrelation der SLA mit der Jahreslichtsumme, exemplarisch für 2002. Abhängigkeit der Spezifischen Blattfläche (SLA) von der Jahreslichtsumme: $1xO_3$, $y = -1790 \cdot \ln(x) + 6273$, $R^2 = 0.66$; $2xO_3$, $y = -1062 \cdot \ln(x) + 3961$, $R^2 = 0.50$. Die hellgrau hinterlegten Rechtecke bezeichnen den mittleren Bereich der Sonnenkrone, die dunkelgrau hinterlegten Rechtecke bezeichnen den mittleren Bereich der Schattenkrone. Die Bereiche wurden festgelegt aus dem Mittelwert der Jahreslichtsummen (gemessen an den 4 Lichtsensoren pro Messast), der jeweiligen Behandlung und Kronenregion, \pm Standardabweichung.

Die Spannweite der an den Messästen der Sonnenkrone ermittelten SLA-Werte sowie Lichtsummen erstreckte sich über einen großen Bereich (z.T. genauso geringe Jahreslichtsummen und hohe SLA-Werte wie in der Schattenkrone), da durch das geschlossene Kronendach des untersuchten Bestandes im Kranzberger Forst eine starke

Selbstbeschattung der Buchenäste erfolgte. Die höchsten Lichtsummen und niedrigsten SLA-Werte wurden an einigen wenigen, über das Kronendach hinausragenden Ästen gemessen. Unter $1xO_3$ ($R^2 = 0.66$) waren in der Sonnenkrone durchschnittlich höhere Jahreslichtsummen bei gleicher SLA im Vergleich zu $2xO_3$ ($R^2 = 0.50$) zu verzeichnen. In der Schattenkrone verhielt es sich genau umgekehrt. Es ist anzunehmen, dass die spezifische Blattfläche hauptsächlich vom am Ast herrschenden Lichtregime abhängt.

Fichte:

Für Fichte konnte diese Charakterisierung der Messäste nicht vorgenommen werden, da an diesen Ästen aus logistischen Gründen (bis zu 9 Nadeljahrgänge an einem Ast) keine jährliche SLA-Bestimmung durchgeführt worden war.

3.4.2 Zuwachsuntersuchungen auf Astbasis

Buche und Fichte:

Bei den insgesamt 40 Messästen der beiden Baumarten zeigten sich auf Astbasis in den Jahren 1999 - 2002 im Laubzugewinn, jeweils bezogen auf den Laubmassen-Zugewinn des Vorjahres, kaum signifikante Unterschiede zwischen den beiden O_3 -Regimen (Abb. 3-23). An den Schattenästen von Buche war der Laubbiomassezuwachs 2000 und 2001 genauso hoch oder tendenziell niedriger als im Vorjahr. 2002 wurde an den Messästen weniger Laub gebildet als im Vorjahr, die geringere Zuwachsleistung von 2001 schlug sich hier nieder. An den Schattenästen von Fichte konnte nur im Jahr 2000 unter $2xO_3$ ein höherer Laubzuwachs beobachtet werden als im Vorjahr, ansonsten blieb der Laubmassezugewinn zwischen den Jahren konstant. In der Sonnenkrone von Buche wurde, bis auf das Jahr 2002, unter $2xO_3$ immer ein höherer Laubgewinn an den Ästen beobachtet. Bei Fichte allerdings konnte ab 2001, dem zweiten Jahr der Ozonbehandlung, ein geringerer Laubbiomassezuwachs als im Vorjahr unter $2xO_3$ verzeichnet werden: Nur im Jahr 2001 war der prozentuale Zuwachs an Fichtennadeln in der Sonnenkrone der Fichten unter $2xO_3$ signifikant niedriger im Vergleich zu den Kontroll-Fichten unter $1xO_3$ (Abb. 3-23).

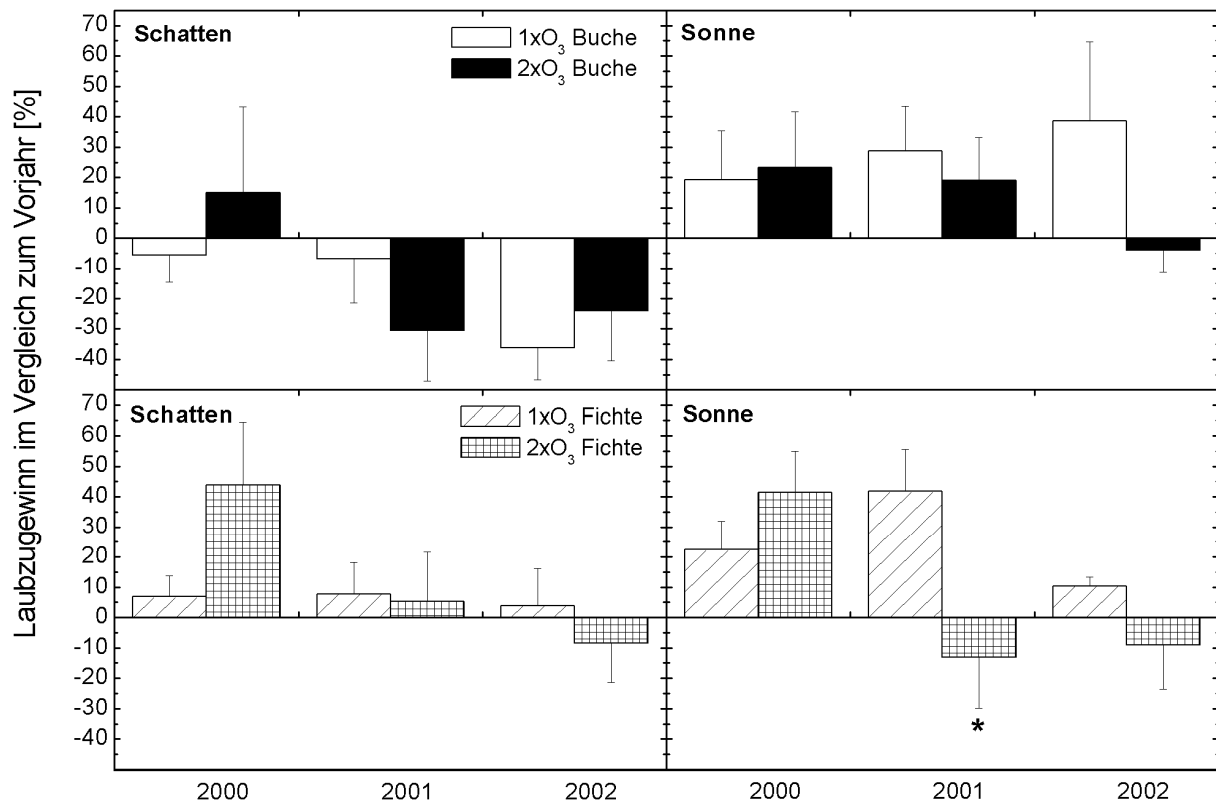


Abb. 3-23: Zugewinn an Laubmasse [%], bezogen auf den Laubmassen-Zugewinn des Vorjahres, gemessen an den 40 Messästen bei Buche und Fichte in der Sonnen- und Schattenkrone im Kranzberger Forst 1999 - 2002. Mittelwerte + Standardfehler: n = 2- 5 pro Baumart, Kronenbereich und Jahr. * = $p < 0.05$; t-Test 2-seitig für ungepaarte Stichproben. Daten für 2000 aus Reiter (2004).

3.4.3 Raumbesetzung

Buche und Fichte:

Der Zugewinn an besetztem Raum durch Längenwachstum an den 40 Messästen der beiden Baumarten von 1999 - 2002 zeigte keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Ozonbehandlungen (Abb. 3-24). Buche erzielte in der Schattenkrone einen mittleren jährlichen Raumgewinn zwischen 5 - 20 %. In der Sonnenkrone dagegen wurde der besetzte Raum im Mittel um 60 - 180 % vergrößert. Maximal konnten Äste der äußeren Sonnenkrone ihr besetztes Volumen in einer Vegetationsperiode um ca. 400 % vergrößern. Fichte dagegen zeigte keine so deutlichen Unterschiede im Raumgewinn ihrer Äste in der Sonnen- (12 - 42 %) und Schattenkrone (10 - 25 %). Die maximale Volumenvergrößerung eines Fichtenastes pro Vegetationsperiode betrug 68 % in der Sonnenkrone. Während Buche und Fichte einen ähnlichen Raumgewinn in der Schattenkrone erzielten, war dieser bei Buche in der Sonnenkrone dreimal höher als bei Fichte (Abb. 3-24).

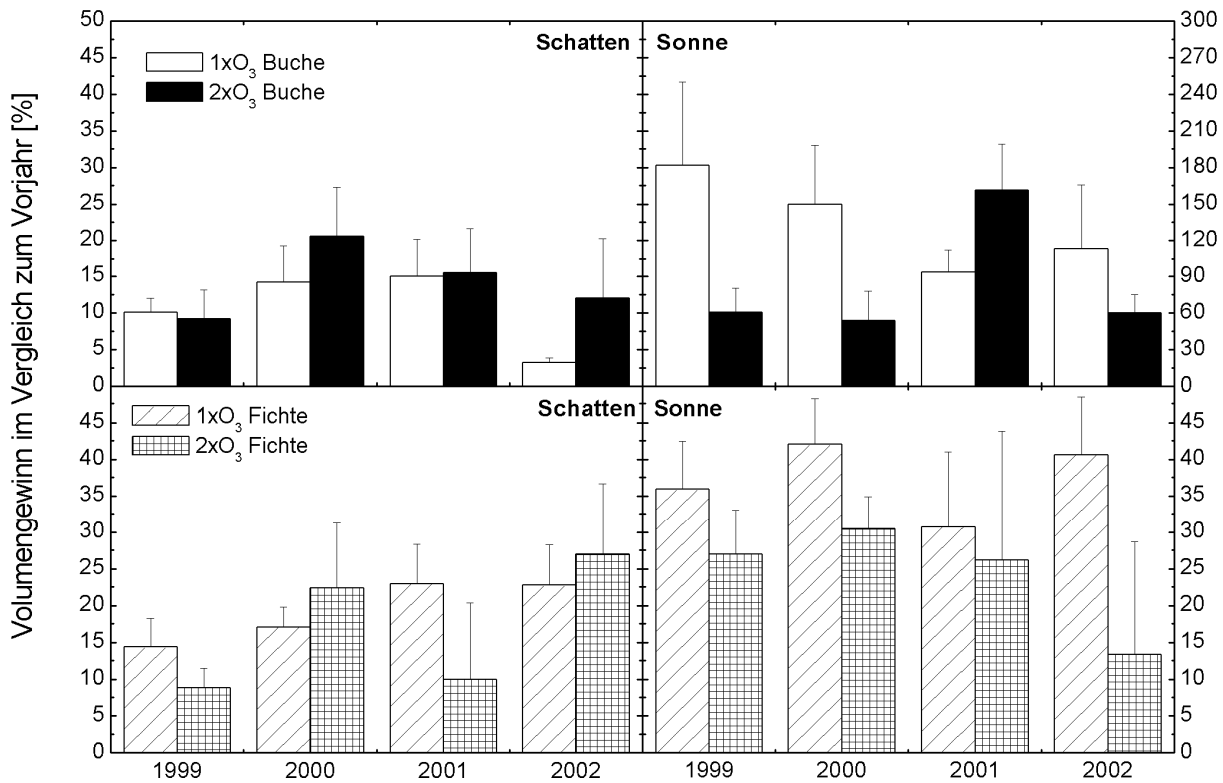


Abb. 3-24: Zugewinn an besetztem Raum [%] im Vergleich zum Vorjahr, gemessen an den 40 Messästen bei Buche und Fichte in der Sonnen- und Schattenkrone im Kranzberger Forst 1999 - 2002. Mittelwerte + Standardfehler: n = 5 pro Baumart, Kronenbereich und Jahr. Daten für 1999 - 2000 aus Reiter (2004).

3.4.4 Zuwachs des Stammesdurchmessers

Buche und Fichte zeigten keine signifikanten Unterschiede im Stammdickenzuwachs im BHD zwischen den beiden O₃-Regimen (Abb. 3-25). Buche hatte einen durchschnittlichen Zuwachs in der Stammquerschnittsfläche pro Jahr von 1.0 - 1.5 %, Fichte von 1.5 - 2.5 %. Der Einfluss des Klimas auf den Stammzuwachs wurde im Trockenjahr 2003 deutlich: Die Zuwachsraten von Fichte wurden in beiden Ozon-Regimen im Mittel um 58 % reduziert, die von Buche um 15 % (Datenbasis: P. Wipfler und R. Grote, pers. Mitteilung).

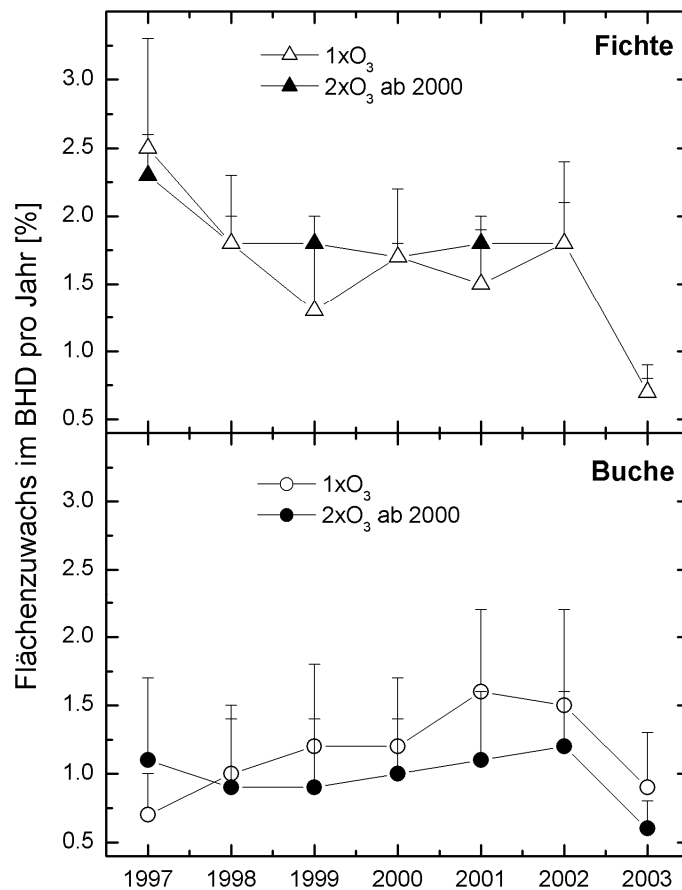


Abb. 3-25: Flächenzuwachs der Versuchsbäume im BHD in [%], getrennt nach 1xO₃ und 2xO₃ und Fichte sowie Buche. 1997 - 1999 waren beide Behandlungsgruppen 1xO₃ ausgesetzt, die Ozonbehandlung begann im Jahr 2000. Mittelwerte + Standardfehler: n = 5 pro Baumart und Jahr. Datenbasis: P. Wipfler und R. Grote, pers. Mitteilung.

3.5 Ökophysiologische Untersuchungen

3.5.1 Chlorophyll-Fluoreszenz

Sowohl mit dem Messansatz „Imaging-PAM“ (vgl. Anhang D) als auch mit „Mini-PAM“ konnten in beiden Baumarten keine signifikanten Unterschiede in der Chlorophyll-Fluoreszenz zwischen den O₃-Regimen gefunden werden. In den Tagesgangmessungen, (Abb. 3-26) durchgeführt mit dem Mini-PAM (Walz, Effeltrich) in der Sonnenkrone von Buche und Fichte, konnte deutlich der Einfluss des Lichtstresses auf die Effizienz der Quantenausbeute am Photosystem II von Buche und Fichte sichtbar gemacht werden. In den Morgen- und Abendstunden lag die Effizienz der Quantenausbeute bei ihrem typischen Kennwert (0.84). Je höher die Sonne im Tagesverlauf stieg, und damit auch der Lichtstress für die Photosyntheseorgane von Buche und Fichte, desto mehr war die Quantenausbeute erniedrigt. In den Nachmittagsstunden trat dann die Erholungsphase ein. Im Jahresverlauf wurde am 26.6.2001 bei höherer Strahlungsintensität der Sonne weiterhin eine größere Erniedrigung der Quantenausbeute festgestellt, als im Vergleich zum 30.5.2001. Buche (Abb. 3-26 b) reagierte wesentlich empfindlicher auf den erhöhten Lichtstress (mittlere Erniedrigung der Effizienz der Quantenausbeute auf 0.25) als Fichte (Abb. 3-26 a; minimal 0.45).

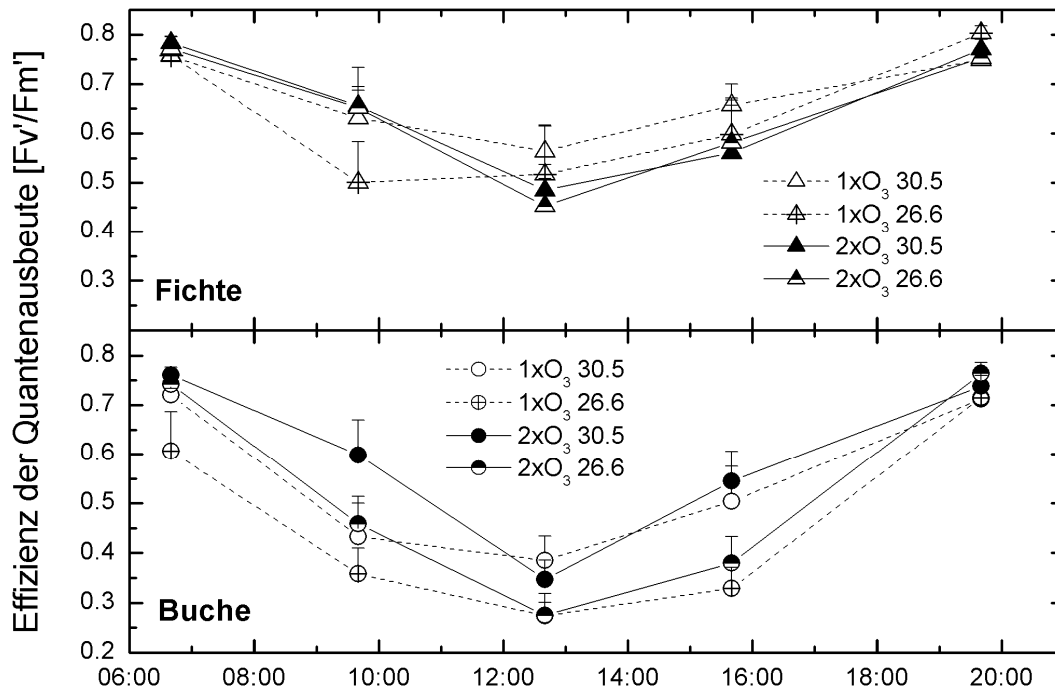


Abb. 3-26: Mittelwerte (+ Standardfehler: $n = 5$ pro Baumart, Behandlungsstufe und Zeitpunkt) der Effizienz der Quantenausbeute $[F_v / F_m']$ für Fichte und Buche, gemessen im Tagesgang im Mai und Juni 2001, unter $1xO_3$ und $2xO_3$ -Behandlung in der Sonnenkrone.

In den Jahressgangmessungen 2001 (Abb. 3-27), welche bei Sonnenhöchststand (maximale Strahlungsbelastung des Photosystems) durchgeführt worden waren, zeigte sich der hohe Lichtstress, welchem die Sonnenblätter (-nadeln) von Buche und Fichte ausgesetzt waren. Die Effizienz der Quantenausbeute lag bei Fichte (Abb. 3-27 a) zwischen 0.45 - 0.65, bei Buche (Abb. 3-27 b) zwischen 0.25 - 0.45. Bei Buche war die Effizienz der Quantenausbeute unter starker Sonneneinstrahlung wesentlich stärker erniedrigt als bei Fichte. In der Schattenkrone hingegen war die Effizienz der Quantenausbeute bei beiden Baumarten kaum erniedrigt.

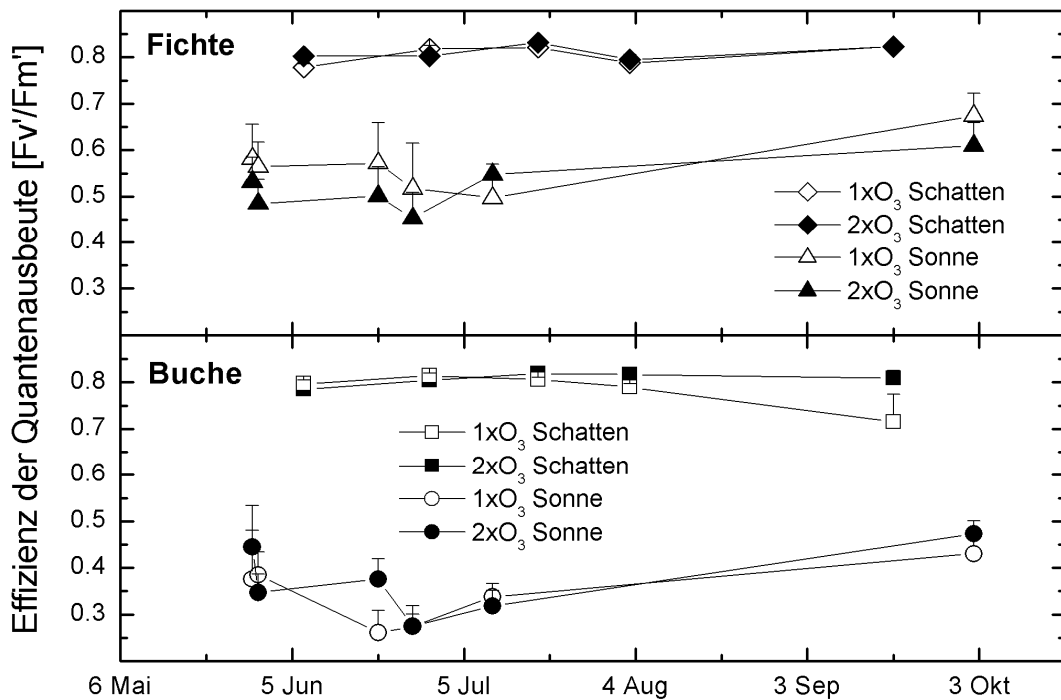


Abb. 3-27: Mittelwerte (+ Standardfehler; n = 5 pro Baumart, Behandlungsstufe und Zeitpunkt) der Effizienz der Quantenausbeute [Fv' / Fm'] für Fichte und Buche, gemessen im Jahrgang 2001 zwischen 11:00 und 13:00 MEZ, unter 1xO₃ und 2xO₃-Behandlung in der Sonnen- und Schattenkrone.

In den Jahrgangmessungen 2002 (Abb. 3-28), welche in der Morgen- und Abenddämmerung (minimale Strahlungsbelastung des Photosystems) durchgeführt worden waren, zeigte sich, dass der hohe Lichtstress um die Mittagsstunden keine bleibenden Schäden am Photosystem verursacht hatte. Bei Fichte konnten in Sonnen- und Schattenkrone keine Abweichungen vom Maximum der Quantenausbeute (0.84) festgestellt werden (Daten nicht gezeigt). Bei Buche war in der Sonnen- und in der Schattenkrone in der Abenddämmerung immer noch eine Reduzierung der Effizienz der Quantenausbeute feststellbar (Abb. 3-28), in der Morgendämmerung (Markierung „m“; nach nächtlicher Erholung und Reparatur des Photosystems II) hatte die Quantenausbeute wieder ihr Maximum erreicht. In der Sonnenkrone wurden Ende August größere Reduktionen der Quantenausbeute vor allem unter 1xO₃ festgestellt. Das Photosystem II erholte sich über Nacht nicht vollständig. Dies ist wahrscheinlich auf einen im feuchten Jahr 2002 erhöhten Pilzbefall der Buchenblätter zurückzuführen. Unterschiede zwischen den Ozonbehandlungen wurden nicht festgestellt.

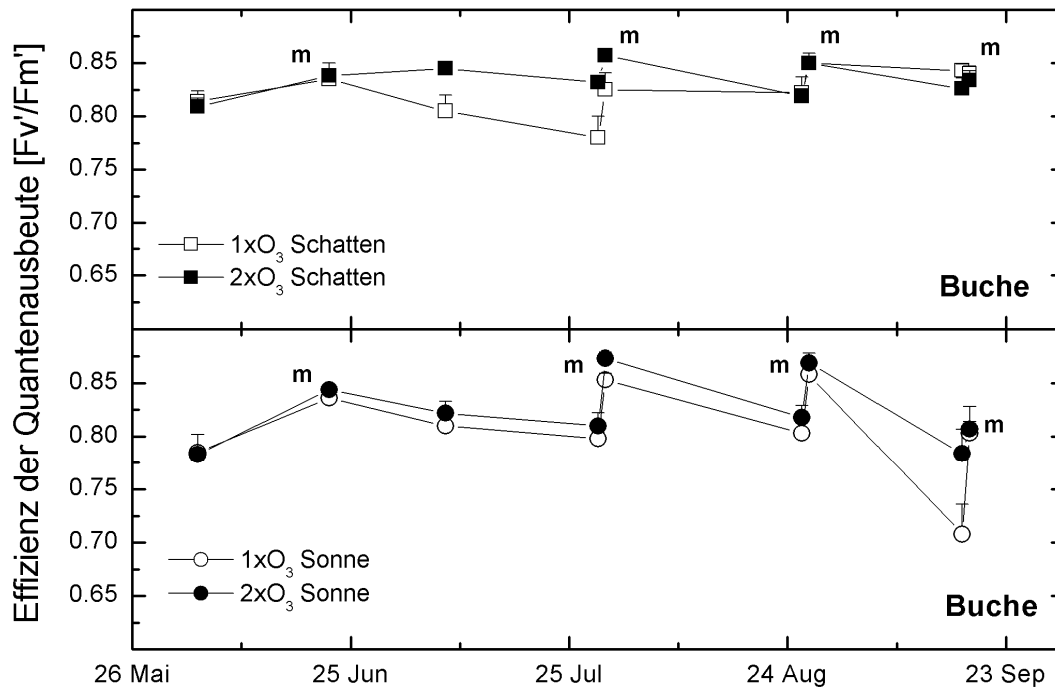


Abb. 3-28: Mittelwerte (+ Standardfehler: $n = 5$ pro Behandlungsstufe und Zeitpunkt) der Effizienz der Quantenausbeute $[Fv'/Fm']$ für Buche, gemessen im Jahresgang 2002 in der Morgen (Markierung „m“) und Abenddämmerung (Punkte ohne Markierung), unter $1xO_3$ und $2xO_3$ -Behandlung in der Sonnen- und Schattenkrone.

3.5.2 Photosynthese und Blattleitfähigkeit: Diagnostik mittels CO_2 -Abhängigkeitskuren der Photosyntheserate (A/Ci-Kurven)

Abhängigkeit der Photosyntheseparameter von der Ozonbehandlung

Bei den meisten untersuchten photosynthetischen Parametern (ph_{eff} , A_{360} , A_{2000} , gH_2O , V_{cmax} und J_{max}) zeigten sich bei Buche und Fichte hoch signifikant ($p < 0.01$; GLM, SPSS) niedrigere Werte in der Schattenkrone im Vergleich zur Sonnenkrone. Bei Buche waren in der Schattenkrone zusätzlich r_{day} und CE hoch signifikant niedriger. Bei Fichte war r_{day} nur tendenziell erniedrigt, CE war in Sonnen- und Schattenkrone gleich hoch. Keine Unterschiede zwischen den Kronenregionen gab es bei beiden Baumarten bei der Wasserausnutzungseffizienz (WUE) und dem Quotienten von gH_2O/A_{360} . Sowohl die stomatare Leitfähigkeit (gH_2O) wie auch die maximale Photosyntheserate (A_{360}) waren in der Schattenkrone im gleichen Verhältnis niedriger als in der Sonnenkrone.

Die Unterschiede zwischen den Ozonbehandlungen traten in den untersuchten photosynthetischen Parametern in der Schattenkrone von Buche und Fichte deutlicher hervor als in der Sonnenkrone (Tab. 3-8; Abb. 3-29). Bereits vor der $2xO_3$ -Behandlung, Mai bis Juli 1999, waren A_{360} , J_{max} , gH_2O und gH_2O/A_{360} signifikant niedriger bei Schattenästen der zukünftigen $2xO_3$ -Gruppe im Vergleich zur Kontrollgruppe ($1xO_3$). A_{2000} und V_{cmax} waren tendenziell erniedrigt. Unter der $2xO_3$ -Behandlung waren im Frühjahr (Mai - Juli 2000 - 2001) CE, A_{360} , J_{max} und r_{day} tendenziell höher als in der Vergleichsgruppe, V_{cmax} war sogar signifikant erhöht unter $2xO_3$ (Abb. 3-29). gH_2O und gH_2O/A_{360} zeigten in beiden Gruppen gleich hohe Werte. Gegen Ende der Vegetationsperiode (August - September) drehten sich die Verhältnisse wieder um: Im Herbst 2000 waren ph_{eff} , A_{2000} , J_{max} und gH_2O tendenziell niedriger unter $2xO_3$,

WUE war tendenziell erhöht, g_{H_2O} / A_{360} sogar signifikant. Im Herbst 2001 fanden sich keine Unterschiede in den Photosyntheseparametern, 2002 traten diese jedoch deutlicher hervor als in den Jahren zuvor. CE, A_{360} , A_{2000} , V_{cmax} , J_{max} (Abb. 3-29) und r_{day} waren signifikant erniedrigt unter $2xO_3$, ph_{eff} und g_{H_2O} zeigten tendenziell niedrigere Werte.

In der Sonnenkrone von Buche fand sich eine zur Schattenkrone vergleichbare, wenn auch abgeschwächte Reaktion in den untersuchten Gaswechselfparametern: Vor Beginn der Ozonbehandlung waren g_{H_2O} und g_{H_2O} / A_{360} hoch signifikant niedriger in der zukünftigen $2xO_3$ -Behandlungsgruppe. Dieser Effekt verschwand mit Beginn der Ozonbehandlung im Frühjahr 2000 / 2001 und trat erst im Herbst 2002 wieder auf (Tab. 3-8). In den anderen photosynthetischen Parametern zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Behandlungen.

Bei Fichte war in der Schattenkrone die signifikante Reduktion der photosynthetischen Parameter A_{360} , A_{2000} , V_{cmax} und g_{H_2O} unter $2xO_3$ über die Vegetationsperiode hinweg von 2000 - 2001 sichtbar (Tab. 3-8). ph_{eff} und J_{max} waren tendenziell erniedrigt. In der Sonnenkrone fanden sich, wie bei Buche, keine signifikanten Unterschiede zwischen den O_3 -Regimen. Nur ph_{eff} war unter $2xO_3$ tendenziell erhöht.

Tab. 3-8: Photosynthetische Parameter für Buche und Fichte im Kranzberger Forst, ermittelt an den 20 Messästen 1999 - 2002 in der Schatten- und Sonnenkrone. Mittelwerte +/- Standardfehler: n = 3 - 5 pro Behandlung, Baumart, Kronenregion und Zeitpunkt. ° = p < 0.15; * = p < 0.05; ** = p < 0.01; t-Test 2-seitig für ungepaarte Stichproben für $1xO_3$ gegen $2xO_3$. Daten für 1999 - 2000 aus Reiter (2004).

	ph_{eff}	CE	A_{360}	A_{2000}	V_{cmax}	J_{max}	r_{day}	g_{H_2O}	WUE	g_{H_2O} / A_{360}
Buche										
Mai - Juli 1999										
1xO₃	0.024	0.038	7.0	14.4	33.5	60.9		133.3	2.9	19.0
Schatten	+/- 0.004	+/- 0.004	+/- 0.6	+/- 0.9	+/- 3.4	+/- 3.7		+/- 12.9	+/- 0.1	+/- 0.6
	0.024	0.035	5.5	12.2	27.1	49.1		83.9	2.9	15.4
2xO₃	+/- 0.002	+/- 0.002	+/- 0.2	+/- 0.4	+/- 1.2	+/- 3.0		+/- 5.1	+/- 0.1	+/- 0.6
Schatten			*	°	°	*		**		**
1xO₃	0.058	0.057	12.5	23.4	61.3	108.4		265.2	3.2	21.4
Sonne	+/- 0.005	+/- 0.007	+/- 1.2	+/- 3.5	+/- 6.1	+/- 11.2		+/- 25.1	+/- 0.2	+/- 1.0
	0.045	0.063	9.9	23.0	56.6	99.0		150.0	3.4	15.1
2xO₃	+/- 0.003	+/- 0.006	+/- 0.4	+/- 1.6	+/- 4.6	+/- 8.5		+/- 7.3	+/- 0.3	+/- 0.6
Sonne	°		°					**		**
Oktober 1999										
1xO₃			2.4	6.4	16.6	38.5		100.4	2.2	40.9
Schatten			+/- 0.1	+/- 0.6	+/- 0.9	+/- 3.4		+/- 13.4	+/- 0.2	+/- 4.7
			1.7	4.0	9.5	26.3		84.8	2.0	52.9
2xO₃			+/- 0.4	+/- 0.8	+/- 1.5	+/- 5.4		+/- 34.7	+/- 0.7	+/- 15.8
Schatten			°	*	**	°				
1xO₃			5.9	12.7	32.6	78.4		155.5	3.5	29.4
Sonne			+/- 1.3	+/- 0.9	+/- 2.8	+/- 5.8		+/- 27.7	+/- 0.7	+/- 5.6
2xO₃			5.2	11.9	30.4	67.4		119.8	4.4	24.5
Sonne			+/- 0.8	+/- 1.5	+/- 4.9	+/- 8.4		+/- 15.5	+/- 0.8	+/- 3.4

Abhängigkeit der Photosyntheseparameter von der Baum- und Blattstruktur: statistische Analysen mit dem Allgemeinen Linearen Modell (GLM)

Da alle aus den CO₂- und Lichtabhängigkeitskurven der Photosyntheserate bestimmten Photosyntheseparameter miteinander korrelierten (Anhang G, Tab. G-1), wurden für die weitere statistische Analyse mit dem Allgemeinen Linearen Modell (GLM, SPSS) die folgenden, für den Prozess der Photosynthese wichtigen Eckparameter ausgewählt: Lichtkurve: ph_{eff} , A/Ci-Kurve: V_{cmax} , J_{max} , Atmungsrate r_{day} , Wasserhaushalt: gH_2O und WUE.

Für die ausgewählten Parameter wurde zusätzlich eine Korrelation mit den allometrischen Größen SLA, Baumhöhe und Stammquerschnittsfläche in Brusthöhe gerechnet (Anhang G, Tab. G-2). In der statistischen Analyse mit dem GLM sollte die allometrisch bedingte Varianz der Bäume in den 1xO₃ und 2xO₃-Regimen in der Sonnen- und Schattenkrone von Buche und Fichte durch Einführung von Kovariaten (z.B. SLA) in das statistische Modell verringert werden. In der Restvarianz wurde dadurch der ozonbedingte Einfluss auf die Photosyntheseparameter im Vergleich der beiden Ozonregime sichtbar und trotz der niedrigen Anzahl an Wiederholungen (n = 5) eher signifikant.

Weiterhin war es mit dem GLM (Messwertwiederholung; vgl. Kapitel 2.10) auch möglich, den Ozoneffekt über den Zeitverlauf der Ozonbehandlung 2000 - 2002 zu testen und nicht nur Einzelzeitpunkte zu betrachten wie in Tabelle 3-8. Durch Einbringen des Messzeitraumes Mai - Juli 1999 als Kovariate in das statistische Modell wurde der schon von Anfang an zwischen den Gruppen bestehende Unterschied in den untersuchten Parametern berücksichtigt.

Analyse des Ozoneffektes im Zeitraum 2000 - 2002

Buche:

Die Werte aller untersuchten Photosyntheseparameter (ph_{eff} , V_{cmax} , J_{max} , r_{day} , gH_2O), außer WUE (nur tendenziell höher), waren in Blättern der Sonnenkrone von Buche höchst signifikant höher als in der Schattenkrone.

J_{max} (Kovariate SLA)

Im Herbst 2000 - 2002 war J_{max} unter 2xO₃ auf Baumebene (Sonnen- und Schattenkrone gemeinsam) tendenziell erniedrigt im Vergleich zum Herbst 1999 ($p = 0.191$) und Frühjahr 2000 / 2001 ($p = 0.058$). Die Erniedrigung von J_{max} unter 2xO₃ wurde nur im Jahr 2002 signifikant ($p < 0.01$). Ein deutlicher Unterschied bestand zwischen Sonnen- und Schattenkrone. In der Sonnenkrone gab es nie einen signifikanten Unterschied in J_{max} durch die Ozonbehandlung. In der Schattenkrone (Abb. 3-29) war J_{max} im Frühjahr 1999 bei den Bäumen, welche ab 2000 mit 2xO₃ behandelt werden sollten, signifikant ($p < 0.05$) niedriger als in der Kontrollgruppe. Im Herbst 1999 gab es nur noch einen tendenziellen Unterschied zwischen beiden Gruppen. Im Frühjahr (2000 und 2001) allerdings war J_{max} unter 2xO₃ tendenziell höher als unter 1xO₃. Im Herbst 2000 trat eine tendenzielle ($p = 0.155$), 2002 eine hoch signifikante ($p < 0.01$) Erniedrigung unter 2xO₃ auf. Die Ozonbehandlung scheint im Frühjahr einen schnelleren Anstieg von J_{max} in den Blättern bewirkt zu haben, im Herbst 2002 allerdings bewirkte sie eine hoch signifikante Abnahme von J_{max} gegenüber der Kontrollgruppe (Abb. 3-29).

V_{cmax} (Kovariate SLA)

Für den gesamten Zeitraum von 2000 - 2002 war V_{cmax} auf Baumebene unter $2xO_3$ nicht signifikant von der Ozonbehandlung beeinflusst. Nur im Herbst 2002 zeigte sich eine tendenzielle ($p < 0.132$) Erniedrigung unter $2xO_3$. Ein deutlicher Unterschied bestand allerdings zwischen Sonnen- und Schattenkrone. In der Sonnenkrone gab es nie einen signifikanten Unterschied in V_{cmax} durch die Ozonbehandlung. In der Schattenkrone (Abb. 3-29) war V_{cmax} im Frühjahr 1999 bei den Bäumen, welche ab 2000 mit $2xO_3$ behandelt werden sollten, tendenziell ($p = 0.112$) niedriger als in der Kontrollgruppe. Im Herbst 1999 gab es einen hoch signifikanten Unterschied zwischen beiden Gruppen ($p < 0.01$). Im Frühjahr (2000 und 2001) allerdings war V_{cmax} unter $2xO_3$ signifikant höher ($p < 0.05$) als unter $1xO_3$. Im Herbst 2002 trat eine hoch signifikante ($p < 0.01$) Erniedrigung unter $2xO_3$ auf. Die Ozonbehandlung scheint im Frühjahr einen schnelleren Anstieg von V_{cmax} in den Blättern bewirkt zu haben (Abb. 3-29), im Herbst 2002 allerdings bewirkte sie eine signifikante Abnahme von V_{cmax} gegenüber der Kontrollgruppe (Abb. 3-29). Im Herbst 2000 - 2001 gab es keinen signifikanten Unterschied zwischen beiden Behandlungsgruppen (Abb. 3-29).

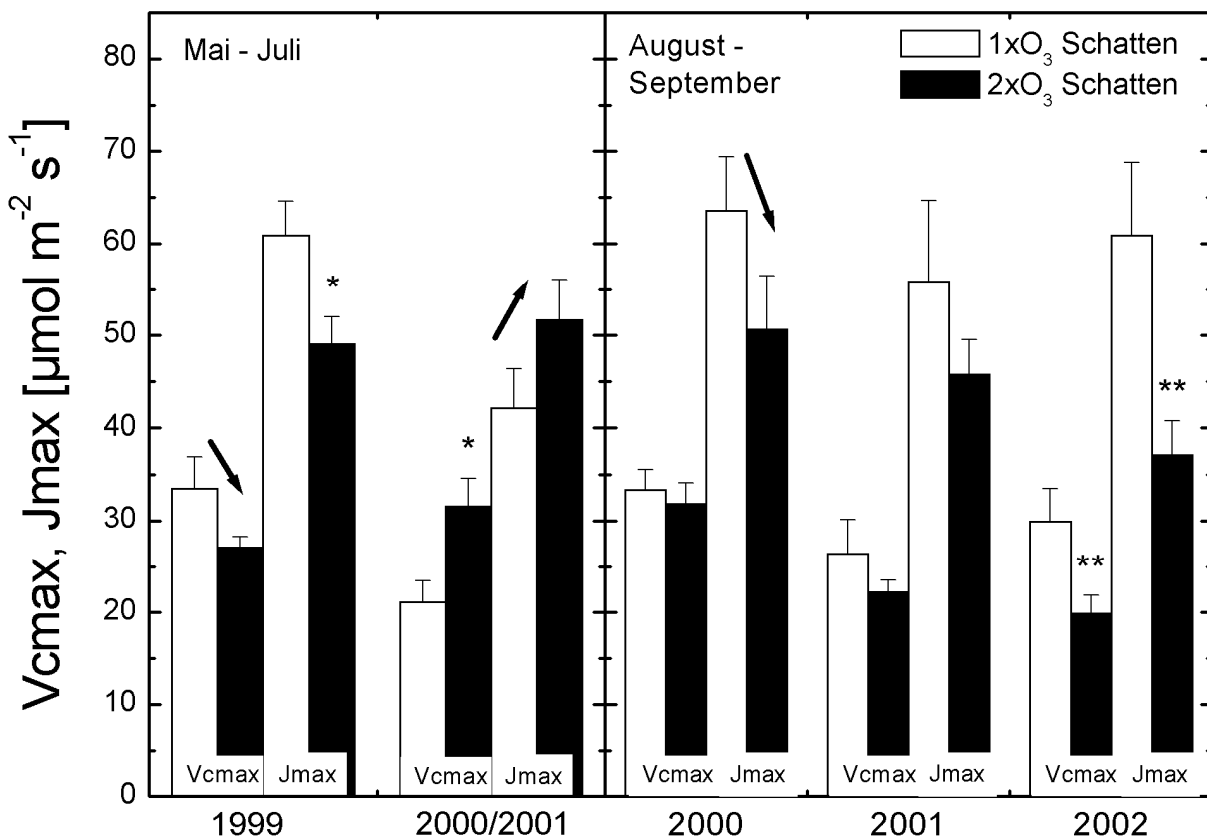


Abb. 3-29: V_{cmax} und J_{max} im Jahresgang ermittelt an den 10 Schattenkronen-Messästen von Buche im Kranzberger Forst von 1999 - 2002. Mittelwerte + Standardfehler: $n = 3 - 5$ pro Behandlung und Zeitpunkt. Pfeil = Trend ($p < 0.15$); * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; GLM, Kovarianzanalyse mit SLA. Daten für 1999 - 2000 aus Reiter (2004).

r_{day} (Kovariate SLA)

Für den Parameter r_{day} lagen im Jahr 1999 keine Messwerte vor. r_{day} war im Zeitraum 2000 - 2002 bei den Blättern der Versuchsbäume unter $2xO_3$ tendenziell niedriger als unter $1xO_3$. Dieser Effekt war allerdings nur in der Schattenkrone im Jahr 2002 signifikant ($p < 0.05$).

 gH_2O (Kovariate SLA)

Jeweils im Herbst der Jahre 2000 - 2002 war gH_2O auf Bauebene tendenziell im Vergleich zum Herbst 1999 ($p = 0.051$) und signifikant im Vergleich zu den Frühjahren 2000 / 2001 ($p < 0.05$) erniedrigt. Im Frühjahr 1999 war gH_2O bei den Bäumen, welche ab 2000 mit $2xO_3$ behandelt werden sollten, höchst signifikant ($p < 0.001$) niedriger als in der Kontrollgruppe. Im Herbst 1999 und im Frühjahr 2000 / 2001 allerdings gab es keinen Unterschied mehr zwischen beiden Gruppen. Im Herbst 2000 und 2002 trat eine tendenzielle Erniedrigung ($p = 0.061$ und $p = 0.073$) von gH_2O in der Schattenkrone und im Herbst 2002 eine signifikante Erniedrigung ($p < 0.05$) in der Sonnenkrone unter $2xO_3$ auf. Die Ozonbehandlung scheint im Frühjahr 2000 / 2001 eine Erhöhung von gH_2O in den Blättern bewirkt zu haben, ebenso im Herbst 2000 und 2001. Allerdings war gH_2O unter $2xO_3$ im Herbst 2002 wieder hoch signifikant ($p < 0.01$) niedriger als in der Kontrollgruppe.

WUE

Es trat kein signifikanter Behandlungsunterschied in der Sonnen- als auch der Schattenkrone auf. WUE wurde im Zeitraum 2000 - 2002 durch die erhöhte Ozonbehandlung nicht beeinflusst.

 ph_{eff}

Jeweils im Herbst der Jahre 2000 - 2002 war ph_{eff} auf Bauebene unter $2xO_3$ tendenziell im Vergleich zum Herbst 1999 ($p = 0.066$) und den Frühjahren 2000 / 2001 ($p = 0.050$) erniedrigt. Ein deutlicher Unterschied bestand hier zwischen Sonnen- und Schattenkrone. In der Sonnenkrone gab es nie einen signifikanten Unterschied in ph_{eff} durch die Ozonbehandlung. In der Schattenkrone war ph_{eff} im Frühjahr 1999 und 2000 sowie 2001 gleich hoch in beiden O_3 -Regimen. Im Herbst 2000 ($p = 0.111$) und 2002 ($p = 0.058$) trat eine tendenzielle Erniedrigung unter $2xO_3$ auf. Die Ozonbehandlung bewirkte im Herbst eine Abnahme von ph_{eff} gegenüber der Kontrollgruppe.

Fichte:

Mittels der Kovarianzanalyse (GLM, univariat, „nested-design“; Kovariate: Stammquerschnittsfläche; vgl. Kapitel 2.10) auf Bauebene (Sonnen- und Schattenast befinden sich am selben Baum) konnten signifikante Erniedrigungen ($p < 0.05$) von gH_2O , V_{cmax} , J_{max} bei Fichte unter $2xO_3$ -Behandlung nachgewiesen werden. Der angedeutete Trend einer Erniedrigung von ph_{eff} (auch mit Kovariate SLA) unter $2xO_3$ in der Sonnen- und Schattenkrone war auf Bauebene nicht signifikant. Bei r_{day} und WUE (Trend mit Kovariate Baumhöhe) zeigte sich kein Unterschied.

Abhängigkeit der Photosyntheseparameter von der Blattschädigung

In den Jahren 2000 - 2002 wurden jeweils Ende August / Anfang September an einer besonders ozongeschädigten Buche (vgl. Kapitel 3.3.1) CO₂-Abhängigkeitskurven der Photosyntheserate an unterschiedlich stark geschädigten Blättern gemessen, um den Einfluss der Blattschädigungen auf den Gaswechsel abschätzen zu können. Die durchschnittliche prozentuale Reduktion von V_{cmax} und J_{max} hing von der Größe der geschädigten Blattfläche ab (Tab. 3-9). Wurde die gesamte geschädigte Blattfläche in Prozent der Gesamtblattfläche, als Summe aller Chlorosen, flächiger Nekrosen und ozonbedingter Intercostal-Nekrosen betrachtet, ergaben sich vor allem in den Jahren 2000 und 2002 lineare Zusammenhänge (R^2 der Regressionsgeraden zwischen 0.28 und 0.39). Wurden nach dem Verfahren des „stufenweisen Ausschlusses“ die Chlorosen aus der Betrachtung ausgeschlossen, zeigten sich für 2000 und 2002 lineare Abhängigkeiten der Reduktion von V_{cmax} ($R^2 = 0.56$) und J_{max} ($R^2 = 0.30$) von der geschädigten Blattfläche (flächige Nekrosen + Intercostal-Nekrosen). Im Jahr 2001 war kein Einfluss der durch flächige Nekrosen und Intercostal-Nekrosen geschädigten Blattfläche auf V_{cmax} und J_{max} festzustellen, obwohl ca. 25 % der Blattfläche geschädigt war. Wurden nun noch die Intercostal-Nekrosen aus dem Verfahren ausgeschlossen, zeigte sich 2000 und 2002 eine lineare Reduktion von V_{cmax} ($R^2 = 0.68$) in Abhängigkeit von der von flächigen Nekrosen betroffenen Blattfläche; bei J_{max} war dieser Zusammenhang nicht mehr so deutlich ($R^2 = 0.14$). Aufgrund dieser Analyse ist der Einfluss der Intercostal-Nekrosen auf V_{cmax} und J_{max} als gering einzuschätzen: 2000 und 2002 scheinen die Intercostal-Nekrosen an der Reduktion von J_{max} beteiligt zu sein, die größte Reduktion von V_{cmax} und J_{max} bewirkte allerdings die flächig-nekrotische Blattfläche.

Tab. 3-9: Reduktion von V_{cmax} und J_{max} , abhängig von der Blattschädigung in [%] bezogen auf die Gesamt-Blattfläche, in Form von flächigen Nekrosen, Intercostal-Nekrosen und Chlorosen, in der Sonnenkrone von Baum 482. Berechnung der Reduktion erfolgte durch lineare Regression zwischen der geschädigten Blattfläche [%] und V_{cmax} bzw. J_{max} ($n = 5 - 6$).

	V_{cmax} 2001	2000 / 2002	J_{max} 2001	2000 / 2002
Flächige Nekrosen + Intercostal-Nekrosen + Chlorosen [%]	29	25	29	25
Reduktion [%]	22.1	46.7	13.8	36.2
R^2	0.15	0.39	0.09	0.28
Flächige Nekrosen + Intercostal-Nekrosen [%]	25	20	25	20
Reduktion [%]	4	51	-1.6	36.4
R^2	0.02	0.56	0.00	0.30
Flächige Nekrosen [%]	0	7	0	7
Reduktion [%]		49.8		23.8
R^2		0.68		0.14

Stomatäre Leitfähigkeiten an verschieden alten Fichtennadeln

Durch Gaswechselfmessungen an verschieden alten Fichtennadeln (diesjährig bis fünfjährig) sollte untersucht werden, ob die 2xO₃-Behandlung stärkere Reduktionen der stomatären Leitfähigkeit und/oder Photosyntheserate in den älteren Fichtennadeljahren hervorruft. Die Messungen wurden allerdings durch die extreme Trockenheit im Jahr 2003 (Kapitel 2.1, Tab. 2-

3) stark beeinflusst. Unterschiede in der stomatären Leitfähigkeit zwischen verschiedenen alten Nadeljährgängen wurden in beiden O_3 -Regimen nicht gefunden (Abb. 3-30). Im Trockenjahr 2003 wurde bei Tagesgangmessungen der Photosynthese an diesjährigen bis fünfjährigen Fichtennadeln (Jahrgänge 1998 - 2003) festgestellt, dass unter extremen Trockenbedingungen die Nadeln aller Jahrgänge in der Lage sind, die Stomata ganz zu schließen. Die gemessenen mittleren stomatären Tages-Leitfähigkeiten für Wasserdampf variierten zwischen $0.94 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $23.4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bezogen auf die Nadelgesamtoberfläche. Eine Beeinträchtigung der stomatären Funktion, z.B. verminderte Schließfähigkeit konnte unter $2xO_3$ nicht beobachtet werden.

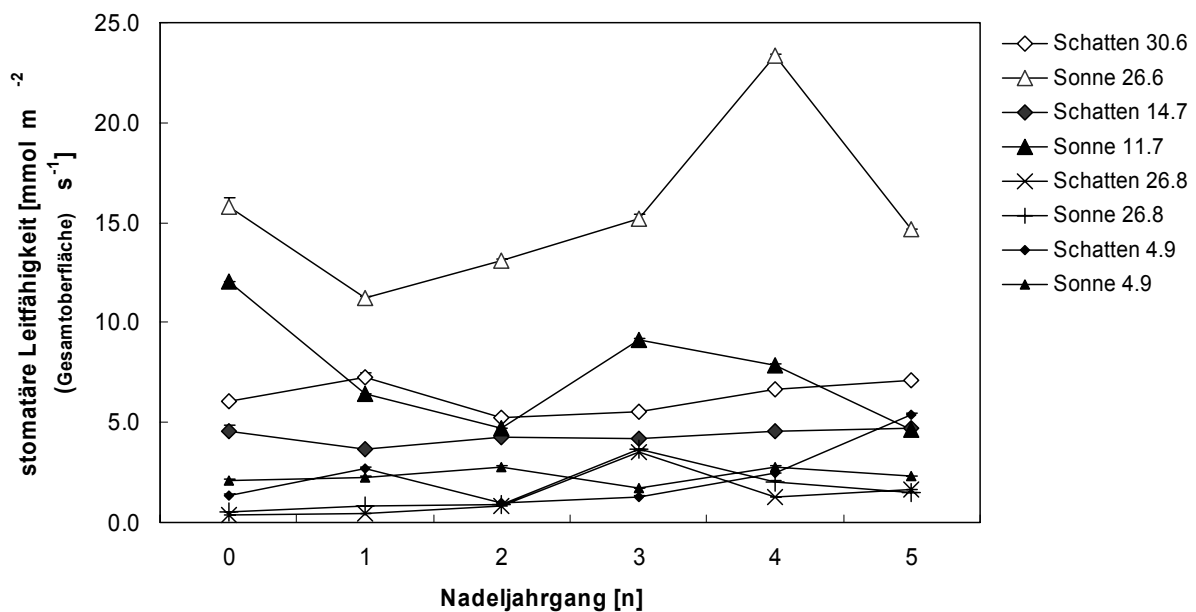


Abb. 3-30: Stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf ($g_{H_2O_s}$), ermittelt an den Sonnen- und Schattenzweigen adulter Fichten im Kranzberger Forst während der Vegetationsperiode 2003 (Datumsangabe in der Legende neben der Kronenregion), an diesjährigen (0) bis zu fünfjährigen (5) Nadeln. Weiße Symbole $1xO_3$, schwarze Symbole, Kreuze und Sterne $2xO_3$; Mittelwerte + Standardfehler: $n = 25 - 90$.

3.6 Validierung des Ozon-Flux-Modells

3.6.1 Vergleich zwischen modellierten und durch Gaswechsellmessungen bestimmten stomatären Leitfähigkeiten und resultierenden kumulativen Ozonaufnahmen

Ein Ozon-Aufnahme-Modell muss sowohl in der Lage sein, die Tagesgänge der stomatären Leitfähigkeit, welche die Ozonaufnahme bestimmen sowie die kumulative Ozonaufnahme über einen bestimmten Zeitraum (COU), in hoher Annäherung zu simulieren.

Reproduktion der Tagesgänge der stomatären Leitfähigkeit an den Messästen

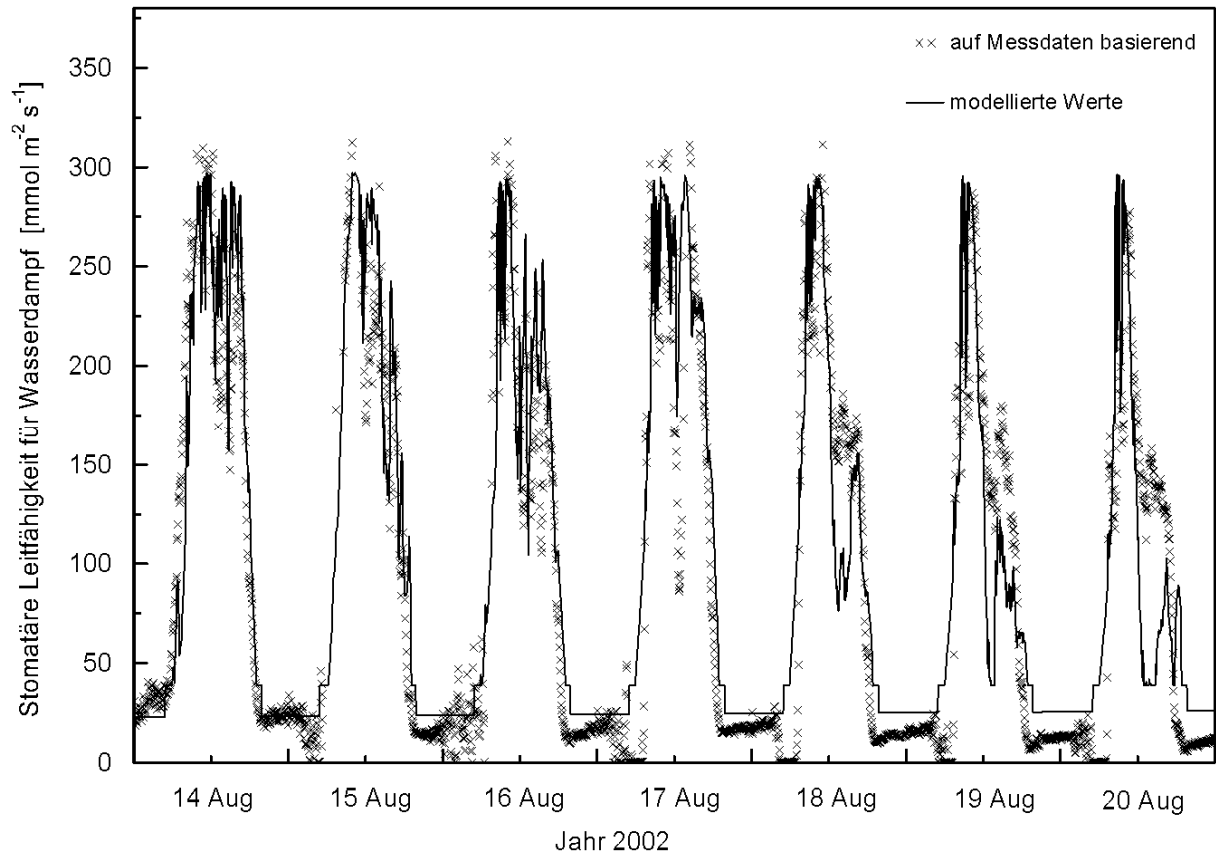
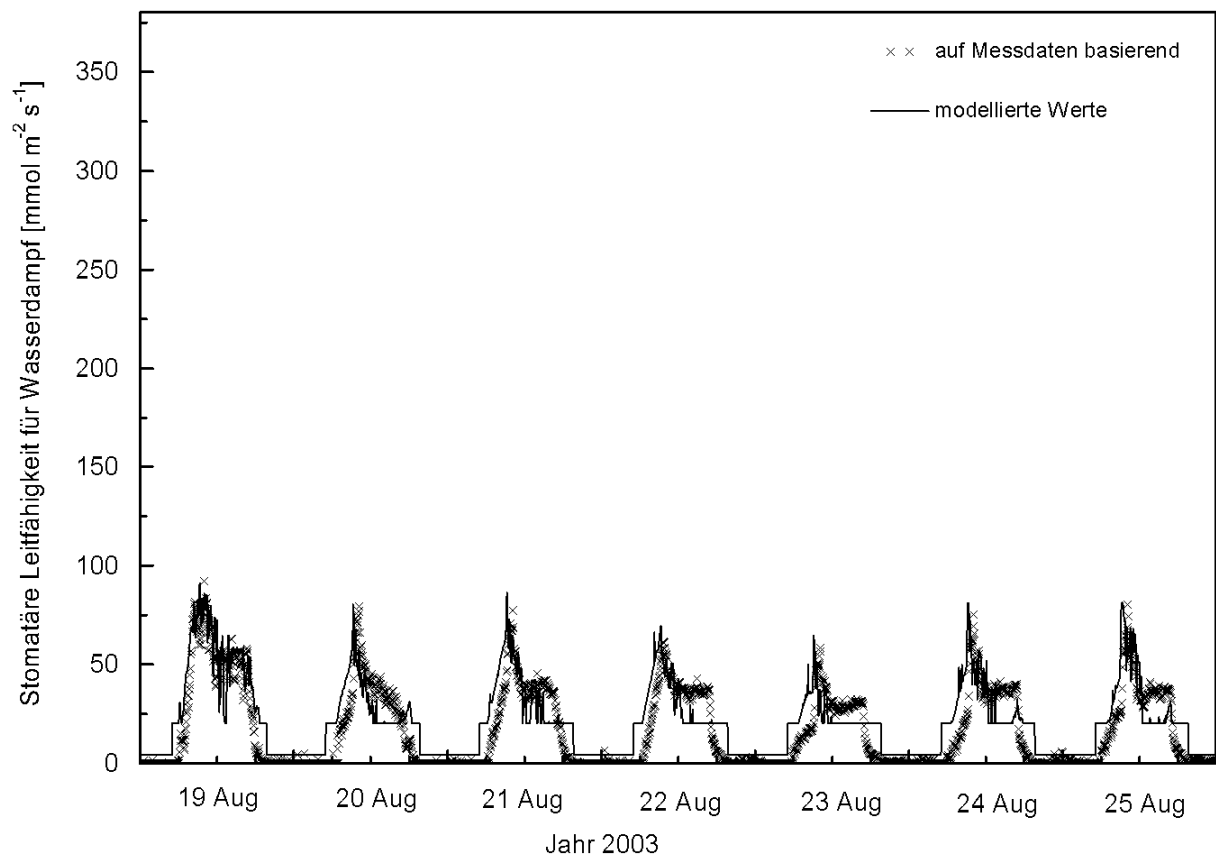
Buche:

In den Jahren ohne ausgeprägte Trockenperioden (1999 - 2002) war das Ozon-Flux-Modell nach Emberson et al. (2000a) unter Benutzung der standortspezifischen Parametrisierung (vgl. Kapitel 2.9.1, Tab. 2-12) in der Lage, den täglichen Verlauf der in den stationären

Gaswechsellkvetten bestimmten stomatären Leitfähigkeit ($g_{H_2O_s}$) der Buche im Kranzberger Forst möglichst präzise zu reproduzieren (für eine Woche im August 2002 exemplarisch dargestellt; Abb. 3-31 a). Die abrupten Änderungen im Zeitverlauf der modellierten Leitfähigkeiten zwischen Tag und Nacht werden durch die Parameter für g_{night} und g_{min} hervorgerufen. Auch unter extremer Bodentrockenheit, wie im Jahr 2003, war das Modell mit standortsspezifischer Parametrisierung in der Lage, den Tagesgang der gemessenen Leitfähigkeiten nachzuvollziehen (Abb. 3-31 b). Allerdings wurde durch die extreme Trockenheit, vor allem im August und September 2003, die tägliche Dynamik von $g_{H_2O_s}$ verändert. In den Morgenstunden prognostizierte das Modell geöffnete Stomata, während die Buchenblätter in den Gaswechsellkvetten ihre Stomata erst 1 - 2 h später öffneten. In den Nachmittagsstunden erreichte das Modell g_{min} , obwohl die bestimmten Leitfähigkeiten deutlich höher lagen. Dieses Trockenheitsphänomen konnte in das einfache, korrelative Modell nicht implementiert werden. Extreme Trockenereignisse scheinen deshalb eine weitergehende Parametrisierung zu erfordern. Außerdem wurde festgestellt, dass die untersuchten Buchen in der Lage sind, das Wasser kurzer, heftiger Sommerregenfälle sofort über ihre Feinwurzeln aufzunehmen und zu transpirieren. Die stomatäre Leitfähigkeit stieg nach kurzen, gewittrigen Regenfällen im September 2003 (Abb. 3-31 c) für ca. ein bis drei Tage auf das 1.5 - 2-fache der vorherigen Werte an und erreichte etwa zwei Drittel des Vorjahresniveaus (vgl. Abb. 3-31 a). Das Modell war allerdings nicht in der Lage dieses Verhalten zu reproduzieren, da sich diese Niederschläge nicht nachhaltig auf das Bodenwasserpotential auswirkten, welches als Maß für die Einschränkung der stomatären Öffnungsweite dient (vgl. Kapitel 3.9.1, Abb. 15).

Fichte:

Aufgrund der begrenzten Datenbasis für Fichtenäste aus den stationären Gaswechsellkvetten, konnte die Validierung für ganze Tagesgänge nicht durchgeführt werden. Die vorhandenen Daten deuteten auch hier auf eine gute Übereinstimmung zwischen Modell und Messungen hin (vgl. Anhang E, Abb. E-8 - E-9).

a**b**

c

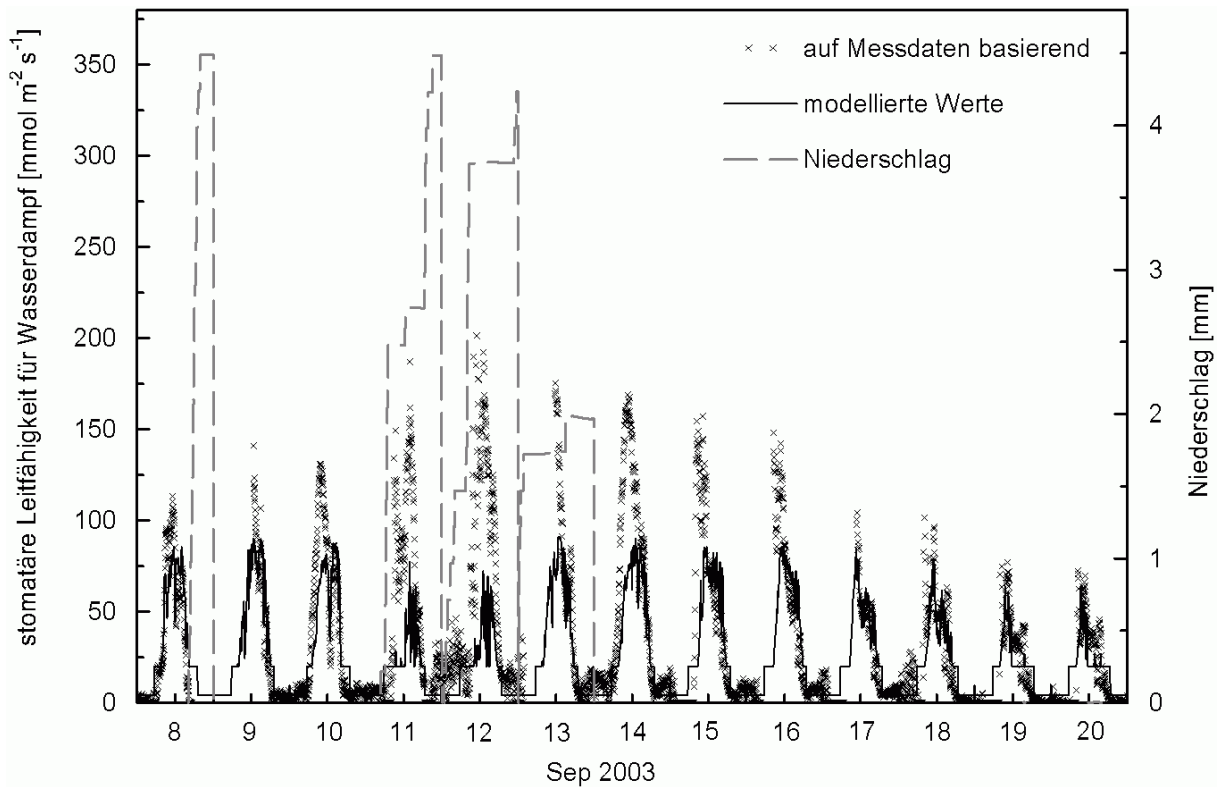


Abb. 3-31: Vergleich der im Kranzberger Forst bestimmten und modellierten (standortspezifische Parametrisierung) Tagesverläufe von $g_{H_2O_s}$. Im August 2002 (a) unter feuchten Bodenverhältnissen und im August 2003 (b) bei extrem niedriger Bodenfeuchte sowie September 2003 (c) bei extrem niedriger Bodenfeuchte mit raschen Reaktionen auf kurze, heftige Niederschläge. Die abrupten Änderungen im modellierten Zeitverlauf werden von den Werten für g_{min} und g_{night} hervorgerufen.

Vergleich von modelliertem und ermitteltem COU

Für Buche und Fichte standen Daten der stomatären Leitfähigkeit aus online-Gaswechsellmessungen an Sonnen- (Buche: 5, Fichte: 4) und Schattenästen (Buche: 3, Fichte: 2) über unterschiedliche Zeitspannen aus den stationären Gaswechsellkvetten (vgl. Kapitel 2.9.2, Tab. 2-14) zur Verfügung. Diese Daten dienten als Basis zur Berechnung von COU. Mittels einer linearen Regression von modellierten gegen berechnete Leitfähigkeiten und dem Vergleich von auf Messdaten basierendem und modelliertem COU wurde eine Modell-Validierung durchgeführt.

Buche:

Für die Sonnenkronenäste von Buche bestand immer ein enger linearer Zusammenhang zwischen modellierten (neue Parametrisierung für 2002 und 2003) und ermittelten stomatären Leitfähigkeiten (Tab. 3-10; $R^2 = 0.55 - 0.81$). In den beiden humiden Jahren 2001 und 2002 unterschätzte das Ozon-Flux-Modell mit der Parametrisierung von Emberson et al. (2000a) COU um 2 - 32 %. Die neue Parametrisierung für 2002 (angepasste Temperaturfunktion und Funktion für g_{night}) verbesserte das Ergebnis in einem von drei getesteten Zweigen auf eine Unterschätzung um 11 % (Tab. 3-10), in den beiden anderen Fällen wurde COU um 14 - 36%

überschätzt. Dies könnte sowohl an $g_{O_{3max}}$ (bestimmt aus Porometermessungen, vgl. Kapitel 2.9.1) als auch an der Funktion für g_{night} liegen, welche für die Sonnen- und Schattenkrone der $1xO_3$ und $2xO_3$ -Behandlung insgesamt parametrisiert wurde und nicht für jeden Baum einzeln. Die untersuchten Bäume wiesen nicht nur individuelle $g_{O_{3max}}$ (Kapitel 2.9.1, Tab. 2-12 c), sondern auch individuelle nächtliche stomatäre Leitfähigkeiten auf (Daten nicht gezeigt). Im Trockenjahr 2003 wurde g_{night} auf einen durchschnittlichen Minimalwert von $2.5 \text{ mmol O}_3 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gesetzt, da wahrscheinlich aufgrund limitierter Wasserversorgung nur sehr niedrige nächtliche Leitfähigkeiten beobachtet wurden (Abb. 3-31 b, c).

Im Jahr 2003 überschätzten alle Parametrisierungen des Ozon-Flux-Modells den auf Basis der Messwerte berechneten COU: Die Parametrisierung nach Emberson et al. (2000a) um 66 - 73 %, die neue Parametrisierung 2002 (angepasste Temperaturfunktion und Funktion für g_{night}) um 39 - 50 % und die neue Parametrisierung 2003 (angepasste Temperaturfunktion, Funktion für g_{night} und angepasste Bodenfeuchtefunktion) um 16 - 22 % (Tab. 3-10; Abb. 3). Die Reduzierung von COU aufgrund der extremen Bodentrockenheit belief sich auf 23 - 28% der COU bei ausreichender Wasserversorgung (Vergleich neue Parametrisierung 2002 mit 2003). Die Überschätzung von COU war im Jahr 2003 auf das Frühjahr beschränkt. Trotz ausreichender Bodenwasserversorgung im April und Mai (vgl. Kapitel 2.9.1, Abb. 2-14) erreichte das ermittelte $g_{O_{3max}}$ nicht so hohe Werte wie 2001 und 2002. Eine Erklärung dafür könnte sein, dass der Blattaustrieb im April und Anfang Mai schon unter extrem hohen Temperatur- und Strahlungsbedingungen stattfand (sehr geringer Niederschlagswert im April: vgl. Kapitel 2.1, Tab. 2-3). Uemura et al. (2000) fanden bei zwei japanischen Buchenarten heraus, dass die Strahlungsverhältnisse beim Blattaustrieb einen sehr großen Einfluss auf die maximale stomatäre Leitfähigkeit der Buchenblätter hatte.

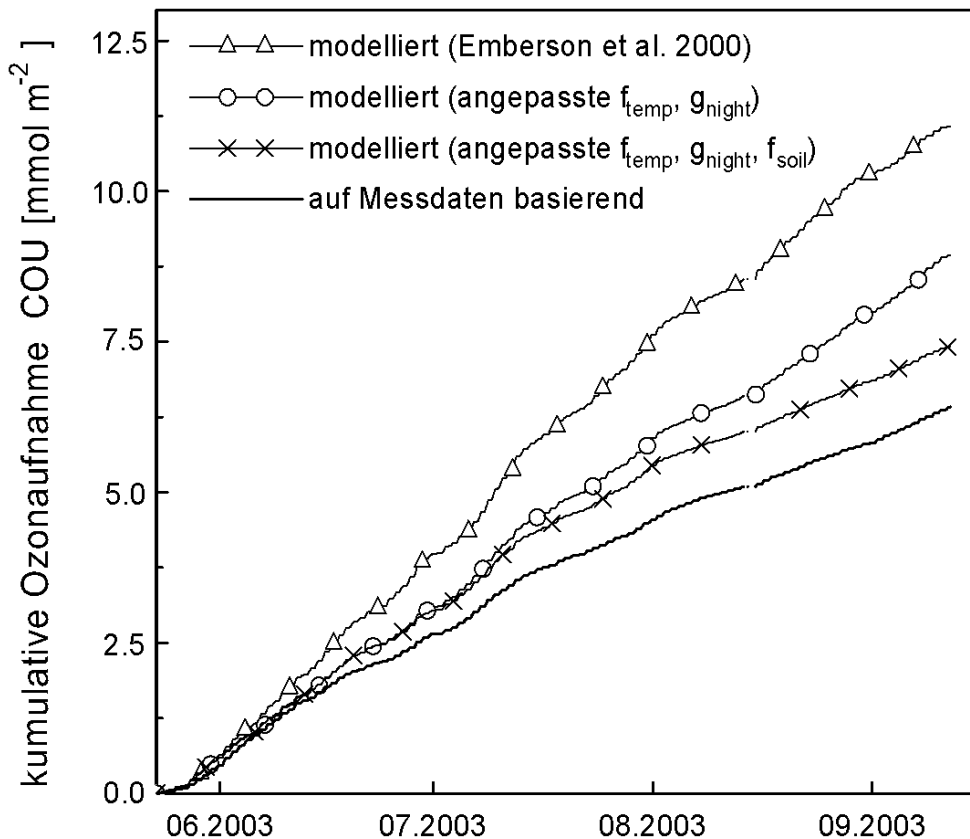


Abb. 3-60: Kumulative Ozonaufnahme von Buche im Kranzberger Forst im Jahr 2003, modelliert mit verschiedenen Parametrisierungen: durchgezogene Linie mit Dreiecken = Standardparametrisierung nach Emberson et al. (2000a); durchgezogene Linie mit Kreisen = neue Parametrisierung mit angepasster f_{temp} und g_{night} ; durchgezogene Linie mit Kreuzen = neue Parametrisierung mit angepasster f_{temp} , f_{soil} und g_{night} ; durchgezogene Linie = COU berechnet auf Messwertbasis.

An den Schattenkronenästen von Buche bestand für zwei von drei Datensätzen ein linearer Zusammenhang zwischen modellierten (neue Parametrisierung für 2002) und ermittelten stomatären Leitfähigkeiten (Tab. 3-10; $R^2 = 0.42 - 0.57$). Im Jahr 2001 konnte am Schattenast der Buche 417 (Tab. 3-10, $R^2 = 0.07$) kein Zusammenhang zwischen modellierten und ermittelten Leitfähigkeiten gefunden werden. Dies konnte auf ein extrem niedriges Lichtregime (mittlere Tages-PAR: $9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) zurückgeführt werden. Es sorgte zwar für im Mittel niedrige Stomataöffnungsweiten (mittlere Tages- $g_{\text{H}_2\text{O}_s}$: $15 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), allerdings traten auch kurzzeitig höhere Leitfähigkeiten aufgrund von Lichtflecken auf. Dies konnte durch den Modellansatz nicht erfasst werden. Deshalb wird dieser Datensatz aus den weiteren Betrachtungen ausgeklammert.

Das Ozon-Flux-Modell mit der Parametrisierung von Emberson et al. (2000a) unterschätzte COU um 33 - 68 %. Die neue Parametrisierung für 2002 (angepasste Temperaturfunktion, Lichtabhängigkeitsfunktion und Funktion für g_{night}) verbesserte das Ergebnis in einem Fall auf eine Unterschätzung um 23 % (Tab. 3-10), beim zweiten Datensatz wurde der auf Messwertbasis berechnete COU um 8 % überschätzt. Schattenadaptierte Buchenblätter wiesen eine andere Lichtabhängigkeit auf als Sonnenblätter. Dies floss in die neue Parametrisierung des Ozon-Flux-Modells nach Emberson et al. (2000a) ein, da ansonsten die Ozonaufnahme der

Schattenkrone (bei angepasstem gO_{3max}) weit unterschätzt würde. Eine Korrektur der Bodenfeuchtefunktion (f_{soil}) konnte nicht spezifisch für die Schattenkrone durchgeführt werden (begrenzter Datensatz).

Fichte:

Für die Sonnenkronenäste von Fichte bestand immer ein linearer Zusammenhang zwischen modellierten (neue Parametrisierung für 2002) und ermittelten stomatären Leitfähigkeiten (Tab. 3-10; $R^2 = 0.46 - 0.70$). Das Ozon-Flux-Modell mit der Parametrisierung von Emberson et al. (2000b) überschätzte COU um 17 - 415 %. Dies lag vor allem an zu hoch angesetzten Werten für gO_{3max} . Wieser & Emberson (2004) schlugen vor, für alle älteren Nadeljahrgänge außer dem diesjährigen, 50 % des gO_{3max} nach Emberson et al. (2000b) in das Modell einzusetzen, was im Einklang mit den eigenen an einjährigen Fichtennadeln ermittelten gH_2O_s stand (vgl. Kapitel 2.9.1, Tab. 2-12 c). Die neue Parametrisierung für 2002 (angepasstes gO_{3max} aus eigenen Messungen) verbesserte das Ergebnis in zwei der geprüften Fälle auf eine Überschätzung um 31 - 37 % (Tab. 3-10), in den beiden anderen Fällen wurde COU um 7 - 65% unterschätzt. Bei Fichte dürfte die Bestimmung von gO_{3max} als mittleren Wert für einen Fichtenast mit mehreren Nadeljahrgängen zu der variierenden Güte der Anpassung ($R^2 = 0.45 - 0.70$) geführt haben. In Zukunft sollte gO_{3max} für jeden Nadeljahrgang eigens bestimmt werden und dann anteilig nach dem Laubanteil eines jeden Jahrgangs ein gO_{3max_gesamt} für die untersuchten Fichtenäste berechnet werden.

An den Schattenkronenästen von Fichte bestand ein linearer Zusammenhang zwischen modellierten (neue Parametrisierung für 2002) und ermittelten stomatären Leitfähigkeiten (Tab. 3-10; $R^2 = 0.45 - 0.55$). Das Ozon-Flux-Modell mit der Parametrisierung nach Emberson et al. (2000b) überschätzte COU um 79 - 89 %. Die neue Parametrisierung für 2002 (angepasstes gO_{3max}) verbesserte das Ergebnis auf eine Unterschätzung um 19 - 26 % (Tab. 3-10). Im Gegensatz zu Buchenblättern wiesen Fichtennadeln aus der Schattenkrone keine andere Lichtabhängigkeit auf als Nadeln aus der Sonnenkrone.

Eine Korrektur der Bodenfeuchtefunktion (f_{soil}) konnte für Fichte nicht durchgeführt werden (begrenzter Datensatz).

Zusammenfassend ist festzustellen, dass das Ozon-Flux-Modell nach Emberson et al. (2000a, b) mit standort- und baumartspezifischer Parametrisierung dazu geeignet ist, die Ozonaufnahme in humiden Jahren für Buche und Fichte in Sonnen- ($R^2 = 0.55 - 0.81$) und Schattenkrone ($R^2 = 0.42 - 0.57$) in guter Näherung zu berechnen. In Trockenjahren konnte für die Sonnenkrone von Buche gezeigt werden, dass eine spezielle Anpassung der Bodenwasserfunktion notwendig war, um eine hohe Übereinstimmung der modellierten und gemessenen Leitfähigkeiten ($R^2 = 0.59 - 0.65$) zu erreichen. COU allerdings wurde im Jahr 2003 noch um 16 - 22 % überschätzt.

Tab. 3-10: Validierung des Ozon-Flux-Modells mittels der Datensätze aus den stationären Gaswechselküvetten für die Jahre 2001 - 2003 für einzelne belaubte Zweige von Buche und Fichte aus der Sonnen- und Schattenkrone.

Datum	Buche	Stomatäre Leitfähigkeit: gemessen gegen modelliert	Abweichung der kumulativen Ozonaufnahme [%] vom berechneten Wert aus Küvettendaten			
		Regression R^2	Emberson et al. (2000a, b)	neue Parametrisierung (2002)	neue Parametrisierung (2003)	
21.06.01 - 04.09.01	Buche 417 1xO ₃ Schatten	0.152 x + 2.80	0.07	39	-21	
24.5.01 - 10.09.01	Buche 417 1xO ₃ Sonne	0.817 x + 30.48	0.55	-2	36	
23.7.02 - 11.9.02	Buche 417 1xO ₃ Sonne	0.854 x + 1.10	0.79	-32	-11	
23.7.02 - 11.9.02	Buche 482 2xO ₃ Sonne	0.903 x + 22.13	0.81	-25	14	
12.9.02 - 04.10.02	Buche 417 1xO ₃ Schatten	0.532 x + 6.35	0.42	-68	-23	
12.9.02 - 04.10.02	Buche 482 2xO ₃ Schatten	0.986 x - 0.34	0.57	-33	8	
30.05.03 - 05.09.03	Buche 417 1xO ₃ Sonne	0.759 x + 16.01	0.59	66	50	22
30.05.03 - 05.09.03	Buche 482 2xO ₃ Sonne	0.850 x + 10.38	0.65	73	39	16
Fichte						
23.04.01 - 22.05.01	Fichte 374 1xO ₃ Schatten	0.619 x + 0.65	0.45	79	-26	
23.04.01 - 22.05.01	Fichte 374 1xO ₃ Sonne	0.768 x + 2.66	0.63	52	-7	
07.03.02 - 18.05.02	Fichte 374 1xO ₃ Schatten	0.588 x + 1.09	0.55	89	-19	
23.01.02 - 26.05.02	Fichte 374 1xO ₃ Sonne	0.937 x + 2.60	0.69	113	31	
25.02.03 - 01.04.03	Fichte 419 2xO ₃ Sonne	1.238 x - 0.04	0.46	415	37	
25.02.03 - 01.04.03	Fichte 373 1xO ₃ Sonne	0.281 x + 0.84	0.70	17	-65	

3.6.2 Im Ozon-Flux-Modell benutzte baumspezifische mittlere maximale stomatäre Leitfähigkeiten

Die durch die 2xO₃-Behandlung hervorgerufenen Veränderungen in der stomatären Leitfähigkeit (Kapitel 3.5.2) wurden bei der Parametrisierung des Ozon-Flux-Modells berücksichtigt.

Der aus den Porometermessungen abgeleitete Mittelwert der maximalen stomatären Leitfähigkeit für Ozon (gO_{3max}) war von 2000 - 2002 bei Fichte unter 2xO₃ in der Schattenkrone signifikant niedriger als unter 1xO₃ (Tab. 3-11). In der Sonnenkrone war der Unterschied nicht signifikant, wenngleich unter 2xO₃ die Leitfähigkeit der Bäume tendenziell niedriger war ($p = 0.06$; vgl. statistische Auswertung der photosynthetischen Parameter aus Kapitel 3.5.2). Bei Buche war die mittlere maximale Leitfähigkeit 1999 in der Sonnen- und in der Schattenkrone unter 2xO₃ signifikant niedriger als unter 1xO₃ (Tab. 3-11). In den Jahren 2000 - 2002 wurde

dieser Unterschied geringer ($p = 0.16$), eine Tendenz zu niedrigerer Leitfähigkeit unter $2xO_3$ blieb aber bestehen.

Tab. 3-11: Mittlere, maximale stomatäre Leitfähigkeiten zur Berechnung der Ozonaufnahme für Buche und Fichte aus A/Ci-Kurven, Kranzberger Forst 1999 - 2002 (* = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; T-Test 2-seitig für ungepaarte Stichproben; Mittelwerte +/- Standardfehler: $n = 5 - 15$). Bei Fichte bezogen auf die Nadelgesamtoberfläche (Stomata auf allen vier Nadelflächen). Bei Buche bezogen auf die projizierte Blattfläche (Stomata nur auf Blattunterseite) und auf Gesamtoberfläche zur besseren Vergleichbarkeit mit Fichte und den Ergebnissen der Flux-Berechnung aus der Literatur. Die Markierung „^“ bedeutet Jahr vor Beginn des $2xO_3$ -Regimes d.h., an allen untersuchten Ästen herrschte $1xO_3$. Daten für 1999 - 2000 aus Reiter (2004).

	Buche		Buche		Fichte
	stomatäre Leitfähigkeit für O_3 [mmol m ⁻² projizierte Oberfläche s ⁻¹]		stomatäre Leitfähigkeit für O_3 [mmol m ⁻² Gesamtoberfläche s ⁻¹]		stomatäre Leitfähigkeit für O_3 [mmol m ⁻² Gesamtoberfläche s ⁻¹]
	1999 [^]	2000 - 2002	1999 [^]	2000 - 2002	2000 - 2002
1xO₃ Schatten	80.9 +/- 7.0	66.6 +/- 5.6	40.5 +/- 3.5	33.3 +/- 2.8	9.2 +/- 1.1
2xO₃ Schatten	55.4 +/- 5.8 *	57.3 +/- 2.1	27.7 +/- 2.9 *	28.7 +/- 1.0	5.8 +/- 0.6 *
1xO₃ Sonne	159.7 +/- 13.9	163.9 +/- 12.7	79.8 +/- 6.9	81.9 +/- 6.4	20.2 +/- 1.8
2xO₃ Sonne	94.5 +/- 3.7 **	132.8 +/- 15.6	47.3 +/- 1.8 **	66.4 +/- 7.8	15.2 +/- 1.3

3.6.3 Reduzierung der Ozonaufnahme durch die Blatt-Grenzschicht

Neben der stomatären Leitfähigkeit ($g_{H_2O_s}$) wird die Ozonaufnahme ins Blatt zusätzlich von der Dicke der das Blatt umgebenden Grenzschicht bestimmt. Die Reduzierung von COU durch die Grenzschicht ist wiederum von der Höhe der stomatären Leitfähigkeit abhängig (Abb. 3-33). Die Windgeschwindigkeiten innerhalb der Baumkrone zur Abschätzung der Grenzschichten im Kranzberger Forst (Abb. 3-32) wurden aus Messdaten ca. 3 m über Krone nach Winterhalter (1998) modelliert (vgl. Kapitel 2.9.3) und in Windgeschwindigkeitsklassen aufgeteilt (Abb. 3-32 und Tab. 3-12). Auf Grundlage dieser Daten konnten die Grenzschichtdicken (δ) und die Grenzschichtleitfähigkeiten ($g_{H_2O_d}$) an Buchenblättern und Fichtennadeln für die verschiedenen Windgeschwindigkeitsklassen ermittelt werden (Tab. 3-12; Kapitel 2.8.2, Gleichungen 11 - 15).

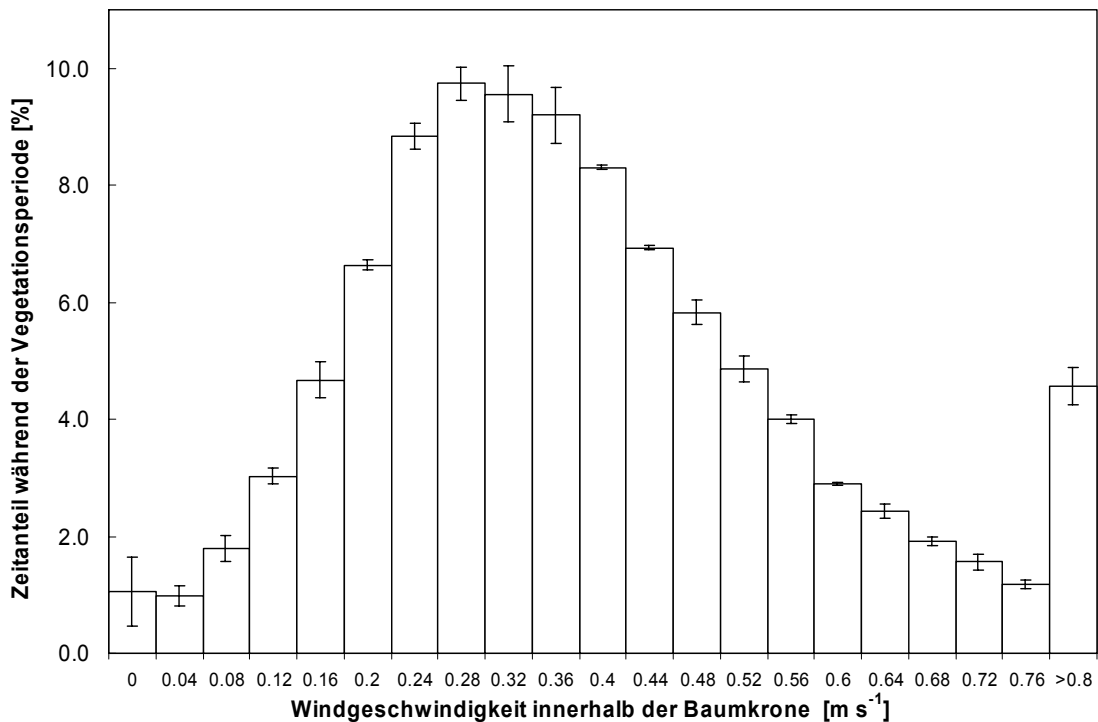


Abb. 3-32: Verteilung der Windgeschwindigkeitsklassen (Zeitraum während der Vegetationsperiode in %) innerhalb des Kronenraums in den Jahren 2001 - 2002 im Kranzberger Forst. Die Windgeschwindigkeiten innerhalb der Baumkrone wurden aus Messdaten ca. 3 m über Krone durch Multiplikation mit 0.2 nach Winterhalter (1998) modelliert. Mittelwerte +/- Standardfehler (n = 2).

Das für den inneren Kronenraum des Versuchsbestandes bestimmte Windprofil zeigte, dass Windstille (< 0.2 m s⁻¹) und damit eine maximale Reduzierung von COU einen Zeitanteil von 11 % hatte (Abb. 3-32, Tab. 3-12). Mit einem Zeitanteil von 3.6 % der Zeit waren Windgeschwindigkeiten über 0.84 m s⁻¹ vertreten und lagen damit im Bereich einer Grenzschichtleitfähigkeit, welche die Ozonaufnahme wenig behindert (Abb. 3-33). Die mittlere Windgeschwindigkeit im Kronenraum betrug 0.4 m s⁻¹. Die daraus resultierende Grenzschicht (Tab. 3-12) verminderte COU im Mittel zwischen 5 - 35 % (Abb. 3-33).

Tab. 3-12: Verteilung der Windgeschwindigkeitsklassen und die zugehörige Grenzschichtdicke in den Jahren 2001 - 2002 innerhalb der Baumkrone im Kranzberger Forst. Die Mittelwerte +/- Standardfehler (n = 2). Berechnung siehe Abb. 3-32 und Kapitel 2.8.2, Gleichung 11 - 15.

innerhalb der Baumkrone		Jahr
Windgeschwindigkeit [m s ⁻¹]	Grenzschichtdicke [mm]	2001 -2002 [%]
> 0 - 0.16	2.83 - 2.24	11.5 +/- 0.2
0.20 - 0.48	2.00 - 1.29	65.1 +/- 1.3
0.52 - 0.60	1.24 - 1.15	11.8 +/- 0.3
0.64 - 0.80	1.12 - 1.00	8.1 +/- 0.5
> 0.84	0.98 - 0.77	3.6 +/- 0.2
Mittelwert:		
0.39 +/- 0.01	1.42	100

Da der Einfluss der Grenzschicht im Freiland variabel und somit schwer zu erfassen ist (lückenlose Erfassung der Windgeschwindigkeit im Kronenraum) wurde auf eine zusätzliche Korrektur der modellierten COU-Werte in der vorliegenden Arbeit verzichtet. COU ist also auch weiterhin als COU_{max} zu verstehen.

Tab. 3-13: Maximale Reduzierung der potentiell maximalen kumulativen Ozonaufnahme (COU_{max}) durch die Blatt-Grenzschicht bei Windstille (COU_{min}). Berechnet auf Grundlage der Datensätze der stationären Gaswechsellkuvetten von Tab. 3-10: COU_{max} = COU bei abgebauten Grenzschichten; COU_{min} = COU bei Windstille ($v = 0.2 \text{ ms}^{-1}$). Mittelwert +/- Standardfehler: $n = 3$ für Buche und $n = 3$ für Fichte

Maximale Reduktion [%]	Buche	Fichte
Schattenkrone	-7.8 +/- 2.9	-0.4 +/- 0.1
Sonnenkrone	-26.0 +/- 2.6	-1.4 +/- 0.2

Um abschätzen zu können, wie groß rein hypothetisch die Überschätzung von COU ausfallen könnte, wurde auf Basis der stationären Gaswechseldaten die durch die Grenzschicht bedingte potentielle maximale Reduzierung von COU ermittelt (vgl. Kapitel 2.9.3). Bei Fichte würde COU_{max} um maximal 0.4 - 1.4 % reduziert werden. Bei Buche könnte in der Sonnenkrone eine maximale Verringerung der COU um 26 %, in der Schattenkrone um 8 %, auftreten (Tab. 3-13).

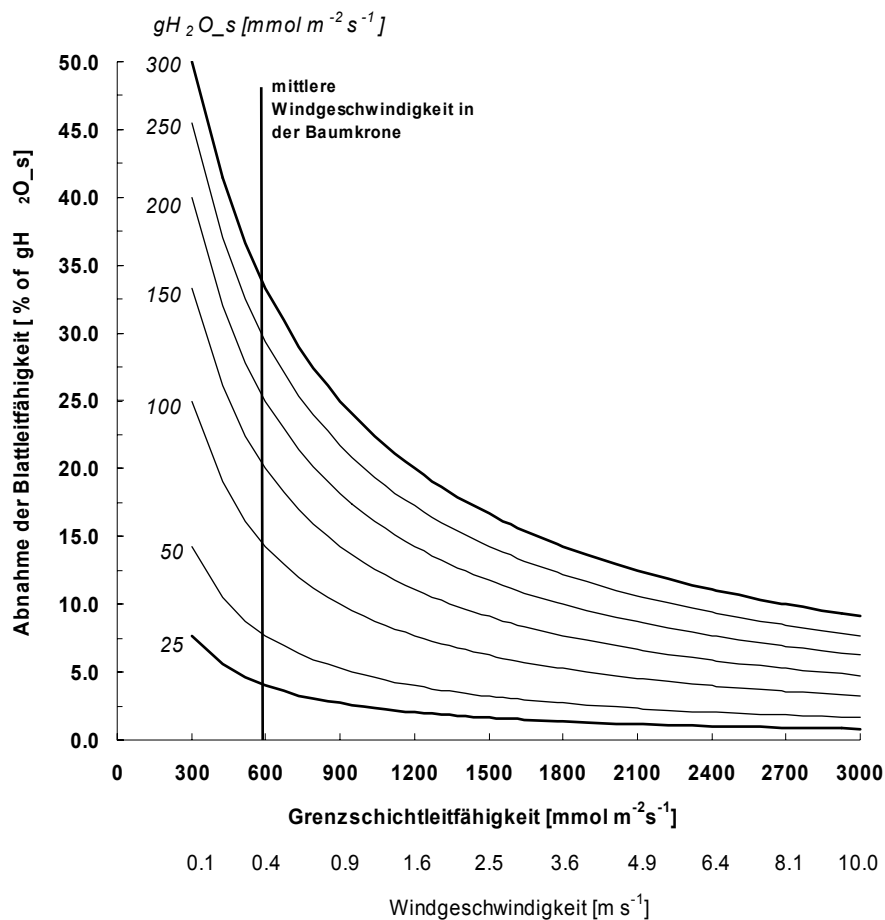


Abb. 3-33: Reduktion der Blattleitfähigkeit für Wasserdampf (gH_2O_{bl}) in % von gH_2O_s in Abhängigkeit von der Grenzschichtleitfähigkeit (gH_2O_{δ}) und der Höhe der stomatären Leitfähigkeit (gH_2O_s ; kursive Zahlen). Die schwarze Linie markiert die mittlere Windgeschwindigkeit innerhalb der Baumkrone im Versuchsbestand. Berechnungen nach von Willert et al. (1995) für ein repräsentatives Buchenblatt der Sonnenkrone (Länge = 5 cm).

3.7 Kumulative Ozonaufnahme der Messäste

Die Berechnung von COU durch das Ozon-Flux-Modell (Kapitel 2.9) beruht auf der stomatären Leitfähigkeit für Ozon, welche vor allem durch das Lichtklima und die Blattanatomie bestimmt wird. Schattenblätter, aber auch unterständige Bäume haben eine geringere maximale Leitfähigkeit als sonnenexponierte Blätter oder Bäume und deshalb eine geringere Ozonaufnahme. Die Verdoppelung der herrschenden Ozonkonzentrationen während der Vegetationsperiode (Anfang Mai - Ende Oktober) bewirkte eine Erhöhung der gesamten Ozonexposition (SUMO) um 1.4 bis 1.9 bei Buche und um den Faktor 1.3 bis 1.6 bei Fichte (Schatten- bzw. Sonnenkrone). Dies war erstens darauf zurückzuführen, dass die Obergrenze der Verdopplung der Ozonkonzentrationen auf 150 nl^{-1} beschränkt worden war, um akute Ozonschädigungen zu vermeiden, und zweitens, dass die Nadeln der Fichte ganzjährig Ozon ausgesetzt sind, während der Zeitraum der jährlichen experimentellen Ozonverdoppelung nur von Mai - Oktober andauerte. Vor allem bei Fichte, aber auch bei Buche war eine geringere durchschnittliche maximale Leitfähigkeit der untersuchten Individuen unter $2xO_3$ verantwortlich dafür, dass sich die externe Erhöhung der O_3 -Konzentrationen nicht im gleichen Verhältnis in der ins Blatt aufgenommenen Ozonmenge wieder fand (vgl. Kapitel 3.5.2).

Die Tabellen 3-14 und 3-154 zeigen die mittleren kumulativen Ozonaufnahmen (COU) in der Sonnen- und Schattenkrone von Buche und Fichte im Untersuchungszeitraum 1999 - 2002. Tabelle 3-14 gibt die Ergebnisse des Ozon-Flux-Modells (neue Parametrisierung 2002) wieder, Tabelle 3-15 stellt die Werte nach Korrektur mit den Passivsammlerdaten (Kapitel 2.9.1, Tab. 2-13) zur Berücksichtigung der Ozonverteilung im Kronenraum dar. Die mit der Parametrisierung von Emberson et al. (2000a, b) berechneten COU-Werte befinden sich in Anhang H, Tab. H-1.

Im Mittel war die berechnete Ozonaufnahme unter $2xO_3$ im Vergleich zur $1xO_3$ -Behandlung 1.2 bis 1.4-mal höher in Schatten- bzw. Sonnenblättern bei Buche, und um den Faktor 0.6 bis 1.1 verändert in Schatten- bzw. Sonnennadeln bei Fichte (Tab. 3-14). Im Jahr 1999 (vor Beginn der $2xO_3$ -Behandlung) war COU 0.2 - 0.3-mal niedriger an den zukünftigen $2xO_3$ -Ästen im Vergleich zu $1xO_3$. Die Verdopplung der externen Ozonkonzentration führte also nicht zu einer Verdopplung von COU im Vergleich zu der $1xO_3$ -Behandlung.

Tab. 3-14: Kumulative Ozonaufnahme an 20 Buchen- und 20 Fichtenästen (Mittelwerte +/- Standardfehler; Buche n = 20; Fichte n = 12- 20) im Kranzberger Forst 1999 - 2002. Berechnet mit der neuen Parametrisierung (2002) des Ozon-Flux-Modells. Berechnungen für 1999 - 2000 basieren auf Daten aus Reiter (2004).

	Buche COU [mmol m ⁻² projizierte Fläche]				Fichte COU [mmol m ⁻² Gesamtoberfläche]			
	1999	2000	2001	2002	1999	2000	2001	2002
1xO₃	7.2	8.1	5.7	5.6	1.8	2.0	1.8	1.9
Schatten	+/- 0.3	+/- 0.4	+/- 0.5	+/- 0.5	+/- 0.1	+/- 0.2	+/- 0.2	+/- 0.2
2xO₃	5.5	10.2	6.8	6.4	1.2	1.6	1.2	1.2
Schatten	+/- 0.2	+/- 0.5	+/- 0.3	+/- 0.3	+/- 0.1	+/- 0.1	+/- 0.1	+/- 0.1
1xO₃	15.4	17.5	17.8	17.7	3.7	4.0	3.9	4.2
Sonne	+/- 1.3	+/- 1.5	+/- 1.5	+/- 1.6	+/- 0.2	+/- 0.2	+/- 0.2	+/- 0.3
2xO₃	11.2	23.4	22.9	24.1	3.0	4.5	4.2	4.0
Sonne	+/- 1.1	+/- 2.5	+/- 2.5	+/- 2.8	+/- 0.2	+/- 0.3	+/- 0.4	+/- 0.4
Faktor 2xO₃ zu 1xO₃					Faktor 2xO₃ zu 1xO₃			
Schatten	0.8	1.3	1.2	1.2	0.7	0.8	0.7	0.6
Sonne	0.7	1.3	1.3	1.4	0.8	1.1	1.1	0.9

Unter Berücksichtigung der anhand der Passivsammlermessungen ermittelten Ozonverteilung im Kronenraum (Kapitel 2.9.1; Tab. 2-13) ergab sich ein ähnliches Bild (Tab. 3-15). Die mittlere Ozonaufnahme wurde unter 2xO₃ im Vergleich zur 1xO₃-Behandlung um den Faktor 1.0 bis 1.6 in Schatten- bzw. Sonnenblättern bei Buche, und um den Faktor 0.7 bis 1.2 in Schatten- bzw. Sonnennadeln bei Fichte verändert (Tab. 3-14). Im Jahr 1999, vor Beginn der 2xO₃-Behandlung, war COU 0.1-mal niedriger an den zukünftigen 2xO₃-Ästen im Vergleich zu 1xO₃. Die Verdopplung der externen Ozonkonzentration führte ebenfalls nicht zu einer Verdopplung von COU im Vergleich zu der 1xO₃-Behandlung.

Tab. 3-15: Kumulative Ozonaufnahme an 20 Buchen- und 20 Fichtenästen (Mittelwerte +/- Standardfehler; Buche n = 20; Fichte n = 12- 20) im Kranzberger Forst 1999 - 2002. Berechnet mit neuer Parametrisierung (2002) des Ozon-Flux-Modells und Korrektur durch die Passivsammlermessungen. Berechnungen für 1999 - 2000 basieren auf Daten aus Reiter (2004).

	Buche COU [mmol m ⁻² projizierte Fläche]				Fichte COU [mmol m ⁻² Gesamtoberfläche]			
	1999	2000	2001	2002	1999	2000	2001	2002
1xO₃	5.5	6.2	4.4	6.0	1.3	1.4	1.4	1.7
Schatten	+/- 0.2	+/- 0.3	+/- 0.4	+/- 0.5	+/- 0.1	+/- 0.1	+/- 0.1	+/- 0.1
2xO₃	4.9	9.2	6.1	5.8	1.2	1.6	1.2	1.2
Schatten	+/- 0.2	+/- 0.5	+/- 0.3	+/- 0.3	+/- 0.1	+/- 0.1	+/- 0.1	+/- 0.1
1xO₃	11.6	13.2	13.3	18.4	3.1	3.4	3.3	4.4
Sonne	+/- 0.9	+/- 1.1	+/- 1.1	+/- 1.5	+/- 0.2	+/- 0.2	+/- 0.2	+/- 0.3
2xO₃	10.1	21.0	20.6	21.7	2.9	4.2	3.9	3.7
Sonne	+/- 1.0	+/- 2.5	+/- 2.5	+/- 2.8	+/- 0.2	+/- 0.3	+/- 0.4	+/- 0.3
Faktor 2xO₃ zu 1xO₃					Faktor 2xO₃ zu 1xO₃			
Schatten	0.9	1.5	1.4	1.0	0.9	1.1	0.9	0.7
Sonne	0.9	1.6	1.5	1.2	0.9	1.2	1.2	0.8

Nächtliche Ozonaufnahme

Aus den stationären Gaswechseldaten für Buche und Fichte wurde die nächtliche Ozonaufnahme in Prozent von COU berechnet. Mit der neuen Parametrisierung von 2002 ergab sich, dass in der Sonnenkrone von Buche und Fichte jeweils 8 % von COU nachts akkumuliert wurde. In der Schattenkrone von Buche wurde 9 % von COU nachts aufgenommen, während Fichte 12 % der Gesamtozonaufnahme nachts akkumulierte. Im extremen Trockenjahr 2003 betrug die nächtliche Ozonaufnahme in der Sonnenkrone von Buche aufgrund einer angepassten Parametrisierung (Kapitel 3.6.1) nur 3.2 % der Gesamtozonaufnahme. Für Fichte konnte für 2003 keine nächtliche Ozonaufnahme bestimmt werden, da der Datensatz begrenzt war.

Tab. 3-16: Nächtliche Ozonaufnahme in Prozent der Gesamtozonaufnahme. Berechnet mit der neuen Parametrisierung 2002 des Ozon-Flux-Modells basierend auf den Datensätzen der Walz-Gaswechselküvetten (Tab. 3-10): Mittelwerte +/- Standardfehler: n = 2 - 4.

Nächtliche Ozonaufnahme [% Gesamtozonaufnahme]	Schattenkrone	Sonnenkrone
Buche	8.8 +/- 0.1	7.6 +/- 0.2
Fichte	12.0 +/- 1.6	7.7 +/- 0.7

4 Diskussion

4.1 Ozonempfindlichkeit von Buche und Fichte

Matyssek & Sandermann (2003) postulierten bestimmte, konsistente Reaktionsmuster innerhalb und zwischen den unterschiedlichen Skalenebenen in Bäumen (Zelle-, Blatt-, Ast-, Baumlevel) als Reaktion auf chronisch erhöhte Ozon-Regime (Abb. 4-1). In der vorliegenden Studie konnte die durch Ozon hervorgerufene Schädigung auf der Zell- (biochemische Parameter) sowie der Blattebene (photosynthetische Parameter, makro- bzw. mikroskopische Veränderungen und Länge der Vegetationsperiode) nachgewiesen werden (Tab. 4-1). Auf der Astebene (strukturelle Parameter) waren erste Abnahmen der Blattbiomasse zu sehen. Der radiale Stammzuwachs (Baumebene) hatte nach der dreijährigen Untersuchungszeit nicht auf das chronisch erhöhte Ozon-Regime ($2 \times O_3$) reagiert.

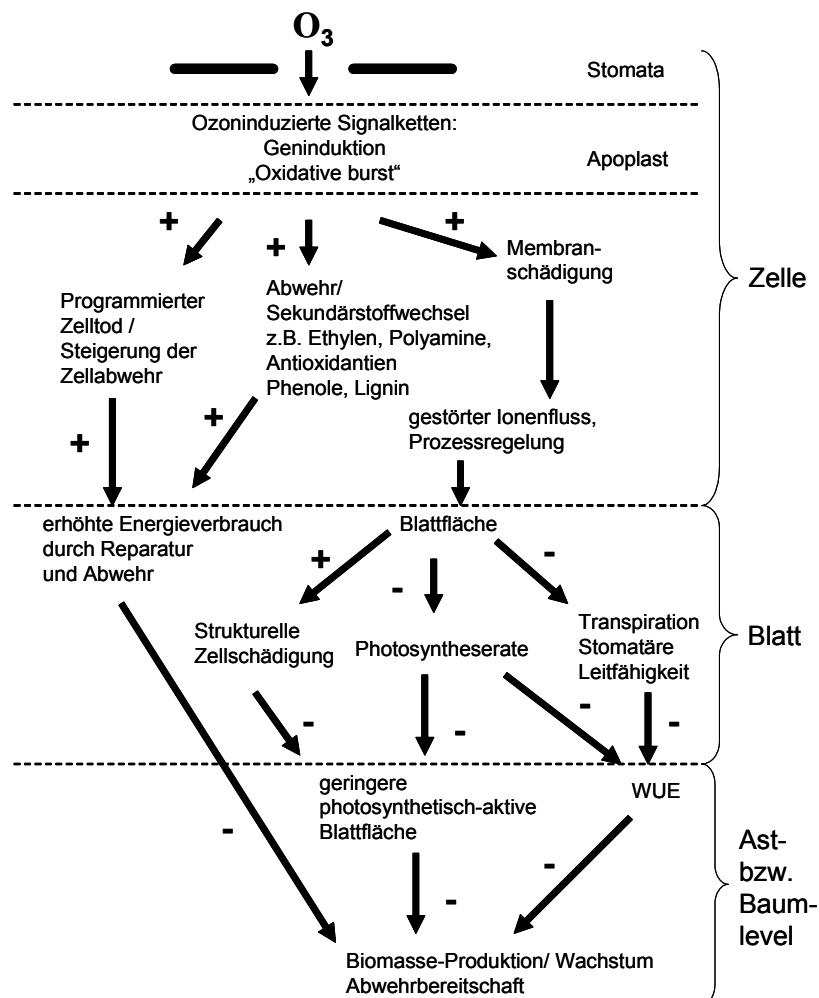


Abb. 4-1: Schema zur chronischen Ozonwirkung auf Buche und Fichte über die verschiedenen untersuchten Skalenebenen hinweg. Abbildung verändert nach Matyssek & Sandermann (2003). + = Steigerung; - = Reduktion.

Nach der folgenden Diskussion der Reaktionsmuster in Tab. 4-1, welche in dieser Studie für Buche und Fichte jeweils in Sonnen- und Schattenkrone ermittelt wurden, werden die chronischen Ozonwirkungen auf biochemischer und physiologischer Ebene bewertet. Daraufhin folgt eine vergleichende Bewertung der Ozonempfindlichkeit beider Baumarten in Sonnen- und Schattenkronen sowie von Jung- und Altbäumen. Schließlich erfolgen die Diskussion der Problematik der Ozonaufnahme-Modellierung und die Einschätzung der Auswirkungen der vorliegenden Studie auf AOT40- und flux-basierte Ozongrenzwertkonzepte.

4.1.1 Reaktionsmuster bei Buche und Fichte unter erhöhtem Ozon

Buche: Bei der als ozonempfindlich geltenden Buche (Kapitel 1.1) war konjugiertes ACC (ACC = Vorstufe des pflanzlichen Hormons Ethylen) in der Schattenkrone um ca. 30 - 45 % erhöht (Nunn et al., 2005a; Tab. 4-1 c). Ethylen und ACC dienen als Indikator für die pflanzliche Reaktion auf Ozon (vgl. Kapitel 4.1.2). Die anderen biochemischen Parameter zeigten keine über den Untersuchungszeitraum konsistenten Reaktionsmuster auf $2xO_3$ in der Sonnen- und Schattenkrone (Tab. 4-1 a - d). Weiterhin traten Reduktionen in der Photosyntheseleistung in Schatten- (meist signifikant) und Sonnenkrone am Ende der Vegetationsperiode auf (vereinzelt signifikant; vgl. Yamaji et al., 2003). Allerdings ergab die Reaktion der untersuchten Photosynthese-Parameter (V_{cmax} , J_{max} , ph_{eff} , A_{2000} ; Tab. 4-1 a - d) auf erhöhtes Ozon keine stabilen Muster zwischen den Jahren und Kronenregionen und war offensichtlich nicht durch Veränderungen im Photosystem II bedingt (s. Chlorophyll-Fluoreszenz). Der signifikante Unterschied in der stomatären Leitfähigkeit (g_{H_2O}) im Jahr 1999, dem Jahr vor Beginn der $2xO_3$ -Behandlung, zwischen den Baumindividuen der beiden späteren Behandlungsgruppen wurde durch die Ozonbehandlung in Sonnen- und Schattenkrone zuerst verringert (Jahre 2000 und 2001) und nahm im Jahr 2002 wieder den Ausgangszustand an (Tab. 4-1 a und c). Makroskopische, ozonbedingte Blattschädigungen wurden in dieser Studie sowohl im unveränderten O_3 -Regime ($1xO_3$ = Kontrolle; 1 - 2 von 5 Individuen) als auch unter dem chronisch erhöhten Regime ($2xO_3$; 1 - 3 von 5 Individuen) in den Sonnenkronen von Buchen beobachtet. Generell zeigte sich ein leichter Trend erhöhter Blattschädigungen unter $2xO_3$ in der Sonnenkrone, vor allem während der ersten beiden Behandlungsjahre. In der Schattenkrone wurden keine makroskopischen ozonbedingten Blattschädigungen beobachtet. Beschleunigter herbstlicher Blattfall unter $2xO_3$ war im ersten Behandlungsjahr (2000) in der Sonnen- und Schattenkrone signifikant (Tab. 4-1 a). 2001 trat dieser Effekt, möglicherweise aufgrund einer langen Regenperiode im September, in der Schattenkrone nicht auf (Nunn et al., 2002). 2002 fand kein beschleunigter Blattfall unter $2xO_3$ in der Sonnenkrone statt. Auf Ebene des gesamten Baumes war der Trend zu verfrühtem herbstlichen Blattfall unter $2xO_3$ allerdings über den gesamten Versuchszeitraum hin signifikant (Tab. 4-1 a und c). Die Vegetationsperiode der untersuchten Buchen war unter $2xO_3$ in der Sonnen- und Schattenkrone von 2000 - 2002 tendenziell verkürzt. Auf Astebene trat im Folgejahr z.T. eine Verringerung des Blattbiomassezuwachses unter $2xO_3$ in der Sonnen- und Schattenkrone auf (Tab. 4-1 a und c).

Fichte: Bei der als eher ozonunempfindlich geltenden Fichte (Kapitel 1.1) war der Putrescinegehalt (das Polyamin Putrescin hemmt die Ausprägung von Ozonschädigung) in den diesjährigen und einjährigen Nadeln der untersuchten Individuen in der Sonnen- sowie der Schattenkrone unter $2xO_3$ hoch signifikant erniedrigt. Die übrigen untersuchten biochemischen

Parameter zeigten keine über den Untersuchungszeitraum konsistenten Reaktionsmuster auf $2xO_3$ in Sonnen- und Schattenkrone (Tab. 4-1 a - d). Die Photosyntheseleistung (V_{cmax} , A_{360} , A_{2000}) der ozonbehandelten Bäume war in der Schattenkrone signifikant reduziert, in der Sonnenkrone ergab sich keine konsistente Reaktion innerhalb des Untersuchungszeitraumes (Tab. 4-1 a - d). Fichte zeigte eine signifikant erniedrigte Leitfähigkeit unter $2xO_3$ in den einjährigen Nadeln der Schattenkrone, in der Sonnenkrone war dies nur als Trend erkennbar. Unter den herrschenden Ozonregimen im Kranzberger Forst wurden keine makroskopischen Blatt-Symptome festgestellt. Der Austrieb der Fichten war unter $2xO_3$ ab dem Jahr 2001 in Sonnen- und Schattenkrone signifikant um 2 Tage beschleunigt. Auf Astebene trat im Jahr 2001 eine Verringerung des Blattbiomassezuwachses, im Vergleich zum Vorjahr, unter $2xO_3$ in der Sonnenkrone auf.

Die anhand der Tabelle 4-1 herausgearbeiteten Reaktionsmuster zeigten bei **Buche** und bei **Fichte** eine geringe Konsistenz zwischen den drei Untersuchungsjahren. Unter Freilandsbedingungen wurden die Reaktion der untersuchten adulten **Buchen** und **Fichten** auf die erhöhte Ozonbehandlung zusätzlich vom Klimaverlauf der jeweiligen Vegetationsperiode beeinflusst (vgl. Kapitel 3.3 und 3.5.2): Im nass-kalten Herbst 2001 z.B. erfolgte ein früherer Blattfall in der Schattenkrone von Buche als in den anderen Untersuchungsjahren. Bei **Buche** traten die meisten signifikant negativen Ozoneffekte in der Sonnenkrone im ersten und zweiten Behandlungsjahr auf, in der Schattenkrone allerdings erst im dritten Behandlungsjahr. Der Ozoneffekt auf die Seneszenz (verfrühter Blattfall) und die Leitfähigkeit waren vorübergehender Natur. Hier könnte eine Akklimatisierung an das $2xO_3$ -Regime stattgefunden haben. Reaktionen im Gaswechsel zeigten sich in der Schattenkrone vermehrt im dritten Behandlungsjahr. Es konnte bei beiden Baumarten ebenfalls keine Hierarchie innerhalb der betrachteten Skalenebenen festgestellt werden, z.B. erste Reaktionen auf der Zellebene gefolgt von Reaktionen auf der Blatt- oder Astebene. Auf jeder Skalenebene gab es Parameter, welche schon im ersten Behandlungsjahr Veränderungen zeigten: ACC und Putrescin auf der Zellebene, Gaswechsel und Blattschädigung auf der Blattebene und verfrühter Blattfall auf Ast- und Baumebene. Bei **Buche** standen ein Großteil dieser Parameter mit Ethylen in Verbindung und gaben so einen Hinweis darauf, dass Ozon bei Buche den programmierten Zelltod auslöst (vgl. Kapitel 4.1.2). Außerdem konnte bei beiden Baumarten zwischen Parametern unterschieden werden, welche sofort, aber vorübergehend auf die Ozonbehandlung reagierten (gH_2O , herbstlicher Blattfall), solchen, die erst im zweiten oder dritten Jahr der Ozonbehandlung Veränderungen zeigten (SA, A_{2000}), Parametern, welche eine zeitlich konstante Reaktion aufwiesen (ACC, Putrescin) und solchen, welche keine Reaktionen im Untersuchungszeitraum zeigten (radialer Stammzuwachs).

Die genetische Disposition könnte zusätzlich zum Klimaverlauf im Freiland eine große Rolle für die Reaktionen innerhalb einer Art auf erhöhte Ozonkonzentrationen spielen. Bei *Nicotiana tabacum* reagieren die beiden Tabaksorten Bel W3 (empfindlich) und Bel B (tolerant) unterschiedlich empfindlich auf Ozon und werden deshalb als „Biomonitoring-System“ für Ozonbelastung eingesetzt (Heggestad, 1991). Sandermann (1996) beschreibt, dass die Unterschiede in der Ozonempfindlichkeit dieser beiden Tabaksorten nicht mit physiologischen oder morphologischen Parametern zu erklären sind. Auch die Ascorbat-Konzentration in den

Blättern beider Sorten war nicht signifikant unterschiedlich. Allerdings reagierte Bel W3 (sensitiv) mit einem raschen Anstieg der Ethylen und ACC-Produktion auf Ozon, während in Bel B (tolerant) die Putrescin-Konzentrationen stark anstiegen und Bel B daraufhin keine Blattschädigung entwickelte. Bei Bel W3 wurde durch Ozon der oxidative Zelltod induziert. Bel B dagegen reagierte auf die erhöhten ROS-Werte mit der Bildung von Radikalfängern.

Soldatini et al. (1998) fanden bei Pappelklonen (*Populus deltoides* und *P. euamericana*) keinen Zusammenhang zwischen visuellen Blattschädigungen und der Reduktion der Photosyntheserate unter Ozonbehandlung. Ein Klon zeigte visuelle Blattschädigungen, eine signifikant reduzierte Photosyntheserate, aber keine Reduktion der stomatären Leitfähigkeit, der andere wies keine visuelle Blattschädigung auf, aber ebenfalls eine erniedrigte Photosyntheserate und eine signifikant reduzierte stomatäre Leitfähigkeit.

Yamaji et al. (2003) beobachteten drei unterschiedliche Strategien der Anpassung an Ozonstress bei unterschiedlichen Klonen von Birke (*Betula pendula*). 30 % der untersuchten Klone wiesen nach 2-jähriger Ozonbehandlung ein erhöhtes Spross/Wurzel-Verhältnis auf. Sie zeigten eine erhöhte Produktion phenolischer Antioxidantien und kompensierten Blattverlust durch O₃ mit verstärkter Blattneubildung zum Nachteil der Wurzel. Klone (60 % der untersuchten Klone) mit einem reduzierten Spross/Wurzel-Verhältnis setzten auf die Vermeidung von Ozonstress durch verringerte stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheserate. Sie hatten deshalb weniger Kohlenstoff zur Synthese von Antioxidantien und für das Wachstum zur Verfügung. Die dritte Gruppe (12 % der untersuchten Klone) zeigte ein unverändertes Spross/Wurzel-Verhältnis. Sie hatte den höchsten Anteil an phenolischen Inhaltsstoffen in den Blättern und investierte in die Synthese von Antioxidantien und hohen Stickstofftransport in die Blattoorgane. Der Ozonstress wurde bei diesen Klonen durch Verringerung der stomatären Leitfähigkeit gemindert.

Tab. 4-1 a - d: Einfluss des 2xO₃-Regimes im Vergleich zu 1xO₃ auf die biochemischen, physiologischen und strukturellen Baumparameter während des vierjährigen Untersuchungszeitraumes (1999 - 2002) bei Buche (1. Haupt-Spalte) und Fichte (2. Haupt-Spalte), in Sonnen- (a, b) und Schattenkrone (c, d). 1999 = „Jahr null“, d.h. Vegetationsperiode vor Initiierung des 2xO₃-Regimes mit Vergleichen zwischen jenen Bäumen, die in den Folgejahren den beiden verschiedenen Ozon-Behandlungen angehörten. Der Unterschied zwischen den Bäumen der beiden Ozonbehandlungsgruppen im Jahr 1999 wurde bei den statistischen Analysen berücksichtigt, wenn Messdaten aus dem Jahr 1999 vorlagen. Die Untertabellen 4-1 a, c zeigen Änderungen auf verschiedenen Skalenebenen, von den biochemischen Parametern bis hin zum Stamm als integralem Baumorgan. Die Untertabellen 4-1 b, d zeigen den Prozentsatz der untersuchten Parameter (1. Zeile) ohne Reaktion auf 2xO₃ (gelb, 2. Zeile) sowie jeweils jenen mit negativer (rot, 3. Zeile) oder positiver Tendenz (grün, 4. Zeile); „negativ“ und „positiv“ sind hier jeweils aus der Perspektive des Baumes hinsichtlich der Aufrechterhaltung einer intakten Funktionalität definiert. Bei „Ozonzufuhr“ bedeuten damit „negativ“ und „positiv“ gesteigerter bzw. erniedrigter O₃-Flux in die Blattoorgane. Signifikante Unterschiede zwischen den beiden O₃-Regimen sind zusätzlich mit einem Sternchen gekennzeichnet. GB* = Effekt auch auf Ebene des gesamten Baumes signifikant; n.v. = „nicht vorhanden“, d.h. tritt bei Fichte nicht auf. Daten für 1999 - 2000 aus (Reiter, 2004).

4-1a Sonnenkrone

Parameter	Buche				Fichte				
	Behandlungsjahr	1999	eins 2000	zwei 2001	drei 2002	1999	eins 2000	zwei 2001	drei 2002
Ozonaufnahme			*	*			*		
Stamm (als intergraler Bauparameter)									
radialer Stammzuwachs									
Astparameter (Struktur)									
Blattbiomassezuwachs (Ast)							*		
Volumenzuwachs (Ast)									
SLA (Ast)									
Blattparameter									
Phänologie									
Austrieb			*				*	*	
herbstlicher Blattfall			GB *	GB *	GB *				
Länge der Vegetationsperiode			*						
Blattschädigung									
Intercostal-Nekrosen (makroskopisch)						n.v.	n.v.	n.v.	
Intercostal-Nekrosen (mikroskopisch)									
Nekrosen				*		n.v.	n.v.	n.v.	
Chlorosen									
Apiognomoniabefall (visuell; Herbst)							n.v.	n.v.	
DNA -Gehalt von Apiognomonina in Blättern (Frühjahr)							n.v.	n.v.	
DNA -Gehalt von Apiognomonina in Blättern (Herbst)							n.v.	n.v.	
Frass: Zwergzikaden						n.v.	n.v.	n.v.	
Frass: Springrüssler						n.v.	n.v.	n.v.	
Chlorophyllfluoreszenz									
Yield (Dämmerung)									
Yield (mittags)									
Photosynthese									
A2000	Juni	Aug	Juni	Aug		Jun-Okt	Jun-Okt		
A360			*						
Atmung_tagsüber									
CE									
pheff									
WUE									
gH2O / A360	*								
gH2O	*			*					
gH2O nacht									
Vcmax									
Jmax									
Biochemische Parameter									
konjugiertes ACC									
Putrescin						*	*		
Spermidin									
Spermin									
Salicylsäure									
konjugierte Salicylsäure			*						
Gentisinsäure			*						
konjugierte Gentisinsäure									
Phenolische Inhaltsstoffe									
4-1b Anzahl untersuchter Parameter (=100%)	14	31	37	29	2	19	21	7	
kein Unterschied zwischen 1xO3 und 2xO3 (%)	64	68	62	69	100	74	67	57	
baumphysiologisch negative Tendenz (%)	21	23	35	17	0	16	19	29	
baumphysiologisch positive Tendenz (%)	14	10	3	14	0	11	14	14	

4-1c Schattenkrone

Parameter Behandlungsjahr	Buche				Fichte			
	1999	eins 2000	zwei 2001	drei 2002	1999	eins 2000	zwei 2001	drei 2002
Ozonaufnahme		*	*					*
Astparameter (Struktur)								
Blattbiomassezuwachs (Ast)								
Volumenzuwachs (Ast)								
SLA (Ast)								
Blattparameter								
Phänologie								
Austrieb							*	*
herbstlicher Blattfall		GB *	GB *	GB *				
Länge der Vegetationsperiode		GB *						
Blattschädigung								
Intercostal-Nekrosen (makroskopisch)		n.v.	n.v.	n.v.		n.v.	n.v.	n.v.
Intercostal-Nekrosen (mikroskopisch)				n.v.				
Nekrosen						n.v.	n.v.	n.v.
Chlorosen								
Apiognomoniabefall (visuell; Herbst)							n.v.	n.v.
DNA -Gehalt von Apiognomonia in Blättern (Frühjahr)							n.v.	n.v.
DNA -Gehalt von Apiognomonia in Blättern (Herbst)							n.v.	n.v.
Frass: Zwergzikaden		*	*	*		n.v.	n.v.	n.v.
Frass: Springrüssler		*	*	*		n.v.	n.v.	n.v.
Chlorophyllfluoreszenz								
Yield (Dämmerung)								
Yield (mittags)								
Photosynthese								
	Juni	Aug	Juni	Aug			Jun- Okt	
A2000				*			*	
A360	*			*			*	
Atmung_tagsüber								
CE				*				
pheff								
WUE								
gH2O / A360	*	*						
gH2O	*						*	
gH2O nacht								
Vcmax			*	*			*	
Jmax	*			*				
Biochemische Parameter								
konjugiertes ACC								
Putrescin						*	*	
Spermidin								
Spermin								
Salicylsäure								
konjugierte Salicylsäure			*					
Gentisinsäure								
konjugierte Gentisinsäure			*					
Phenolische Inhaltsstoffe								
4-1d Anzahl untersuchter Parameter (=100%)	13	29	34	26	2	8	20	6
kein Unterschied zwischen 1xO3 und 2xO3 (%)	54	55	59	50	100	75	50	67
baumphysiologisch negative Tendenz (%)	31	28	24	38	0	13	35	17
baumphysiologisch positive Tendenz (%)	15	17	18	12	0	13	15	17

Buche zeigte im Kranzberger Forst zwar Einbußen in der Photosyntheserate, vor allem am Ende der Vegetationsperiode (vgl. Yamaji et al., 2003), die stomatäre Leitfähigkeit wurde durch $2xO_3$ aber nicht dauerhaft erhöht. Es traten sowohl ozonbedingte Blattschädigungen sowie eine beschleunigte herbstliche Seneszenz auf. In den phenolischen Inhaltsstoffen jedoch, zeigte sich keine Änderung unter $2xO_3$. Die Einordnung von Buche in das Reaktions-Schema von Yamaji et al. (2003) ist nicht möglich.

Fichte könnte, auf Grund der Reaktionen auf chronisch erhöhtes O_3 , im Kranzberger Forst der zweiten Gruppe (Spross/Wurzel-Verhältnis; Yamaji et al., 2003) zugeordnet werden, da zumindest in der Schattenkrone sowohl eine reduzierte Photosyntheseleistung als auch eine verringerte stomatäre Leitfähigkeit unter $2xO_3$ auftrat.

Karnosky et al. (2003) hingegen zeigten für die Pionierart *Populus tremuloides* konsistente Reaktionsmuster vom Blatt- bis zum Ökosystemlevel als Reaktion auf das $1.5xO_3$ -Regime: Der Chlorophyllgehalt der Blätter, die Photosyntheserate, das Blatt- und Stammwachstum waren verringert, während die Blattatmungsrate erhöht war. Bei der Klimaxart *Acer saccharum* allerdings waren, wie im Kranzberger Forst für Buche, keine über alle Skalenebenen konsistenten Reaktionsmuster zu erkennen. Die Wachstumsstrategie der Baumarten scheint ebenfalls ihre Reaktionen auf erhöhte Ozonregime zu beeinflussen.

4.1.2 Auswirkung der Ozonbehandlung auf die biochemischen Parameter

Ethylen

Die Produktion des gasförmigen Pflanzenhormons Ethylen dient neben anderen Parametern als Indikator für die Empfindlichkeit einer Pflanze auf Ozon. Bei Sojabohne (*Glycine max*) und Tabak (*Nicotiana tabacum*) korreliert die durch Ozonbehandlung hervorgerufene „nekrotische“ Blattfläche (Zelltod) positiv mit der Menge des gebildeten „Stress-Ethylens“ (Tingey et al., 1976; Langebartels et al., 1991). Mehlhorn & Wellburn (1987) konnten mittels des ACC-Synthase Hemmers Aminoethoxyvinylglycin (AVG) zeigen, dass die Menge an gebildetem Stress-Ethylen die Empfindlichkeit einer Pflanze für Ozon bestimmt. Durch AVG wurde die Produktion an Ethylen um 85 % gesenkt, die so behandelten Pflanzen entwickelten fast keine sichtbare Blattschädigung.

In der vorliegenden Studie wurden ACC, die Vorläufer-Substanz von Ethylen, und die ACC-Konjugate (Kapitel 3.2.1) in den Sonnen- und Schattenblättern adulter **Buchen** und **Fichten** bestimmt. Freies ACC wurde in Buchenblättern und Fichtennadeln erst am Ende der Vegetationsperiode, mit beginnender herbstlicher Seneszenz nachgewiesen (vgl. Anegg, 1999). Die Konzentration an konjugiertem ACC war in den Schattenblättern von **Buche** unter $2xO_3$ dauerhaft um ca. 30 - 45 % erhöht (vgl. Kapitel 3.2.1).

Vor allem das Konjugat MACC (Malonyl-ACC) gilt als terminaler Metabolit, der dazu dient, den ACC-Überschuss in Pflanzenzellen abzubauen (Yang & Hoffman, 1984; Chen & Wellburn, 1989). Es gibt allerdings Hinweise darauf, dass ACC-Konjugate nicht nur als inaktive Endprodukte in der Pflanze vorliegen. Tagesgangmessungen an Fichtennadeln zeigten eine deutliche diurnale Rhythmik von ACC und MACC in geschädigten Fichtennadeln (Yang et al., 1993). Wilksch et al. (1998) beobachteten einen sprunghaften Anstieg der Ethylen-

Konzentrationen und eine Abnahme der ACC-Konjugate im September, nachdem einen Monat früher die ACC- und MACC-Gehalte der Fichten- und Tannennadeln ihr Maximum im Jahresgang erreicht hatten. Als Ursache hierfür kommt entweder eine Reaktivierung der ACC-Konjugate durch Hydrolyse zu ACC oder ein Abtransport aus dem Blatt in Frage (H. Sandermann, pers. Mitteilung).

Elstner et al. (1985) fanden erhöhte MACC-Konzentrationen in geschädigten Fichtennadeln und benutzten die Konzentration an MACC in Fichtennadeln als Indikator für den von der Pflanze erfahrenen Stress. Langfristig erhöhte Konzentrationen an ACC und ACC-Konjugaten in Buchenlaub und Fichtennadeln fanden sich auch in Studien von Langebartels et al. (1991, 1997), Yang et al. (1993) und Wilksch et al. (1998). In einer Studie mit Jungbuchen (Anegg, 1999) ergab sich eine gute Korrelation des Gehaltes an konjugiertem ACC mit der Ozonexposition (AOT40). Da Pflanzen auch auf andere Stressereignisse mit Ethylenbildung und somit der Akkumulation von ACC-Konjugaten reagieren, sind die ACC-Konjugate vor allem im Freiland als ein eher unspezifischer Marker für Ozonstress zu sehen (Langebartels et al., 1997).

Die Konzentrationen an konjugiertem ACC in den **Buchenblättern** im Jahresgang 2000 korrelierten positiv mit den Schwankungen der Ozonkonzentrationen, welche am Standort gemessen wurden (Kapitel 3.2.1). Kurz vor Einsetzen der herbstlichen Seneszenz (Mitte September) wurde ein starker Einbruch in den ACC-Konjugat-Konzentrationen beobachtet, Ende September hatten die Werte wieder das Ausgangsniveau erreicht. Wilksch et al. (1998) beobachteten in Nadeln von Fichte einen ähnlich starken Rückgang der ACC- und MACC-Konzentrationen im September. Gleichzeitig trat ein hohes Ethylensignal auf, welches wahrscheinlich die herbstliche Seneszenz eingeleitet hatte.

Bei krautigen Pflanzen erfolgt die Bildung von „Stress-Ethylen“ und ACC als unmittelbare Antwort auf die Ozonbehandlung und hält für die Dauer von einigen Stunden an (Tingey et al., 1976). In immergrünen Bäumen wurde im Gegensatz dazu eine länger andauernde Erhöhung der Ethylen- und ACC-Konzentrationen beobachtet (Langebartels et al., 1997). Bei Jungbuchen in Klimakammern erreichte die Ethylen-Konzentration erst 10 h nach den höchsten auftretenden Ozonkonzentrationen ihr Maximum (zwischen 20 und 24 Uhr) und hielt den hohen Level bis zum nächsten Tag (Anegg, 1999). In den untersuchten Tagesgängen von ACC und der ACC-Konjugate in Buchenblättern konnte vor allem unter $2xO_3$ eine diurnale Rhythmik beobachtet werden (Kapitel 3.2.1). Eine einmalige Untersuchung von Buchenblättern, welche im Jahr 2000 nachts geerntet worden waren, zeigte 2 - 3-fach erhöhte ACC-Konjugat-Konzentrationen.

Weiterhin wurde untersucht, ob zusätzlich zur Ozonbelastung die Fraßaktivität der Zwergzikade *Fagocyba cruenta* einen Einfluss auf die Ethylenbiosynthese in **Buchenblättern** ausübte. Gerade unter $2xO_3$ wurden hohe Fraßschäden in der Schattenkrone beobachtet (Kapitel 3.2.1). Da das Alter der Fraßschäden nicht bestimmt werden konnte, war es nicht möglich, Aussagen über die kurzfristige Wirkung des Zikadenfraßes auf die Ethylenbiosynthese zu machen. Langfristig hatte die Fraßaktivität von *Fagocyba cruenta* keine Erhöhung der ACC-Akkumulation im Blatt zur Folge (Kapitel 3.2.1) Die gemessene Erhöhung von ACC-Konjugaten in der

Schattenkrone von Buche unter $2xO_3$ ist sehr wahrscheinlich nicht auf biotische Stressfaktoren, sondern auf das $2xO_3$ -Regime zurückzuführen.

Aufgrund der Ergebnisse dieser Studie kann gefolgert werden, dass konjugiertes ACC auch bei adulten **Buchen** im Freiland ein guter Indikator für oxidativen Stress ist. Allerdings bleibt die Frage zu klären, ob konjugiertes ACC im Zellstoffwechsel wieder zu ACC reaktiviert werden kann, oder als terminaler Metabolit aus der Zelle abtransportiert wird. Die Rolle von Ethylen bei der Verstärkung von Ozonschädigung an Buchenblättern wird auf Seite 150 im Rahmen des ACC-Zugabe-Experimentes diskutiert.

Polyamine

Polyamine, vor allem Putrescin, spielen eine wichtige Rolle beim Schutz des Photosyntheseapparates vor Ozon (vgl. Kapitel 1.3.2; Navakoudis et al., 2003). Bei Tabak (*Nicotiana tabacum*) wurde eine Abnahme der Konzentrationen an Putrescin und Spermidin nach Ozonbehandlung beobachtet (Navakoudis et al., 2003). Langebartels et al. (1991; 1997) fanden erniedrigte Putrescin-Konzentrationen in Fichtennadeln nach Ozonbehandlung. In einem Versuch mit Kiefer (*Pinus sylvestris*) wurde eine Abnahme des Putrescin- und Spermidin-Gehaltes in ozonbehandelten Kiefernadeln erst nach Ende der O_3 -Behandlung in der darauf folgenden Vegetationsperiode beobachtet (vgl. Kapitel 4.1.5; Suorsa et al., 2002). Bei diesen Kiefern waren keine sichtbaren Blattschädigungen aufgetreten.

In einem ozonsensitiven Klon des Weißklee (*Trifolium repens*) war der Gesamt-Gehalt an freien Polyaminen unter Ozonbehandlung bis zu 37 % verringert im Vergleich zu dem ozontoleranten Klon (Vandermeiren et al., 2002). Allerdings reagierte der ozonsensitive Klon mit einer Erhöhung der Putrescin- und Spermidin-Gehalte auf die Ozonbehandlung, während Ozon keine Veränderungen der Polyamin-Gehalte bei dem ozontoleranten Klon hervorrief. Auch bei Jungbuchen wurde im Juni eine vorübergehende Erhöhung der Putrescin- und Spermidin-Konzentrationen unter $2xO_3$ beobachtet (Anegg, 1999). Im August waren die Putrescin- und Spermidin-Konzentrationen dann signifikant erniedrigt unter $2xO_3$. Die Buchen mit geringeren Putrescin-Gehalten reagierten empfindlicher auf Ozon (Anegg, 1999). Unterschiedliche Stressanfälligkeit wurde bei Buche in Abhängigkeit vom ontogenetischen Entwicklungsstadium der Buchenblätter beobachtet: Polle et al. (2001) zeigten, dass Buchenblätter während ihres Wachstums besonders anfällig für oxidativen Stress sind, während die ausgewachsenen Blättern besonders gut gegen oxidativen Stress geschützt sind.

Die adulten **Buchen** im Kranzberger Forst zeigten keine veränderten Putrescin-, Spermidin- und Spermin-Konzentrationen in der $2xO_3$ -Behandlung im Jahresgang (Kapitel 3.2.1). Bei der während der Tagesgangmessung untersuchten Buche unter $2xO_3$ wurden allerdings signifikant höhere Putrescin-Gehalte festgestellt als bei der Vergleichsbuche unter $1xO_3$. Dies ist sehr wahrscheinlich als Unterschied zwischen den Individuen zu deuten, da im Mittel zwischen den Buchen unter $1xO_3$ und $2xO_3$ kein Unterschied in den Polyamin-Gehalten zu finden war und die Buche unter $2xO_3$ auch deutlich höhere ACC-Gehalte aufwies als die Vergleichs-Buche unter $1xO_3$. Dennoch zeigte gerade die Buche unter $2xO_3$ eine ausgeprägte Tagesrhythmik: Die höchsten Putrescin-Gehalte waren in den früheren Morgenstunden feststellbar, das konjugierte ACC verhielt sich am ersten Tag gegenläufig (vgl. Kapitel 1.3.2 und 3.2.1).

Bei den adulten **Fichten** im Kranzberger Forst zeigte sich nach 3-monatiger erhöhter Ozonexposition eine signifikante Abnahme der Putresin-Konzentrationen in den diesjährigen Nadeln. Dieser Effekt verstärkte sich mit Dauer der Ozonbehandlung in den einjährigen Nadeln (Kapitel 3.2.1). Spermidin und Spermin hatten nicht auf die erhöhte Ozonbehandlung reagiert. Bei Fichte traten im Kranzberger Forst ebenfalls keine sichtbaren Blattschädigungen auf (s.o.).

Phenolische Inhaltsstoffe

Salicyl- und Gentsinsäure: Salicylsäure (SA) fördert den oxidativen Zelltod: Eine externe Zugabe von SA erhöhte die Anfälligkeit von *Arabidopsis* für den oxidativen Zelltod (Rao et al., 2002). In der Zelle gebildete, erhöhte SA-Konzentrationen förderten den oxidativen Zelltod bei *Arabidopsis thaliana* (Rao et al., 2002) und *Nicotiana tabacum* (Pasqualini et al., 2002). In der Abwehrantwort von Pflanzenzellen auf Pathogene spielen sowohl die SA (Yalpani et al., 1991) als auch die Gentsinsäure (Bellés et al., 1999) eine Rolle bei der Induktion von Abwehrproteinen. Morris et al. (2000) fanden heraus, dass SA zur Induktion einiger Gene während der herbstlichen Seneszenz in *Arabidopsis thaliana* unbedingt notwendig ist. Vor allem der Zelltod im Endstadium der herbstlichen Seneszenz wird durch SA reguliert.

Sowohl die Salicyl- als auch die Gentsinsäure-Konzentrationen zeigten in der Sonnen- und Schattenkrone der adulten **Buchen** im zweiten Behandlungsjahr eine Erhöhung unter $2xO_3$ (für die Konjugate signifikant). Dies deutet auf eine biochemische Abwehr-Antwort der Blattzellen auf den erhöhten oxidativen Stress unter $2xO_3$ hin. Die Hypothese, dass Ozon der Auslöser des aufgetretenen beschleunigten herbstlichen Blattfalls ist (Kapitel 3.3.2), wird durch diesen Befund gestützt.

Gesamtkonzentration an phenolischen Inhaltsstoffen: Ozon ruft die Akkumulation von phenolischen Inhaltsstoffen in verschiedenen Bäumen hervor (Langebartels et al., 1997). In Birke (*Betula pendula*) wurde die Entgiftung der durch Ozonbehandlung hervorgerufenen ROS durch die Anhäufung von anti-oxidativ wirkenden Phenolen gesteigert (Yamaji et al., 2003). Phenole leisteten somit neben dem Ascorbatpool einen wichtigen Beitrag zum Entgiftungspotential der Zelle gegen oxidativen Stress.

Im Rahmen des SFB 607 (AG, Dr. W. Heller) wurden über eine gesamte Vegetationsperiode Analysen der phenolischen Inhaltsstoffe in den Blättern der adulten **Buchen** im Kranzberger Forst durchgeführt. Auffällige Unterschiede fanden sich zwischen Schatten- und Sonnenblättern: In den Schattenblättern fehlten die UV-B-Schutzpigmente (Flavonol-3-glycoside) nahezu vollständig (Sandermann et al., 2004). Im Gesamtgehalt der löslichen Phenole in den Buchenblättern zeigte sich kein Unterschied zwischen den beiden Ozonregimen in Sonnen- und Schattenkrone. Für Kaempferol-3-glucosid waren in den Sonnenblättern der ozonbehandelten Bäume tendenziell erhöhte Konzentrationen erkennbar (Sandermann et al., 2004).

Tetramethoxybiphenyl: Das früher bereits als mögliches Phytoalexin der **Buche** beschriebene 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl (Zielke & Sonnenbichler, 1990) wurde im Zusammenhang mit der Ausbreitung von *Apiognomonina errabunda* in Buchenblättern im Rahmen des SFB 607 (Arbeitsgruppe Dr. W. Heller, Dr. G. Bahnweg) analysiert und quantifiziert. Es wurde eine Anreicherung dieser Verbindung im Bereich von Blattnekrosen festgestellt. Während die

Verbindung auch im gesunden, an die pilzbedingte Nekrose grenzenden Gewebe auftrat, war weiter entferntes Blattgewebe frei davon. In der Nekrose selbst war dieses Biphenyl der einzige sekundäre Inhaltsstoff, der nachweisbar war.

Tetramethoxybiphenyl wurde auch in den mit ACC-behandelten Buchenblättern nachgewiesen (Kapitel 3.2.3), während es in den Kontrollblättern nicht auftrat, obwohl auch diese nekrotische Blattfläche aufwies.

Ascorbat- und Glutathion-Gehalte

Ascorbat und Glutathion-Konzentrationen bestimmen das Entgiftungspotential von Pflanzenzellen gegenüber Sauerstoffradikalen (Luwe et al., 1993; Luwe & Heber, 1995; Polle et al., 1999; Smirnov, 2000; Tausz et al., 2002; Wieser et al., 2002a, b). Apoplastisches Ascorbat bildet die erste Abwehrlinie gegen Ozon (Polle et al., 1995). In Spinat (*Spinacea oleracea*) waren die jüngsten Blätter, welche die höchsten apoplastischen Ascorbat-Konzentrationen aufwiesen, am besten gegen Ozonschädigung geschützt (Luwe et al., 1993). Der ozonresistente Tabak Bel B wies eine signifikant höhere Gesamtascorbat-Konzentration auf als die ozonsensitive Sorte Bel W3 (Pasqualini et al., 2002). Im Gegensatz dazu beobachteten Vahala et al. (2003) in Pappel (*Populus tremula* x *P. tremuloides*) die ozonbedingte Nekrosenbildung unabhängig vom Redox-Status des Glutathion-Pools der Zellen.

Wieser et al. (2002a, 2003) zeigten, dass durch Bezug der Ascorbat- und Glutathion-Konzentrationen auf die Blattoberfläche diese als ein Indikator für die Entgiftungskapazität von Buchenblättern und Fichtennadeln gesehen werden konnten. Weniger ozonempfindliche Altbäume wiesen höhere Konzentrationen an Gesamt-Ascorbat und Glutathion bezogen auf die Blattoberfläche auf als die ozonsensitiven Jungbäume.

In den untersuchten **Buchen** im Kranzberger Forst wurden am Ende des ersten Behandlungsjahres erhöhte Ascorbat-Konzentrationen in den Sonnenblättern unter $2xO_3$ nachgewiesen (SFB 607; AG Prof. C. Lütz und Prof. H. Rennenberg). Buche unter $2xO_3$ war in der Lage, den Ascorbat-Spiegel dem erhöhten oxidativen Stress anzupassen. Glutathion zeigte in **Buche** und **Fichte** keine deutliche Reaktion auf die erhöhte Ozonbehandlung. Auf Trockengewichtsbasis enthalten Buche und Fichte gleich hohe Ascorbat- und Glutathion-Konzentrationen in ihren Zellen, nur die Schattenblätter von Buche wiesen um 50 % geringere Glutathion-Konzentrationen auf als die Sonnenblätter. Auf Oberflächenbasis enthalten die Sonnenblätter von Buche ca. 4-mal mehr Ascorbat und 6-mal mehr Glutathion als Schattenblätter. Fichtennadeln enthalten in der Sonnenkrone etwa 1.5-mal mehr Ascorbat und genauso viel Glutathion (in Sonnen- und Schattenkrone) wie die Sonnenblätter von Buche.

Nach neuesten Erkenntnissen dient Ascorbat nicht nur der Entgiftung von ROS, sondern spielt eine regulative Rolle in der Antwort von Pflanzen auf erhöhte Ozonregime und oxidativen Stress (Conklin & Barth, 2004). Niedrige Konzentrationen an Ascorbat haben höhere Konzentrationen an reaktiven Sauerstoffspezies in der Pflanzenzelle zur Folge und somit eine erhöhte Anfälligkeit für den oxidativen Zelltod. Eventuell ist auch ein direkter Einfluss von Ascorbat auf die Genregulation vorhanden: Niedrige Ascorbat-Konzentrationen fördern die Induktion von Abwehrgenen, z.B. über erhöhte Ethylen- und SA-Konzentrationen in der Zelle.

Tab. 4-2: Ascorbat- und Glutathion-Konzentrationen in Buchenblättern und Fichtennadeln aus der Sonnen- und Schattenkrone im Kranzberger Forst August / September 2000. Mittelwerte +/- Standardfehler: $n = 3 - 5$. Flächenbezug bei Buche auf projizierte Oberfläche, bei Fichte auf Gesamtoberfläche. + = Mischprobe aus Sonnen- und Schattenkrone. * = $p < 0.05$. Abgeschätzt aus 3 x Standardfehler. Messungen und Daten von X. Liu, H. Rennenberg und C. Lütz, vgl. Nunn et al. (2005b).

	Ascorbat [$\mu\text{mol g dw}^{-1}$]	[$\mu\text{mol m}^{-2}$]	Glutathion [$\mu\text{mol g dw}^{-1}$]	[$\mu\text{mol m}^{-2}$]
Buche				
1xO ₃ Schatten	2.7 +/- 0.5	73.4 +/- 13.1	0.16 +/- 0.06	4.9 +/- 1.9
2xO ₃ Schatten	2.4 +/- 0.1	65.3 +/- 3.7	0.11 +/- 0.04	3.3 +/- 1.1
1xO ₃ Sonne	2.7 +/- 0.2	247.2 +/- 18.6	0.34 +/- 0.08	27.3 +/- 6.7
2xO ₃ Sonne	3.4 +/- 0.2 *	311.7 +/- 22.4 *	0.29 +/- 0.11	21.0 +/- 8.0
Fichte				
1xO ₃ Schatten			0.29 +/- 0.12	24.9 +/- 9.9
2xO ₃ Schatten			0.28 +/- 0.07	24.3 +/- 5.9
1xO ₃ Sonne	2.3 +/- 0.4 +	199.9 +/- 37.5 +	0.34 +/- 0.08	28.7 +/- 6.6
2xO ₃ Sonne	1.9 +/- 0.1 +	159.3 +/- 12.7 +	0.32 +/- 0.03	27.7 +/- 2.9

Versuche zur Rolle von Ethylen bei der Verstärkung von Ozonschädigung an Buchenblättern

Um die Rolle von Ethylen bei der Verstärkung von Ozoneffekten an Buchenblättern zu untersuchen, wurden in einem separaten Versuch an adulten **Buchen** im Freiland einzelne Äste mit ACC behandelt (Kapitel 3.2.3). Die Freilandbuchen waren in der Lage, exogen zugegebenes ACC in Ethylen umzuwandeln, da nach 2-stündiger Expositionsdauer der Buchenäste in Teflontüten die Ethylenkonzentration bei den ACC-behandelten Ästen ca. 66 % höher war als in der Kontrolle. Chen & Wellburn (1989) berichteten, dass Fichtennadeln in der Lage sind, aus exogenem ACC Ethylen zu synthetisieren.

Durch die exogene ACC-Zugabe konnten bei Buche Blattschädigung und verfrühter Blattfall an Sonnenblättern verstärkt werden. Dabei wurde die blattinterne Ethylensynthese und ACC-Produktion hoch signifikant angeregt (Abb. 4-3), was wiederum zur Bildung von Ethylen und konjugiertem ACC führte (Kapitel 3.2.3; Nunn et al., 2005a). Die signifikante Hemmung der Putrescin-Bildung könnte zur Folge haben, dass die Blätter schlechter gegen oxidativen Stress geschützt sind (Abb. 4-3; Suorsa et al., 2002; Navakoudis et al., 2003). Die Blätter würden empfindlicher für Ozon, reagierten mit einer schädigungsverstärkenden internen Bildung von ACC und Salicylsäure, welche die pflanzliche Abwehr aktivierte und somit den oxidativen Zelltod und die Blattalterung verstärkte. Der signifikante Anstieg an konjugierter Salicylsäure (SA) in den +ACC-Blättern zeigte, dass langfristig der oxidative Zelltod-Zyklus sowie die pflanzliche Abwehr stimuliert worden waren (Abb. 4-3). Die freie SA allerdings zeigte keine Reaktion auf die ACC-Zugabe. Weiterhin wurde ein tendenzieller Anstieg der freien Gentisinsäure nach ACC-Behandlung festgestellt. Zusätzlich konnte das früher bereits als mögliches Phytoalexin der Buche beschriebene 3,3',4,4'-Tetramethoxybiphenyl (Zielke & Sonnenbichler, 1990) ausschließlich in den mit ACC-behandelten Buchenblättern gefunden werden (Kapitel 3.2.3), was ebenfalls auf eine Stimulierung der pflanzlichen Abwehr hindeutet.

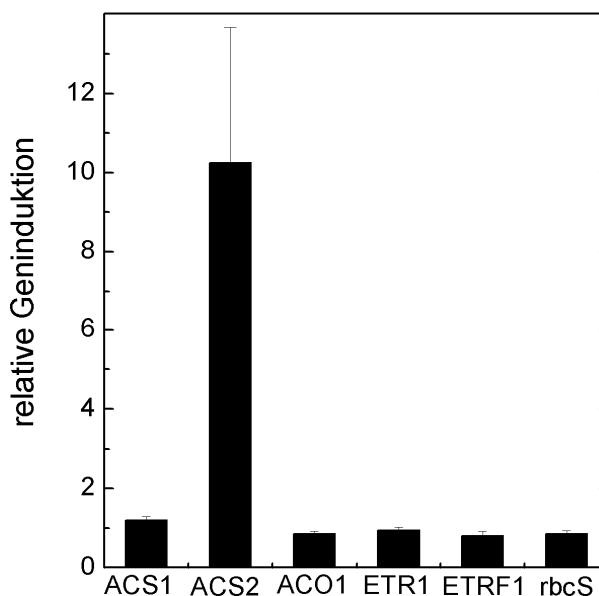


Abb. 4-2: Induktion von ACS2 bei Altbuchen im Freiland. Messungen und Abbildung von G. Betz aus Nunn et al. (2005a). ACS1 = ACC Synthase Isoform 1; ACS2 = ACC Synthase Isoform 2; ACO1 = ACC Oxidase Isoform 1; ETR1 = Ethylenrezeptor 1; ETRF1 = ethylenabhängiger Transkriptionsfaktor 1; rbcS = RUBISCO kleine Untereinheit.

Auf molekularer Ebene konnte in Zusammenarbeit mit G. Betz (Institut für Biochemische Pflanzenpathologie, GSF) gezeigt werden, dass durch die externe ACC-Zugabe die ACC-Synthase 2 (ACS2) bei **Buche** induziert worden war (Abb. 4-2; Abb. 4-3; Nunn et al., 2005a).

Auch ohne zusätzliche Verstärkung des programmierten Zelltodes durch Ethylen korrelierte die flächig-nekrotische Blattfläche bei Buche im Kranzberger Forst signifikant positiv mit den Konzentrationen an konjugiertem ACC und signifikant negativ mit den Polyamin-Gehalten in den Buchenblättern (Kapitel 3.2.4).

Aus den Ergebnissen der vorliegenden Studie kann gefolgert werden, dass Ozon, sobald es über die Stomata ins Blattinnere gelangt ist, bei **Buche** den programmierten Zelltod (Chen & Wellburn, 1989; Nakajima et al., 2001; Rao & Davis, 2001; Moeder et al., 2002; Overmyer et al., 2003), durch eine sich selbst verstärkende Reaktion („oxidative burst“) auslöst (Abb. 4-3). Ethylen spielt darin eine Schlüsselrolle und führt zu Zelltod (Intercostal-Nekrosen) und verfrühtem Blattfall. Die sich in der Zelle befindenden Polyamine haben eine schädigungsdämpfende Wirkung (Abb. 4-3). Salicylsäure dagegen spielt eine den oxidativen Zelltod verstärkende Rolle (vgl. Kapitel 1.3.4).

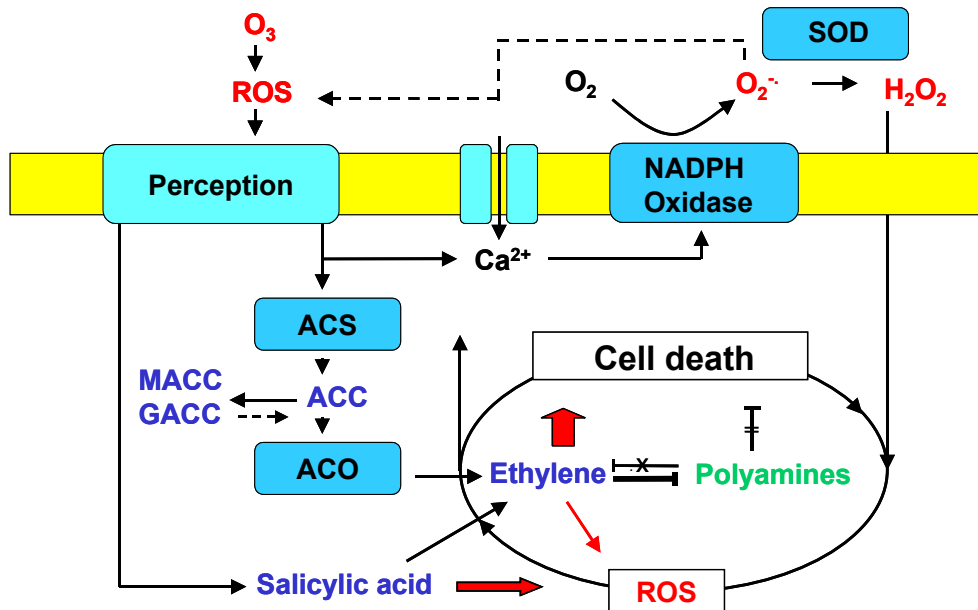


Abb. 4-3: Schema der Regulation des oxidativen Zelltodzyklus durch Ethylen, Polyamine und Salicylsäure nach Rao & Davis (2001), Overmyer et al. (2003), Langebartels & Kangasjärvi (2004). ROS= reaktive Sauerstoffspezies; SOD= Superoxid-Dismutase; ACS= ACC-Synthase; ACC= 1-Aminocyclopropan-1-carbonsäure; ACO= ACC-Oxidase; MACC= Malonyl-ACC; GACC= γ -Glutamyl-ACC.

Für adulte **Buchen** im Kranzberger Forst wird ein nichtlinearer Zusammenhang zwischen Blattschädigung und „Ozon-Stress“ vermutet. Trotz Verdopplung der am Standort herrschenden Ozonkonzentrationen wurde bei Buche unter $2xO_3$ keine Verdopplung der Blattschädigungen beobachtet (Kapitel 3.3.1).

Diese Vermutungen werden durch Untersuchungen von Landolt et al. (1996) und (Anegg, 1999) bestätigt, die für Esche (*Fraxinus excelsior*) und Buche keine lineare Abhängigkeit der ozonbedingten Blattschädigungen von AOT40 fanden. In einem Klimakammerexperiment mit Jungbuchen wurde die vom Zelltod betroffene Blattfläche bei **Buche** mit der gemessenen Ethylen dosis korreliert und es ergab sich ein hoch signifikanter, nichtlinearer Zusammenhang (Anegg, 1999). Nunn et al. (2005a) vermuteten, dass in Buchenblättern oberhalb eines bestimmten Ethylenwertes (ungefähr $1 \mu\text{mol g}^{-1} \text{fw}$; vanCamp et al., 1998; Langebartels & Kangasjärvi, 2004) der oxidative Zelltodzyklus in Gang gesetzt wird, welcher unwiderruflich zu Zelltod und Blattverlust führt.

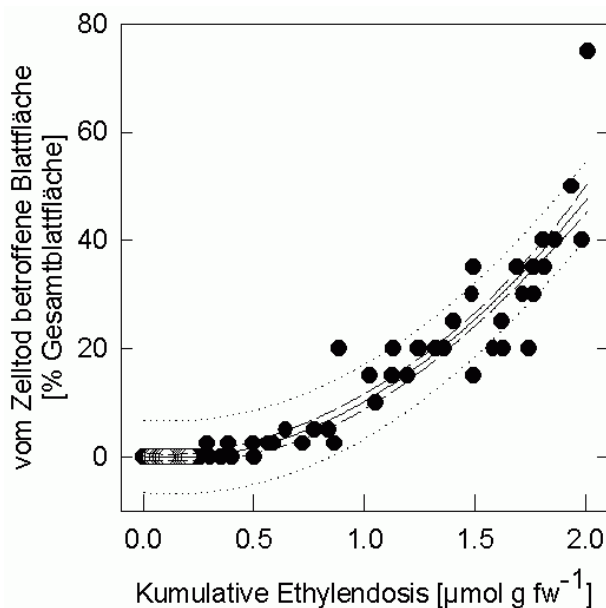


Abb. 4-4: Die von Buchenblättern emittierte, kumulative Ethylenendosis im Bezug zur vom Zelltod betroffenen Blattfläche in [%] der Gesamt-Blattfläche. Abbildung von S. Anegg aus Nunn et al. (2005a).

Interaktion zwischen Ozon und anderen Pflanzenkrankheiten

Pflanzen, welche durch einen exogenen Faktor, z.B. Trockenheit, Nährstoffmangel oder Ozon, in ihrer Photosyntheseleistung limitiert werden, sind oft anfälliger für Krankheiten (Sandermann & Matyssek, 2004). Sandermann (1996, 2000) berichtete über unterschiedliche Auswirkungen des Ozoneinflusses auf Wirt-Parasit-Interaktionen. Ozon konnte sowohl erhöhte Abwehrleistung in Pflanzen gegen Pathogenbefall hervorrufen (Sandermann, 2000) als auch die Pflanzen anfälliger gegen weitere Stress-Ereignisse machen (Matyssek & Sandermann, 2003).

Im Rahmen des SFB 607 wurde die ozonbedingte Veränderung der Wirt-Parasit-Interaktionen am Beispiel des endophytischen Pilzes *Apiognomonia errabunda* und der **Buche** untersucht (AG Dr. G. Bahnweg, Institut für Biochemische Pflanzenpathologie, GSF). In den Jahren 2001 und 2002 wurden in Schattenblättern im Vergleich zu Sonnenblättern erhöhte *Apiognomonia*-DNA Gehalte (als Maß für die Pilzbiomasse) über den gesamten Beprobungszeitraum hinweg nachgewiesen (Dr. G. Bahnweg, pers. Mitteilung; Sandermann et al., 2004). Im Frühjahr war in den Sonnenblättern stets ein hemmender Einfluss von $2xO_3$ auf die Pilzbiomasse beobachtbar. Im Sommer und Herbst war dieser Effekt nicht mehr ausgeprägt. Der Einfluss der $2xO_3$ -Behandlung auf die Buche-Pilz-Interaktion war in dieser Studie stark abhängig vom Entwicklungsstadium des Buchenblattes. Die um den Faktor 10 geringere Pilzbiomasse in den Sonnenblättern gegenüber den Schattenblättern korrelierte negativ mit einer erhöhten Konzentration an löslichen phenolischen Inhaltsstoffen. In Laborversuchen wirkte das Phenol Chlorogensäure in Konzentrationen, welche in Sonnenblättern von Buchen im Kranzberger Forst gemessen wurden, hemmend auf das Pilzwachstum.

4.1.3 Zusammenhang zwischen Blattschädigung, Ozonkonzentrationen und Lichtstress

Die Entwicklung der visuellen Blattschädigung bei **Buche** im Kranzberger Forst war nicht linear von den Ozonkonzentrationen abhängig (vgl. Kolb & Matyssek, 2001, Matyssek & Sandermann,

2003) und verlief bei den einzelnen Individuen unterschiedlich. Ozonbedingte Intercostal-Nekrosen traten im zweiten Behandlungsjahr (2001) schon Anfang Juni auf, nahmen dann aber an Fläche bei den betroffenen Individuen bis Mitte/Ende August nicht weiter zu. Erst ab Ende August konnte z.T. ein Anstieg der ozonbedingten Intercostal-Nekrosen beobachtet werden. Polle et al. (2001) zeigten, dass Buchenblätter während ihres Wachstums besonders anfällig für oxidativen Stress sind. Die ausgewachsenen Buchenblätter waren danach bis Mitte August besonders gut gegen oxidativen Stress geschützt, danach stieg ihre Anfälligkeit für oxidativen Stress wieder stark an. Intensive Wärmeperioden mit hohen Ozon-Konzentrationen während des Blattaustriebes könnten das frühe Auftreten von oxidativem Zelltod (Intercostal-Nekrosen) im Frühjahr 2001 gefördert haben. Während feuchter Vegetationsperioden (drittes Behandlungsjahr 2002) dominierten Schädigungen durch Pilzbefall. Die typischen Ozonschädigungen infolge von oxidativem Zelltod (Intercostal-Nekrosen), Chlorophyllabbau und Bräunungsreaktionen („bronzing“) wurden durch den Pilzbefall „maskiert“ (Vollenweider et al., 2003a). Der Witterungsverlauf innerhalb einer Vegetationsperiode hatte sehr wahrscheinlich einen bedeutenden Einfluss auf die Ozonsymptomausprägung bei Buche in der Sonnenkrone. Je nach Niederschlagsmenge, Anzahl der Sonnenstunden und der zeitlichen Abfolge von Warm- oder Feuchtperioden entwickelten sich verschiedene Symptome und Schädigungsgrade (eigene Beobachtungen). Außerdem wurden die typischen ozonbedingten Intercostal-Nekrosen an Buchenblättern im Kranzberger Forst ausschließlich in den obersten 50 cm, dem sonnenexponierten Teil der Baumkrone gefunden. Durch Messungen der Chlorophyllfluoreszenz (Effizienz der Quantenausbeute, vgl. Kapitel 3.5.1) konnte festgestellt werden, dass die Blätter der Sonnenkrone unter erheblich höherem Lichtstress (= oxidativer Stress) standen als die Blätter der Schattenkrone. Auch sprechen die erhöhten Ascorbat- und Glutathion-Konzentrationen auf Blattoberflächenbasis in Sonnen- im Vergleich zu Schattenblättern (Kapitel 4.1.2) für einen erhöhten Entgiftungsbedarf in der Sonnenkrone. Eine zusätzliche durch Ozon hervorgerufene Bildung von ROS könnte in Sonnenblättern die Entgiftungskapazität der Zellen überschritten haben (vgl. Kapitel 4.1.2).

An adulten Buchen im Bayerischen Wald traten ozonbedingte nekrotische Blattschädigungen auch nur in der obersten Sonnenkrone auf (Baumgarten, 1999). Auch Vollenweider et al. (2003b) bestätigten einen Zusammenhang zwischen ozonbedingten Blattschädigungen und der Lichtexponierung des Blattes. Sie fanden Intercostal-Nekrosen (Zelltod) fast ausschließlich in sonnenexponierten Blättern oder Blattteilen. Mikroskopische Analysen zeigten, dass sich die vom oxidativen Zelltod betroffenen Zellen der Intercostal-Nekrosen auf der lichtexponierten Blattoberseite, im Palisaden-Parenchym befinden. Die Beschattung von Teilen des Blattes führte zu deutlich geringerer Symptomausprägung. Ozoninduzierter Zelltod wurde bei Tabak (*Nicotiana tabacum*, Wohlgemuth et al., 2002) und Birke (*Betula pendula*, Pellinen et al., 1999) ebenfalls hauptsächlich im Palisaden-Parenchym nachgewiesen.

Gerade im Rahmen der Waldzustandserfassung muss die Begrenzung der ozonbedingten Blattschädigungen auf die Sonnenkrone, bei einer Baumart mit einer ausgeprägten Schattenkrone wie Buche, unbedingt berücksichtigt werden. Es ist deshalb notwendig, Blattproben aus der obersten, sonnenexponierten Kronenschicht für die Beurteilung von ozonbedingten Blattschädigungen heranzuziehen.

4.1.4 Auswirkung der Ozonbehandlung auf die stomatäre Leitfähigkeit

In der Literatur zeigten die meisten Studien mit Bäumen eine Reduzierung der Blattleitfähigkeit unter erhöhtem Ozon (Kolb & Matyssek, 2001). In den Studien von Taylor et al. (1988) und Matyssek et al. (1991, 1995a) blieb $g_{H_2O_s}$ dauerhaft erniedrigt. Unter kontrollierten Bedingungen führte Ozon zu erhöhter Zellpermeabilität für K^+ , was ein Schließen der Stomata zur Folge hatte (Heath & Taylor, 1997). Die erhöhte Ethylenproduktion unter Ozonbehandlung (vgl. Kapitel 4.1.2) könnte ebenfalls zur Reduktion der stomatären Leitfähigkeit beitragen (Taylor et al., 1988). Eine 10-fache Erhöhung von exogen zugegebenem Ethylen reduzierte die stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheserate bei Sojabohne (*Glycine max*) um 32 % bzw. 22 %. Die Reduzierung der Photosyntheserate durch Ozon hat einen höheren C_i und somit eine Verringerung der stomatären Leitfähigkeit zur Folge. Ozon kann allerdings auch die enge Beziehung zwischen Photosyntheserate und stomatärer Leitfähigkeit stören (Matyssek et al., 1995a, Tjoelker et al., 1995) und somit die WUE senken. Es wurde auch eine verschlechterte stomatäre Regulation („stomatal sluggishness“) bei *Ponderosa pine* (Grulke et al., 2004) und Fichte (Maier-Maercker, 1998) beobachtet. Unter kontrollierten Bedingungen verloren die Stomata von Fichte ihre präzise Regulationsfähigkeit unter O_3 -Einfluss. Der Fichtenzweig unter Ozonbehandlung hielt die Stomata länger offen als der Kontrollast unter Reinluftbedingungen, jedoch erfolgte nach einiger Zeit der abrupte Schluss der Stomata am ozonbehandelten Fichtenzweig. Danach hielt dieser die Stomata für längere Zeit fast ganz geschlossen. Dieses Verhalten wurde bei Feldversuchen insbesondere während Trockenperioden beobachtet. Es wurde allerdings auch eine vorübergehende Erhöhung von $g_{H_2O_s}$ (Leonardi & Langebartels 1991; Pearson & Mansfield, 1993; 1994; Grams et al., 1999) unter erhöhtem Ozoneinfluss beobachtet.

Die untersuchten **Buchen** im Kranzberger Forst zeigten in Sonnen- und Schattenkrone unter $2xO_3$ im ersten und zweiten Behandlungsjahr eine tendenziell erhöhte stomatäre Leitfähigkeit ($g_{H_2O_s}$) gegenüber 1999, dem Jahr vor Initiierung des erhöhten Regimes. Im dritten Behandlungsjahr war die stomatäre Leitfähigkeit unter $2xO_3$, wie im Jahr 1999, wieder signifikant niedriger als unter $1xO_3$. Ozon hatte also eine vorübergehende Erhöhung von $g_{H_2O_s}$ zur Folge gehabt. Bei **Fichte** konnte in der Sonnenkrone kein Einfluss von $2xO_3$ auf $g_{H_2O_s}$ festgestellt werden, in der Schattenkrone war $g_{H_2O_s}$ unter $2xO_3$ signifikant erniedrigt. Die gemessenen stomatären Leitfähigkeiten ($g_{H_2O_s}$) bei Fichte entsprachen denen von Zimmermann et al. (1988) und Matyssek (1986). Es konnten keine Unterschiede in der maximalen Leitfähigkeit zwischen den Nadeljahrgängen festgestellt werden. Auch Zimmermann et al. (1988) fand keine signifikanten Unterschiede in der Leitfähigkeit verschieden alter Nadeljahrgänge, im Gegensatz zu Wieser et al. (2000), der in den ersten drei Jahrgängen eine höhere Leitfähigkeit fand als in den älteren.

Das $2xO_3$ -Regime erhöhte die stomatäre Leitfähigkeit bei **Buche** nur vorübergehend, bei **Fichte** trug eine verringerte $g_{H_2O_s}$ unter $2xO_3$ in der Schattenkrone maßgeblich zu einer reduzierten COU bei. Veränderungen in der WUE traten nicht auf.

4.1.5 Chronische Effekte: Langzeitexposition unter erhöhtem Ozon

Viele Studien betrachteten nur Kurzzeiteffekte eines erhöhten Ozonregimes auf Bäume u.a. (Pearson & Mansfield, 1993; Kull et al., 1996; Zeuthen et al., 1997; Dixon et al., 1998; Lütz et al., 2000). Bäume allerdings sind langlebige Individuen, weshalb nur durch längerfristige Studien eine Aussage über die Ozonempfindlichkeit gemacht werden kann (Skärby et al., 1998). Außerdem können bei akuter und chronischer Ozonexposition unterschiedliche Schädigungen auftreten, selbst wenn die kumulative Ozonexposition die gleiche ist (Reich, 1987). Nach Rao & Davis (2001) ruft die chronische Ozonbelastung verfrühte herbstliche Seneszenz hervor, während Spitzenbelastungen akute Ozonschädigungen, wie Membranschäden und oxidativen Zelltod bedingen. Matyssek & Sandermann (2003) gaben zu bedenken, dass akuter Ozonstress für Pflanzen unter natürlichen Bedingungen kaum auftritt, da Ozon unter Feldbedingungen meist chronisch erhöht ist. Sie legten dar, dass unter chronischem Ozonstress im pflanzlichen Organismus eine Akklimatisierung stattfindet, die zu erhöhter Abwehr- (Antioxidantien-Konzentrationen) und Reparaturleistung führen kann. Die visuellen Symptome des oxidativen Zelltodes wurden in Form von Intercostal-Nekrosen auch an **Buche** im Kranzberger Forst bestätigt.

In einer 5-jährigen Studie in „open-top“-Kammern mit Jungbäumen von *Liriodendron tulipifera* (Rebeck et al., 2004) reduzierte eine $1.5xO_3$ -Behandlung die Photosyntheserate um 14 % ($p < 0.05$) und gH_2O_s um 13 % ($p = 0.096$) gegenüber der Kontrolle mit gefilterter Luft. Im Vergleich zu der $1xO_3$ -Variante wurde die Photosyntheserate allerdings nur um 10 % (nicht signifikant) verringert, gH_2O_s zeigte keinen Unterschied. Die Atmungsrate (r_{day}) stieg gegenüber der Kontrolle mit gefilterter Luft um 35.5 % an, zu $1xO_3$ ergab sich kein Unterschied. Nach 5 Jahren zeigten sich erste Einbußen im Wachstum unter $1.5xO_3$ (nicht signifikant), obwohl die Photosyntheserate über alle Jahre hinweg erniedrigt war (vgl. **Buche** und **Fichte** vorliegende Studie; Kapitel 4.1.1). Rebeck et al. (2004) fanden die meisten signifikanten Ozoneffekte im ersten Jahr der Studie und eine sehr hohe Variation zwischen den Jahren. Sie folgerten, dass der negative Ozoneffekt mit dem Alter der Jungbäume abnimmt, und dass Langzeitstudien notwendig sind, um den Einfluss von erhöhtem Ozon auf Bäume einschätzen zu können.

Auch in der vorliegenden Studie war der Ozoneinfluss bei **Buche** in Sonnen- und Schattenkrone in Form von verfrühtem herbstlichen Blattfall und visuellen Blattschädigungen im ersten Behandlungsjahr am höchsten. Bis zum dritten Behandlungsjahr wurde der Unterschied zwischen $1xO_3$ und $2xO_3$ kontinuierlich geringer. Es könnte sein, dass hier ein Anpassungseffekt an die erhöhten Ozonwerte vorlag, da im ersten Ozonbehandlungsjahr Buchenblätter mit $2xO_3$ behandelt wurden, die aus Knospen entstanden waren, welche noch unter $1xO_3$ gebildet worden waren.

Bei Koniferen wurden nach frühen Ozoneffekten, welche meist reversibel waren, im nächsten Frühjahr trotz Aussetzen der Ozonbehandlung verspätete Ozoneffekte, sog. „memory-effects“ oder „carry-over effects“ beobachtet (Sandermann, 1996). Langebartels et al. (1998) berichteten für Fichte von Chlorosen, Chlorophyllabbau, visueller Blattschädigung (Intercostal-Nekrosen) und einer Reduktion der photosynthetischen Kapazität in den älteren Nadeln zur Zeit des Nadelaustriebes im nächsten Frühjahr bei stark erhöhten Ozonwerten. Ähnliche

Beobachtungen wurden auch für Kiefer (*Pinus sylvestris*; Langebartels et al., 1998; Polyamin-Gehalte; Suorsa et al., 2002), Fichte (Karlsson et al., 2000) und *Pinus ponderosa* (Stärkegehalt, Wurzelwachstum; Andersen, 1997) gemacht. Auch die Forsthärte von Koniferen wurde durch Ozon herabgesetzt Skärby et al. (1998). Eamus et al. (1990) und Eamus & Murray (1991) zeigten, dass bei Fichte Ozonbehandlung schon im zeitigen Frühjahr zu einem Anstieg der Photosyntheseleistung in 1-jährigen Nadeln und damit zu einem verfrühten Austrieb geführt hatte, woraufhin die Anfälligkeit für Spätfröste deutlich erhöht wurde. In diesen früheren Ozonstudien wurden allerdings im Freiland nicht vorkommende, unnatürlich hohe Ozonkonzentrationen von konstant 140 nl l⁻¹ verwendet.

In laubabwerfenden Baumarten wurden mittlerweile ebenfalls verspätete Reaktionen auf eine erhöhte Ozonbehandlung festgestellt: Oksanen & Saleem (1999) berichteten über weiterhin reduzierte Gehalte an RUBISCO, Chlorophyll und Stärke sowie geringerer stomatärer Leitfähigkeit und Photosyntheserate und einem reduzierten Wachstum bei Birke (*Betula pendula*) unter 1.7xO₃ nach einer über einjährigen Erholungsphase. Yonekura et al. (2004) fanden verfrühten Blattfall und im nächsten Frühjahr verspäteten Austrieb sowie eine geringere Blattanzahl nach chronischer Ozonbehandlung bei *Fagus crenata*.

Bei **Fichte** traten im Kranzberger Forst einige Reaktionen auf die 2xO₃-Behandlung erst im zweiten oder dritten Behandlungsjahr auf (verfrühter Austrieb, geringerer Blattbiomassezuwachs, reduzierte Photosyntheserate). Nur die Reaktionen der biochemischen Parameter, eine signifikante Erniedrigung der Polyamin-Konzentrationen in den Fichtennadeln, traten nach kurzer Zeit auf und waren über den Beobachtungszeitraum hin persistent. Bei **Buche** gab es im zweiten Behandlungsjahr eine signifikante Erhöhung der konjugierten Salicyl- und Gentisinsäure unter 2xO₃, welche im ersten Jahr nicht aufgetreten war. Erste Anzeichen eines reduzierten Blattbiomassezuwachses gab es erst im zweiten und dritten Behandlungsjahr. Generell kann bei Buche im Kranzberger Forst für den dreijährigen Versuchszeitraum aber nicht von sich verstärkenden chronischen Ozoneffekten gesprochen werden.

4.1.6 Sonnen- versus Schattenkrone

Die kumulative Ozonaufnahme (COU) war in den Schattenblättern von **Buche** und den Schattennadeln von **Fichte** um ca. 53 - 73 % niedriger als im Sonnenlaub (vgl. Kapitel 3.7, Tab. 3-14). Der Anteil der nächtlichen Ozonaufnahme an COU war in der Schattenkrone bei Buche um 1 %-Punkt und bei Fichte um 4 %-Punkte höher als in der Sonnenkrone (nächtliche COU = 8 % der gesamten COU einer Vegetationsperiode). Im Versuchsbestand lag die wesentlich geringere COU in der Schattenkrone hauptsächlich an der signifikant niedrigeren stomatären Leitfähigkeit des Schattenlaubes von Buche und Fichte im Vergleich zum Sonnenlaub (vgl. Kapitel 3.6.2, Tab. 3-11). Durch die kontinuierlichen Ozonmessungen mittels Passivsammlern und online-Ozonanalytoren konnte die vertikale Ozonverteilung innerhalb des Bestandskronendaches bestimmt werden, welche ebenfalls die Ozonaufnahmeraten in Sonnen- und Schattenkrone beeinflusst. In dem gut durchlüfteten Versuchsbestand (offener Stammraum bis 17 m Höhe) prägten sich keine starken Ozon-Gradienten aus (Nunn et al., 2002). Die Ozon-Konzentration war in der Schattenkrone unter 1xO₃ leicht erniedrigt, unter 2xO₃ sorgte die Free-Air-O₃-Begasungsanlage (Nunn et al., 2002; Werner & Fabian, 2002) für

eine annähernd gleichmäßige Ozonverteilung im Kronenraum. Im Gegensatz dazu fand Baumgarten (1999) in einem Buchenbestand ähnlicher Struktur (ebenfalls mit geschlossenem Kronendach) im Bayerischen Wald eine Abnahme der Ozonkonzentration innerhalb der Baumkrone (20 - 30 % Reduktion der Ozonkonzentration in Bodennähe).

Einige Studien sprechen für eine höhere Ozonempfindlichkeit der Schattenblätter von Laubbäumen gegenüber ihren Sonnenblättern (Matyssek et al., 1995a; Kolb & Matyssek, 2001). Jungbäume von *Acer saccharum* zeigten höhere Ozonschädigung wenn sie unter beschatteten Bedingungen wuchsen als die Vergleichsbäume unter sättigenden Lichtbedingungen (Volin et al., 1993). Fredericksen et al. (1996a) machte eine Entkopplung der Photosyntheserate von der Transpiration dafür verantwortlich: Schattenblätter transpirieren proportional mehr - und nehmen damit mehr Ozon auf - bei Bezug auf die geringere Photosyntheserate als Sonnenblätter. Deshalb herrscht in Schattenblättern eher Assimilat- und Energiemangel für Reparaturprozesse der oxidativen Schädigung. Gleiches berichteten Wei et al. (2004) für Jungbäume von *Acer rubrum*. Im Gegensatz dazu fanden Rebbeck et al. (2004) bei *Liriodendron tulipifera* keine Hinweise darauf, dass Schattenblätter eine höhere Ozonempfindlichkeit aufweisen als Sonnenblätter.

In der vorliegenden Studie zeigte das Schattenlaub von **Buche** einen erhöhten Befall von *Apiognomonina errabunda* („Buchenbräune“) unter $2xO_3$, makroskopische Zellschädigungen (Intercostal-Nekrosen) traten nur in der Sonnenkrone auf. Das Schattenlaub von Buche unter $2xO_3$ zeigte eine tendenzielle Erhöhung von konjugiertem ACC, konjugierter Salicyl- und Gentisinsäure und eine signifikante Reduktion der Photosyntheseleistung vor allem im Herbst 2002 (Tab. 4-1 c - d). In der Sonnenkrone wurde kaum ein Unterschied in der Photosyntheserate zwischen $1xO_3$ und $2xO_3$ gemessen, auch der Gehalt an konjugiertem ACC war nicht verändert. WUE der Sonnen- und Schattenblätter von **Buche** und **Fichte** veränderte sich nicht unter Ozonbehandlung. Verfrühte herbstliche Seneszenz trat allerdings in Sonnen- und Schattenkrone von **Buche** auf. Im Vergleich zwischen Sonnen- und Schattenkrone ergaben sich keine konsistenten Reaktionsmuster der untersuchten Parameter zwischen den Jahren (Tab. 4-1 a - d). Bei **Fichte** zeigte sich nur in den Photosyntheseparametern ein Unterschied in der Reaktion des Sonnen- und Schattenlaubes auf erhöhtes Ozon (Tab. 4-1 a - d). Im Jahr 2002 war die Photosyntheseleistung der Schattennadeln unter $2xO_3$ signifikant erniedrigt im Vergleich zu $1xO_3$.

Es ist zu folgern, dass die Empfindlichkeit des Schattenlaubes von **Buche** und **Fichte** im Vergleich zum Sonnenlaub auf erhöhte Ozon-Belastung in starkem Maße vom untersuchten Parameter abhängt. Schattenblätter von **Buche** reagierten nicht mit Ausbildung visueller Schädigungen auf erhöhte Ozon-Belastung, zeigten aber Reduktion in der Photosyntheseleistung und Änderungen in der Blattbiochemie, obwohl die Schattenblätter etwa nur ein Viertel bis die Hälfte der Ozonmenge aufgenommen hatten wie die Sonnenblätter. Das Schattenlaub von **Fichte** zeigte Reduktionen in der Photosyntheseleistung, alle anderen Parameter wiesen keine Unterschiede in der Reaktion auf $2xO_3$ im Vergleich zum Sonnenlaub auf.

*Hypothese 3, dass **Buche** insbesondere durch die O_3 -Aufnahme des Schattenlaubes gefährdet ist, kann daher nicht bestätigt werden.*

Buche und Fichte zeigten in ihrer Schattenkrone Reduktionen in den Photosyntheseparametern unter erhöhter Ozonbelastung, obwohl sie weniger als die Hälfte an Ozon aufgenommen hatten wie die Sonnenblätter, diese Empfindlichkeit spiegelte sich aber nicht konsistent in den anderen untersuchten Parametern wider.

4.1.7 Jungbäume versus Altbäume

Die unter kontrollierten Umweltbedingungen durchgeführten Versuche mit Jungbäumen schließen meistens Nährstoffmangel, Trockenperioden, zwischen- und innerartliche Konkurrenz sowie weitere biotische Interaktionen aus, die Übertragbarkeit der Ergebnisse solcher Studien auf adulte Waldbäume im Freiland ist daher nicht gesichert (Kolb & Matyssek, 2001). Adulte Bäume unterscheiden sich von Jungbäumen durch den Besitz ausgeprägter Schattenkronen, geringerer Wachstumsraten und stomatärer Leitfähigkeiten, was eine niedrigere Ozonaufnahme als bei Jungbäumen bedingt (Kolb & Matyssek, 2001). Jedoch sind die herrschenden Lichtverhältnisse bei solchen Vergleichen bedeutsam. Adulte Bäume galten in früheren Studien oft als unempfindlicher gegen Ozon (Gulke & Miller, 1994; Wellburn et al., 1997; Kolb & Matyssek, 2001), da Jungbäume unter O_3 -Streß höhere Atmungsraten, größere Reduktionen der Photosyntheseleistung und stärker ausgeprägte, makroskopische Blattschädigung aufwiesen. Allerdings fanden viele dieser Studien in Begasungskammern statt, und dort sind die Lichtverhältnisse zwischen einzelnen Topfpflanzen und bei Fehlen eines Bestandskronendaches günstiger (geringere Beschattung) als es typischerweise im Freiland für Jungbäume der Fall ist. Unter natürlichen Bestandsbedingungen haben Jungbäume, die im Schatten am Waldboden wachsen, eine geringere stomatäre Leitfähigkeit als die Altbäume (Fredericksen et al., 1996a; Samuelson & Kelly, 1997; Kolb et al., 1997; Kolb & Matyssek, 2001). Nunn et al. (2005b) fanden reduzierte stomatäre Leitfähigkeiten unter $2xO_3$ -Behandlung in einem Phytotron-Experiment im Rahmen des SFB 607 bei **Jungbuchen**, die dem gleichen Ozonregime ausgesetzt waren, wie die Altbäume im Kranzberger Forst. Im ersten Versuchsjahr lagen die Leitfähigkeiten der Jungbuchen im Phytotron in einem ähnlichen Bereich wie in der Schattenkrone der Altbäume aus dem Kranzberger Forst. Im zweiten Jahr stieg die stomatäre Leitfähigkeit der Jungbuchen unter $1xO_3$ um ca. 60 %. Unter $2xO_3$ war die stomatäre Leitfähigkeit der Jungbuchen signifikant reduziert im Vergleich zu $1xO_3$ und damit niedriger als in den Schattenkronen des Freilands. Eine generell höhere Leitfähigkeit der Jungbäume konnte somit nicht bestätigt werden. Die makroskopische Blattschädigung der Jungbuchen im Phytotron-Experiment unter $2xO_3$ übertraf die bei Altbäumen im Freiland auftretende um ein Vielfaches (Nunn et al., 2005b). Fredericksen et al. (1996a) fanden in einem Freilandexperiment mit *Prunus serotina* größere ozonbedingte Blattschädigungen bei gleichzeitig geringerer stomatärer Leitfähigkeit der unbeschatteten Jungbäume. N. Koch (pers. Mitteil.) verglich die Dynamik der herbstlichen Seneszenz der **Buche** zwischen Klimakammer (Jungbäume im Container) und Freiland (Kranzberger Forst, Jungbäume im Container sowie Altbäume): Der herbstliche Blattfall war unter $2xO_3$ in den Klimakammern beschleunigt, während im Freiland bei den Jung- sowie Altbäumen keine Wirkung des erhöhten Ozonregimes auf den Blattfall feststellbar war.

Warum in Kammerexperimenten makroskopische Blattschädigung und verfrühter Blattfall verstärkt auftreten, während dies im Freiland in wesentlich geringerem Maße vorkommt, ist

nicht eindeutig geklärt. Wahrscheinlich sind die Grenzschichten an den Blattoberflächen, welche die Ozonaufnahme reduzieren, eine Ursache dafür. In natürlichen Beständen sind Grenzschichten typischerweise ausgeprägt (vgl. Kapitel 3.6.3, Tab. 3-12), durch die in Klimakammern erforderliche Luftumwälzung werden sie allerdings deutlich reduziert. In Begasungskammern dürfte deshalb der Ozonfluss in die Blattoorgane erhöht sein, was zu potentiell größeren Schädigungen führt (Unsworth et al., 1984a, b; Musselman & Hale, 1997; Uddling et al., 2004). Solche technischen Rahmenbedingungen könnten zu einer Überschätzung der Ozonempfindlichkeit von Jungbäumen in Kammerexperimenten beigetragen haben, sodass Vorsicht geboten ist, wenn allein Befunde aus Kammerstudien zur Festlegung von feldtauglichen Grenzwerten benutzt werden. Nunn et al. (2005b) fanden allerdings, dass die durch Ozon hervorgerufenen Blattschädigungen und Wachstumseinbußen bei Jungbuchen in Phytotronen trotz ähnlichem Ozonregime und gleichen Grenzschichten wesentlich höher waren als bei den **Altbuchen** im Kranzberger Forst. Sie folgerten, dass die geringere Entgiftungskapazität der Jungbäume und experimentelle Voraussetzungen, welche die uneingeschränkte Ozonaufnahme ins Laub förderten, z.B. Bewässerung und höhere Strahlung als im Freiland für Jungbäume üblich, dafür verantwortlich waren.

Bei Fichte wurde eine sinkende Ozonaufnahme mit steigendem Baumalter berichtet, da bei Koniferen gH_2O_s mit steigendem Baumalter abnimmt (Wieser et al., 1999). In einer Meta-Analyse über Studien an Bäumen, die unter Feldbedingungen (natürliches Lichtklima) stattgefunden hatten, fanden Thomas & Winner (2002) bei adulten Laubbäumen der gemäßigten Zone signifikant höhere, flächenbezogene Photosyntheseraten, gH_2O_s und Dunkelatemungsraten als bei ihren Jungbäumen. Bei adulten Koniferen war die massenbezogene Photosyntheserate signifikant erniedrigt im Vergleich zu ihren Jungstadien, bei gH_2O_s zeigten sich keine signifikanten Unterschiede.

Samuelson & Kelly (1997) folgerten, dass Jungbäume unter natürlichen Bedingungen selten hoher Strahlung ausgesetzt sind, die O_3 -Konzentrationen in den unteren Kronenbereichen und in Bodennähe meist niedriger sind als im oberen Kronenbereich der Altbäume, und deshalb die stomatäre Leitfähigkeit und die Ozonaufnahme bei Jungbäumen unter Feldbedingungen geringer ist als bei Altbäumen.

In Zukunft sind weitere Untersuchungen zur unterschiedlichen Ozonempfindlichkeit von Jung- und Altbäumen sowie zur Übertragung von Klimakammerergebnissen auf das Freiland notwendig, da gerade diese Unterschiede in Baumalter und Versuchsdesign einen großen Einfluss auf die Festlegung von Ozongrenzwerten haben.

4.1.8 **Buche versus Fichte**

Die deutlichsten Unterschiede in der Reaktion von **Buche** und **Fichte** auf die $2xO_3$ -Behandlung ergaben sich bei der makroskopischen Blattschädigung und dem verfrühten Laubfall, welche nur bei **Buche** auftraten (Tab. 4-1 a - d). Die deutlichsten Reaktionen auf die erhöhte Ozonbelastung waren bei beiden Baumarten auf Blattebene in den Photosynthese- und den biochemischen Parametern zu finden. Der radiale Stammzuwachs beider Baumarten zeigte keine Reaktion auf das erhöhte Ozon-Regime. Bei **Buche** und **Fichte** konnte in der Sonnenkrone der größte Prozentsatz negativer Trends in den untersuchten Parametern durch

die $2xO_3$ -Behandlung im 2. Jahr der Ozonbehandlung (2001) festgestellt werden (Tab. 4-1 a - d), ebenso wie in der Schattenkrone von Fichte. Die Schattenkrone der $2xO_3$ -behandelten **Buchen** reagierte schon im ersten Jahr negativ im Vergleich zu $1xO_3$. Diese Reaktion verstärkte sich kontinuierlich bis zum 3. Jahr (2002) (Tab. 4-1 c, d). Auch im zeitlichen Auftreten der Reaktionen auf das erhöhte Ozonregime war kein Unterschied festzustellen.

Festzulegen, ob **Buche** ozonempfindlicher ist als **Fichte**, ist eine Frage der verwendeten Vergleichsparameter und deren Zeitbezüge. **Fichte** als immergrüne Konifere behält ihre Nadeln mindestens bis zu neun Jahre, und ihre Vegetationsperiode ist unter den bayerischen Klimabedingungen bis zu drei Monate länger als die der Laubbäume (eigene Beobachtungen; c.f. Körner & Perterer, 1988). Sandermann (1996) fand, dass makroskopische Blattschädigungen, Chlorophyllabbau und verringerte Photosynthesekapazität erst im Jahr nach der Ozonbehandlung am einjährigen Nadeljahrgang auftraten (vgl. Kapitel 4.1.5).

Reich (1987) ermittelte eine signifikante, lineare Reduktion der Photosyntheseleistung und der Wachstumsrate mit steigender Ozonaufnahme in die Blattorgane der Laub- und Nadelbäume, allerdings war die tolerierte Ozonaufnahme pro Vegetationsperiode der Koniferen höher als die der Laubbäume. Reich (1987) postulierte, dass bei Bezug auf die Lebensdauer die Blattorgane von Nadelbäumen genauso ozonempfindlich oder sogar empfindlicher sind als die von Laubbäumen. Bei seinem Vergleich der immergrünen Koniferen mit den wechselgrünen Laubbäumen kam der unterschiedlichen Lebensdauer der Blattorgane eine besondere Bedeutung zu. Er errechnete eine Aufnahmerate pro Tag bezogen auf die durchschnittliche Lebensspanne der Blattorgane (Ozonaufnahme in der Vegetationsperiode geteilt durch das durchschnittliche Lebensalter in Tagen) und fand, dass Laub- und Nadelbäume bei gleicher, solchermaßen normierter Ozonaufnahme mit Reduktionen in Photosyntheseleistung und Wachstum reagieren. Aus unseren Daten ist ersichtlich (Tab. 4-3), dass bezogen auf Durchtrittsfläche für Ozon in die Blattorgane, die in Buche der projizierten Blattfläche (Stomata nur auf Blattunterseite) und in Fichte der Nadelgesamtoberfläche entspricht (Stomata auf allen vier Nadelflächen), **Fichte** durchschnittlich 3.7 - 5.4 Jahre benötigt, um genauso viel Ozon aufzunehmen wie **Buche** in einer Vegetationsperiode (Ozonaufnahme pro Flächeneinheit der stomataführenden Oberflächen der Blattorgane). Pro Tag der Vegetationsperiode nimmt **Buche** ca. 8 - 12-mal mehr Ozon auf als **Fichte**, bei Bezug auf die jeweils stomataführenden Aufnahmeflächen für Ozon und die tatsächliche Expositionsdauer in Tagen (Buche von Mai - Oktober: 167 Tage; Fichte 365 Tage). Die maximale Lebensdauer der Fichtennadeln beträgt bei den untersuchten Bäumen im Mittel 9 Jahre, in dieser Zeit hat Fichte pro stomataführender Flächeneinheit der Blattorgane genauso viel oder mehr Ozon aufgenommen wie das einjährige Laub der Buche.

Allerdings sind nur ca. 20 % der Nadeln einer **Fichte** älter als 5 Jahre (Schulze et al., 1977, Matyssek et al., 1995b). Ein Nadeljahrgang macht ca. 16 % der Gesamtnadelmenge pro Baum aus. Der prozentuale Anteil der Nadeljahrgänge älter als 5 Jahre an der Gesamtnadelmenge nimmt deutlich ab (Matyssek et al., 1995b). Daraus kann in Anlehnung an Reich (1987) gefolgert werden, dass das Risiko der Schädigung und des Absterbens zunimmt, wenn Nadeln nach 5 Jahren pro Flächeneinheit (s.o.) genauso viel oder mehr Ozon aufgenommen haben wie **Buche**. Bei **Fichte** wird Schädigung durch Ozon in Chlorophyllabbau sichtbar, jedoch ist das

resultierende „mottling“-Symptom im Freiland eher selten (eigene Beobachtungen und Dr. P. Vollenweider pers. Mitteilung).

Tab. 4-3: Mittlere, maximale Stomatäre Leitfähigkeit und mittlere Ozonaufnahme für Buche und Fichte in der Sonnen- und Schattenkrone des Kranzberger Forstes im Untersuchungszeitraum mit erhöhter Ozonbehandlung 2000 - 2002. Standardfehler: n = 5 für Stomatäre Leitfähigkeit; n = 3 für Ozonaufnahme. * = p < 0.05 für Unterschiede zwischen den O₃-Regimen. Berechnungen für 2000 basieren auf Daten aus Reiter (2004).

Buche	Mittlere, maximale Stomatäre Leitfähigkeit [mmol ⁻² projizierte Oberfläche s ⁻¹]	Mittlere Ozonaufnahme [mmol m ⁻² projizierte Fläche Vegetationsperiode ⁻¹]	Verhältnis Ozonaufnahme Buche zu Fichte
1xO ₃ Schatten	66.6 +/- 5.6	5.5 +/- 0.6	3.7
2xO ₃ Schatten	57.3 +/- 2.1	7.0 +/- 1.1	5.3
1xO ₃ Sonne	163.9 +/- 12.7	15.0 +/- 1.7	4.0
2xO ₃ Sonne	132.8 +/- 15.6	21.1 +/- 0.3 *	5.4
Fichte	Stomatäre Leitfähigkeit [mmol ⁻² Gesamtoberfläche s ⁻¹]	Mittlere Ozonaufnahme [mmol m ⁻² Gesamtoberfläche Jahr ⁻¹]	
1xO ₃ Schatten	9.2 +/- 1.1	1.5 +/- 0.1	
2xO ₃ Schatten	5.8 +/- 0.6 *	1.3 +/- 0.1	
1xO ₃ Sonne	20.2 +/- 1.8	3.7 +/- 0.4	
2xO ₃ Sonne	15.2 +/- 1.3	3.9 +/- 0.2	

Reich (1987) verglich die Ozonaufnahme von Laubbäumen und Koniferen bezogen auf die gleiche Zeiteinheit relativ zur Blatt- bzw. Nadel-Lebensdauer. Er fand, dass Koniferen bei dieser Sichtweise sogar ozonempfindlicher erscheinen als Laubbäume, da Schädigungen schon bei geringeren „Lebenszeit-Tagesdosen“ auftreten können. **Fichte** brauchte in der vorliegenden Studie 3.7 - 5.4 Jahre, um so viel Ozon aufzunehmen wie **Buche** in einer Vegetationsperiode. Reduktionen in der Photosyntheseleistung konnten aber schon im einjährigen Nadeljahrgang nach erhöhter Ozonbehandlung festgestellt werden, obwohl Fichte bis dahin nur 14 - 18 % der Jahresdosis der Buchen aufgenommen hatte. In der Reaktion des Gaswechsels auf Ozon erscheint **Fichte** in dieser Betrachtung empfindlicher als **Buche**.

Für den Kranzberger Forst ist Fichte daher nicht als ozon-unempfindlicher als Buche einzustufen. Hypothese 1 ist abzulehnen. Das die chronische Ozonaufnahme bestimmende Beziehungsgefüge zwischen Blattlebensdauer, Blattanatomie und stomatärer Öffnungsweite für laubabwerfende und immergrüne Baumarten wurde durch die vorliegende Studie bestätigt (Hypothese 2).

Ein zusätzlicher Faktor könnte sein, dass **Fichte** außerhalb der Vegetationsperiode von **Buche** im Mittel 23 % ihrer jährlichen kumulativen Ozonaufnahme (COU) absorbiert. Die korrespondierenden externen Ozondosen AOT40 und SUM0 steigen in diesem Zeitraum um ca. 10 % bzw. 35 % (Tab. 4-4). Das bedeutet, dass **Fichte** immerhin fast ein Viertel der jährlichen Ozondosis im Herbst und Winter aufnimmt, während klimabedingt die Photosyntheseraten erniedrigt sind und damit auch weniger Energie für Entgiftungsprozesse zur Verfügung stehen könnte (vgl. Kapitel 4.1.6).

Tab. 4-4: Anteil der Akkumulation von AOT40 und SUM0 und mittlerer Anteil der kumulativen Ozonaufnahme außerhalb der Vegetationsperiode von Buche [%] für Fichte in der Sonnen- und Schattenkrone des Kranzberger Forstes im Untersuchungszeitraum mit erhöhter Ozonbehandlung 2001 - 2002. Mittelwerte +/- Standardfehler: n = 2.

Fichte	Anteil der Akkumulation von AOT40 außerhalb der Vegetationsperiode von Buche [%] (2001 - 2002)	Anteil der Akkumulation von SUM0 außerhalb der Vegetationsperiode von Buche [%] (2001 - 2002)	Mittlerer Anteil der Ozonaufnahme außerhalb der Vegetationsperiode von Buche [%] (2001 - 2002)
1xO ₃ Schatten	13.1 +/- 3.9	40.2 +/- 0.7	26.2 +/- 1.7
2xO ₃ Schatten	7.1 +/- 2.1	32.7 +/- 0.7	22.7 +/- 1.6
1xO ₃ Sonne	12.2 +/- 3.1	38.4 +/- 1.1	24.7 +/- 1.6
2xO ₃ Sonne	6.0 +/- 1.8	27.3 +/- 1.6	18.8 +/- 1.4

4.2 Modellierung der Ozonaufnahme

Bei der Modellierung der Ozonaufnahme ins Blatt auf Basis des korrelativen Modellansatzes von Jarvis (1976) und Emberson et al. (2000a, b) sind noch Fragen offen, welche die Abschätzung des Einflusses der Grenzschicht und der nicht-stomatären Ozondeposition auf die COU betreffen. Für den Kranzberger Forst wurde eine Abschätzung des Einflusses der Grenzschicht auf COU vorgenommen. Weiterhin wurden zur Parametrisierung des Bodenfeuchte-Moduls und der nächtlichen Ozonaufnahme in der vorliegenden Arbeit für die Buche wichtige Beiträge geleistet.

4.2.1 Einfluss der Grenzschicht und der nicht-stomatären Deposition

Nach dem Widerstandsmodell (Jones, 1985) hängt die kumulative Ozonaufnahme (COU) ins Blatt von in Reihe geschalteten Widerständen ab: Im vorliegenden Fall (O₃-Konzentrationen bestimmt im Kronenraum, vgl. Kapitel 2.9.3) behindern die Grenzschicht um das Buchenblatt (r_b), der Widerstand (r_{non-s}), der durch die O₃-Depositionsrate auf die Blattoberfläche bestimmt wird, und der stomatäre Widerstand (r_s) die Ozonaufnahme ins Blatt (Gleichung 24; Abb. 4-5). Die stomatäre Leitfähigkeit (der Kehrwert von r_s) wurde mittels eines Ozon-Flux-Modells simuliert (Kapitel 2.9.1). Die allein darauf basierende COU repräsentiert die maximal mögliche COU in das Buchenblatt (vgl. Kapitel 2.9.3). Die Grenzschicht um das Buchenblatt verringert die Ozonaufnahme zusätzlich dadurch, dass bei geringen Windgeschwindigkeiten und somit einer großen Grenzschicht Ozon nur durch Diffusion zu den Stomata gelangen kann (Abb. 4-5). Darüber hinaus wird ein Teil des Ozons durch nicht-stomatäre Deposition direkt an der Blattoberfläche abgebaut und verringert so die Ozon-Konzentration innerhalb der Grenzschicht (Abb. 4-5). Der Einfluss des nicht-stomatären Ozonabbaus auf COU hängt somit von der Grenzschichtdicke und der stomatären Leitfähigkeit ab: Je geringer die Grenzschicht und je höher die stomatäre Leitfähigkeit, desto kleiner der Einfluss des nicht-stomatären Ozonabbaus auf COU (Gleichung 24; vgl. Unsworth et al., 1984a, b).

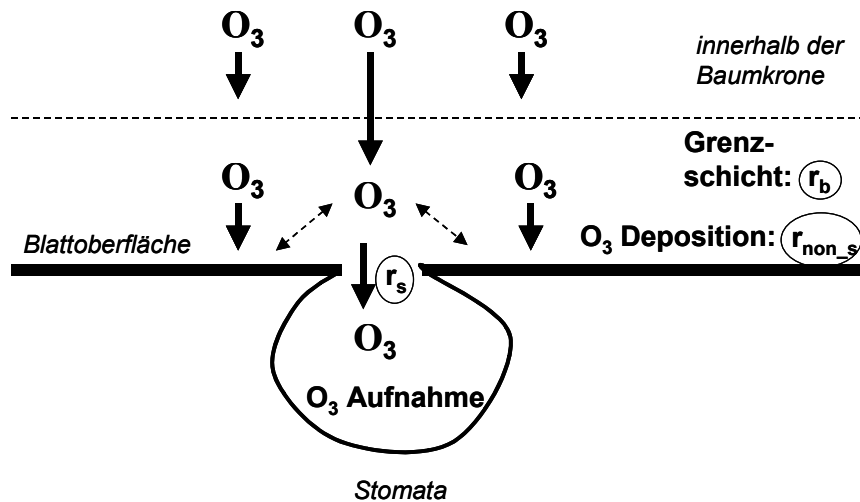


Abb. 4-5: Schematische Darstellung der Ozonaufnahme ins Blatt. Die dicken Pfeile geben die Diffusionsrichtung von Ozon an. Die gestrichelten Pfeile zeigen den Einfluss der nicht-stomatären Deposition auf die O_3 -Aufnahme an. r_b = Widerstand der Blatt-Grenzschicht; r_s = stomatärer Widerstand, r_{non-s} = Widerstand, der durch die nicht-stomatäre Depositionsrate bestimmt wird.

Ein großes Problem bei der Einschätzung der Grenzschicht ist die Messung der Windgeschwindigkeit innerhalb einer Baumkrone, welche die Berechnungsgrundlage für die Grenzschichtdicke ist (vgl. Kapitel 2.9.3). Winterhalter (1998) maß ein vertikales Windprofil durch einen Buchen/Fichten-Mischbestand, welcher von der Struktur her ähnlich zum hier untersuchten Versuchsbestand war. In der Baumkrone seines Bestandes wurde die Windgeschwindigkeit, welche über der Baumkrone herrschte, um 80 % reduziert. In einem Fichtenbestand wurde die Windgeschwindigkeit innerhalb der Baumkrone im Vergleich zu über der Krone um 90 % reduziert (Pleijel et al., 1996). Ab einer Windgeschwindigkeit $> 1.5 \text{ m s}^{-1}$ über der Baumkrone war die Luftaustauschrate mit der Atmosphäre allerdings tagsüber so hoch, dass kein messbarer Ozonabbau innerhalb der Baumkrone im Vergleich zur Atmosphäre stattfand. Dadurch wurde eine konstant hohe Ozonaufnahmerate in die Bäume ermöglicht.

Aus nächtlichen Messungen (Stomata weitgehend geschlossen) folgerten Pleijel et al. (1996), dass in diesem Fichtenbestand VOCs wie Terpene keine große Rolle im Ozonabbau spielten. Der Hauptanteil des nicht-stomatären Ozonabbaus lag bei der Deposition auf die Oberflächen. Bei Ästen von Kiefer (*Pinus sylvestris*) und in einem von Fichte dominierten Koniferenwald wurde ein Beitrag der nicht-stomatären Deposition zum Ozonabbau von z.T. über 50 % bestimmt (Mikkelsen et al., 2000; Altimir et al., 2004). VOC-Emissionen trugen hier einen signifikanten Anteil zum nicht-stomatären Ozonabbau während der Tagesstunden bei (Mikkelsen et al., 2000). Im 5-Jahres-Mittel betrug der stomatäre Anteil an der Gesamtosondeposition in dem untersuchten Koniferenwald 21 % (Mikkelsen et al., 2004). In der Hauptvegetationszeit von Mai - August stieg er auf 30 - 33 % an. Bei jungen Birken dagegen betrug der Anteil der nicht-stomatären Deposition auf die Ozonaufnahme in „open-top“-Kammerversuchen und auf Freiflächen nur 1 - 4 % (Uddling et al., 2004). Allerdings werden in „open-top“-Kammerversuchen die Grenzschichten meist durch Ventilation abgebaut: Somit wird COU in diesem Fall weder durch die Grenzschicht noch durch den nicht-stomatären O_3 -Abbau nennenswert reduziert (s.o.; vgl. Unsworth et al., 1984a, b).

Der nicht-stomatäre Ozonabbau wurde am Beginn der vorliegenden Arbeit als gering eingeschätzt (Kapitel 2.9.3), allerdings zeigen die oben diskutierten Literaturdaten, dass je nach Bestandesstruktur und Windverhältnissen der Anteil des nicht-stomatären Ozonabbaus sogar höher als die stomatäre Ozonaufnahme sein kann. Auf Basis der Überlegungen in Kapitel 2.9.3 sowie nach von Willert et al. (1995) und Uddling et al. (2004) wurde deshalb der maximale Einfluss der Grenzschicht und der nicht-stomatären Deposition auf die COU abgeschätzt (Gleichung 25; Abb. 4-6). Hierbei wurde exemplarisch angenommen, dass die nicht-stomatäre Depositionsrate eine Leitfähigkeit für O₃ von 160 mmol m⁻² s⁻¹ bedingt (vgl. Uddling et al., 2004). Die Grenzschicht allein würde je nach Höhe der stomatären Leitfähigkeit COU bei Windstille (< 0.2 m s⁻¹) um 10 - 45 % verringern, bei einer mittleren Windgeschwindigkeit von 0.4 m s⁻¹ im Kranzberger Forst würde COU um 5 - 35 % reduziert werden (Abb. 4-6 a).

Die Überlegungen wurden durch beispielhafte Berechnungen mittels der Gaswechsel-Messdaten der Buchen- und Fichtenzweige im Kranzberger Forst bestätigt (vgl. Kapitel 2.9.3 und 3.6.3). Die maximale Reduzierung der kumulativen Ozonaufnahme durch die Blattgrenzschicht bei Windstille betrug bei **Buche** 26 % in der Sonnenkrone und 8 % in der Schattenkrone von COU_{max} (vgl. Kapitel 3.6.3, Tab. 3-12). Bei **Fichte** belief sie sich nur auf 0.4 - 1.4 %, da die Berechnung der Grenzschicht auf Fichtennadelbasis zu hohen Grenzschichtleitfähigkeiten führte und gH₂O_s bei **Fichte** sehr niedrig war (vgl. Kapitel 3.5.2).

$$COU = \frac{[O_3]_{iBkr}}{r_s + r_b + \frac{r_s * r_b}{r_{non_s}}}$$

Gleichung 24

Hierbei bedeuten:

[O₃]_{iBkr} = Ozonkonzentration in der Baumkrone

r_s = stomatärer Widerstand

r_b = Widerstand der Grenzschicht

r_{non_s} = Widerstand, der durch die nicht-stomatäre Depositionsrate bestimmt wird

Die nicht-stomatäre Deposition könnte allein je nach Grenzschichtdicke δ und Höhe der stomatären Leitfähigkeit (gH₂O_s) eine um maximal 30 % reduzierte COU bei Windstille bewirken, bei einer mittleren Windgeschwindigkeit von 0.4 m s⁻¹ betrüge die maximale Verminderung der COU 20 % (Abb. 4-6 b). gH₂O_δ und die nicht-stomatäre Deposition zusammen würden COU bei Windstille um 40 - 55 % und bei einer mittleren Windgeschwindigkeit von 0.4 m s⁻¹ um 20 - 40 % reduzieren in Abhängigkeit von gH₂O_s und gH₂O_δ. (Abb. 4-6 c).

Der Einfluss der Grenzschicht und des nicht-stomatären Ozonabbaus auf COU ist also im Freiland nicht zu vernachlässigen, da er COU innerhalb der Baumkrone um mindestens ein Fünftel reduzieren kann im Vergleich zur potentiell maximalen COU. Bei Buche im Gegensatz zur Fichte wurde also die Ozonaufnahme durch das benutzte Modell überschätzt.

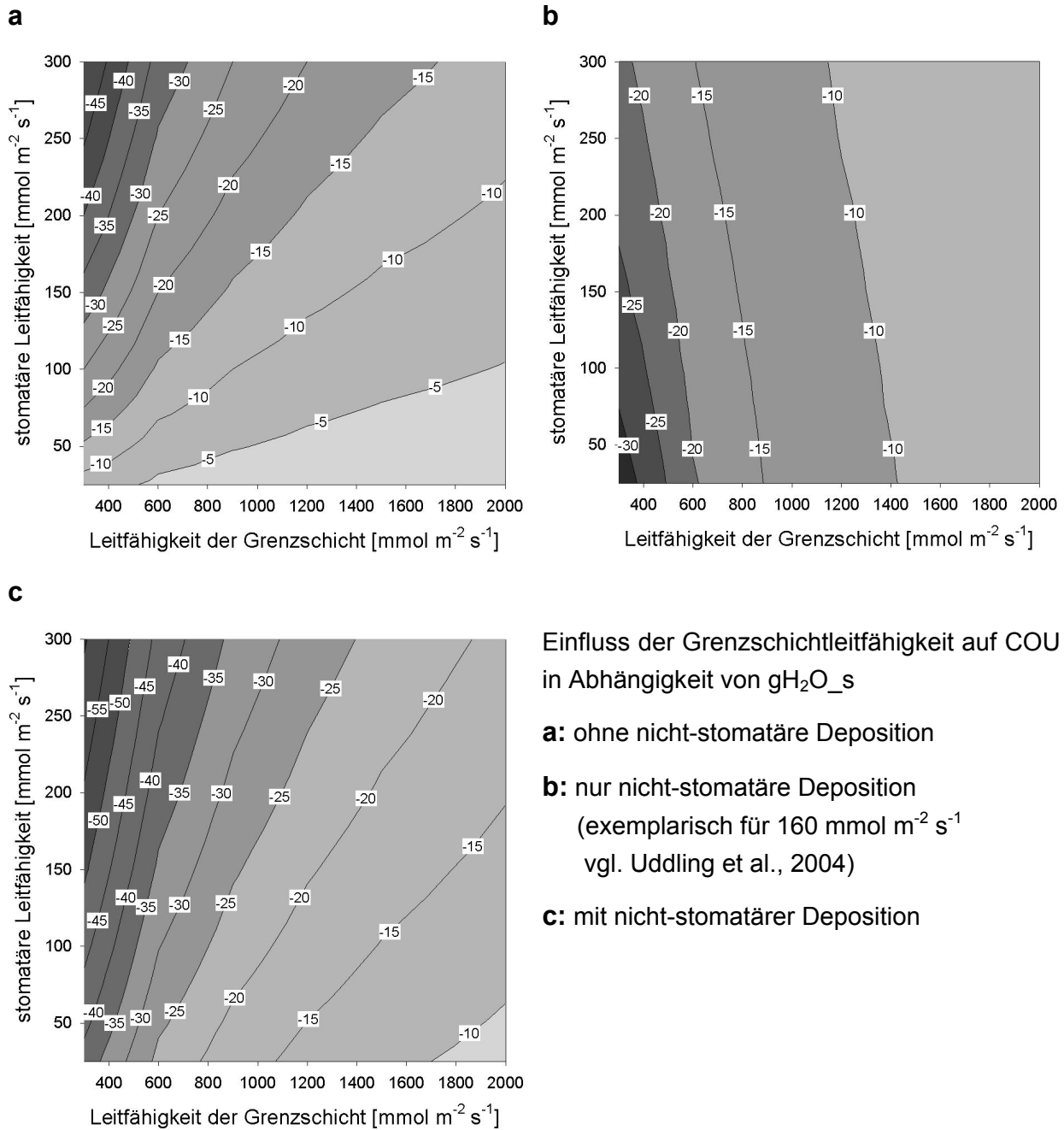


Abb. 4-6: Einfluss der stomatären Leitfähigkeit, der Grenzschichtleitfähigkeit und der nicht-stomatären Deposition auf die Ozonaufnahme. Die Isolinien geben die Reduktion der COU in % COU_{max} (Graustufen und Zahlenangaben auf den Isolinien) durch die Grenzschicht und/oder die nicht-stomatäre Deposition beigegebener stomatärer Leitfähigkeit an. Berechnet nach von Willert et al. (1995) und auf Basis von Gleichung 24 cf. Uddling et al. (2004).

4.2.2 Bestimmung der maximalen stomatären Leitfähigkeit für die Ozonaufnahme-Modellierung

Die Überlegungen aus Kapitel 4.2.1 gelten nur unter der Annahme, dass $g_{\text{H}_2\text{O}_s}$ unabhängig von der Grenzschichtleitfähigkeit in der Pflanze reguliert wird. Massman (2004) gibt allerdings zu bedenken, dass $g_{\text{H}_2\text{O}_s}$ durch $g_{\text{H}_2\text{O}_\delta}$ beeinflusst wird, da die stomatäre Öffnungsweite auch in Abhängigkeit von der interzellularen CO_2 -Konzentration (C_i) geregelt wird. Eine

Absenkung des C_i , z.B. durch eine erhöhte Grenzschicht (und damit erniedrigte Blattleitfähigkeit; Collatz et al., 1991) oder aufgrund von einer hohen Photosyntheserate führt zu einer Öffnung der Stomata, um eine optimale CO_2 -Versorgung zu gewährleisten (von Willert et al., 1995). Dies führt zu der Annahme, dass bei niedrigen Windgeschwindigkeiten und einer somit niedrigen Grenzschichtleitfähigkeit, die stomatäre Leitfähigkeit ($g_{H_2O_s}$) steigt, damit mehr CO_2 in das Blattinnere gelangt. Tritt dies ein, würde die Blattleitfähigkeit für Ozon über einen großen Bereich annähernd konstant bleiben. In einem mechanistischen Photosynthese- und Leitfähigkeitsmodell nach Nikolov et al. (1995) nahm $g_{H_2O_s}$ mit sinkender Windgeschwindigkeit zu.

Da bei Messungen mit dem Porometer die Grenzschicht am Blatt zerstört wird, ist es unter diesen Umständen enorm wichtig, bei der Messung von $g_{H_2O_s}$ darauf zu achten, dass eine Akklimatisierungszeit für die Stomata (> 10 min; Kirschbaum et al., 1998) eingehalten wird. Sonst würde, bei vorheriger Windstille, ein an eine niedrige Grenzschichtleitfähigkeit angepasstes $g_{H_2O_s}$ bestimmt werden und somit COU überschätzt werden. Bei Buche mit einer $g_{H_2O_s}$ von $300 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ könnte die Blattleitfähigkeit bei Windstille um bis zu 50 % niedriger sein als $g_{H_2O_s}$ (Kapitel 3.6.3 Abb. 3-32).

4.2.3 Auswirkungen von Trockenstress

Trockenstress hat eine große Auswirkung auf die stomatäre Leitfähigkeit und somit auch auf die Ozonaufnahme bei Pflanzen. Skärby et al. (1998) nahmen an, dass Ozon die Stomata schädigt, weshalb diese nicht mehr richtig regulieren und langsamer auf die Änderungen im Wasserdampfdruckdefizit der Luft reagieren. Dadurch kommt es zu höherem Wasserverlust in Trockenperioden bei ozongeschädigten Pflanzen. Ozonbehandelte Jungbuchen in Klimakammern zeigten unter Trockenstressbedingungen erhöhte Leitfähigkeiten im Vergleich zu trocken gestressten Kontrollpflanzen unter Reinluftbedingungen (Pearson & Mansfield, 1993). Dixon et al. (1998) dagegen fand heraus, dass Trockenheit junge **Buchen** vor visueller Blattschädigung durch Ozon geschützt hatte, während bei **Fichte** kein Schutz durch die Trockenheit eintrat. Im Gegenteil, ein Fichtenklon zeigte erhöhte $g_{H_2O_s}$ -Werte und starken Nadelverlust sowie sichtbare Blattschädigung unter erhöhter Ozonbehandlung (cf. Maier-Maercker, 1998). In einem „open-top“-Kammerexperiment allerdings wurden Jungfichten durch Trockenstress vor Zuwachseinbußen hervorgerufen durch erhöhte Ozonkonzentrationen geschützt (Karlsson et al., 1995). Bei *Prunus serotina* trat eine Korrelation zwischen der Reduktion im jährlichen Stammeszuwachs und der Höhe der Blattschädigungen mit der Bodenfeuchte auf (Vollenweider et al., 2003c). Trockene Standorte zeigten geringere Wachstumseinbußen und Blattschädigung als feuchte und waren somit gegen Ozonschädigung teilweise geschützt. Auch an den Altbuchen im Kranzberger Forst wurden im extremen Trockenjahr 2003 nur sehr geringe ozonbedingte Blattschädigungen beobachtet, obwohl der AOT40 doppelt so hoch war wie in den Jahren 2000 - 2002 (M. Löw, pers. Mitteilung).

Karlsson et al. (2000) simulierten die Ozonaufnahme für Jungfichten in einem kontrollierten Trockenexperiment und stellten fest, dass die Standardparametrisierung des Bodenwasser-Moduls des Ozon-Flux-Modells nach Emberson et al. (2000b) modifiziert werden musste, um den Einfluss der Bodentrockenheit auf $g_{H_2O_s}$ korrekt wiederzugeben.

Die Trockenreaktion der Altbuchen im Kranzberger Forst wurde mit der Parametrisierung des Bodenwasser-Moduls des Ozon-Flux-Modells nach Emberson et al. (2000a) deutlich unterschätzt (vgl. Kapitel 2.9.1). Die adulten **Buchen** zeigten ab -0.05 MPa erste Einschränkungen in der Transpiration, nicht wie ursprünglich vorgegeben ab -1.0 MPa. Diese Parametrisierung wurde durch Karlsson et al. (2004) bestätigt. Die Reduzierung von COU aufgrund der extremen Bodentrockenheit bei **Buche** belief sich im Jahr 2003 auf 23 - 28% im Vergleich zu der COU bei ausreichender Wasserversorgung (Vergleich neue Parametrisierung 2002 mit 2003). Allerdings führten Regenfälle zu sofortiger Erholung der Leitfähigkeit der untersuchten **Buchen** für 1 - 2 Tage (Kapitel 3.6.1, Abb. 3-31 c), während die Bodenfeuchte davon nahezu unberührt blieb. Dadurch wurde die Ozonaufnahme, welche an die Bodenfeuchte gekoppelt war, an diesen Tagen unterschätzt. Cermak et al. (1993) beobachteten, dass adulte **Buchen**, welche unter Trockenstress standen, schon nach Minuten auf Bewässerung reagierten. In zukünftigen Parametrisierungen für Trockenjahre sollten im korrelativen Modell-Ansatz auch kurze, heftige Regenfälle berücksichtigt werden, eventuell durch Kombination mit einem Bodenwasserhaushaltsmodell, welches das für die Bäume zur Transpiration verfügbare Wasser ermittelt.

Eine Abschätzung der Güte der Parametrisierung des Bodenwasser-Moduls des Ozon-Flux-Modells nach Emberson et al. (2000b) für **Fichte** auf Basis des Bodenwasserpotentials im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (von Kapitel 2.9.1, Abb. 2-14) und den Porometermessungen an **Fichte** im Jahr 2003 (Kapitel 3.5.2, Abb. 3-30) ergab, dass **Fichte** im Kranzberger Forst im extremen Trockenjahr 2003 schon ab Anfang Juli mit Verringerung der stomatären Leitfähigkeit auf die Trockenheit reagierte. Das Bodenwasserpotential betrug zu diesem Zeitpunkt ca. -0.15 MPa und lag somit deutlich unter dem von Emberson et al. (2000b) für **Fichte** benützten Wert von -0.66 MPa (vgl. Kapitel 2.9.1). Auch bei **Fichte** unterschätzt das Ozon-Flux-Modell mit der Parametrisierung von Emberson et al. (2000b) den Einfluss der Trockenheit auf gH_2O_s und somit COU.

Bei einem Vergleich verschiedener Modellansätze zur Modellierung stomatärer Leitfähigkeiten fanden vanWijk et al. (2000) heraus, dass das korrelative Modell von Jarvis (1976), auf dem der hier benutzte Modellansatz beruht, am besten dafür geeignet ist, die Reaktion von Stomata auf Bodentrockenheit zu reproduzieren. Misson et al. (2004) dagegen berichteten, dass in einer Fallstudie mit *Pinus ponderosa* der korrelative Modell-Ansatz von Jarvis (1976) die stomatären Leitfähigkeiten bei hohem Bodenwassergehalt und hohem Wasserdampfdruckdefizit der Luft (VPD) systematisch überschätzte.

Das Bodenwasser-Modul des korrelativen Ozon-Flux-Modells nach Emberson et al. (2000a, b) war der größte Unsicherheitsfaktor bei der Berechnung der COU im Kranzberger Forst für **Buche** und **Fichte**, auch aufgrund der geringen Datenbasis für die stomatäre Regulation von Altbäumen im Freiland während längerer Trockenperioden. Elvira et al. (2004) hatten Probleme das Ozon-Flux-Modell nach Emberson et al. (2000a) an die sommertrockenen Bedingungen des spanischen Mittelmeergebietes anzupassen.

In der vorliegenden Arbeit allerdings konnte für Buche im Kranzberger Forst die COU erstmalig unter Trockenstress modelliert und die Reduktion der COU durch den Trockenstress quantifiziert werden.

4.2.4 Nächtliche Ozonaufnahme

AOT40 wird nur für die Tageslichtstunden berechnet, da angenommen wurde, dass die O₃-Konzentrationen während der Nacht niedrig und die Stomata der Pflanzen geschlossen sind (vgl. Kapitel 4.3.1). Allerdings berichteten einige Studien über eine nächtliche Ozonaufnahme bei Bäumen und wiesen damit auf einen Einfluss der nächtlichen Ozonexposition auf Bäume hin (Wieser & Havranek, 1993; Wieser & Havranek, 1995; Matyssek et al., 1995a). Gerade in ländlichen Gebieten wurden nachts häufig hohe Ozonkonzentrationen beobachtet (Beyrich et al., 1996), da aufgrund niedriger Stickoxidkonzentrationen kein Ozonabbau stattfindet. Musselman & Minnick (2000) fanden während der Nachtstunden geöffnete Stomata in mehr als 120 Pflanzenarten, darunter auch viele Bäume, und forderten, dass Ozondosen zur Beurteilung des Ozoneinflusses auf Pflanzen auf einer 24-Stunden-Basis berechnet werden sollten. Bei Birke (*Betula pendula*; Matyssek et al., 1995a) erreichte die nächtliche stomatäre Leitfähigkeit 50 %, bei Fichte (*Picea abies*; Wieser & Havranek, 1995) 30 % der maximalen Tagesleitfähigkeit der Stomata. Bei Altbuchen im Freiland wurde in der vorliegenden Studie bis zu maximal 20 % der maximalen stomatären Öffnungsweite während der Nacht im September festgestellt. Im Juni, am Beginn der Vegetationsperiode, blieben die Stomata nachts geschlossen.

Vor allem der nächtlichen Ozonaufnahme wird eine schädigende Wirkung zugeschrieben, da wegen nicht vorhandener Photosyntheseleistung der Pflanzenzelle weniger Energie für die Entgiftung und Reparatur zur Verfügung steht (Matyssek et al., 1995a; Massman, 2004). Aus diesen Gründen wurde in der vorliegenden Studie die nächtliche Ozonaufnahme in das Ozon-Flux-Modell aufgenommen und für den Kranzberger Forst parametrisiert (vgl. Kapitel 2.9.1, Abb. 3-13).

Bei **Buche** und **Fichte** im Kranzberger Forst betrug die nächtliche, kumulative Ozonaufnahme (COU) 8 - 12 % der gesamten COU während einer Vegetationsperiode. Grulke et al. (2004) ermittelten bei *Pinus ponderosa*, dass etwa 3 - 9 % der kumulativen Tagesozonaufnahme im Juni während der Nacht absorbiert wurden, im Oktober nahm dieser Wert auf < 2 % ab. Die nächtliche gH₂O_s nahm bei *Pinus ponderosa* mit zunehmender Luftverschmutzung ab. Misson et al. (2004) fanden unter Bedingungen mit hoher Bodenfeuchte nächtliche Transpiration bei *Pinus ponderosa*, unter Trockenstress schloss *Pinus ponderosa* die Stomata nachts fast ganz. Ein ähnlicher Effekt wurde bei **Buche** im Kranzberger Forst im extremen Trockenjahr 2003 beobachtet (vgl. Kapitel 3.7). Der Anteil der nächtlichen COU an der gesamten COU sank 2003 auf ca. 3 %.

Der Anteil der nächtlichen COU am gesamten COU ist nicht besonders hoch (siehe oben). Wie groß der schädigende Einfluss der nächtlichen Ozonaufnahme auf die Altbäume im Kranzberger Forst ist, kann bis jetzt nicht beantwortet werden. Ein größeres Schädigungspotential aufgrund verringerter Entgiftungskapazität während der Nachtstunden wird bis jetzt nur vermutet. Massman (2004) gewichtete die Ozonaufnahme mit der Photosyntheserate (vgl. Kolb & Matyssek, 2001) und kam so auf eine effektiv-wirksame Ozondosis (abzüglich der potentiellen Entgiftungsleistung der Pflanze). In seinem Beispiel eines Weinberges hatte die nächtliche Aufnahme einen Anteil von 15 % an der hypothetischen

Schädigung der Pflanzen durch Ozon. In Zukunft müssen ähnliche Betrachtungen folgen, um das Gefährdungspotential der nächtlichen Ozonaufnahme abschätzen zu können.

4.3 Ozongrenzwerte: AOT40 und Ozon-Flux

Ozon gilt als der Luftschadstoff mit dem größten Gefährdungspotential für Wälder (Skärby et al., 1998; Matyssek & Innes, 1999; Miller & McBride, 1999). Der aktuell in Bayern gültige, nach dem AOT40-Konzept (Fuhrer, 1994) berechnete Grenzwert der Ozonbelastung für Waldbäume der UNECE-Kommission (Fuhrer & Achermann, 1999) $AOT40 = 10 \mu\text{l l}^{-1} \text{ h}$ pro Vegetationsperiode beruht ausschließlich auf einer begrenzten Anzahl von Kammerexperimenten mit Jungbäumen und der Biomasseproduktion als Reaktionsparameter (Matyssek & Innes, 1999). Waldschadenserhebungen ergaben auf europäischer Ebene eine geringe Korrelation zwischen AOT40 und Waldzustand (Matyssek & Innes, 1999; Matyssek & Sandermann, 2003).

4.3.1 AOT40

AOT40 wurde auf Basis des Level I-Konzeptes der UNECE-Kommission als ein Richtwert festgelegt, der den empfindlichsten Rezeptor unter den ungünstigsten Umständen schützen soll (Fuhrer et al., 1997; VanderHeyden et al., 2001). Als ausschlaggebender Parameter wurde die Biomassereduktion gewählt, da sie das Endergebnis aller interner physiologischen Prozesse in der Pflanze darstellt und außerdem wirtschaftliche Bedeutung hat. Bei Getreide wurde ein tolerierbarer Ertragsverlust von 10 % und bei Waldbäumen Zuwachseinbußen von 10 % als Basis zur Festlegung des Grenzwertes gewählt (Fuhrer et al., 1997). Allerdings wurde schon während der damaligen Diskussion Biomasse als einziges Kriterium zur Festlegung des Ozongrenzwertes in Frage gestellt, da vor allem in der Landwirtschaft auch das Aussehen und die Qualität des Produktes eine wichtige Rolle spielen und z.B. auch die Artenzusammensetzung und Artenvielfalt von Graslandvegetation durch Ozonbelastung verändert werden kann (Fuhrer et al., 1997). Der AOT40 akkumuliert alle Ozonkonzentrationen oberhalb einer O_3 -Belastung von 40 nl l^{-1} , da festgestellt worden war, dass kurzzeitige, hohe Ozonspitzen viel schädlicher als niedrigere Langzeit-Belastung sind (Mehlhorn & Wellburn, 1987). Wieser et al. (1998) berichteten, dass junge **Fichten** in Klimakammern in der Lage waren, sich an langsam steigenden Ozonstress anzupassen, es traten keine signifikanten Reduktionen der maximalen Photosynthesekapazität auf. Plötzliche hohe Ozonkonzentrationen verursachten im Gegensatz dazu eine signifikante Abnahme der maximalen Photosynthesekapazität. Unter den Waldbäumen konnten Laubbäume als die empfindlichsten Rezeptoren für Ozon bestimmt werden. Für **Buche**, die deutliche Beeinträchtigung durch Ozonstress zeigte, lag die beste Datenbasis vor. Anhand der damals verfügbaren Datenbasis (Studien mit Jungbuche) wurde der AOT40 für Waldbäume auf $10 \mu\text{l l}^{-1} \text{ h}$ festgelegt (für eine sechsmonatige Vegetationszeit berechnet unter Tageslichtbedingungen: Globalstrahlung $> 50 \text{ W m}^{-2}$; Fuhrer et al., 1997). Obwohl einige Studien auf nächtliche Ozonaufnahme und damit einen Einfluss der nächtlichen Ozonexposition auf Bäume hinwiesen (Wieser & Havranek, 1993; Wieser & Havranek, 1995; Matyssek et al., 1995a), wurde AOT40 nur für die Tageslichtstunden berechnet, da angenommen wurde, dass die nächtliche Ozonexposition in europäischen Wäldern aufgrund geringer Ozonkonzentrationen vernachlässigbar ist (Fuhrer et al., 1997). Als größte Kritikpunkte wurden gesehen, dass der empfindlichste Rezeptor aufgrund

der verfügbaren Datenbasis nicht festlegbar war, da fast nur für wirtschaftlich relevante Arten Untersuchungen vorlagen, und dass der AOT40 nicht artspezifisch bestimmt werden konnte (Fuhrer et al., 1997). Schnell wachsende Pionierbaumarten erwiesen sich als ozonempfindlicher im Vergleich zu langsam wachsenden Klimax-Baumarten (Skärby et al., 1998). Auch die Übertragbarkeit der Ergebnisse aus Klimakammerstudien mit Jungbäumen auf die Freilandsituation von Altbäumen wurde in Frage gestellt (vgl. Kapitel 4.1.7).

Allerdings wurde festgelegt, dass in einem nächsten Schritt (sog. Level II-Konzept) eine Dosis-Effekt-Beziehung zwischen der im Freiland auftretenden Pflanzenschädigung und der Ozonexposition entwickelt werden muss, um die Anwendbarkeit des AOT40 für die Abschätzung des Schädigungspotentials von Ozon im Freiland beurteilen zu können (Fuhrer et al., 1997). Skärby et al. (2004) erstellten eine Dosis-Effekt-Beziehung für Fichte in Europa anhand von „open-top“-Kammerexperimenten mit Jungfichten auf Basis von Literaturdaten: Eine weitere Senkung des AOT40 wurde für Fichte vorgeschlagen, da ein AOT40 von $10 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ Fichte nicht vollständig vor Zuwachseinbußen geschützt hatte. Im Rahmen der vorliegenden Studie wurde anhand von Literaturangaben und den eigenen Messungen eine Dosis-Effekt-Beziehung zwischen Wachstumseinbußen und AOT40 für **Fichte** und **Buche** erstellt (Abb. 4-7; Literaturangaben siehe Anhang I, Tab. I-1 und I-2). Für **Fichte** ergaben sich Wachstumseinbußen von 8.1 % bei AOT40 = $10 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$. Da der Datensatz zur Bestimmung der Wachstumseinbußen von Fichte (Abb. 4-7) zwei Studien mit einem extrem hohen AOT40 von $337 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ enthielt, wurde die Robustheit dieser signifikanten linearen Beziehung, durch Entfernung der beiden Messpunkte aus dem Datensatz getestet. Die lineare Regression war nach der Entfernung von den beiden Messungen mit dem extrem hohen AOT40 von $337 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ (Abb. 4-7) nicht mehr signifikant. Die Steigung der Geraden und der y-Abschnitt änderten sich durch die Entfernung der beiden Messpunkte allerdings kaum ($y = -0.16x - 6.87$; Wachstumseinbußen: 8.4 %). Mit dem zu Verfügung stehenden Datensatz konnte für Fichte keine signifikante Beziehung zwischen Ozonexposition (AOT40) und Wachstumseinbußen gezeigt werden, im Gegensatz zu Skärby et al. (2004). Eine Senkung des AOT40 für Fichte, wie von Skärby et al. (2004) gefordert, kann auf Basis der vorliegenden Arbeit nicht unterstützt werden.

Für **Buche** wurden, durch die signifikante lineare Regression, Wachstumseinbußen von 9.6 % bei einem AOT40 von $10 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ prognostiziert.

Die Wachstumseinbußen wurden jedoch auf AOT40 = 0 bezogen (Fuhrer, 1994), da viele Versuche in „open-top“-Kammern mit durch Aktivkohle-gefilterter Luft durchgeführt wurden. Es ist fraglich, ob dieses Konzept aufs Freiland anwendbar ist, da eine wirkliche Nullkontrolle nie vorhanden ist, und die Frage zum Akklimatisierungspotential von Pflanzen an Ozonstress nicht beantwortet werden kann (vgl. Kapitel 4.1.2 und 4.1.5). Vor allem bei den langlebigen Bäumen stellt sich die Frage, ob ein kumulativer Ozon-Effekt über die Jahre bei chronischer Ozonbelastung auftritt (vgl. Kapitel 4.1.5) oder ob die Bäume in der Lage sind, durch Reparatur und/oder Anpassung des Stoffwechsels an erhöhte chronische Ozonkonzentrationen die Schädigungen zu kompensieren (Fuhrer et al., 1997; Reich, 1987; Kapitel 4.1.2).

In einem Phytotronversuch mit Jungbuchen, welche dem gleichen Ozonregime ausgesetzt waren wie die Altbäume im Kranzberger Forst, zeigte sich eine signifikante Reduktion des

Stammeszuwachses unter $2xO_3$ erst im zweiten Behandlungsjahr (Nunn et al., 2005b), was für einen kumulativen Ozoneffekt spricht (Abb. 4-7). Im Freiland hingegen gab es bei den untersuchten **Buchen** und **Fichten** des Kranzberger Forstes keine konsistenten Wachstumseinbußen über die drei Untersuchungsjahre. Der Unterschied zwischen der $1xO_3$ - und $2xO_3$ -Behandlungsgruppe im jährlichen relativen Stammeszuwachs war bei Fichte und Buche nie signifikant ($AOT_{40} = 15 - 74 \mu l^{-1} h$). Für **Buche** ergab sich in zwei von drei Jahren ein Trend, welcher zu einer hypothetischen relativen Zuwachseinbuße von 7 % gegenüber einem AOT_{40} von $0 \mu l^{-1} h$ bei einem AOT_{40} zwischen 15 und $16 \mu l^{-1} h$ führen würde (Abb. 4-7). Der Einfluss des Trockenjahres 2003 auf den radialen Stammeszuwachs betrug in beiden Ozonregimen 15 % für **Buche** und 58 % für **Fichte** gegenüber den humiden Vorjahren (vgl. Kapitel 3.4.4, Abb. 3-25) und war somit wesentlich größer.

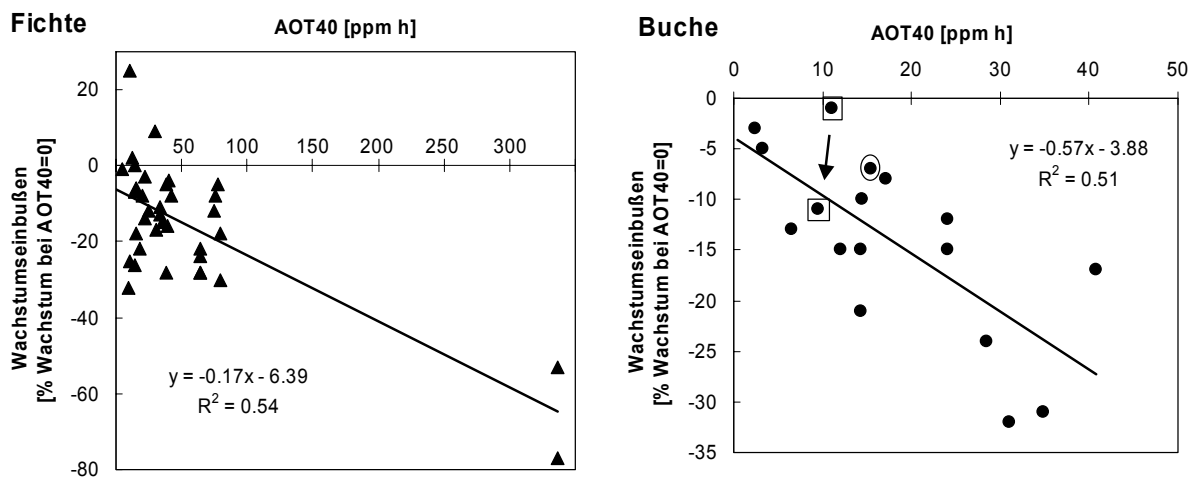


Abb. 4-7: Dosis-Effekt-Beziehung zwischen AOT40 und den Wachstumseinbußen im Vergleich zu einem extrapolierten Wachstum unter $AOT_{40} = 0$ (Fuhrer, 1994) bei Fichte und Buche. Jeder Einzelpunkt stellt eine Studie dar: ausgewertete Literatur siehe Anhang I, Tab. I-1 und I-2. Die Quadrate markieren die Ergebnisse der Klimakammerstudie (Kozovits, 2003; Nunn et al., 2005b) für Buche im ersten und zweiten Jahr der Studie: Der Pfeil markiert die Änderung der Wachstumseinbußen zwischen dem ersten und zweiten Jahr der Studie. Die Ellipse markiert die mittlere relative Wachstumseinbuße der Buchen im Kranzberger Forst für die Jahre 2000 - 2002.

4.3.2 Kumulative Ozonaufnahme und Vergleich mit AOT_{40} im Kranzberger Forst

Erst nach der Aufnahme in das Blatt über die Stomata kann Ozon das pflanzliche Gewebe schädigen. AOT_{40} gibt eine externe Ozondosis an (= O_3 -Exponierung), welche nicht widerspiegelt, wie viel Ozon tatsächlich über die Stomata aufgenommen wird. Somit ist AOT_{40} als Instrument der regionalen Risikoschätzung, nicht jedoch für die Quantifizierung mechanistischer Ursache-Wirkungsbeziehungen zu betrachten (Ashmore et al., 2004). Um eine physiologisch relevante Ozonaufnahme in das Blatt zu ermitteln, wurde in der vorliegenden Studie ein Blattleitfähigkeitsmodell (Emberson et al., 2000a, b) für die Berechnung der O_3 -Aufnahme (COU) verwendet. Hierbei wurde auch die nächtliche COU berücksichtigt (vgl. Kapitel 4.2). Es konnte gezeigt werden, dass eine Verdoppelung des herrschenden Ozonregimes während der Vegetationsperiode einen 2.8 - 4.7 mal höheren AOT_{40} bedeutete,

während die effektive, kumulative Ozonaufnahme bei **Fichte** um das 0.7 - 1.2 -fache (Schatten- und Sonnennadeln) und bei **Buche** um das 1.0 - 1.6 -fache (Schatten- und Sonnenblättern) gesteigert wurde. Die experimentelle Verdopplung der im Bestand herrschenden Ozonkonzentrationen resultierte in **Buche** in einer anhaltenden Erhöhung der Ozonaufnahme im Untersuchungszeitraum, allerdings war dieser Effekt im ersten Jahr der O₃-Behandlung am größten und nahm dann kontinuierlich ab.

Der Unterschied in der Ozonaufnahme zwischen der 1xO₃- und der 2xO₃-Behandlung der Altbäume im Kranzberger Forst war nicht so hoch wie ursprünglich angenommen (vgl. Kapitel 3.7). Die Verdopplung der Ozonexposition (chronische Belastung: Begrenzung auf 150 µl l⁻¹) entsprach nicht einer Verdopplung der Ozonaufnahme. Dies könnte eine Erklärung dafür sein, weshalb kaum signifikante Unterschiede in Zuwachs, Gaswechselfparametern und biochemischen Blattparametern auftraten. Empfindliche Individuen der **Buche** zeigten allerdings sowohl unter 1xO₃ als auch unter 2xO₃ ozonbedingte Blattschädigungen (vgl. Kapitel 3.3.1, Tab. 3-5 und 3-6).

Bei **Fichte** war die Erhöhung der COU durch die 2xO₃-Behandlung nur vorübergehend, aufgrund der Verringerung der stomatären Leitfähigkeit unter 2xO₃. Zusätzlich war **Fichte** prozentual gesehen von der erhöhten Ozonbelastung weniger betroffen als **Buche**, da die Ozonbegasung nur von Mai - Oktober erfolgte, die Vegetationsperiode von **Fichte** aber deutlich länger ist. Allerdings absorbierte **Fichte** außerhalb der Vegetationsperiode von **Buche** im Mittel 23 % ihrer jährlichen kumulativen Ozonaufnahme (COU). Die korrespondierenden externen Ozondosen AOT40 und SUM0 steigen in diesem Zeitraum um ca. 10 % bzw. 35 % (vgl. Kapitel 4.1.8; Tab. 4-4).

Durch die geringere Öffnungsweite der Stomata bei Schattenblättern (geringere Strahlung, Photosyntheserate und stomatäre Leitfähigkeit) ist die Ozonaufnahme gegenüber Sonnenblättern um den Faktor 2.1 - 3.7 reduziert.

Starke Trockenperioden veranlassen die Bäume dazu, ihre Stomata weitgehend zu schließen, was die Ozonaufnahme der Bäume drastisch bei meistens gleichzeitig sehr hohen Ozonkonzentrationen in der Luft verringert (z.B. im Trockenjahr 2003; Nunn et al., 2005b). Der AOT40 steigt unter diesen Umständen stetig an, während die physiologisch effektive Ozonbelastung der Bäume nicht zunimmt.

Der Vergleich von COU mit AOT40 zeigte weiterhin, dass bei **Buche** und **Fichte** der für den gesamten Bestandesraum (Sonnen- oder Schattenkrone) repräsentative AOT40 einem breiten Spektrum der jährlichen, kumulativen Ozonaufnahme gegenüberstand (Abb. 4-8; Matyssek et al., 2004). AOT40 gab eine wesentlich höhere Ozonbelastung unter 2xO₃ an als effektiv sowohl von **Buche** als auch **Fichte** aufgenommen wurde. Laut COU war die Ozonbelastung maximal 1.6-mal so hoch wie unter 1xO₃. Laut AOT40 allerdings maximal 4.7-mal so hoch wie unter 1xO₃. Besonders bei **Fichte** wurde die Tendenz einer Risiko-Überschätzung durch AOT40 deutlich: Hier wirkte die Verengung der Stomata unter 2xO₃ und die Beschränkung der Ozonbehandlung auf die Vegetationsperiode einer Verdopplung der O₃-Aufnahme gegenüber 1xO₃ entgegen. Die Analyse unterstrich, dass AOT40 nicht die unterschiedliche Ozonbelastung innerhalb einer Baumkrone widerspiegeln kann, da die Einflüsse der physiologischen

Blattparameter nicht berücksichtigt werden, die vor allem durch das Lichtklima entlang der Äste gegeben waren. Die Ozonaufnahme berücksichtigt dagegen differenziert die Ozonbelastung der Buchenblätter und Fichtennadeln in Abhängigkeit von der stomatären Leitfähigkeit und dem Einfluss des Lichtregimes.

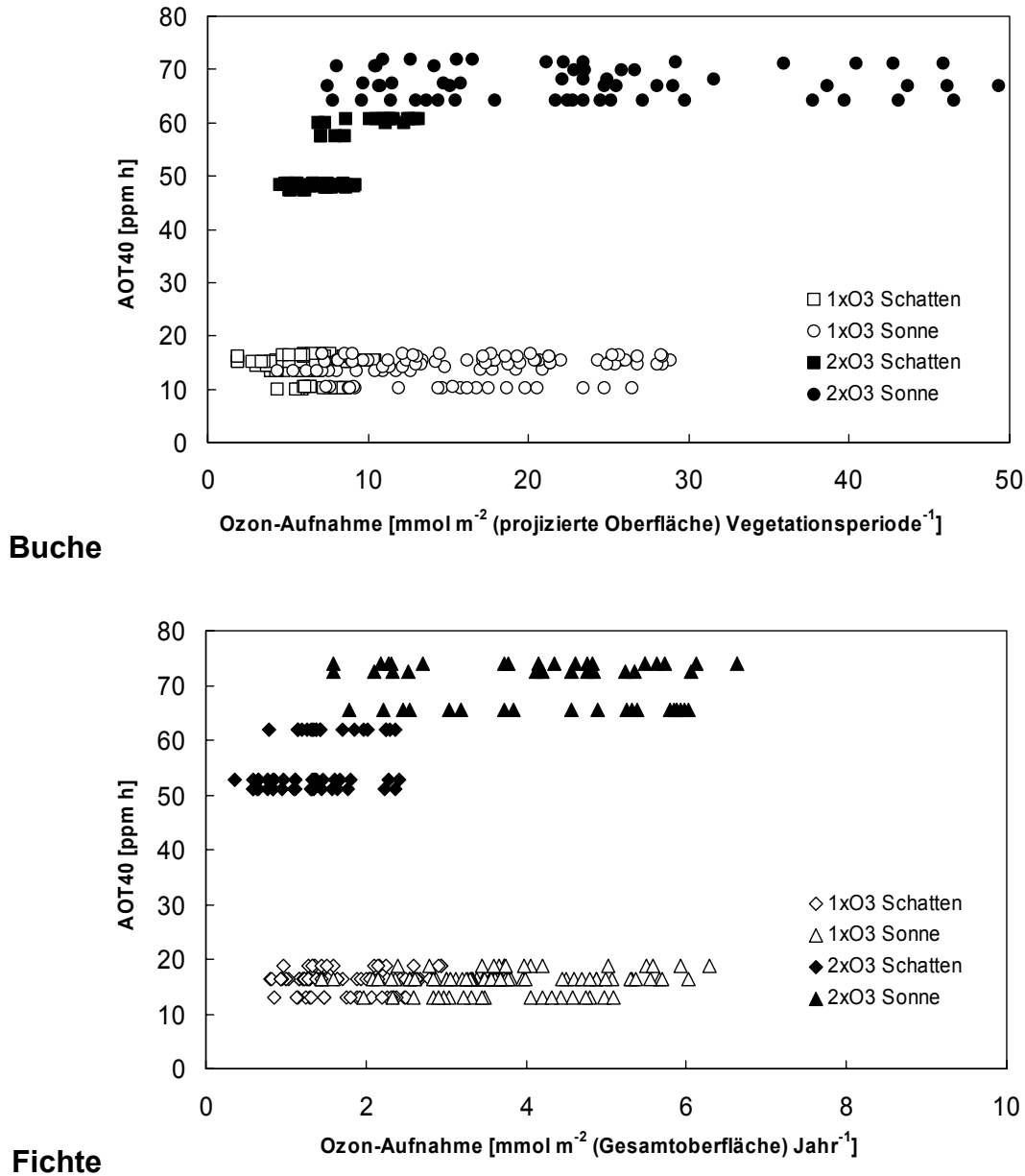


Abb. 4-8: Vergleich von Ozonaufnahme (COU) und AOT40 berechnet für die 40 Messäste (an je 4 Positionen des Lichtgradienten entlang der Äste) von 1999 - 2002 für Buche und Fichte ($n = 40$). Berechnungen für 1999 - 2000 basieren auf Daten aus Reiter (2004). Graphik nach Matyssek et al. (2004).

Die derzeit verfügbare Datenbasis für die Erstellung von COU-Effekt-Beziehungen ist zur Festlegung von Grenzwerten noch nicht ausreichend. Karlsson et al. (2004) und Uddling et al. (2004) schlugen erste Grenzwerte für europäische Jungbäume vor (Tab. 4-5), welche allerdings im Vergleich mit den im Kranzberger Forst für **Buche** und **Fichte** abgeschätzten (Tab. 4-5) und bei Nunn et al. (2005b) für **Buche** berechneten COU keine hohe Übereinstimmungen zeigen.

Den Dosis-Effekt-Beziehungen zwischen AOT40 bzw. COU und Wachstumseinbußen wurde bisher immer eine lineare Korrelation zugrunde gelegt (Fuhrer et al., 1997; Skärby et al., 2004; Karlsson et al., 2004), dies ist jedoch nicht gesichert. In einer Klimakammerstudie mit Jungbuchen zeigten sich erst im zweiten Versuchsjahr Wachstumseinbußen, bei einem sogar etwas geringeren AOT40 als im ersten Versuchsjahr (vgl. Kapitel 4.3.1; Kozovits, 2003; Nunn et al., 2005b). Nunn et al. (2005b) beobachteten bei **Buche** eine exponentielle Korrelation der Blattschädigungen zur Ethylenbildung (vgl. Kapitel 4.1.2). Auch bei *Prunus serotina* trat im Freiland eine hohe Variabilität in der Symptomausprägung und kein linearer Zusammenhang zwischen geschädigter Blattfläche und COU auf (Fredericksen et al., 1996b). Lefohn (1992) gab zu bedenken, dass die Ozontoxizität bei Pflanzen eher von Spitzenbelastungen als von einer erhöhten Hintergrundsbelastung hervorgerufen werden könnte. Für Erbse (*Pisum sativum*, Mehlhorn et al., 1991) und Bohne (*Phaseolus vulgaris*; Musselman et al., 1994) wurde gezeigt, dass kurzzeitige hohe Ozonkonzentrationen eine höhere Ozonschädigung hervorriefen, als gleich bleibende niedrige Werte.

Tab. 4-5: Dosis-Effekt-Beziehungen zwischen COU und den Wachstumseinbußen im Vergleich zu einem extrapolierten Wachstum unter COU = 0 (cf. Fuhrer, 1994) bei Fichte und Buche. + keine Extrapolation möglich, da COU in 1xO₃ höher als in 2xO₃; ++ Unterschied in den Wachstumseinbußen zwischen 1xO₃ und 2xO₃ nicht signifikant; Extrapolation mit Mittelwerten für COU nur 2000 und 2001 möglich, da 2002 COU in 1xO₃ fast so hoch wie in 2xO₃; +++ bei Fichte kein signifikanter Unterschied in den Wachstumseinbußen zwischen 1xO₃ und 2xO₃. Karlsson et al. (2004) und Uddling et al. (2004) COU berechnet für FO₃ > 1.6 nmol m⁻² s⁻¹.

Studie	Baumart	Baumalter	Dauer des Experiments [Jahre]	Wachstumseinbußen [%]	COU [mmol m ⁻² Gesamtoberfläche]
Karlsson et al. (2004)	10 europäische Baumarten	Jungbäume	1 - 5	empfindlichster < 6%	4
Karlsson et al. (2004)	Buche, Birke	Jungbäume	1 - 5	5.6	3.4
Karlsson et al. (2004)	Eiche	Jungbäume	2 - 3	5.7	12
Karlsson et al. (2004)	Fichte, Kiefer	Jungbäume	1 - 5	0.9	1.8
Uddling et al. (2004)	Birke	Jungbäume	1 - 5	4	4
Kozovits (2003); Nunn et al., (2005b)	Buche	Jungbäume	2	1. Jahr: 7 2. Jahr: +	1. Jahr: 7.5 2. Jahr: 11.2 +
diese Studie	Buche	Altbäume	3	29 +/- 6 ++	6.8 ++
diese Studie	Fichte	Altbäume	3	6 +/- 1 +++	3.4 - 4.4 +++

Auch bei **Buche** im Freiland können Blattschädigungen und Reduktionen der Photosynthesekapazität nicht als lineare Antwort auf das erhöhte Ozonregime gesehen werden. Die Altbuchen zeigten im Kranzberger Forst keine Verdopplung der Blattschädigungen (vgl. Kapitel 4.1.2) und keine konsistent-lineare Abnahme der Photosyntheseraten unter 2xO₃ zwischen den Untersuchungsjahren. Der Einfluss der erhöhten Ozonkonzentrationen hing in

diesem Freilandexperiment ebenfalls von den Klimabedingungen während der Vegetationsperiode der einzelnen Jahre ab (vgl. Kapitel 4.1.1).

Folgerungen aus dem Vergleich zwischen COU und AOT40:

In der vorliegenden Studie wurde eine differenzierte, realitätsnahe Ozonaufnahme für das Laub von Altbäumen im Freiland berechnet und mit den Reaktionen auf die erhöhte Ozonbehandlung auf Zell-, Blatt-, Ast- und Baumebene verglichen. Die geringeren Unterschiede im COU zwischen den Behandlungsgruppen boten einen Erklärungsansatz für die geringen negativen Auswirkungen des $2xO_3$ -Regimes auf die adulten **Buchen** und **Fichten** (eingeschränkte gH_2O_s unter $2xO_3$). Die extrem unterschiedliche COU von Sonnen- und Schattenkrone bei **Buche** erklärte die verschiedenen Reaktionen dieser Kronenregionen auf das erhöhte Ozonregime: Entstehung visueller Blattschädigungen in der Sonnenkrone bzw. signifikant reduzierte Photosyntheseraten in der Schattenkrone. Vor allem der Einfluss extremer Trockenperioden wird durch das Ozon-Flux-Modell wiedergegeben, während AOT40 hier zu einer falschen Einschätzung der Ozongefährdung führt.

Generell ist festzustellen, dass die Ozonaufnahme integriert über die Vegetationsperiode ein physiologisch und ökologisch relevantes Maß ist, welches Aussagen über differenzielle Gefährdungen des Sonnen- und Schattenlaubes sowie den Einfluss der Witterung auf den ozonbedingten Schädigungsverlauf erlaubt. Weiterhin werden baumart- sowie altersspezifische Charakteristika auf der Basis unterschiedlicher, maximaler stomatärer Leitfähigkeiten in Betracht gezogen (Ashmore et al., 2004; Elvira et al., 2004; Karlsson et al., 2004; Matyssek et al., 2004).

4.3.3 Folgerungen und Empfehlungen zu Ozon-Grenzwerten für Buche und Fichte

Der derzeit in Europa gültige Grenzwert für Ozon bei Waldbäumen ($AOT40 = 10 \mu l^{-1} h$; 1. Mai - 15. Oktober) ist als ausreichend für die 50 - 60-jährigen **Buchen** und **Fichten** am Standort Kranzberger Forst zu betrachten ($AOT40$ unter $1xO_3$ im Kranzberger Forst zwischen $10 - 15 \mu l^{-1} h$ für 1999 - 2002). Wirtschaftlich relevante Zuwachseinbußen, woran sich das $AOT40$ -Konzept orientiert, waren an den Versuchsbäumen nicht festzustellen. Die Grenzwerte sollten aber auch nicht angehoben werden, da empfindliche Individuen der **Buche** im Kranzberger Forst Reduktionen der Photosyntheseleistung unter $2xO_3$ sowie verfrühten Blattfall und visuelle Blattschädigungen unter $1xO_3$ und $2xO_3$ zeigten. Im Sinne des Grenzwertkonzeptes, das gegenüber Stress empfindlichste Individuum zu schützen, ist der gültige $AOT40$ -Grenzwert auch für **Fichte** angebracht, da diese ebenfalls unter $2xO_3$ Einbußen in der Photosyntheseleistung aufwies.

Eine Analyse von 10 europäischen Ozonstudien mit Jungbäumen, welche ein breites Spektrum der genetischen Variabilität in Bäumen in Europa abdecken sollten, stufte sowohl Buche als auch Fichte als ozonempfindliche Baumarten ein, da bei den Jungbäumen Reduktionen des Biomassezuwachses ($> 5\%$) unter erhöhter Ozon-Belastung auftraten (Karlsson et al., 2004). Die Autoren schlugen einen $AOT40$ von $5 \mu l^{-1} h$ pro Vegetationsperiode als neuen Grenzwert für europäische Laub- und Nadelbäume vor (UNECE, 2004). Die vorgeschlagene Senkung des

AOT40-Grenzwertes wird durch die vorliegende Studie an Altbäumen im Kranzberger Forst nicht gestützt (vgl. Kapitel 4.3.1). Auch Wieser (1999) berichtete, dass die momentan auftretenden O₃-Konzentrationen im Alpenraum keine Gefahr für Nadelbäume wie Fichte (*Picea abies*), Lärche (*Larix decidua*) und Zierbelkiefer (*Pinus cembra*) darstellten: Eine Abnahme der Netto-Photosyntheserate wurde erst ab AOT40 = 100 µl l⁻¹ h oder einer kumulativen Ozonaufnahme (COU) von 20 mmol m⁻² (Gesamtoberfläche) während der Vegetationsperiode an den untersuchten Altbäumen beobachtet. Für Waldbäume besteht unter den gegenwärtig herrschenden Ozonregimen zumindest keine akute Gefahr (Matyssek & Sandermann, 2003), was durch die vorliegende Untersuchung im Kranzberger Forst gestützt wird.

Wird die Ozonaufnahme (COU) zugrunde gelegt, ergibt sich ein konsistenteres Bild der Ozonempfindlichkeit von Jung- und Altbuchen in Klimakammerexperimenten und im Freiland im Vergleich zum AOT40. Die Variationsbreite der Dosen, ab denen Veränderungen registriert werden, ist geringer als bei AOT40. Erste Intercostal-Nekrosen waren bei **Buche** im Kranzberger Forst ab einem AOT40 zwischen 1.9 und 19.4 µl l⁻¹ h zu verzeichnen, je nach untersuchtem Individuum und Untersuchungsjahr. Das Auftreten erster Intercostal-Nekrosen fand bei **Buche** in der vorliegenden Studie ab einer COU zwischen 0.9 und 4.7 mmol m⁻² (Gesamtoberfläche) statt, je nach Individuum und Untersuchungsjahr. Baumgarten et al. (2000) fanden makroskopische Blattschädigungen bei Altbuchen im Freiland und Jungbuchen im Phytotron ab einer kumulativen Ozonaufnahme von 3 mmol m⁻² (Gesamtoberfläche), Matyssek et al. (2004) notierten beginnende Blattschädigung in einem Phytotronversuch mit Jungbuchen ab 1 - 2 mmol m⁻² (Gesamtoberfläche) Ozonaufnahme. Wieser (1997) fand eine Reduktion der Photosyntheserate von 3 - 6 % bei Alt- bzw. Jungfichten bei einer Ozonaufnahme von 10 mmol m⁻² (Gesamtoberfläche). Karlsson et al. (2004) schlugen eine kumulative Ozonaufnahme von 4 mmol m⁻² (Gesamtoberfläche; Schwellenwert: Ozonaufnahmerate > 1.6 nmol m⁻² s⁻¹) als neuen Grenzwert für europäische Laub- und Nadelbäume vor (UNECE, 2004). Allerdings ergaben sich im Kranzberger Forst auch für COU keine Korrelationen mit den Zuwachseinbußen, weil die Zuwachseinbußen unter 2xO₃ im Vergleich zu 1xO₃ nie signifikant und nicht konsistent über die drei Untersuchungsjahre hinweg waren.

Das Ozon-Flux-Konzept (Emberson et al., 2000a; Level II - Konzept) ist dem AOT40 (Level I - Konzept) in Zukunft vorzuziehen, da es die Berechnung einer physiologisch effektiven und ökologisch relevanten Ozonaufnahme (auch während den Nachtstunden) ermöglicht und so das Gefährdungsrisiko der Waldbäume auf der Basis von Ursache-Wirkungsbeziehungen widerspiegelt. Nicht nur die Ozonaufnahme, sondern auch die Entgiftungskapazität und schadverstärkende Faktoren spielen eine große Rolle für die Entstehung oxidativer Schädigungen (Luwe, 1996; Massman et al., 2000; Kolb & Matyssek, 2001; Wieser et al., 2002b; Matyssek et al., 2004; Nunn et al., 2005a). Zur Abschätzung des Gefährdungsrisikos werden ein auf die Blattfläche bezogener Quotient aus der Antioxidantien-Konzentration im Blatt und der Ozonaufnahme (Wieser et al., 2002a, b, 2003; Matyssek et al., 2004) oder auch der Quotient aus O₃-Aufnahme zu Photosynthese-Kapazität vorgeschlagen (Kolb & Matyssek, 2001). Gegenwärtig gibt das Flux-Konzept tendenziell eher die Obergrenze der Ozonaufnahme wider, da die Datenbasis für erweiterte Modellparametrisierungen, vor allem der Blatt- und Kronengrenzschichten sowie artspezifischer maximaler Leitfähigkeiten, noch gering ist

(Karlsson et al., 2004). Ein routinemäßiger und praxistauglicher Einsatz des O₃-Flux-Konzeptes für die Grenzwertbestimmung wird erst möglich sein, wenn die Bestimmung der Ozonaufnahme unter Einbezug der tatsächlichen Blatt- und Kronengrenzschichten, der arttypischen Entgiftungskapazität der Pflanzen und der Interaktion mit VOCs während der Ozonbildung weiter und für den Alltagsgebrauch standardisiert vorangetrieben wird (Massman, 2004; Grünhage et al., 2004; Ashmore et al., 2004), sodass mit der Ablösung des AOT40 nicht nur eine ökophysiologisch begründete Verbesserung, sondern auch eine prozessbasierte Präzisierung einhergehen kann. Dies wird derzeit auf internationaler Ebene durch die Kombination prozessorientierter Modellierung und Entwicklung mikroskaliger Messtechniken angestrebt. Auf dem Wege zu diesem Ziel kann bereits jetzt der O₃-Flux- gegenüber dem AOT40-Ansatz als ein wesentlicher, konzeptioneller Fortschritt angesehen werden, da die Risikoeinschätzung auf eine mechanistische und damit standortrelevante Basis gestellt wird (Massman, 2004; Grünhage et al., 2004; Ashmore et al., 2004). Die Ozonaufnahme trägt so zum Verständnis des Einflusses von Ozon auf Pflanzen bei und führt damit über das AOT40-Konzept hinaus.

Bei genauer Betrachtung ist die Anwendbarkeit des AOT40-Grenzwertes von 10 µl l⁻¹ h stark in Frage zu stellen, da die momentane Ozon-Hintergrundsbelastung in großen Teilen Europas (Matyssek & Innes, 1999; Elvira et al., 2004) und auch im Kranzberger Forst schon deutlich über 10 µl l⁻¹ h liegt, der Grenzwert also gar nicht eingehalten werden kann. Trotzdem traten bei den Altbäumen im Kranzberger Forst im Untersuchungszeitraum keine Zuwachseinbußen auf. Eine weitere Senkung von AOT40, wie von Karlsson et al. (2004) und Skärby et al. (2004) gefordert und von der UNECE am 30.9.2004 umgesetzt (LRTAP, 2004), ist auf diesem Hintergrund sinnlos. Dagegen sollten sich die Regierungen in Europa mehr für eine Einhaltung des momentan gültigen AOT40 einsetzen.

Fazit:

Aus dem Vergleich der beiden Ozonregime wird deutlich, dass unter derzeit herrschenden Ozonszenarien der Zuwachs der 50 - 60-jährigen **Buchen** und **Fichten** auf der Versuchsfläche nicht erkennbar beeinträchtigt wird. Allerdings zeigen die Ozonempfindlichkeiten von Photosynthese, biochemischen Stressreaktionen und Blattlebensdauer Ansatzpunkte einer Beeinträchtigung durch Ozon unter chronisch erhöhten O₃-Regimen. Aus der vorliegenden Datenbasis wird gefolgert, dass letztere Parameter unter der am Standort herrschenden natürlichen Ozonbelastung potentiell gefährdet sind und chronische Risiken nicht ausgeschlossen werden können.

5 Literaturverzeichnis

- Abeles F. B., Morgan P. W., Salveit M. E. 1992. Ethylene in plant biology, 2. edn. Academic Press, San Diego.
- Altimir N., Tuovinen J. P., Vesala T., Kulmala M., Hari P. 2004. Measurements of ozone removal by Scots pine shoots: calibration of a stomatal uptake model including the non-stomatal component. *Atmospheric Environment* 38, 2387-2398.
- Andersen C. P. 1997. Carry-over effects of ozone on root growth and carbohydrate concentrations of ponderosa pine seedlings. *Tree Physiology* 17, 805-811.
- Anegg S. 1999. Untersuchungen zur Wirkung von CO₂ und Ozon auf die Polyamin- und Ethylenbiosynthese sowie auf Wachstum und Symptomentwicklung bei Buchen und Fichten. Dissertation. Fakultät für Biologie. Ludwig-Maximilians-Universität München. pp. 213.
- Ashmore M. R., Emberson L. D., Karlsson P., Pleijel H. 2004. Introduction for ozone deposition special issue. *Atmospheric Environment* 38, 2211-2212.
- Ball J. T., Woodrow I. E., Berry J. A. 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Beggins I. (ed) *Process in photosynthesis research, Proceedings of the VII International Photosynthesis Congress*, vol. IV., pp 221-224.
- Baumgarten M. 1999. Charakterisierung des physiologischen Zustands von Altbuchen in zwei Höhenlagen des Bayerischen Waldes unter Berücksichtigung der Standortfaktoren und der Ozonbelastung. Dissertation. Lehrstuhl für Forstbotanik. Ludwig-Maximilians-Universität. Hieronymus-Verlag, München, pp. 235.
- Baumgarten M., Werner H., Häberle K.-H., Emberson L. D., Fabian P., Matyssek R. 2000. Seasonal ozone response of mature beech trees (*Fagus sylvatica*) at high altitude in the Bavarian forest (Germany) in comparison with young beech grown in the field and in phytotrons. *Environmental Pollution* 109, 431-442.
- Bayerische Staatsforstverwaltung. 2004. Auswirkungen der Trockenheit 2003 - Waldschutzsituation 2004. LWF aktuell 43, München, p 44.
- Bellés J. M., Garro R., Fayos J., Navarro P., Primo J., Conejero V. 1999. Gentisic acid as a pathogen-inducible signal, additional to salicylic acid for activation of plant defenses in tomato. *The American Phytopathological Society* 12, 227-235.
- Bernacchi C. J., Sindsaas E. L., Pimentel C., Portis Jr A. R., Long S. P. 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 24, 253-259.
- Besford R. T., Richardson C. M., Campos J. L., Tiburcio A. F. 1993. Effect of polyamines on stabilization of molecular complexes in thylakoid membranes of osmotically stressed oak leaves. *Planta* 189, 201-206.
- Beyrich F., Acker K., Kalaß D., Klemm O., Möller D., Schaller E., Werhahn J., Weisensee U. 1996. Boundary layer structure and photochemical pollution in the Harz Mountains - an observational study. *Atmospheric Environment* 30, 1271-1281.
- Bors W., Langebartels C., Michel C., Sandermann H. 1989. Polyamines as radical scavengers and protectants against ozone damage. *Phytochemistry* 28, 1589-1595.
- Bouchereau A., Aziz A., Larher R., Martin-Tanguy J. 1999. Polyamines and environmental challenges: recent development. *Review in Plant Science* 140, 103-125.
- Braun S., Flückinger W. 1993. Critical levels of ambient ozone for growth of tree seedlings. In: Fuhrer J., Achermann B. (eds) *Critical levels for ozone a UN-ECE workshop report*, vol. 16. Swiss Federal Research Station for Agricultural Chemistry and Environmental Hygiene, Bern, Switzerland, pp 88-97.
- Braun S., Flückinger W. 1994. Critical levels of ambient ozone for growth of tree seedlings. In: Fuhrer J., Achermann B. (eds) *Critical Levels for Ozone - a UN-ECE Workshop Report*, vol. 16. Eidgenössische Forschungsanstalt für Agrikulturchemie und Umwelthygiene, Bern, Switzerland, pp 88-97.
- Braun S., Zugmaier U., Thomas V., Flückinger W. 2004. Carbohydrate concentrations in different plant parts of young beech and spruce along a gradient of ozone pollution. *Atmospheric Environment* 38, 2399-2407.
- Brügger R. 1998. Die phänologische Entwicklung von Buche und Fichte. Beobachtung, Variabilität, Darstellung und deren Nachvollzug in einem Modell. Verlag des Geographischen Instituts der Universität Bern, Bern
- Bühl A., Zöfel P. 2000. SPSS Version 10 - Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows, 7. Auflage. Addison-Wesley, München, p 734.
- Cape J. N. 1998. Uptake and fate of gaseous pollutants in leaves. *New Phytologist* 139, 221-223.
- Cermak J., Matyssek R., Kucera J. 1993. Rapid response of large, drought-stressed beech trees to irrigation. *Tree Physiology* 12, 281-290.
- Chappelka A., Chevone B. 1992. Tree response to ozone. In: Lefohn A. (ed) *Surface level ozone exposure and their effects on vegetation*. Lewis, MI, Chelsea, pp. 271-324.
- Chen Y. M., Wellburn A. R. 1989. Enhanced ethylene emissions from Red and Norway spruce exposed to acidic mists. *Plant Physiology* 91, 357-361.
- Collatz G. J., Ball J. T., Berry J. A. 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology* 54, 107-136.
- Conklin P. L., Barth C. 2004. Ascorbic acid, a familiar small molecule intertwined in the response of plants to ozone, pathogens, and the onset of senescence. *Plant, Cell and Environment* 27, 959-970.
- Dixon M., Le Thiec D., Garrec J. P. 1998. Reactions of Norway spruce and beech trees to 2 years of ozone exposure and episodic drought. *Environmental and Experimental Botany* 40, 77-91.
- Dohmen G. P., Koppers A., Langebartels C. 1990. Biochemical response of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) towards 14-month exposure to ozone and acid mist: effects on amino acid, glutathione and polyamine titers. *Environmental Pollution* 64, 375-383.

- Eamus D., Barnes J. D., Mortensen L., Ro-Poulsen H., Davison A. W. 1990. Persistent stimulation of CO₂ assimilation and stomatal conductance by summer ozone fumigation in Norway spruce. *Environmental Pollution* 63, 365-379.
- Eamus D., Murray M. 1991. Photosynthetic and stomatal conductance responses of Norway spruce and beech to ozone, acid mist and frost - a conceptual model. *Environmental Pollution* 72, 23-44.
- Ellenberg H. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*, 5. Auflage. UTB, Stuttgart, p 1095.
- Elstner E., Osswald W., Youngman R. 1985. Basic mechanisms of pigment bleaching and loss of structural resistance in spruce (*Picea abies*) needles: advances in phytomedical diagnostics. *Experientia* 41, 591-597.
- Elvira S., Bermejo V., Manrique E., Gimeno B. 2004. On the response of two populations of *Quercus coccifera* to ozone and its relationship with ozone uptake. *Atmospheric Environment* 38, 2305-2311.
- Emberson L. D., Ashmore M. R., Cambridge H. M., Simpson D., Tuovinen J. P. 2000a. Modeling stomatal ozone flux across Europe. *Environmental Pollution* 109, 403-413.
- Emberson L. D., Wieser G., Ashmore M. R. 2000b. Modeling of stomatal conductance and ozone flux of Norway spruce: comparison with field data. *Environmental Pollution* 109, 393-402.
- Fabian P. 2002. *Leben im Treibhaus, unser Klimasystem - und was wir daraus machen*. In: *Leben im Treibhaus, unser Klimasystem - und was wir daraus machen*. Springer-Verlag, Berlin, p 258.
- Falge E., Ryel R., Alsheimer M., Tenhunen J. 1997. Effects of stand structure and physiology on forest gas exchange: a simulation study for Norway spruce. *Trees* 11, 436-448.
- Farquhar G. D., von Caemmerer S., Berry J. A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149, 78-90.
- Forkel R., Knoche R. 2004. Einfluss erhöhter UV-Strahlung auf die bodennahe Verteilung von Photooxidantien. Bericht: Bayerisches Staatsministerium für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz, München, p 28.
- Fowler D., Cape J. N., Coyle M., Flechard C., Kuylensstierna J., Hicks K., Derwent D., Johnson C., Stevenson D. 1999. The global exposure of forests to air pollutants. *Water, Air and Soil Pollution* 116, 5-32.
- Fredericksen T., Skelly J. M., Steiner K., Kolb T. E., Kouterick K. 1996a. Size-mediated foliar response to ozone in black cherry trees. *Environmental Pollution* 91, 53-63.
- Fredericksen T., Kolb T., Skelly J., Steiner K., Joyce B., Savage J. 1996b. Light environment alters ozone uptake per net photosynthetic rate in black cherry trees. *Tree Physiology* 16, 485-449.
- Fröhlich, G. mündl. Mitteilung 2003. Landtechnik Weißenstephan - Agrarmeteorologische Meßstation im Schaugarten. Bayerische Landesanstalt für Landwirtschaft.
- Fuhrer J. 1994. The critical level for ozone to protect agricultural crops - An assessment of data from European open-top chamber experiments. In: Fuhrer J., Achermann B. (eds) *Critical Levels for Ozone - a UN-ECE Workshop Report*, vol. 16. Eidgenössische Forschungsanstalt für Agrarökonomie und Umwelthygiene, Bern, Switzerland, pp 42-57.
- Fuhrer J., Skärby L., Ashmore M. R. 1997. Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe. *Environmental Pollution* 97, 91-106.
- Fuhrer J., Achermann B. (eds) 1999. *Critical levels for ozone - Level II*. Swiss Agency for the Environment, Forests and Landscape, Berne, Switzerland.
- Gallardo M., Gallardo M. E., Matilla A. J., Rueda P. M. d., Sánchez-Calle I. M. 1994. Inhibition of polyamine synthesis by cycloheximine stimulates the ethylene pathway and accelerates the germination of *Cicer arietinum* seeds. *Physiologia Plantarum* 91, 9-16.
- Götz B. 1996. *Ozon und Trockenstress - Wirkungen auf den Gaswechsel von Fichte*. IHW-Verlag, Eching, p 149.
- Grams T. E. E., Anegg S., Häberle K.-H., Langebartels C., Matyssek R. 1999. Interactions of chronic exposure to elevated CO₂ and O₃ levels in the photosynthetic light and dark reactions of European beech (*Fagus sylvatica*). *New Phytologist* 144, 95-107.
- Greenberg J. 1997. Programmed cell death in plant-pathogen interactions. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48, 525-545.
- Grimmeisen W. mündl. Mitteilung 2004. Klimadaten der Waldklimastation im Kranzberger Forst von 1999-2002. Sachgebiet II, Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF), Freising
- Grolke N. E., Miller P. 1994. Changes in gas exchange characteristics during the life span of giant sequoia - implications for response to current and future concentrations of atmospheric ozone. *Tree Physiology* 14, 659-668.
- Grolke N. E., Alonso R., Nguyen T., Cascio C., Dobrowolski W. 2004. Stomata open at night in pole-sized and mature ponderosa pine: implications for O₃ exposure metrics. *Tree Physiology* 24, 1001-1010.
- Gunderson C., Taylor G. J. 1991. Ethylene directly inhibits foliar gas exchange in *Glycine max*. *Plant Physiology* 95, 337-339.
- Grünhage L. 2004. Ozone tutorial. Biostress - Biodiversity in Herbaceous Semi-Natural Ecosystems under Stress by Global Change Components - Universität Hohenheim: http://www.uni-hohenheim.de/biostress/Expert-System/ozone_tutorial.html
- Grünhage L., Krupa S., Legge A., Jäger H.-J. 2004. Ambient flux-based critical values of ozone for protecting vegetation: differing spatial scales and uncertainties in risk assessment. *Atmospheric Environment* 38, 2433-2437.
- Günthardt-Goerg M. S. 2001. Expertise of ozone-like symptoms. Ozone Validation Centre WSL, Birmensdorf, p 1.
- Häberle K.-H., Reiter I. M., Matyssek R., Leuchner M., Werner H., Fabian P., Heerdt C., Nunn A. J., Gruppe A., Simon U., Goßner M. 2003. Canopy research in a mixed forest of beech & spruce in Southern Germany. In: Basset Y., Horlyck V., Wright J. (eds) *Studying forest canopies from above: The international canopy crane handbook*. Smithsonian Tropical Research Institute and the United Nations Environmental Programme, Panama, pp. 71-78.

- Hammel K., Kennel M. 2001. Charakterisierung und Analyse der Wasserverfügbarkeit und des Wasserhaushaltes von Waldstandorten in Bayern mit dem Simulationsmodell BROOK90. Bericht: WZW Weihenstephan, TU München, München, p 135.
- Hanson P., Samuelson L., Wullschlegler S., Tabberer T., Edwards G. 1994. Seasonal patterns of light-saturated photosynthesis and leaf conductance for mature and seedling *Quercus rubra* L. foliage: differential sensitivity to ozone exposure. *Tree Physiology* 14, 1351-1366.
- Harley P., Tenhunen J. 1991. Modeling the Photosynthetic Response of C3 Leaves to environmental Factors. In: American Society of Agronomy and Crop Science Society of America (ed) Modeling Crop Photosynthesis - from Biochemistry to Canopy, vol 19. CSSA Special Publication, Madison, USA, pp. 17-39.
- Harley P. C., Thomas R. B., Reynolds J. F., Strain B. R. 1992. Modeling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* 15, 271-282.
- Hartmann G., Nienhaus F., Butin H. 1995. Farbatlas Waldschäden: Diagnose von Baumkrankheiten, 2. Auflage. Eugen Ulmer Verlag - Stuttgart, p 288.
- Heath R., Taylor G. J. 1997. Physiological processes and plant responses to ozone exposure. In: Sandermann H., Wellburn A. R., Heath R. L. (eds) Forest decline and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments. Springer Verlag, Berlin, pp. 317-368.
- Heerd C. 1999. Aktive und passive Bestimmung der vertikalen Ozonverteilung in einem Buchen-Fichten-Mischbestand während einer Vegetationsperiode im Kranzberger Forst - Erprobung eines neuen Ozonpassivsammlers auf Indigopapierbasis. Diplomarbeit, unveröffentlicht. Institut für Geographie und Lehrstuhl für Bioklimatologie. LMU. München.
- Heerd C., Werner H. mündl. Mitteilung 2003. Klimadatensätze aus dem Kranzberger Forst 1999-2003. Bioklimatologie, WZW Weihenstephan, TUM (SFB 607), Freising
- Heggestad H. E., Middleton J. T. 1959. Ozone in high concentrations as cause of tobacco leaf injury. *Science* 129, 208-210.
- Heggestad H. E. 1991. Origin of Bel-W3, Bel-C and Bel-B tobacco varieties and their use as indicators of ozone. *Environmental Pollution* 74, 264-291.
- Hehn M. 1997. Die geschichtliche Entwicklung des Buchen-Vorbaus in Deutschland. In: Kalkkuhl R., Schmidt A. (eds) Waldumbau von Nadelholzreinbeständen in Mischbestände durch Buchen-Voranbau und Buchen-Voraussaat, vol 13. Schriftreihe der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/ Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen, pp. 7-16.
- Hole L., Semb A., Torseth K. 2004. Ozone deposition to a temperate coniferous forest in Norway; gradient method measurements and comparison with the EMEP deposition module. *Atmospheric Environment* 38, 2217-2223.
- Innes J. L. 1998. An assessment of the use of crown structure for the determination of the health of beech (*Fagus sylvatica*). *Forestry Oxford* 71, 113-130.
- Jarvis P. 1976. Interpretation of variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 273, 593-610.
- Jones H. 1985. Partitioning stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 8 95-104.
- Kangasjärvi J., Talvinen J., Utriainen M., Karjalainen R. 1996. Plant defence systems induced by ozone. *Plant, Cell and Environment* 17, 783-794.
- Kärenlampi L., Skärby L. 1996. Critical levels for ozone in Europe: Testing and finalizing the concepts. UN-ECE workshop report. In: Kärenlampi L., Skärby L. (eds) Critical levels for ozone in Europe: Testing and finalizing the concepts. UN-ECE workshop report. University of Kuopio.
- Karlsson P. E., Medin E. L., Wickström H., Sellden G., Wallin G., Ottosson S., Skärby L. 1995. Ozone and drought stress - interactive effects on the growth and physiology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Water, Air and Soil Pollution* 85, 1325-1330.
- Karlsson P. E., Pleijel H., Karlsson G. P., Medin E. L., Skärby L. 2000. Simulations of stomatal conductance and ozone uptake to Norway spruce saplings in open-top chambers. *Environmental Pollution* 109, 443-451.
- Karlsson P., Medin E., Ottosson S., Sellén G., Wallin G., Pleijel H., Skärby L. 2003. A cumulative ozone uptake-response relationship for the growth of Norway spruce saplings. *Environmental Pollution* 128, 405-417.
- Karlsson P., Uddling J., Braun S., Broadmeadow M., Elvira S., Gimeno B., LeTiec D., Oksanen E., Vandermeiren K., Wilkinson M., Emberson L. D. 2004. New critical levels for ozone effects on young trees based on AOT40 and simulated cumulative leaf uptake of ozone. *Atmospheric Environment* 38, 2283-2294.
- Karnosky D. F., Gielen B., Ceulemans R., Schlesinger W. H., Norby R. J., Oksanen E., Matyssek R., Hendry G. R. 2001a. FACE systems for studying the impact of greenhouse gases on forest ecosystems. In: Karnosky D. F., Ceulemans R., Scarascia-Mugnozza G. S., Innes J. L. (eds) The Impact of Carbon Dioxide and Other Greenhouse Gases on Forest Ecosystems Report No. 3 of the IUFRO Task Force on Environmental Change, vol 3. CABI Publishing, pp. 297-324.
- Karnosky D. F., Oksanen E., Dickson R., Isebrands J. 2001b. Impacts of interacting greenhouse gases on forest ecosystems. In: Karnosky D. F., Scarascia-Mugnozza G. S., Ceulemans R., Innes J. L. (eds) The impact of carbon dioxide and other greenhouse gases on forest ecosystems. CABI Press, pp. 297-324.
- Karnosky D. F., Zak D., Pregntzer K., Awmack C., Bockheim J., Dickson R., Hendrey G., Host G., King J., Kopper B., Kruger E., Kubiske M., Lindroth R., Mattson W., McDonald E., Noormets A., Oksanen E., Parsons W., Percy K., Podila G., Riemenschneider D., Sharma P., Thakur R., Sober A., Sober J., Jones W., Anttonen S., Vapaavuori E., Manskovska B., Heilman W., Isebrands J. 2003. Tropospheric O₃ moderates responses of temperate hardwood forests to elevated CO₂: a synthesis of molecular to ecosystem results from the Aspen FACE project. *Functional Ecology* 17, 289-304.

- Kelly J. M., Samuelson L., Edwards G., Hanson P., Kelting D., Mays A., Wullschläger S. 1995. Are seedlings reasonable surrogates for trees? An analysis of ozone impacts on *Quercus rubra*. *Water, Air and Soil Pollution* 85, 1317-1324.
- Kerstiens G., Lenzian K. 1989. Interactions between ozone and plant cuticles II. Water permeability. *New Phytologist*, 112 121-127.
- Kieber J. 1997. The ethylene response pathway in *Arabidopsis*. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48, 277-296.
- Kirschbaum M. U. F. 2003. To sink or burn? A discussion of the potential contributions of forests to greenhouse gas balances through storing carbon or providing biofuels. *Biomass and Bioenergy* 24, 297-310.
- Kirschbaum M. U. F., Küppers M., Schneider H., Giersch C., Noe S. 1998. Modelling photosynthesis in fluctuating light with inclusion of stomatal conductance, biochemical activation and pools of key photosynthetic intermediates. *Planta* 204, 16-24.
- Klessig D. F., Durner J., Shah J., Yang Y. 1998. Salicylic acid-mediated signal transduction in plant disease resistance. In: Romero J. T., Downum K. R., Verpoorte R. (eds) *Phytochemical Signals and Plant-Microbe Interactions*, vol 32; Chapter 7. Plenum Press, New York, pp. 119-137.
- Kley D., Kleinmann M., Sandermann H., Krupa S. 1999. Photochemical oxidants: state of the science. *Environmental Pollution* 100, 19-42.
- Koch J. R., Creelman R. A., Eshita S. M., Seskar M., Mullet J. E., Davis K. R. 2000. Ozone sensitivity in hybrid poplar correlates with insensitivity to both salicylic acid and jasmonic acid. The role of programmed cell death in lesion formation. *Plant Physiology* 123, 487-496.
- Kolb T. E., Fredericksen T., Steiner K., Skelly J. M. 1997. Issues in scaling tree size and age response to ozone: A Review. *Environmental Pollution* 98, 195-208.
- Kolb T. E. 2001. Ageing as an influence on tree response to ozone: theory and observations. In: Huttunen S., Bucher J., Sundberg B., Jarvis P., Matyssek R. (eds) *Trends in European Forest Tree Physiology Research*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 127-155.
- Kolb T. E., Matyssek R. 2001. Limitations and perspectives about scaling ozone impacts in trees. *Environmental Pollution* 115, 373-392.
- Kozovits A. R. 2003. Competitiveness of young beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) trees under ambient and elevated CO₂ and O₃ regimes. Dissertation. Ecophysiology of plants, Life Science Center Weihenstephan. TU München. Freising, pp. 109
- Körner C., Perterer J. 1988. Nehmen immergrüne Waldbäume im Winter Schadgase auf? In: ARGE-ALP Symposium. Berichte der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung (GSF) Neuherberg/ München, Garmisch.
- Kramer H., Akca A. 1982. Leitfaden für Dendrometrie und Bestandesinventur. Sauerländer
- Krause G. H. M., Höckel F.-E. 1995. Longterm effects of ozone on *Fagus sylvatica* L. - An open-top chamber exposure study. *Water, Air and Soil Pollution* 85, 1337-1342.
- Kronfuß G., Polle A., Tausz M., Havranek W. M., Wieser G. 1998. Effects of ozone and mild drought stress on gas exchange, antioxidants and chloroplast pigments in current-year needles of young Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). *Trees* 12, 482-489.
- Kull O., Sober A., Coleman M. D., Dickson R. E., Isebrands J. G., Gagnon Z., Karnosky D. F. 1996. Photosynthetic responses of aspen clones to simultaneous exposures of ozone and CO₂. *Canadian Journal of Forest Research* 26, 639-648.
- Kumar A., Taylor M. A., Arif S. A. M., Davies H. V. 1996. Potato plants expressing antisense and sense S-adenosylmethionine decarboxylase (SAMDC) transgenes show altered levels of polyamine and ethylene: antisense plants display abnormal phenotypes. *Plant Journal* 9, 147-158.
- Küppers K., Boomers J., Hestermann C., Hanstein S., Guderian R. 1993. Reaction of forest trees to different exposure profiles of ozone-dominated air pollution mixtures. In: Fuhrer J., Achermann B. (eds) *Critical levels for ozone a UN-ECE workshop report*, vol. 16. Swiss Federal Research Station for Agricultural Chemistry and Environmental Hygiene, Bern, Switzerland, pp 98-110.
- Laisk A., Kull O., Moldau H. 1989. Ozone concentration in leaf intercellular air spaces is close to zero. *Plant Physiology* 90, 1163-1167.
- Landolt W., Bucher J. B., Pfenninger I., Bleuler P. 1996. Establishing critical ozone levels: First results for spruce, pine, beech and ash after one season. In: Kärenlampi L., Skärby L. (eds) *Critical levels for ozone in Europe: testing and finalizing the concepts - UNECE Workshop Report*. University of Kuopio, Dept. of Ecology and Environmental Science, Kuopio, Finland, Kuopio, pp. 280-284.
- Langebartels C., Kerner K., Leonardi S., Schraudner M., Trost M., Heller W., Sandermann H. 1991. Biochemical plant responses to ozone. I. Differential induction of polyamine and ethylene biosynthesis in tobacco. *Plant Physiology* 95, 882-889.
- Langebartels C., Ernst D., Heller W., Lütz C., Payer H. D., Sandermann H. 1997. Ozone responses of trees: Results from controlled chamber exposures at the GSF phytotron. In: Sandermann H., Wellburn A. R., Heath R. L. (eds) *Forest decline and ozone: A comparison of controlled chamber and field experiments*, vol 127. Springer, Berlin, pp. 163-200.
- Langebartels C., Heller W., Führer G., Lippert M., Simons S., Sandermann H. 1998. Memory effects in the action of ozone on conifers. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 41, 62-72.
- Langebartels C., Schraudner M., Heller W., Ernst D., Sandermann H. 2002. Oxidative stress and defense reactions in plants exposed to air pollutants and UV-B radiation. In: Inzé D., VanMontagu M. (eds) *Oxidative stress in plants*. Taylor and Francis, London, pp. 105-135.

- Langebartels C., Kangasjärvi J. 2004. Ethylene and jasmonate as regulators of cell death in disease resistance. In: Sandermann H. (ed) *Molecular Ecotoxicology of Plants*, 170. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, pp. 75-109.
- Lefohn A. S. 1992. *Surface-level ozone exposures and their effects on vegetation*. Lewis Publishers, INC., Chelsea, p 366.
- Leonardi S., Langebartels C. 1991. Fall exposure of beech saplings (*Fagus sylvatica* L.) to ozone and simulated acidic mist: Effects on gas exchange and leachability. *Water, Air and Soil Pollution* 54, 143-153.
- Leuning R. 1997. Scaling to a common temperature improves the correlation between the photosynthesis parameters J_{max} and V_{cmax} . *Journal of Experimental Botany* 48, 345-347.
- Lizada M. C. C., Yang S. F. 1979. A simple and sensitive assay for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Analytical Biochemistry* 100, 140-145.
- LRTAP Mapping Manual 2004. Manual on the methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads & levels and air pollution effects, risks and trends. UNECE: www.icpmapping.org.
- Lütz C., Anegg S., Gerant D., Alaoui-Sossé B., Gérard J., Dizengremel P. 2000. Beech trees exposed to high CO₂ and to simulated summer ozone levels: Effects on photosynthesis, chloroplast components and leaf enzyme activity. *Physiologia Plantarum* 109, 252-259.
- Luwe M. W. F., Takahama U., Heber U. 1993. Role of ascorbate in detoxifying ozone in the apoplast of spinach (*Spinacea oleracea* L.) leaves. *Plant Physiology* 101, 969-976.
- Luwe M., Heber U. 1995. Ozone detoxification in the apoplasm and symplasm of spinach, broad bean and beech leaves at ambient and elevated concentrations of ozone in air. *Planta* 197, 448-455.
- Luwe M. 1996. Antioxidants in the apoplast and symplast of beech (*Fagus sylvatica* L) leaves: Seasonal variations and responses to changing ozone concentrations in air. *Plant, Cell and Environment* 19, 321-328.
- Maier-Maercker U. 1998. Predisposition of trees to drought stress by ozone. *Tree Physiology* 19, 71-78.
- Marenco A., Gouget H., Nedelec P., Pagrs J. P. 1994. Evidence of a long-term increase in tropospheric ozone from Pic du Midi data series: consequences: positive radiative forcing. *Journal of Geophysical Research* 99, 16617-16632.
- Martin-Tanguy J. 1997. Conjugated polyamines and reproductive development: biochemical, molecular and physiological approaches. *Physiologia Plantarum* 100, 675-688.
- Massman W. J., Musselman R. C., Lefohn A. S. 2000. A conceptual ozone dose-response model to develop a standard to protect vegetation. *Atmospheric Environment* 34, 745-759.
- Massman W. J. 2004. Toward an ozone standard to protect vegetation based on effective dose: a review of deposition resistances and a possible metric. *Atmospheric Environment* 38, 2323-2337.
- Matyssek R. 1986. Carbon, water and nitrogen relations in evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiology* 2, 177-187.
- Matyssek R., Günthardt-Goerg M. S., Keller T., Schneidegger C. 1991. Impairment of gas exchange and structure in birch leaves (*Betula pendula*) caused by low ozone concentrations. *Trees* 5, 5-13.
- Matyssek R., Günthardt-Goerg M. S., Maurer S., Keller T. 1995a. Nighttime exposure to ozone reduces whole-plant production in *Betula pendula*. *Tree Physiology* 15, 159-165.
- Matyssek R., Reich P., Oren R., Winner W. E. 1995b. Response mechanisms of conifers to air pollutants. In: Smith W. K., Hinckley T. M. (eds) *Physiological Ecology of coniferous forests*. Academic Press, New York, pp. 255-308.
- Matyssek R., Havranek W. M., Wieser G., Innes J. L. 1997. Ozone and the forests in Austria and Switzerland. In: Sandermann H., Wellburn A. R., Heath R. L. (eds) *Forest decline and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments*, vol 127. Springer, Berlin, pp. 95-134.
- Matyssek R., Innes J. L. 1999. Ozone - a risk factor for trees and forests in Europe? *Water, Air and Soil Pollution* 116, 199-226.
- Matyssek R., Schnyder H., Elstner E., Munch J., Pretzsch H., Sandermann H. 2002. Growth and parasite defence in plants; the balance between resource sequestration and retention: In lieu of a guest editorial. *Plant Biology* 4, 133-136.
- Matyssek R., Sandermann H. 2003. Impact of ozone on trees: an ecophysiological perspective. *Progress in Botany* 64, 350-404.
- Matyssek R., Wieser G., Nunn A., Kozovits A., Reiter I., Heerd C., Winkler J., Baumgarten M., Häberle K. H., Grams T. E. E., Werner H., Fabian P., Havranek W. M. 2004. Comparison between AOT40 and ozone uptake in forest trees of different species, age and site conditions. *Atmospheric Environment* 38, 2271-2281.
- Mehlhorn H., Wellburn A. R. 1987. Stress ethylene formation determines plant sensitivity to ozone. *Nature* 327, 417-418.
- Mehlhorn H., O'Shea J. M., Wellburn A. R. 1991. Atmospheric ozone interacts with stress ethylene formation by plants to cause visible plant injury. *Journal of Experimental Botany* 42, 17-24.
- Metraux J. 2002. Recent breakthroughs in the study of salicylic acid biosynthesis. *Trends in Plant Science* 7, 332-334.
- Mikkelsen T. N., Heide-Jorgsen H. S. 1996. Acceleration of leaf senescence in *Fagus sylvatica* L. by low levels of tropospheric ozone demonstrated by leaf colour, chlorophyll fluorescence and chloroplast ultrastructure. *Trees* 10, 145-156.
- Mikkelsen T. N., Ro-Poulsen H., Pilegaard K., Hovmand M. F., Jensen N. O., Christensen C. S., Hummelshøj P. 2000. Ozone uptake by an evergreen forest canopy: temporal variation and possible mechanisms. *Environmental Pollution* 109, 423-429.
- Mikkelsen T. N., Ro-Poulsen H., Hovmand M., Jensen N., Pilegaard K., Egelov A. 2004. Five-year measurements of ozone fluxes to a Danish Norway spruce canopy. *Atmospheric Environment* 38, 2361-2371.

- Miller P. R., McBride J. M. 1999. Oxidant air pollution impacts in the montane forest of southern California. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 317-336.
- Misson L., Panek J. A., Goldstein A. H. 2004. A comparison of three approaches to modeling leaf gas exchange in annually drought-stressed ponderosa pine forests. *Tree Physiology* 24, 529-541.
- Moeder W., Barry C., Tauriainen A., Betz C., Tuomainen J., Utriainen M., Grierson D., Sandermann H., Langebartels C., Kangasjärvi J. 2002. Ethylene synthesis regulated by bi-phasic induction of ACC synthase and ACC oxidase genes is required for H₂O₂ accumulation and cell death in ozone-exposed tomato. *Plant Physiology* 130, 1-9.
- Morgan P., Ainsworth E., Long S. 2003. How does elevated ozone impact soybean? A meta-analysis of photosynthesis, growth and yield. *Plant, Cell and Environment* 26, 1317-1328.
- Morris K., Mackerness S. A.-H., Page T., John C. F., Murphy A. M., Carr J. P., Buchanan-Wollaston V. 2000. Salicylic acid has a role in regulating gene expression during leaf senescence. *The Plant Journal* 23, 677-685.
- Mortensen L., Bastrup-Birk A., Ro-Poulsen H. 1995. Critical levels of O₃ for wood production of European Beech (*Fagus sylvatica* L.). *Water, Air and Soil Pollution* 85, 1349-1354.
- Musselman R., Younglove T., McCool P. M. 1994. Response of *Phaseolus vulgaris* L. to differing ozone regimes having identical total exposure. *Atmospheric Environment* 28, 2727-2731.
- Musselman R. C., Hale B. 1997. Methods for controlled and field ozone exposures of forest tree species in North America. In: Sandermann H., Wellburn A. R., Heath R. (eds) *Forest decline and ozone: A comparison of controlled chamber and field experiments*, vol 127. Springer-Verlag, Berlin, pp. 227-315.
- Musselman R. C., Minnick T. J. 2000. Nocturnal stomatal conductance and ambient air quality standards for ozone. *Atmospheric Environment* 34, 719-733.
- Muzika R., Guyette R., Zielomka T., Liebhold A. 2004. The influence of O₃, NO₂ and SO₂ on growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* in the Carpathian Mountains. *Environmental Pollution* 130, 65-71.
- Nakajima N., Matsuyama T., Tamaoki M., Saji H., Aona M., Kubo A., Kondo N. 2001. Effects of ozone exposure on the gene expression of ethylene biosynthetic enzymes in tomato leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*. 39, 993-998.
- Nali C., C P., G L. 2002. Ozone distribution in central Italy and its effect on crop productivity. *Agriculture Ecosystems & Environment* 90, 277-289.
- Navabpour S., Morris K., Allen R., Harrison E., A-H-Mackerness S., Buchanan-Wollaston V. 2003. Expression of senescence-enhanced genes in response to oxidative stress. *Journal of Experimental Botany* 54, 2285-2292.
- Navakoudis E., Lütz C., Langebartels C., Lütz-Meindl U., Kotzabasis K. 2003. Ozone impact on the photosynthesis apparatus and the protective role of polyamines. *Biochimica and Biophysica Acta* 1621, 160-169.
- Nikolov N., Massman W., Schoettle A. 1995. Coupling biochemical and biophysical processes at the leaf level: an equilibrium photosynthesis model for leaves of C3 plants. *Ecological modelling* 80, 205-235.
- Nunn A. J., Reiter I. M., Häberle K.-H., Werner H., Langebartels C., Sandermann H., Heerd C., Fabian P., Matyssek R. 2002. "Free-air" ozone canopy fumigation in an old-growth mixed forest: Concept and observations in beech. *Phyton (Austria)* 42, 105-119.
- Nunn A. J., Heerd C., Häberle K.-H., Werner H., Langebartels C., Fabian P., Sandermann H., Matyssek R. 2004. Risiko-Einschätzung der chronisch erhöhten Ozonbelastung mittels "Free-Air" Begasung in einem Buchen/Fichten-Mischbestand. TUM Ökophysiologie der Pflanzen, Freising. Bericht: Bayerisches Staatsministerium für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz, <http://www.stmugv.bayern.de/de/aktuell/download/luft.htm>, p 52.
- Nunn A. J., Anegg S., Betz C., Simons S., Kalisch G., Seidlitz H. K., Grams T. E. E., Häberle K. H., Matyssek R., Bahnweg G., Sandermann H., Langebartels C. eingereicht. Role of ethylene in the regulation of cell death and leaf loss in ozone-exposed European beech. 2005a (angenommen; *Plant, Cell and Environment*).
- Nunn A. J., Kozovits A. R., Reiter I. M., Heerd C., Leuchner M., Lütz C., Liu X., Grams T. E. E., Häberle K. H., Werner H., Matyssek R. eingereicht. Comparison of ozone uptake and responsiveness between a phytotron study with young and a field experiment with adult beech (*Fagus sylvatica*). 2005b (angenommen; *Environmental Pollution*).
- Oksanen E., Saleem A. 1999. Ozone exposure results in various carry-over effects and prolonged reduction in biomass in birch (*Betula pendula* Roth). *Plant, Cell and Environment* 22, 1401-1411.
- Oren R., Schulze E. D., Matyssek R., Zimmermann R. 1986. Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass. *Oecologia* 70, 187-193.
- Overmyer K., Kangasjärvi J., Kuittinen T., Saarma M. 1998. Gene expression and cell death in ozone-exposed plants: Is programmed cell death involved in ozone damage in ozone-sensitive *Arabidopsis* mutants? In: De Kok L., Stulen I. (eds) *Responses of plant metabolism to air pollution and global change*. Backhuys, Leiden, pp. 403-406.
- Overmyer K., Tuominen H., Kettunen C., Betz C., Langebartels C., Sandermann H., Kangasjärvi J. 2000. The ozone-sensitive *Arabidopsis rcd1* mutant reveals opposite roles for ethylene and jasmonate signaling pathways in regulating superoxide-dependent cell death. *The Plant Cell* 12, 1849-1862.
- Overmyer K., Brosché M., Kangasjärvi J. 2003. Reactive oxygen species and hormonal control of cell death. *Trends in Plant Science* 8, 335-342.
- Pasqualini S., Della Torre G., Ferranti F., Ederli L., Piccioni C., Reale L., Antonielli M. 2002. Salicylic acid modulates ozone-induced hypersensitive cell death in tobacco plants. *Physiologia Plantarum* 115, 204-212.
- Pearson M., Mansfield T. A. 1993. Interacting effects of ozone and water stress on the stomatal resistance of beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Phytologist* 123, 351-358.

- Pearson M., Mansfield T. A. 1994. Effects of exposure to ozone and water stress on the following season's growth of beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Phytologist* 126, 511-515.
- Pell E., Schlägnerhauser C., Artega R. 1997. Ozone-induced oxidative stress : Mechanisms of action and reaction. *Physiologia Plantarum* 100, 264-273.
- Pellinen R., Palva T., Kangasjärvi J. 1999. Subcellular localization of ozone-induced hydrogen peroxide production in birch (*Betula pendula*) leaf cells. *The Plant Journal* 20, 349-356.
- Pleijel H., Wallin G., Karlsson P., Skärby L. 1996. Ozone gradients in a spruce forest stand in relation to wind speed and time of the day. *Atmospheric Environment* 30, 4077-4084.
- Polle A., Wieser G., Havranek W. M. 1995. Quantification of ozone influx and apoplastic ascorbate content in needles of Norway spruce trees (*Picea abies* L., Karst) at high altitude. *Plant Cell and Environment* 18, 681-688.
- Polle A., Baumbusch L. O., Oschinski C., Eiblmeier M., Kuhlenkamp V., Vollrath B., Scholz F., Rennenberg H. 1999. Growth and protection against oxidative stress in young clones and mature spruce trees (*Picea abies* L.) at high altitudes. *Oecologia* 121, 149-156.
- Polle A., Matyssek R., Günthardt-Goerg M. S., Maurer S. 2000. Defense strategies against ozone in trees: The role of nutrition. In: Bhushan S., Agrawal M. (eds) *Environmental Pollution and Plant Responses*. Lewis Publishers, pp. 223-245, Chapter 212.
- Polle A., Schwanz P., Rudolf C. 2001. Development and seasonal changes of stress responsiveness in beech leaves (*Fagus sylvatica* L.). *Plant, Cell and Environment* 24, 821-829.
- Pretzsch H., Kahn M., Grote R. 1998. Die Fichten-Buchen-Mischbestände des Sonderforschungsbereiches "Wachstum oder Parasitenabwehr?" im Kranzberger Forst. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 117, 241-257.
- Rao M. V., Davis K. R. 1999. Ozone-induced cell death occurs via two distinct mechanisms in *Arabidopsis*: The role of salicylic acid. *The Plant Journal* 17, 603-614.
- Rao M. V., Lee H. I., Creelman R. A., Mullet J. E., Davis K. R. 2000. Jasmonic acid signaling modulates ozone-induced hypersensitive cell death. *The Plant Cell* 12, 1633-1646.
- Rao M. V., Davis K. R. 2001. The physiology of ozone induced cell death. *Planta* 213,
- Rao M. V., Lee H.-i., Davis K. R. 2002. Ozone-induced ethylene production is dependent on salicylic acid, and both salicylic acid and ethylene act in concert to regulate ozone-induced cell death. *The Plant Journal* 32, 447-456.
- Raskin I., Turner I. M., Melander W. R. 1989. Regulation of heat production in the inflorescences of an Arum lily by endogenous salicylic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 86, 2214-2218.
- Raspe S. 2003. Der Jahrhundertssommer 2003. *LWF aktuell* 40/2003, 26-27.
- Rebbeck J., Jensen K. F., Greenwood, M. S. 1992. Ozone effects on the growth of grafted mature and juvenile red spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 22, 756-760.
- Rebbeck J., Scherzer A. J., Loats K. V. 2004. Foliar physiology of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) exposed to O₃ and elevated CO₂ over five seasons. *Trees* 18, 253-263.
- Rebel K. 1982. Wiederaufforstung der 1920er Windwurfflächen auf der schwäbischen-bayrischen Hochebene. In: Rebel K. (ed) *Waldbauliches aus Bayern*, vol 1, Faksimile Ausgabe edn. Roland Repro GmbH, Bremen, p 228.
- Reich P. B. 1987. Quantifying plant response to ozone: a unifying theory. *Tree Physiology* 3, 63-91.
- Reiter I. M. 2004. Space-related resource investments and gains of adult beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) as a quantification of aboveground competitiveness. Dissertation. *Ecophysiology of plants*, Department of Ecology, Life Science Center Weihenstephan. TU München. Freising, pp. 168.
- Reiter I. M., Häberle K.-H., Nunn A. J., Heerd C., Reitmayer H., Grote R., Matyssek R. 2005. Foliage of adult beech and spruce differs in occupation of crown space rather than carbon gain. eingereicht (*Oecologia*).
- Reitmayer H., Werner H., Fabian P. 2002. A novel system for spectral analysis of solar radiation within a mixed beech-spruce stand. *Plant Biology* 4, 228-233.
- Sagi M., Fluhr R. 2001. Superoxide production by plant homologues of the gp91(phox) NADPH oxidase. Modulation of activity by calcium and by tobacco mosaic virus infection. *Plant Physiology* 126, 1281-1290.
- Salaün J., Baird M. 1995. Biologically active cyclopropanes and cyclopropenes. *Current Medicinal Chemistry* 2, 511-542.
- Samuelson L., Kelly J. M. 1997. Ozone uptake in *Prunus serotina*, *Acer rubrum* and *Quercus rubra* forest trees of different sizes. *New Phytologist* 136, 255-264.
- Sanderemann H. 1996. Ozone and plant health. *Annual Review of Phytopathology* 34, 347-366.
- Sanderemann H., Wellburn A. R., Heath R. 1997. Forest decline and ozone: synopsis. In: Sanderemann H., Wellburn A. R., Heath R. (eds) *Forest decline and ozone: A comparison of controlled chamber and field experiments*, vol 127. Springer-Verlag, Berlin, pp. 369-377.
- Sanderemann H., Ernst D., Heller W., Langebartels C. 1998. Ozone: An abiotic elicitor of plant defense reactions. *Trends in Plant Science* 3, 47-50.
- Sanderemann H. 2000. Ozone/biotic disease interactions: Molecular biomarkers as a new experimental tool. *Environmental Pollution* 108, 327-332.
- Sanderemann H., Langebartels C., Ernst D., Bahnweg G., Heller W., Betz G., Stich S., Claudia K. 2004. Molekulare Mechanismen der pflanzlichen Abwehr bei Konkurrenz und Wirt-Parasit-Interaktionen: Sekundärstoffwechsel und Aktivierung der Genexpression. In: SFB 607 - Wachstum und Parasitenabwehr Arbeits- und Ergebnisbericht für SFB-Phase II (unveröffentlicht), p 32.
- Sanderemann H., Matyssek R. 2004. Scaling Up from Molecular to Ecological Processes. In: Sanderemann H. (ed) *Molecular Ecotoxicology of Plants*, vol 170. Springer-Verlag, Berlin, pp. 207-226.

- Schraudner M., Ernst D., Langebartels C., Sandermann H. 1992. Biochemical plant responses to ozone III: Activation of the defense-related proteins b-1,3-glucanase and chitinase in tobacco leaves. *Plant Physiology* 99, 1321-1328.
- Schraudner M., Langebartels C., Sandermann H. 1997. Changes in the biochemical status of plant cells induced by the environmental pollutant ozone. *Physiologia Plantarum* 100, 274-280.
- Schreiber U., Bilger W. 1993. Progress in chlorophyll fluorescence research: major developments during the past years in retrospect. *Progress in Botany* 54, 151-173.
- Schuhbäck T. 2004. Nährelementstatus und Bodenzustand an der Bestandesgrenze Buche-Fichte im Mischwaldbestand Kranzberger Forst. Diplomarbeit. Fachgebiet für Waldernährung und Wasserhaushalt - Department für Ökologie. TUM. Freising, pp. 65.
- Schulze E.-D., Fuchs M. I., Fuchs M. 1977. Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of Northern Germany: I. Biomass distribution and daily CO₂ uptake in different crown layers. *Oecologia* 29, 43-61.
- Schulze E.-D., Beck E., Müller-Hohenstein K. 2002. Pflanzenökologie. Spektrum, Akad. Verlag, Berlin.
- Schütt P., Schuck H. J., B S. 1992. Lexikon der Forstbotanik. Ecomed, Landesberg/Lech
- Simons S. 1993. Biochemische Effekte und Symptomentwicklung bei Buchen (*Fagus sylvatica* L.) und Nadelgehölzen unter realen und proportional erhöhten Ozonkonzentrationen. Dissertation. Ludwig-Maximilians-Universität. München
- Skärby L. 1994. Critical levels for ozone to protect forest trees. In: Fuhrer J., Achermann B. (eds) Critical Levels for Ozone - a UNECE Workshop Report, vol. 16. Eidgenössische Forschungsanstalt für Agrikulturchemie und Umwelthygiene, Bern, Switzerland, pp 74-87.
- Skärby L., Karlsson P. E. 1996. Critical levels for ozone to protect forest trees - best available knowledge from the Nordic countries and the rest of Europe. In: Kärenlampi L., Skärby L. (eds) Critical levels for ozone in Europe: Testing and finalizing the concepts. UNECE workshop report. University of Kuopio, pp 72-85.
- Skärby L., Ro-Poulsen H., Wellburn F. A. M., Sheppard L. J. 1998. Impacts of ozone on forests: a European perspective. *New Phytologist* 139, 109-122.
- Skärby L., Ottosson S., Karlsson P. E., Wallin G., Seldén G., Medin E. L., Pleijel H. 2004. Growth of Norway spruce (*Picea abies*) in relation to different ozone exposure indices: a synthesis. *Atmospheric Environment* 38, 2225-2236.
- Smirnoff N. 2000. Ascorbate biosynthesis and function in photoprotection. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B* 355, 1455-1464.
- Solano R., Ecker J. R. 1998. Ethylene gas: perception, signalling and response. *Current Opinion in Plant Biology* 1, 393-398.
- Soldatini G. F., Lorenzini G., Filippi F., Nali C., Guidi L. 1998. Photosynthesis of two poplar clones under long-term exposure to ozone. *Physiologia Plantarum* 104, 707-712.
- Stockwell W. R., Kramm G., Scheel H. E., Mohnen V. A., W S. 1997. Ozone formation, destruction and exposure in Europe and the United States. In: Sandermann H., Wellburn A. R., Heath R. L. (eds) Forest Decline and Ozone, vol Ecological Studies 127. Springer, Heidelberg, p 400.
- Suorsa M., Jokela A., Sarjala T., Manninen S., Huttunen S. 2002. Ozone-induced free polyamine response in Scots pine in northern Finland. *Environmental Pollution* 119, 279-281.
- Suttle J. C. 1981. Effect of polyamines on ethylene production. *Phytochemistry* 20, 1477-1480.
- Tabor C. W., Tabor H. 1984. Polyamines. *Annual Review of Biochemistry* 53, 749-790.
- Tausz M., Herbringer K., Posch S., Grulke N. 2002. Antioxidant status of *Pinus jeffreyi* needles from mesic and xeric microsites in early and late summer season. *Phyton (Austria)*,
- Taylor G. J., Ross-Todd B., Gunderson C. 1988. Action of ozone on foliar gas exchange in *Glycine max* L. Merr: a potential role for endogenous stress ethylene. *New Phytologist* 110, 301-307.
- Taylor J. E., Whitelaw C. A. 2001. Signals in abscission. *New Phytologist* 151, 323-339.
- Thomas S. C., Winner W. E. 2002. Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiology* 22, 117-127.
- Tingey D., Standley T., Field R. 1976. Stress ethylene evolution: A measure of ozone effects on plants. *Atmospheric Environment* 10, 969-974.
- Tjoelker M., Volin J., Oleksyn J., Reich P. 1995. Interaction of ozone pollution and light effects on photosynthesis in a forest canopy experiment. *Plant, Cell and Environment* 18, 896-905.
- Tuomainen J., Pellinen R., Roy S., Kiiskinen M., Eloranta T., Karjalainen R., Kangasjärvi J. 1996. Ozone affects birch (*Betula pendula* Roth) phenylpropanoid, polyamine and active oxygen detoxifying pathways at biochemical and gene expression level. *Journal of Plant Physiology* 148, 179-188.
- Tuovinen J. P. 2000. Assessing vegetation exposure to ozone: properties of the AOT40 index and modifications by deposition modeling. *Environmental Pollution* 109, 361-372.
- Tuovinen J. P., Ashmore M. R., Emberson L. D., Simpson D. 2004. Testing and improving the EMEP ozone deposition module. *Atmospheric Environment* 38, 2373-2385.
- Turunen M., Heller W., Stich S., Sanderman H., Sutinen M., Norokorpi Y. 1999. The effects of UV exclusion on the soluble phenolics of young Scots pine seedlings in the subarctic. *Environmental Pollution* 106, 219-228.
- Uddling J., Günthardt-Goerg M. S., Matyssek R., Oksanen E., Pleijel H., Seldén G., Karlsson P. E. 2004. Biomass reduction of juvenile birch is more strongly related to stomatal uptake of ozone than to indices based on external exposure. *Atmospheric Environment* 38, 4709-4719.
- Uemura A., Ishida A., Nakano T., Terashima I., Tanabe H., Matsumoto Y. 2000. Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiances. *Tree Physiology* 20, 945-951.

- UNECE 2004. International Cooperative Programme on Modelling and Mapping of Critical Loads & Levels and Air Pollution Effects, Risks and Trends. In, vol. 2004. UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution
- Unsworth M., Heagle A., Heck W. 1984a. Gas exchange in open-top field chambers - I. Measurement and analysis of atmospheric resistances to gas exchange. *Atmospheric Environment*, 18 373-380.
- Unsworth M., Heagle A., Heck W. 1984b. Gas exchange in open-top field chambers - II. Resistances to ozone uptake by soybeans. *Atmospheric Environmental*, 18 381-385.
- Vahala J., Keinänen M., Schützendübel A., Polle A., Kangasjärvi J. 2003. Differential effects of elevated ozone on two hybrid aspen genotypes predisposed to chronic ozone fumigation. Role of ethylene and salicylic acid. *Plant Physiology* 132, 196-205.
- Van Buuren M. L., Guidi L., Fornale S., Ghetti F., Franceschetti M., Soldatini G. F., Bagni N. 2002. Ozone-response mechanisms in tobacco: implications of polyamine metabolism. *New Phytologist* 156, 389-398.
- vanCamp W., VanMontagu M., Inzé D. 1998. H₂O₂ and NO: redox signals in disease resistance. *Trends in Plant Science* 3, 330-334.
- VanderHeyden D., Skelly J., Innes J., Hug C., Zhang J., Landolt W., Beuler P. 2001. Ozone exposure thresholds and foliar injury on forest plants in Switzerland. *Environmental Pollution* 111, 321-331.
- Vandermeiren K., Geuns J., Alaerts G. 2002. Polyamine content and ethylene production of an ozone-resistant and sensitive white clover clone. *Phyton* 42, 229-238.
- vanWijk M., Dekker S., Bouten W., Bosveld F. C., Kohsiek W., Kramer K., Mohren G. M. J. 2000. Modelling daily gas exchange of a Douglas-fir forest: comparison of three stomatal conductance models with and without a soil water stress function. *Tree Physiology* 20, 115-122.
- Villar R., Held A. A., Merino J. 1994. Comparison of methods to estimate dark respiration in the light in leaves of two woody species. *Plant Physiology* 105, 167-172.
- Volin J. C., Tjoelker M. G., Oleksyn J., Reich P. B. 1993. Light environment alters response to ozone stress in seedlings of *Acer saccharum* Marsh. and hybrid *Populus* L.: II. Diagnostic gas exchange and leaf chemistry. *New Phytologist* 124, 637-646.
- Vollenweider P., Menard T., Günthardt-Goerg M. S. 2003a. Validation of leaf ozone symptoms in the 2002 samples from beech - "Free-air" ozone canopy fumigation experiment, ecophysiology of plants, TU München. Ozone Validation Center WSL, Birmensdorf.
- Vollenweider P., Ottiger M., Günthardt-Goerg M. S. 2003b. Validation of leaf ozone symptoms in natural vegetation using microscopical methods. *Environmental Pollution* 124, 101-118.
- Vollenweider P., Woodcock H., Kelty M., Hofer R. 2003c. Reduction of stem growth and site dependency of leaf injury in Massachusetts black cherries exhibiting ozone symptoms. *Environmental Pollution* 125, 467-480.
- von Caemmerer S., Farquhar G. D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153, 376-387.
- von Willert D., Matyssek R., Herppich W. 1995. Experimentelle Pflanzenökologie: Grundlagen und Anwendungen. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, p 344.
- Waldzustandsbericht 2003. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF). Bayerische Staatsforstverwaltung, München, p 67.
- Wellburn F. A. M., Wellburn A. R. 1996. Variable patterns of antioxidant protection but similar ethene emission differences in several ozone-sensitive and ozone-tolerant plant selections. *Plant, Cell and Environment* 19, 754-760.
- Wellburn A. R., Barnes J., Lucas P., McLeod A., Mansfield T. A. 1997. Controlled O₃ exposures and field observations of O₃ effects in the UK. In: Sandermann H., Wellburn A. R., Heath R. (eds) *Forest decline and ozone: a comparison of controlled chamber and field experiments*, vol 127. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York, pp. 201-236.
- Wellburn A. R. 1998. Atmospheric nitrogenous compounds and ozone - is NO_x fixation by plants a possible solution? *New Phytologist* 139, 5-9.
- Werner H., Fabian P. 2002. Free-air fumigation of mature trees. *Environmental Science and Pollution Research* 9, 117-121.
- Werner, H. 1992. Das Indigopapier, sensibles Element zum Aufbau von Passivsammlern zur Messung von Ozonimmissionen. *Forstliche Forschungsberichte*. München. vol. 122.
- White R. F. 1979. Acetylsalicylic acid (aspirin) induces resistance to tobacco mosaic virus in tobacco. *Virology* 99, 410-412.
- Wieser G., Havranek W. M. 1993. Ozone uptake in the sun and shade crown of spruce: quantifying the physiological effects of ozone exposure. *Trees* 7, 227-232.
- Wieser G., Havranek W. 1995. Environmental control of ozone uptake in *Larix decidua* Mill.: a comparison between different altitudes. *Tree Physiology* 15, 253-258.
- Wieser G. 1997. Ozone impact on photosynthetic capacity of mature and young Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.): external versus internal exposure. *Phyton - Annales Rei Botanicae* 37, 297-302.
- Wieser G., Havranek W. M., Loidoldtnagele M., Kronfuss G., Polle A. 1998. Responses of photosynthesis, carbohydrates and antioxidants in needles of Norway spruce to slow and rapid changes in ozone. *Botanica Acta* 111, 35-41.
- Wieser G. 1999. Evaluation of the impact of ozone on conifers in the Alps: A case study on spruce, pine and larch in the Austrian Alps. *Phyton - Annales Rei Botanicae* 39, 241-252.
- Wieser G., Hasler R., Gotz B., Koch W., Havranek W. M. 1999. Seasonal ozone uptake of mature evergreen conifers at different altitudes. *Phyton - Annales Rei Botanicae* 39, 233-240.

- Wieser G., Hasler R., Gotz B., Koch W., Havranek W. M. 2000. Role of climate, crown position, tree age and altitude in calculated ozone flux into needles of *Picea abies* and *Pinus cembra*: a synthesis. *Environmental Pollution* 109, 415-422.
- Wieser G., Hecke K., Tausz M., Häberle K. H., Grams T. E. E., Matyssek R. 2002a. The role of antioxidative defense in determining ozone sensitivity of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across tree age: Implications for the sun- and shade crown. *Phyton* 42, 245-253.
- Wieser G., Tegischer K., Tausz M., Häberle K. H., Grams T. E. E., Matyssek R. 2002b. Age effects on Norway spruce (*Picea abies*) susceptibility to ozone uptake: a novel approach relating stress avoidance to defense. *Tree Physiology* 22, 583-590.
- Wieser G., Hecke K., Tausz M., Häberle K. H., Grams T. E. E., Matyssek R. 2003. The influence of microclimate and tree age on the defense capacity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) against oxidative stress. *Annals of Forest Science* 60, 131-135.
- Wieser G., Emberson L. D. 2004. Evaluation of the stomatal conductance formulation in the EMEP ozone deposition model for *Picea abies*. *Atmospheric Environment* 38, 2339-2348.
- Wildermuth M. C., Dewdney J., Wu G., Ausubel F. M. 2001. Isochorismate synthase is required to synthesize salicylic acid for plant defence. *Nature* 414, 562-565.
- Wilksch W., Schmitt V., Wild A. 1998. Ethylene-Biosynthesis in Conifers: Investigations on the Emissions of Ethylene and the Content of ACC and MACC in Norway Spruce (*Picea abies*) and Silver Fir (*Abies alba*). *Chemosphere* 36, 883-888.
- Winterhalter M. 1998. Die Bestimmung turbulenter Flüsse am Meßturm Schachtenau im Nationalpark Bayerischer Wald - Ein Vergleich mikrometeorologischer Methoden. Dissertation. Forstwissenschaftliche Fakultät. LMU. München, pp. 113.
- Wipfler P., Grote R., Pretzsch H. mündl. Mitteilung 2004. Biometrische Daten der Versuchsbäume im Kranzberger Forst. Waldwachstumskunde, WZW Weihenstephan, TUM (SFB 607), Freising.
- Wei C., Skelly J. M., Pennypacker S. P., Ferdinand J. A., Savage J. E., Stevenson R. E., Davis D. D. 2004. Responses of hybrid poplar clones and red maple seedlings to ambient O₃ under differing light within a mixed hardwood forest. *Environmental Pollution* 130, 199-214.
- Wohlgemuth H., Mittelstrass K., Kschieschan S., Bender J., Weigel H., Overmyer K., Kangasjärvi J., Sandermann H., Langebartels C. 2002. Activation of an oxidative burst is a general feature of sensitive plants exposed to the air pollutant ozone. *Plant, Cell and Environment* 25, 717-726.
- Yalpani N., Silverman P., Wilson T. M. A., Kleier D. A., Raskin I. 1991. Salicylic Acid Is a Systemic Signal and an Inducer of Pathogenesis-Related Proteins in Virus-Infected Tobacco. *The Plant Cell* 3, 809-818.
- Yalpani N., León J., Lawton M. A., Raskin I. 1993. Pathway of salicylic acid biosynthesis in healthy and virus-inoculated tobacco. *Plant Physiology* 103, 315-321.
- Yamaji K., Julkunen-Tiitto R., Rousi M., Freiwald V., Oksanen E. 2003. Ozone exposure over two growing seasons alters root-to-shoot ratio and chemical composition of birch (*Betula pendula* Roth). *Global Change Biology* 9, 1363-1377.
- Yang C., Wessler A., Wild A. 1993. Studies on the Diurnal courses of the contents of abscisic acid, 1-aminocyclopropane carboxylic acid and its malonyl conjugate in needles of damaged and undamaged spruce trees. *Plant Physiology* 14, 624-626.
- Yang S., Hoffman N. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Annual Review in Plant Physiology* 35, 155-189.
- Yoder B. J., Ryan M. G., Waring R. H., Schoettle A. W., Kaufmann M. R. 1994. Evidence of reduced photosynthetic rates in old trees. *Forest Science* 40, 513-527.
- Yonekura T., Yoshidome M., Watanabe M., Honda Y., Ogiwara I., Izuta T. 2004. Carry-over effects of ozone and water stress on leaf phenological characteristics and bud frost hardiness of *Fagus crenata* seedlings. *Trees* 18, 581-588.
- Young T. E., Gallie D. R., Mason D. A. D. 1997. Ethylene-mediated programmed cell death during maize endosperm development of wild-type and shrunken2 genotypes. *Plant Physiology* 115, 737-751.
- Zeuthen J., Mikkelsen T. N., Paludan-Müller G., Ro-Poulsen H. 1997. Effects of increased UV-B radiation and elevated levels of tropospheric ozone on physiological processes in European beech (*Fagus sylvatica*). *Physiologia Plantarum* 100, 281-290.
- Zielke H., Sonnenbichler J. 1990. Natural occurrence of 3,3', 4,4'-Teramethoxy-1,1'-biphenyl in leaves of stressed European beech. *Naturwissenschaften* 77, 384-385.
- Zimmermann R., Oren R., Schulze E.-D., Werk K. 1988. Performance of two *Picea abies* (L.) Karst. stands at different stages of decline II. Photosynthesis and leaf conductance. *Oecologia* 76, 513-518.

A Monatliche Niederschlagssummen und Temperaturmittel

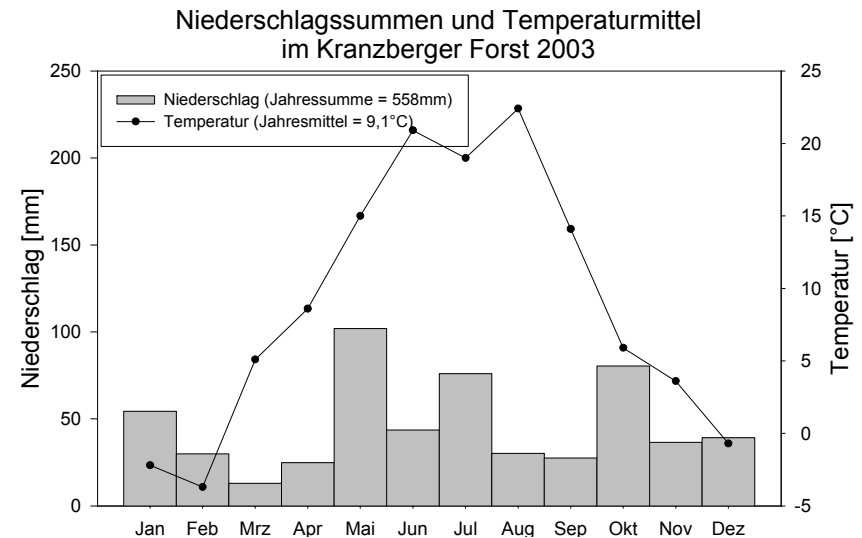
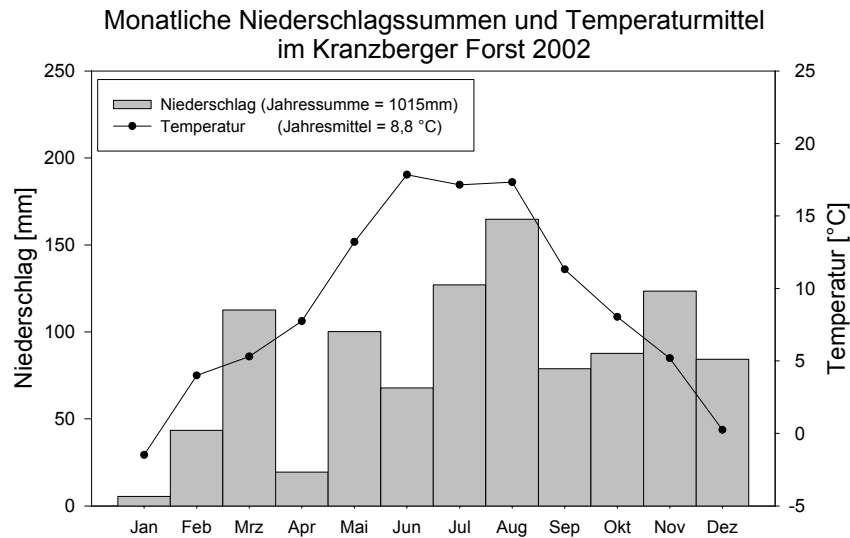
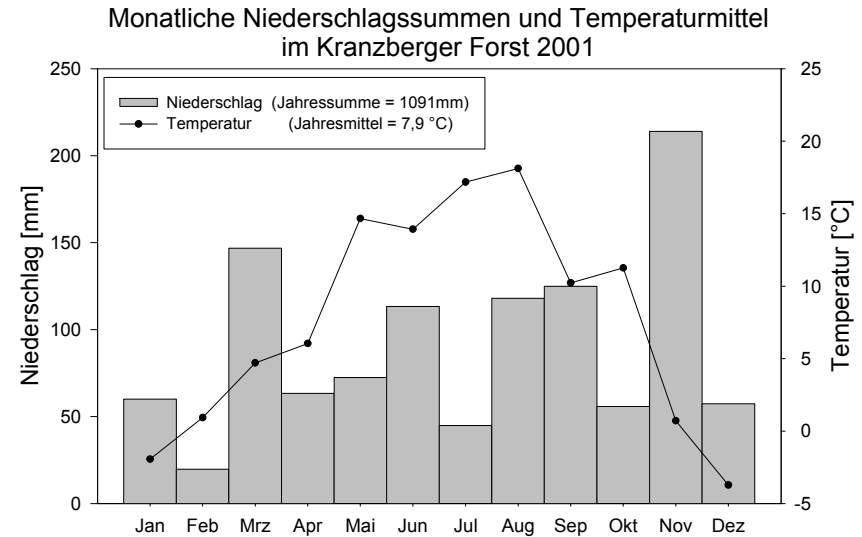
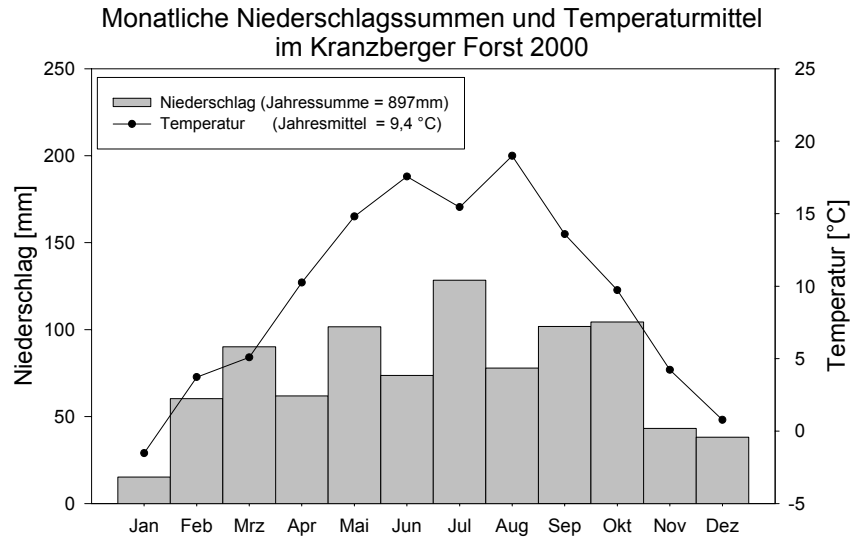


Abb. A-1: Niederschlagsverteilung und Temperaturverlauf im Kranzberger Forst für die Jahre 2000 bis 2003. Graphik erstellt von H. Werner, C. Heerdts aus Nunn et al. (2004).

B Binokular-Aufnahmen von Intercostal-Nekrosen

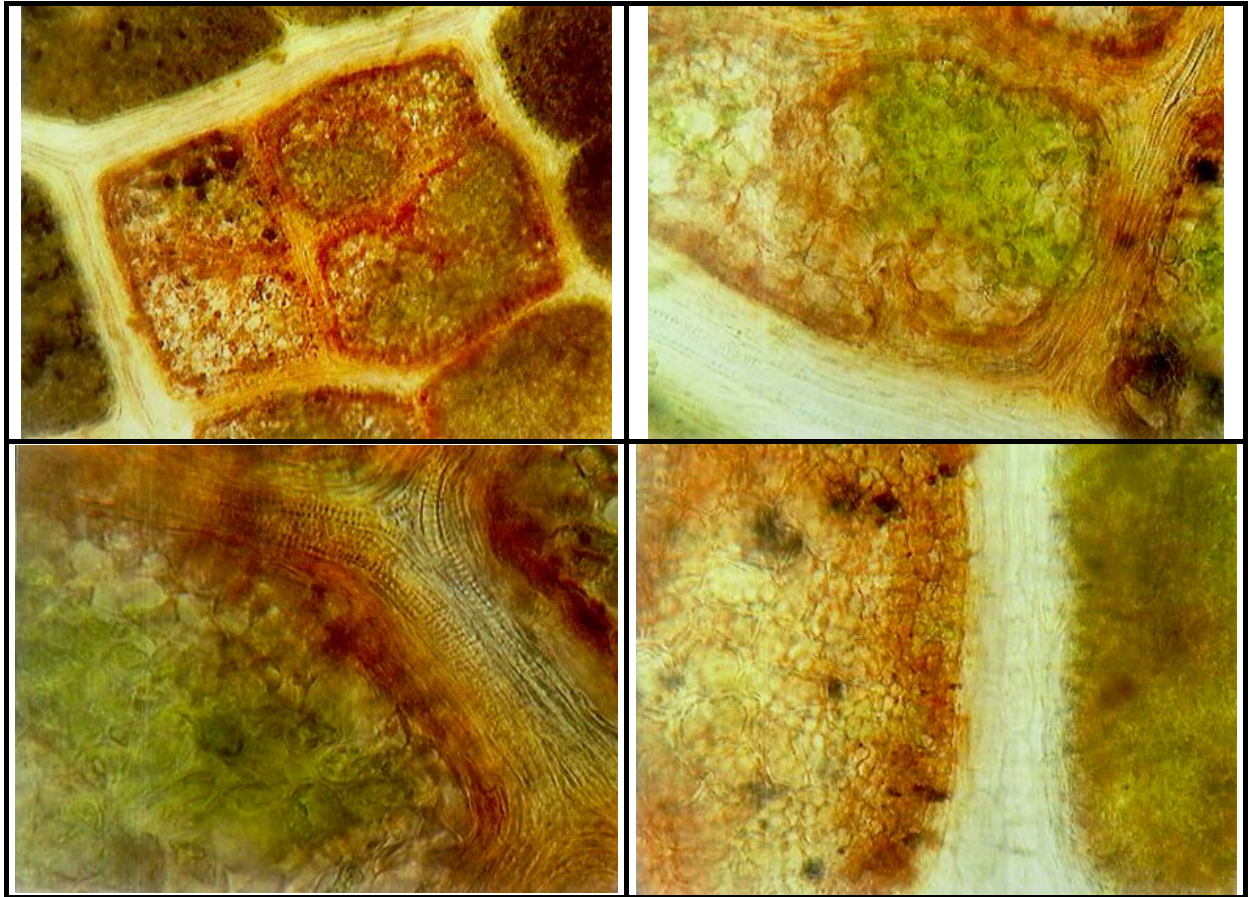
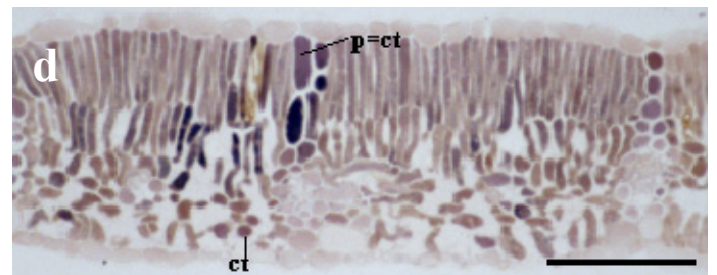
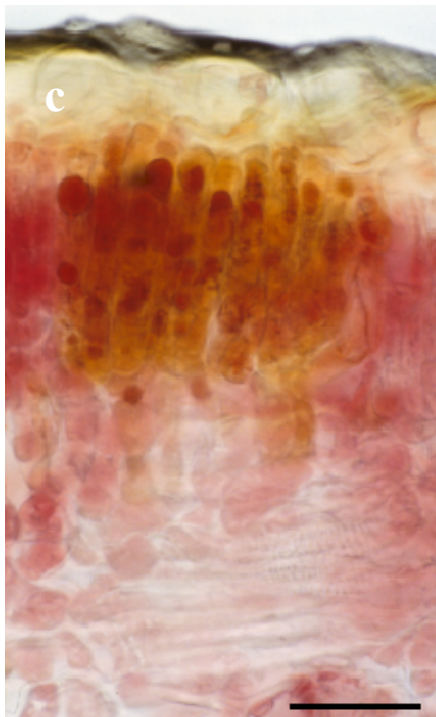
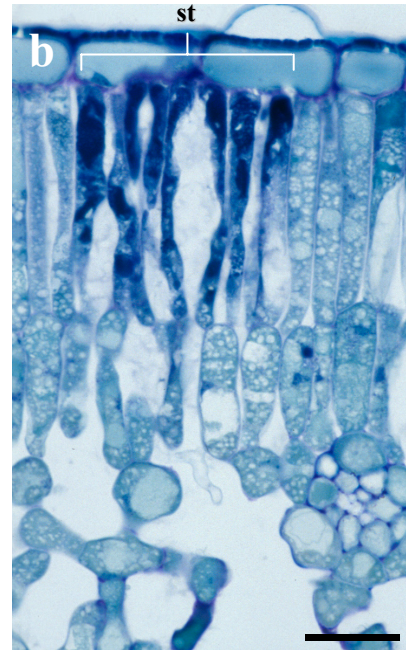
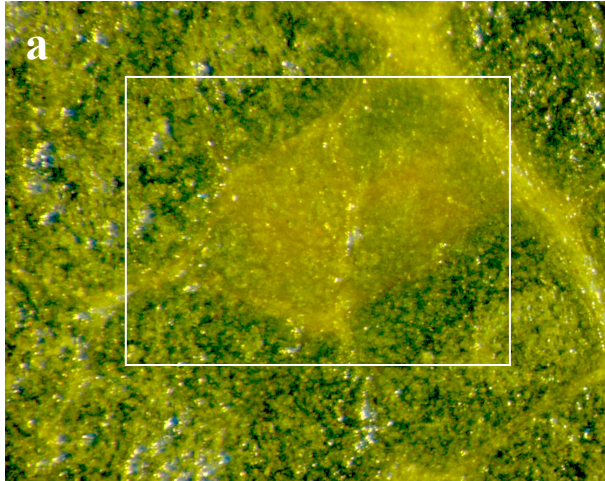


Abb. B-1: Binokular-Aufnahmen von Längsschnitten durch Intercostal-Nekrosen in Buchenblättern aus der $2xO_3$ -Behandlung; 15.5.2001.

C Mikroskopische und photographische Aufnahmen von Intercostal-Nekrosen



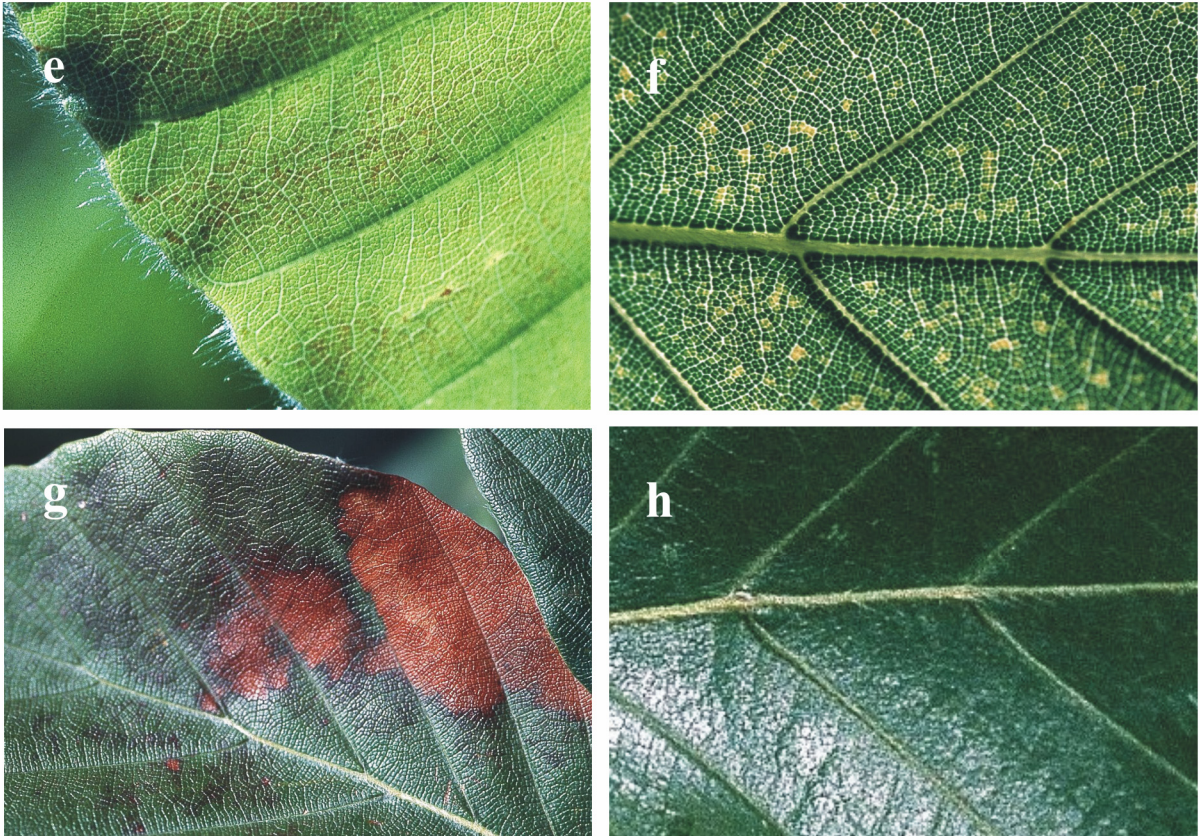


Abb. C-1: Mikroskopische Aufnahmen kleinfeldriger Intercostal-Nekrosen (stippling) an Blättern einzelner Buchenindividuen im Kranzberger Forst Jahr 2002.

a: Aufsicht auf einzelne Intercostal-Nekrose (20.9.2002, Baum 482 Sonnenkrone $2xO_3$)

b: Mikroskopischer Querschnitt durch „stipple“ im Palisadenparenchym; Balken entspricht $40\mu m$ (11.10.2002, Baum 443 Sonnenkrone $2xO_3$)

c: Anhäufung dunkelgefärbter Tannine im Palisadenparenchym ist häufig für die braune Färbung der Intercostal-Nekrosen verantwortlich; Balken entspricht $30\mu m$ (11.10.2002, Baum 412 Sonnenkrone $1xO_3$)

d: Die Anhäufung von Proanthocyanidinen (p) welche zu der Gruppe der Tannine (ct) gehören in einzelnen Zellen des Palisadenparenchyms ist einer der Indikatoren für Ozonschädigung Balken entspricht $100\mu m$ (20.9.2002, Baum 412 Sonnenkrone $1xO_3$).

a – d stammen aus Vollenweider (2003).

Photographische Aufnahmen kleinfeldriger Intercostal-Nekrosen (stippling) an Blättern einzelner Buchenindividuen im Kranzberger Forst.

e: Mai 2001 (Baum 482 Sonnenkrone $2xO_3$)

f: Ende Juni 2001 (Baum 482 Sonnenkrone $2xO_3$)

Blattschädigungen beobachtete während des ACC Zugabe Experiments 2001

g: +ACC Behandlung

h: Kontrolle.

e – h eigene Aufnahmen.

D Imaging-Pam Aufnahmen von Intercostal-Nekrosen

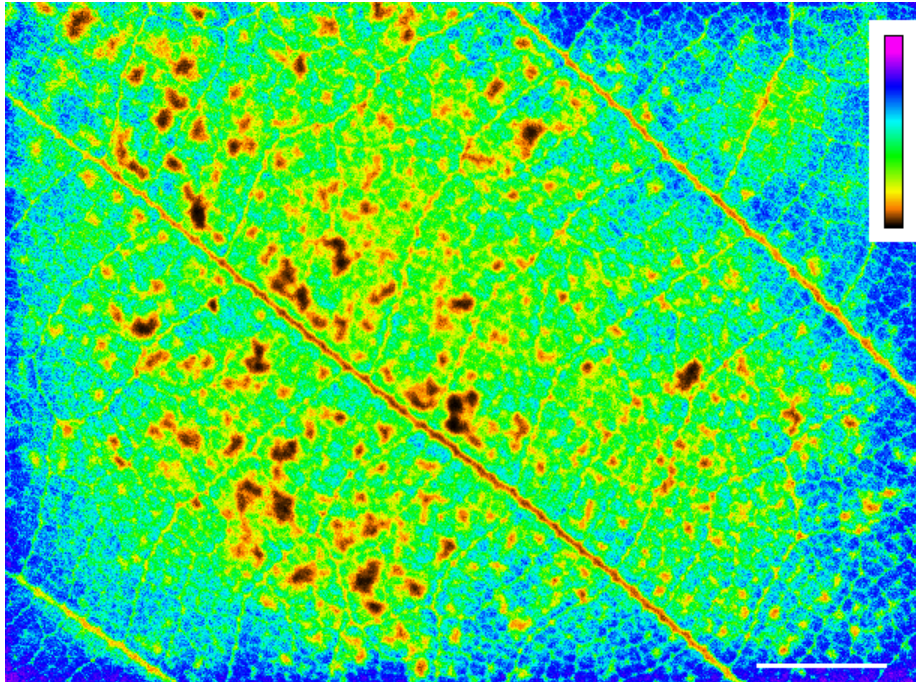


Abb. D-1: Imaging-Pam Aufnahme von Intercostal-Nekrosen (stippling) an Baum 482 Sonnenkrone $2xO_3$ vom 2.7.2003 vgl. Anhang B, Abb. B-1 f. Das Bild zeigt die maximal möglich Chlorophyllfluoreszenz des gewählten Blattausschnittes. Der Balken entspricht 0.3 cm. Die Farbskala geht von schwarz (0: keine Chlorophyllfluoreszenz, totes Gewebe) bis lila (1: maximale Chlorophyllfluoreszenz, gesundes Gewebe). Im Bereich der Intercostal-Nekrosen ist das Photosystem II in der Leistungsfähigkeit deutlich eingeschränkt: orange-braune Farbe.

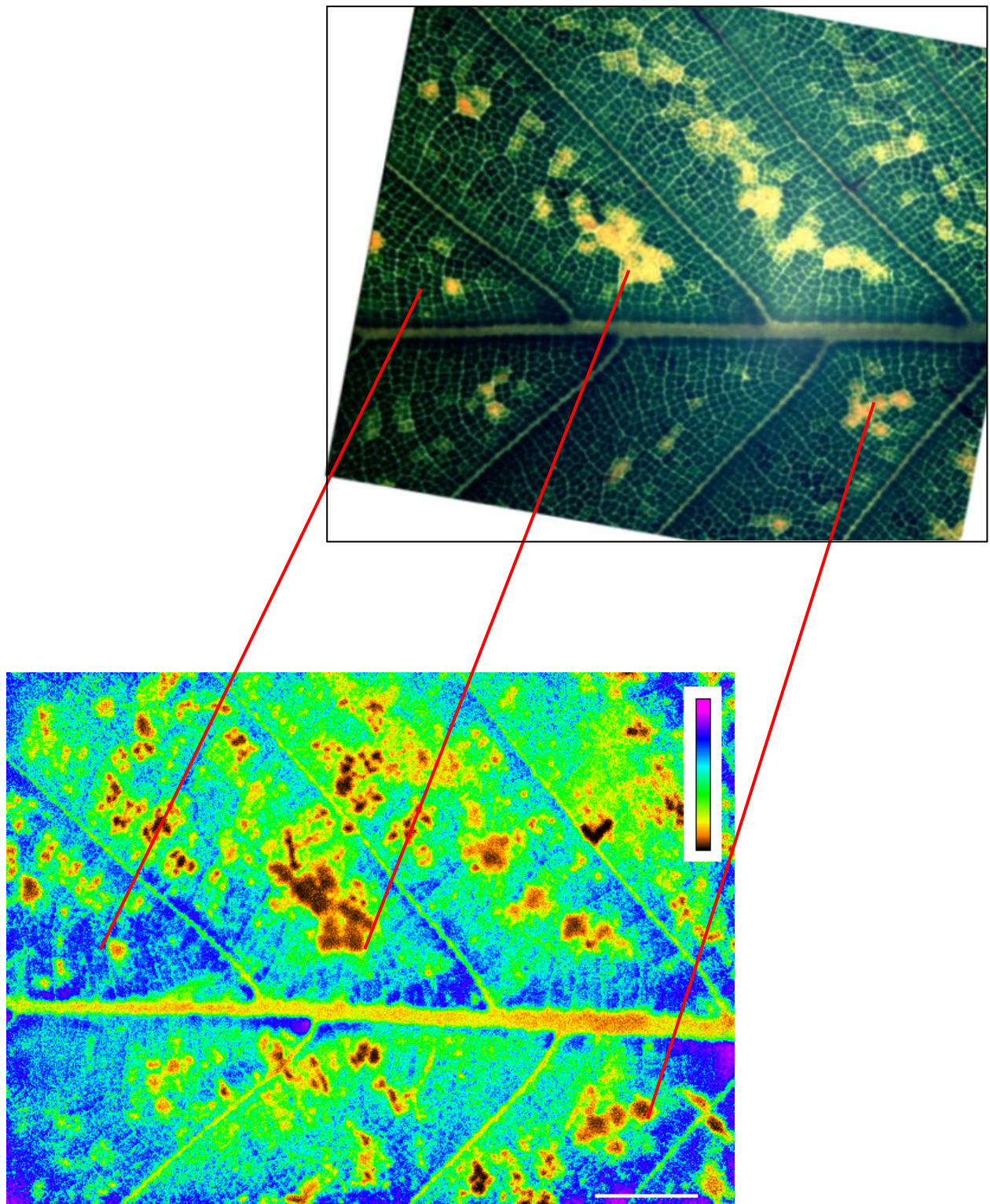


Abb. D-2: Imaging-Pam Aufnahme von Intercostal-Nekrosen (stippling) an Baum 409 Sonnenkrone $1 \times O_3$ vom 2.7.2003. Das untere Bild zeigt die maximal möglich Chlorophyllfluoreszenz des gewählten Blattausschnittes. Der Balken entspricht 0.3 cm. Die Farbskala geht von schwarz (0: keine Chlorophyllfluoreszenz, totes Gewebe) bis lila (1: maximale Chlorophyllfluoreszenz, gesundes Gewebe). Im Bereich der Intercostal-Nekrosen ist das Photosystem II in der Leistungsfähigkeit deutlich eingeschränkt: orange-braune Farbe. Die Größe der Intercostal-Nekrosen in der optischen Aufnahme (oben) und im Chlorophyllfluoreszenzbild (orange-braune Bereiche) unterscheidet sich nicht. Allerdings gibt es einen Bereich reduzierter Chlorophyllfluoreszenz (gelb-grün), der die geschädigte Fläche umgibt, welcher im Realbild (oben) nicht zu sehen ist.

E Vergleich modellierter und in den Gaswechselküvetten ermittelter stomatärer Leitfähigkeiten

Buche 1xO₃ Sonnenkrone (Parameter Neu 2002) 23.7.- 11.9.2002

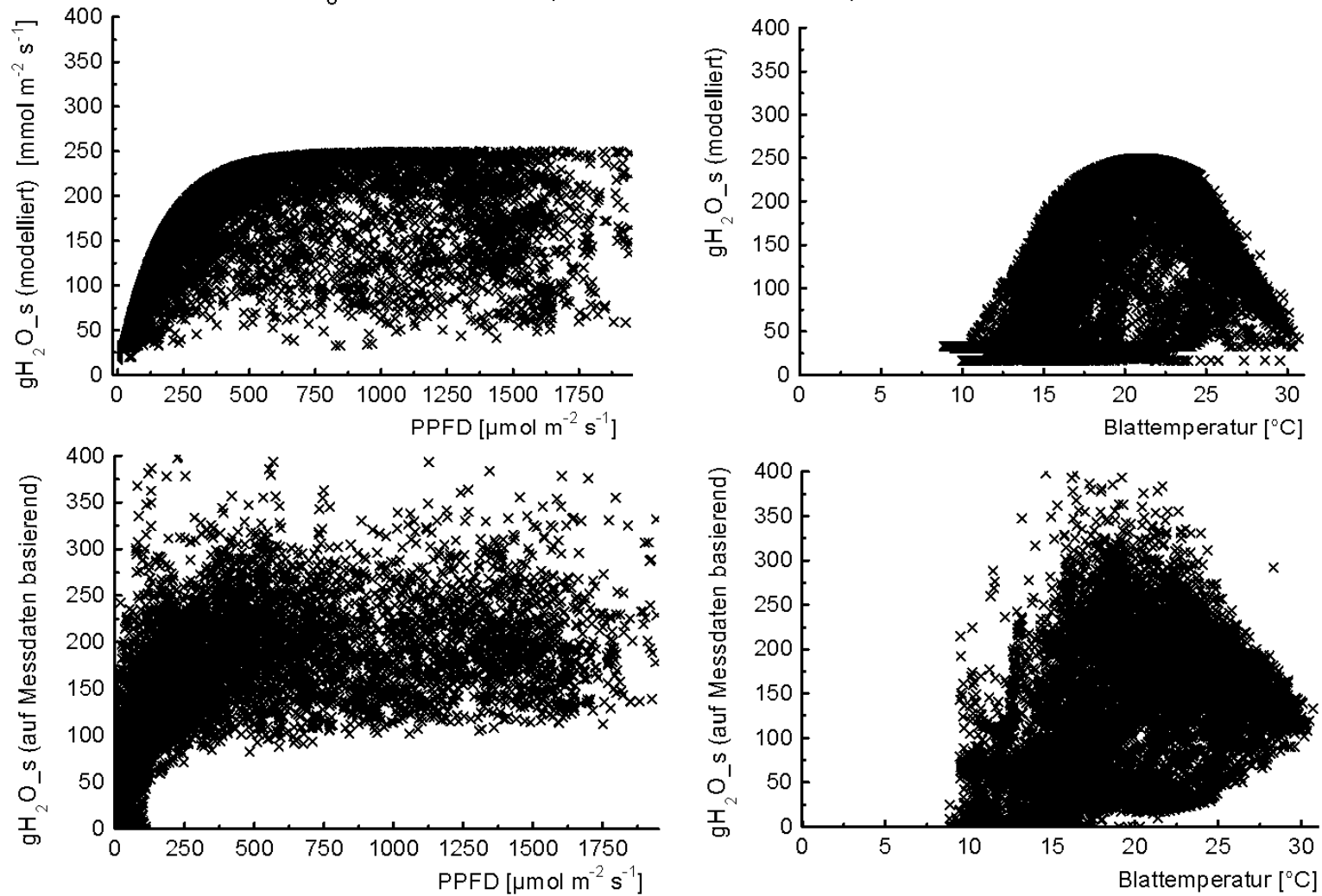


Abb. E-1: Vergleich der modellierten stomatären Leitfähigkeiten für Wasserdampf mit den in den stationären Gaswechsellkuvetten ermittelten stomatären Leitfähigkeiten. Linke Teilabbildungen zeigen die Abhängigkeit von der Strahlungsintensität (PPFD), rechte Teilabbildungen die Abhängigkeit von der Blattemperatur. Buche Sonnenkrone unter 1xO₃ im feuchten Jahr 2002.

Buche 1xO₃ Sonnenkrone (Parameter Neu 2002) 23.7.- 11.9.2002

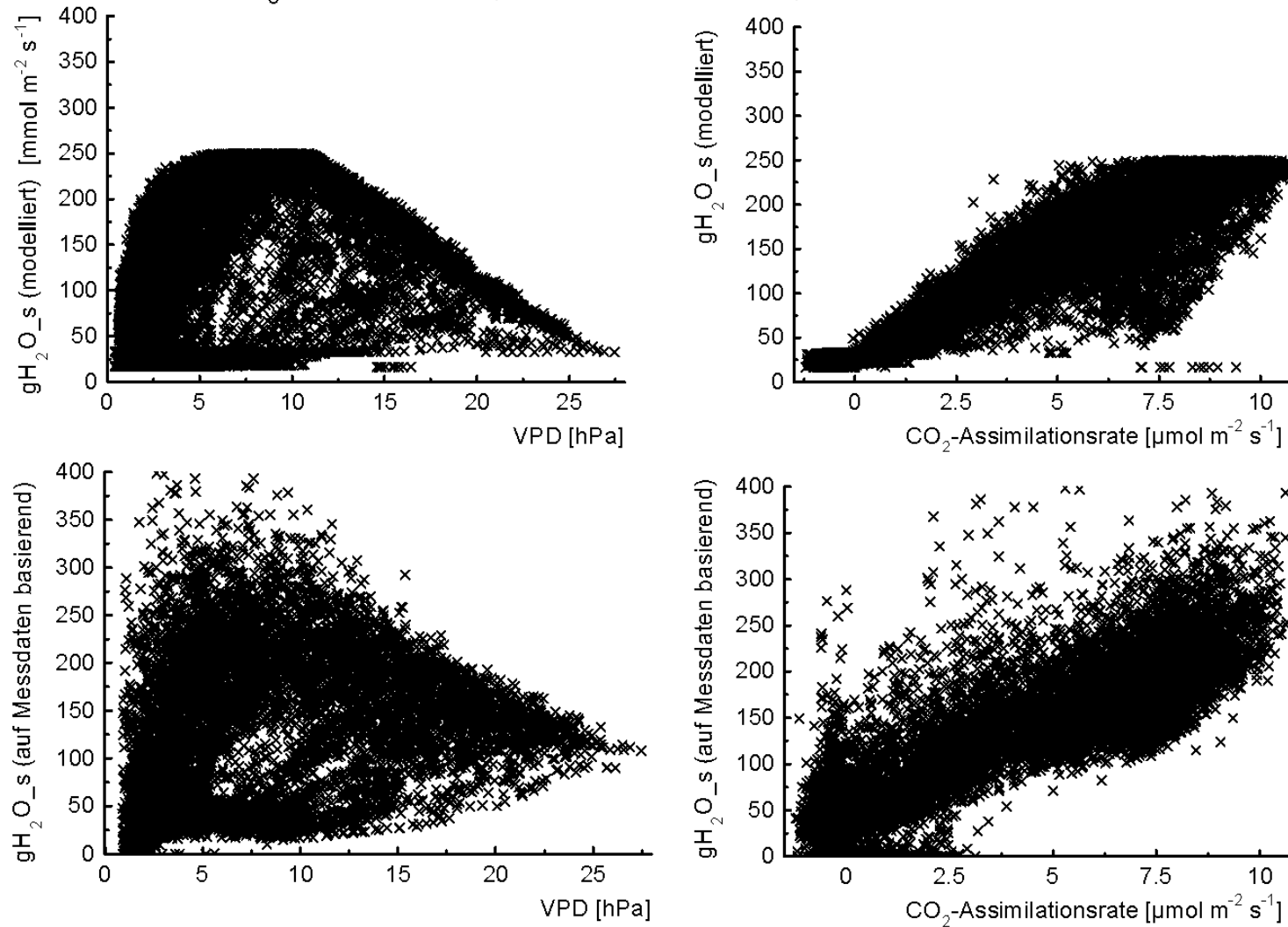


Abb. E-2: Vergleich der modellierten stomatären Leitfähigkeiten für Wasserdampf mit den in den stationären Gaswechsellkuvetten ermittelten stomatären Leitfähigkeiten. Linke Teilabbildungen zeigen die Abhängigkeit vom Wasserdampfdruckdefizit der Luft (VPD), rechte Teilabbildungen die Relation zur Photosyntheserate. Buche Sonnenkrone unter 1xO₃ im feuchten Jahr 2002.

Buche 1xO₃ Schattenkrone (Parameter Neu 2002) 12.9.- 10.10.2002

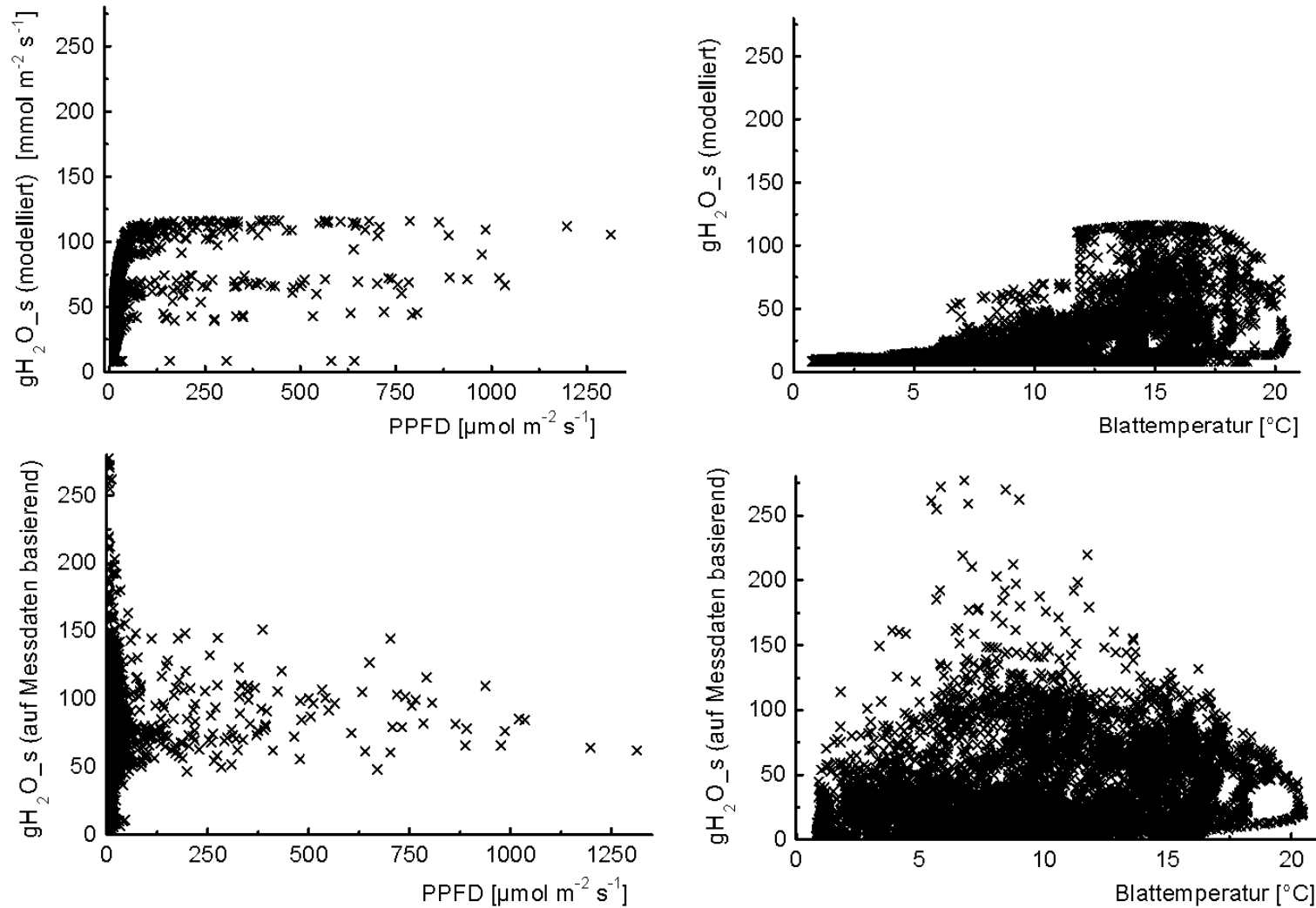


Abb. E-3: Vergleich der modellierten stomatären Leitfähigkeiten für Wasserdampf mit den in den stationären Gaswechsellkuvetten ermittelten stomatären Leitfähigkeiten. Linke Teilabbildungen zeigen die Abhängigkeit von der Strahlungsintensität (PPFD), rechte Teilabbildungen die Abhängigkeit von der Blattemperatur. Buche Schattenkrone unter 1xO₃ im feuchten Jahr 2002.

Buche 1xO₃ Schattenkrone (Parameter Neu 2002) 12.9.- 10.10.2002

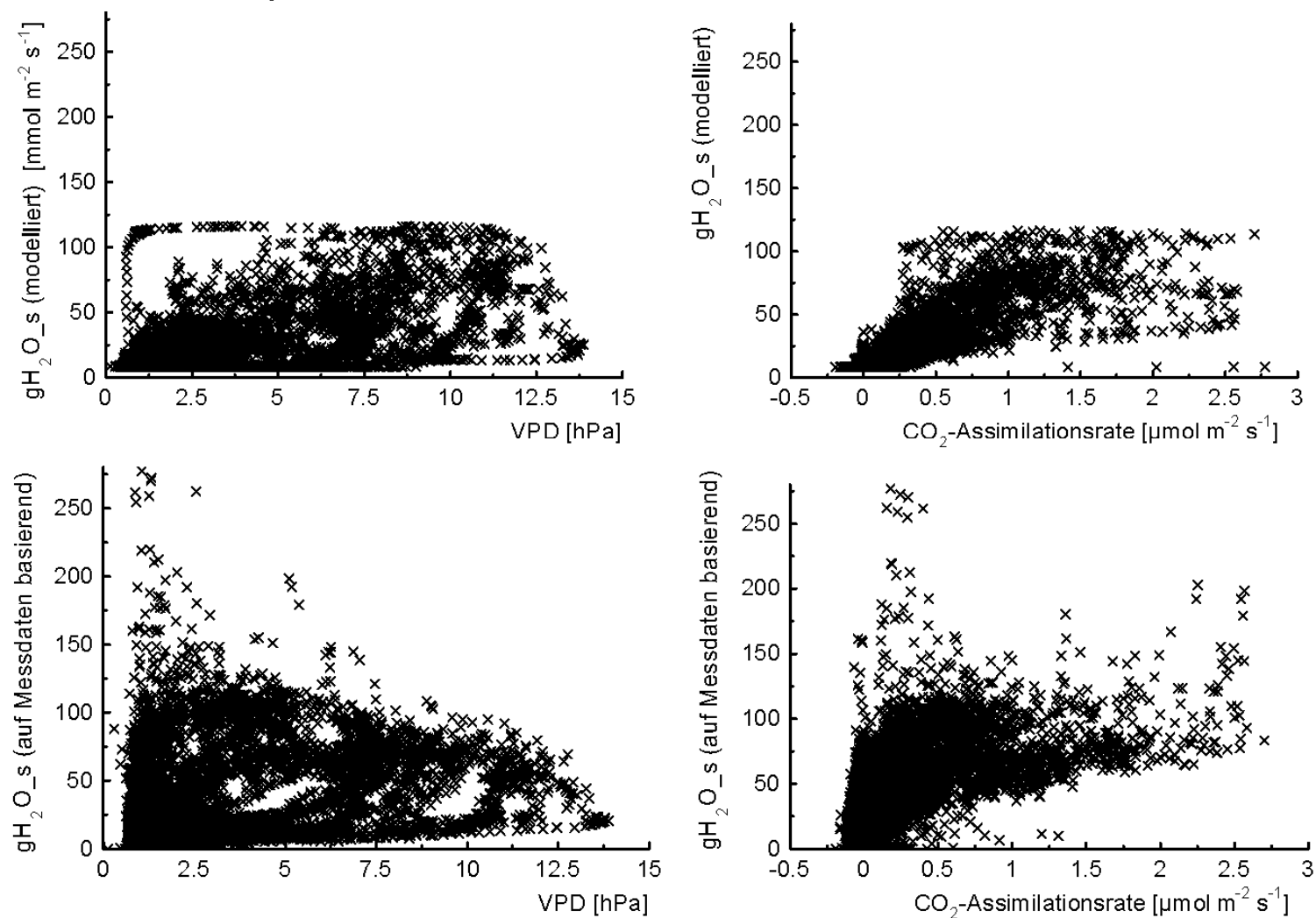


Abb. E-4: Vergleich der modellierten stomatären Leitfähigkeiten für Wasserdampf mit den in den stationären Gaswechselküvetten ermittelten stomatären Leitfähigkeiten. Linke Teilabbildungen zeigen die Abhängigkeit vom Wasserdampfdruckdefizit der Luft (VPD), rechte Teilabbildungen die Relation zur Photosyntheserate. Buche Schattenkrone unter 1xO₃ im feuchten Jahr 2002.

Buche 2xO₃ Sonnenkrone (Parameter Neu 2003) 21.5.- 01.10.2003

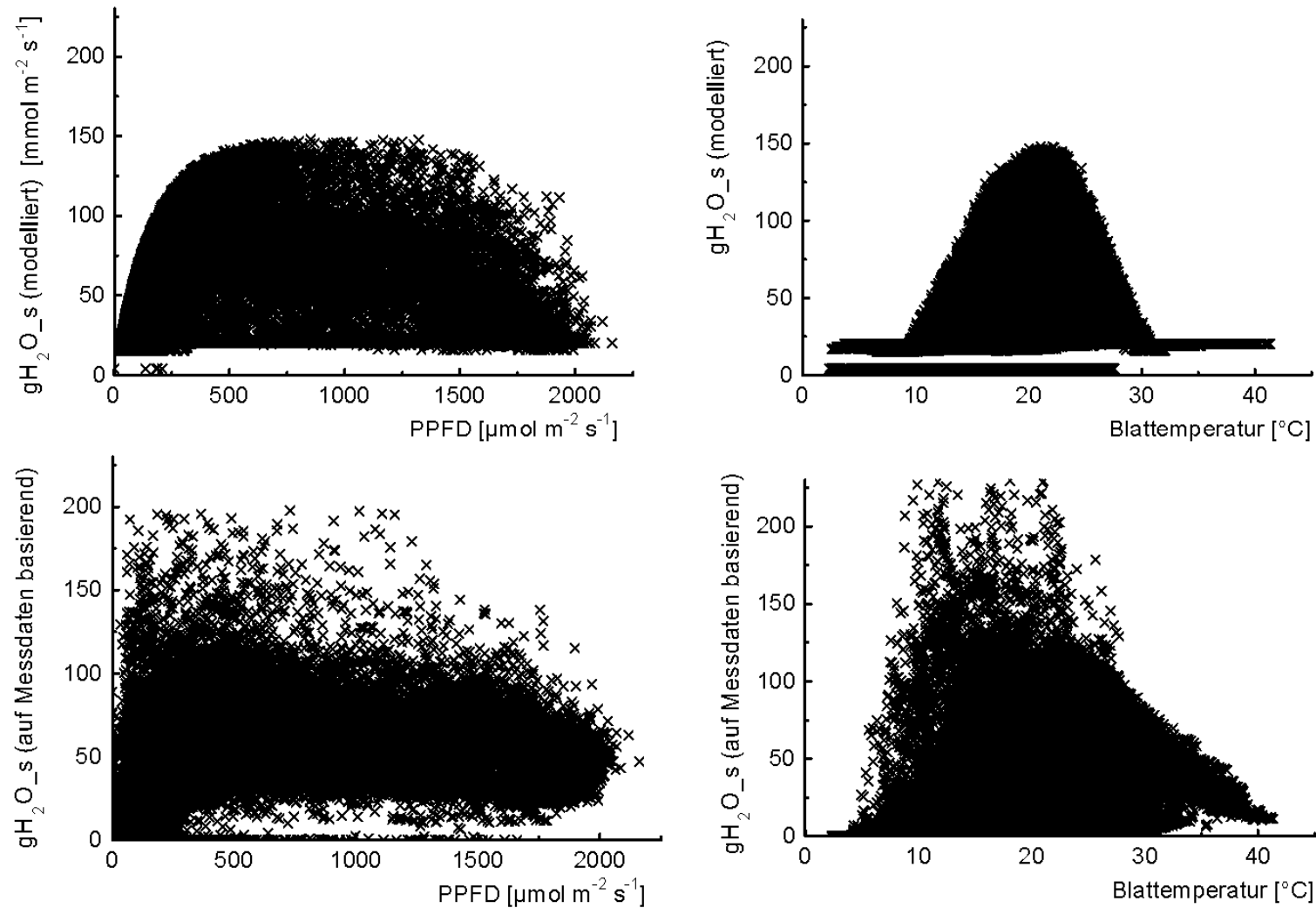


Abb. E-5: Vergleich der modellierten stomatären Leitfähigkeiten für Wasserdampf mit den in den stationären Gaswechsellküvetten ermittelten stomatären Leitfähigkeiten. Linke Teilabbildungen zeigen die Abhängigkeit von der Strahlungsintensität (PPFD), rechte Teilabbildungen die Abhängigkeit von der Blattemperatur. Buche Sonnenkrone unter 2xO₃ im trockenen Jahr 2003.

Buche 2xO₃ Sonnenkrone (Parameter Neu 2003) 21.5.- 01.10.2003

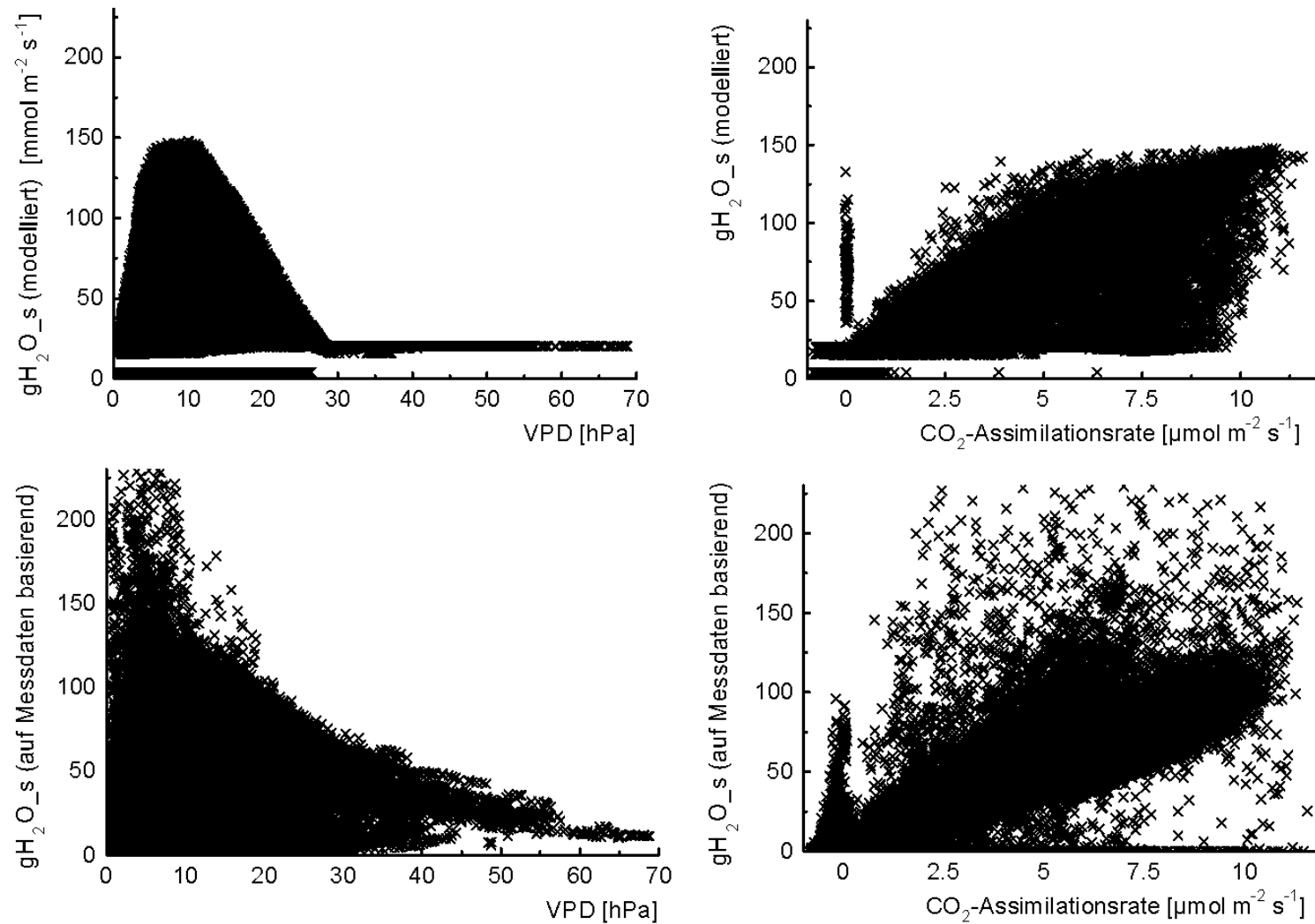


Abb. E-6: Vergleich der modellierten stomatären Leitfähigkeiten für Wasserdampf mit den in den stationären Gaswechselküvetten ermittelten stomatären Leitfähigkeiten. Linke Teilabbildungen zeigen die Abhängigkeit vom Wasserdampfdruckdefizit der Luft (VPD), rechte Teilabbildungen die Relation zur Photosyntheserate. Buche Sonnenkrone unter 2xO₃ im trockenen Jahr 2003.

Buche 2xO₃ Sonnenkrone (Parameter Neu 2003) 21.5.- 01.10.2003

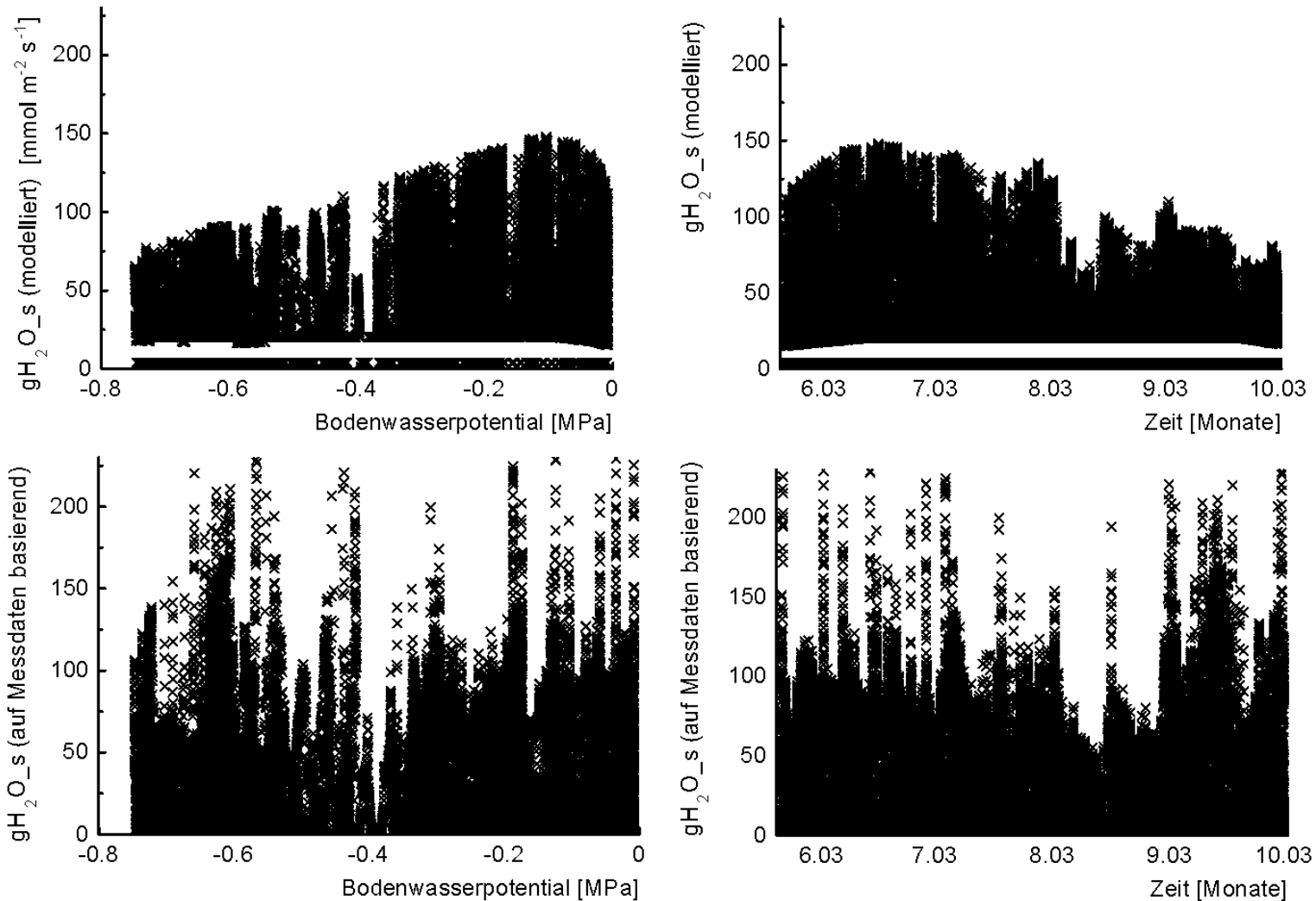


Abb. E-7: Vergleich der modellierten stomatären Leitfähigkeiten für Wasserdampf mit den in den stationären Gaswechsellkuvetten ermittelten stomatären Leitfähigkeiten. Linke Teilabbildungen zeigen die Abhängigkeit vom Bodenwasserpotential, rechte Teilabbildungen den Zeitverlauf der stomatären Leitfähigkeit über die Vegetationsperiode. Buche Sonnenkrone unter 2xO₃ im trockenen Jahr 2003.

Fichte 1xO₃ Sonnenkrone (Parameter Neu 2002) 20.4. - 22.5.2001

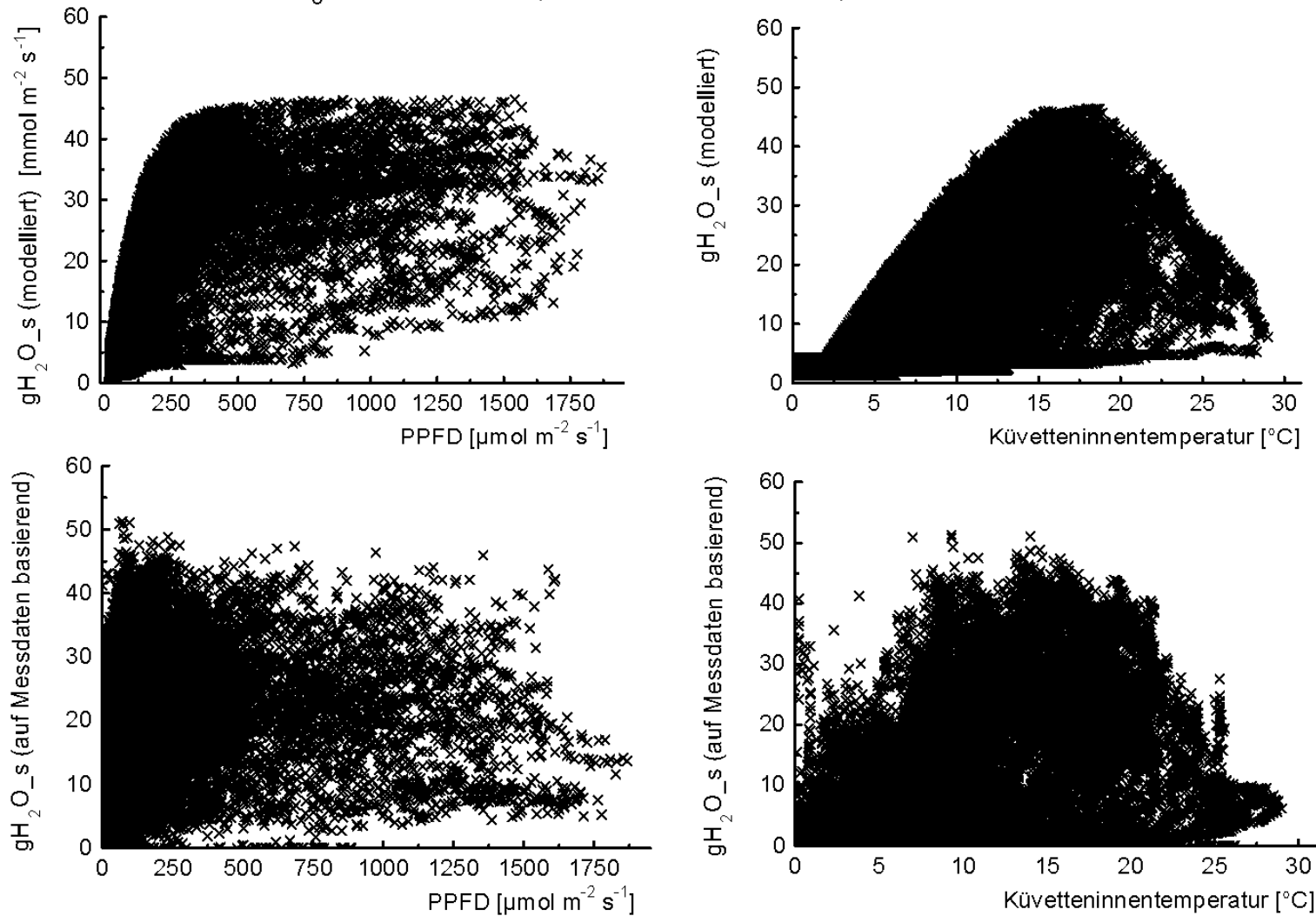


Abb. E-8: Vergleich der modellierten stomatären Leitfähigkeiten für Wasserdampf mit den in den stationären Gaswechselküvetten ermittelten stomatären Leitfähigkeiten. Linke Teilabbildungen zeigen die Abhängigkeit vom Bodenwasserpotential, rechte Teilabbildungen den Zeitverlauf der stomatären Leitfähigkeit über die Vegetationsperiode. Fichte Sonnenkrone unter 1xO₃ im feuchten Jahr 2001.

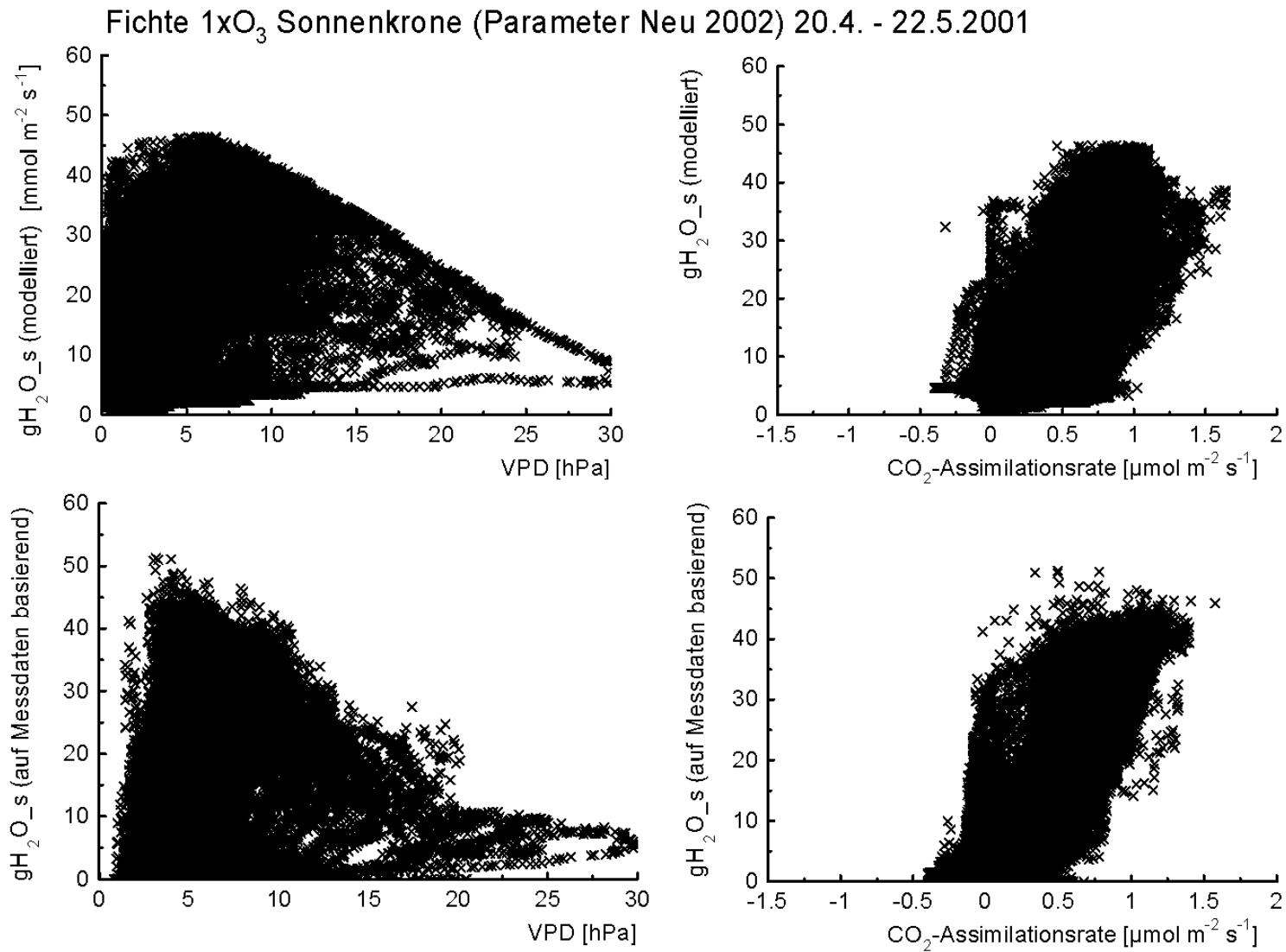


Abb. E-9: Vergleich der modellierten stomatären Leitfähigkeiten für Wasserdampf mit den in den stationären Gaswechsellkuvetten ermittelten stomatären Leitfähigkeiten. Linke Teilabbildungen zeigen die Abhängigkeit vom Bodenwasserpotential, rechte Teilabbildungen den Zeitverlauf der stomatären Leitfähigkeit über die Vegetationsperiode. Fichte Sonnenkrone unter 1xO₃ im feuchten Jahr 2001.

F AOTxx und SUMxx Berechnungen für 2000 - 2002

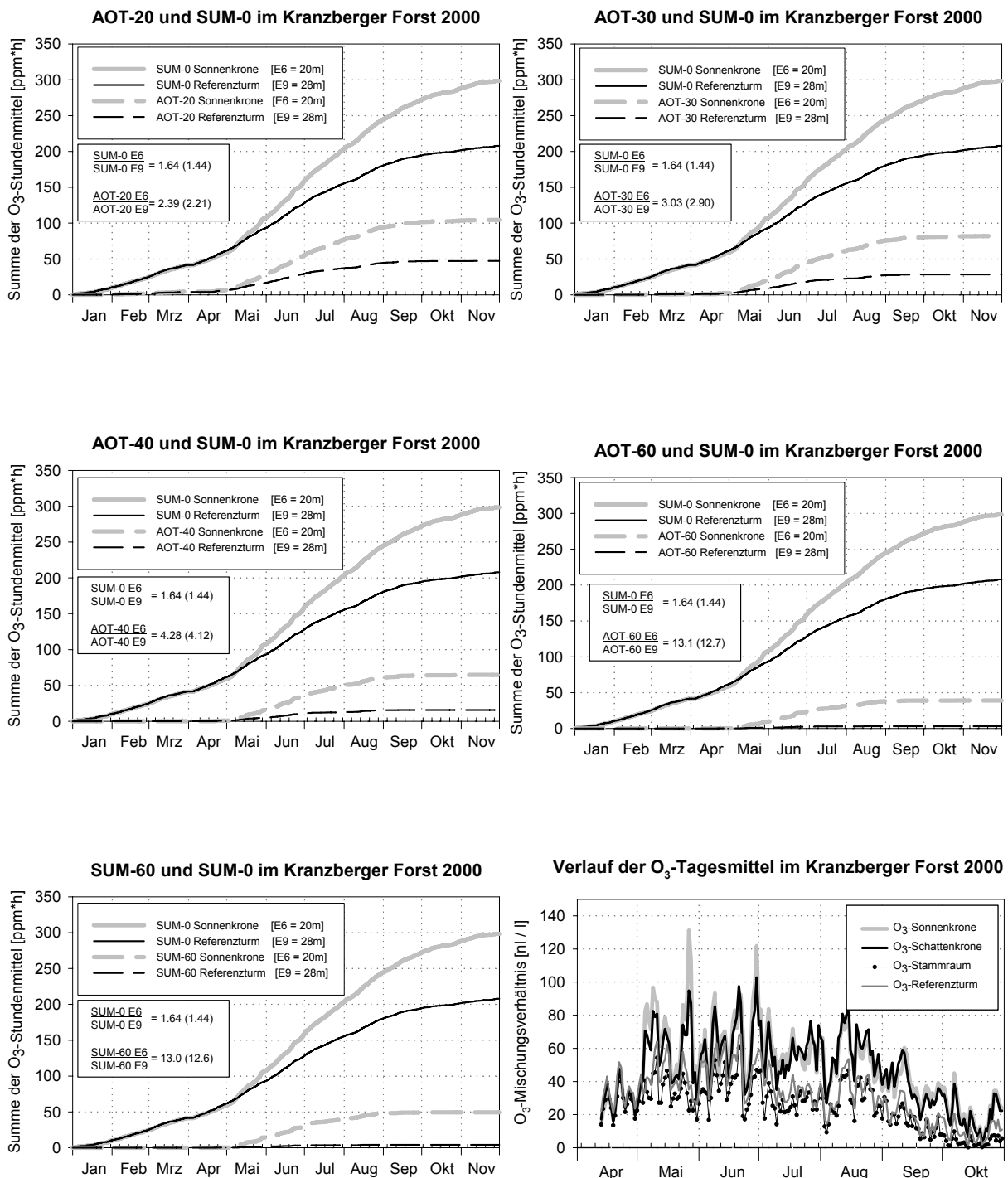


Abb. F-1a: 'AOTxx'- und 'SUMxx'-Berechnungen für das Jahr 2000 am Referenzturm (1xO₃) und in der Sonnenkronen der Belastungszone (2xO₃), sowie die Verläufe der Ozontagesmittel für ausgewählte Messstellen der Ozonanalysatoren. Die Summenquotienten der verschiedenen Berechnungsverfahren für die Begasungszeit, die jeweils das Verhältnis der Werte aus der Begasungszone und der Kontrollzone angeben, sind als Kasten eingeblendet (die Klammerwerte beziehen sich auf Ganzjahresberechnung). Graphik erstellt von H. Werner, C. Heerd aus Nunn et al. (2004).

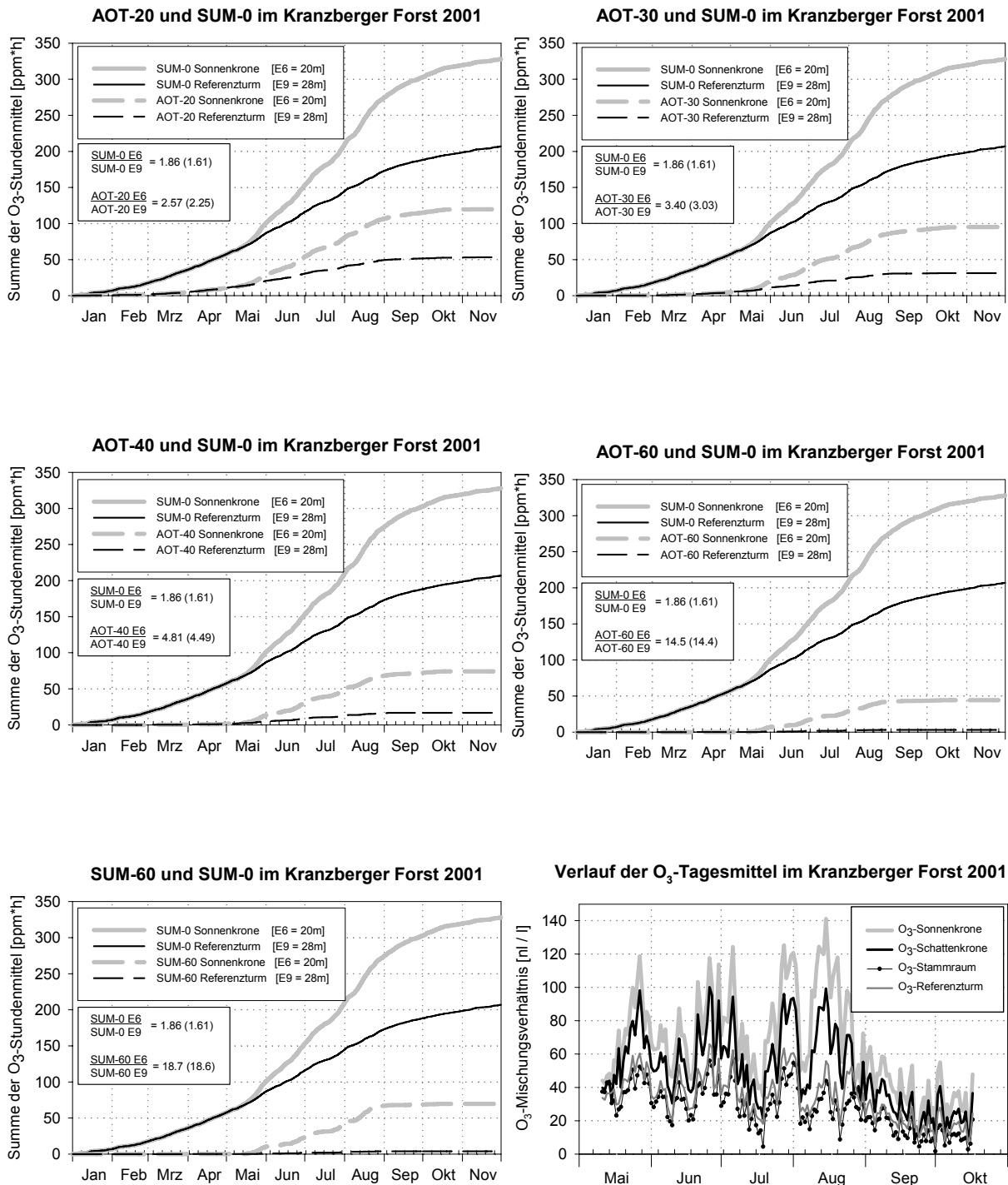


Abb. F-1b: 'AOTxx'- und 'SUMxx'-Berechnungen für das Jahr 2001 am Referenzturm (1xO₃) und in der Sonnenkronen der Belastungszone (2xO₃), sowie die Verläufe der Ozontagesmittel für ausgewählte Messstellen der Ozonanalysatoren. Die Summenquotienten der verschiedenen Berechnungsverfahren für die Begasungszeit, die jeweils das Verhältnis der Werte aus der Begasungszone und der Kontrollzone angeben, sind als Kästen eingeblendet (die Klammerwerte beziehen sich auf Ganzjahresberechnung). Graphik erstellt von H. Werner, C. Heerd aus Nunn et al. (2004).

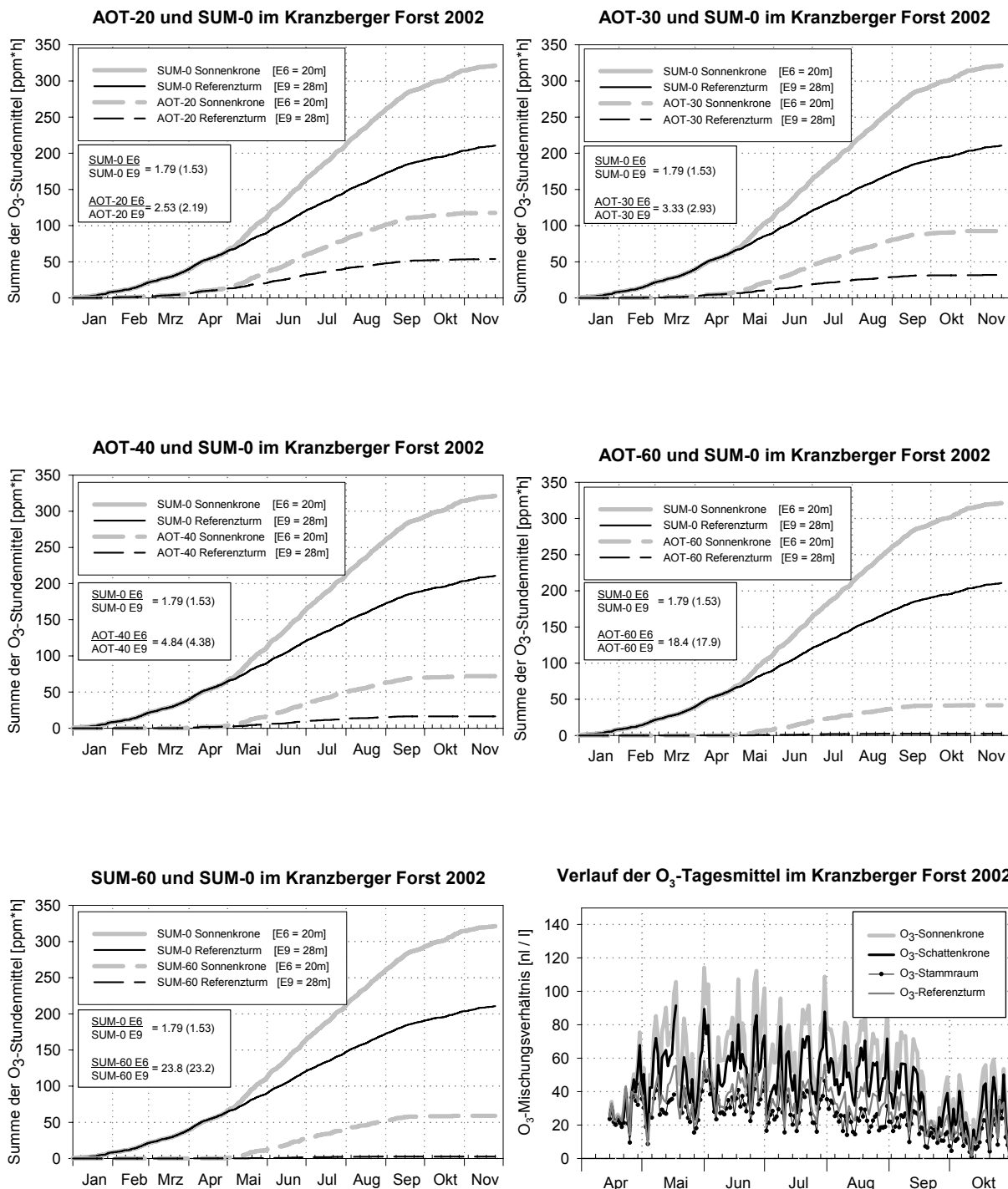


Abb. F-1c: 'AOTxx'- und 'SUMxx'-Berechnungen für das Jahr 2002 am Referenzturm (1xO₃) und in der Sonnenkrone der Belastungszone (2xO₃), sowie die Verläufe der Ozontagesmittel für ausgewählte Messstellen der Ozonanalysatoren. Die Summenquotienten der verschiedenen Berechnungsverfahren für die Begasungszeit, die jeweils das Verhältnis der Werte aus der Begasungszone und der Kontrollzone angeben, sind als Kasten eingeblendet (die Klammerwerte beziehen sich auf Ganzjahresberechnung). Graphik erstellt von H. Werner, C. Heerdt aus Nunn et al. (2004).

G Korrelationen der photosynthetischen Parameter und allometrischen Größen

Tab. G-1: Korrelation der photosynthetischen Parameter untereinander für die Sonnen- und Schattenkrone von Buche und Fichte im Kranzberger Forst in den Jahren 1999 - 2002. Angegeben sind signifikante Korrelationen berechnet mit der Rang-Korrelation nach Spearman für: $p < 0.05$ und $p < 0.01$; $n = 9 - 57$ pro Parameter, Kronenraum und Baumart. Daten für 1999 - 2000 aus Reiter (2004).

Photosynthese						
	ph_{eff}	V_{cmax}	J_{max}	r_{day}	gH_2O	WUE
Buche						
	$A_{360}, A_{2000},$ $CE, WUE,$ $gH_2O, V_{cmax},$ J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ $WUE, gH_2O,$ J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ $r_{day}, WUE,$ gH_2O, V_{cmax}	$WUE, gH_2O,$ J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ $r_{day}, V_{cmax},$ J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ $r_{day}, V_{cmax},$ J_{max}
Schatten	$A_{360}, A_{2000},$ $CE, r_{day},$ $WUE, gH_2O,$ V_{cmax}, J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ $r_{day}, WUE,$ gH_2O, J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ $r_{day}, WUE,$ gH_2O, V_{cmax}	$ph_{eff}, A_{2000},$ V_{cmax}, J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, WUE,$ V_{cmax}, J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $CE, gH_2O,$ V_{cmax}, J_{max}
Sonne						
Fichte						
	$A_{360}, A_{2000},$ $CE, gH_2O,$ V_{cmax}, J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ $WUE, gH_2O,$ J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ gH_2O, V_{cmax}	WUE	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ V_{cmax}, J_{max}	$CE, r_{day},$ V_{cmax}
Schatten	$A_{360}, A_{2000},$ $CE, r_{day},$ $gH_2O, V_{cmax},$ J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ WUE, J_{max}	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, CE,$ $WUE, gH_2O,$ V_{cmax}	$ph_{eff}, A_{2000},$ WUE, gH_2O	$ph_{eff}, A_{360},$ $A_{2000}, r_{day},$ J_{max}	$A_{360}, CE,$ $r_{day}, V_{cmax},$ J_{max}
Sonne						

Tab. G-2: Korrelation der photosynthetischen Parameter mit den allometrischen Größen SLA, Baumhöhe, Stammquerschnittsfläche am BHD für die Sonnen- und Schattenkrone von Buche und Fichte im Kranzberger Forst in den Jahren 1999 - 2002. Angegeben sind signifikante Korrelationen berechnet mit der Rang-Korrelation nach Spearman für: * = $p < 0.05$ und ** = $p < 0.01$; $n = 9 - 57$ pro Parameter, Kronenraum und Baumart. R^2 bezeichnet den Korrelationskoeffizienten. Daten für 1999 - 2000 aus Reiter (2004).

Allometrie							
	SLA		Baumhöhe		Stammquerschnittsfläche		
Buche	Parameter	R^2	Parameter	R^2	Parameter	R^2	
Schatten	r_{day}	0.533 **					
	$g_{\text{H}_2\text{O}}$	-0.262 **					
	V_{cmax}	-0.359 **			V_{cmax}	-0.221 *	
	J_{max}	-0.443 **			J_{max}	-0.321 **	
Sonne	r_{day}	0.423 **					
	$g_{\text{H}_2\text{O}}$	-0.316 **					
	J_{max}	-0.225 *					
Fichte	Parameter	R^2	Parameter	R^2	Parameter	R^2	
Schatten	ph_{eff}	-0.511 *	WUE	0.450 *			
	r_{day}	0.520 *					
	$g_{\text{H}_2\text{O}}$	-0.442 *			V_{cmax}	0.405 *	
	J_{max}	-0.642 **	J_{max}	0.430 *	J_{max}	0.671 **	
Sonne	ph_{eff}	-0.438 **	ph_{eff}	0.499 **	ph_{eff}	0.486 **	
	r_{day}	0.723 **			r_{day}	-0.420 *	
			$g_{\text{H}_2\text{O}}$	0.318 *	$g_{\text{H}_2\text{O}}$	0.492 **	

H Kumulative Ozonaufnahme nach Emberson et al. (2000a, b)

Tab. H-1: Kumulative Ozonaufnahme an 20 Buchen- und 20 Fichtenästen (Mittelwerte +/- Standardfehler an jeweils 4 Positionen entlang der Äste; Buche n = 20; Fichte n = 12 - 20) im Kranzberger Forst 1999 - 2002. Berechnet mit der Parametrisierung des Ozonflux-Modells nach Emberson et al. (2000a, b). Berechnungen für 1999 - 2000 basieren auf Daten aus Reiter (2004).

	Buche CU [mmol m ⁻² projizierte Fläche Vegetations-periode ⁻¹]				Fichte CU [mmol m ⁻² Gesamtoberfläche Jahr ⁻¹]			
	1999	2000	2001	2002	1999	2000	2001	2002
1xO ₃	5.6	6.4	5.5	5.4	7.5	8.2	8.4	8.7
Schatten	+/- 0.2	+/- 0.3	+/- 0.2	+/- 0.2	+/- 0.3	+/- 0.3	+/- 0.5	+/- 0.5
2xO ₃	5.1	9.1	8.1	7.7	5.9	9.8	8.0	8.0
Schatten	+/- 0.1	+/- 0.4	+/- 0.3	+/- 0.3	+/- 0.4	+/- 0.7	+/- 0.8	+/- 0.9
1xO ₃	10.6	12.5	12.3	12.6	9.1	10.0	9.8	10.6
Sonne	+/- 0.9	+/- 1.0	+/- 0.9	+/- 1.0	+/- 0.4	+/- 0.4	+/- 0.4	+/- 0.5
2xO ₃	9.6	18.9	19.9	20.6	8.8	14.7	14.0	14.9
Sonne	+/- 0.6	+/- 1.2	+/- 1.4	+/- 1.6	+/- 0.5	+/- 0.9	+/- 1.1	+/- 1.3
Faktor 2xO₃ zu 1xO₃					Faktor 2xO₃ zu 1xO₃			
Schatten	0.9	1.4	1.5	1.4	0.8	1.2	0.9	0.9
Sonne	0.9	1.5	1.6	1.6	1.0	1.5	1.4	1.4

I Datenbasis der Dosis-Effekt-Beziehungen zwischen AOT40 und Wachstumseinbußen

Tab. I-1: Wachstumseinbußen bei Null Ozonbelastung extrapoliert nach Fuhrer (1994). ++ Unterschied in den Wachstumseinbußen zwischen $1xO_3$ und $2xO_3$ nicht signifikant: Extrapolation mit Mittelwerten für AOT40 plausible; +++ kein signifikanter Unterschied in den Wachstumseinbußen zwischen $1xO_3$ und $2xO_3$. OTC = „open-top“-Kammerversuch; CF = aktivkohle-gefilterte Luft.

Studie	Baumart	Baumalter	Experimentier System	Dauer des Experiments [Jahre]	Wachstumseinbußen [%]	AOT40 [$\mu l l^{-1} h$]
Braun & Flückinger (1993)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	1-3	5	3.2
Braun & Flückinger (1993)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	1-3	13	6.5
Braun & Flückinger (1993)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	1-3	15	14.3
Braun & Flückinger (1993)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	1-3	21	14.3
Braun & Flückinger (1993)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	1-3	8	17.2
Braun & Flückinger (1993)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	1-3	24	28.4
Braun & Flückinger (1993)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	1-3	31	34.8
(Küppers et al., 1993)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	2	15	12
Küppers et al. (1993)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	2	32	31
Pearson & Mansfield (1993; 1994)	Buche	3 Jahre	Klimakammer /CF	1	17	40.8
Mortensen et al. (1995)	Buche	Jungbäume	OTC/CF	2.5	10	14.4
Krause & Höckel (1995)	Buche	6 Jahre	Feldversuch	3	12 - 15	24.1
(Karlsson et al. (2004)	Buche, Birke	Jungbäume	OTC/CF und Feldversuch	1 - 5	3	2.4
Kozovits (2003); Nunn et al. (submitted)	Buche	4 Jahre	Klimakammer	2	1. Jahr: 1 2. Jahr: 11	1. Jahr: 11.1 2. Jahr: 9.5
diese Studie	Buche	56 - 60 Jahre	Feldversuch	3	7 +/- 1 ++	15.0 - 16.3

Tab. I-2: Wachstumseinbußen bei Null Ozonbelastung extrapoliert nach Fuhrer (1994). + keine Extrapolation möglich, da COU in 1xO₃ höher als in 2xO₃; ++ Unterschied in den Wachstumseinbußen zwischen 1xO₃ und 2xO₃ nicht signifikant: Extrapolation mit Mittelwerten für AOT40 plausible, für COU nur 2000 und 2001 möglich, da 2002 COU in 1xO₃ fast so hoch wie in 2xO₃; +++ kein signifikanter Unterschied in den Wachstumseinbußen zwischen 1xO₃ und 2xO₃. Skärby et al. (2004) gaben einen Überblick über 24 Studien mit Jungfichten in OTC. Diese Daten sind insgesamt als Skärby et al. (2004) zitiert. OTC = „open-top“-Kammerversuch; CF = aktivkohle-gefilterte Luft.

Studie	Baumart	Baumalter	Experimentier System	Dauer des Experiments [Jahre]	Wachstumseinbußen [%]	AOT40 [$\mu\text{l l}^{-1} \text{h}$]
Braun & Flückinger (1993)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	1-3	0	14.2
Braun & Flückinger (1993)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	1-3	7	14.2
Braun & Flückinger (1993)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	1-3	26	14.2
Braun & Flückinger (1993)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	1-3	6	15.7
Braun & Flückinger (1993)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	1-3	12	25.2
Braun & Flückinger (1993)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	1-3	14	21.8
Braun & Flückinger (1993)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	1-3	16	39.4
Küppers et al. (1993)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	2	+ 2	12
Küppers et al. (1993)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	2	17	31
Karlsson et al. (1995)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	3	28	38.6
Karlsson et al. (1995)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	3	5	38.6
Skärby et al. (2004)	Fichte	Jungbäume	OTC/CF	1 - 5	1 - 6	10
Karlsson et al. (2004)	Fichte, Kiefer	Jungbäume	OTC/CF	1 - 5	0.8	4.7
diese Studie	Fichte	49 - 53 Jahre	Feldversuch	3	0 +/- 1 +++	16.4 - 74.1

Lebenslauf

Angela Nunn

Dipl. Biol.



Geburtsdatum:
Geburtsort:
Familienstand:

15. Juli 1972
Wolfratshausen
ledig

Schulbildung:
1979 - 1983
1983 - 1992

Grundschule Olching
Allgemeine Hochschulreife am Gymnasium Olching

Stipendium: Bayerisches Begabtenförderungsgesetz

Studium:
1993 - 1999

Studium der Biologie/Hauptfach Angewandte Ökologie,
an der Technischen Universität München

Mai 1998 - April 1999

Diplomarbeit an der Limnologischen Station in Iffeldorf

Titel: Charakterisierung zweier tropischer Fließgewässer
Costa Ricas anhand der Diatomeen- und Makroinvertebraten-
gesellschaften sowie ausgewählter Umweltparameter

Seit August 2000

Doktorarbeit am Lehrstuhl für Ökophysiologie der
Pflanzen (TUM, WZW) und am Institut für Biochemische
Pflanzenpathologie der GSF

Berufserfahrung:
Mai 1997 - Oktober 2000

Freiberufliche Referentin für Umweltbildung am Zentrum
für Umwelt und Kultur in Benediktbeuern

Mai 1999 - Januar 2000

Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für
aquatische Ökotoxikologie (Buch am Erlbach)

Sprachkenntnisse:

Englisch, Spanisch

Auslandsaufenthalte:
Mai 1998 - November 1998

Praktischer Teil der Diplomarbeit in der „Universidad de
Costa Rica“ in San José

20. Januar - 20. Februar 2000

Präsentation der Diplomarbeitsergebnisse in Costa Rica
Vorträge an der „Universidad Nacional de Costa Rica“
und bei der Umweltschutzorganisation UNAPROA

Freising, 02.11.2004,

(Angela Nunn)

Publikationen und Präsentationen

Publikationen:

Angela J. Nunn, Ilja M. Reiter, Karl-Heinz Häberle, Herbert Werner, Christian Langebartels, Heinrich Sandermann, Christian Heerdt, Peter Fabian, Rainer Matyssek (2002).

"Free-Air" Ozone Canopy Fumigation in an Old-Growth Mixed Forest: Concept and Observations on Beech.

Phyton 42: 105-119.

Rainer Matyssek, Gerhard Wieser, Angela J. Nunn, Alessandra Kozovits, Ilja M. Reiter, Christian Heerdt, Jana-Barbro Winkler, Manuela Baumgarten, Karl-Heinz Häberle, Thorsten E.E. Grams, Herbert Werner, Peter Fabian, W.M Havranek (2002).

Comparison between AOT40 and ozone uptake in forest trees of different species, age and site conditions.

Background paper at "Workshop Establishing Ozone Critical Levels II", Proceedings University of Gothenburg and IVL /UNECE, Gothenburg 19.-22.11.2002, pp. 16.

Karl-Heinz Häberle, Ilja M. Reiter, Angela J. Nunn, Axel Gruppe, Ulrich Simon, Martin Gossner, Herbert Werner, Michael Leuchner, Christian Heerdt, Peter Fabian, Rainer Matyssek (2003).

KROCO, Freising, Germany: Canopy research in a temperate mixed forest of Southern Germany.

in Studying Forest Canopies from Above: The International Canopy Crane Network, Eds. Y. Basset, V Horlyck, S.J. Wright; Smithsonian Tropical Research Institute and UNEP, p. 71-78.

Rainer Matyssek, Gerhard Wieser, Angela J. Nunn, Alessandra Kozovits, Ilja M. Reiter, Christian Heerdt, Jana-Barbro Winkler, Manuela Baumgarten, Karl-Heinz Häberle, Thorsten E.E. Grams, Herbert Werner, Peter Fabian, WM Havranek (2004).

Comparison between AOT40 and ozone uptake in forest trees of different species, age and site conditions.

Atmospheric Environment 38 (15): 2271-2281.

Angela J. Nunn, Christian Heerdt, Karl-Heinz Häberle, Herbert Werner, Christian Langebartels, Peter Fabian, Heinrich Sandermann, Rainer Matyssek (2004).

Risiko-Einschätzung der chronisch erhöhten Ozonbelastung mittels "Free-Air" Begasung in einem Buchen/Fichten-Mischbestand. TUM Ökophysiologie der Pflanzen. Bericht: Bayerisches Staatsministerium für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz: <http://www.stmugv.bayern.de/de/aktuell/download/luft.htm>, p 52.

Angela J. Nunn, Sabine Anegg, Gunther Betz, Sabina Simons, Gabriele Kalisch, Harald Seidlitz, Thorsten E.E. Grams, Karl-Heinz Häberle, Rainer Matyssek, Günther Bahnweg, Heinrich Sandermann, Christian Langebartels (2005a).

Role of ethylene in the regulation of cell death and leaf loss in ozone-exposed European beech.

angenommen in Plant Cell and Environment

Angela J. Nunn, Alessandra Kozovits-Rodrigues, Ilja M. Reiter, Christian Heerdt, Michael Leuchner, Cornelius Lütz, Xiping Liu, Jana Barbro Winkler, Thorsten E.E. Grams, Karl-Heinz Häberle, Herbert Werner, Peter Fabian, Heinz Rennenberg, Rainer Matyssek (2005b).

Comparison of ozone uptake and responsiveness between a phytotron study with young and a field experiment with adult beech (*Fagus sylvatica*).

angenommen in Environmental Pollution

Angela J. Nunn, Ilja M. Reiter, Karl-Heinz Häberle, Christian Langebartels, Günther Bahnweg, Hans Pretzsch, Heinrich Sandermann, Rainer Matyssek (2005c).

Response patterns in adult forest trees to chronic ozone stress: identification of variations and consistencies.

angenommen in Environmental Pollution

Ilja M. Reiter, Karl-Heinz Häberle, Angela J. Nunn, Christian Heerdt, Heinrich Reitmayer, Rüdiger Grote, Rainer Matyssek (2005).

Foliage of adult beech and spruce differs in occupation of crown space rather than carbon gain.

eingereicht in Oecologia

Rainer Matyssek, Gerhard Wieser, Angela J. Nunn, Markus Löw, Christiane Then, Karin Herbinger, Manuela Blumenröther, Sascha Jehnes, Ilja M. Reiter, Christian Heerdt, Nina Koch, Karl-Heinz Häberle, Kris Haberer, Herbert Werner, Michael Tausz, Peter Fabian, Heinz Rennenberg, Dieter Grill, Wolfgang Oßwald (2005).

How sensitive are forest trees to ozone? - New research on an old issue.

angenommen in Ecological studies - Japan

Präsentationen:

5th International Symposium on Responses of Plant Metabolism to Air Pollution and Global Change, Pulawy, Poland, 1-4 November 2001.

Angela J. Nunn, Ilja M. Reiter, Karl-Heinz Häberle, Herbert Werner, Christian Langebartels, Heinrich Sandermann, Peter Fabian, Rainer Matyssek.

Concept and Trends of a "Free-Air" Ozone Canopy Fumigation Experiment in an Old-Growth Beech/Spruce Mixed Forest. (Vortrag).

7. Jahrestagung des Arbeitskreises Experimentelle Ökologie der GfÖ, 7-10 April 2002, Freising.

Angela J. Nunn, Ilja M. Reiter, Karl-Heinz Häberle, Heinrich Sandermann, Christian Langebartels, Rainer Matyssek.

Risk Assessment of an Increased, Chronic Ozone Regime Using „Free-Air“ Fumigation in a Mixed Beech/Spruce Forest Stand. (Poster).

20th IUFRO International Meeting for Specialists in Air Pollution Effects on Forest Ecosystems, Zvolen, Slowakei, 30.8-1.9.2002.

Angela J. Nunn, Ilja M. Reiter, Christian Heerdt, Karl-Heinz Häberle, Christian Langebartels, Herbert Werner, Heinrich Sandermann, Peter Fabian, Rainer Matyssek.

Sensitivity of Adult Beech and Spruce Trees of a Mixed Forest to Chronic Ozone Exposure: Findings from a Free-Air Ozone Fumigation Experiment. (Vortrag).

Botanikertagung Freiburg 2002, Deutsche Botanische Gesellschaft, Freiburg, 22.9–27.9.2002

Angela J. Nunn, K.-H. Häberle, H. Werner, R. Matyssek, C. Langebartels

Ethylen and polyamines in free-air ozone fumigated beech trees in an old forest stand (Poster).

35th Annual Air Pollution Workshop of North America, University of British Columbia, Vancouver, Canada, 7.4.-10.4.2003

Angela J. Nunn, I. M. Reiter, C. Heerdt, K.- H. Häberle, C. Langebartels, H. Werner, H. Sandermann, P. Fabian, R. Matyssek

Free-Air Canopy Ozone Fumigation in a Mixed Forest Stand of Southern Germany: Physiological Responses of Adult Beech (Vortrag).

9. Jahrestagung des Arbeitskreises Experimentelle Ökologie der GfÖ, 5-8 April 2004, Potsdam.

Angela J. Nunn, Ilja M. Reiter, Christian Heerdt, Karl-Heinz Häberle, Christian Langebartels, Herbert Werner, Heinrich Sandermann, Peter Fabian, Rainer Matyssek
Risikoeinschätzung der chronisch erhöhten Ozonbelastung in einem Buchen-Fichten-Mischbestand (Vortrag).

IUFRO meeting: "Forests under changing climate, enhanced UV and air pollution, Oulu, Finland, 25.8.-30.8.2004

Angela J. Nunn, Alessandra Kozovits-Rodrigues, Ilja M. Reiter, Christian Heerdt, Michael Leuchner, Cornelius Lütz, Xiping Liu, Thorsten E.E. Grams, Karl-Heinz Häberle, Herbert Werner, Rainer Matyssek.

Why is European beech in phytotrons more sensitive to ozone than under free-air exposure?
A comparison based on ozone flux assessment (Vortrag).

Danksagung

Bei Prof. Dr. Rainer Matyssek meinem Doktorvater, und bei meinem Biochemie-„Vater“ PD Dr. Christian Langebartels (BIOP, GSF) möchte ich mich für die hervorragende Betreuung dieser Dissertation, für ein gutes Arbeitsklima in den Arbeitsgruppen und für die stete Diskussionsbereitschaft und Hilfe danken.

Prof. Dr. Heinrich Sandermann (BIOP, GSF) danke ich für die Überlassung des Arbeitsplatzes im BIOP und für die Unterstützung meiner Arbeit.

Meinem Betreuer Dr. Karl-Heinz Häberle sei gedankt für seine Geduld, für die moralische Unterstützung in allen Lebenslagen eines Doktoranden und für die Hilfe bei der Verfassung wissenschaftlicher Texte.

An Ilya Reiter geht ein besonderer Dank für eine sehr gute Zusammenarbeit, und für „Tee-intensive“, abwechslungsreiche vier Jahre.

Meinen Kollegen Alessandra Kozovits, Thorsten Grams, Christian Heyne, Katja Patzner, Markus Löw, Nina Koch, Manuela Blumenröther und allen anderen danke ich herzlich für die angenehme Atmosphäre während der Arbeit und für die nette Gesellschaft in der gemeinsam verbrachten Freizeit.

Den Kollegen von der Meteorologie Dr. Herbert Werner, Christian Heerdts und Michael Leuchner sei gedankt für intensiven Datenaustausch, gute Zusammenarbeit und stetige Diskussionsbereitschaft,

den Doktoranden sowie Postdocs der GSF für eine angenehme Arbeitsatmosphäre im Labor der Biochemischen Pflanzenpathologie,

und Dipl. Ing. Thomas Feuerbach für die unermüdliche Instandhaltung der technischen Geräte im Kranzberger Forst, der Messgeräte und Computer und vor allem für seine große Geduld bei der Diskussion technischer Fragen.

Bei den technischen Assistentinnen Lucia Gößl und Rosina Ludwig bedanke ich mich für unentbehrliche (auch kulinarische) Unterstützung bei Probenahmen und der arbeitsintensiven Probenanalyse im Labor,

bei Johanna Leberherz für gemeinsame, unermüdliche Astvermessungen in allen Wetter- und Höhenlagen,

bei Ilse Süß sowie den studentischen Hilfskräften David Schneider, Sebastian Pfeilmeier, Bernd Rauch, Daniel Klein, Bettina Baumeister, Wolfgang Forstenaicher für ihre tatkräftige Hilfe im Kranzberger Forst, bei der Dateneingabe, am Scanner und der Laborwaage,

bei den Technikern Peter Kuba, Anton Knötig, Nick Hofman für die hervorragende Infrastruktur im Kranzberger Forst,

und bei den Lehrstuhlsekretärinnen Frau Karin Beerbaum, Frau Helga Brunner und Frau Karoline Stoll (GSF) für Geduld und Entgegenkommen.

Der Werksfeuerwehr der TU Garching sei Dank für einen Rettungseinsatz in luftiger Höhe.

Ein großes Dankeschön an meine fleißigen Korrekturleser Karlheinz Nunn, Esther Kolbe und Christian Heyne.

Einen herzlichen Dank meiner Familie, allen voran meinen Eltern, die mich immer unterstützt haben und Christian Schweigert für das Lösen mathematischer Probleme und das liebevolle Verständnis für eine „biólogica locita“.

Ich danke Herrn Winfried Grimmeisen von der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF) für die Überlassung von meteorologischen Vergleichsdaten von der LWF-Waldklimastation Kranzberger Forst und allen Arbeitsgruppen des SFB 607 für die gute Zusammenarbeit, die stete Diskussionsbereitschaft und den Datenaustausch.

Diese Studie wurde gefördert vom Bayerischen Staatsministerium für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz sowie einem Doktoranden-Stipendium der Frauenförderung der TU-München.