

## „Scaling“ von Ozonwirkungen in Holzpflanzen bis zur Bestandsebene:

### Ausgangsbasis, Erfordernisse und Perspektiven

R. Matyssek<sup>1</sup>, S. Maurer<sup>2</sup>, P. Fabian<sup>3</sup>, H. Pretzsch<sup>4</sup>

<sup>1</sup> - Lehrstuhl für Forstbotanik

<sup>3</sup> - Lehrstuhl für Bioklimatologie & Immissionsforschung

<sup>4</sup> - Lehrstuhl für Waldwachstumskunde

Ludwig-Maximilians Universität München (LMU), Hohenbachernstr. 22, 85354 Freising - Weihenstephan

<sup>2</sup> - Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee & Landschaft, Zürcherstr. 111, 8903 Birmensdorf / Zürich

#### Abstract:

##### Scaling of Ozone Effects in Woody Plants to the Stand Level: Current Status, Requirements and Perspectives:

To what extent can O<sub>3</sub> effects in woody plants be integrated up to the stand level? Relations between leaf turn-over, whole-plant carbon allocation and carbon balance, water demand and processes in cells and single leaves are demonstrated in young birch plants under controlled O<sub>3</sub> exposure as depending on nutrient supply. However, the relevance of such findings is still uncertain concerning the further stages in tree development and the multifactorial interactions in 'real' stands. The potential impact of ozone on the resource allocation and organ differentiation in forest trees is of interest rather than 'proving' reductions in biomass production: Which consequences of O<sub>3</sub> impact result for resource acquisition and, through this, tree competition? In ageing stands the proportion of shade foliage increases, while light limitation may enhance the O<sub>3</sub> sensitivity of leaves with unknown implications for shade-adapted tree species and the management of mixed forests. The importance of often high O<sub>3</sub> levels at night in stands of rural regions is open as long as the knowledge about stomatal O<sub>3</sub> uptake in the dark is limited; little is known about the spatial and temporal variations in the O<sub>3</sub> regimes inside stand canopies. Scaling of plant processes under O<sub>3</sub> stress to the stand level with its resulting resource balances can be verified only by means of 'free-air' O<sub>3</sub> fumigations of forest canopies throughout several assimilation periods. Such an approach is presented by an experiment which is currently being set up.

#### Ausgangsbasis

Das Verhalten der Einzelpflanze kann „mechanistisch“ gedeutet werden als Wirkungsgefüge der Prozesse auf den untergeordneten Ebenen „Organ“ und „Zelle“. Zugleich bildet die Einzelpflanze die funktionelle Basis für die Deutung der Stoffflüsse auf der übergeordneten Bestandsebene. Damit wird die Einzelpflanze zur „Schnittstelle“ für das „Skalieren“ von Umweltwirkungen über die verschiedenen biologischen Organisationsebenen hinweg (JARVIS 1993). Inwieweit ist eine solche Integration für Ozonwirkungen auf Holzpflanzen möglich?

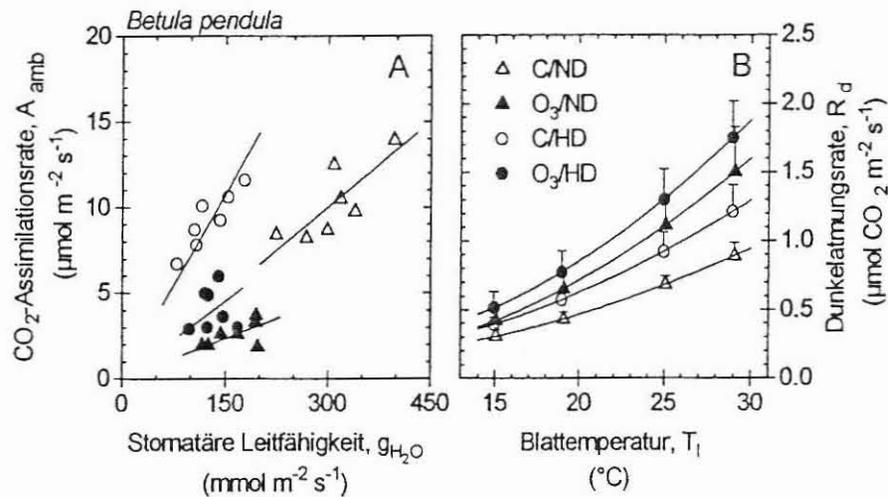
Mechanismen von O<sub>3</sub>-Wirkungen sind vorwiegend aus kurzfristigen, experimentellen O<sub>3</sub>-Expositionen meist junger Holzpflanzen (Sämlinge, Stecklinge) in Begasungskabinen oder Klimakammern bekannt (MATYSSEK et al. 1995a). In solchen Versuchsansätzen herrschen kontrollierte und oft (mit Ausnahme des Ozons) nicht-limitierende Wachstumsbedingungen, oft wird kloniertes Material verwendet zur Minimierung individuell differierender Reaktionsmuster, Interaktionen mit anderen Organismen (z.B. pflanzliche Konkurrenz, Pathogene) sind meist ausgeschaltet, und pflanzliches Verhalten kann zu „Kontroll“-Behandlungen mit fehlender oder geringer O<sub>3</sub>-Einwirkung in Beziehung ge-

setzt werden. Somit werden auch geringe  $O_3$ -Effekte darstellbar, wenngleich die Versuchsbedingungen deutlich von den Standortverhältnissen abweichen und die  $O_3$ -Empfindlichkeit der untersuchten Pflanzen mitbestimmen (CHAPPELKA & CHEVONE 1992). So ist einerseits die potentiell pflanzliche Entwicklung beeinflussende Wirkung des Ozons unbestritten (REICH 1987; PYE 1988), andererseits ist diese gerade für die Wälder Mitteleuropas nicht zweifelsfrei nachgewiesen, wenngleich großflächige Bestandszusammenbrüche durch Ozon derzeit wenig wahrscheinlich sind (SKELLY & INNES 1994; KUUSELA 1994). Diese Diskrepanz zu Kammerversuchen resultiert aus der gleichzeitigen und variierenden Einwirkung einer Vielzahl von Umweltfaktoren auf Bestandsbäume sowie dem von Jungpflanzen abweichenden, physiologischen Verhalten, was eine kausale Beweisführung  $O_3$ -spezifischer Baumreaktionen im Feld erschwert (ARNDT & SEUFERT 1990).

Unabhängig von der Frage, inwieweit Mechanismen der  $O_3$ -Wirkung in jungen Bäumen unter kontrollierten Kammerbedingungen langfristig Relevanz für die „Realität im Feld“ besitzen, sollen zunächst physiologische Beziehungen zwischen den pflanzeninternen Organisationsebenen unter  $O_3$ -Streß demonstriert werden. Dies soll beispielhaft anhand eines Experimentes zur Wirkung von Ozon auf unterschiedlich nährstoffversorgte Einzelpflanzen von *Betula pendula* erfolgen (MAURER et al. 1996; MAURER & MATYSSEK 1996). Wie lassen sich - düngungs- und  $O_3$ -abhängig - Blattumsatz, C-Allokation und Biomasseproduktion auf Prozesse der Organ- und Zellebene zurückführen, welche Konsequenzen ergeben sich für die C-Bilanz und den Wasserbedarf der gesamten Pflanze ?

**Nährstoffversorgung und  $O_3$ -Empfindlichkeit unter kontrollierten Bedingungen.** In einem  $O_3$ -Begasungsexperiment in „Open-Top“-Kabinen im Feld wurden aus Stecklingen sich entwickelnde Birkenpflanzen kontinuierlich während gesamter Vegetationsperioden unter 0 ppb  $O_3$  („Kontrolle“) oder 90/40 ppb  $O_3$  (Tag/Nacht) exponiert. In jeder  $O_3$ -Behandlung wurden hoch- (HD) und niedriggedüngte Pflanzen (ND) miteinander verglichen (Volldünger, Konzentration um Faktor 10 variiert, Zufuhr *via* nicht-limitierende Wässerung; MAURER et al. 1996). Es zeigte sich, daß sowohl Ozon als auch hohe Nährstoffzufuhr den  $\delta^{13}C$ -Wert in der Zellulose des Stammholzes und in den Blättern um ca. 1-2 ‰ erhöhen, und damit die Diskriminierung des Isotops  $^{13}C$  gegenüber  $^{12}C$  bei der Inkorporation in die Pflanze nachläßt (d.h.  $\delta^{13}C$  wurde weniger negativ; SAURER et al. 1995). Nur der Effekt hoher Nährstoffversorgung auf  $\delta^{13}C$  konnte durch erhöhte „water-use efficiency“ (WUE) und damit zunehmende stomatare Limitierung der  $CO_2$ -Aufnahme gemäß FARQUHAR et al. (1989) erklärt werden. Die höhere WUE der HD-Pflanzen ist in Abbildung 1A als steilere Steigung der Beziehung zwischen  $CO_2$ -Assimilationsrate ( $A_{amb}$ ) und stomatärer Leitfähigkeit ( $g_{H_2O}$ ) im Vergleich zu den ND-Pflanzen in  $O_3$ -freier Luft erkennbar.

Ozon senkte  $g_{H_2O}$  durch Verengung der Stomata nur in den ND-Pflanzen, jedoch nahm in beiden Nährstoffregimen WUE ab, da  $A_{amb}$  aufgrund von Mesophyllschädigungen im Vergleich zu  $g_{H_2O}$  stark reduziert war (Abb. 1A; cf. MATYSSEK et al. 1991); somit entfiel eine Deutung der  $O_3$ -bedingten  $\delta^{13}C$ -Änderung nach FARQUHAR et al. (1989). Jedoch war in den  $O_3$ -belasteten Blättern die Aktivität der  $CO_2$ -bindenden PEP-Carboxylase (PEPC) bis um das 2.5-fache erhöht, ähnlich wie auch in Kiefer und Pappel beobachtet (LÜTHY-KRAUSE et al. 1990, LANDOLT et al. 1994). PEPC war besonders in den Birkenblättern der  $O_3$ -belasteten ND-Pflanzen stimuliert, wo auch der  $\delta^{13}C$ -Anstieg am deutlichsten war.

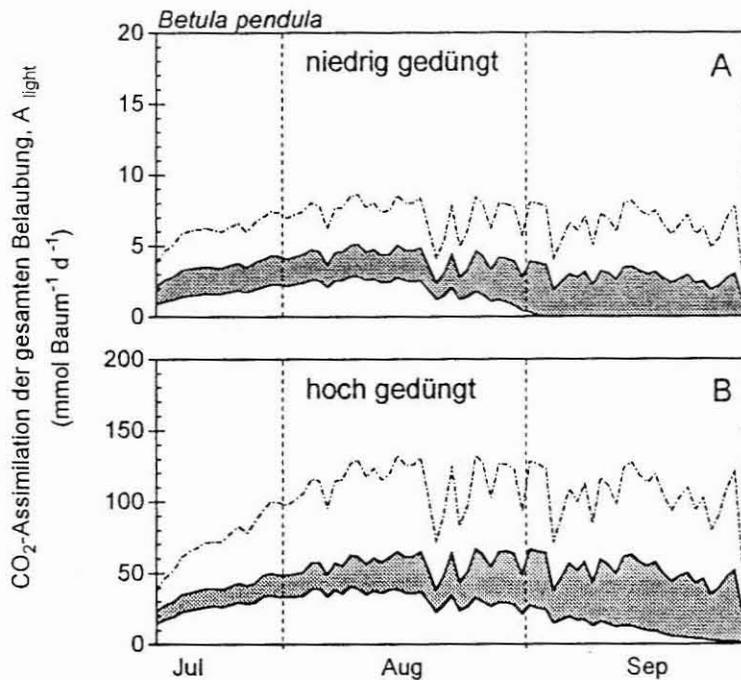


**Abb. 1:** (A) Beziehung zwischen der  $\text{CO}_2$  Assimilationsrate ( $A_{\text{amb}}$ ) und der stomatären Leitfähigkeit für Wasserdampf ( $g_{H_2O}$ ) von Birkenblättern, ermittelt bei einer  $\text{CO}_2$ -Konzentration der Luft von 350 ppm und unter 'Steady-State' Bedingungen der Lichtintensität ( $\text{PPFD} > 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), Blattemperatur ( $T_l = 19 \text{ }^\circ\text{C}$ ) und Blatt/Luft-Feuchtedifferenz ( $\Delta w = 10 \text{ mmol mol}^{-1}$ ). (B) Abhängigkeit der Dunkelatmungsrate der Blätter ( $R_d$ ) von der Blattemperatur ( $T_l$ ), gemessen nachts zwischen 0 und 2 Uhr an 6-7 Blättern pro Behandlung (Mittelwerte mit Standardabweichung). Abkürzungen: LF = low-fertilized (im Text 'ND'), HF = high-fertilized ('HD'), C =  $\text{O}_3$ -freie Luft (Kontrolle),  $\text{O}_3$  = Begasung mit 90/40 ppb  $\text{O}_3$  (Tag/Nacht; verändert nach MAURER et al. 1996).

Tatsächlich diskriminiert PEPC bei der  $\text{CO}_2$ -Inkorporation in die Pflanze das Isotop  $^{13}\text{C}$  im Vergleich zu  $^{12}\text{C}$  sehr viel weniger als das Rubisco-Enzym während der Photosynthese und kann daher  $\delta^{13}\text{C}$  in der pflanzlichen Biomasse anheben (FARQUHAR et al. 1989). SAURER et al. (1995) zeigten durch Rechnung, daß die in den Birkenblättern unter  $\text{O}_3$ -Streß gefundenen  $\delta^{13}\text{C}$ -Änderungen tatsächlich mit der gegebenen,  $\text{O}_3$ -induzierten PEPC-Stimulierung konsistent waren.

Nach WISKICH & DRY (1985) ermöglicht PEPC-Stimulierung in  $\text{C}_3$ -Pflanzen ein anaplerotisches Füllen des Oxalacetat-Pools in den Mitochondrien unter Streßsituationen mit erhöhtem Substrat- und Energiebedarf. In  $\text{O}_3$ -exponierten Pflanzen herrscht ein solcher Bedarf für Entgiftungs- und Reparaturprozesse (WOLFENDEN & MANSFIELD 1991). In den  $\text{O}_3$ -exponierten Blättern der ND-Pflanzen waren die Konzentrationen von Primärzuckern und reduziertem Ascorbat (als ein Maß für die antioxidative Kapazität: A. POLLE, pers. Mitteil.) deutlich erhöht, auch die Lebensspanne dieser Blätter war unter  $\text{O}_3$ -Streß länger als in der HD-Behandlung. Generell erhöhte Ozon die Intensität der Dunkelatmung (Abb. 1B; cf. REICH 1983). Die Unterschiede in der Blattphysiologie zwischen  $\text{O}_3$ -belasteten HD- und ND-Pflanzen etablierten sich - entsprechend  $g_{H_2O}$  (Abb. 1A) - bei höherer bis ähnlicher  $\text{O}_3$ -Aufnahme in die Blätter der ND-Pflanzen (cf. LAISK et al. 1989).

Die höhere Lebensspanne  $\text{O}_3$ -belasteter Blätter in ND-Pflanzen ermöglichte ähnliche Belaubungsflächen wie in  $\text{O}_3$ -freier Luft, allerdings war der Anteil  $\text{O}_3$ -geschädigter Blätter hoch. In HD-Pflanzen schränkten vorzeitiger Blattverlust und gehemmte Seitenastbildung unter  $\text{O}_3$ -Streß die Belaubungsfläche stark ein, aufgrund fortgesetzter Blattneubildung blieb jedoch der Anteil geschädigter Blätter gering. Diese Unterschiede im Blattumsatz und unterschiedlichen Mengen geschädigter Blätter in den Belaubungsflächen unter  $\text{O}_3$ -Streß zeigten weitreichende Konsequenzen für die Stoffflüsse in der gesamten Pflanze. In  $\text{O}_3$ -exponierten ND-Pflanzen war der erzielte



**Abb. 2:** Saisonaler Verlauf des täglichen Netto- $\text{CO}_2$ -Gewinns während der Lichtstunden ( $A_{\text{light}}$ ) ganzer Birkenpflanzen: (A) niedrig gedüngte Pflanzen (im Text 'ND'), (B) hoch gedüngte Pflanzen (im Text 'HD'). Die unterbrochenen Linien zeigen jeweils den Gewinn von Pflanzen in  $\text{O}_3$ -freier Luft, die durchgezogenen Linien den von  $\text{O}_3$ -exponierten Pflanzen. Hierbei geben für letztere Pflanzen die grauen Flächen den vom  $\text{O}_3$ -geschädigten Belaubungsanteil erzielten Gewinn an, die darunter liegenden weißen Flächen stehen für den Gewinn des intakten Belaubungsanteils der Baumkronen (verändert nach MAURER & MATYSSEK 1996).

$\text{O}_3$ -exponierten ND-Pflanzen für die Erhaltung der großen Menge geschädigter Blätter äußerte sich in der C-Allokation und C-Bilanz der gesamten Pflanze: Der Wurzel/Sproß-Biomasse-Quotient (W/S) blieb im Gegensatz zum hohen W/S der ND-Pflanzen in  $\text{O}_3$ -freier Luft so niedrig wie in HD-Pflanzen, deren W/S durch Ozon kaum reduziert war. In der C-Bilanz zeigten die  $\text{O}_3$ -exponierten ND-Pflanzen aufgrund des hohen Anteils geschädigter Blätter im Spätsommer mit ca. 50 % die höchsten Atmungskosten bezogen auf den C-Gewinn (cf. Abb. 1B), wogegen in allen anderen Behandlungen sich diese Kosten auf ca. 30 % beliefen. Bezogen auf die gesamte Vegetationsperiode war die Biomasseproduktion absolut zwar durch die Nährstoffversorgung bestimmt, jedoch führte die  $\text{O}_3$ -Einwirkung in beiden Nährstoffregimen zu ähnlichen relativen Produktionseinbußen und geringer WUE der Biomasseproduktion. Somit erwies sich der ernährungsbedingt unterschiedliche Blatt-Turnover unter  $\text{O}_3$ -Streß weniger bestimmend für das Ausmaß der Produktionseinbuße (cf. TJOELKER & LUXMOORE 1991) als für die Änderung der Stoffflüsse in der gesamten Pflanze.

### Erfordernisse

Wenngleich  $\text{O}_3$ -Wirkungen unter kontrollierten Bedingungen über die Ebenen „Zelle“, „Organ“ und „gesamte Pflanze“ - wie gezeigt - integrierbar sind, so bleibt die Frage offen, wie sich die Birken-

C-Gewinn hauptsächlich von der Leistungsfähigkeit der geschädigten Blätter abhängig, während für den C-Gewinn der entsprechenden HD-Pflanzen die neu gebildeten, zunächst ungeschädigten Blätter bedeutsam waren (Abb. 2).

In den ND-Pflanzen war eine deutliche Senkung der täglichen Kronentranspiration unter  $\text{O}_3$ -Exponierung feststellbar (Abb. 3), entsprechend des hohen Anteils  $\text{O}_3$ -geschädigter Blätter in der Belaubung und der nur in dieser Nährstoffbehandlung erfolgenden,  $\text{O}_3$ -bedingten Abnahme von  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  (cf. Abb. 1A). Aufgrund der fehlenden  $\text{O}_3$ -Wirkung auf  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  in den Einzelblättern der HD-Pflanzen (cf. Abb. 1A) war auf Kronenebene keine Transpirationseinschränkung feststellbar (Abb. 3). Der Assimilatbedarf in den

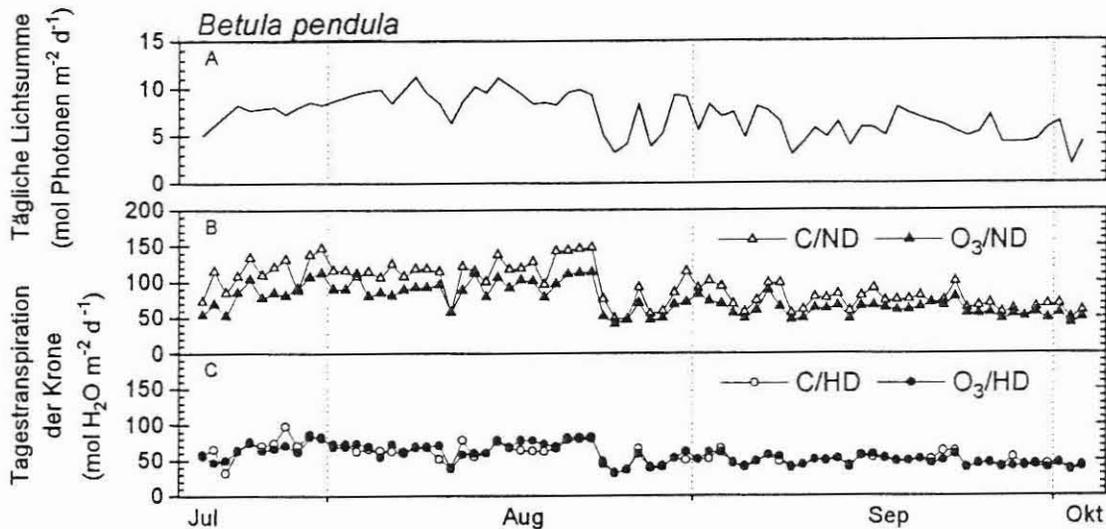


Abb. 3: Saisonaler Verlauf der (A) täglichen Sonneneinstrahlung und (B,C) der täglichen Kronentranspiration gesamter Birkenpflanzen (bezogen auf Belaubungsflächeneinheit); Abkürzungen wie in Abb. 1 (verändert nach MAURER & MATYSSEK 1996).

pflanzen in einer Naturverjüngung, in der Konkurrenzsituation eines jungen Mischbestandes, verhalten hätten. Generell läßt sich die Frage nach dem Ausmaß von  $O_3$ -Wirkungen unter Bestandsverhältnissen nach wie vor nicht gesichert beantworten. Sicher ist jedoch, daß sich die Pflanzen auch im Bestand mit Ozon auseinandersetzen müssen, sobald es *via* Stomata in die Blätter eingedrungen ist - sei es durch Entgiftungs- und Reparaturprozesse oder die Folgen von Schädigungen. Über solche pflanzliche Reaktionen beeinflusst Ozon die C-Allokation zwischen Sproß und Wurzel sowie die Organdifferenzierung (Kronen-, Wurzelmorphologie und -allometrie sowie physiologische Leistungsfähigkeit; MATYSSEK et al. 1992, GÜNTHARDT-GOERG et al. 1993), woraus Änderungen von Raumbesetzung, Ressourcenerschließung und -umsatz sowie, infolgedessen, des Konkurrenzverhaltens resultieren können (TREMMELE & BAZZAZ 1995). Während der  $O_3$ -Einfluß als bedeutsam für die Konkurrenzbeziehungen in Grünlandssystemen erkannt wird (NEBEL & FUHRER 1995), ist dieser Aspekt für Waldbäume vernachlässigt (RUNECKLES & CHEVONE 1992). Zu klären ist, in welchem Ausmaß veränderter Blatt- und Feinwurzel-Turnover und erhöhte Atmungskosten unter  $O_3$ -Streß die C-Bilanz des Bestandes bestimmen, ob  $O_3$ -bedingte Stomata-Verengung die Bestandstranspiration senkt, und wie „stabil“ die Abstimmung zwischen Wasserverbrauch und Bestandsproduktion ist. Es interessiert somit Ozon weniger als „Schadstoff“ hinsichtlich potentieller Produktionseinbußen (zudem bei der derzeit verbreiteten hohen Wüchsigkeit der Waldbestände; KUUSELA 1994) als hinsichtlich der langfristigen Beeinflussung der Stoffflüsse in den Beständen.

Anders als in jungen Einzelpflanzen können sich fortentwickelnde Baumbestände durch einen hohen Anteil an Schattenbelaubung geprägt sein. Nicht nur bei hoher Einstrahlung, sondern auch bei Lichtlimitierung kann die  $O_3$ -Empfindlichkeit der Blätter erhöht sein (SCHUPP & RENNENBERG 1988). In jungen, einzelnen Birkenpflanzen limitierten nachts (inklusive Abend- und Morgendämmerung) geringere aufgenommene Ozondosen die Produktion und C-Allokation in Wurzel und Stamm stärker als die  $O_3$ -Belastung während des übrigen Tagesverlaufes (MATYSSEK et al. 1995b). Bei guter Wasserversorgung betrug  $g_{H_2O}$  nachts noch ca. 50 % der Lichtstundenwerte, was die Möglichkeit bei

Dunkelheit geöffneter Stomata und damit der  $O_3$ -Aufnahme belegt (TOBIESSEN 1982; GOKNUR & TIBBITTS 1984). Gerade in ländlichen Gebieten kann die nächtliche  $O_3$ -Belastung durch advective, zeitlich verzögerte  $O_3$ -Verlagerung aus urbanen Ballungsräumen hoch sein (LEFOHN & JONES 1986). Die Bedeutung nächtlicher  $O_3$ -Belastung bleibt offen, solange Kenntnisse über die stomatäre  $O_3$ -Aufnahme bei Dunkelheit begrenzt sind. Abbildung 4 zeigt ein Beispiel aus einem Fichtenbestand in der Nähe Münchens mit hoher  $O_3$ -Belastung über dem Kronenraum abends und nachts, während zeitgleich im bodennahen Stammraum der  $O_3$ -Eintrag gering ist.

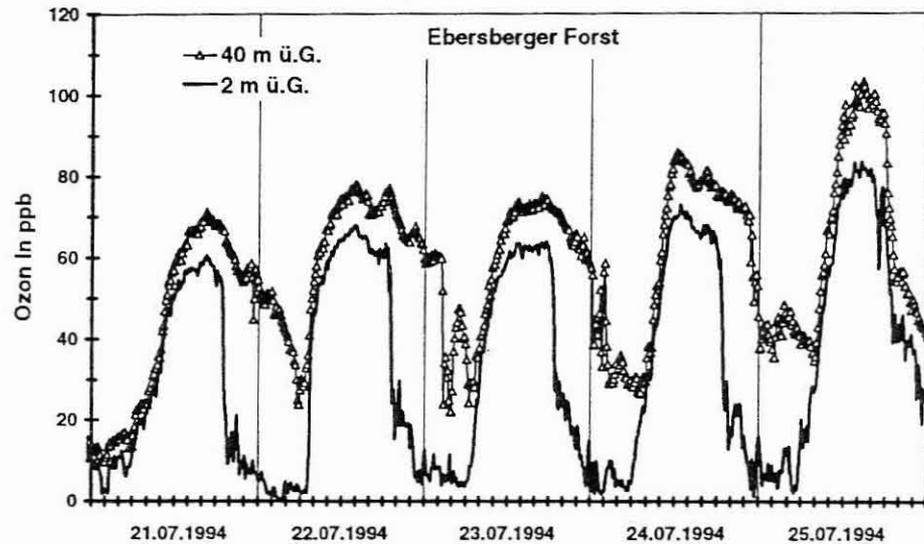
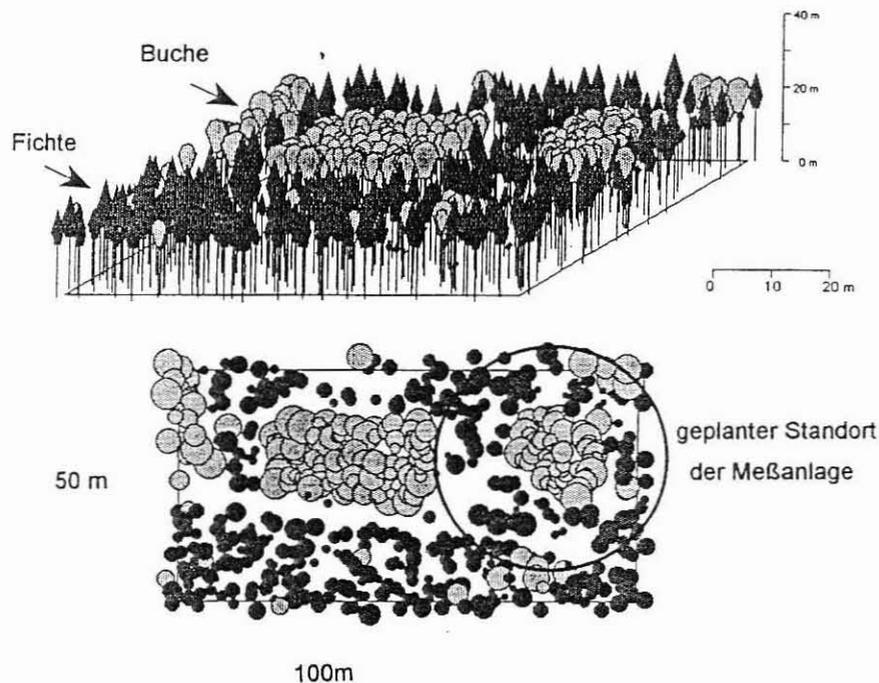


Abb. 4: Tagesgänge der  $O_3$ -Konzentration in einem Fichtenbestand des Ebersberger Forstes in der Nähe von München, gemessen oberhalb des Kronenraumes (40 m über Grund) und im bodennahen Stammraum (2 m über Grund; FABIAN & SUPPAN, unveröffentlicht).

Generell ist die räumlich/zeitliche Variation der  $O_3$ -Regime innerhalb von Bestandskronenräumen unzureichend untersucht; zu klären ist, nach welchen Mechanismen die  $O_3$ -Konzentration im Bestandskronenraum abgebaut wird. Die skizzierten Kenntnisdefizite besitzen Relevanz insbesondere für Schattbaumarten wie z.B. die Buche, deren C-Gewinn von der photosynthetischen Leistungsfähigkeit der Schattenkrone geprägt ist. Wie bedeutsam ist hier der  $O_3$ -Eintrag während der Tages- und Nachtstunden vor allem in die Schattenkrone? Welche Konsequenzen ergeben sich für das Konkurrenzverhalten der Baumindividuen (s.o.) - ein Aspekt forstlicher Relevanz für Begründung, Management und Pflegebedürftigkeit von Mischbeständen. Das „Skalieren“ von  $O_3$ -Wirkungen auf die Bestandesebene kann letztlich nur durch mehrjährige „free-air“  $O_3$ -Begasungen von Bestandskronenräumen (d.h. ohne potentielle Artefakte durch die Bedingungen in Begasungskabinen oder -küvetten) verifiziert werden. Ein solcher Ansatz wird im folgenden vorgestellt.

### Perspektiven

Abbildung 5 zeigt einen forstlich begründeten Mischbestand aus ca. 40-jährigen Fichten und ca. 60-jährigen Buchen, in dem eine „free-air“ Kronenraumbegasung mit Ozon durchgeführt werden soll.



**Abb. 5:** Mischbestand aus ca. 40-jährigen Fichten und ca. 60-jährigen Buchen in einem Forst bei Freising, in dem eine mehrjährige 'free-air' Begasung des Kronenraumes mit Ozon eingerichtet wird; oben: 3-dimensionale Ansicht des Bestandes mit den nach Höhe und räumlicher Kronenausdehnung vermessenen Bäumen; unten: Kronenablotung des Bestandes; weitere Angaben im Text (PRETZSCH & KAHN, unveröffentlicht).

Hierzu wird ein auf etwa  $20 \times 20 \times 20 \text{ m}^3$  dimensioniertes Metallgerüst so in den Bestand eingepaßt, daß sich die eine Hälfte der in Abbildung 5 markierten Buchengruppe und benachbarte Fichten im Inneren des Gerüstkubus befinden. Innerhalb dieses Kubus wird Ozon aus mehreren als Linienquellen ausgebildeten Rohrleitungen in den Kronenraum freigesetzt. Die gleichmäßige Verteilung des Ozons wird durch Ventilatoren unter Berücksichtigung der herrschenden Windrichtung unterstützt. Die  $\text{O}_3$ -Konzentration wird sowohl kontinuierlich durch  $\text{O}_3$ -Monitore als auch mit  $\text{O}_3$ -Passivsammlern nach WERNER (1992) überwacht. Letztere ermöglichen in wöchentlichen Intervallen die Ermittlung der sich an verschiedenen Gitterpunkten im Kubus (ca. 1-2 m Abstände) ergebenden, externen  $\text{O}_3$ -Dosis. Innerhalb des Kubus werden die Fluktuationen der  $\text{O}_3$ -Konzentration unbeeinflusster Standortluft im Tagesverlauf experimentell um den Faktor 2 erhöht, jedoch sollen maximal 150 ppb nicht überschritten werden. Hieraus soll sich ein Gradient der  $\text{O}_3$ -Belastung in Richtung der anderen, außerhalb des Kubus befindlichen Hälfte der Buchengruppe und dort benachbarter Fichten einstellen. Die unbeeinflusste Standortluft in letzterer Baumgruppe gilt als Referenz („Kontrolle“). Reaktionen der Bäume sollen im Kontinuum unterschiedlicher  $\text{O}_3$ -Belastung verglichen werden. Zudem sollen in den Kronen ausgewählter Bäume außerhalb des Kubus mittels kleinräumiger Schlauchsysteme experimentell  $\text{O}_3$ -belastete Laubbereiche mit solchen in Referenzluft verglichen werden (cf. TJOELKER et al. 1994), die „Kontroll-Behandlung“ liegt somit innerhalb derselben Baumkrone. Die „free-air“ Begasungen sollen während mindestens drei Vegetations-

perioden aufrecht erhalten werden. Die Infrastruktur für dieses Experiment wird derzeit errichtet. Vorversuche an kleineren Baumgruppen und mit einem Gerüstkubus ohne Vegetation haben die technische Durchführbarkeit des Versuchansatzes erwiesen.

Als ein Ziel soll die räumlich-zeitliche Variabilität der O<sub>3</sub>-Belastung im Bestandskronenraum sowohl der experimentell beeinflussten als auch der Bestandsbereiche in „Referenzluft“ geklärt werden. Von besonderem Interesse sind die Interaktionen zwischen Ozon und anderen gasförmigen Komponenten der Luft im Bestandskronenraum. Als zentrale ökophysiologische Frage ist zu klären, inwieweit Ozon die Kroneneigenschaften der Buche in Richtung einer Konkurrenzschwächung um den Faktor Licht relativ zur Fichte ändert. Hierzu sollen die O<sub>3</sub>-Empfindlichkeit von Sonnen- und Schattenlaub, die Bedeutung der nächtlichen O<sub>3</sub>-Belastung, die C-Allokation, Allometrie und physiologisch-anatomische Differenzierung in Sonnen/Schattenästen sowie C-Gewinn/Bilanz und Wasser- /Nährstoffbedarf pro Längen-/Volumeneinheit besetzten Kronenraumes analysiert werden. Auf dieser Basis soll die „Skalierung“ der Stoffflüsse in Sonnen- und Schattenästen auf die Ebenen einzelner Baumkronen und des Bestandskronenraumes erfolgen sowie die jährliche Stammproduktion zu C-Gewinn, Atmungskosten und Wasserverbrauch in Beziehung gesetzt werden. Letztlich soll das Wachstum der unterschiedlich behandelten Bestandsbereiche modelliert werden. Eingeschlossen sind standortkundliche Erfassungen sowie Untersuchungen zur Wirkung des Ozons auf den Nährstoffhaushalt des Laubes (Arbeitsgruppe K.-E. REHFUESS, LMU) sowie auf dessen Futterqualität gegenüber herbivoren Insekten (Arbeitsgruppe R. SCHOPF, LMU).

Das Experiment hat die Aufgabe, zur Validierung der Vielzahl unter kontrollierten Kammerbedingungen gewonnener Befunde über O<sub>3</sub>-Wirkungen in Holzpflanzen für die Relevanz „realer“ Standortsverhältnisse beizutragen. Hierzu bestehen derzeit noch erhebliche Kenntnisdefizite. Das Ziel solcher „free-air“ Begasungen mit Ozon ist primär nicht, Schädigungen von Bestandsbäumen zu „beweisen“. Vielmehr soll die modifizierende Wirkung des Ozons auf die Stoffflüsse in Bäumen und Beständen „im Konzert“ der übrigen Standortfaktoren analysiert werden. Auf diese Weise kann Ozon genauso wie anderer experimentell erzeugter Streß (z.B. Wasser- und Lichtlimitierung) zur mechanistischen Deutung ökophysiologischen Baumverhaltens beitragen. Die Frage stellt sich somit weniger nach der potentiellen Wachstumslimitierung durch Ozon, sondern eher nach O<sub>3</sub>-bedingten Änderungen in der Stoffallokation in den Bäumen und den potentiellen Konsequenzen für das langfristige Konkurrenzverhalten. Dieser Aspekt besitzt - wie oben bereits ausgeführt - Relevanz für das forstliche Management. In diesem Kontext ist es - ähnlich wie für die Abschätzung der Wirkung steigender CO<sub>2</sub>-Konzentration in der Luft (KÖRNER 1996) - zwingend, Mechanismen der chronischen O<sub>3</sub>-Wirkung nicht nur in isolierten Einzelpflanzen, sondern auch unter den in Waldbeständen herrschenden Szenarien biotischer Interaktion zu studieren.

### **Zusammenfassung**

Inwieweit sind Integrationen von O<sub>3</sub>-Wirkungen in Holzpflanzen bis auf die Bestandsebene möglich? Demonstriert werden zunächst für einzelne, junge Birkenpflanzen unter kontrollierten Versuchsbedingungen düngungs- und O<sub>3</sub>-abhängige Beziehungen zwischen Blattumsatz, C-Allokation, C-Bilanz und Wasserbedarf der gesamten Pflanze und Prozessen auf zellulärer Ebene und in einzelnen Blättern. Die Relevanz solcher Befunde für die fortschreitende Baumentwicklung und

multifaktoriellen Interaktionen „realer“ Bestände ist nach wie vor unsicher. Hierbei ist weniger die „Beweisführung“ O<sub>3</sub>-bedingter Produktionseinbußen von Interesse als die potentielle Beeinflussung der Stoffflüsse in den Bestandsbäumen. Inwieweit wirkt Ozon *via* modifizierte Stoffallokation und Organdifferenzierung auf Raumbesetzung und Ressourcenerschließung und damit das Konkurrenzverhalten ein? In sich fortentwickelnden Beständen nimmt der Anteil der Schattenbelaubung zu, wobei Lichtlimitierung die O<sub>3</sub>-Empfindlichkeit der Blätter erhöhen kann, mit potentieller Relevanz für Schattbaumarten und forstliches Management von Mischbeständen. Die Bedeutung der oftmals nachts hohen O<sub>3</sub>-Belastung in ländlichen Gebieten bleibt offen, solange Kenntnisse über die stomatare O<sub>3</sub>-Aufnahme bei Dunkelheit begrenzt sind. Die räumlich/zeitliche Variation der O<sub>3</sub>-Regime innerhalb Bestandeskronenräumen ist unzureichend untersucht. Das „Skalieren“ von Prozessen in einzelnen Pflanzen unter O<sub>3</sub>-Streß bis auf die Bestandesebene und die hier resultierenden Stoffbilanzen kann letztlich nur durch mehrjährige „free-air“ O<sub>3</sub>-Begasungen von Bestandskronenräumen verifiziert werden. Ein solcher Ansatz eines im Aufbau befindlichen Experimentes wird vorgestellt.

## Literatur

- ARNDT, U.; SEUFERT, G. (1990): Introduction to the Hohenheim long-term experiment. - *Environmental Pollution* 68: 195-204
- CHAPPELKA, A.H.; CHEVONE, B.I. (1992): Tree responses to ozone. In LEFOHN, A.S. (ed.): *Surface level ozone exposures and their effects on vegetation*, Lewis Publishers, Chelsea USA, pp. 271-324
- FARQUHAR, G.D.; EHLERINGER, J.R.; HUBICK, K.T. (1989a): Carbon isotope discrimination and photosynthesis. - *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 503-537
- GOKNUR, A.B.; TIBBITTS, T.W. (1984): Dark opening of stomata to SO<sub>2</sub> sensitivity of potatoes. - *HortScience* 19: 548
- GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; MATYSSEK, R.; SCHEIDEGGER, C.; KELLER, T. (1993): Differentiation and structural decline in the leaves and bark of birch (*Betula pendula*) under low ozone concentration. - *Trees* 7: 104-114
- JARVIS, P.G. (1993): Prospects of bottom-up models. In EHLERINGER, J.R.; FIELD, C.B. (eds.): *Scaling physiological processes, leaf to globe*. Academic Press, San Diego, pp. 117-126
- KÖRNER, C. (1996): The response of complex multispecies systems to elevated CO<sub>2</sub>. In WALKER, B.H.; STEFFEN, W.L. (eds.): *Global Change and Terrestrial Ecosystems*. Cambridge University Press (in press)
- KUUSELA, K. (1994): *Forest resources in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 168
- 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.; GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; PFENNINGER, I.; SCHEIDEGGER, C. (1994): Ozone-induced microscopical changes and quantitative carbohydrate contents of hybrid poplar (*Populus x euramericana*). - *Trees* 8: 183-190
- LEFOHN, A.S.; JONES, C.K. (1986): The characterization of ozone and sulfur dioxide air quality data for assessing possible vegetation effects. - *Journal of Air Pollution Control Association* 36: 1123-1129
- LUETHY-KRAUSE, B.; PFENNINGER, I.; LANDOLT, W. (1990): Effects of ozone on organic acids in needles of Norway spruce and Scots pine. - *Trees* 4: 198-204
- MATYSSEK, R.; REICH, P.B.; OREN, R.; WINNER, W.E. (1995a): Response mechanisms of conifers to air pollutants. In SMITH, W.K.; HINCKLEY, T.H. (eds.): *Physiological Ecology of Coniferous Forests*. Physiological Ecology Series, Academic Press, New York, pp. 255-308
- MATYSSEK, R.; GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; MAURER, S.; KELLER, T. (1995b): Nighttime exposure to ozone reduces whole-plant production in *Betula pendula*. - *Tree Physiology* 15: 159-165
- MATYSSEK, R.; GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; KELLER, T.; SCHEIDEGGER, C. (1991): Impairment of the gas exchange and structure in birch leaves (*Betula pendula*) under low ozone concentrations. - *Trees* 5: 5-13

- MATYSSEK, R.; GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; SAURER, M.; KELLER, T. (1992): Seasonal growth,  $\delta^{13}\text{C}$  of leaves and stem, and phloem structure in birch (*Betula pendula*) under low ozone concentrations. - *Trees* 6: 69-76
- MAURER, S.; MATYSSEK, R.; GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; LANDOLT, W.; EINIG, W. (1996): Nutrition and the ozone sensitivity of birch (*Betula pendula*), I. Responses at the leaf level. - *Trees* (submitted)
- MAURER, S.; MATYSSEK, R. (1996): Nutrition and the ozone sensitivity of birch (*Betula pendula*), II. Carbon balance, water-use efficiency and nutritional status of the whole plant. - *Trees* (submitted)
- NEBEL, B.; FÜHRER, J. (1995): Inter- and intraspecific differences in ozone sensitivity in semi-natural plant communities. - *Angewandte Botanik* 68: 116-121
- PYE, J.M. (1988): Impact of ozone on the growth and yield of trees: a review. - *Journal of Environmental Quality* 17: 347-360
- REICH, P.B. (1983): Effects of low concentrations of  $\text{O}_3$  on net photosynthesis, dark respiration, and chlorophyll contents in aging hybrid poplar leaves. - *Plant Physiology* 73: 291-296
- REICH, P.B. (1987): Quantifying plant response to ozone: a unifying theory. - *Tree Physiology* 3: 63-91
- RUNECKLES, V.C.; CHEVONE, B.I. (1992): Crop responses to ozone. In LEGOHN, A.S. (ed.): *Surface level ozone exposures and their effects on vegetation*, Lewis Publishers, Chelsea USA, pp. 189-270
- SAURER, M.; MAURER, S.; MATYSSEK, R.; LANDOLT, W.; GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; SIEGENTHALER, U. (1995): The influence of ozone and nutrition on  $\delta^{13}\text{C}$  in *Betula pendula*. - *Oecologia* 103: 397-406
- SCHUPP, R.; RENNENBERG, H. (1988): Diurnal changes in the glutathione content of spruce needles (*Picea abies* L.). - *Plant Science* 57: 113-117
- SKELLY, J.M.; INNES, J.L. (1994): Waldsterben in the forests of Central Europe and Eastern North America: Fantasy or Reality? - *Plant Disease* 78: 1021-1032
- TJOELKER, M.G.; VOLIN, J.C.; OLEKSYN, J.; REICH, P.B. (1994): An open-air system for exposing forest-canopy branches to ozone pollution. - *Plant, Cell & Environment* 17: 211-218
- TJOELKER, M.G.; LUXMOORE, R.J. (1991): Soil nitrogen and chronic ozone stress influence physiology, growth and nutrient status of *Pinus taeda* L. and *Liriodendron tulipifera* L. seedlings. - *New Phytologist* 119: 69-81
- TOBIESSEN, P. (1982): Dark opening of stomata in successional trees. - *Oecologia (Berl.)* 52: 356-359
- TREMEL, D.C.; BAZZAZ, F.A. (1995): Plant architecture and allocation in different neighborhoods - implications for competitive success. - *Ecology* 76: 262-271
- WERNER, H. (1992): Das Indigopapier, sensibles Element zum Aufbau von Passivsammlern zur Messung von Ozonimmissionen. - *Forstliche Forschungsberichte München*: 122
- WISKICH, J.T.; DRY, I.B. (1985): The tricarboxylic acid cycle in plant mitochondria: its operation and regulation. In DOUCE, R.; DAY, D.A. (eds.): *Higher plant cell respiration. Encyclopaedia of Plant Physiology, New Series, Vol 18*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 281-313
- WOLFENDEN, J.; MANSFIELD, T.A. (1991): Physiological disturbances in plants caused by air pollutants. - *Proceedings of the royal society of Edinburgh* 97B: 117-138