



MITTEILUNGEN

Nr. 174/2001

DER FORSTLICHEN BUNDESVERSUCHSANSTALT WIEN

Troposphärisches Ozon - ein Risikofaktor für Koniferen der montanen und subalpinen Stufe Österreichs?

Tropospheric Ozone - A Risk for Conifers at high Altitude in Austria?

G. WIESER
W.M. HAVRANEK

FDK 181.45:161.11:174.7:(234.3):(436)



BUNDESMINISTERIUM FÜR LAND- UND FORSTWIRTSCHAFT
UMWELT UND WASSERWIRTSCHAFT

Das Lebensministerium

Empfohlene Zitierung:

Troposphärisches Ozon - ein Risikofaktor für Koniferen der montanen und subalpinen Stufe Österreichs? / Wieser, Gerhard; Havranek, Wilhelm Manfred / Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt, 2001, Nr. 174, 58 S.

ISSN 0374-9037

ISBN 3-901347-20-8

Copyright 2001 by
Forstliche Bundesversuchsanstalt

Für den Inhalt verantwortlich :
Direktor HR Dipl. Ing. Friedrich Ruhm

Herstellung und Druck :
Forstliche Bundesversuchsanstalt
Waldforschungszentrum
Seckendorff-Gudent Weg 8
A-1131 Wien
URL: <http://fbva.forvie.ac.at>

Bestellungen und Tauschverkehr :
Forstliche Bundesversuchsanstalt
Bibliothek
Seckendorff-Gudent Weg 8
A-1131 Wien
Tel. + 43-1-878 38 1216
Fax: + 43-1-878 38 1250
E-mail: gudrun.schmidberger@fbva.bmlf.gv.at
Online Bestellungen:
http://fbva.forvie.ac.at/db/bibliothek_publicationen.bestellung

Nachdruck mit Quellenangabe gestattet

Inhaltsverzeichnis

Kurzfassung.....	5
Abstract	6
1. Einleitung	7
2. Das Problem der Risikoabschätzung potenzieller Ozoneinflüsse auf erwachsene Forstbäume in Abhängigkeit von variierenden Umweltfaktoren	8
3. Ein mechanistischer Ansatz zur Risikoabschätzung: Der Beitrag der Forstpflanzenphysiologie	10
4. Material und Methodik	12
4.1. Beschreibung der Meßstandorte und der Probebäume	12
4.1.1. Meßstandorte	12
4.1.2. Meßbäume und Versuchszweige	13
4.1.3. Die Behandlung der Probezweige zur Dauerbelastung mit unterschiedlichen Ozonkonzentrationen	14
4.2. Die Begasungsanlage	16
4.2.1. Begasungsküvetten	17
4.2.2. Temperaturregelung	18
4.2.3. Luftversorgung	19
4.2.4. Luftfeuchteregeung	20
4.2.5. Ozonregelung	20
4.2.6. Datenerfassung- und Kontrolleinheit: Temperatur-, Feuchte- und Ozonregelung	21
4.2.7. Testung der Begasungsanlage	21
4.3. Physiologische Messungen	23
4.3.1. Gaswechselfmessungen	23
4.3.2. Bestimmung der Ozonaufnahme	23
4.3.3. Biochemische Analysen	24
4.4. Quantifikation der Ozonbelastung	25
5. Ergebnisse und Diskussion	25
5.1. Sichtbare Schäden und Chlorophyllgehalt	25
5.2. Ozonwirkungen auf den Gaswechsel	26
5.2.1. Das Gaswechselverhalten unter definierten Bedingungen	26

5.2.1. Das Gaswechselverhalten bei sich ändernden Umweltbedingungen - simulierte Tagesgänge	31
5.3. Die Ozonaufnahme	32
5.3.1. Der saisonale Verlauf der Ozonaufnahme	32
5.3.2. Die Abhängigkeit der Ozonaufnahme von Klimafaktoren	34
5.3.3. Variation innerhalb der Baumkrone	35
5.3.4. Die Abhängigkeit der Ozonaufnahme von der Nährstoffversorgung	36
5.3.5. Die Altersabhängigkeit der Ozonaufnahme	37
5.3.6. Die Seehöhenabhängigkeit der Ozonaufnahme	38
5.4. Der Entgiftungsmetabolismus	39
5.5. Risikoabschätzung der Ozonbelastung	41
6. Schlußfolgerungen und Anforderungen an die künftige Forschung	44
Literaturverzeichnis	49

Troposphärisches Ozon - ein Risikofaktor für Koniferen der montanen und subalpinen Stufe Österreichs?

GERHARD WIESER, WILHELM MANFRED HAVRANEK

Institut für Immissionsforschung und Forstchemie, Forstliche Bundesversuchsanstalt, Innsbruck

Kurzfassung: Neben natürlichen Umweltbelastungen, wie etwa Luft- und Bodentrockenheit oder Nährstoffmangel, sind Koniferen in Hochlagen auch in zunehmendem Maße Luftschadstoffen, vor allem Ozon ausgesetzt, das durch menschliche Tätigkeiten in der Atmosphäre angereichert wird. Bislang wurden jedoch durch Ozon verursachte Schäden bei erwachsenen Koniferen im Alpenraum nicht zweifelsfrei nachgewiesen.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, für erwachsene Bäume unter den herrschenden Standortbedingungen im Freiland jene kritische Ozonbelastung herauszufinden, die bei langfristiger Einwirkung erste sichtbare Schäden oder zumindest physiologische Veränderungen hervorruft.

Eine Analyse der Ozon-, Klima- und Gaswechseldaten ergab, daß unter Freilandbedingungen die Ozonkonzentration mit zunehmendem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft ansteigt. Ein Anstieg des Wasserdampfsättigungsdefizites der Luft führt jedoch bei allen drei Koniferenarten zu einer Schließbewegung der Spaltöffnungen. In der Regel fällt dieser trockenheitsinduzierte Spaltenschluß mit dem Auftreten der höchsten Ozonkonzentrationen am Standort zusammen, was eine deutliche Verringerung des Ozonflusses ins Nadelinnere zur Folge hat.

Potenzielle Ozoneffekte sind nicht nur von der aufgenommenen Ozonmenge abhängig, sondern auch von der Fähigkeit der Pflanzen das aufgenommene Ozon und seine Folgeprodukte durch Antioxidantien und Schutzenzyme unschädlich zu machen. Obwohl solche Entgiftungsprozesse durch Ozonstreß stimuliert werden, sind sie nicht für Ozon spezifisch. Die Effizienz dieser Schutzmechanismen ist jedoch ausreichend, um unter den montanen und subalpinen Standortbedingungen Ozonschäden zu vermeiden.

Langfristige Freilandbegasungsexperimente an erwachsenen Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.), Zirben (*Pinus cembra* L.) und Lärchen (*Larix decidua* Mill.) zeigten übereinstimmend, daß die gegenwärtigen Ozonkonzentrationen keine signifikanten Veränderungen in der Photosyntheseleistung und im Stomataverhalten verursachen. Deutliche Verminderungen der Gaswechselaktivität konnten erst nach langfristig einwirkenden mittleren Ozonkonzentrationen über 100 ppb festgestellt werden.

Es ist daher davon auszugehen, daß unter der gegenwärtigen Ozonbelastung die Variabilität der Photosyntheseleistung gesunder Fichten, Zirben und Lärchen ausschließlich auf die Einwirkung natürlicher Umweltfaktoren zurückzuführen ist. Allerdings ist unter Freilandbedingungen nicht auszuschließen, daß potenzielle Ozonwirkungen durch andere Stressoren maskiert, abgeschwächt oder verstärkt werden können.

Schlagwörter: Koniferen, Hochlagen, subalpine Waldgrenze, Temperatur, Nährstoffversorgung, troposphärisches Ozon, Ozonaufnahme, Antioxidantien, Global change

Abstract: [Tropospheric ozone – a risk for conifers at high altitude in Austria?] In spite of increasing ozone concentrations in alpine regions of Austria, no unambiguous evidence of ozone induced forest decline exists. It was the aim of our investigations to find that critical ozone concentration which led to visible or at least physiological changes in mature trees under field conditions.

Analysis of field data revealed that ozone concentrations increased with increasing vapour pressure deficit of the air which was accompanied by stomatal closure. In general, drought induced stomatal closure coincided with the highest ozone concentrations leading to a pronounced reduction of potential ozone flux into the needles.

Potential toxicity of ambient ozone concentration is not only modified by stomatal control of ozone uptake but also by the capacity to detoxify ozone and its reaction products. Although ozone may have stimulated detoxification processes, detoxification was sufficient to avoid needle damage under high altitude field conditions.

After fumigations throughout one growing season, using twig chambers, only long lasting mean ozone concentrations higher than 100 ppb caused a significant decline in gas-exchange of mature Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), Cembra pine (*Pinus cembra* L.) and European larch (*Larix decidua* Mill.). No visible damage occurred.

We therefore conclude that ozone concentrations at high altitude in Austria do not significantly affect gas exchange in healthy mature trees and that variations in photosynthesis and stomatal conductance solely depend on natural climatic factors. However, under field conditions potential ozone effects may be masked, weakened or even increased by other stress factors.

Key words: Conifers, high altitude, alpine timberline, temperature, nutrients, tropospheric ozone, ozone uptake, antioxidants, global change



1. Einleitung

76% des österreichischen Waldes befinden sich nach den Angaben der österreichischen Forstinventur im Alpenraum. Davon sind 83% Nadelwald, wobei Fichte mit 61% den Hauptanteil einnimmt, gefolgt von 9 % Kiefern und 8% Lärchen (SCHADAUER 1994). Bäume sind nicht nur ständig nachwachsende Rohstoffquellen. Insbesondere in den Hochlagen des Alpenraumes sind sie auch von eminenter Bedeutung für die Stabilität der Böden und den Schutz tiefer gelegener Siedlungsräume und Verkehrswege vor Naturgefahren wie Lawinen, Muren, Hochwasser und Steinschlag. Im Tiroler Schutzwald beispielsweise weisen derzeit rund 47% aller Probebäume Kronenverlichtungen auf (AMT DER TIROLER LANDESREGIERUNG 1999), die nur teilweise auf einzelne eingrenzende Ursachen wie eine Überalterung der Bestände, das Auftreten von Schädlingskalamitäten, auf Klimaexzesse, fehlende Waldbewirtschaftung, eine Unterbrechung des ökosystemaren Mineralstoffrücklaufs durch Streunutzung, etc. zurückzuführen sind.

Neben natürlichen Umweltbelastungen, wie Luft- und Bodentrockenheit oder Nährstoffmangel, sind Koniferen in Hochlagen auch in zunehmendem Maße Luftschadstoffen ausgesetzt, die durch menschliche Tätigkeiten in der Atmosphäre abgelagert werden. So hat zum Beispiel das troposphärische Ozon in den letzten 50 bis 100 Jahren deutlich zugenommen (FEISTER und WARMBT 1987, CHAMEIDES et al. 1994). Dieser Anstieg der Ozonkonzentration in der Troposphäre hat in den USA verschiedentlich auch zu Waldschadensproblemen beigetragen (MILLER und McBRIDE 1999).

Die Diskussion über die Wirkung des troposphärischen Ozons auf Waldbäume in Mitteleuropa befindet sich derzeit in einem Spannungsfeld. Einerseits ist die potenziell pflanzenschädigende Wirkung von Ozon auf Grund zahlreicher Kammerexperimente, die an Jungpflanzen durchgeführt worden sind, unbestritten (REICH 1987, PYE 1988, MATYSSEK et al., 1995a, SANDERMANN et al. 1997, SKÄRBY et al. 1998). Andererseits aber sind für die Wälder Mitteleuropas durch Ozon verursachte Schäden bei erwachsenen Koniferen nicht zweifelsfrei nachgewiesen (SKELLY und INNES 1994, SANDERMANN et al. 1997). Nicht einmal an der alpinen Waldgrenze, wo die Ozonkonzentrationen im Mittel deutlich über jenen Werten liegen (SMIDT und GABLER 1994; SCHNEIDER et al. 1996, STOCKWELL et al. 1997, SMIDT 1998, SMIDT et al. 1999), die im Laborexperiment bereits zu sichtbaren oder zumindest zu erkennbaren physiologischen Schäden führen (SANDERMANN et al. 1997). Diese Diskrepanz zwischen den Laborbefunden und der Situation im Freiland resultiert aus einer gleichzeitigen und variierenden Einwirkung einer Vielzahl von Umweltfaktoren auf die Bäume im Freiland. Dadurch wird eine kausalanalytische Beweisführung ozonspezifischer Reaktionen an erwachsenen Bäumen in Beständen erschwert (ARNDT und SEUFERT 1990, MANNING und KRUPA 1992). Die Mechanismen schädigender Ozonwirkungen sind dagegen aus experimentellen Ozonexpositionen meist junger Holzpflanzen (Sämlinge, Stecklinge) in Klimakammern bekannt (REICH 1987, PYE 1988, MATYSSEK

et al., 1995a, SANDERMANN et al. 1997, KRONFUß et al. 1998, SKÄRBY et al. 1998, WIESER et al. 1998).

In Kammerexperimenten werden die Versuchspflanzen im Gegensatz zu den Bestandesbäumen unter kontrollierten und oft – mit Ausnahme des Ozons – nicht-limitierenden Wachstumsbedingungen gehalten (MATYSSEK, HAVRANEK, WIESER und INNES 1997). Zur Minimierung individueller Reaktionsmuster wird oft kloniertes Material verwendet. Interaktionen mit anderen Organismen und Pathogenen sind meist ausgeschaltet und das pflanzliche Verhalten kann, im Gegensatz zur Situation im Freiland, zu ozonfreien Kontrollbehandlungen in Beziehung gesetzt werden. Somit werden auch geringe Ozoneffekte sichtbar, die am Standort durch gleichzeitig einwirkende biotische und abiotische Faktoren maskiert, verstärkt oder abgeschwächt werden können (MATYSSEK et al. 1997).

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, für erwachsene Bäume unter den herrschenden Standortbedingungen im Freiland jene kritische Ozonbelastung herauszufinden, die bei langfristiger Einwirkung erste sichtbare Schäden oder zumindest physiologische Veränderungen hervorruft.

Der Schwerpunkt lag dabei auf der Erfassung des CO_2 und H_2O -Gaswechsels, da bei diesen Stoffwechselprozessen Vorgänge der primären Stoffproduktion erfaßt werden und physiologische Veränderungen im Gaswechsel schon bemerkt werden können, bevor ein Schaden sichtbar wird.

Ferner wurden die Arbeiten begleitet durch Untersuchungen zum Einfluß von Umweltfaktoren auf die Aufnahme von Ozon und Untersuchungen zur Detoxifizierung von Ozon und seiner Folgeprodukte durch Antioxidantien.

Die Herleitung von Abhängigkeitskurven zur Erstellung von Simulationsmodellen für eine Risikoabschätzung, sowie deren Verifizierung, runden das Bild ab.

2. Das Problem der Risikoabschätzung potenzieller Ozoneinflüsse auf erwachsene Forstbäume in Abhängigkeit von variierenden Umweltfaktoren

Bei einer Risikoabschätzung über den potenziellen Einfluß von Ozon auf die langfristige Entwicklung von Waldökosystemen müssen gewisse Grundkenntnisse gegeben sein. Drei dafür wesentliche Erwägungen sind in Abbildung 2.1 dargestellt:

1. der Einfluß von *Baumgröße und Ontogenie*: Sämling zu erwachsenem Baum;
2. die *Komplexität* der Umwelt, inklusive Bodenbeschaffenheit, trophische Ebenen, Biodiversität und Bestandesstruktur: Kammer zu Bestand; und
3. die Rolle des Faktors *Zeit*: eine Vegetationsperiode gegenüber mehreren Jahren.

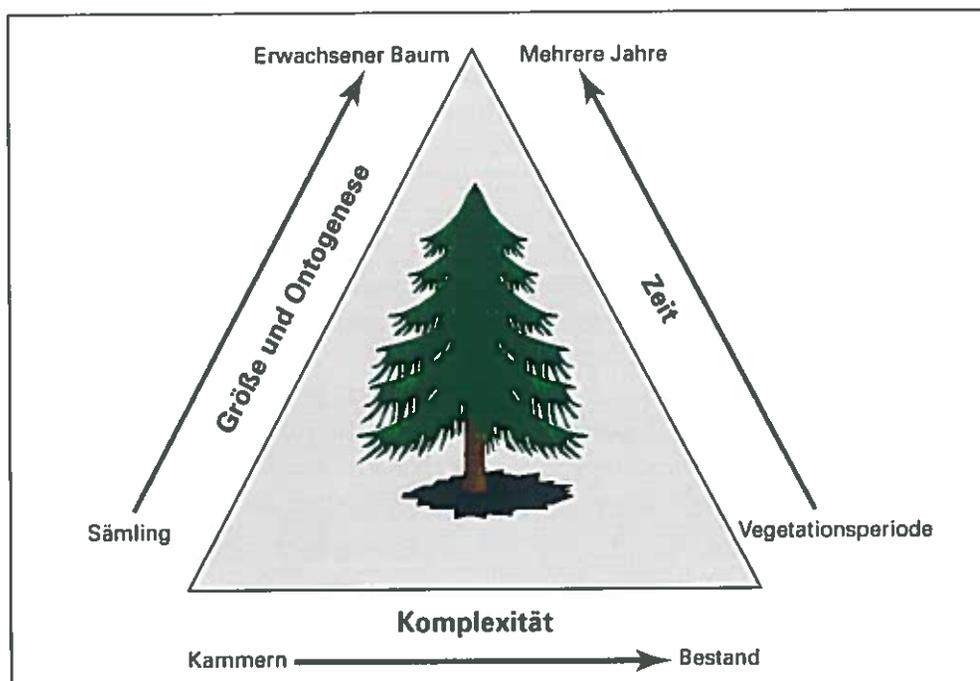


Abb. 2.1:

Die Extrapolation von Stressor-Effekt Beziehungen (z.B. Expositions- oder Dosis-Wirkungskurven) in die Richtungen (1) Größe und Ontogenese innerhalb einer Art vom Sämling zum erwachsenen Baum; (2) Zeit in Relation zur Expositionsdauer, Jahr-zu-Jahr-Variation der Belastung, Phänologie und Lebensalter einer Art; und (3) Komplexität vom Kammerexperiment zur „realen“ Situation im Freiland oder von Einzelindividuen zum Bestand. (Nach HOGSETT und ANDERSEN 1998.)

In zahlreichen Kammerexperimenten wurden Expositions-Wirkungsbeziehungen für Ozon aufgestellt, für verschiedene Baumarten definierten Alters, Genotyps (Klonmaterial), meist jedoch nur über kurze Zeitspannen und unter definierten Umweltbedingungen (Kammerbedingungen; linker unterer Eckpunkt des Dreiecks in Abb. 2.1). Solche Informationen können jedoch nur mit Vorbehalt für eine Risikoabschätzung entlang der anderen Linien des Dreiecks in Abb. 2.1 verwendet werden wie z.B. für Altbäume, für ganze Bestände, oder für längere Zeitspannen, oder für Gebiete, wo Daten zur Gänze fehlen. Eine Risikoabschätzung für Waldökosysteme erfordert daher das Verständnis aller Komponenten des Ökosystems Wald, inklusive des Wurzelraumes und der Kronenarchitektur.

Anatomie, morphologische Unterschiede, sowie Änderungen in physiologischen Verhaltensmustern, die mit der Baumalterung einhergehen, müssen berücksichtigt werden, wenn aus einem Kammerexperiment allgemein gültige Schlüsse gezogen werden sollen. So kann z. B. von Ergebnissen, die an Sämlingen in Kammern gewonnen worden sind, nicht vorbehaltlos auf ähnliche oder gleichartige Effekte bei Altbäumen in einem Waldbestand geschlossen werden (WIESER 2001a). Da die

Ressourcen in Bäumen unterschiedlichen Alters auch unterschiedlich genutzt werden (WARING 1993, HINCKLEY et al. 1997), muß vorausgesetzt werden, daß es sowohl Unterschiede in der Aufnahme von Ozon und letztlich auch Variationen in der Antwort der Bäume auf Ozon gibt, die aus Größen- und Altersunterschieden resultieren. Zusätzlich zu dieser Alters- und Größenproblematik müssen bei einer Extrapolation auch die zeitliche und die räumliche Verteilung anderer Umwelt- und Expositionsfaktoren berücksichtigt werden, da auch diese das physiologische Verhalten eines Baumes gegenüber Ozon und anderen Stressoren beeinflussen. Innerhalb einer Baumart hat die Verfügbarkeit von Wasser und Nährstoffen einen wesentlichen Einfluß auf potenzielle Ozoneffekte. In Abhängigkeit vom Wetter und von der Immissionsituation variiert die Ozonbelastung saisonal und auch von Jahr zu Jahr. Solche saisonalen und Jahr-zu-Jahr Variationen in der Schadstoffbelastung werden in den meisten Kammerexperimenten jedoch nicht berücksichtigt.

Wie bereits vorhandene Daten in einer Risikobewertung verwendet werden, ist auch eine Frage zukünftiger Aktivitäten. Ebenso müssen in Zukunft aber auch physiologische Freilanduntersuchungen durchgeführt werden, vor allem in Hinblick auf potenzielle Ozonwirkungen im Zusammenwirken mit den übrigen auf einen Standort einwirkenden Faktoren und prognostizierter Umweltänderungen (Global Change).

3. Ein mechanistischer Ansatz zur Risikoabschätzung: Der Beitrag der Forstpflanzenphysiologie

Zur Durchführung einer ökophysiologischen Risikoabschätzung müssen bestimmte Rahmenbedingungen erfüllt sein, um gefährdete Waldgebiete identifizieren zu können. Ein Ansatz zur ökologischen Risikoabschätzung ist der Gebrauch des Geographischen Informations Systems (GIS). Neben der Verfügbarkeit von Daten über die Baum- und Waldartenverteilung, Umweltparameter und der biologischen Vielfalt ist die Forstpflanzenphysiologie ein wesentlicher Eckpfeiler einer effektiven Analyse potenzieller Risiken (Abb. 3.1). Die Forstpflanzenphysiologie liefert die Grundlagen über die Reaktionen der Bäume auf Umweltänderungen und Stresssituationen. Die experimentelle Physiologie weist nach, ab welcher kritischen Belastung nachhaltig schädigende Wirkungen bei bestimmten Stressoren zu erwarten sind (Expositions-/Dosis-Wirkungsbeziehungen). Physiologische Untersuchungen liefern letztlich auch jene Datensätze, ohne die mathematische Simulationsmodelle zur Risikoabschätzung gar nicht erstellt und auch nicht verifiziert werden können (Abb. 3.1).

Die Intensität der Antwort eines individuellen Baumes auf Ozonstress wird allerdings durch verschiedene Faktoren beeinflusst wie:

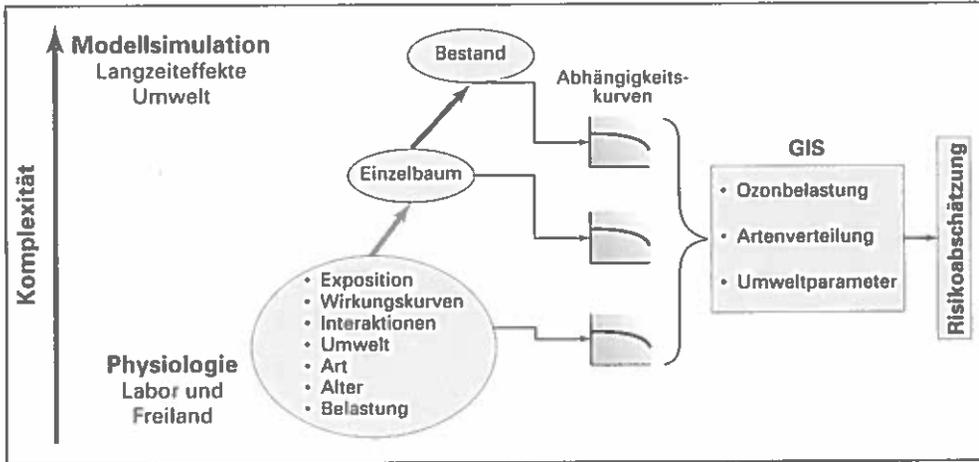


Abb. 3.1.

Ein mechanistischer Ansatz zur Entwicklung einer Risikoabschätzung der potenziellen Gefährdung von Waldökosystemen durch troposphärisches Ozon. GIS, geographisches Informationssystem. (Verändert nach HOGSETT et al. 1993 aus MATYSSEK et al. 1995.)

1. gegenwärtige und vorangegangene Umweltbedingungen, inklusive täglicher und saisonaler Schwankungen der Witterung, die Verfügbarkeit von Nährstoffen und Wasser im Boden,
2. Schadgas spezifische Faktoren wie Ozonkonzentration, Dauer der Belastung, sowie tageszeitliche und saisonale Schwankungen,
3. biologische Faktoren wie genetische Variabilität, Phänologie, biochemische Abwehrreaktionen gegenüber Streß, Pathogene und Konkurrenzverhältnisse.

Der Einfluß all dieser Faktoren kann nur durch gezielte ökophysiologische Untersuchungen aufgezeigt werden und die individuellen, streßspezifischen Reaktionsmuster, die Antworten der Bäume, müssen bei der Extrapolation hinsichtlich Zeit (mehrere Jahre) und Raum (Bestand) berücksichtigt werden.

Auf der Bestandesebene wird, verglichen zu Einzelindividuen, die Faktorenabhängigkeit der Antwort auf einen potenziellen Ozonstreß wesentlich komplexer. Art- und altersspezifische Unterschiede sind zu berücksichtigen, ebenso der Einfluß der Seehöhe, der Hangneigung und des Bestandesklimas (Mikroklima). Weiters können ökologische Prozesse (Sukzession von Schatten zu Lichtholzarten, Nährstoffungleichgewichte, Wassermangel im Boden, Konkurrenz und Phänologie) nicht direkt aus den einem einzelnen Individuum anhaftenden biologischen Eigenschaften abgeleitet werden.

Die Extrapolation vom Bestand zum Ökosystem und zu einer Landschaft erfordert mehrere Schritte und wird üblicherweise über einen Modellansatz beschritten. Dafür sind jedoch Brücken zwischen den einzelnen Kompartimenten zunehmender

Komplexität notwendig: Zelle-Organ-Gesamtindividuum; Organ-Gesamtindividuum-Bestand; Gesamtindividuum-Bestand-Ökosystem und letztlich Bestand-Ökosystem-Landschaft. Für solche Extrapolationen sind fundierte physiologische Untersuchungen innerhalb der einzelnen Kompartimente ebenso notwendig wie prozessorientierte Modelle. Dabei werden Modelle für Einzelbäume, Bestände und Landstriche auf Grund experimenteller physiologischer Messungen parametrisiert, um eine flächendeckende Risikoabschätzung zu erstellen. Modellansätze müssen jedoch auch durch begleitende physiologische Untersuchungen hinsichtlich ihrer Tauglichkeit und Aussagekraft verifiziert und ständig verbessert werden (vergl. dazu auch LARCHER 1994).

4. Material und Methodik

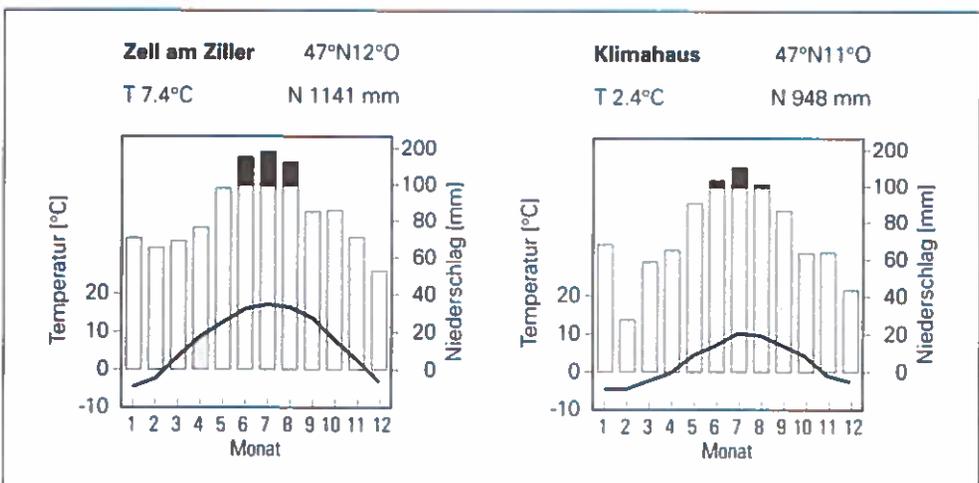
4.1. Beschreibung der Meßstandorte und der Probebäume

4.1.1. Meßstandorte

Die Untersuchungen wurden während der Vegetationsperioden 1986 bis 1996 an zwei Standorten in Tirol durchgeführt: im Zillertal in 1000 m Seehöhe (Standort Talwiese; 47°N, 12°O) und an der alpinen Waldgrenze im Bereich des Klimahauses in 1950 m Seehöhe am Patscherkofel bei Innsbruck (47°N, 11°O). Abb. 4.1 gibt einen Überblick über die Klimaverhältnisse an beiden Untersuchungsstandorten.

Abb. 4.1

Klimadiagramme nach WALTER-LIETH für die Stationen Zell am Ziller (4 km Luftlinie vom Standort Talwiese, Zillertal) (aus FLIRI 1975); und Klimahaus - Patscherkofel (eigene Messungen.)



Sowohl im Zillertal in 1000 m Seehöhe, als auch am Klimahaus in 1950 m Seehöhe ist Ozon der dominierende Luftschadstoff. Die Konzentrationen von SO_2 , NO und NO_2 hingegen sind sehr niedrig. Im Bereich der alpinen Waldgrenze (Station Klimahaus) sind die Bäume sowohl im Jahres- als auch im Vegetationsperiodenmittel einer höheren Ozonbelastung ausgesetzt als auf dem tiefer gelegenen Standort Talwiese in 1000 m Seehöhe (Abb. 4.2). An beiden Standorten wurden jedoch Halb-Stunden-Mittelwerte bis zu 120 ppb registriert. An der Versuchsfläche in 1000 m Seehöhe führte die photochemische Bildung im Licht während des Tages sowie der nächtliche Abbau von Ozon zu typischen Tagesgängen. An der alpinen Waldgrenze hingegen sind solche tageszeitlichen Schwankungen wesentlich schwächer ausgeprägt (Abb. 4.2 links). In 1000 m Seehöhe lagen die Halb-Stunden-Mittelwerte größtenteils im Bereich zwischen 20 und 39 ppb, während das Gros der Halb-Stunden-Mittelwerte im Bereich der alpinen Waldgrenze in dem Konzentrationsbereich zwischen 40 und 59 ppb lag (Abb. 4.2 rechts). Diese Werte sind typisch für die Ozonverteilung in inneralpinen Tälern Österreichs (vergl. dazu auch SMIDT 1993).

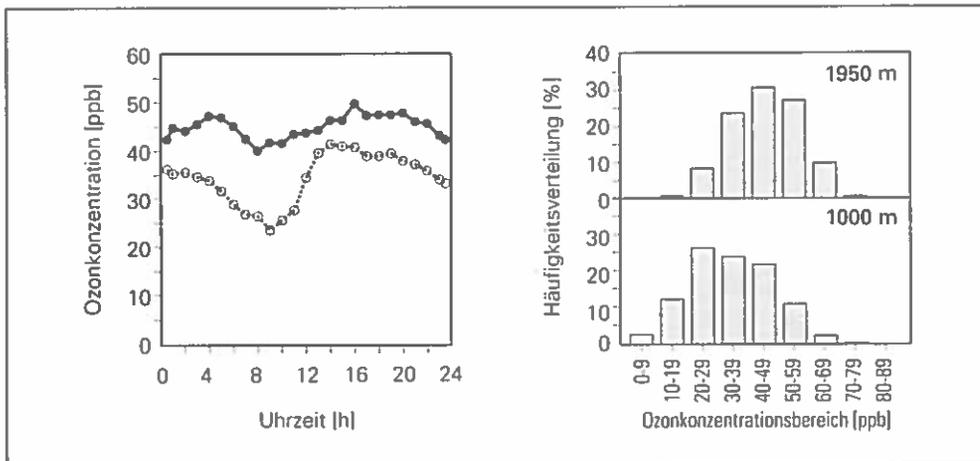


Abb. 4.2 links:
Mittlerer Tagesgang der Ozonkonzentration in 1000 m Seehöhe (Talwiese, Zillertal; Sommer 1991; offene Symbole) und in 1950 m Seehöhe an der alpinen Waldgrenze (Klimahaus, Patscherkofel; Sommer 1992; geschlossene Symbole).

Abb. 4.2 rechts:
Die Häufigkeitsverteilung von Halb-Stunden-Mittelwerten der Ozonkonzentration in 1000 m Seehöhe (Talwiese, Zillertal; Sommer 1991) und in 1950 m Seehöhe an der alpinen Waldgrenze (Klimahaus, Patscherkofel; Sommer 1992).

4.1.2. Meßbäume und Versuchsweige

Die Untersuchungen wurden an einer Reihe 30 – 65 Jahre alter Fichten (*Picea abies*; $n = 7$), Zirben (*Pinus cembra*, $n = 1$) und Lärchen (*Larix decidua*, $n = 2$) durchgeführt (Tabelle 4.1).

Tabelle 4.1:

Seehöhe, Untersuchungsjahr, Baumart, Begasungsdauer (Vegetationsperioden), Anzahl der Begasungsvarianten, mittlere Ozonkonzentration jeder Variante (Fett = Konzentration der Umgebungsluft), Anzahl der Wiederholungen pro Variante (WH), Art der Belastung und Zielgröße (GW = Gaswechsel, A = Ozonaufnahme, DETOX = Entgiftungsmetabolismus).

Seehöhe	Jahr	Baumart	Dauer	Varianten	Mittlere Ozonkonzentration pro Variante [ppb]	WH	Belastungsart	Zielgröße
1950 m	1986	Fichte	1	3	0, 65 , 120	3	Dauer	GW, A
1950 m	1987	Fichte	1	3	0, 64 , 100	6	Dauer	GW, A
1000 m	1988	Fichte	1	5	0, 47 , 77, 107, 137	06. Okt	Dauer	GW, A, Detox
1000 m	1989	Fichte	01. Feb	5	0, 37 , 67, 97, 127	03. Okt	Dauer	GW, A
1000 m	1990	Fichte	01. Feb	5	0, 30 , 55, 90, 115	04. Aug	Dauer	GW, A
1000 m	1991	Lärche	1	3	0, 34 , 68	4	Dauer	GW, A
1950 m	1993	Fichte Lärche	1 1	7 1	0 bis 800 45	3 1	Spitzen Dauer	GW, Detox A
1950 m	1996	Zirbe	1	3	0, 44 , 89	3	Dauer	GW, A, Detox

Ein liches Metallgerüst (Bild 4.1) ermöglichte den Zugang zum oberen Kronenbereich. Als Voraussetzung für die Vergleichbarkeit der Meßergebnisse wurden die Versuchszweige nach definierten Kriterien ausgewählt. Für die Eindichtung in die Begasungsküvetten wurden von jedem Meßbaum bis zu 50 Zweige gleicher Exposition, gleichen Alters, gleicher Länge und möglichst vergleichbarer Nadelmorphologie sowie gleicher sozialer Stellung und Verzweigung ausgewählt und unterschiedlichen Luftqualitäten ausgesetzt. (Tabelle 4.1).

Die Zweige wurden am Ende der jeweiligen Begasungsperiode geerntet, das 100-Nadelgewicht und das Oberflächen-Trockengewichtsverhältnis, die spezifische Blattfläche, bestimmt. Dieser Quotient legt die Morphologie der Nadeln als Sonnen- bzw. Schattentyp fest.

4.1.3. Die Behandlung der Probezweige zur Dauerbelastung mit unterschiedlichen Ozonkonzentrationen

Die kontinuierliche Belastung mit unterschiedlichen Ozonkonzentrationen von bis zu 50 Probezweigen erfolgte über eine oder zwei Vegetationsperioden hindurch (Tabelle 4.1). Die ausgewählten Zweige wurden gegen Ende des Streckungswachstums des Neutriebes in Begasungsküvetten eingedichtet, wo sie eine unterschiedliche Ozonbelastung erfuhren. Die Versuchsanordnung umfaßte bis zu 5 verschiedene Belastungs-

Bild 4.1:
Übersicht der Ozonbegasungsanlage für Zweige in der Sonnenkrone erwachsener Bäume (Fichte, Talwiese - Zillertal).
Photo G. Wieser.



varianten, mit 3 - 10 Parallelproben pro Belastungsvariante (Tabelle 4.1). Einige Zweige wurden mit aktivkohlefilterter ozonfreier Luft versorgt und dienten als Vergleichsstandard. Die anderen Triebe erhielten die Ozonkonzentration der Außenluft, beziehungsweise gegenüber der Außenluft erhöhte Ozonkonzentrationen (Tabelle 4.1). Dadurch sollten abweichende Reaktionen als Folge der Ozonwirkung erkennbar werden.

4.2. Die Begasungsanlage

Die meisten Untersuchungen zur Auswirkung von Ozon auf Forstpflanzen wurden an jungen Bäumen in Klimakammern durchgeführt. In solchen Studien wurden auch durch Ozon induzierte Effekte nachgewiesen (REICH 1987, SANDERMANN et al. 1997, KRONFUB et al. 1998; WIESER et al. 1998). Demgegenüber wurden solche Effekte für Waldbäume im Feld nicht zweifelsfrei nachgewiesen (SKELLY und INNES 1994). Im Unterschied zu Bäumen in einem Bestand werden Versuchspflanzen in Klimakammern kontrollierten Bedingungen, und mit Ausnahme von Ozon, meist nicht limitierenden Wachstumsbedingungen ausgesetzt, und Ozonwirkungen können durch Vergleiche mit ozonfreien Kontrollen erkannt werden. Am Standort hingegen wirken sich eine Reihe von Umweltfaktoren (Luft- oder Bodentrockenheit, Licht- und Nährstoffmangel) limitierend auf die Aufnahme von Ozon über die Spaltöffnungen und damit auch auf die intern "physiologisch wirksame Ozondosis" aus (WIESER 2001b).

Dieses Dilemma führte schließlich zur Entwicklung verschiedener Freilandbegasungssysteme. Eine Möglichkeit zur Untersuchung von jungen Bäumen im Freiland ist die Exposition in verschiedenen Kammersystemen. Während Open-Top-Kammern (SKÄRBY et al. 1995) nur eine geringe Kontrolle des Mikroklimas erlauben (MANNING und KRUPA 1992, MUSELMANN und HALE 1997), ist eine Klimatisierung in Closed-Top-Kammern sehr aufwendig (KELLOMAKI und WANG 1998). Für erwachsene Bäume in einem Bestand ist eine Free-Air-Ozonbegasung (HÄBERLE et al. 1999) sicherlich die attraktivste Methode, gleichzeitig aber auch die kosten- und arbeitsintensivste.

Ein alternativer, von der Abteilung Forstpflanzenphysiologie der Forstlichen Bundesversuchsanstalt gewählter Ansatz zur Untersuchung möglicher Ozonwirkungen auf Bäume ist die Küvettentechnik. Bei dieser Methode werden Zweige erwachsener Bäume in klimatisierte Begasungsküvetten eingeschlossen (HAVRANEK und WIESER 1994a). Bei Experimenten mit erwachsenen Bäumen beruht die Gültigkeit solcher Untersuchungen auf der Tatsache, daß Zweige bezüglich ihres Kohlenstoffwechsels während der Vegetationsperiode eine gewisse Autonomie aufweisen, da sie während dieser Zeit keinen Kohlenstoff importieren, sondern nur ins Holzgewebe und in die Wurzeln exportieren (SPRUGEL et al. 1991).

Der Einsatz von klimatisierten Begasungsküvetten ermöglicht auch eine kontinuierliche Aufzeichnung des CO₂- und Wasserdampfaustausches und der Ozonaufnahme während der Vegetationsperiode unter dem Einfluß der herrschenden Standortsbe-

dingungen bei einer gleichzeitig stattfindenden kontinuierlichen Begasung mit definierten Ozonregimen. Solche Untersuchungen bilden letztlich, in Analogie zur Medizin, auch die Grundlage zur Herleitung von „realen“ Dosis-Wirkungsbeziehungen zwischen der aufgenommenen Schadstoffmenge, der „physiologisch effektiven Dosis“ (WIESER und HAVRANEK 1993a), und den daraus resultierenden Änderungen auf den Stoffwechsel.

Die Begasungsanlage besteht aus (1) den Begasungsküvetten, (2) einem Temperaturregelsystem, (3) der Luftversorgungseinheit, (4) einem Luftfeuchtekontrollsystem, (5) einem Ozonkontrollsystem, sowie (6) einer Datenerfassungs- und Kontrolleinheit. Seit 1986 sind verschiedene Versionen dieses Systems, welches laufend weiterentwickelt wurde, im Einsatz.

4.2.1. Begasungsküvetten

Während der kontinuierlichen Begasung wurden die Versuchszweige in zylindrische etwa 4 Liter fassende Begasungsküvetten eingeschlossen, die, je nach Bauart, bis zu 5 Nadeljahrgänge aufnehmen konnten. Während im Bereich der Schattenkrone unklimateisierte Küvetten eingesetzt wurden (HAVRANEK und WIESER 1990), kamen in der Sonnenkrone klimatisierte Küvetten zum Einsatz (HAVRANEK und WIESER 1994a; Bild 4.2), um Übertemperaturen während Perioden starker Sonneneinstrahlung zu vermeiden. Letzere waren doppelwandig (0.5 cm Wanddistanz), um eine Temperaturregelung zu ermöglichen (Kap. 4.2.2).

Bild 4.2:

Klimatisierte Begasungsküvetten (Fichte, Talwiese - Zillertal).

Photo G. Wieser.



Die zylindrischen Begasungsküvetten waren aus Plexiglas mit hohem Transmissionsgrad ($> 90\%$) im Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung gefertigt. Somit konnte die Sonnenstrahlung im pflanzenphysiologisch wirksamen Bereich nahezu unvermindert auf die Zweige einwirken.

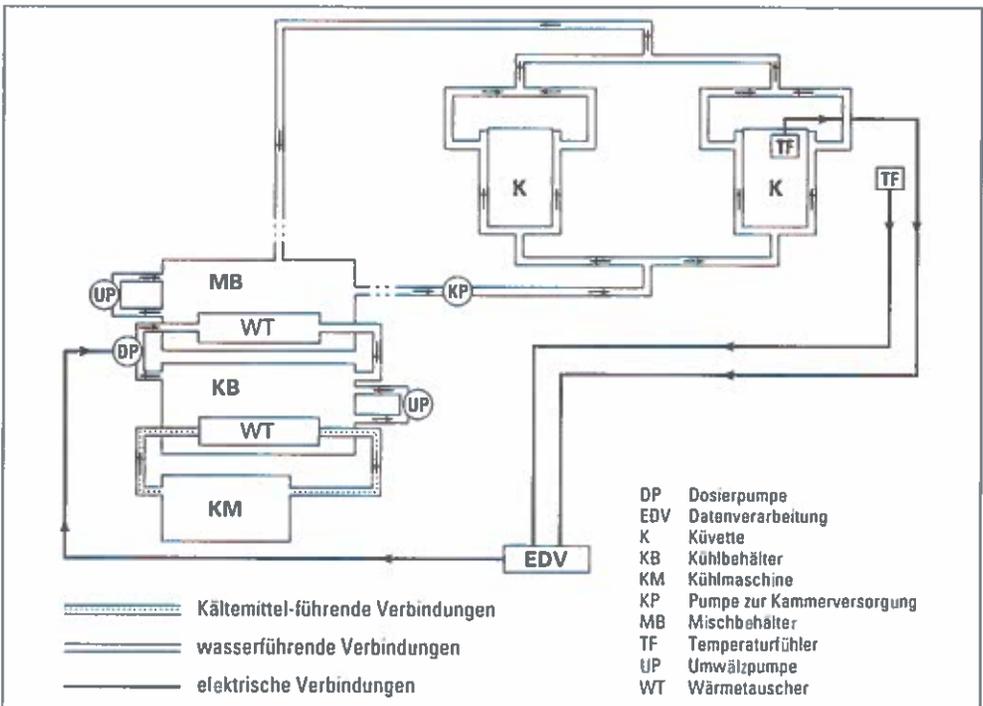
Um eine Bildung von Konzentrationsgradienten zu vermeiden, wurde die Luft an vier verschiedenen Stellen in die Küvetten eingeblasen. Am Küvettenboden war ein kleiner Ventilator angebracht, der für eine zusätzliche Luftzirkulation in der Küvette sorgte.

Am Eintrittsende der Zweige waren die Küvetten durch eine den Meßzweig umschließende PVC-Folie abgeschlossen. Zur Eindichtung des Zweiges an der Eintrittsstelle wurde ein plastischer Dauerkitt (Terostat®) verwendet.

4.2.2. Temperaturregelung

Die Temperaturklimatisierung der Küvetten erfolgte mittels Wasserkühlung. Dazu wurde das Kühlwasser über einen Einlaßstutzen in den lichten Zwischenraum der doppelwandigen Küvetten gedrückt und über einen Auslaßstutzen wieder zurück in ein Mischgefäß geleitet (Abb. 4.3). So wurde die durch Sonnenstrahlung erwärmte Luft in den Küvetten abgekühlt. Die Temperaturregelung erfolgte durch ständigen Vergleich von Soll- und Istwert. Die Küvettenlufttemperatur (Istwert) wurde mit

Abb. 4.3
Schema des Kammerkühlsystems



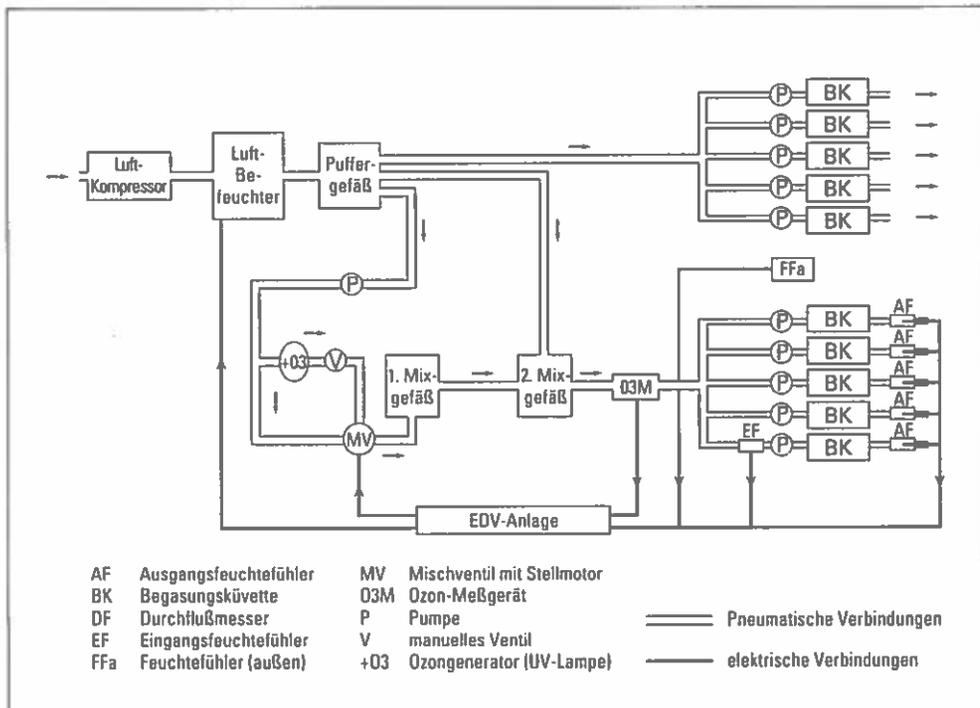
Thermoelementen, die in jeder Küvette zusammen mit dem Zweig eingedichtet waren, kontinuierlich gemessen und der neben den Küvetten erfaßten Außentemperatur (Sollwert) nachgeregelt (vergl. dazu Kap. 4.2.6).

Stieg der Istwert über den Sollwert an, dann wurde das Kühlsystem aktiviert: In einem Kühlbehälter (Abb. 4.3) wurde Wasser durch eine Kältemaschine auf einer Temperatur von 0.5 bis 4.0 °C gehalten. Wenn die Isttemperatur über Solltemperatur lag, wurde durch Aktivierung einer Pumpe das Wasser im Mischbehälter über einen Wärmetauscher nach Bedarf gekühlt. Vom Mischbehälter aus lieferten weitere Pumpen das Wasser über isolierte Kunststoffschläuche kontinuierlich in die Begasungsküvetten, deren Rücklauf wieder in den Mischbehälter ging. Das Wasser im Kühl- und im Mischbehälter wurde mit einer Umwälzpumpe ständig durchmischt, wodurch der Temperaturgradient innerhalb des Wasserkörpers möglichst gering gehalten wurde.

4.2.3. Luftversorgung

Standortluft wurde in unmittelbarer Umgebung der Probezweige angesaugt und unter Vorschaltung von Aktivkohlefiltern und einem Wasserdampfabscheider ozonfrei gemacht, vorgetrocknet und anschließend durch einen Befeuchter geleitet, wo je

Abb. 4.4
Schema der Begasungsanlage



nach Bedarf feuchte Luft beigefügt wurde (Kap. 4.2.4.). Die so vorbereitete Luft wurde in ein Puffergefäß geleitet und in 3 - 5 Gaswege aufgeteilt (Abb. 4.4). Im Falle der ozonfreien Kontrollen wurde die Luft über je eine Pumpe in die entsprechenden Begasungsküvetten geleitet. Für die mit Ozon begasten Varianten mußte die Luft in der Folge mit Ozon angereichert werden.

Bei jeder dieser Varianten wurde der Luftstrom in zwei Wege aufgeteilt. Ein Teil der Luft ging direkt, der zweite ging über eine UV-Lampe (Osram HNS 10/UOZ), die als Ozongenerator diente, zu einem Mischventil; und anschließend in ein Mischgefäß (Abb. 4.4). Die Stellung des Mischventils bestimmte das Mischungsverhältnis der beiden Luftströme. Zur Erhaltung der gewünschten Endkonzentration (Außenkonzentration bzw. erhöhtes Ozon) wurde die mit Ozon angereicherte Luft nochmals mit ozonfreier Luft gemischt. So wurde entsprechend den Regelvorgaben (Kap.4.2.5) der ozonfreien Luft der entsprechende Wert aufgeschlagen und in die entsprechenden Begasungsküvetten geleitet. Dadurch blieb der für Ozon, vom Standort und vom Klima abhängige tageszeitliche und saisonale Verlauf erhalten.

In allen Küvetten lag der Luftdurchsatz bei etwa 500 l h^{-1} und wurde mit einem Durchflußmesser regelmäßig kontrolliert.

4.2.4. Luftfeuchteregelung

Bei der Feuchteregelung in den Küvetten wurde die Luftfeuchte vor und nach den Küvetten bestimmt (Abb. 4.4). Der Wert der Luftfeuchte nach den Küvetten (Istwert) wurde in Analogie zur Temperaturregelung dem neben den Küvetten erfaßten Wert der Luftfeuchte der Umgebungsluft (Sollwert) nachgeregelt. Zu diesem Zweck wurde der über einen Befeuchter gehende Luftanteil (vergl. 4.2.3) entsprechend den Regelvorgaben vergrößert bzw. gedrosselt. Die Messung der Luftfeuchte vor und nach den Küvetten ermöglichte eine kontinuierliche Erfassung der Transpiration und der stomatären Leitfähigkeit der eingedichten Zweige. Dadurch konnte auch der Ozonfluß und die kumulative Ozonaufnahme als Maß für die „physiologische Dosis“, die im Inneren der Nadeln wirkt, bestimmt werden.

4.2.5. Ozonregelung

Zur Ozonregelung wurden die entsprechenden Mischventile (Abb. 4.4) mit Hilfe eines Stellmotors (Walz, Effeltrich, Deutschland) von einer Kontrolleinheit (Kap. 4.2.6.) angesteuert, wodurch sich die gewünschte Ozonkonzentration des resultierenden Gesamtluftstromes einstellen ließ. Die Messung der Ozonkonzentration in den Küvetten (Istwert) erfolgte am Ausgang der Begasungsküvetten. Zur Istwertmessung waren die Ausgänge der Küvetten jeder Begasungsvariante über einen Gasumschalter mit einem Ozonmeter (Mod. 8810, Monitor Labs, San Diego, CA) verbunden. Zusammen mit einem zweiten Ozonanalysator, der die Konzentration der Umgebungsluft, den Ozon Sollwert, bestimmte, konnte über die Kontrolleinheit das jeweilige Mischventil angesteuert werden und die Ozonkonzentration der entsprechenden Begasungsvariante eingeregelt werden.

4.2.6. Datenerfassung- und Kontrolleinheit:

Temperatur-, Feuchte- und Ozonregelung

Unter Verwendung einer elektronischen Regelung (Campbell Scientific Ltd., Sheshed, UK) und eines selbst entwickelten Programmes wurden die Temperatur, die Luftfeuchte und die Ozonkonzentration in den Küvetten den tageszeitlich und saisonal schwankenden Außenbedingungen kontinuierlich nachgeregelt. Die einzelnen Regelschritte können wie folgt zusammengefaßt werden:

Jede Minute wurden die Lufttemperaturen in den Küvetten gemessen, gemittelt und mit der Außentemperatur verglichen. Überstieg die Mitteltemperatur der Küvetten den Wert der Außentemperatur, dann wurde die Dosierpumpe des Kühlsystems (vgl. Kap. 4.2.2.) für 30 Sekunden eingeschaltet.

Für die Feuchteregelung wurde ebenfalls alle Minuten die Luftfeuchte am Ausgang jeder Küvette gemessen, gemittelt und mit dem Feuchtwert der Umgebungsluft verglichen. Bei eventuellen Differenzen wurde über Mischventile die Luftzufuhr in den Befeuchter (Abb. 4.4) entsprechend eingeregelt.

Zur Überwachung und Regelung der Ozonkonzentration wurde nach einem vorgegebenen Zeitschema, in Abhängigkeit von der Anzahl der Begasungsvarianten, sowie von der Anzahl der Parallelen pro Variante zwischen den einzelnen Varianten umgeschaltet. Innerhalb eines vorgegebenen Zeitintervalls (12 bis 20 Minuten pro Variante) wurde in jeder Küvette die Ozonkonzentration gemessen, gemittelt und auf den entsprechenden Sollwert geregelt. Als Sollwert für die Regelung wurde dabei der Mittelwert der Ozonkonzentration der Umgebungsluft des vorangegangenen Zeitintervalls herangezogen, wodurch Regelprobleme auf Grund rasch wechselnder Außenwerte vermieden wurden.

Am Ende der jeweiligen Periode wurden die Lufttemperatur, die Luftfeuchtigkeit und die Ozonkonzentrationen in- und außerhalb der Küvetten gespeichert.

4.2.7 Testung der Begasungsanlage

Um mögliche Kammereffekte ausschließen zu können, wurden physiologische und biochemische Parameter von Zweigen in und außerhalb der Begasungsküvetten miteinander verglichen. Diese Messungen zeigten keine signifikanten Unterschiede in der Gaswechselaktivität (Abb. 4.5), sowie dem Gehalt an Antioxidantien (WIESER 1999) und Chloroplastenpigmenten (Abb. 4.6) zwischen jenen Zweigen, die eine Vegetationsperiode hindurch in den Küvetten den simulierten Außenbedingungen ausgesetzt waren, und solchen außerhalb der Küvetten (HAVRANEK und WIESER 1994a, WIESER et al. 2001).

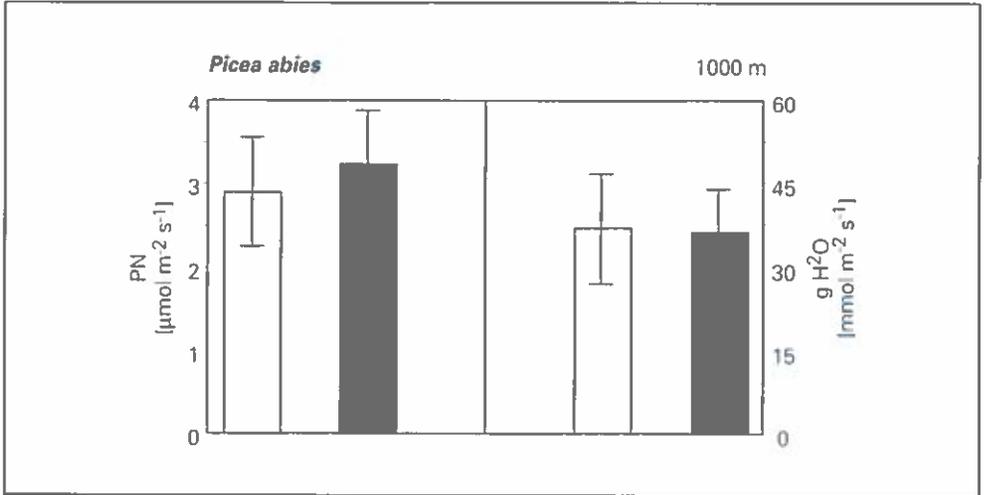
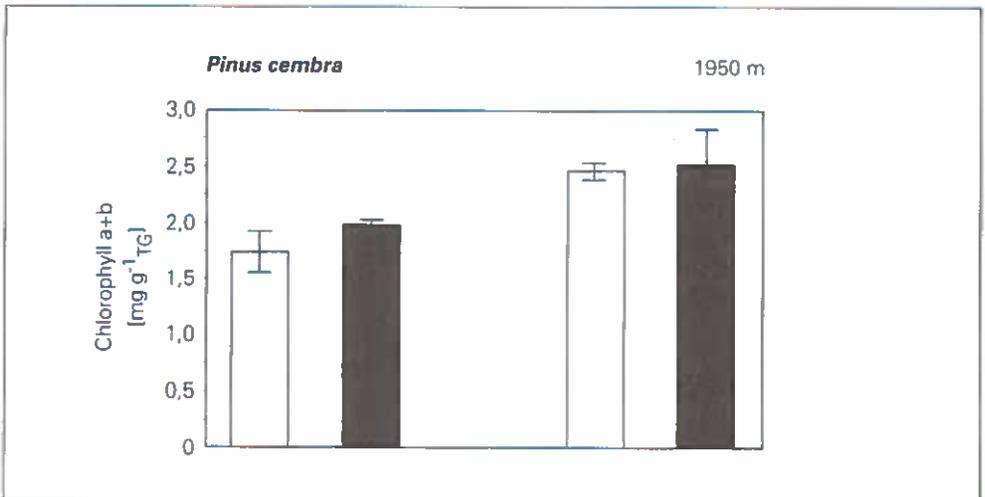


Abb. 4.5

Nettophotosynthese (links) und stomatare Leitfähigkeit (rechts) diesjähriger Nadeln einer Fichte (*Picea abies*) nach 23 Wochen Belastung mit der Ozonkonzentration der Umgebungsluft in Begasungsküvetten (offene Balken) und außerhalb der Begasungsküvetten (geschlossene Balken). Die Messungen erfolgten *in situ* bei konstanten Kammerbedingungen (Lichtsättigung, 21°C Nadeltemperatur, 10 Pa kPa⁻¹ relatives Wasserdampfdruckdefizit der Luft und 350 mmol mol⁻¹ CO₂). (Aus HAVRANEK und WIESER 1994a.)

Abb. 4.6:

Chlorophyllgehalte dies- (links) und einjähriger Nadeln (rechts) einer Zirbe (*Pinus cembra*) nach 91 Tagen Belastung mit der Ozonkonzentration der Umgebungsluft in Begasungsküvetten (offene Balken) und außerhalb der Begasungsküvetten (geschlossene Balken). (Verändert nach WIESER 1999.)



4.3. Physiologische Messungen

4.3.1. Gaswechselfmessungen

Mit Hilfe von Gaswechselfmessungen ist es möglich, primäre Vorgänge der Stoffproduktion zu erfassen. Dadurch können physiologische Veränderungen im Kohlenstoff- und im Wasserhaushalt schon bemerkt werden, bevor Ozonschäden sichtbar werden. Zur besseren Vergleichbarkeit der Zweige untereinander wurden sowohl während als auch nach der Begasung der CO₂- und H₂O-Gaswechsel unter standardisierten Optimalbedingungen mit einer Gaswechselfmeßanlage (Walz, Effeltrich, Deutschland) bestimmt.

Alle Gaswechselfparameter wurden nach den Gleichungen von VON CAEMMERER und FARQUHAR (1981) berechnet und auf die gesamte Blattfläche bezogen, die mit der Glasperlenmethode bestimmt wurde (THOMPSON und LEYTON 1971).

4.3.2. Bestimmung der Ozonaufnahme

Der Einsatz von Temperatur- und Feuchte-klimatisierten Meßküvetten ermöglichte eine kontinuierliche Erfassung des Gaswechselerhaltens der eingeschlossenen Zweige unter naturnahen Bedingungen (WIESER et al. 2000). Sind auch die Klima- und Ozondaten bekannt, können sämtliche tages- und jahreszeitlichen Schwankungen der stomatären Öffnungsweite der eingeschlossenen Zweige verfolgt und der Ozonfluß ins Nadelinnere entsprechend dem ersten Fickschen Gesetz berechnet werden:

$$FO_3 = (C_a - C_i) \cdot gO_3 \quad \text{(Gleichung 4.1)}$$

Dabei ist FO₃ der Fluß oder die Aufnahme von Ozon ins Nadelinnere; C_a und C_i sind die Konzentrationen von Ozon außerhalb und in der Nadel; und gO₃ ist die stomatäre Leitfähigkeit für Ozon. Die stomatäre Leitfähigkeit für Ozon ergibt sich, indem man die stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf mit 0.613, dem Verhältnis der Diffusionskoeffizienten von Wasserdampf zu Ozon, multipliziert (NOBEL, 1983). Bei der Bestimmung des Ozonflusses wird eine Aufnahme über die Kutikula vernachlässigt, da die Ozondurchlässigkeit der Kutikula etwa 10.000 mal größer ist als die Durchlässigkeit durch weit geöffnete Stomata (KERSTIENS und LENDZIAN 1989). Weiters nimmt man an, daß im Nadelinneren die Ozonkonzentration (C_i) null ist (LAISK et al. 1989, MOLDAU et al. 1990). Auch der Mesophyllwiderstand für Ozon ist vernachlässigbar klein (vergl. RONECKLES 1992). In Folge dessen ist der Ozonfluß in die Nadeln ausschließlich von der stomatären Leitfähigkeit (gO₃) und von der Ozonkonzentration der Umgebungsluft (C_a) abhängig (vergl. WIESER 2001a).

Verlässliche Daten für die Aufnahme von Ozon aus der Bestimmung der Wasserdampfdiffusion lassen nur dann gewinnen, wenn der Diffusionsweg von Ozon tatsächlich mit dem des in umgekehrte Richtung diffundierenden Wasserdampfes identisch ist. Zu dieser Problematik gibt es für Koniferen einige Befunde, bei denen real gemessene Ozonaufnahmeraten mit berechneten Werten verglichen wurden (WIESER und HAVRANEK 1993a, 2000, POLLE, WIESER und HAVRANEK 1995, WIESER

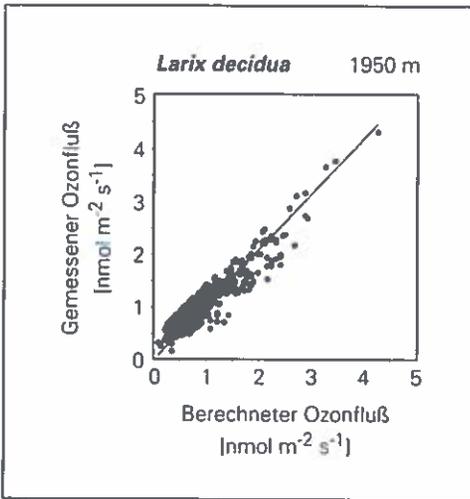


Abb. 4.7:

Die Beziehung zwischen der gemessenen und der über die stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf berechneten Ozonaufnahme von Lärchenzweigen (*Larix decidua*). (Aus WIESER 2001b.)

Nadeln abgebaut wird (WIESER 2001b). Trotz dieser Streuung ist die Berechnung der Ozonaufnahme über die Leitfähigkeit sicherlich die Methode der Wahl, um Ozonkonzentrationen der Luft in Hinblick auf ihre tatsächliche Präsenz an der Oberfläche eines aktiven Gewebes im Blattinneren zu bewerten.

4.3.3. Biochemische Analysen

Zur Bestimmung der Gehalte an Antioxidantien und Chloroplastenpigmenten wurden Nadelproben in flüssigem Stickstoff schockgefroren und anschließend bei -80°C gelagert. Das tiefgefrorene Nadelmaterial wurde lyophilisiert, mit einem Microdisintegrator (Braun, Deutschland) gemahlen und bis zur weiteren Analyse in Feuchte undurchlässigen Plastik-Vials bei -80°C gelagert.

Die Gehalte von reduziertem Ascorbat und Dehydroascorbat der Nadeln wurde mittels HPLC (Beckman Instruments) nach der Methode von TAUSZ et al. (1996a) bestimmt; die Gehalte an wasserlöslichen Thiolen nach der Methode von KRANNER und GRILL (1993), α -Tocopherol nach WILDI und LÜTZ (1993) und die Chloroplastenpigmente nach PFEIFHOFER (1989). Zur Bestimmung der Gehalte an apoplastischem Ascorbat wurden Waschflüssigkeiten hergestellt (POLLE et al. 1990) und anschließend mittels HPLC Methoden nach POLLE et al. (1990) detektiert.

2001a, b). Die in Abb. 4.7 gezeigten Daten stammen von Trieben einer erwachsenen Lärche an der alpinen Waldgrenze im Bereich des Klimahauses am Patscherkofel, die mehrere Wochen in einer Gaswechsellkuvette in situ mit Ozon begast und gaswechselanalytisch überwacht wurden. Dabei ergab sich trotz einer gewissen Streuung der Halb-Stunden-Mittelwerte eine recht gute Übereinstimmung zwischen dem berechneten Ozonfluß ins Nadelinnere und der direkt gemessenen Ozonaufnahme, was auch durch einen Anstieg der Geraden von nahezu 1 angedeutet wird.

Die gegenüber der Berechnung leicht höheren gemessenen Daten (Schnittpunkt der Ausgleichsgeraden mit der Y-Achse) sind darauf zurückzuführen, daß ein Teil der Ozonmoleküle an der externen Oberfläche der Zweige und

4.4. Quantifikation der Ozonbelastung

Die physiologischen Reaktionen der Bäume auf Ozon können zu einem externen Belastungsindex oder zur internen, physiologisch wirksamen Dosis in Beziehung gesetzt werden.

Als externe Belastungseinheiten werden häufig verwendet:

- a. Die *Ozonkonzentration*, als Maß für die augenblickliche bzw. mittlere Belastung. Einheit: ppb.
- b. Die *totale externe Belastung (SUM0)* ist ein integriertes Maß der Ozonbelastung. Zur Berechnung werden die Stundenmittelwerte für eine bestimmte Periode (Vegetationsperiode, Versuchsdauer) aufsummiert. Einheit: ppm-Stunden (ppm-h).
- c. Ein anderer Index der externen Belastung ist der *AOT40 Wert (Accumulated exposure Over a Threshold of 40 ppb)*. Für die Berechnung dieser externen Dosis werden von den Stundenmittelwerten 40 ppb abgezogen und diese Differenzen für eine bestimmte Periode (z. B. 0:00-24:00 Uhr; April bis September oder Versuchsdauer) aufsummiert (KÄRENLAMPPI und SKÄRBY 1996). Einheit: ppm-Stunden (ppm-h).

Der AOT40 Wert für Forstbäume basiert auf einem 10%-igen Zuwachsverlust, der in Open-Top-Kammern an Jungpflanzen bestimmt und mit 10 ppm-h festgelegt wurde (Critical Level; FUHRER und ACHERMANN 1994).

Da allgemein akzeptiert ist, daß Ozon seine phytotoxische Wirkung erst entfalten kann, nachdem es über die Spaltöffnungen in das Innere der Nadeln eingedrungen ist (TINGEY & TAYLOR 1982), ist die *kumulative Ozonaufnahme (CU)* das Maß für die interne Belastung. Diese (in Analogie zur Medizin) physiologisch wirksame „interne Dosis“ ergibt sich dabei aus dem Integral des Ozonflusses (FO_3 ; Angabe in $\text{nmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) über die Expositionszeit beziehungsweise über die Vegetationsperiode. Einheit: mmol m^{-2} Gesamtnadeloberfläche.

5. Ergebnisse und Diskussion

5.1. Sichtbare Schäden und Chlorophyllgehalt

Waldzustandsinventuren ergaben, daß die herrschenden Ozonkonzentrationen bei erwachsenen Koniferen in den Europäischen Alpen derzeit keine sichtbaren Schäden verursachen (MATYSSEK et al. 1997, RENNENBERG et al. 1997), die mit jenen vergleichbar sind, wie sie etwa für Kalifornien beschrieben wurden (MILLER und MCBRIDE 1999).

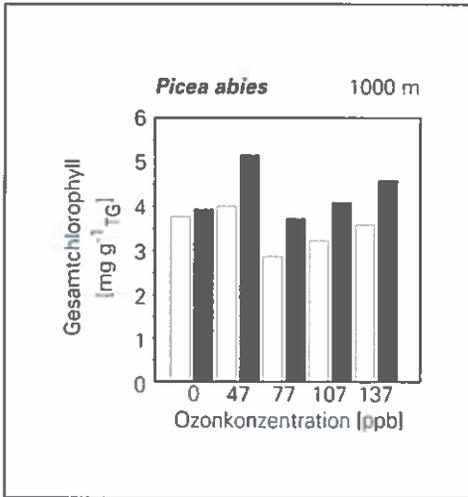


Abb. 5.1:
Chlorophyllgehalte in dies- (offene Balken) und einjährigen Nadeln (geschlossene Balken) einer Fichte (*Picea abies*) in Abhängigkeit von der Ozonkonzentration nach 23 Wochen Belastung (BERMADINGER-STABENTHEINER und WIESER unveröff.)

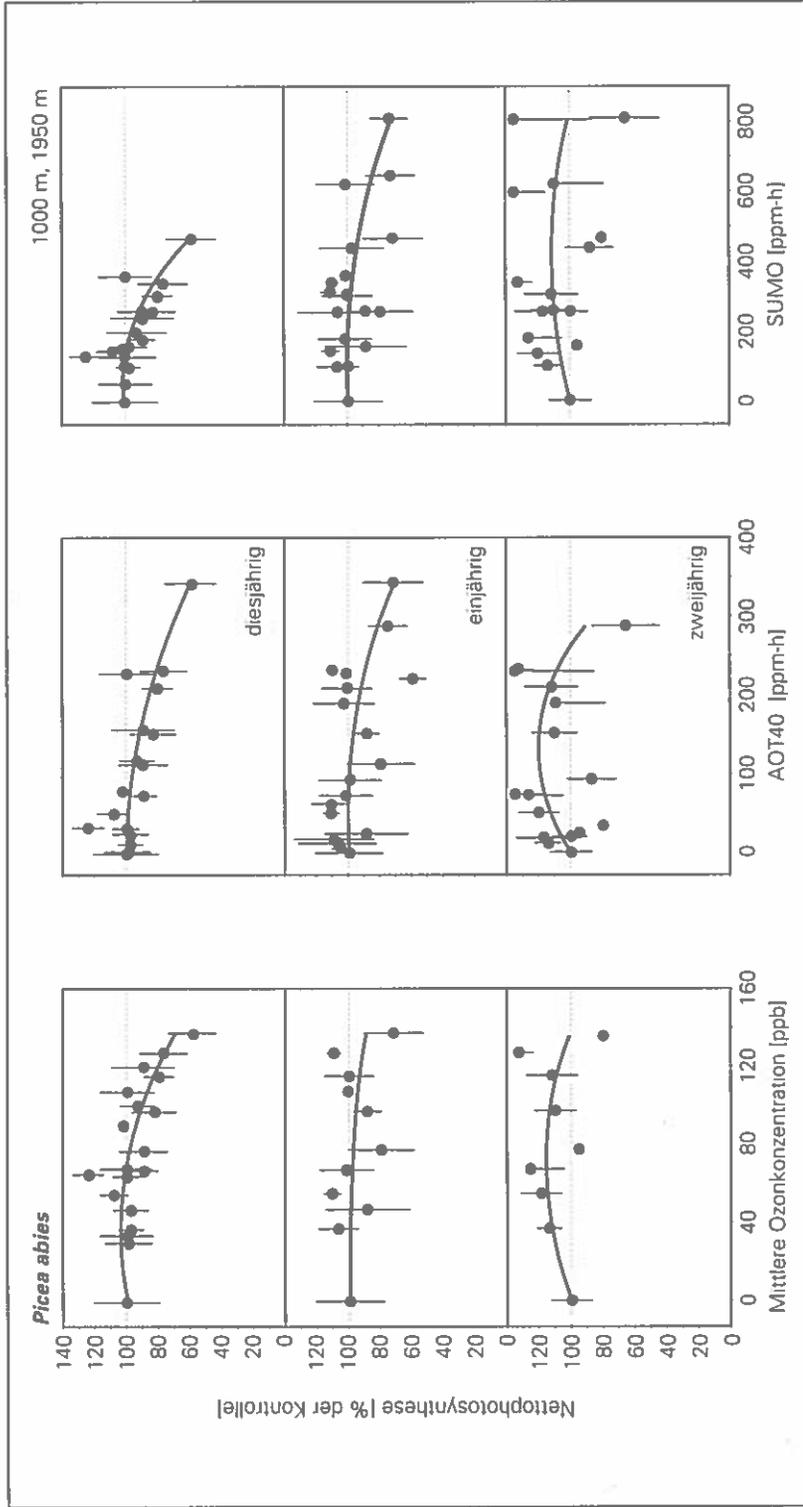
Selbst bei Zweigen, die mit einem Vielfachen der Ozonkonzentration der Umgebungsluft des Standortes belastet wurden (Mittelwert bis zu 140 ppb, Spitzen bis zu 230 ppb), zeigten sich, verglichen zu ozonfreien Kontrollen, nach 23 Wochen Ozonbelastung keine sichtbaren Schäden wie etwa das berühmte „Chlorotic Mottling“, keine Änderungen im 100-Nadelgewicht und der spezifischen Blattfläche (HAVRANEK und WIESER 1994b), sowie kein verringertes Zweigwachstum (WIESER und HAVRANEK 1996). Auch die Gehalte an Chlorophyll (Abb. 5.1) und anderer Chloroplastenpigmente ozonbelasteter Fichtennadeln (BERMADINGER-STABENTHEINER und WIESER unveröff.) und Zirbennadeln (WIESER 1999; WIESER et al. 2001) waren mit den Nadelspiegelwerten ozonfrei gehaltener Kontrollzweige vergleichbar.

5.2. Ozonwirkungen auf den Gaswechsel

5.2.1. Das Gaswechselverhalten unter definierten Bedingungen

Über 8 Vegetationsperioden hindurch durchgeführte vergleichende Gaswechsellmessungen unter definierten Bedingungen (Lichtsättigung, 350 ppm CO₂ Konzentration der Meßluft, Temperatur- und Luftfeuchteoptimum) ergaben, daß sich die gegenwärtigen Ozonkonzentrationen weder in 1000 m Seehöhe noch an der alpinen Waldgrenze signifikant auf die Photosynthesekapazität diesjähriger Fichten- (HAVRANEK et al. 1989, WIESER und HAVRANEK 1994, 1996, WIESER et al. 1991), Lärchen- (HAVRANEK und WIESER 1993) und Zirbennadeln (WIESER 2001a) auswirkten. Deutliche Symptome konnten erst nach langfristig einwirkenden mittleren Ozonkonzentrationen über 100 ppb festgestellt werden (Abb. 5.2). Die entsprechenden AOT40 und SUM0 Werte lagen bei 100 ppm-h beziehungsweise bei 200 ppm-h. Einjährige Nadeln reagierten etwas träger auf die Ozonbelastung und eine deutliche Verringerung der Photosyntheseleistung konnte erst bei AOT40 und SUM0 Werten über 300 beziehungsweise über 500 ppm-Stunden beobachtet werden (Abb. 5.2). Solch hohe externe Belastungen traten aber erst nach 2 Vegetationsperioden auf (WIESER und HAVRANEK 1996). Im Gegensatz dazu stieg die Photosyntheseleistung zwei- (Abb. 5.2) bis vierjähriger Nadeln (Daten nicht dargestellt) unter dem Einfluß erhöhter Ozonkonzentrationen sogar leicht an (WIESER und HAVRANEK 1996).

Abb. 5.2:
 Die Abhängigkeit der Nettphotosynthese dies-, ein- und zweijähriger Fichtennadeln (*Picea abies*) von der mittleren Ozonkonzentration, dem AOT40-Wert (AOT40) und der totalen externen Ozonodosis (SUMO) nach 12 bis 23 Wochen Belastung mit unterschiedlichen Ozonkonzentrationen. $n = 4-8 \pm SD$. Die Messungen erfolgten in situ bei konstanten Kammerbedingungen (Lichtsättigung, 21°C Nadeltemperatur, 10 PaPa⁻¹ relatives Wasserdampfdruckdefizit der Luft und 350 mmol mol⁻¹ CO₂) (Nach Wieser et al. 1996.)



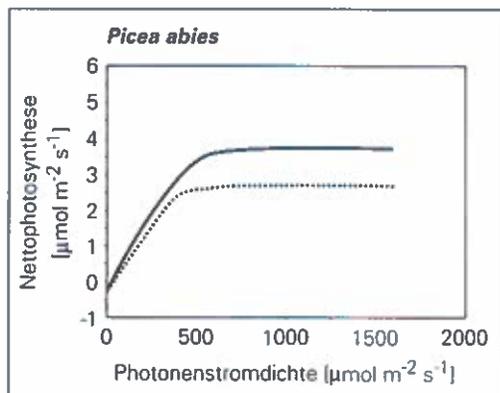


Abb. 5.3:
Die Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese einjähriger Nadeln junger Fichten (*Picea abies*) nach 16 Wochen Begasung mit ozonfreier Luft (durchgezogene Linie) und mit 100 ppb Ozon (punktierter Linie). Die Messungen erfolgten *in situ* bei konstanten Kammerbedingungen (21°C Nadeltemperatur, 10 Pa kPa^{-1} relatives Wasserdampfdruckdefizit der Luft und $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) (KRONFUß und WIESER unveröff.)

Die negative Wirkung von Ozon auf die Photosyntheseleistung basiert auf Veränderungen in der Funktion der Spaltöffnungen (Änderung der stomatären Leitfähigkeit) und/oder auf Veränderungen in der Kohlenstoff-assimilation (Veränderungen im Meso-phyll-Widerstand). Auf Grund einer funktionalen Verknüpfung ist es jedoch schwierig, diese beiden Komponenten auseinander zu halten. Einen detaillierteren Einblick in die Wirkung von Ozon ergibt erhält man aus der Analyse der Licht- und der CO_2 -Abhängigkeit des Kohlenstoffgaswechsels.

In unbelasteten Nadeln nimmt die CO_2 -Aufnahme mit steigender Lichtintensität bis zu einem Maximum (maximale CO_2 -Aufnahmerate) zu, bei der die Photosynthese lichtgesättigt ist (Abb. 5.3). Ozonstreß vermindert die

Nettophotosynthese bereits bei niedrigen Lichtintensitäten und die Lichtsättigung wird früher erreicht. Daher können ozongeschädigte Nadeln hohe Lichtintensitäten nicht mehr voll für die Stoffproduktion nutzen.

Neben der Lichtabhängigkeit wird die CO_2 -Aufnahmerate auch durch das Nutzungsvermögen der CO_2 -Konzentration in der Luft bestimmt. Mit zunehmender CO_2 -Konzentration in den Interzellularräumen wird in ozonfreien Kontrollen eine maximale CO_2 -Aufnahmerate erreicht (Abb. 5.4). Das ist bei der Fichte bei einer internen CO_2 -Konzentration von ca. 800 ppm CO_2 der Fall. Unter natürlichen Bedingungen, bei einer CO_2 -Konzentration von 350 ppm, liegt die CO_2 -Konzentration in den Interzellularräumen im Bereich der abnehmenden (linearen) Kurvensteigung (Pfeil in Abb. 5.4). Diese Steigung (das Verhältnis zwischen Nettophotosynthese und blattinterner CO_2 -Konzentration) der CO_2 -Effektkurve drückt die photosynthetische CO_2 -Nutzung (Carboxylierungseffizienz) aus und gilt als Maß für die *in vivo* Aktivität (Leistungsfähigkeit) des carboxylierenden Enzyms RUBISCO (FARQUHAR und SHARKEY 1982). Der Ozoneinfluß äußert sich, wie bereits vorhin bei der Lichtabhängigkeit gezeigt, in einer niedrigeren potenziellen CO_2 -Aufnahmerate bei CO_2 -Sättigung. Aber auch unterhalb des Bereiches der CO_2 -Sättigung, unter einer internen CO_2 -Konzentration von 800 ppm, ist unter dem Einfluß von Ozon die CO_2 -Aufnahme geringer als in ozonfrei gehaltenen Kontrollpflanzen. Die Carboxylierungseffizienz ist verringert, und ozongeschädigte Nadeln können das angebotene CO_2 nicht mehr voll ausnutzen.

Parallel zur Verringerung der CO_2 -Aufnahmerate verringert sich unter Ozoneinfluß auch die stomatare Leitfähigkeit, jedoch nimmt die CO_2 -Aufnahmerate stärker ab als der Öffnungsgrad der Spaltöffnungen (Abb. 5.5), und damit auch stärker als die Transpirationsrate. Dadurch verschlechtert sich auch der Wasserausnutzungskoeffizient, das Verhältnis von CO_2 -Gewinn zu Wasserdampfabgabe. Diese Verschlechterung der Kosten-Nutzen-Bilanz hinsichtlich Wasserverbrauch pro Kohlenstoffgewinn ist ein deutlicher Hinweis dafür, daß die Verengung der Spaltöffnungen allein nicht für den Rückgang der Nettophotosyntheseleistung unter Ozonstreß verantwortlich ist. Die durch langfristig einwirkende hohe Ozonkonzentration verursachte Verringerung der Spaltöffnungsweite dürfte vielmehr auf einen Anstieg der CO_2 -Konzentration in den Interzellularen zurückzuführen

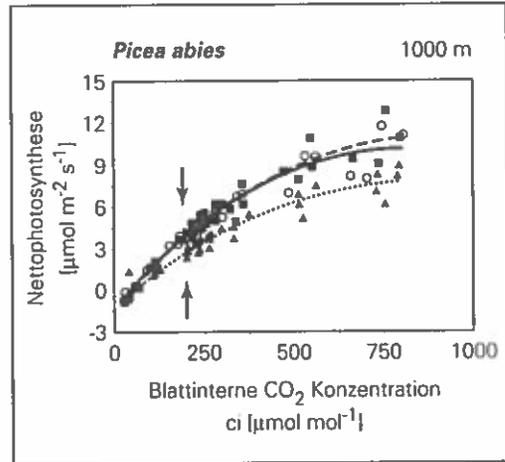


Abb. 5.4:

Die Abhängigkeit der Nettophotosynthese diesjähriger Nadeln einer Fichte (*Picea abies*) von der blattinternen CO_2 -Konzentration (c_i) nach 16 Wochen Begasung mit 0 (○), 55 (■) und 116 (▲) ppb Ozon. (Die Pfeile weisen auf c_i unter der natürlichen CO_2 -Konzentration der Umgebungsluft hin.) Die Messungen erfolgten *in situ* bei konstanten Kammerbedingungen (Lichtsättigung, 21°C Nadeltemperatur und 10 PaPa^{-1} relatives Wasserdampfdruckdefizit der Luft) (Aus WIESER und HAVRANEK 1994.)

sein, der sich auf Grund der verringerten Carboxylierungseffizienz in ozongestreiften Nadeln ergibt (REICH und AMUNDSON 1987, MATYSSEK et al. 1991, 1993, PELL et al. 1992, WALLIN et al. 1992, WIESER und HAVRANEK 1994, 1996). Demgegenüber sind bei einer chronischen Ozon-Exposition bisher keine irreversiblen strukturellen Veränderungen im Bereich der Primärreaktionen der Photosynthese (Thylakoidmembranen) festgestellt worden. Messungen zur Chlorophyllfluoreszenz an Zweigen erwachsener Fichten, die im Freiland eine Vegetationsperiode hindurch mit unterschiedlichen Ozonkonzentrationen begast wurden, ergaben keine Unterschiede in der Aufteilung der im Photosystem aufgefangenen Lichtquanten in photochemischen Elektronenfluß (q_p) und nicht-photochemische Wärmeabfuhr (q_n) (Abb. 5.6). Die photochemischen (q_p) und nicht-photochemischen (q_n) Quenching-Koeffizienten von Zweigen, die mit Außenluft beziehungsweise einer gegenüber der Außenluft erhöhten Ozonkonzentration begast wurden, unterschieden sich nicht signifikant von den Quenching-Koeffizienten ozonfreier Kontrollen. Auch in der maximalen Quantenausbeute unterschieden sich alle drei Varianten nicht voneinander, weder bei der Fichte (HAVRANEK et al. 1989) noch bei der Zirbe (WIESER 2001a).

Im Gegensatz zur Fichte, die als „ozontolerant“ gilt, ist die Lärche in der Literatur als eine Baumart beschrieben, die gegenüber Ozon „sehr empfindlich“ (DAVIS und

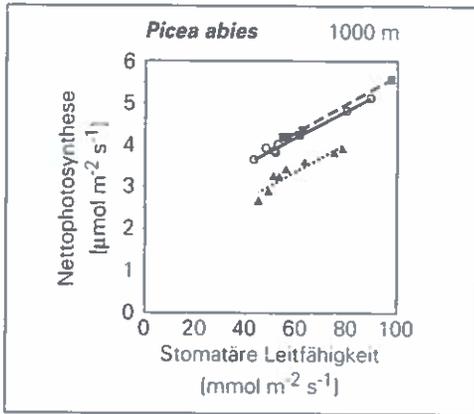


Abb. 5.5:

Die Beziehung zwischen der Nettophotosynthese und der stomatären Leitfähigkeit diesjähriger Nadeln einer Fichte (*Picea abies*) nach 16 Wochen Begasung mit 0 (○), 55 (■) und 116 (▲) ppb Ozon. Die Messungen erfolgten *in situ* bei konstanten Kammerbedingungen (Lichtsättigung, 21°C Nadeltemperatur, 10 Pa kPa⁻¹ relatives Wasserdampfdruckdefizit der Luft und 350 µmol⁻¹ CO₂) (Aus WIESER und HAVRANEK 1994.)

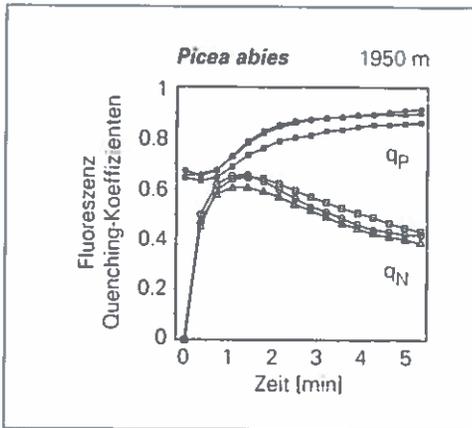


Abb. 5.6:

Mittlere photochemische (q_P) und nicht-photochemische (q_N) Quenching-Koeffizienten in einjährigen Nadeln einer Fichte (*Picea abies*) nach 10 Wochen Begasung mit 0 (○), 64 (■) und 102 ppb (▲) Ozon. $n = 6$. (Aus HAVRANEK, WIESER und BODNER 1989.)

WILHOUR 1976, VDI 1989) oder „mäßig empfindlich“ reagiert (CHAPPELKA und CHEVONE 1992). Kontinuierliche Messungen des Gaswechselverhaltens unter Standortsbedingungen, die auf dem Standort Talwiese im Zillertal in 1000 Seehöhe durchgeführt wurden, zeigten jedoch, daß sich die Ozonkonzentration der Umgebungsluft (Mittel 34 ppb; AOT40 3.6 ppm-h; SUM0 52 ppm-h) und auch eine gegenüber der Standortluft verdoppelte Ozonkonzentration (Mittel 68 ppb; AOT40 43 ppm-h; SUM0 104 ppm-h) nicht auf das Gaswechselverhalten von Lärchen in mittleren Lagen auswirkt. Sowohl der CO₂-Gaswechsel als auch die stomatäre Leitfähigkeit ozonbelasteter Zweige unterschied sich nicht von den Werten ozonfrei gehaltener Kontrollzweige (HAVRANEK und WIESER 1993).

Eine 18.5 stündige „Schockbegasung“ mit 1200 ppb Ozon (SUM0 22 ppm-h) verursachte hingegen an Langtrieb nadeln irreversible sichtbare Schäden; nicht jedoch an Kurztrieb nadeln (HAVRANEK und WIESER 1993), was auf Unterschiede in der Ozonaufnahme zwischen Lang- und Kurztrieb nadeln zurückzuführen ist.

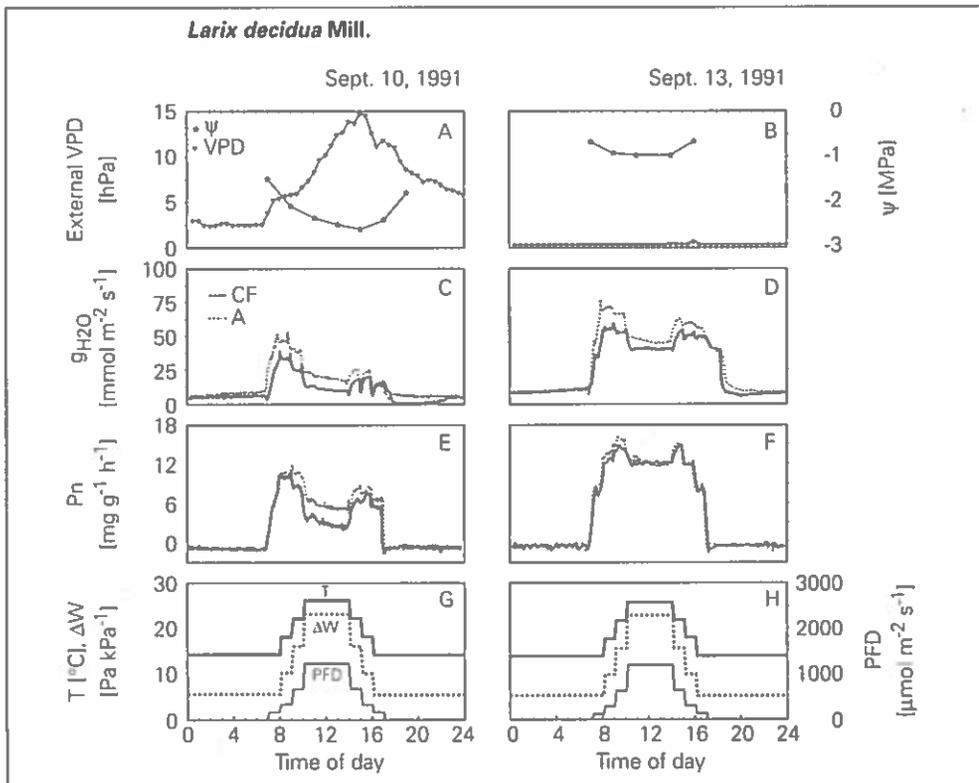
Diese Befunde belegen eindeutig, daß kurzfristige Spitzenbelastungen mit extrem hohen („unphysiologischen“, in der Natur nicht vorkommenden) Konzentrationen wesentlich gravierendere Folgen nach sich ziehen als langfristige Schadgasbelastungen mit niedriger Konzentration; und das obwohl die externe Dosis (SUM0) während der 18.5 stündigen „Schockbegasung“ mit 22 ppm-h wesentlich unter der am Standort im Verlauf einer Vegetationsperiode registrierten Dauerbelastung von ca. 120 ppm-h lag.

5.2.1. Das Gaswechselverhalten bei sich ändernden Umweltbedingungen - simulierte Tagesgänge

Obwohl sich die gegenwärtigen Ozonkonzentrationen nicht auf die Photosynthesekapazität erwachsener Koniferen auswirken, wäre es dennoch möglich, daß unter dem Einfluß der derzeit herrschenden Ozonkonzentrationen die Reaktionen des Gaswechsels auf sich ändernde Umweltbedingungen beeinträchtigt sein könnten. Zur Klärung dieser Frage wurde das Gaswechselverhalten von Zweigen, die unterschiedlichen Ozonbelastungen ausgesetzt waren, unter standardisierten (simulierten) Tagesgängen bei zu- und abnehmender Strahlung, Lufttemperatur und Feuchte miteinander verglichen (Abb. 5.7). Der Verlauf des CO_2 -Gaswechsels und der stomatären Leitfähigkeit unterschiedlich vorbehandelter Zweige wurde daher parallel in jeweils einer Gas-

Abb.5.7:

Der tageszeitliche Verlauf (A, B) des Dampfdruckdefizites (VPD) der Außenluft und des Nadelwasserpotentials (ψ); (C, D) der stomatären Leitfähigkeit ($g_{\text{H}_2\text{O}}$) und (E, F) der Nettophotosynthese (P_n) von Kurztriebknadeln einer Lärche nach Begasung mit ozonfreier Luft (durchgezogene Linie) bzw. mit der Ozonkonzentration der Umgebungsluft (strichlierte Linie) nach einer Trockenperiode (9. September) und nach zwei Regentagen (13. Sept. 1991). (G, H) Standardisierter Tagesgang der Nadeltemperatur (T), des relativen Wasserdampfdruckdefizites (Δw) und der Photonenstromdichte (PFD) innerhalb der Meßkammern (Aus MATYSSEK, HAVRANEK, WIESER und INNES 1997.)



wechselmeßkammer verfolgt (Abb. 5.7). Dabei zeigten sich unter identischen Kammerbedingungen keine Unterschiede im Gaswechselverhalten von Lärchen- (Abb. 5.7) und Fichtennadeln (WIESER et al. 1991) zwischen ozonfreien Kontrollen und solchen Zweigen, die mit der Ozonkonzentration des Standortes bzw. mit der doppelten Ozonkonzentration des Standortes mehrere Monate hindurch begast worden waren.

Unabhängig von der Ozonvorbehandlung war das Gaswechselverhalten jedoch sehr stark abhängig von den mikroklimatischen Bedingungen außerhalb der Meßkammer (WIESER et al. 1991) sowie vom Wasserzustand des Gesamtbaumes (HAVRANEK und WIESER 1993, WIESER und KRONFUß 1997). Diese externen und internen Größen hatten einen dominierenden Einfluß auf das Gaswechselverhalten während Ozoneffekte selbst bei zweifacher Außenbelastung nicht nachweisbar waren (Abb. 5.7). So hatte nach einer Trockenperiode am 10. September 1991, ein Tag mit hohem Wasserdampfsättigungsdefizit und niedrigem Nadelwasserpotential, dasselbe Zweigpaar einer Lärche wesentlich niedrigere Gaswechselintensitäten als am 13. September nach zwei Regentagen.

Im Gegensatz dazu zeigten sich bei Fichtenzweigen, die über 7 Wochen hindurch mit der dreifachen Ozonkonzentration der Standortluft begast worden waren, Einschränkungen in der Regulationsfähigkeit der Stomata (WIESER et al. 1991). Ähnliche Beobachtungen einer durch Ozon verursachten Beeinträchtigung in der Stomataregulation wurden auch von KELLER und HÄSLER (1984), MAIER-MAERCKER und KOCH (1991), PEARSON und MANSFIELD (1993) und GÖTZ (1996) beschrieben. MAIER-MAERCKER (1989) führte diese Verringerung der Regulationsfähigkeit der Stomata auf eine durch Ozon induzierte Delignifizierung der Zellwände der Begleit- und Schließzellen zurück.

5.3. Die Ozonaufnahme

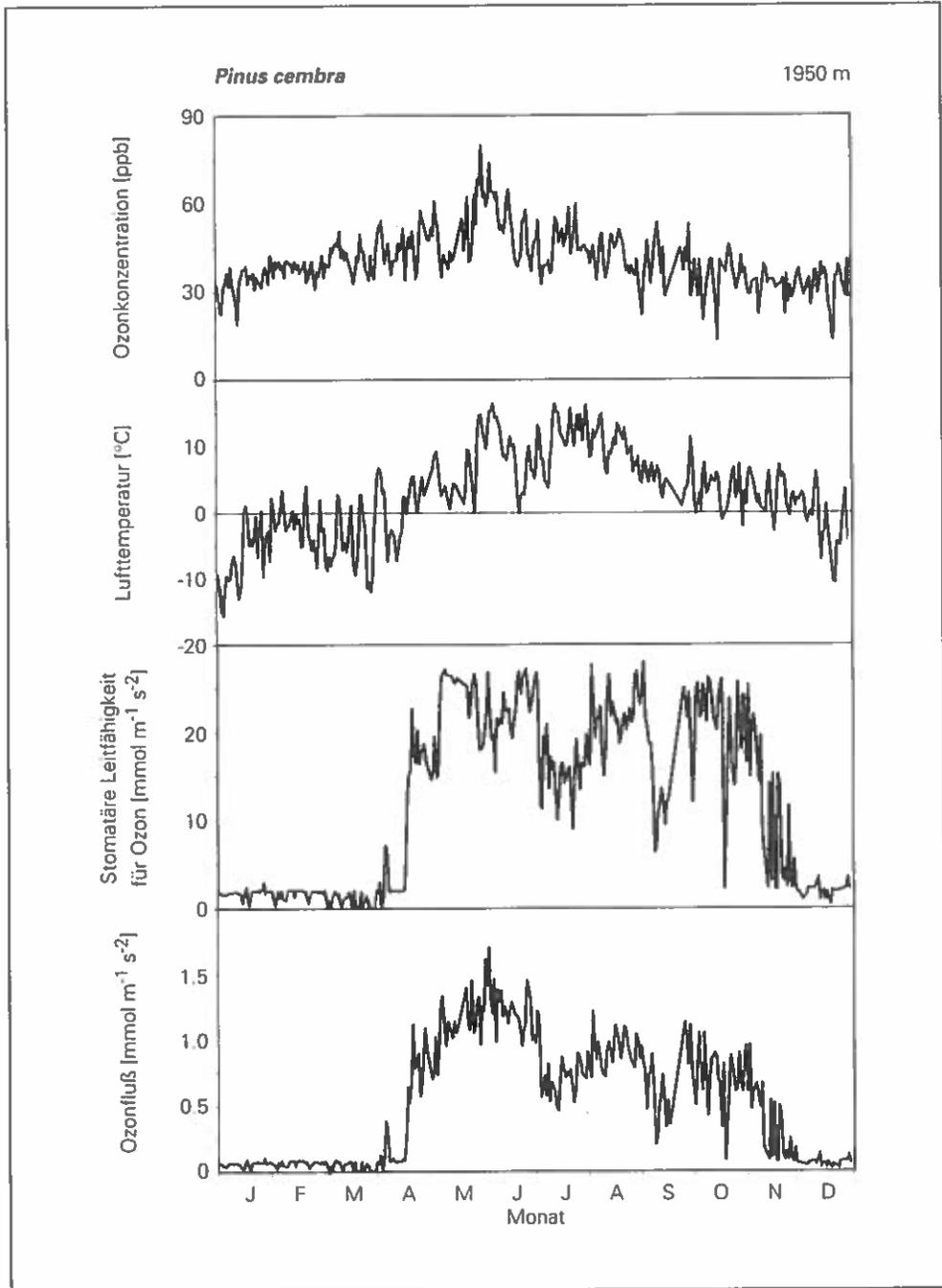
Die komplexen Reaktionsabläufe, welche zur Entwicklung irgendwelcher durch Ozon verursachter Symptome führen, sind bis heute noch nicht vollständig aufgedeckt. Damit Ozon überhaupt Schäden im Nadelinneren verursachen kann, muß es über die Stomata ins Nadelinnere eindringen. Der Fluß von Ozon in die Nadeln wird aber im wesentlichen durch die Öffnungsweite der Stomata bestimmt. Diese wiederum wird von Umweltbedingungen beeinflusst, die mit Luftschadstoffen überhaupt nichts zu tun haben (WIESER 2001b).

5.3.1. Der saisonale Verlauf der Ozonaufnahme

Abbildung 5.8 zeigt den saisonalen Verlauf der Ozonkonzentration, der Lufttemperatur, der stomatären Leitfähigkeit für Ozon und des Ozonflusses in die Nadeln einer Zirbe an der alpinen Waldgrenze. Ozon zeigt einen ausgeprägten Jahresgang mit hohen Konzentrationen während der Sommermonate und niedrigen Werten im

Abb. 5.8:

Jahresgang der Tagesmittelwerte der Ozonkonzentration, der Lufttemperatur, der stomatären Leitfähigkeit für Ozon und des Ozonflusses ins Nadelinnere sonnenexponierter Zirbenzweige (*Pinus cembra*) an der alpinen Waldgrenze. (Aus WIESER et al. 1999.)



Winter. Die hohen Ozonwerte im Frühling und im Frühsommer sind auf eine Akkumulation von Ozonvorläufersubstanzen während heißer, trockener und strahlungsintensiver Perioden zurückzuführen (STOCKWELL et al. 1997, VECCI und VALLI 1999), wodurch die photochemische Bildung von Ozon begünstigt wird (CHAMEIDES und LODGE 1992). Der Ozonfluß in das Nadelinnere ist ebenfalls während der Vegetationsperiode am höchsten und während des Winters nahezu null. Der Abfall im Herbst sowie der Anstieg in der Ozonaufnahmerate im Frühjahr folgt im wesentlichen den saisonalen Temperaturänderungen (Abb. 5.8).

5.3.2. Die Abhängigkeit der Ozonaufnahme von Klimafaktoren

Während der kalten Jahreszeit wird die Durchlässigkeit der Stomata primär vom Temperaturgeschehen der vorangegangenen Nacht bestimmt. Sowohl bei der Zirbe (Abb. 5.9) als auch bei der Fichte (KÖRNER und PERTERER 1988) sind die Stomata geschlossen, wenn das Minimum der Lufttemperatur der vorangegangenen Nacht auf Werte unter -4 bis -5°C absinkt und die Nadeln gefroren sind (WIESER 2000). Unter solchen Bedingungen erfolgt der Gasaustausch lediglich über die Kutikula, die für Ozon praktisch undurchlässig ist (KERSTIENS und LENDZIAN 1989).

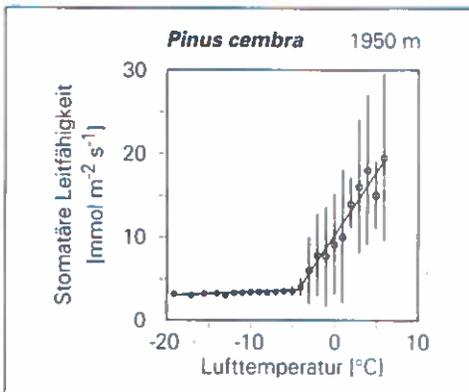
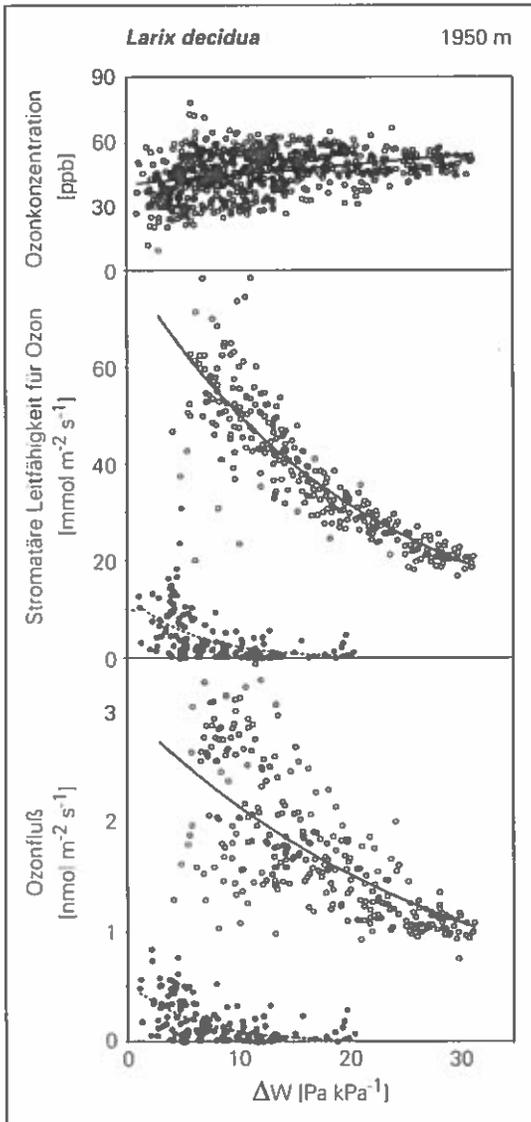


Abb. 5.9: Die Abhängigkeit des Tagesmaximums der stomatären Leitfähigkeit der letzten drei Nadeljahrgänge sonnenexponierter Zirbenzweige (*Pinus cembra*) von der Lufttemperatur während des Winters (Dezember bis März, ●), sowie während des Frühjahrs und im Herbst (○). Jeder Datenpunkt ist das Mittel aus 5 bis 15 Halbstundenmittelwerten \pm SD. (Aus WIESER 2000)

Während der Vegetationsperiode hingegen, wenn die Öffnungsbereitschaft der Stomata nicht durch niedrige Temperaturen eingeschränkt wird, sind vor allem die Strahlungsintensität, das Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft und der Bodenwassergehalt jene Umweltfaktoren, die sich auf die Ozonaufnahme auswirken. Eine Analyse der vorhandenen Ozon-, Klima- und Gaswechseldaten ergab, daß sowohl in 1000 m Seehöhe als auch an der alpinen Waldgrenze die Ozonkonzentration mit zunehmendem Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft ansteigt (Abb. 5.10). Da hohe Sättigungsdefizite im allgemeinen während Perioden mit hoher Temperatur und hoher Einstrahlung auftreten, sind unter solchen Witterungsbedingungen auch die luftchemischen Bildungsprozesse für Ozon begünstigt.

Ein Anstieg des relativen Wasserdampf-sättigungsdefizites der Luft führte jedoch bei der Fichte (WIESER und HAVRANEK 1993a), der Zirbe (WIESER et al. 2000) und bei der Lärche (WIESER und HAVRANEK 1995) gleichzeitig auch zu einer Verringerung der stomatären Öffnungsweite, was einen natürlichen Schutz der Bäume gegen allzu hohe

Abb. 5.10:
 Halb-Stunden-Mittelwerte der Ozonkonzentration (oben), der stomatären Leitfähigkeit für Ozon (Mitte) und des Ozonflusses ins Innere von Kurztriebnaedeln einer Lärche (*Larix decidua*) an der alpinen Waldgrenze während der Tagstunden (Photonenstromdichte $> 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; offene Symbole) und während der Dämmerung und Nachtstunden (Photonenstromdichte $< 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; geschlossene Symbole) in Abhängigkeit vom relativen Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft (Δw). (Aus WIESER und HAVRANEK 1996)



Wasserverluste darstellt. In der Regel fällt dieser trockenheitsbedingte Spaltenschluß mit dem Auftreten der höchsten Ozonkonzentrationen am Standort zusammen, was eine deutliche Verringerung des Ozonflusses ins Nadelinnere zur Folge hat (Abb. 5.10).

Dieser Effekt kann sich während länger anhaltender Trockenperioden noch verstärken (HAVRANEK und WIESER 1993, WIESER und HAVRANEK 1993a, 1995), da die Bäume auf Bodenwasserstreß mit einem verstärkten Stomaschluß reagieren (HINCKLEY et al. 1978, REICH und HINCKLEY 1989, WIESER und KRONFUB 1997).

Überraschenderweise waren auch während der Nacht die Stomata bei der Fichte (WIESER und HAVRANEK 1993a), der Zirbe (WIESER et al. 2000) und bei der Lärche (WIESER und HAVRANEK 1995; Abb. 5.10) nicht vollständig geschlossen; und die nächtlichen Ozonaufnahmeraten lagen bei 3 bis 15% der maximalen Flußraten, die während der Tagstunden ermittelt wurden. (SKARBY et al. 1987, WIESER und HAVRANEK 1993a, 1995, WIESER et al. 2000).

5.3.3. Variation innerhalb der Baumkrone

Unterschiedliche mikroklimatische Bedingungen innerhalb einer Baumkrone beeinflussen auch die Morphologie der Nadeln und die Physiologie der Spaltöffnungen. Unter vergleichbaren Bedingungen ist bei der Lärche die stomatäre

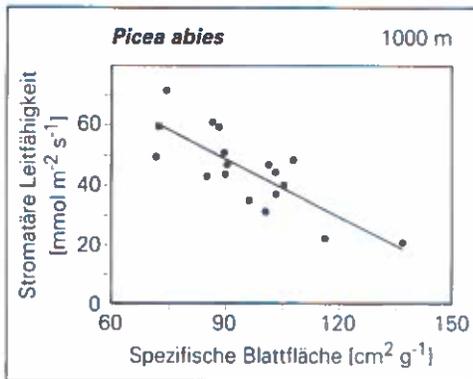


Abb. 5.11:
Die Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit einjähriger Fichtennadeln (*Picea abies*) von der Spezifischen Blattfläche (= das Verhältnis von Gesamtoberfläche zu Nadelrockengewicht). Die Messungen erfolgten bei konstanten Kammerbedingungen (Lichtsättigung, 21°C Nadeltemperatur, 10 PaPa⁻¹ relatives Wasserdampfdruckdefizit der Luft und 350 μmol mol⁻¹ CO₂) (Verändert nach WIESER und HAVRANEK 1993b.)

Leitfähigkeit von Nadeln an Langtrieben höher als die von Nadeln an Kurztrieben (WIESER und HAVRANEK 1995). An den Langtrieben sind die Nadeln einzeln angeordnet, weshalb die Selbstbeschattung geringer ist. Aus diesem Grund wird eine Differenzierung in Richtung Sonnennadeltyp eher gefördert als in den dichteren Nadelbüscheln der Kurztriebe.

Bei der Fichte nimmt die stomatäre Leitfähigkeit ebenfalls mit zunehmendem Sonnennadelcharakter der Nadeln zu (Abb. 5.11), der durch eine Abnahme der spezifischen Blattfläche, dem Verhältnis von Gesamtoberfläche zu Nadelrockengewicht, charakterisiert wird. Je höher das Strahlungsangebot am Ast beziehungsweise am Zweig ist, desto ausgeprägter ist der Sonnennadelcharakter und desto niedriger die spezifische Blattfläche. Ähnliche Abhängigkeiten zwischen

Gaswechselintensität und spezifischer Blattfläche sind auch für andere Baumarten bekannt (OREN et al. 1986, BAUER und MARTHA 1981, MASAROVICOVA und STEFANIK 1990).

Weiters konnte gezeigt werden, daß die stomatäre Leitfähigkeit mit zunehmender Bestandstiefe und der damit einhergehenden Lichtabschwächung in Abhängigkeit von der Belaubungsdichte und der Verteilung der Nadeln im Bestandesraum, abnimmt (DANG et al. 1997, FREDERICKSEN et al. 1995, IACOBELLI und MCCAUGHERY 1993, LEVERENZ et al. 1982). SAMUELSON und KELLY (1997) zeigten, daß der Ozonfluß in die Blätter junger Bäume im Unterwuchs geringer ist, als in Blättern lichtexponierter Zweige im Kronendach erwachsener Bäume. Die höhere Ozonaufnahme im Bereich des Kronendaches ist aber auch auf einen verminderten Transport und auf verstärkten Abbau von Ozon in tieferen Bestandesschichten zurückzuführen (FUENTES et al. 1992).

5.3.4. Die Abhängigkeit der Ozonaufnahme von der Nähstoffversorgung

Neben klimatischen Faktoren ist die Ozonaufnahme auch von der Nährstoffversorgung abhängig. Gut mit Nährstoffen versorgte Bäume tendieren zu weiter geöffneten Stomata (WIESER und HAVRANEK 1993b) und damit auch zu einer potenziell höheren Aufnahme von Schadgasen (POLLE et al. 1999). Obwohl die Stomata gedüngter und ungedüngter Fichten sehr ähnlich auf eine Zunahme des relativen Sättigungsdampfdruckdefizites der Luft sowie auf einen darauf folgenden abrupten Hell-Dunkel-

Wechsel reagierten, fiel die Reaktion der Stomata auf sich ändernde Umweltbedingungen bei den gedüngten Fichten etwas stärker aus als bei den ungedüngten Kontrollen (Abb. 5.12).

So führte eine Erhöhung des relativen Sättigungsdampfdruckdefizites der Luft von 10 auf 30 Pa kPa^{-1} (Abb. 5.12; Stunde null) nach zwei Stunden bei den gedüngten Fichten zu einer Verminderung der stomatären Leitfähigkeit um 30% und bei den ungedüngten nur um rund 25%.

Ein wesentlich stärkerer Spaltenschluß erfolgte erwartungsgemäß beim anschließenden Hell-Dunkel-Wechsel (Abb. 5.12; Stunde zwei). Nach zwei Stunden Dunkelheit verringerte sich die Öffnungsweite der Stomata gedüngter Fichten auf 19% des Startwertes (100%), die der ungedüngten Kontrollen jedoch lediglich auf 30% des Startwertes. Austrocknungsversuche zeigten ebenfalls, daß ungedüngte Fichten stärker transpirieren und ihre Spaltöffnungen träger schließen als gedüngte Vergleichszweige (WIESER und HAVRANEK 1993b), und damit zu einer potenziell höheren Aufnahme von Ozon tendieren.

5.3.5. Die Altersabhängigkeit der Ozonaufnahme

Neben mikroklimatisch bedingten Unterschieden wird die stomatäre Leitfähigkeit aber auch in einem wesentlichen Maß vom Baum- und Nadelalter beeinflusst. Bei Fichten nimmt die stomatäre Leitfähigkeit (Abb. 5.13) und damit auch der Fluß von Ozon ins Nadelinnere sowohl in der Sonnen- als auch in der Schattenkrone signifikant mit zunehmendem Baumalter ab (WIESER et al. 1999, 2000).

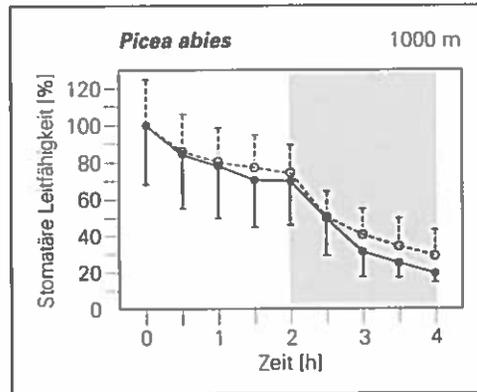


Abb. 5.12:

Der zeitliche Verlauf der stomatären Leitfähigkeit einjähriger Nadeln gedüngter (●; durchgezogene Linie) und ungedüngter (○; strichlierte Linie) Fichten (*Picea abies*) nach Erhöhung des relativen Sättigungsdampfdruckdefizites der Luft von 10 auf 30 Pa kPa^{-1} (Stunde 0) und einem anschließenden Hell-Dunkel-Wechsel (Stunde 2). Ausgangswert (100%) 44 ± 14 (gedüngt) bzw. $41 \pm 11 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (ungedüngte) Fichten; $n = 9 \pm \text{SD}$. (Verändert nach WIESER und HAVRANEK 1993b.)

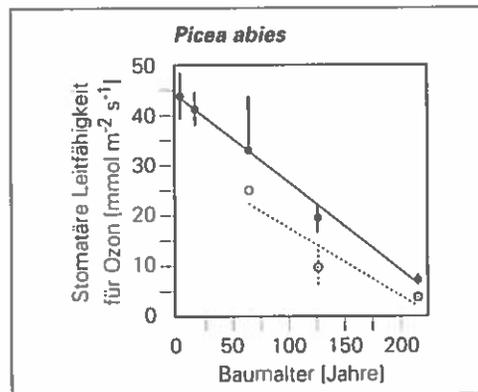


Abb. 5.13:

Die Abhängigkeit der mittleren stomatären Leitfähigkeit für Ozon während der Vegetationsperiode (Mai bis Oktober) in diesjährigen Sonnen- (geschlossene Symbole) und Schatten- (offene Symbole) von Fichten (*Picea abies*) vom Baumalter. $n = 1 - 4 \pm \text{SD}$ (Nach WIESER et al. 2000b.)

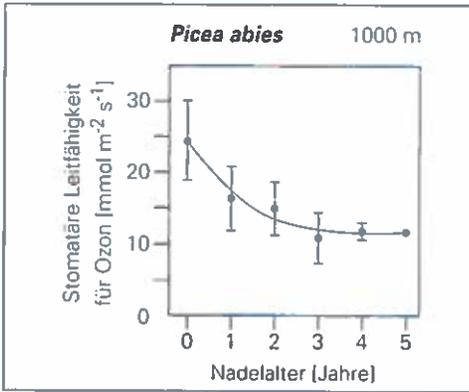


Abb. 5.14: Die Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit für Ozon in der Schattenkrone einer 65 Jahre alten Fichte (*Picea abies*) vom Nadelalter. $n = 8 \pm \text{SD}$. Die Messungen erfolgten in situ bei konstanten Kammerbedingungen (Lichtsättigung, 21°C Nadeltemperatur, 10 PaPa^{-1} relatives Wasserdampfdruckdefizit der Luft und $350 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) (Aus WIESER et al. 1996.)

Aber auch innerhalb eines Baumes verringert sich die stomatäre Leitfähigkeit mit zunehmendem Alter der Nadeln (Abb. 5.14; vergl. Dazu auch LEVERENZ et al. 1982, REICH et al. 1992).

5.3.6. Die Seehöhenabhängigkeit der Ozonaufnahme

Bei gleichaltrigen Bäumen wird der Ozonfluß ins Nadelinnere auch von der Seehöhe beeinflusst. Er ist an tiefer gelegenen Standorten geringer als an der alpinen Waldgrenze (Abb. 5.15). Der Grund dafür sind einerseits niedrigere mittlere Ozonkonzentrationen (MILLER et al. 1993, SMIDT 1993) sowie andererseits eine größere Luft- und Bodentrockenheit auf Talstandorten. Letzteres führt vor allem während der Nachmittagsstunden häufig zu einer Verringerung der stomatären Öffnungsweite. Dieses Gaswechselverhalten ist in tieferen Lagen stärker ausgeprägt und fällt dort mit dem Zeitpunkt zusammen, an dem während des ausgeprägten Ozon-Tagesganges (vergl. Abb. 4.2 oben) die höchsten Ozonkonzentrationen auftreten (WIESER und HAVRANEK 1995, 1996)

Die Daten (WIESER et al. 1999, 2000) erlauben auch eine Abschätzung der kumulativen Ozonaufnahme während einer Vegetationsperiode. Bei diesen Berechnungen muß man jedoch berücksichtigen, daß sich mit zunehmender Seehöhe die Vegeta-

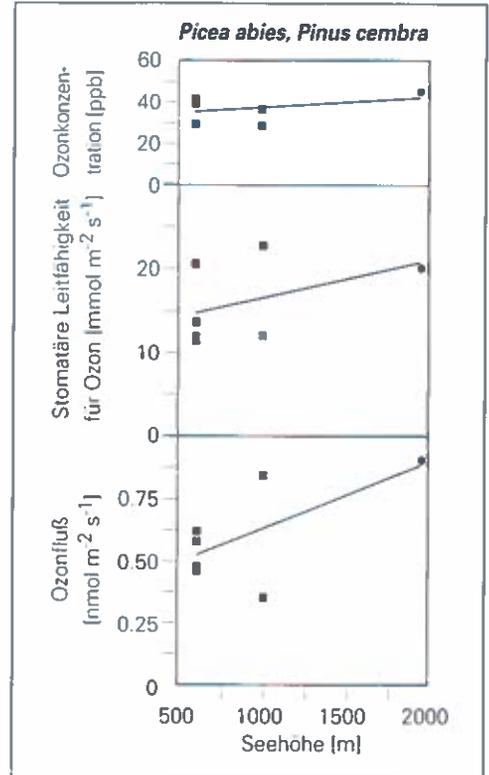


Abb. 5.15: Die mittlere Ozonkonzentration (oben), die mittlere stomatäre Leitfähigkeit für Ozon (Mitte) und der mittlere Ozonfluß während der Vegetationsperiode (Mai bis Oktober) in 60 bis 65 Jahre alten Fichten (*Picea abies*) und Zirben (*Pinus cembra*) in Abhängigkeit von der Seehöhe. Die Messungen wurden während der Jahre 1987 bis 1996 durchgeführt. (Nach WIESER et al. 2000b.)

tionsperiode (der schneefreie Zeitraum) von etwa 250 Tagen im Bereich der Talsole auf zirka 180 Tage an der alpinen Waldgrenze verkürzt. (HAVRANEK und TRANQUILLINI, 1995). Unter dieser Voraussetzung beträgt die kumulative Ozonaufnahme von Nadeln immergrüner Koniferen $11.4 \pm 1.7 \text{ mmol m}^{-2}$ Gesamtnadelfläche im Bereich inneralpiner Tällagen und erreicht an der alpinen Waldgrenze rund 14 mmol m^{-2} Gesamtnadelfläche (WIESER et al. 2000). Diese Aufnahmeleistungen liegen somit rund 50% unter jener kritischen kumulativen Ozonbelastung von 21 mmol m^{-2} Gesamtnadelfläche, die nach langfristiger Exposition experimentell erhöhter Konzentrationen (Mittel über 100 ppb, vergl. Abb. 5.2) zu statistisch signifikanten Einschränkungen in der Nettphotosyntheseleistung erwachsener Koniferen führte (WIESER 2001a). Solche experimentellen Dauerbelastungen entsprechen aber Konzentrationsbereichen, die zwei bis drei mal so hoch sind wie sie derzeit in Waldgebieten Österreichs gemessen werden.

5.4. Der Entgiftungsmetabolismus

Ozoneffekte sind nicht nur von der aufgenommenen Ozonmenge abhängig, sondern auch von der Fähigkeit einer Pflanze, das aufgenommene Ozon und seine reaktiven Folgeprodukte durch Antioxidantien und bestimmte Enzymsysteme unschädlich zu machen (POLLE 1998). Solche Entgiftungsprozesse sind aber nicht ausschließlich für Ozon spezifisch, können jedoch durch Ozon (MEHLHORN et al. 1986, BARNES 1972, WIESER et al. 1998) oder auch durch andere Streßfaktoren, wie z.B. Bodentrockenheit (KRONFUß et al. 1998) induziert werden.

Die Entgiftungskapazität für Sauerstoffradikale steigt mit der Meereshöhe an (POLLE, WIESER und HAVRANEK 1995, WILDI und LÜTZ 1996). An der Waldgrenze sind Bäume nicht nur höheren Ozonkonzentrationen und Aufnahmeleistungen (WIESER und HAVRANEK 1995, WIESER et al. 2000), sondern auch niedrigeren Temperaturen und einem höheren Strahlungsangebot ausgesetzt als in tieferen Lagen (vergl. dazu auch WIESER und HAVRANEK 1996). Parallel zu der mit der Höhenlage zunehmenden photooxidativen Belastung steigt in Fichtennadeln auch der Gehalt an apoplastischem Ascorbat an. Dieser ist an der Waldgrenze rund 25% höher als in 1000 m Seehöhe (POLLE, WIESER und HAVRANEK 1995). Die Gehalte an Gesamtascorbat und wasserlöslichen Thiolen in den Nadeln nehmen ebenfalls mit der Seehöhe zu (POLLE und RENNINGER 1992, TAUSZ et al. 1996b, BERGMADINGER-STABENTHEINER 1995).

Obwohl in Nadeln von Koniferen Antioxidantien generell vorhanden sind, ist die kritische Frage die, ob diese Pools verfügbar sind, wenn Ozon in die Nadeln eintritt und ob auch ihre Regeneration rasch und effizient ablaufen kann.

Die ersten Abwehrreaktionen finden dabei bereits im extrazellulären Raum des Mesophylls statt und können durch Ozonstreß stimuliert werden (POLLE, WIESER und HAVRANEK 1995). Während bei einem Ozoneintrag im Bereich der Umgebungsozonkonzentration die schon vorhandenen Entgiftungsmechanismen wirksam werden,

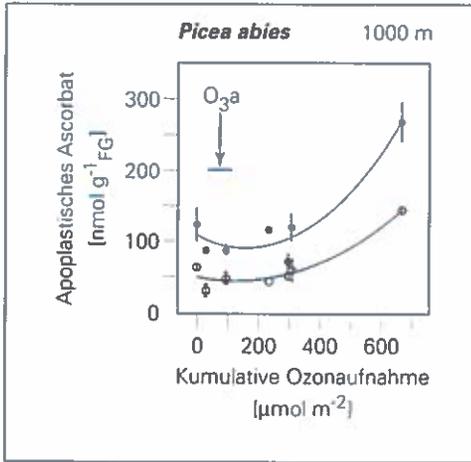


Abb. 5.16:
Die Abhängigkeit von Gesamtascorbat (geschlossene Symbole) und reduziertem Ascorbat (offene Symbole) im Apoplasten dies-jähriger Fichtennadeln (*Picea abies*) von der aufgenommenen Ozonmenge. Der Pfeil markiert die Aufnahmerate bei Umgebungs-ozon (Verändert nach POLLE, WIESER und HAVRANEK 1995.)

führte in Fichtennadeln eine 17-stündige Kurzzeitbelastung mit Ozonkonzentrationen um 800 ppb zu einem weiteren Anstieg der Gehalte an apoplastischem Ascorbat (Abb. 5.16).

Auch im Symplasten, wo das durch Ozon oxidierte apoplastische Ascorbat zur Rückreaktion über den Ascorbat-Glutathion-Zyklus hintransportiert werden muß, stieg der Gehalt an reduziertem Ascorbat leicht an (POLLE, HAVRANEK und WIESER 1995). Da sich nach solchen kurzzeitigen Spitzenbelastungen auch das Verhältnis von reduziertem zu oxidiertem Ascorbat im Apoplasten nicht änderte, muß angenommen werden, daß sich der apoplastische Ascorbatpool an den erhöhten oxidativen Streß angepaßt hat, um eine höhere Effizienz der Ozonentgiftung zu erzielen. Dabei reagierten aber nur 5 - 10% des apoplastischen Ascorbats mit dem aufgenommenen Ozon (POLLE, HAVRANEK und WIESER 1995); die anderen Reaktionen mit Ozon sind derzeit noch unbekannt.

Demgegenüber führte eine Langzeitbelastung mit Ozonkonzentrationen, die dem zwei- bis dreifachen der Konzentration des Standortes entsprachen (physiologisch relevante Konzentrationen) weder bei der Zirbe (WIESER 1999) noch bei der Fichte (Abb. 5.17) zu einer Erhöhung der Nadelspiegelwerte von Ascorbat und Glutathion.

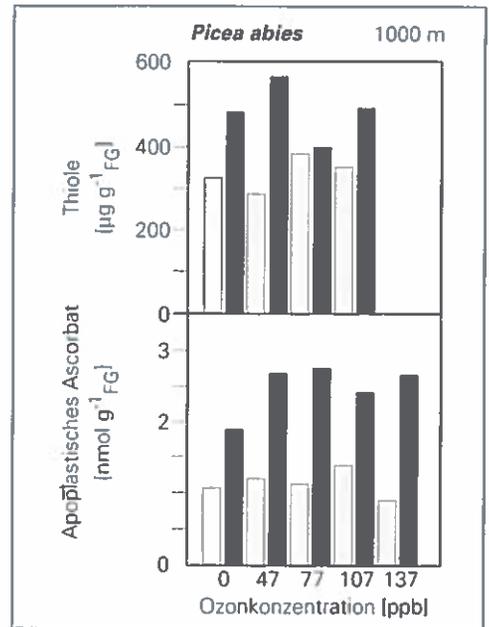


Abb. 5.17:
Thiolo- (oben) und Gesamt-Ascorbatgehalte (unten) in dies- (offene Balken) und ein-jährigen Nadeln (geschlossene Balken) einer Fichte (*Picea abies*) in Abhängigkeit von der mittleren Ozonkonzentration nach 23 Wochen Belastung (BERMADINGER-STABENTHEINER und WIESER unveröff.)

5.5. Risikoabschätzung der Ozonbelastung

Ziel einer ökologischen Risikoabschätzung ist es, den Einfluß von Umweltveränderungen auf die natürlichen Ressourcen zu bemessen. Im Falle von Ozon geht es um den Einfluß der ansteigenden troposphärischen Ozonkonzentration und dem daraus resultierenden Gefährdungspotenzial für die Vegetation. Sehr häufig werden dafür statistische Analysen herangezogen, bei denen Änderungen im Zuwachs oder in der Biomasseproduktion mit der Ozonbelastung korreliert werden. Obwohl solche empirischen Expositions-Wirkungsbeziehungen für intensiv bewirtschaftete landwirtschaftliche Kulturlflächen (Monokulturen) erarbeitet wurden (HECK et al. 1983, USEPA 1986), reichen solche Ansätze nicht für eine Risikoabschätzung komplexerer, weniger intensiv genutzter Gebiete, wie beispielsweise für Waldbestände (TAYLOR 1994).

Die Beziehung zwischen Änderungen in der Photosynthesekapazität und der externen Ozonbelastung ist in Abb. 5.2 dargestellt, wobei die Exposition als mittlere Ozonkonzentration, als AOT40 oder als SUM0 angegeben ist. Im allgemeinen ergeben sich solche Expositions-Wirkungsbeziehungen auf Grund linearer oder nicht linearer Regressionsanalysen. Ozon kann seine phytotoxische Wirkung jedoch erst entfalten, nachdem es über die Spaltöffnungen in das Innere der Nadeln eingedrungen ist (TINGEY & TAYLOR 1982). Die kritische interne physiologisch wirksame Ozon-dosis ab deren Überschreitung signifikante Effekte auftreten, kann mit Hilfe der „Grenzlinienanalyse“ dargestellt werden (Abb. 5.18). Die Grenzlinie in Abb. 5.18 zeigt jene Schwelle unter der die Kombination aus Expositionsdauer und kumulativer Ozonaufnahme zu keinen statistisch signifikanten Einschränkungen der Nettophotosynthesekapazität gegenüber ozonfreien Kontrollen führt. In erwachsenen Fichten in Hochlagen treten solche erst nach 70 Tagen auf, wenn die kumulative Ozonaufnahme 21 mmol m^{-2} Gesamtnadelfläche übersteigt (Abb. 5.18).

Solche „echten Dosis-Wirkungsbeziehungen“, die nur von gezielten physiologischen Untersuchungen in

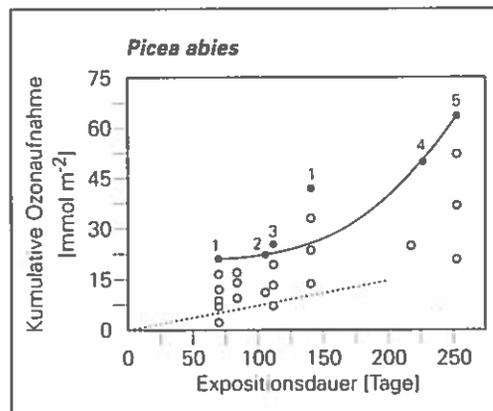


Abb. 5.18:

Kritische, intern physiologisch wirksame Ozon-dosis. Die Grenzlinie zeigt jene Schwelle über der die Kombination aus Expositionsdauer und kumulativer Ozonaufnahme bei erwachsenen Fichten in Hochlagen zu statistisch signifikanten Einschränkungen ($P < 0.05$) der Nettophotosynthesekapazität gegenüber ozonfreien Kontrollen führte (Geschlossene Symbole: mittlere Ozonkonzentrationen (1) 137 ppb, (2) 115 ppb, (3) 127 ppb, (4) 121 ppb, (5) 132 ppb). Offene Symbole charakterisieren statistisch nicht signifikante Unterschiede bei mittleren Ozonkonzentrationen < 100 ppb. Die strichlierte Linie zeigt die kumulative Ozonaufnahme während der Vegetationsperiode immergrüner Koniferen in Hochlagen (Verändert nach WIESER 2001a).

Freiland hergeleitet werden können, müssen letztlich auch die Basis für eine forstökologische Risikoabschätzung bezüglich Ozon bilden.

Zur Abschätzung des Ozon-Risikos für Waldökosysteme, das auf der kumulativen Ozonaufnahme basiert (Abb. 5.18), gibt es eine ganze Reihe empirischer Modellsätze zur Berechnung des Ozonflusses, über die Spaltöffnungsweite und die aktuelle Ozonkonzentration am Standort (z. B. SIEGWOLF, WIESER und TENNHUNEN 1994, KÖRNER et al. 1995, WIESER 1997a). Solche empirische Modelle beinhalten die Phänologie (Jahreszeit), Klimafaktoren (Strahlung, Temperatur, Luft- und Bodenfeuchte) und müssen auch für verschiedene Arten parametrisierbar sein (EMBERSON 1997).

Eine gängige Methode zur Analyse der stomatären Leitfähigkeit und damit auch des Ozonflusses ist ein multiplikativer Ansatz (JARVIS 1976, BALDOCCHI et al. 1987) entsprechend der Gleichung:

$$GO_3 = G_{MAX} \cdot G_{POT} \cdot G_{LICHT} \cdot G_{TEMP} \cdot G_{VPD} \quad (\text{Gleichung 5.1})$$

Dabei ist GO_3 die stomatäre Leitfähigkeit für Ozon. G_{MAX} ist die maximale Leitfähigkeit für Ozon bezogen auf die Gesamtnadeloberfläche. G_{POT} , G_{LICHT} , G_{TEMP} und G_{VPD} sind Einschränkungsfaktoren für G_{MAX} , ausgedrückt in relativen Einheiten von 0 bis 1; und zwar in Abhängigkeit von der Jahreszeit (G_{POT}), der Photonenstromdichte (G_{LICHT}), der Lufttemperatur (G_{TEMP}) und dem Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft (G_{VPD}). Der Ozonfluß ins Nadelinnere wird dann entsprechend dem ersten Fickschen Gesetz berechnet (vergl. Kap. 4.3.2; Gleichung 4.1).

Für die Hauptbaumart Fichte sind die aus der Literatur entnommenen empirischen Beziehungen (JONES 1992, EMBERSON 1997) und Parameter, die zur Berechnung der einzelnen Glieder der Gleichung 5.1 angewendet wurden, in Tabelle 5.1 zusammengefaßt.

Tabelle 5.1:

Empirische Funktionen zur Ermittlung der Ozonaufnahme diesjähriger Fichtennadeln. Aus (EMBERSON, WIESER und ASHMORE 2000).

Leitfähigkeit	Wert
G_{MAX}	50 mmol Ozon $m^{-2} s^{-1}$
G_{POT}	$G_{POT} = -0.0000232 \cdot d^2 + 0.0085 \cdot d + 0.2147$ (d = Tag Nummer 1-365)
G_{MIN}	0.1
G_{LICHT}	$G_{LICHT} = 1 - \exp^{(-0.0083 \cdot I)}$ (I in $\mu mol m^{-2} s^{-1}$)
G_{TEMP}	$G_{TEMP} = 1 - [(T - T_{opt})^2 / (T_{opt} - T_{min})^2]$ ($T_{min} = 1 \text{ } ^\circ C$, $T_{opt} = 19 \text{ } ^\circ C$)
G_{VPD}	$G_{VPD} = \{ [1 - G_{min}] \cdot (VPD_{min} - VPD) / (VPD_{min} - VPD_{max}) \} + G_{min}$ ($VPD_{max} = 0.6 \text{ kPa}$, $VPD_{min} = 3.5 \text{ kPa}$)

Zur Parametrisierung des Modells für die Baumart Fichte wurde für G_{MAX} ein mittlerer Wert von $50 \text{ mmol Ozon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ eingesetzt (WIESER und HAVRANEK 1993a), der auf Grund von Grenzlinienanalysen bestimmt wurde (Abb. 5.19). Ebenso wurde für die Nachtstunden eine minimale Spaltöffnungsweite (G_{MIN}) von 0.1 (relativ zu G_{MAX}) hinzugezogen, was den lokalen Gegebenheiten in Hochlagen des Alpenraums entspricht.

Eine Voraussetzung für die Anwendbarkeit solcher Modelle ist allerdings seine Validierung durch physiologische Messungen im Feld (EMBERSON, WIESER und ASHMORE 2000), welche letztlich eine realistische Abschätzung der kumulativen Ozonaufnahme für weite Gebiete, etwa für Europa erlauben (EMBERSON et al. 2000). Generell zeigte sich eine gute Übereinstimmung der Abhängigkeitskurven für G_{LICHT} , G_{TEMP} und G_{VPD} , die aus Literaturdaten entnommen wurden (Zusammenstellung bei EMBERSON, WIESER und ASHMORE 2000) und den unabhängig davon direkt gemessenen Werten der stomatären Öffnungsweite (Abb. 5.19).

Auch der über das Modell berechnete Fluß von Ozon in das Innere der Nadeln entspricht durchaus den real gemessenen Aufnahmeraten (EMBERSON, WIESER und ASHMORE 2000). Während für den Vergleichszeitraum 1989 die modellierte Ozonaufnahme die täglich gemessene Amplitude des Ozonflusses sehr gut widerspiegelt, ergaben sich im Jahr 1990 vor allem während der Vormittagsstunden deutliche Unterschiede zwischen dem Modellansatz und den direkt gemessenen Aufnahmeraten (Abb. 5.20). Dies ist vor allem darauf zurückzuführen, daß sich im

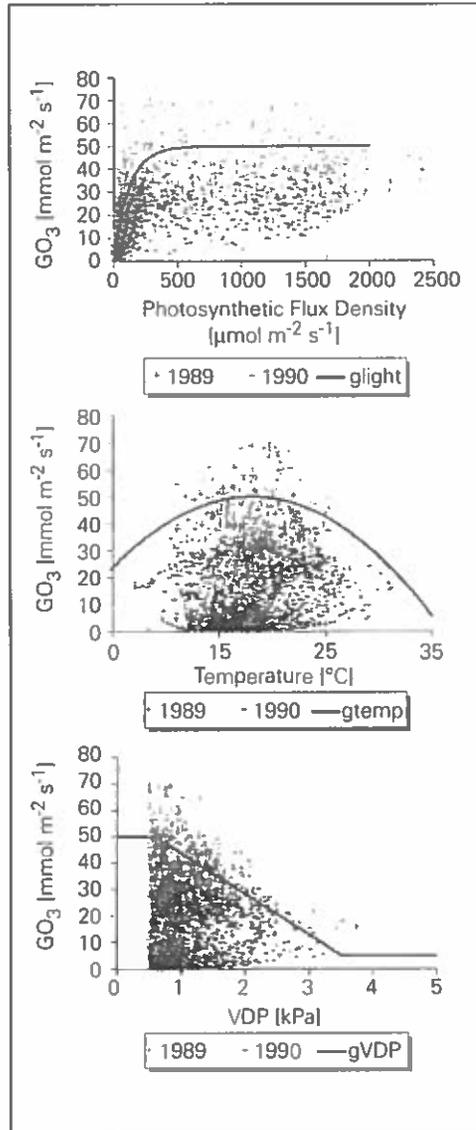


Abb. 5.19: Vergleich gemessener Daten der Vegetationsperioden 1989(+) und 1990 (-) der stomatären Leitfähigkeit für Ozon (GO_3) diesjähriger Fichtennadeln am Standort Zillertal Talwiese (1000 m SH) in Abhängigkeit von Licht (Photon Flux Density), Temperatur und dem Sättigungsdampfdruckdefizit (VPD) mit den im Modell verwendeten Funktionen (Linie) entsprechend Tabelle 5.1 (Aus EMBERSON, WIESER und ASHMORE 2000.)

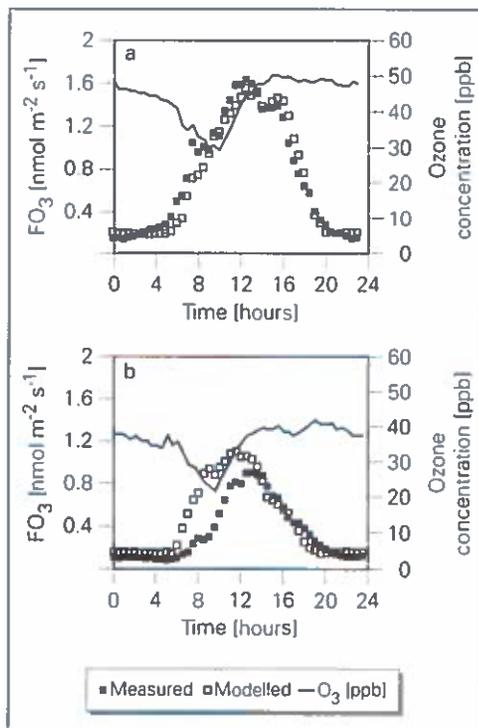


Abb. 5.20: Modellierter (offene Symbole) und gemessener (geschlossene Symbole) mittlerer Tagesgang der Ozonaufnahme in diesjährige Fichtennadeln während der Vegetationsperiode 1989 (oben) und 1990 (unten). (Aus EMBERSON, WIESER und ASHMORE 2000.)

2000, WIESER et al. 2000b). Nur ein Ansatz, der auf experimentell-physiologischen Freilanduntersuchungen beruht, führt letztlich auch zu einer realistisch sinnvollen Extrapolation des Ozonrisikos für das gesamte Bundesgebiet, basierend auf der Ozonaufnahme als Maß für die „intern physiologisch wirksame Dosis“ (WIESER und HAVRANEK 1993a, FUHRER und ACHERMANN 1999, MUSSELMAN und MASSMAN 1999), nicht jedoch auf der Basis einer externen Bezugsgröße (BOLHAR-NORDENKAMPF et al. 1999).

6. Schlußfolgerungen und Anforderungen an die künftige Forschung

Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen stellt Ozon als Einzelfaktor in seinen heutigen Konzentrationen keine Gefahr für gesunde Fichten, Zirben und Lärchen der

Jahr 1990, verglichen zu 1989, ein milder Bodenwasserstreß limitierend auf die Spaltöffnungsweite auswirkte (Wieser und Havranek 1993a). Dadurch verminderte sich auch der Eingangsparameter G_{MAX} , der den Eckstein des Modells darstellt, von 50 auf unter 40 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bei der Umsetzung von Modellen in die Praxis müssen deshalb Jahr-zu-Jahr Variationen in der Eingangsgröße G_{MAX} , die sich auf Grund unterschiedlicher Witterungsbedingungen (Feucht- Trockenjahr) ergeben, ebenso berücksichtigt werden, wie etwa standorttypische Unterschiede, Unterschiede im Baumalter und in der Baumart (vergl. WIESER 1999, 2000, WIESER et al. 2000b).

Erst die Kombination von Dosis-Wirkungs-Beziehungen (Abb. 5.18) mit verfügbaren Informationen aus dem GIS ermöglicht letztlich eine großräumige Modellierung eines Ozonrisikos (EMBERSON et al. 2000). Die Voraussetzung dafür sind physiologische Messungen zur Ozonsensibilität, sowie Informationen zur Ozonaufnahme unter den gegebenen Standortsbedingungen (WIESER 1999,

montanen und subalpinen Stufe dar. Da nur experimentelle Dauerbelastungen über 100 ppb zu einer signifikanten Verringerung in der Photosyntheseleistung von Koniferen unter den gegebenen Standortbedingungen führen, ist davon auszugehen, daß unter der gegenwärtigen standörtlichen Ozonbelastung die Variabilität der Photosyntheseleistung von Fichte, Zirbe und Lärche ausschließlich auf die Einwirkung natürlicher Umweltfaktoren zurückzuführen ist.

Dennoch darf nicht übersehen werden, daß am Standort potenzielle Ozonwirkungen durch andere Stressfaktoren maskiert, abgeschwächt oder verstärkt werden können. So ist wenig über die Beeinflussung der Disposition von Koniferen gegenüber Ozonstreß durch verschiedene Umweltfaktoren bekannt. Daß eine effiziente Stomataregulation unter Trockenheit helfen kann, hohe Ozonaufnahmeraten zu vermeiden, wurde gezeigt. Obwohl die stomatare Leitfähigkeit der Faktor ist, der den Fluß von Ozon ins Nadelinnere limitiert, muß sichergestellt sein, daß diese Werte, die gewöhnlich nur an einzelnen Zweigen bestimmt werden, für ganze Bäume bzw. für einen Bestand repräsentativ sind. Daher müssen, in Verbindung mit direkten Messungen der Ozonaufnahme (WIESER 2001b), auch verstärkt physiologische Messungen an Gesamtbäumen mit Stammdurchflußmeßsystemen, mikrometeorologische Methoden und Modellberechnungen durchgeführt werden, um die Ozonaufnahme von Waldbeständen bestimmen zu können.

Unsicherheit besteht, ob eine Unter- oder Überversorgung mit Nährstoffen die Ozontoleranz abschwächt, da extremer Nährstoffmangel nicht nur die Photosyntheseleistung herabsetzt, sondern allgemein die Vitalität eines Baumes und andere Stoffwechselforgänge negativ beeinflußt (WIESER und HAVRANEK 1993b). Unterschiede in der Ozontoleranz können auch vom Bodentyp (REICH et al. 1987) und der daraus resultierenden unterschiedlichen Verfügbarkeit für Nährstoffe und Wasser herrühren. Starklicht kann ebenfalls Ozon-Schädigungen bewirken, wenn ein zu hoher Ozonfluß die lichtabhängigen Entgiftungsprozesse während der Photosynthese überfordert (CHAPPELKA und CHEVONE 1992). Umgekehrt kann aber auch Lichtmangel zu einer Ozonschädigung führen (MATYSSEK et al. 1995b), da nun die Entgiftung lichtlimitiert ist (WIESER, HAVRANEK und POLLE 1996, VOLIN et al. 1993, SCHUPP und RENNENBERG 1988).

Durch die zunehmende Verbrennung fossiler Brennstoffe, die Intensivierung der Landwirtschaft und durch industrielle Prozesse gelangen immer mehr klimarelevante Spurengase in die Atmosphäre und verändern oder stören den globalen Energiehaushalt. Modellberechnungen deuten darauf hin, daß bis zum Jahr 2015 die Ozonkonzentration über Europa gegenüber den heute gemessenen Werten im Mittel um ca. 5.8 ppb ansteigt; für die Sommermonate werden sogar Anstiege um bis zu 10 ppb prognostiziert (COLLINS et al. 2000).

Ein Anstieg der Konzentration des troposphärischen Ozons ist aber auch mit einer Zunahme der CO₂-Konzentration der Atmosphäre verbunden (WUEBBLES et al. 1999). Die Anreicherung von CO₂ in der Atmosphäre hat mehrere Aspekte: zum einen ist Kohlendioxid ein Nährstoff für Pflanzen, die dadurch als Verbraucher einer

CO₂-Zunahme in der Luft entgegenwirken. Zum anderen ist CO₂ als Infrarot absorbierendes Spurengas ein wichtiger Verursacher klimatischer Folgen, die sich auf Waldökosysteme auswirken können.

Die Biomasseproduktion der Pflanzen wird unter anderem auch durch das natürliche Angebot an CO₂ begrenzt. In vielen Versuchen zeigte sich, daß bei vielen Forstbäumen die Photosyntheseleistung durch eine Erhöhung der CO₂-Konzentration steigerbar ist (Übersicht bei MEDLYN et al. 1999), sofern nicht andere Umweltfaktoren, wie Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit, zu hohe oder zu niedrige Lichtintensitäten, Parasiten oder Luftschadstoffe die photosynthetische Kohlendioxyd-Fixierung begrenzen.

Neben der Wirkung auf die Nettophotosynthese und damit auch auf die Biomasseproduktion wurden auch eine Reihe anderer sowohl positiver als auch negativer Wirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentration auf Pflanzen beobachtet (Übersicht bei ANTHOR 1995a, b und RENNENBERG 1996). In diesem Zusammenhang ist von besonderer Bedeutung, wie eine erhöhte CO₂-Konzentration das System der Streßkompensation beeinflusst. Ein partieller Stomataschluß unter erhöhtem CO₂-Gehalt könnte zu einer Reduktion der Aufnahme von Luftschadstoffen führen. Andererseits jedoch könnte sich unter erhöhtem CO₂ die Kapazität der Entgiftungssysteme verringern, wie es beispielsweise für Eichen und Pinien beschrieben wurde (SCHWANZ et al. 1996).

Obwohl bei möglichen Wirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen die Vorteile für die Pflanzen anscheinend überwiegen, darf man nicht außer acht lassen, daß diese Befunde großteils experimentell unter eher unnatürlichen Bedingungen erhoben wurden. Wie sich eine langsame Erhöhung von CO₂ auf Waldökosysteme auswirkt, ist wegen der vielfältigen Vernetzungen innerhalb des Systems nur sehr schwer abzuschätzen.

Für die Pflanzen dürften aber klimatische Veränderungen, die mit der Anreicherung von Treibhausgasen verbunden sind, gravierender sein als direkte Einwirkungen einer erhöhten Kohlendioxid-Konzentration. Eine Zunahme in der Konzentration von Treibhausgasen in der Atmosphäre trägt auch zu einer zusätzlichen Erwärmung der Erdoberfläche bei. Seit Mitte des 19. Jahrhunderts stieg die Durchschnittstemperatur der Erdoberfläche um 0.65 ± 0.05 °C an (JONES et al. 1997). Dieser Trend ist auf der nördlichen Hemisphäre stärker ausgeprägt (DIAZ und BRADLEY 1997), wo gerade in Hochlagen Westeuropas die Minimumtemperaturen stärker ansteigen als die Mittelwerte (BENISTON et al. 1997). Obwohl der Temperaturverlauf starken Schwankungen ausgesetzt ist, und regionale Verschiebungen von der Strahlungsbilanz und der Dynamik lokaler Luftmassenverschiebungen beeinflusst werden, konnte während der letzten vier Jahrzehnte auch an der alpinen Waldgrenze am Patscherkofel (Klimahaus) ein ähnlicher Trend beobachtet werden (Abb. 6.1).

Niedrige Temperaturen während der Wintermonate haben verglichen zu den Übergangsperioden im Frühjahr und im Herbst, wenn überhaupt, nur einen geringen Einfluß auf das Gaswechselverhalten von Koniferen in Hochlagen (HAVRANEK und

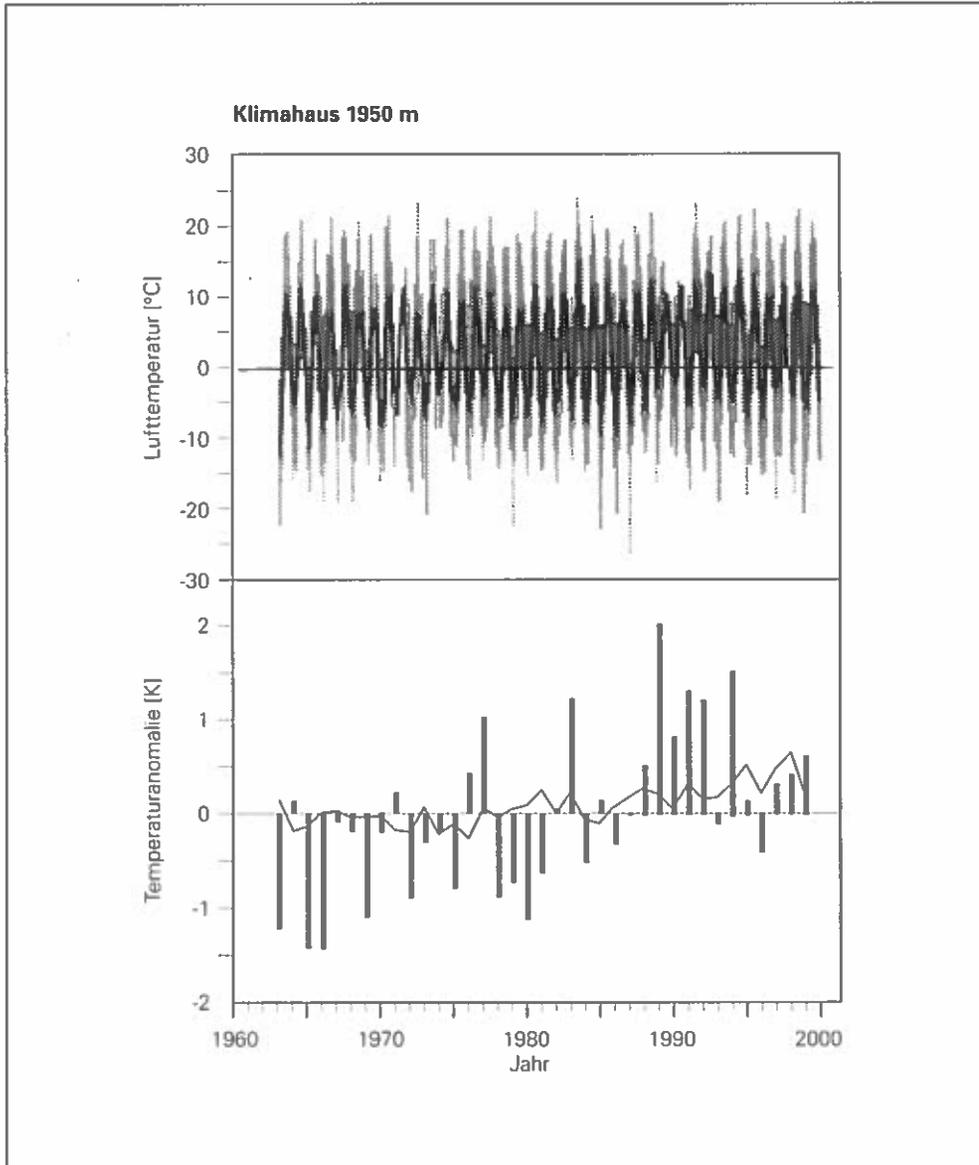


Abb. 6. 1 oben:
 Monatsmittel (dicke Linie), sowie Monatsmaximum und Minimum (schraffiert) der Lufttemperatur in 2 m Höhe (Wetterhütte) zwischen Jänner 1963 und Dezember 1999 an der alpinen Waldgrenze in 1950 m SH (Station Klimahaus).

Abb. 6. 1 unten:
 Vergleich der Temperaturanomalie (Abweichung vom langjährigen Mittel 1963-1999) der Station Klimahaus (Balken) mit dem Mittelwert der Schwankungen der Nordhemisphäre (Linie) (Quelle: <http://www.cru.uea.ac.uk>)

TRANQUILLINI 1995, WIESER 1997b, 2000, WIESER et al. 2000). Darüber hinaus muß aber bedacht werden, daß es mit einer generellen Erwärmung auch zu Änderungen in der Andauer der winterlichen Schneedecke sowie in der Niederschlagsverteilung während der Vegetationsperiode kommen kann. So verkürzte sich in den letzten 20 Jahren die Dauer der winterlichen Schneebedeckung auf der Nordhalbkugel durchschnittlich um rund 10% (GROISMAN et al. 1994), vor allem während der Ausaperungsphase im Frühjahr. Dadurch kann einerseits der Gaswechsel früher anlaufen (BERGH und LINDER 1999), was wiederum das Wachstum und die Stoffproduktion fördert, gleichzeitig aber auch eine Erhöhung der kumulativen Ozonaufnahme mit sich zieht. Davon sind vor allem immergrüne Koniferen betroffen.

Ein Anstieg der Luft- und damit verbunden der Nadeltemperatur würde zu einer Erhöhung in der Wasserdampfabgabe der Pflanzen führen (MITCHELL et al. 1990). Das wiederum kann die Artenzusammensetzung, die Verbreitung und auch die Stoffproduktion von Forstpflanzen negativ beeinflussen (WIGLEY et al. 1984). Von solchen Szenarien wäre vor allem die Kampfzone betroffen, wo die Wasserückhaltefähigkeit der Böden auf Grund einer dünnen Bodenauflage ohnehin schon limitiert ist (KÖRNER 1999).

Der Wasserhaushalt von Bäumen und Waldökosystemen regelt sich ständig auf die sich ändernden Umweltbedingungen ein und daraus ergeben sich Rückkoppelungsprozesse auf das Bestandesklima und damit verbunden auch Einflüsse auf die Stabilität eines Systems. Witterungsextreme, deren Zunahme auf Grund von Klimaveränderungen beobachtet wurde (KARL et al. 1995), stellen erhöhte Anforderungen an die Verankerung von Bäumen an ihrem Standort. Starkniederschläge können die Standfestigkeit ebenso reduzieren wie lang andauernder Trockenstreß. Daraus kann, vor allem in überalterten Beständen, eine erhöhte „Windwurfgefahr“ abgeleitet werden, wenn sich unter Ozoneinfluß z.B. das Sproß-Wurzelverhältnis zu Ungunsten der Wurzelmasse ändern würde, wie es für junge Lärchen gezeigt wurde (Wieser 2001a). Ebenso muß in Abhängigkeit vom Untergrund und vom Bodentyp mit einem erhöhten Erosionspotenzial gerechnet werden (MARKART et al. 1996, 1997).

Es ist allerdings sehr schwer, das Verhalten von Forstbäumen und Waldökosystemen auf solche Szenarien vorherzusagen, wo sich Umweltfaktoren unterschiedlich auf den Kohlenstoff- und auf den Wasserhaushalt auswirken. Daraus ergibt sich logischerweise der Schluß, daß Prognosen über den Einfluß prognostizierter Umweltänderungen auf die Produktivität und Stabilität von Waldökosystemen in der montanen und subalpinen Stufe so lange unsicher, ja sogar waghalsig oder tendenziös sind, solange fundierte Ergebnisse und Grundlagen aus Langzeitstudien in Waldökosystemen aus Hochlagen nicht vorhanden sind.

Weiters ist derzeit noch zu wenig bekannt über den Einfluß anthropogener gasförmiger Luftschadstoffe (Photooxidantien, erhöhtes CO₂) auf erwachsene Bäume unter Freilandbedingungen in Kombination mit anderen Umweltfaktoren (Nährstoffmangel, Trockenstreß, Pathogenbefall). Künftige Freilanduntersuchungen müssen daher kombinierte Streßszenarien beinhalten, um das Regulationsvermögen der

Bäume gegenüber prognostizierten Umweltänderungen offenzulegen. Die Bereitstellung physiologischer Grundlagen ist daher für das Forstwesen unverzichtbar für eine Risikoabschätzung, zur nachhaltigen Waldentwicklung und für eine gesicherte Entscheidungsfindung angesichts der sich wandelnden Umweltbedingungen. Dabei allerdings ist auch in der Forschung das Prinzip der Nachhaltigkeit eine Voraussetzung für den Erfolg des forstlichen Handelns.

Literaturverzeichnis

- AMT DER TIROLER LANDESREGIERUNG 1999: *Zustand der Tiroler Wälder. Untersuchungen über den Waldzustand und die Immissionsbelastung*. Bericht an den Tiroler Landtag 1999.
- AMTHOR, J.S. 1995a: *Predicting effects of atmospheric CO₂ partial pressure on forest ecosystems*. Journal of Biogeography, 22: 269-280.
- AMTHOR, J.S. 1995b: *Terrestrial higher-plant response to increasing atmospheric [CO₂] in relation to the global carbon cycle*. Global Change Biology, 1: 243-274.
- ARNDT, U. and SEUFERT, G. 1990: *Introduction to the Hohenheim long-term experiment*. Environmental Pollution, 68: 195-204.
- BALDOCCHI, D.D., HICKS, B.R. AND CAMARA, P. 1987: *A canopy stomatal resistance model for gaseous deposition to vegetated surfaces*. Atmospheric Environment, 21: 91-101.
- BARNES, R.L. 1972. *Effects of chronic ozone exposure on soluble sugar and ascorbic acid contents in pine seedlings*. Canadian Journal of Botany, 50: 215-219.
- BAUER, H. and MARTHA, P. 1981: *The CO₂-compensation point of C3 plants. A re-examination. I. Interspecific variability*. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie, 103: 445-450.
- BENISTON, M., DIAZ, H.F. and BRADLEY, R.S. 1997: *Climate change at high elevation sites: An overview*. Climate Change, 36: 233-251
- BERGH, J. and LINDER, S. 1999: *Effects of soil warming during spring on photosynthetic recovery in boreal Norway spruce stands*. Global Change Biology, 5: 245-253.
- BERMADINGER-STABENTHEINER, E. 1995: *Stress physiological investigations on spruce trees (Picea abies (L.) Karst.) from the Achenkirch altitude profile*. Phytion, 34: 97-112.
- BOLHAR-NODRDENKAMPF, H.R., LOIBL, W., GATSCHER, B. and SMIDT, S. 1999: *Adaptation to „pre-industrial“ ozone concentrations - the cause for a fundamental change in the Austrian ozone risk map*. In: FUHRER, J. and ACHERMANN, B. (eds.): *Critical Levels for Ozone - Level II*. Swiss Agency for the Environment, Forests and Landscape, Bern Switzerland, Environmental Documentation No 115, pp.54-61.
- CHAMEIDES, W.L. and LODGE, J.P. 1992: *Tropospheric ozone: Formation and fate*. In: LEFOHN, A.S. (ed.). *Surface level ozone exposures and their effects on vegetation*. Lewis, Chelsea, pp. 5-30.
- CHAMEIDES, W.L., KASIBHATLA, P.S., YIENGER J. and LEVY, H. 1994: *Growth of continental-scale metro-agro-plexes in regional ozone pollution and world food production*. Science, 264: 74-77.
- CHAPPELKA, A.H. and CHEVONE, B.I. 1992: *Tree response to ozone*. In: LEFOHN, A.S. (ed.): *Surface level ozone exposures and their effects on vegetation*. Lewis, Chelsea, pp. 271-324.

- COLLINS, W.J., STEVENSON, D.S., JOHNSON, C.E. and DERWENT, R.G. 2000: *The European regional ozone distribution and its links with the global scale for the years 1992 and 2015*. Atmospheric Environment, 34: 255-267.
- DANG, Q.L., MARGOLIS, H.A., COYEA, M.R., SY, M. and COLLATZ, G.J. 1997: *Regulation of branch-level-gas exchange of boreal trees: roles of shoot water potential and vapour pressure difference*. Tree Physiology, 17: 521-535.
- DAVIS, D.D. and WILHOUR, R. 1976: *Susceptibility of woody plants to sulphur dioxide and photochemical oxidants. A literature review*. EPA 600/3-76-102. Environ Res Lab Corvallis.
- DIAZ, H.F. and BRADLEY, R.S. 1997: *Temperature variations during the last century at high elevation sites*. Climate Change 36: 253-279.
- EMBERSON, L.D. 1997: *Defining and mapping relative potential sensitivity of European vegetation to ozone*. PhD Thesis. Imperial College. University of London.
- EMBERSON, L.D., WIESER, G. and ASHMORE, M.R. 2000: *Comparison of measured and modelled stomatal conductance and ozone flux for Norway spruce*. Environmental Pollution, 109: 393-402.
- EMBERSON, L.D., ASHMORE, M.R., CAMBRIDGE, H.M., SIMPSON, D. and TUORVINEN, J.P. 2000: *Modelling stomatal ozone flux across Europe*. Environmental Pollution, 109: 403-413.
- FARQUHAR, G.D. and SHARKEY, T.D. 1982: *Stomatal conductance and photosynthesis*. Annual Review of Plant Physiology, 33: 317-345.
- FEISTER, U. and WARMIT, W. 1987: *Long-term measurements of surface ozone in the German Democratic Republic*. Journal of Atmospheric Chemistry, 5: 1-21.
- FREDERICKSEN, T.S., JOYCE, B.J., SKELLY, J.M., STEINER, K.C., KOLB, T.E., KOUTERICK, K.B., SAVAGE, J.E. and SNYDER, K.R. 1995: *Physiology, morphology, and ozone uptake of black cherry seedlings, saplings, and canopy trees*. Environmental Pollution, 89: 273-283.
- FUENTES, J.D., GILLESPIE, T.J., HARTOG, G. and NEUMANN, H.H. 1992: *Ozone deposition onto a deciduous forest during dry and wet conditions*. Agricultural and Forest Meteorology, 62: 1-18.
- FUHRER, J. and ACHERMANN, B. 1994: *Critical levels for Ozone*. UN-ECE workshop report. FAC Bern 328 p.
- FUHRER, J. and ACHERMANN, B. 1999: *Critical Levels for ozone – Level II*. Environmental Documentation No. 115. Swiss Agency for Environment, Forest and Landscape, Bern, Switzerland, 333p.
- GÖTZ, B. 1996: *Ozon und Trockenstress. Wirkungen auf den Gaswechsel von Fichte*. IHW-Verlag, München. Libri Botanici, 16:149p
- GROISMAN P.Y., KARL T.R. and KNIGHT R.W. 1994: *Observed impact of snow cover on the heat balance and the rise of continental spring temperatures*. Science, 263: 198-200.
- HÄBERLE, K.H., WERNER H., FABIAN P., PRETZSCH H., REITER I. and MATYSSEK R. 1999. "Free-air" ozone fumigation of mature forest trees: a concept for validating AOT40 under stand conditions. In: FUHRER J. and ACHERMANN B. (eds.): *Critical levels for ozone – Level II*. Environmental Documentation No. 115. Swiss Agency for Environment, Forest and Landscape, Bern, Switzerland. pp. 133-137.
- HAVRANEK, W.M. and TRANQUILLINI, W. 1995: *Physiological processes during winter dormancy and their ecological significance*. In: SMITH, W.K. and HINCKLEY, T.M. (eds.): *Ecophysiology of coniferous forests*. Academic Press San Diego, pp. 95-124.
- HAVRANEK, W.M. and WIESER, G. 1990: *Research design to measure ozone uptake and its effects on gas exchange of mature spruce in the field*. In: PAYER, H.D., PEIRRMANN, T. and MATHY, P. (eds.): *Environmental research with plants in closed chambers*. Commission of the European Communities. Air Pollution Research Report, 26, pp.148-152.

- HAVRANEK, W.M. und WIESER, G. 1993: *Zur Ozontoleranz der Lärche (Larix decidua Mill.)*. Forstwissenschaftliches Centralblatt, 112: 56-64.
- HAVRANEK, W.M. and WIESER, G. 1994a: *Design and testing of twig chambers for ozone fumigation and gas exchange measurements in mature trees*. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, 102b: 541-546.
- HAVRANEK, W.M. und WIESER, G. 1994b: *Forstpflanzenphysiologische Forschung zur Ozonwirkung auf Bäume*. Festschrift Zehn Jahre Waldforschung an der FBVA, 68-71.
- HAVRANEK, W.M., WIESER, G. and BODNER, M. 1989: *Ozone fumigation of Norway spruce at timberline*. Annales des Sciences Forestieres, 46: 581s-585s.
- HECK, W.W., ADAMS, R.M., CURE, W.W., HEAGLE, A.S., HEGGESTAD, H.E., KOHUT, R.J., RAWLINGS, J.O. and TAYLOR, O.C. 1983: *Assessing impacts of ozone on agricultural crops: I. Overview*. Environ. Sci. Technol. 17: 572A-581A.
- HINCKLEY, T.M., LASSIOE, J.P. and RUNNING, S.W. 1978: *Temporal and spatial variations in the water status of forest trees*. Forest Science, Monograph 20.
- HINCKLEY, T.M., SPRUGEL, D.G., BROOKS, J.R., BROWN, K.J., MARTIN, T.A., ROBERTS, D.A., SCHAAP, W. and WANG, D. 1997: *Scaling and integration in trees..* In: PETERSON, D.L. and PARKER, V.T. (eds.): *Ecological Scale: Theory and Application*. Columbia University Press, New York.
- HOGSETT W.E. and ANDERSEN, C.P. 1998: *Ecological effects of tropospheric ozone: a U.S. perspective - past, present and future*. In: Schneider, T. (ed.): *Air Pollution in the 21st century. Priority issues and policy*. Elsevier, Amsterdam, Lausanne, New York, Oxford, Shannon, Tokyo, pp. 419-437.
- IACOBELLI, A. and MCCAUGHERY, J.H. 1993: *Stomatal conductance in a northern temperate deciduous forest: temporal and spatial patterns*. Canadian Journal of Forest Research, 23: 245-252.
- JARVIS, P.G. 1976: *The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field*. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, B, 273: 593-610.
- JONES, H.G. 1992: *Plants and Microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge, University Press, 428p.
- JONES, P.D., OSBORN, T.J. and BRIFFA, K.R. 1997: *Estimating sampling errors in large-scale temperature averages*. J. Climate, 10: 2548-2568.
- KÄRENLÄMPI L. und SKÄRBY L. (Eds.), *Critical levels for ozone in Europe. Testing and finalising the concepts*. UN-ECE Workshop report, Kuopio University, Finland.
- KARL, T.R., KNIGHT, R.W. and PLUMMER, N. 1995: *Trends in high-frequency climate variability in the twentieth century*. Nature, 377: 217-220.
- KELLER, T. and HÄSLER, R. 1984: *The influence of a fall fumigation with ozone on the stomatal behaviour of spruce and fir*. Oecologia, 64: 284-286.
- KELLOMAKI S. and WANG, K.Y. 1998: *Daily and seasonal CO₂ exchange in Scots pine grown under elevated O₃ and CO₂: experiment and simulation*. Plant Ecology, 136: 229-248.
- KERSTIENS, G. and LENDZIAN K.J. 1989: *Interactions between ozone and plant cuticles. I. Ozone deposition and permeability*. New Phytologist, 112: 13-19.
- KÖRNER, C. 1999: *Alpine Plant Life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 338 p.

- KÖRNER, C. und PERTERER, J. 1998: *Nehmen immergrüne Waldbäume im Winter Schadgase auf?*. In: SCHULTE-HOSTEDE, S., KIRCHNER, M. und REUTHER, M. (eds.): Internationales Symposium „Verteilung und Wirkung von Photooxidantien im Alpenraum“. 11.-15. April 1988, Garmisch-Partenkirchen. GSF-Bericht 17/88, pp. 400-414.
- KÖRNER, C., PERTERER, J., ALTRICHTER, C., MEUSBURGER, A., SLOVIK, S. and ZÖSCHIG, M. 1995: *Ein einfaches empirisches Modell zur Berechnung der jährlichen Schadgasaufnahme von Fichten- und Kiefernnadeln*. Allgemeine Forst und Jagdzeitung, 166: 1-9.
- KRANNER, I. and GRILL, D. 1993: *Content of low-molecular-weight thiols during the inhibition of pea seeds*. Physiologia Plantarum, 88, 557-562.
- KRONFUB, G., POLLE, A., TAUSZ, M., HAVRANEK, W.M. and 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.
- LAISK, A., KULL, O. and MOLDAU, H. 1989: *Ozone concentration in leaf intercellular air spaces is close to zero*. Plant Physiology, 90: 1163-1167.
- LARCHER, W. 1994: *Ökophysiologie der Pflanzen*. Ulmer, Stuttgart, 394p.
- LEVERENZ, J., DEANS, J.D., FORD, E.D., JARVIS, P.G., MILNE, R. and WHITEHEAD, D. 1982: *Systematic spatial variation of stomatal conductance in a sitka spruce plantation*. Journal of Applied Ecology, 19: 835-851.
- MAIER-MAERCKER, U. 1989: *Delignification of subsidiary and guard cell walls of Picea abies (L.) Karst. by fumigation with ozone*. Trees, 3: 57-64.
- MAIER-MAERCKER, U. and KOCH, W. 1991: *Experiments on the control capacity of stomata of Picea abies (L.) Karst. after fumigation with ozone and in environmentally damaged material*. Plant, Cell and Environment, 14: 175-184.
- MANNING, W.J. and KRUPA, S.V. 1992: *Experimental methodology for studying the effects of ozone on crops and trees*. In: LEFOHN, A.S. (ed.): Surface level ozone exposures and their effects on vegetation. Lewis, Chelsea, pp. 96-156.
- MARKART, G., KOHL, B. and ZANETTI, P. 1996: *Influence of cultivation, vegetation and soil on runoff in torrent catchment areas*. Interpraevent 1996. Garmisch-Partenkirchen, Tagungspublikation pp. 135-144.
- MARKART, G., KOHL, B. and ZANETTI, P. 1997: *Oberflächenabfluß bei Starkregen - Abflußbildung auf Wald-, Weide- und Feuchtestächen (am Beispiel des oberen Einzugsgebietes der Schesa-Bürserberg, Vorarlberg)*. Centralblatt für das gesamte Forstwesen, 114: 123-144.
- MASAROVICOVA, E. und STEFANIK, L. 1990: *Some ecophysiological features in sun and shade leaves of tall beech trees*. Biologia Plantarum, 32: 374-387.
- MATYSSEK, R., GONTHARDT-GOERG, M., KELLER, T. and SCHEIDEGGER, C. 1991: *Impairment of the gas exchange and structure in birch leaves (Betula pendula) caused by low ozone concentrations*. Trees, 5: 5-13.
- MATYSSEK, R., KELLER, T. and KOIKE, T. 1993: *Branch growth and leaf gas exchange of Populus tremula exposed to low ozone concentrations throughout two growing seasons*. Environmental Pollution, 79: 1-7.
- MATYSSEK, R., REICH, P.B., OREN, R. and WINNER, W.E. 1995a: *Response mechanisms of conifers to air pollution*. In: SMITH, W.K. and HINCKLEY, T.M. (eds.): Ecophysiology of coniferous forests. Academic Press, New York, pp. 255-308.

- MATYSSEK, R., GÜNTHERD-GOERG, M., MAURER, S. and KELLER, T. 1995b: *Night-time exposure to ozone reduced whole plant production in Betula pendula*. *Tree Physiology*, 15:159-165.
- MATYSSEK R., HAVRANEK W.M., WIESER G. and INNES J.L. 1997: *Ozone and the forests in Austria and Switzerland*. In: SANDERMANN, H., WELLBURN, A.R. and HEATH, R.L. (eds.): *Forest decline and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments*. *Ecological Studies* 127, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, pp. 95-134.
- MEDLYN B.E., BADECK, F.W., DE PURY, D.G.G., BARTON, C.V.M., BROADMEADOW, M., CEULEMANS, R., DE ANGELIS, P., FORSTREUTER, M., JACH, M.E., KELLONÄKI, S., LAITAT, E., MAREK, M., PHILIPPOT, S., REY, A., STRASSMEYER, S., LAITINEN, K., LIOZON, R., PORTIER, B., ROBERTZ, R., WANG, K. and JARVIS, P.G. 1999: *Effects of elevated [CO₂] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters*. *Plant, Cell and Environment*, 22: 1475-1495.
- MEHLHORN, H., SEUFERT, G., SCHMIDT, A. and KUNERT, K.J. 1986. *Effects of SO₂ and O₃ on antioxidants in conifers*. *Plant Physiology*, 82: 336-338.
- MILLER, P.R. and MCBRIDE, J.R., 1999: *Oxidant air pollution impacts in the montane forests of southern California. A case study of the San Bernardino Mountains*. *Ecological Studies* 134, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 424 p.
- MILLER, E.K., FRIEDLAND, A.J., ARONS, E.A., MOHNEN, V.A., BATTLES, J.J., PANEK, J.A., KADLECEK, J. and JOHNSON, A.H. 1993: *Atmospheric deposition to forests along an elevational gradient at Whiteface Mountain, NY, USA*. *Atmospheric Environment*, 27A: 2121-2136.
- MITCHELL, J.F.B., MANABE, S., MLESHO, V. and TOKIOKA, T. 1990: *Equilibrium climate change and its implications for future*. In: HOUGHTON J.T., JENKINS G.T. and EPHAUMS J.J. (eds.) *Climate change*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 131-175.
- MOLDAU, H., SOBER, J. and SOBER, A. 1990: *Differential sensitivity of stomata and mesophyll to sudden exposure of bean shoots to ozone*. *Photosynthetica*, 24: 446-458.
- MUSSELMAN R.C. and B.A.HALE (1997): *Methods for controlled and field ozone exposures of forest tree species in North America*. In: SANDERMANN, H., WELLBURN, A.R. and HEATH, R.L. (eds.): *Forest decline and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments*. *Ecological Studies* 127, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, pp 277-315.
- MUSSELMAN, R.C. and MASSMAN, W.J. 1999: *Ozone flux to vegetation and its relationship to plant response and ambient air quality standards*. *Atmospheric Environment* 33: 65-73.
- NOBEL, P.S. 1983: *Biochemical plant physiology and ecology*. Freeman and Co., New York.
- OREN, R., SCHULZE, E.D., MATYSSEK, R. and ZIMMERMANN, R.1986: *Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass*. *Oecologia*, 70: 187-193.
- PEARSON, M. and MANSFIELD, T.A 1993: *Interacting effects of ozone and water stress on the stomatal resistance of beech (Fagus sylvatica)*. *New Phytologist*, 123: 351-358.
- PELL, E.J., ECKHARDT, N. and ENYEDI, A.J. 1992: *Timing of ozone stress and resulting status of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase and associated net photosynthesis*. *New Phytologist*, 120: 397-405.
- PFEIFHOFER, H. W. 1989: *Evidence of chlorophyll b and lack of lutein in Neottia nidus-avis plastids*. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 184, 55-61.
- POLLE, A. 1998: *Photochemical oxidants: uptake and detoxification mechanisms*. In: DEKOK, L.J. and STULEN, I. (eds.): *Response of plant metabolism to air pollution and global change*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 95-116.

- POLLE, A. and RENNENBERG, H. 1992: *Field studies on Norway spruce trees at high altitudes: II. Defence systems against oxidative stress in needles*. New Phytologist, 121: 653-642.
- POLLE, A., WIESER G. and 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., CHAKRABARTI, K., SCHÜRMANNS, W. and RENNENBERG, H. 1990: *Composition and properties of hydrogen peroxidase decomposing systems in extracellular and total extracts from needles of Norway spruce (Picea abies L. Karst.)*. Plant Physiology, 94: 312-319.
- POLLE, A., MATYSSEK, R., GÜNTHARDT-GOERG, M. and MAURER, S. 1999: *Defence strategies against ozone in trees: the role of nutrition*. In: AGRAWAL, S.B. and AGRAWAL, M. (eds.): Environmental pollution and plant response. Lewis, pp. 223-245.
- 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. 1987: *Quantifying plant response to ozone: a unifying theory*. Tree Physiology, 3: 63-91.
- REICH, P.B. and AMUNDSON, R.G. 1987: *Ambient levels of ozone reduce net photosynthesis in tree and crop species*. Science, 230: 566-570.
- REICH, P.B. and HINCKLEY, T.M. 1989: *Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on the maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species*. Functional Ecology, 3: 719-726.
- REICH, P.B., WALTERS, M.B. and ELLSWORTH, D.S. 1992: *Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems*. Ecological Monographs, 62: 365-392.
- REICH, P.B., SCHOETTLE, A.W., STROO, H.F., TROIANO, J. and AMUNDSON, R.G. 1987. *Effects of ozone and acid rain on white pine (Pinus strobus) seedlings grown in five soils. I. Net photosynthesis and growth*. Canadian Journal of Botany, 65: 977-987.
- RENNENBERG, H. 1996: *Klimafaktoren und Klimaveränderungen: Wechselwirkungen mit Pflanzen und Böden: 1. Übersicht*. In: Brunold, C., Rügsegger, A. und Brändle, R. (eds.): Stress bei Pflanzen. Haupt, Berlin, Stuttgart, Wien, pp. 37-48.
- RENNENBERG, H., POLLE, A. and REUTHER, M. 1997: *Role of ozone in forest decline on Wank Mountain (Alps)*. In: SANDERMANN, H., WELLBURN, A.R. and HEATH, R.L. (eds.): Forest decline and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments. Ecological Studies 127, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, pp. 135-162.
- RUNECKLES, V.C. 1992: *Uptake of ozone by vegetation*. In: LIFOHN, A.S. (ed.): Surface level ozone exposures and their effects on vegetation. Lewis, Chelsea, pp. 157-188.
- SAMUELSON, L.J. and KELLY, J.M. 1997: *Ozone uptake in Prunus serotina, Acer rubrum and Quercus rubra forest trees of different size*. New Phytologist, 136: 255-26.
- SANDERMANN, H., WELLBURN, A.R. and HEATH, R.L. 1997: *Forest decline and ozone: a comparison of controlled chamber and field experiments*. Ecological Studies 127, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 400p.
- SCHADAUER, K. 1994: *Baumatlas für Österreich. Die Verbreitung der Baumarten nach Daten der Österreichischen Waldinventur*. FBVA-Berichte 76.
- SCHNEIDER, J., LOIBL W., und SPANGL, W. 1996: *Kumulative Ozonbelastung der Vegetation Österreichs. Berechnung und Darstellung nach dem Konzept der kritischen Belastungsgrenzen ("Critical Levels")*. Report UBA-96-127. Bundesministerium für Umwelt Wien.

- SCHUPP, R. and RENNENBERG, H. 1988: *Diurnal changes in the glutathione content of spruce needles (Picea abies L.)*. Plant Science, 57: 113-117.
- SCHWANZ, P., PICON, C., VIVIN, P., DRYER, E., GUEHL, J.-M. and POLLE, A. 1996: *Response of antioxidative systems to drought stress in pendunculate oak and maritime pine as modulated by elevated CO₂*. Plant Physiology, 110: 393-402.
- SIEGWOLF, R.T.W., WIESER, G. and TENHUNEN, J.D. 1994: *Simulating the cumulative ozone uptake by means of a gas exchange model*. In: FUHRER, J. and ACHERMANN, B. (eds.): *Critical levels for Ozone*. UN-ECE workshop report. FAC Bern, pp 214-220.
- SKÄRBY, L., TROENG, E. and BOSTROM, C.A. 1987: *Ozone uptake and effects on transpiration, net photosynthesis, and dark respiration in Scots pine*. Forest Science, 33: 801-808.
- SKÄRBY, L., RO-POULSEN, H., WELLBURN, F.A. and SHEPPARD, L.J. 1998. *Impact of ozone on forests: a European perspective*. New Phytologist, 139: 109-122.
- SKÄRBY, L., WALLIN, G., SELLDEN, G., KARLSSON, P.E., OTTOSSON, S.; SUTINEN, S. and GRENNFELT, P. 1995: *Tropospheric ozone – a stress factor for Norway spruce in Sweden*. Ecol. Bullet. 44: 133-146.
- SKELLY J.N. and INNES, J.L. 1994: *Waldsterben in the forests of Central Europe and Eastern North America: Fantasy or Reality?* Plant Disease, 78: 1021-1032.
- SMIDT, S. 1991: *Beurteilung von Ozonmeßdaten aus Oberösterreich und Tirol nach verschiedenen Luftqualitätskriterien*. FBVA Berichte 47/1991.
- SMIDT, S. 1993. *Die Ozonsituation in alpinen Tälern Österreichs*. Centralblatt für das gesamte Forstwesen 110, 205-220.
- SMIDT, S. 1998. *Risk assessment of air pollutants for forested areas in Austria, Bavaria and Switzerland*. Environmental Science and Pollution Research, Spec Issue 1: 25-31.
- SMIDT, S und GÄBLER, K. 1994: *Entwicklung von SO₂-, NO₂- und Ozon-Jahresmittelwerten in Österreich*. Centralblatt für das gesamte Forstwesen, 111: 183-176.
- SMIDT, S., BLOCK, J., JANDL, R. and GEHRMANN, J. 1999. *Trends of pollutant concentrations and inputs at forest stations in Austria and Germany*. Centralblatt für das gesamte Forstwesen, 116: 193-209.
- SPRUGEL, D.G., HINCKLEY, T.M. and SCHAAP, W. 1991: *The theory and practice of branch autonomy*. Annual Review of Ecology and Systematics, 22: 309-334
- STOCKWELL, W.R., KRAMM, G., SCHEEL, H-E., MOHNEN, V.A. and SEILER, W. 1997: *Ozone formation, destruction and exposure in Europe and in the United States*. In: SANDERMANN, H., WELLBURN, A.R. and HEATH, R.L. (eds.): *Forest decline and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments*. Ecological Studies 127, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, pp. 1-38.
- TAUSZ, M., KRANNER, I. and GRILL, D. 1996a: *Simultaneous determination of ascorbic acid and dehydroascorbic acid in plant materials by high-performance liquid chromatography*. Phytochemical Analysis, 7, 69-72.
- TAUSZ, M., BATIC, F. and GRILL, D. 1996b: *Bioindication at forest sites. - Concepts, practice and outlook*. Phytol., 36: 7-14.
- TAYLOR, G.E. JR. 1994: *Role of genotype in the response of loblolly pine to tropospheric ozone: effects at the whole-tree, stand, and regional level*. Journal of Environmental Quality, 23: 63-82.
- THOMPSON, F.B. and LEYTON, L. 1971: *Method for measuring the leaf surface area of complex shoots*. Nature, 229: 944-947.

- TINGEY, D.T. and TAYLOR, G.E. JR. 1982: *Variation in plant response to ozone: a conceptual model of physiological events*. In: UNSWORTH, M.H. and ORMROD, D.P. (eds.): *Effects of gaseous air pollution on agriculture and horticulture*. Butterworth Scientific, London, pp. 113-138.
- U. S. ENVIRONMENTAL PROTECTION AGENCY. 1986: *Air quality criteria for ozone and other chemical oxidants*. USEPA Rep 600/8-84-020, Environmental Criteria and Assessment Office, Research Triangle Park, NC.
- VDI 1989: *Maximale Immissions-Konzentrationen für Ozon*. VDI Handbuch Reinhaltung der Luft, Berlin, Blatt 6.
- VECCI, R. and VALLI, G. 1999. *Ozone assessment in the southern part of the Alps*. *Atmospheric Environment*, 33: 97-109.
- VOLIN, J.C., TJOELKER, M.G., OLEKSYN, J. and REICH, P.B. 1992: *Light environment alters response to ozone stress in Acer saccharum Marsch. and hybrid Populus L. seedlings. II. Diagnostic gas exchange and leaf chemistry*. *New Phytologist*, 124: 637-646.
- VON CAEMMERER, S. and FARQUHAR, G.D. 1981: *Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves*. *Planta*, 153: 376-387.
- WALLIN, G., OTTOSSON, S. and SELLDEN, G. 1992: *Long-term exposure of Norway spruce, Picea abies (L.) Karst. to ozone in open top chambers: IV. Effects on the stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis and on carboxylation efficiency*. *New Phytologist*, 121: 3395-401.
- WARING, R.H. 1993: *How ecophysiologicals can help scale from leaves to landscape*. In: EHRLINGER, J.R., and FIELDS, C.B. (eds.): *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*. Academic Press, New York, pp. 159-166.
- WIESER, G. 1997a. *Ozone impact on photosynthetic capacity of mature and young Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.): external versus internal exposure*. *Phyton*, 37: 297-302.
- WIESER, G. 1997b: *Carbon dioxide gas exchange of cembra pine (Pinus cembra) at the alpine timberline during winter*. *Tree Physiology*, 17: 473-447.
- 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*, 39: 241-252.
- WIESER, G., 2000: *Seasonal variation of leaf conductance in a subalpine Pinus cembra during the winter months*. *Phyton*, 40: 185-190.
- WIESER, G. 2001a: *Effects of ozone on conifers in the timberline ecotone*. In: Huttunen, S., Bucher, J., Jarvis, P. and Matyssek, R. (eds.). *Trends in European Forest Tree Physiology*. Kluwer Academic Publishers: 115-125.
- WIESER, G. 2001b: *Exchange of trace gases at the tree-atmosphere interface: Ozone*. In: PAPEN, H., GASCHÉ, R. and RENNENBERG, H. (eds.). *Trace gas exchange in forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers (in press).
- WIESER, G. and HAVRANEK, W.M. 1993a: *Ozone uptake in the sun and shade crown of spruce: quantifying the physiological effects of ozone exposure*. *Trees*, 7: 227-232.
- WIESER, G. und HAVRANEK, W.M. 1993b: *Einfluß der Nährstoffversorgung auf den Gaswechsel von Fichten*. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, 110: 135-149.
- WIESER, G. and HAVRANEK, W.M. 1994: *Exposure of mature Norway spruce to ozone in twig-chambers: effects on gas exchange*. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Sect B*, 102: 119-125.
- WIESER, G. and HAVRANEK, W.M. 1995: *Environmental control of ozone uptake in Larix decidua Mill.: a comparison between different altitudes*. *Tree Physiology*, 15: 253-258.

- WIESER, G. and HAVRANEK, W.M. 1996: *Evaluation of ozone impact on mature spruce and larch in the field*. Journal of Plant Physiology, 148: 189-194.
- WIESER, G. und KRONFUB, G. 1997: *Der Einfluß von Dampfdruckdefizit und mildem Bodenwasserstreß auf den Gaswechsel junger Fichten (Picea abies (L.) Karst.)*. Centralblatt für das Gesamte Forstwesen, 114: 173-182.
- WIESER, G., HAVRANEK, W.M., POLLE, A. 1996. *Effects of ambient and above 40ambient ozone concentrations on mature conifers in the field*. In: KÄRENLAMP, L., SKÄRBY, L. (eds.): Critical levels for ozone in Europe: testing and finalizing the concepts. UN-ECE Workshop report. Univ. Kuopio, Dept. Ecol. and Environ. Sci., pp. 183-190.
- WIESER, G., WEH, M. and HAVRANEK, W.M. 1991: *Ozone fumigation in the sun crown of Norway spruce*. In: REUTER, M., KIRCHNER, M., KIRCHINGER, E., REITER, H., ROSEL, K. and PFEIFER U. (eds.): Waldschadensforschung im östlichen Mitteleuropa und in Bayern. Proc. Expertentagung Schloß Neuburg/Inn bei Passau Nov 13-15 1991. GSF Bericht 24/91, pp. 567-573.
- WIESER G., HAVRANEK W.M., LOIDOLDT-NAGELE M., KRONFUB G. and POLLE A. 1998. *Response of photosynthesis, carbohydrates and antioxidants in needles of Norway spruce to slow and rapid changes in ozone*. Botanica Acta 111: 35-41.
- WIESER, G., HÄSLER, R., GÖTZ, B., KOCH, W. and HAVRANEK, W.M. 1999: *Seasonal ozone uptake of mature evergreen conifers at different altitudes*. Phytion, 39: 233-240.
- WIESER, G., HÄSLER, R., GÖTZ, B., KOCH, W. and 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., TAUSZ, M., WONISCH, A. and HAVRANEK, W.M. 2001: *Free radical scavengers and photosynthetic pigments in Pinus cembra L. needles as affected by ozone exposure*. Biologia Plantarum, 44: 225-232
- WIGLEY T.M., BRIFFA K.R. and JONES P.D. 1984. *Prediction of plant productivity and resources*. Nature, 312: 102-103.
- WILDI B. and LUTZ, C. 1996: *Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes*. Plant, Cell and Environment, 19: 138-146.
- WUEBBLES D.J., JAIN, A., EDMONDS, J., HARVEY, D. and HAYHOE, K. 1999: *Global change: state of the science*. Environmental Pollution, 100: 57-86.

Verfasser: Univ.-Doz. Dr. Gerhard Wieser
Forstliche Bundesversuchsanstalt
Institut für Immissionsforschung und Forstchemie
Abt. Forstpflanzenphysiologie
Rennweg 1
6020 Innsbruck
e-Mail: gerhard.wieser@uibk.ac.at

Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien

			Preis in €
1983	Nr. 150	SMIDT, STEFAN: Untersuchungen über das Auftreten von Sauren Niederschlägen in Österreich. (88 Seiten)	10,90
1983	Nr. 151	Forst- und Jagdgeschichte Mitteleuropas. Referate der IUFRO-Fachgruppe S6.07-00 Forstgeschichte, Tagung in Wien vom 20.-24. September 1982. (134 Seiten)	10,90
1983	Nr. 152	STERBA, HUBERT: Die Funktionsschemata der Sortentafeln für Fichte in Österreich. (63 Seiten)	7,26
1984	Nr. 153	Beiträge zur Wildbacherosions- und Lawinenforschung (5). IUFRO-Fachgruppe S1.04-00. Vorbeugung und Kontrolle von Wildbacherosion, Hochwässer und Muren, Schneeschäden und Lawinen. (224 Seiten)	18,16
1985	Nr. 154/I	Österreichische Forstinventur 1971-1980. Zehnjahresergebnis. (Seite 1-216)	15,98
1985	Nr. 154/II	Österreichische Forstinventur 1971-1980. Inventurgespräch. (Seite 219-319)	7,26
1985	Nr. 155	BRAUN, RUDOLF: Über die Bringungslage und den Werbungsaufwand im österreichischen Wald. (243 Seiten)	vergriffen
1985	Nr. 156	Beiträge zur Wildbacherosions- und Lawinenforschung (6). IUFRO-Fachgruppe S1.04-00 (Wildbäche, Schnee und Lawinen). Vorbeugung und Kontrolle von Wildbacherosion, Hochwässer und Muren, Schneeschäden und Lawinen. (247 Seiten)	vergriffen
1986	Nr. 157	Zweites österreichisches Symposium Fernerkundung. Veranstaltet von der Arbeitsgruppe Fernerkundung der Österreichischen Gesellschaft für Sonnenenergie und Weltraumfragen (ASSA), 2.-4. Oktober 1985 in Wien. (220 Seiten)	18,16
1987	Nr. 158/I	MERWALD, INGO E.: Untersuchung und Beurteilung von Bauweisen der Wildbach- verbauung in ihrer Auswirkung auf die Fischpopulation. (Seite 1-196)	18,16
1987	Nr. 158/II	MERWALD, INGO E.: Untersuchung und Beurteilung von Bauweisen der Wildbach- verbauung in ihrer Auswirkung auf die Fischpopulation. (Seite 196-364)	18,16
1988	Nr. 159	Beiträge zur Wildbacherosions- und Lawinenforschung (7). IUFRO-Fachgruppe S1.04-00 (Wildbäche, Schnee und Lawinen). Vorbeugung und Kontrolle von Wildbacherosion, Hochwässer und Muren, Schneeschäden und Lawinen. (410 Seiten)	30,52
1988	Nr. 160	MÜLLER, FERDINAND: Entwicklung von Fichtensämlingen (<i>Picea abies</i> (L.) Karst.) in Abhängigkeit von Ernährung und seehöhenangepasster Wachstumsdauer im Versuchsgarten Mariabrunn. (256 Seiten)	18,89
1988	Nr. 161	KRONFELLNER-KRAUS, GOTTFRIED; NEUWINGER, IRMENTRAUD; RUF, GERHARD; SCHAEFFHAUSER, HORST: Über die Einschätzung von Wildbächen - Der Dürnbach. (264 Seiten)	21,80

			Preis in €
1988	Nr. 162	Recent Research on Scleroderris Canker of Conifers. IUFRO Working Party S2.06-02 - Canker Disaese-Scleroderris. Proceedings of Meetings in Salzburg/Austria and Ljubljana/Yugoslavia, September 1986. (172 Seiten)	13,08
1989	163 /I	Zum Waldsterben im Gleinalmgebiet. (Seite 1-224)	21,80
1989	163 /II	Zum Waldsterben im Gleinalmgebiet. (Seite 225-422)	21,80
1990	163 /III	Zum Waldsterben im Gleinalmgebiet. (98 Seiten)	13,08
1990	164 /I	KILLIAN, HERBERT: Der Kampf gegen Wildbäche und Lawinen im Spannungsfeld von Zentralismus und Föderalismus. Historische Grundlagen. (167 Seiten)	13,08
1990	164 /II	KILLIAN, HERBERT: Der Kampf gegen Wildbäche und Lawinen im Spannungsfeld von Zentralismus und Föderalismus. Das Gesetz. (183 Seiten)	13,80
1990	164 /III/2	KILLIAN, HERBERT: Der Kampf gegen Wildbäche und Lawinen im Spannungsfeld von Zentralismus und Föderalismus. Die Organisation. (211 Seiten)	15,98
1990	164 /III/2	KILLIAN, HERBERT: Der Kampf gegen Wildbäche und Lawinen im Spannungsfeld von Zentralismus und Föderalismus. Die Organisation. (133 Seiten)	10,17
1990	164 /IV/1	KILLIAN, HERBERT: Dokumente und Materialien zur Geschichte der Wildbach- und Lawinenverbauung in Österreich. Teil 1. (184 Seiten)	13,80
1990	164 /IV/2	KILLIAN, HERBERT: Dokumente und Materialien zur Geschichte der Wildbach- und Lawinenverbauung in Österreich. Teil 2. (118 Seiten)	8,72
1990	165	KARRER, GERHARD; KILIAN, WALTER: Standorte und Waldgesellschaften im Leithagebirge. Revier Sommerein. Mit einem waldbaulichen Beitrag von Kriszl, Wolfgang; Müller, Ferdinand. (245 Seiten)	19,25
1991	163 /IV	Zum Waldsterben im Gleinalmgebiet. (190 Seiten)	16,71
1991	166	Zusammenfassende Darstellung der Waldzustandsinventur. (265 Seiten)	21,80
1991	167 /I	STROHSCHNEIDER, ILSE: Mittelfristige Veränderungen des Bodenzustandes auf Exaktdüngungs- versuchsflächen der FBVA. I.Teil: Unbehandelte Parzellen. (200 Seiten)	14,53
1992	167 /II	STROHSCHNEIDER, ILSE: Mittelfristige Veränderungen des Bodenzustandes auf Exaktdüngungs- versuchsflächen der FBVA. II.Teil: Gedüngte Parzellen und Vergleich gedüngter mit unbehandelten Parzellen. (111 Seiten)	8,35
1992	168	Österreichische Waldboden-Zustandsinventur. Ergebnisse. Band I und II (247 Seiten)	18,16
1995	163 /V	Zum Waldsterben im Gleinalmgebiet. (143 Seiten)	10,53
1995	169	POLLANSCHÜTZ, JOSEF: Bewertung von Verbiß- und Fegeschäden Hilfsmittel und Materialien (146 Seiten)	10,90

			Preis in €
1996	170	ANDRECS, PETER: Analyse und statistische Auswertungen von Hochwassermeldungen 1972-1993 – Grundlagen für die Beurteilung von Gefährdungen durch Wildbäche (143 Seiten)	13,80
1999	171	SCHADAUER, KLEMENS Oberhöhenbonität und Standort der Fichte nach Daten der Österreichischen Forstinventur – Abdruck der im Juni 1997 approbierten Dissertation (135 Seiten)	13,08
1999	172	NEUMANN, MARKUS; STEFAN, KLAUS; FÜRST, ALFRED; JANDL, ROBERT; KILIAN, WALTER; ENGLISCH, MICHAEL; MUTSCH, FRANZ: Das „Diagnoseprofil“ – Veränderungen in Waldökosystemen während einer 10jährigen Beobachtung (227 Seiten)	21,80
2000	173	GÖBL, FRIEDERIKE; LADURNER, HEIDI: Mykorrhizen und Pilze der Hochlagenaufforstung Haggeng (99 Seiten)	9,44
2001	174	WIESER, GERHARD; HAVRANEK, WILHELM MANFRED: Troposphärisches Ozon - ein Risikofaktor für Koniferen der montanen und subalpinen Stufe Österreichs? (58 Seiten)	5,81

