

Lehrstuhl für Ökophysiologie der Pflanzen

**Skalierung innerhalb ontogenetischer Stadien und
Wachstumsszenarien von Buche (*Fagus sylvatica*) und
Fichte (*Picea abies*) unter Ozoneinfluss**

Nina Koch

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. Wolfgang Oßwald

Prüfer der Dissertation:

1. Univ.-Prof. Dr. Rainer Matyssek
2. Univ.-Prof. Dr. Jörg Fromm
3. Prof. Dr. Dieter Overdieck
(Technische Universität Berlin)

Die Dissertation wurde am 19.10.2005 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 06.12.2005 angenommen.

für H. K.

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis	9
Zusammenfassung	12
Summary	16
1 Einleitung	19
1.1 Ozon als Schadstoff für Pflanzen	19
1.2 Stand der Forschung und Aufgabenstellung	21
2 Material und Methoden	26
2.1 Skalierungskonzept und experimentelles Design	26
2.1.1 Ontogenetische Skalierung: Standort	27
2.1.2 Szenario-Skalierung: Standorte und Forschungseinrichtungen	32
2.2 Klimatische Bedingungen	34
2.3 Ozon-Dosen	38
2.4 Bestimmung und Gehalte der Nährstoffe in Blättern	41
2.5 Phänologie und Schadsymptome an Blättern	42
2.5.1 Bonitur der Phänologie (Austrieb und Seneszenz) und Bestimmung der Länge der Vegetationsperiode	42
2.5.2 Bonitur der Schadsymptome an Blättern	43
2.6 Stammzuwachs, Biomasse, Kronenvolumen und Raumbesetzung	45
2.6.1 Bestimmung der Stammquerschnittsfläche und des Stammdickenzuwachses	45
2.6.2 Bestimmung der Biomasse	46
2.6.3 Bestimmung des Kronenvolumens	47
2.6.4 Bestimmung der Effizienz der Raumbesetzung	48
2.7 Blattmorphologie: Bestimmung der spezifischen Blattfläche	48
2.8 Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$), Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz	49
2.8.1 Stabile Isotopenanalytik: Messung von $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ in Blättern	49
2.8.2 Anwendung des Modells nach SCHEIDEGGER ET AL. (2000) in der stabilen Isotopenanalytik	51
2.8.3 Messung des Blattgaswechsels	52
2.8.4 Messung der Chlorophyllfluoreszenz	54
2.9 Messung der Bodenatmung	56
2.10 Statistische Auswertung	56

3	Ergebnisse	60
3.1	Untersuchungen an Jungbäumen im Kranzberger Forst	60
3.1.1	Phänologie und Schadsymptome an Blättern	60
3.1.1.1	Austrieb	60
3.1.1.2	Seneszenz	62
3.1.1.3	Vegetationsperiode	63
3.1.1.4	Blattschädigung	63
3.1.2	Stammzuwachs, Biomasse, Kronenvolumen und Raumbesetzung	72
3.1.2.1	Stammquerschnittsfläche	72
3.1.2.2	Stammdickenzuwachs	74
3.1.2.3	Biomasse	76
3.1.2.4	Kronenvolumen	80
3.1.2.5	Effizienz der Raumbesetzung	82
3.1.3	Spezifische Blattfläche	82
3.1.4	Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$), Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz	83
3.1.4.1	Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$)	83
3.1.4.2	Blattgaswechsel	85
3.1.4.3	Chlorophyllfluoreszenz	86
3.1.5	Bodenatmung	93
3.2	Untersuchungen an Jungbäumen in den Lysimetern	95
3.2.1	Phänologie und Schadsymptome an Blättern	95
3.2.1.1	Austrieb	95
3.2.1.2	Seneszenz	95
3.2.1.3	Vegetationsperiode	96
3.2.1.4	Blattschädigung	96
3.2.2	Stammzuwachs, Biomasse und Kronenvolumen	99
3.2.2.1	Stammquerschnittsfläche	99
3.2.2.2	Stammdickenzuwachs	99
3.2.2.3	Kronenvolumen	100
3.2.3	Spezifische Blattfläche	100
3.2.4	Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$), Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz	101
3.2.4.1	Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$)	101
3.2.4.2	Blattgaswechsel	101
3.2.4.3	Chlorophyllfluoreszenz	102
3.3	Untersuchungen an Jung- und Altbäumen innerhalb der ontogenetischen Skalierung	105
3.3.1	Phänologie und Schadsymptome an Blättern	105

3.3.1.1	Austrieb	105
3.3.1.2	Seneszenz	105
3.3.1.3	Blattschädigung	107
3.3.2	Stammdickenzuwachs	109
3.3.3	Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$), Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz	111
3.3.3.1	Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$)	111
3.3.3.2	Blattgaswechsel	112
3.3.3.3	Chlorophyllfluoreszenz	117
3.4	Untersuchungen an Jungbäumen innerhalb der Szenario-Skalierung	119
3.4.1	Phänologie und Schadsymptome an Blättern	119
3.4.1.1	Austrieb	119
3.4.1.2	Seneszenz	121
3.4.1.3	Blattschädigung	122
3.4.2	Stammzuwachs, Biomasse, Kronenvolumen und Raumbesetzung	123
3.4.2.1	Stammdickenzuwachs	123
3.4.2.2	Biomasse	124
3.4.2.3	Kronenvolumen	129
3.4.2.4	Effizienz der Raumbesetzung	130
3.4.3	Spezifische Blattfläche	131
3.4.4	Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz	132
3.4.4.1	Blattgaswechsel	132
3.4.4.2	Chlorophyllfluoreszenz	137
3.4.5	Bodenatmung	140
4	Diskussion	142
4.1	Ozon- und Alters-Effekte bei Jung- und Altbäumen von Buche und Fichte im Kranzberger Forst	142
4.1.1	Ontogenetische Skalierung in der Übersicht	142
4.1.2	Vergleich der Ozon-Sensitivität unterschiedlicher Baumarten (Buche und Fichte) und Vergleich der Stressabwehr bei Jung- und Altbäumen	146
4.1.3	Repräsentieren junge Bäume Altbäume in Bezug auf Ozon-Effekte?	147
4.1.4	Folgerungen zur ontogenetischen Skalierung	152
4.2	Ozon- und Szenario-Effekte bei Jungbuchen und –fichten im Freiland (Kranzberger Forst und Lysimeter) und in Klimakammern (Phytotrone)	152
4.2.1	Szenario-Skalierung in der Übersicht	153

4.2.2	Ursachen der unterschiedlichen Ozon-Effekte im Freiland und in Klimakammern	159
4.2.3	Konzeptuelle Möglichkeiten, Limitierungen und Relevanz unterschiedlicher Versuchsansätze	173
5	Schlussfolgerungen	175
	Literaturverzeichnis	177
	Anhang	188
	Anhang A: Material und Methoden	188
	Anhang B: Ergebnisse	197
	Publikationen und Präsentationen	205
	Lebenslauf	207
	Danksagung	208

Abkürzungsverzeichnis

1x O ₃	Unverändertes O ₃ -Regime (vorherrschende O ₃ -Konzentrationen der Standortsluft)
2x O ₃	Mittels Begasung experimentelle Verdopplung des 1x O ₃ -Regimes, Begrenzung der O ₃ -Konzentration auf maximal 150 nl l ⁻¹
A ₃₆₀	Netto-CO ₂ -Assimilationsrate bei 360 µl l ⁻¹ CO ₂ und Lichtsättigung [µmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]
A ₂₀₀₀	Netto-CO ₂ -Assimilationsrate bei 2000 µl l ⁻¹ CO ₂ und Lichtsättigung [µmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]
ALM	<u>A</u> llgemeines <u>L</u> ineares <u>M</u> odell
A _{max}	Photosynthetische Kapazität [µmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]
AOT40	Akkumulierte externe O ₃ -Dosis über dem Schwellenwert von 40 µl O ₃ l ⁻¹ und gleichzeitig vorherrschenden Lichtbedingungen von >50 W m ⁻² (<u>a</u> ccumulative dose <u>o</u> ver a <u>t</u> hreshold of <u>40</u> µl l ⁻¹ h) [µl l ⁻¹ h]
Boden	Waldboden
C _a	CO ₂ -Konzentration der Atmosphäre [µl l ⁻¹]
CASIROZ	The <u>c</u> arbon <u>s</u> ink strength of beech in a changing environment: Experimental <u>r</u> isk assessment by mitigation of chronic <u>o</u> zone impact
CE	Apparente Carboxylierungseffizienz [µmol CO ₂ / µl l ⁻¹ CO ₂]
cf.	vergleiche (confer)
C _i	CO ₂ -Konzentration in den Blattinterzellularen [µl l ⁻¹]
E ₃₆₀	Transpirationsrate bei 360 µl l ⁻¹ CO ₂ und Lichtsättigung [mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹]
F	Fluoreszenzsignal des lichtadaptierten Blattes
F _m	Maximale dunkeladaptierte Fluoreszenzintensität des Blattes nach einem sättigendem Lichtpuls
F _m '	Maximale lichtadaptierte Fluoreszenzintensität des Blattes nach einem sättigendem Lichtpuls
gH ₂ O	Stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf bei 360 µl l ⁻¹ CO ₂ und Lichtsättigung [mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹]
gO ₃	Stomatäre Leitfähigkeit für O ₃ [nmol m ⁻² s ⁻¹]
gO _{3max}	Maximale stomatäre Leitfähigkeit für O ₃ [nmol m ⁻² s ⁻¹]
GSF	Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit, München, Deutschland
IR	Infrarot

Abkürzungsverzeichnis

IWUE	Intrinsischer photosynthetischer Wassernutzungskoeffizient (intrinsic <u>water use efficiency</u>) [$\text{mmol H}_2\text{O} / \mu\text{mol CO}_2$]
J_{max}	Kapazität der Regeneration des CO_2 -Akzeptors (in Abhängigkeit von der Elektronentransportrate) bei Lichtsättigung [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
KF	<u>K</u> ranzberger <u>F</u> orst
LWF	Bayerische <u>L</u> andesanstalt für <u>W</u> ald und <u>F</u> orstwirtschaft, Freising, Deutschland
M	Molekül oder Atom
MW	<u>M</u> ittel <u>w</u> ert
PDB	<u>P</u> ee <u>D</u> ee <u>B</u> elemnite
ph_{eff}	Apparente photosynthetische Photonenwirksamkeit [$\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol Photonen}$]
PPFD	Photosynthetische Photonenflussdichte (<u>photosynthetic photons flux density</u>) [$\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
PS II	<u>P</u> hoto <u>s</u> ystem II
QF	Effizienz der Quantenausbeute im PS II
r	Radius
R^2	Bestimmtheitsmaß
rH	Relative Luftfeuchte (<u>relative humidity</u>) [%]
RH	Kohlenwasserstoff
ROS	Reaktive Sauerstoffspezies
RubisCO	<u>R</u> ib <u>u</u> lose-1,5- <u>b</u> isphosphat- <u>C</u> arboxylase / <u>O</u> xygenase
Schatten	Schattenkrone
SE	Standardfehler (<u>standard error</u>)
SFB 607	<u>S</u> onder <u>f</u> orschungs <u>b</u> ereich 607 „Wachstum und Parasitenabwehr“
SLA	Spezifische Blattfläche (<u>specific leaf area</u>) [$\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$]
Sonne	Sonnenkrone
SQF	<u>S</u> tamm <u>q</u> uerschnitts <u>f</u> läche [mm^2 oder cm^2]
SUM0	Summe der Stundenmittelwerte der O_3 -Konzentrationen (sum of hourly ozone concentrations) [$\mu\text{l l}^{-1} \text{ h}$]
UNECE	<u>U</u> nited <u>N</u> ations <u>E</u> conomic <u>C</u> ommission for <u>E</u> urope
UV-Licht	<u>U</u> ltra- <u>v</u> iolettes Licht
V_{cmax}	Maximale katalytische Aktivität der RubisCO [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]
VSMOW	<u>V</u> ienna <u>S</u> tandard <u>M</u> ean <u>O</u> cean <u>W</u> ater
W	<u>W</u> att
WSL	Forschungsanstalt für <u>W</u> ald, <u>S</u> chnee und <u>L</u> andschaft, Birmensdorf, Schweiz

WUE Photosynthetischer Wassernutzungskoeffizient (water use efficiency)
 [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$]

Zusammenfassung

Zahlreiche Studien wiesen bisher O₃-Effekte auf zellulärer, Blatt- und / oder Gesamtpflanzen-Ebene bei Bäumen nach. Jedoch wurde dabei meist der mögliche Einfluss der Ontogenie der Bäume sowie der Einfluss der experimentellen Wachstumsbedingungen nicht berücksichtigt. Ziel der vorliegenden Studie war es, zu bestimmen, ob erstens Jung- und Altbäume ähnlich auf O₃ reagieren und zweitens, ob Jungbäume unter verschiedenen Wachstumsbedingungen (Szenario: z. B. Klimakammer und Freiland) verschieden auf O₃ reagieren.

In der vorliegenden Studie wurden die Reaktionen von zwei- bis dreijährigen Jungbäumen und 51- bis 66jährigen Altbäumen im Freiland (Mischkultur von Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) im Kranzberger Forst, Freising, **ontogenetische Skalierung**) unter vorherrschenden O₃-Konzentrationen der Standortsluft (1x O₃) und experimentell zweifach erhöhten O₃-Konzentrationen (2x O₃, maximal 150 nl O₃ l⁻¹, mittels einer „free-air“-Ozonbegasungsanlage) untersucht. In dieser Untersuchung wurden die Jungbäume, die in Pflanzcontainern wuchsen, in der Schatten- und Sonnenkrone der Altbäume exponiert, so dass ein physiologischer Vergleich zwischen den Altersstufen in ähnlichen Mikroklimaten möglich war. Zusätzlich wurde noch die Reaktion von Jungbäumen am Waldboden unter vorherrschenden O₃-Konzentrationen der Standortsluft untersucht. Neben der ontogenetischen Skalierung wurde eine **Szenario-Skalierung** durchgeführt, in der die Reaktionen von zwei- bis dreijährigen Jungbäumen (Buchen und Fichten) im Freiland (Kranzberger Forst, Freising, mit Mischkultur und Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit - GSF - Lysimeter, München, mit Buchen-Monokultur) und in Klimakammern (GSF, Phytotrone, München, mit Mischkultur) unter den oben genannten O₃-Regimen verglichen wurden. Die Jungbäume in den Phytotronen wurden ebenfalls wie die Jungbäume im Kranzberger Forst in Container (gleiche Containergröße) gepflanzt. Innerhalb der ontogenetischen Skalierung und der Szenario-Skalierung wurde die phänologische Entwicklung, das Ausmaß der Blattschädigung, die Biomasseentwicklung, die photosynthetische Leistungsfähigkeit und der Blattgaswechsel der Bäume untersucht.

Die vorliegende Studie wurde innerhalb des Sonderforschungsbereichs (SFB) 607 „Wachstum und Parasitenabwehr“ durchgeführt. In diesem SFB 607 wird an krautigen und holzigen Pflanzen untersucht, ob unabhängig von den einwirkenden Faktoren die Pflanze ihre Stoffallokation auf eine Weise reguliert, dass eine Steigerung in Wachstum und Konkurrenzverhalten zu einer Einschränkung der Stress-, insbesondere der Pathogenabwehr führt (zentrale Fragestellung). In der vorliegenden Studie wurde O₃ als ein Stressfaktor betrachtet.

Ontogenetische Skalierung

Innerhalb der ontogenetischen Skalierung wurden in der vorliegenden Studie anhand der untersuchten Parameter meist weder für die Jung- noch für die Altbäume (Buchen und Fichten) O₃-Effekte beobachtet, so dass die Hypothese 1, dass die Jungbuchen und -fichten im Kranzberger Forst empfindlicher auf das experimentell erhöhte O₃ reagieren als die Altbäume, abgelehnt wurde. Die Hypothese 2, dass die Altbäume im Kranzberger Forst durch die Jungbäume bezüglich der O₃-Reaktionen nicht repräsentiert werden, wurde auf Grund der Vergleichbarkeit der O₃-Reaktionen zwischen den ontogenetischen Stadien ebenfalls abgelehnt. Die vergleichbaren Reaktionen der Jung- und Altbäume sind vermutlich durch die ähnlichen stomatären Leitfähigkeiten (gH₂O), O₃-Aufnahmen und photosynthetischen Leistungsfähigkeiten zu begründen.

Die Bewertungen der Hypothesen 1 und 2 tragen zur Beantwortung der zentralen (s. o.) und einer weiteren Fragestellung des SFB 607 bei, ob die nachlassende Produktionsleistung im Zuge der ontogenetischen Entwicklung zu einer Steigerung der Stressabwehr führt. Die Altbäume wiesen zwar eine nachlassende Produktionsleistung bzw. ein geringeres Wachstum (=geringerer prozentualer Stammdickenzuwachs) als die Jungbäume auf und waren gegenüber erhöhter O₃-Belastung stresstolerant, jedoch waren auch die Jungbäume bei hoher Produktionsleistung bzw. eines hohen Wachstums (=höherer prozentualer Stammdickenzuwachs als die Altbäume) ebenfalls stresstolerant. Im Verlauf der Ontogenie wurde somit für die Buchen und Fichten in der vorliegenden Studie keine Steigerung der Stressabwehr beobachtet.

Eine höhere O₃-Empfindlichkeit der Buchen im Vergleich zu den Fichten wurde in der ontogenetischen Skalierung nicht beobachtet (Ablehnung Hypothese 5).

Szenario-Skalierung

Die vorliegende Studie wies anhand der Szenario-Skalierung nach, dass die experimentellen Wachstumsbedingungen entscheidend für die Reaktionen der Bäume auf das 2x O₃-Regime sein können: Ein signifikanter Einfluss durch das 2x O₃-Regime wurde für die Jungbuchen in der Phytotronstudie im Gegensatz zu den Jungbuchen in den Freilandstudien in den meisten untersuchten Parametern nachgewiesen. Eine experimentell erhöhte O₃-Konzentration führte bei den Jungbuchen in den Phytotronen im Gegensatz zu den Jungbuchen im Freiland zu einer Beeinträchtigung der phänologischen Entwicklung (verspäteter Austrieb und verfrühte Seneszenz), einer Erhöhung der Blattschädigung, einer Reduktion des Biomassezuwachses, einer Reduzierung der photosynthetischen Leistungsfähigkeit und des Blattgaswechsels. Die Hypothese 3, dass die Jungbäume im Freiland (Kranzberger Forst und Lysimeter) unterschiedlich auf das erhöhte O₃ im Vergleich zu den Jungbäumen in den Phytotronen reagieren, wurde somit für die Jungbuchen bestätigt. Die unterschiedlichen O₃-Effekte

zwischen den Jungbuchen im Freiland und in den Klimakammern wurde v. a. auf das größere Verhältnis der stomatären Leitfähigkeit für Wasserdampf bei $360 \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$ und Lichtsättigung zur Netto- CO_2 -Assimilationsrate bei $360 \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$ und Lichtsättigung ($\text{gH}_2\text{O} / \text{A}_{360}$) und die allgemein geringeren Photosyntheseraten der Jungbuchen in den Phytotronen unter erhöhtem O_3 zurückgeführt. Die geringeren Photosyntheseraten der Jungbäume in den Phytotronen führten vermutlich dazu, dass diese Jungbuchen den Einfluss des experimentell erhöhten O_3 nicht kompensieren konnten. Unterschiede in den Lichtverhältnissen zwischen dem Freiland und den Phytotronen (Erhöhung der thermischen Strahlung und der diffusen Strahlung in den Phytotronen) könnten ebenfalls für die unterschiedlichen O_3 -Empfindlichkeiten verantwortlich sein.

Bei den Fichten wurden sowohl in der Freiland- als auch in der Phytotronstudie keine negativen Effekte ($=\text{O}_3$ -Toleranz) in Bezug auf die untersuchten Parameter durch das experimentell erhöhte O_3 -Regime beobachtet. Die Reaktionen dieser Baumart auf das experimentell erhöhte O_3 waren nicht durch die experimentellen Wachstumsbedingungen (Freiland oder Klimakammer) beeinflusst (Ablehnung Hypothese 3 für Jungfichten).

Eine Aussage, dass die Jungbuchen empfindlicher auf O_3 reagieren als die Jungfichten (Hypothese 5), war abhängig von dem betrachteten Szenario: Im Freiland reagierten die Jungbuchen ebenso wie die Jungfichten meist nicht auf das erhöhte O_3 -Regime (Ablehnung Hypothese 5), wogegen in den Phytotronen die Jungbuchen O_3 -empfindlicher als die Jungfichten waren (Bestätigung Hypothese 5).

Die Hypothese 4, dass die Jungbuchen in Mischkulturen O_3 -empfindlicher reagieren als die Jungbuchen in Monokulturen, konnte im Vergleich der Jungbuchen im Freiland (Lysimeter, Monokultur) mit den Jungbuchen in den Klimakammern (Phytotrone, Mischkultur) bestätigt werden, wogegen die Hypothese 4 für den Vergleich zwischen den Jungbuchen in der Mono- und der Mischkultur im Freiland (Lysimeter vs. Kranzberger Forst) abgelehnt wurde.

Um physiologische Mechanismen innerhalb der ontogenetischen Skalierung in Bezug auf die Reaktion auf erhöhte O_3 -Regime zu verstehen, ist es wichtig, dass Jung- und Altbäume unter ähnlichen Voraussetzungen, wie z. B. unter ähnlichen Mikroklimaten (Schatten- und Sonnenkrone) untersucht werden. Für Buchen und Fichten wies diese Studie nach, dass Untersuchungen an Jungbäumen repräsentativ für Altbäume sind. Weitere ontogenetische Untersuchungen für andere Baumarten sollten in Zukunft durchgeführt werden, da zunehmend versucht wird, den Einfluss von O_3 von Jung- auf Altbäume zu modellieren, aber oftmals eine Validierung der Modell-Ergebnisse fehlt. Da die experimentellen Wachstumsbedingungen (s. o. Bsp. Buche) entscheidend in Bezug auf den Einfluss von O_3 sein können, ist die Übertragbarkeit bisheriger Ergebnisse zum ontogenetischen Skalieren in „open-top“ Kammern fragwürdig, wenn diese auf das Freiland - und somit andere

Wachstumsbedingungen - erfolgt. Ebenso ist die Festlegung des AOT40-Grenzwerts (akkumulierte externe O₃-Dosis über dem Schwellenwert von 40 nl O₃ l⁻¹), welcher auf „open-top“ Kammerstudien mit Buchen basiert und auf Bäume im Freiland übertragen wurde, fragwürdig. Auf Grund des starken Einflusses der experimentellen Wachstumsbedingungen erscheint eine Übertragbarkeit der Ergebnisse von Jungbäumen aus Klimakammern auf Altbäume im Freiland nicht für alle Baumarten zulässig (s. o. Bsp. Buche).

Summary

Many studies have verified O₃-effects across functional levels of the cell, leaves and whole trees. However, the possible interaction of ontogeny of trees and experimental growth conditions has not been considered. The objective of this study was to determine if juvenile and mature trees respond similarly to O₃, and to determine if trees of the same age respond similarly to O₃ when exposed in different exposure facilities (scenario: e. g., climate chamber and field).

In this study, reaction of two to three-year-old juvenile trees and 51 to 66-year-old adult trees in the field (mixed-culture of beech (*Fagus sylvatica* L.) and spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in „Kranzberg Forst“, Freising, **ontogenetic scaling**) were investigated under ambient (1x O₃) and twice-ambient O₃-concentrations (2x O₃, maximum of 150 nl O₃ l⁻¹, via „free-air“-ozone fumigation system). To provide physiological comparisons between age classes, juvenile trees (planted in containers) were exposed in similar microclimates to shade and sun conditions in the crown of adult trees. Additional juvenile trees were placed on the forest floor and were investigated under 1x O₃-regime. In addition to the ontogenetic scaling, trees of similar age were compared in different exposure facilities (**scenario-scaling**). Within this scenario-scaling, reactions of two to three-year-old juvenile trees (beech and spruce) in the field („Kranzberg Forst“, Freising, with mixed-culture and National Research Center for Environment and Health - GSF - lysimeter, München, with beech mono-culture) and in climate chambers (GSF, phytotron, München, with mixed-culture) under the above mentioned O₃-regimes were compared. Juvenile trees in the phytotrons were planted in containers comparable to those of juvenile trees in „Kranzberg Forst“. Phenological development, extent of foliage injury, biomass development, photosynthetic capacity and leaf gas exchange of trees were investigated within the ontogenetic and scenario-scaling.

This study was carried out as part of the project titled „Sonderforschungsbereich“ (SFB) 607 „Growth and Parasite Defence“. Within this SFB 607, herbaceous and woody plants are investigated to determine if plants regulate their resource allocation to increase stress tolerance and resistance (in particular against pathogens), and whether this increase in stress tolerance inherently leads to constraints on growth and competitiveness (main hypothesis). In the present study O₃ has been considered as an impacting stress factor.

Ontogenetic scaling

In the ontogenetic scaling of the present study on basis of the investigated parameters, neither juvenile nor adult trees (beech and spruce) mostly showed O₃-effects. Hypothesis 1, i.e., that juvenile beech and spruce in „Kranzberg Forst“ were more sensitive to enhanced O₃-regimes than adult trees, was rejected. Hypothesis 2, i.e., that adult trees in „Kranzberg

Forst" in relation to O₃-reactions are not represented by juvenile trees was also rejected, because of similarities in O₃-response. Comparable responses of juvenile and adult trees in relation to the enhanced O₃-regime are probably justified by similar stomatal conductance (gH₂O), O₃-flux and photosynthetic capacity, respectively.

Validation of hypotheses 1 and 2 contributes to the main hypothesis and another hypothesis of the SFB 607, if the decreasing production capacity during the ontogenetic development leads to enhanced defence against stress. Adult trees had decreased production capacity and decreased growth (based on decreased percent stem increment) in comparison to juvenile trees and they showed O₃ resistance. But juvenile trees, despite the higher production capacity and increased growth (based on increased percent stem increment), were also O₃ resistant. In the present study there were no obvious increases in stress defence between the different stages of ontogeny.

A higher O₃-sensitivity for beech compared to spruce was not observed within the ontogenetic scaling (rejection of hypothesis 5).

Scenario-scaling

In the present study within the scenario-scaling it has been determined that growth conditions might be an important factor for reactions of trees in enhanced O₃-regimes: A significant influence within the 2x O₃-regime was observed for juvenile beech in the phytotron study for most of the investigated parameters, in contrast to juvenile beech in the field studies. Experimental enhanced O₃-concentrations delayed leaf flush and accelerated leaf senescence, increased leaf injury, reduced biomass, reduced photosynthetic capacity and leaf gas exchange of beech trees in phytotrons, but not in the field. Therefore hypothesis 3, that juvenile trees in the field („Kranzberg Forst" and lysimeter) react differently in relation to enhanced O₃ in comparison to juvenile trees in phytotrons was confirmed for beech. Different O₃-effects between juvenile trees in the field and in climate chambers were mainly justified by the greater ratio of stomatal conductance for water vapour (measured at 360 µl l⁻¹ CO₂ and light saturation, gH₂O) and net-assimilation rate (measured at 360 µl l⁻¹ CO₂ and light saturation, A₃₆₀), and the lower photosynthesis rate for juvenile beech in the phytotrons under enhanced O₃-regime. Lower photosynthesis rates of juvenile trees in the phytotrons was probably the reason beech could not compensate for experimental enhanced O₃-concentrations. Differences in light levels between field and phytotrons (enhanced thermal radiation and diffuse radiation in phytotrons) could be another reason for different O₃-sensitivities.

For spruce no negative effect (=O₃ resistance) could be observed in relation to the investigated parameters under the enhanced O₃-regime in the field or in the phytotrons. The

reaction of this species in relation to experimental enhanced O_3 was not growth-condition-dependent (field or climate chamber, rejection of hypothesis 3 for spruce).

Whether or not juvenile beech are more sensitive to O_3 than juvenile spruce (hypothesis 5) depends on the scenario: Under field conditions reactions were similar for juvenile beech and spruce (rejection of hypothesis 5), but in phytotrons juvenile beech were more sensitive to O_3 than spruce (confirmation of hypothesis 5).

Hypothesis 4, that juvenile beech in mixed-cultures are more sensitive to O_3 than juvenile beech in mono-cultures, could be confirmed by comparing the reaction of beech in the phytotron (mixed-culture) with the reaction of beech in the field (lysimeter, mono-culture). However, hypothesis 4 can be rejected for the comparison between juvenile beech in mono and mixed-cultures in the field (lysimeter vs. „Kranzberg Forst“).

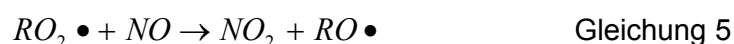
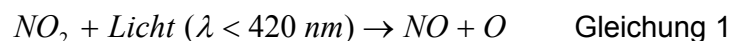
In order to understand the physiological mechanism associated with ontogenetic scaling in relation to enhanced O_3 regime it is important to investigate juvenile and adult trees under similar conditions (e. g. similar microclimate: shade and sun crown). In this study it was determined that juvenile beech and spruce can serve as surrogates for adult trees. More research in relation to ontogenetic scaling is necessary for other tree species, especially since models of O_3 -effects from juvenile to adult trees are being used, without validation of the results. Because of the importance of specific growth-conditions (e. g. beech) in relation to the influence of O_3 , the applicability of previous results of ontogenetic scaling from open-top chamber studies are questionable when extrapolated to the field situation (other growth-condition). Also, the AOT40 threshold (accumulated ozone dose over a threshold of $40 \text{ nl } O_3 \text{ l}^{-1}$), which is based on open-top chamber studies with beech, is questionable when extrapolated to the field. Due to the strong influence of growth conditions, drawing conclusions from results of juvenile trees in climate chambers and extrapolating to adult trees in the field appears not to be acceptable for all species (e. g. beech).

1 Einleitung

1.1 Ozon als Schadstoff für Pflanzen

Die Pflanzenentwicklung ist von zahlreichen biotischen und abiotischen Faktoren abhängig (LARCHER 2001, WALTER 1986). Zu diesen Faktoren zählen u. a. die Konkurrenz mit anderen Pflanzen, die Lichtqualität und -quantität, die Temperatur, die Wasserversorgung aber auch Schadstoffe wie z. B. Ozon (O_3).

In der Troposphäre entsteht O_3 durch die Reaktion von Luftsauerstoff mit einem durch die Photolyse von Stickstoffdioxid (NO_2) abgespaltenem Sauerstoffatom und einem weiteren Molekül oder Atom (M, Gl. 1 und Gl. 2). Das dabei entstandene Stickstoffmonoxid (NO) wird in einer Kettenreaktion mit Peroxyradikalen ($RO_2\bullet$), die ihrerseits durch die Oxidation von Kohlenwasserstoffen (RH) durch Hydroxylradikale ($OH\bullet$) gebildet werden (Gl. 3 und Gl. 4), wieder zu Stickstoffdioxid (NO_2) oxidiert (Gl. 5, FABIAN 2002, 1997, CRUTZEN & GRAEDEL 1994).



Durch die Industrialisierung und Motorisierung verändert sich die chemische Zusammensetzung der Atmosphäre (z. B. Erhöhung der Stickoxid-Konzentration), und eine Erhöhung der O_3 -Konzentration in der Troposphäre ist zu beobachten. Die mittlere O_3 -Konzentration nahm von 10 nl l^{-1} im Jahr 1870 auf 50 nl l^{-1} im Jahr 1995 zu, wobei Anstiege von bis zu 3% pro Jahr erfolgten (FABIAN 2002, MARENCO ET AL. 1994). Eine weitere Zunahme der O_3 -Konzentration in diesem Jahrhundert wird vermutet (FABIAN 2002, FOWLER ET AL. 1999)

Seit 1950 ist bekannt, dass Photooxidantien wie O_3 schädlich für die Pflanzenentwicklung sein können (LEFOHN 1992, REICH 1987). HEGGESTAD & MIDDLETON (1959) wiesen nach, dass bei Tabak Ernteeinbußen durch O_3 -bedingte punktförmige Blattschädigungen verursacht wurden. Seit den 80er Jahren des letzten Jahrhunderts ist der Blick im Zuge der Debatte des „Waldsterbens“ zunehmend auf den Einfluss von erhöhten O_3 -Konzentrationen auf Bäume und Wälder gerichtet (SANDERMANN ET AL. 1997). Bei Baumarten wie z. B. *Prunus serotina*, *Fraxinus americana*, *Populus tremuloides*, *Pinus ponderosa* und *Pinus jeffreyi* (WEI

ET AL. 2004 a, ANDERSEN 2003) sowie *Fagus sylvatica* (GEROSA ET AL. 2003, GRAMS ET AL. 1999) und *Betula pendula* (MAURER ET AL. 1997) wurden Schädigungen durch O₃ nachgewiesen.

MATYSSEK & SANDERMANN (2003) und KOLB & MATYSSEK (2001) fassen zusammen, wie O₃ von der Pflanze aufgenommen wird, und welche Wirkung eine erhöhte O₃-Konzentration auf die Pflanzenentwicklung haben kann (Abb. 1.1). O₃ gelangt über die Stomata in die Blätter und dringt in den Interzellularraum ein (HEATH & TAYLOR 1997). Im Apoplast reagiert O₃ mit Wasser unter der Bildung von Sauerstoffradikalen (reaktive Sauerstoffspezies, ROS) wie Hydroxylradikale (OH•), Hyperoxidradikale (O₂^{-•}) und Wasserstoffperoxid (H₂O₂, POLLE 1998, PELL & REDDY 1991). Hohe Konzentrationen von ROS führen zu einer Schädigung der Zellwand und der Membranen, wodurch die semipermeable Membran-Eigenschaft zerstört werden kann, und der Zelltod erfolgt (HEATH & TAYLOR 1997, s. Abb. 1.1 Reaktionen auf zellulärer Ebene). O₃ kann jedoch auch, über einen von SANDERMANN (1996) postulierten Rezeptor eine Signalkette induzieren, wodurch der Chloroplast geschädigt und bestimmte Gene aktiviert werden. In den Chloroplasten und Mitochondrien entstehen im normalen Zellstoffwechsel ebenfalls ROS (RUNECKLES & CHEVONE 1992). Diese Organellen verfügen daher über antioxidative Schutzsubstanzen wie Ascorbat, Glutathion und α-Tocopherol, welche im Antioxidantienstoffwechsel gebildet und regeneriert werden (KRONFUß ET AL. 1998, HEATH & TAYLOR 1997). Durch eine erhöhte O₃-Belastung kann die O₃-Detoxifikationskapazität überschritten werden und zu einer Reduktion der Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase / Oxygenase-Aktivität (RubisCO) und damit zu einer Störung der Photosynthese führen (MATYSSEK & SANDERMANN 2003, UTRAIINEN 2003). Weitere Folgen für die Pflanzen durch eine erhöhte O₃-Konzentration können u. a. eine Zunahme der Blattschädigungen, eine Abnahme der Blattfläche, ein geringeres Wurzel / Sprossverhältnis, ein verfrühter Blattfall und / oder eine Abnahme der Biomasseproduktion sein (MATYSSEK & SANDERMANN 2003, UTRAIINEN 2003, KOLB & MATYSSEK 2001, s. Abb. 1.1 Reaktionen auf Blatt- und Gesamtbaumebene).

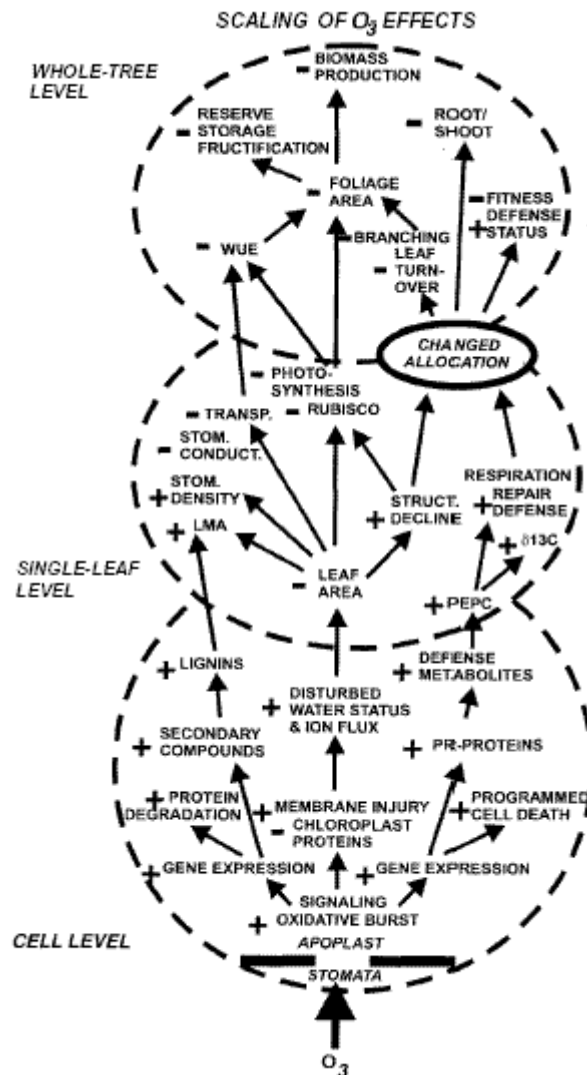


Abb. 1.1: Reaktionen von Bäumen auf erhöhte O₃-Konzentrationen nach MATYSSEK & SANDERMANN (2003). Die Betrachtung der Reaktionen erfolgt auf zellulärer Ebene, Blatt- und Gesamtbäumebene („klassische“ Skalierung, + Stimulation durch O₃, - Reduktion durch O₃).

1.2 Stand der Forschung und Aufgabenstellung

Die meisten Studien, die eine Wirkung von erhöhtem O₃ auf Bäume untersuchten, wurden mit Jungbäumen in Klimakammern durchgeführt, und die Ergebnisse wurden auf Jung- und Altbäume im Freiland übertragen (WIESER ET AL. 2002 a, KOLB & MATYSSEK 2001, MATYSSEK & INNES 1999, FREDERICKSEN ET AL. 1995, KELLY ET AL. 1995, SAMUELSON & EDWARDS 1993). Jedoch ist die Übertragbarkeit der Ergebnisse von Studien mit Jungbäumen auf Altbäume fragwürdig (SAMUELSON & KELLY 2001, 1996, SKÄRBY ET AL. 1998, KOLB ET AL. 1997, FREDERICKSEN ET AL. 1995), da es morphologische und physiologische Unterschiede zwischen den Altersstufen gibt (WIESER ET AL. 2002 b, KOLB & MATYSSEK 2001, KOLB ET AL. 1997, KELLY ET AL. 1995, HANSON ET AL. 1994). Bei Jungbäumen wurde beispielsweise eine höhere Photosyntheserate, eine höhere stomatare Leitfähigkeit (gH₂O), eine höhere

spezifische Blattfläche (SLA) und eine höhere Chlorophyll-Konzentration als bei Altbäumen beobachtet (WIESER ET AL. 2003, RYAN 2002, GRULKE & RETZLAFF 2001). Eine Überprüfung der Plausibilität der übertragenen Ergebnisse von Jung- auf Altbäume war bisher nicht möglich, da die Wirkung von erhöhtem O₃ auf Altbäume noch nicht ausreichend geklärt ist (RIIKONEN ET AL. 2004, NUNN ET AL. 2002, CHAPPELKA & SAMUELSON 1998).

MATYSSEK & SANDERMANN (2003) hoben hervor, dass die pflanzlichen Reaktionen auf O₃, die in Abb. 1.1 dargestellt wurden, von der ontogenetischen Entwicklung (Alter) abhängig sein können. Bisherige Studien, die O₃-Effekte bei Jung- und Altbäumen verglichen, wurden vorwiegend in „open-top“ Kammern und / oder an einzelnen Ästen mit Küvetten durchgeführt (cf. KOLB ET AL. 1997). Die Frage nach der Übertragbarkeit der Ergebnisse von Versuchen aus „open-top“ Kammern auf das Freiland ist umstritten, da z. B. mikroklimatische Verhältnisse (erhöhte Temperatur, geringerer Niederschlag etc.) verändert sein können (ELAGÖZ & MANNING 2005, MANNING 2005, PALUDAN-MÜLLER ET AL. 1999, MANNING & KRUPA 1992). Für die Durchführung der ontogenetischen Skalierung ist die Betrachtung der Jung- und Altbäume unter ähnlichen mikroklimatischen Verhältnissen wichtig (WIESER ET AL. 2003, FREDERICKSEN ET AL. 1995). In Freilandstudien berücksichtigen dies bisher nur WIESER ET AL. (2003, 2002 a), MATYSSEK ET AL. (2005) und HERBINGER ET AL. (2005) für Untersuchungen an *Fagus sylvatica* und *Picea abies*. Die Jungbäume in diesen Studien wurden in der Schatten- und Sonnenkrone der Altbäume exponiert. Jedoch bestehen bei WIESER ET AL. (2003, 2002 a) Kenntnisdefizite in Bezug auf die Wirkung von experimentell erhöhtem O₃, da die Untersuchungen nur unter vorherrschenden O₃-Konzentrationen durchgeführt wurden. WIESER ET AL. (2003, 2002 a) folgerten nur auf Grund der geringeren Antioxidantien-Konzentrationen der Jungbäume auf eine erhöhte O₃-Empfindlichkeit derer im Vergleich zu Altbäumen. MATYSSEK ET AL. (2005) hingegen untersuchten Jung- und Altbäume auch unter experimentell erhöhtem O₃. Es wurden keine Unterschiede in der Länge der Vegetationsperiode bei Jung- und Altbäumen durch das erhöhte O₃ beobachtet, jedoch nahm die Photosynthese bei den Jungbäumen im Gegensatz zu den Altbäumen unter dem erhöhten O₃ ab. HERBINGER ET AL. (2005) untersuchten den Einfluss von vorherrschenden und experimentell erhöhten O₃-Konzentrationen auf die Photosynthese und die Antioxidantien-Konzentrationen an *Fagus sylvatica*. Die Photosyntheseraten und die Ascorbat-Konzentrationen waren weder bei den Jung- noch bei den Altbäumen signifikant durch O₃ beeinflusst. Die Glutathion-Konzentrationen stiegen bei erhöhtem O₃ nur bei den Altbäumen. HERBINGER ET AL. (2005) unterstrichen, dass weitere Untersuchungen notwendig sind, um eine ontogenetisch-bedingte O₃-Sensitivität zu untersuchen.

Neben dem erwähnten Einfluss der Ontogenie, haben nach MATYSSEK & SANDERMANN (2003) und REICH (1987) auch die Wachstumsbedingungen (z. B. Klimakammer oder Freiland) einen Einfluss auf die O₃-Reaktion der Bäume, wodurch insbesondere die oben

angesprochene Übertragbarkeit der Klimakammerexperimente auf das Freiland fragwürdig erscheint. Z. B. könnten die unterschiedlichen Umweltbedingungen (u. a. ultraviolettes (UV) Licht) zwischen Klimakammern und Freiland unterschiedliche Reaktionen hervorrufen. HERBINGER ET AL. (2005) zeigten beispielsweise auf, dass die Chlorophyll-Konzentrationen bei *Fagus sylvatica* im Freiland (keine Veränderung unter erhöhten O₃-Konzentrationen) im Vergleich zu den Chlorophyll-Konzentrationen in Klimakammern (Reduktion unter erhöhten O₃-Konzentrationen) unterschiedlich sein können.

In der vorliegenden Studie wurden die oben angesprochenen wichtigen Einflussfaktoren - die Ontogenie und die Wachstumsbedingungen – untersucht, die O₃-Effekte in Bezug auf die phänologische Entwicklung, das Ausmaß der Blattschädigung, die Biomasseentwicklung, die Photosynthese und den Blattgaswechsel bei Bäumen bestimmen können, da erhebliche Kenntnisdefizite über die Auswirkungen dieser Faktoren bestehen. Die Untersuchung erfolgt anhand von zwei Skalierungen (ontogenetische Skalierung und Szenario-Skalierung). Unter dem Begriff der „Skalierung“ wird in der vorliegenden Studie die vergleichende Betrachtung von Befunden zwischen benachbarten Skalenebenen und die entsprechende Konsistenzprüfung verstanden (cf. MATYSSEK & SANDERMANN 2003). Zum einen wurden in der durchgeführten **ontogenetischen Skalierung** die Reaktionen von Jung- und Altbäumen im Freiland (Kranzberger Forst, Freising) unter vorherrschenden und experimentell erhöhten O₃-Konzentrationen untersucht. Zum anderen wurden die Reaktionen von Jungbäumen im Freiland (Kranzberger Forst, Freising und im Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit - GSF - Lysimeter, München) mit den Reaktionen der Jungbäume in Klimakammern (GSF Phytotrone, München) unter vorherrschenden und erhöhten O₃-Konzentrationen untersucht (**Szenario-Skalierung**). Unter dem Begriff „Szenario“ werden in der vorliegenden Studie die unterschiedlichen Wachstumsbedingungen (Freiland und Klimakammer) verstanden. Das Konzept der ontogenetischen Skalierung und der Szenario-Skalierung wurde, neben der „klassischen“ Skalierung (von der molekularen Ebene, über die Einzelzelle und das Organ, zum Gesamtbaum), bereits von MATYSSEK (2001) beschrieben (Abb. 1.2). Die „klassische“ Skalierung wurde auf den Ebenen des Organs bis zum Gesamtbaum innerhalb der ontogenetischen Skalierung und der Szenario-Skalierung in der vorliegenden Studie durchgeführt.

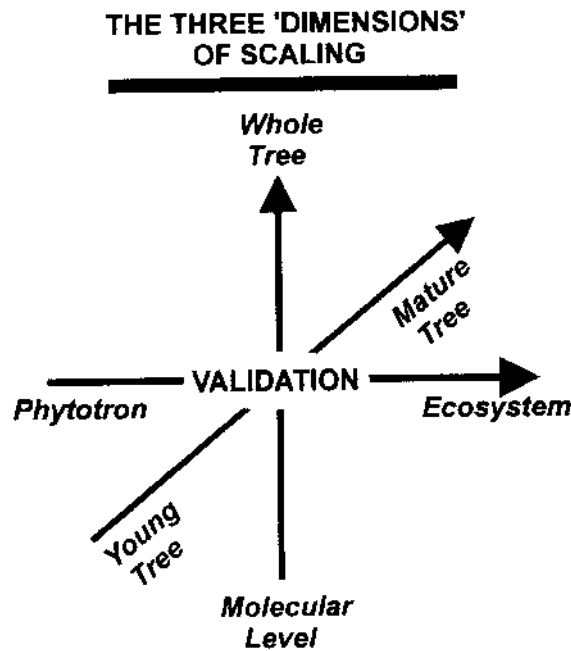


Abb. 1.2: Skalierungsebenen nach MATYSSEK (2001). (1) „Klassische“ Skalierung: Skalierung von der molekularen Ebene, über die Einzelzelle und das Organ, zum Gesamtbaum. (2) Ontogenetische Skalierung: Skalierung zwischen Jung- und Altbäumen. (3) Szenario-Skalierung: Skalierung zwischen Phytotron und Freiland.

In der vorliegenden Studie wurde in der ontogenetischen Skalierung und in der Szenario-Skalierung die O₃-Empfindlichkeit bei Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) und Fichten (*Picea abies* (L.) Karst) untersucht. In Mitteleuropa ist die Rotbuche die Baumart mit der potentiell größten natürlichen Verbreitung (ELLENBERG 1996). Der Anteil der Buche an der Waldfläche Deutschlands beträgt 15% (ZWEITE BUNDESWALDINVENTUR 2002). In Bayern sind es 10% der Waldfläche (WALDZUSTANDSBERICHT 2004). Forstwirtschaftlich ist die Fichte die bedeutendste Baumart (SCHÜTT ET AL. 1992), und sie umfasst 28% der Waldfläche Deutschlands (ZWEITE BUNDESWALDINVENTUR 2002) sowie 48% der Waldfläche Bayerns (WALDZUSTANDSBERICHT 2004). Laut dem WALDZUSTANDSBERICHT (2004) wiesen 46% der Buchen und 37% der Fichten einen 26% bis 100%igen Blattverlust auf (Schadklasse 2-4), wobei u. a. Luftschadstoffe wie O₃ als mögliche Ursache diskutiert werden.

In der vorliegenden Studie wurden folgende Hypothesen überprüft:

a) Innerhalb der ontogenetischen Skalierung

(1) Die Jungbäume (Buchen und Fichten) im Kranzberger Forst reagieren empfindlicher auf das experimentell erhöhte O₃ als die Altbäume (Buchen und Fichten).

Aus Hypothese 1 folgernd: (2) Die Altbäume im Kranzberger Forst werden durch die Jungbäume (Buchen und Fichten) bezüglich der O₃-Reaktionen nicht repräsentiert.

Die Hypothesen 1 und 2 wurden aus den Befunden von WIESER ET AL. (2002 b), FREDERICKSEN ET AL. (1996), GRULKE & MILLER (1994) und REBBECK ET AL. (1993) abgeleitet, die aufgrund der morphologischen und physiologischen Unterschiede zwischen Jung- und Altbäumen nicht von einer Vergleichbarkeit der Reaktionen der ontogenetischen Stadien ausgehen und bei Jungbäumen eine größere Schädigung durch O₃ als bei Altbäumen nachwiesen.

b) Innerhalb der Szenario-Skalierung

(3) Die Jungbäume (Buchen und Fichten) im Freiland (Kranzberger Forst und Lysimetern) reagieren auf das experimentell erhöhte O₃ unterschiedlich im Vergleich zu den Jungbäumen in den Klimakammern (Phytotrone). Nach ELAGÖZ & MANNING (2005), MANNING (2005), MATYSSEK & SANDERMANN (2003), PALUDAN-MÜLLER ET AL. (1999), MANNING & KRUPA (1992) und REICH (1987) besitzen die Wachstumsbedingungen einen entscheidenden Einfluss auf die Reaktion von Bäumen.

(4) Die Jungbuchen in Buchen-Fichten-Mischkulturen (Kranzberger Forst oder Phytotrone) reagieren empfindlicher auf O₃ als die Jungbuchen in Monokulturen (Lysimetern). Eine höhere O₃-Empfindlichkeit bei Jungbäumen von *Fagus sylvatica* und *Pinus ponderosa* wurde von KOZOVITS ET AL. (2005), KOZOVITS (2003) sowie von ANDERSEN ET AL. (2001) in Mischkulturen mit *Picea abies* bzw. *Elymus glaucus* beobachtet.

Die Hypothese 5, dass die Buchen empfindlicher auf das experimentell erhöhte O₃ reagieren als die Fichten, wurde sowohl in der ontogenetischen Skalierung als auch in der Szenario-Skalierung überprüft (cf. LANDOLT ET AL. 2000, SKÄRBY ET AL. 1998, MATYSSEK ET AL. 1997 a, BRAUN & FLÜCKIGER 1995).

Die vorliegende Studie wurde im Rahmen des Sonderforschungsbereichs (SFB) 607 „Wachstum und Parasitenabwehr“ durchgeführt. In diesem SFB wird anhand der zentralen Fragestellung an krautigen und holzigen Pflanzen untersucht, ob unabhängig von den einwirkenden Faktoren die Pflanze ihre Stoffallokation auf eine Weise reguliert, dass eine Steigerung in Wachstum und Konkurrenzverhalten zu einer Einschränkung der Stress-, insbesondere der Pathogen-Abwehr führt (MATYSSEK ET AL. 2002). O₃ wurde in der vorliegenden Studie als ein Stressfaktor betrachtet. Reaktionen der Pflanzen auf erhöhtes O₃ sind nach PELLINEN ET AL. (1999), SKÄRBY ET AL. (1998), HEATH & TAYLOR (1997), PELL ET AL. (1997) und SANDERMANN (1996) mit jenen auf Pathogene vergleichbar. Zudem wird eine weitere, spezielle Fragestellung innerhalb des SFB 607 in der vorliegenden Studie beantwortet, ob die nachlassende Produktionsleistung im Zuge der ontogenetischen Entwicklung zu einer Steigerung der Stressabwehr führt (s. Hypothese 1 und 2).

2 Material und Methoden

2.1 Skalierungskonzept und experimentelles Design

Um in der vorliegenden Studie die Faktoren - Ontogenie und Wachstumsbedingungen (Szenario: Freiland oder Klimakammer) -, die die Reaktionen bei Bäumen auf O₃ beeinflussen können (MATYSSEK & SANDERMANN 2003, REICH 1987) zu untersuchen, wurde folgendes Skalierungskonzept (Abb. 2.1) gewählt:

(1) Im Zuge der **ontogenetischen Skalierung** wurde ein Vergleich zwischen Jung- und Altbäumen (*Fagus sylvatica* L. und *Picea abies* (L.) Karst.) im Freiland durchgeführt. Als Untersuchungsstandort diente der Kranzberger Forst nahe Freising (Deutschland).

(2) In der **Szenario-Skalierung** wurde ein Vergleich zwischen Jungbäumen unter Freiland- und Laborbedingungen durchgeführt. Unter dem Begriff „Szenario“ werden in der vorliegenden Studie die Wachstumsbedingungen (Freiland oder Klimakammer, s. o.) verstanden. Für den Vergleich innerhalb der Szenario-Skalierung wurden die Standorte Kranzberger Forst (Freiland, Jungbuchen und -fichten) und das Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit (GSF) nahe München (Deutschland) gewählt. In der GSF wurden die Forschungseinrichtung der Lysimeter (Freiland, Jungbuchen) und die der Phytotrone (Klimakammer, Jungbuchen und -fichten) genutzt.

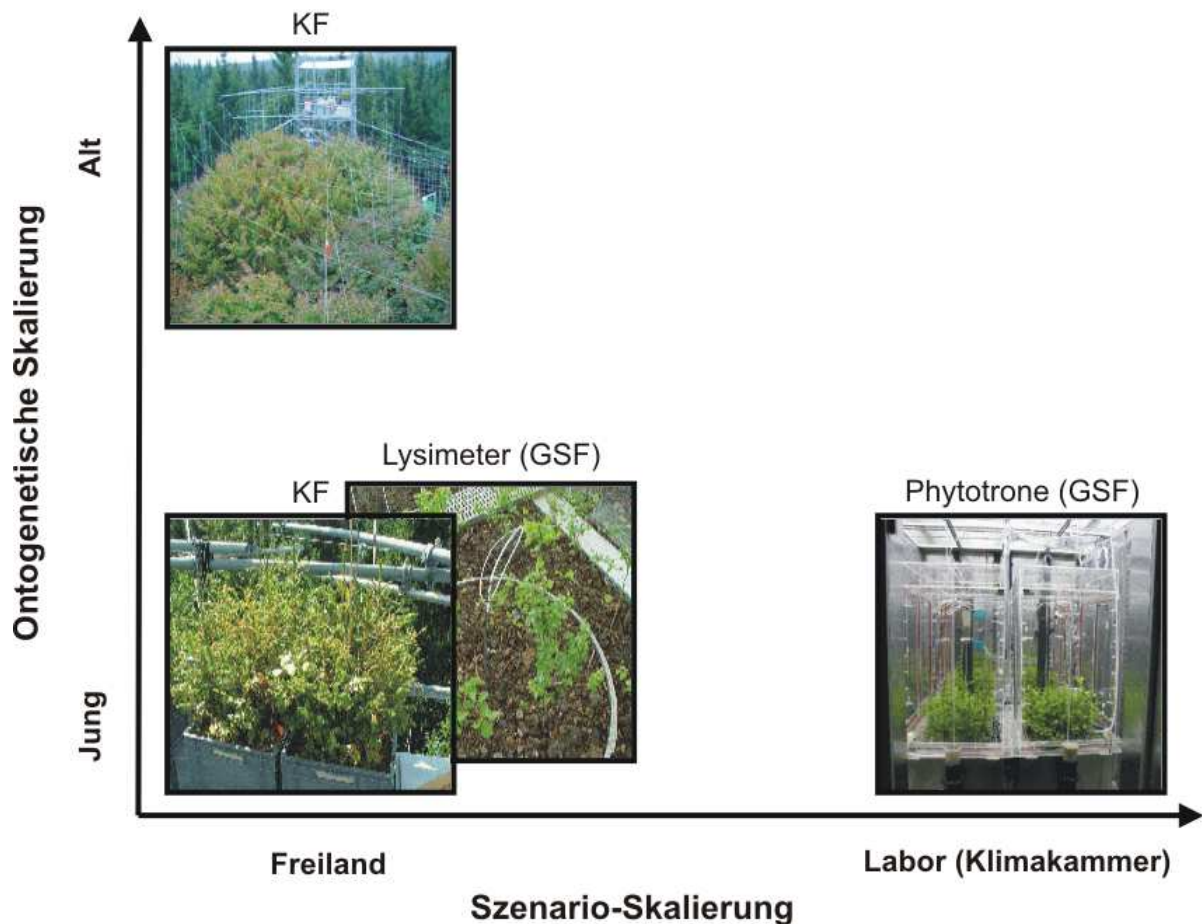


Abb. 2.1: Skalierungskonzept und experimentelles Design. Die ontogenetische Skalierung betrachtet die Jung- und Altbäume im Kranzberger Forst (KF) nahe Freising (Deutschland). Innerhalb der Szenario-Skalierung wurden die Jungbäume im Kranzberger Forst (Freiland), in den Lysimetern (Freiland, Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit - GSF - nahe München, Deutschland) und in den Phytotronen (Labor, GSF) untersucht.

Die Daten von den Jungbäumen im Kranzberger Forst und jener der Jungbäume in den Lysimetern stammten aus eigenen Untersuchungen. Die Datenerfassung für die Altbäume im Kranzberger Forst erfolgte durch M. Löw, Dr. A. J. Nunn und P. Wipfler. G. Luedemann und Dr. J. B. Winkler stellten die von den Jungbäumen aus den Phytotronen gewonnenen Daten zur Verfügung.

2.1.1 Ontogenetische Skalierung: Standort

„Free-air“-Ozonbegasungsanlage auf der Untersuchungsfläche Kranzberger Forst

Der Versuchsstandort Kranzberger Forst befindet sich im Tertiärhügelland nahe Freising (Deutschland, Höhe 485 m üNN, HÄBERLE ET AL. 2003, PRETZSCH ET AL. 1998). Mittels einer „free-air“-Ozonbegasungsanlage, deren Betreuung innerhalb des SFB 607 in dem Teilprojekt B 2 „Mikroklima und Ozon als Steuergrößen in Buchen-Fichten-Mischbeständen“ obliegt, wird seit dem Jahr 2000 die vorherrschende O_3 -Konzentration der Standortluft (1x

O₃=Kontrolle) verdoppelt (2x O₃). Um akute Schädigungen des Baumbestands durch O₃ zu vermeiden, wird die Spitzenkonzentration auf maximal 150 nl O₃ l⁻¹ begrenzt. Die experimentell erhöhten O₃-Konzentrationen werden durch ein computergestütztes Feedback-System geregelt. Halbstündlich wird der jeweilige Referenzwert (1x O₃), der auf einem 30 m entfernten Messturm in einer Höhe von 28 m ermittelt wird, verdoppelt. Das O₃ wird durch die elektrische Entladung aus mit 90% sauerstoffangereicherter Luft in einem O₃-Generator hergestellt. Während der gesamten Vegetationsperiode strömt das O₃ über 117 Teflonschläuche, die sich vertikal durch den belaubten Kronenraum erstrecken, durch 5265 kalibrierte Ausführdüsen in den Baumbestand der Untersuchungsfläche (Abb. 2.2). Acht UV-O₃-Analytoren (Monitor Labs, Typ 8811, USA) kontrollieren im 10 s-Takt die zeitlichen Verläufe der O₃-Konzentrationen. Mittels bis zu 200 O₃-spezifischer Passivsammler wird die räumliche Ausbreitung des O₃ wöchentlich als externe Dosis dokumentiert (NUNN ET AL. 2005 b, NUNN 2005, HEERDT 1999). Die Zugänglichkeit der Baumkronen in mehreren Höhen wird durch einen Gerüstaufbau und einen Forschungskran gewährleistet (NUNN ET AL. 2005 b, 2004, 2002, NUNN 2005, WERNER & FABIAN 2002, HEERDT 1999).

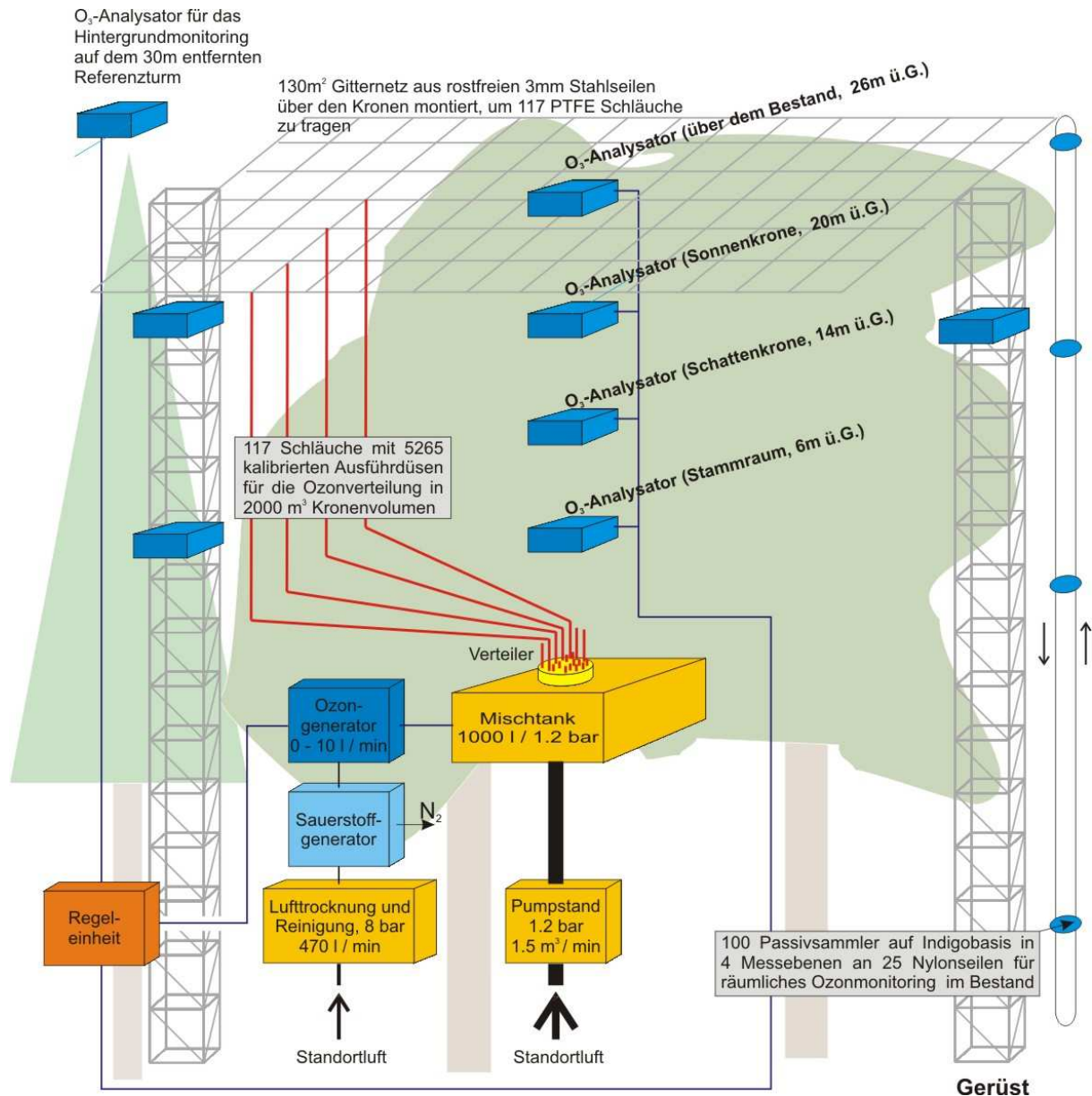


Abb. 2.2: Aufbau der „free-air“-Ozonbegasungsanlage im Kranzberger Forst aus NUNN ET AL. 2004, verändert von Dr. H. Werner.

Untersuchung von Jungbäumen

Für die über zwei Vegetationsperioden (Mitte Mai 2002 bis November 2003) verlaufende Studie zur Untersuchung der O₃-Sensitivität von und zusätzlich des Einflusses verschiedener Lichtregime auf junge Buchen- und Fichtenbäume wurden insgesamt 15 Container (59,5 cm x 38,5 cm x 32,5 cm, Abb. 2.3) mit jeweils zehn zweijährigen Jungbuchen und dreijährigen Jungfichten bepflanzt und im Kranzberger Forst auf dem Gerüst in 26 m Höhe in der Sonnenkrone (1x O₃ Sonne und 2x O₃ Sonne) und in 15 m Höhe in der Schattenkrone (1x O₃ Schatten und 2x O₃ Schatten) des Baumbestands sowie auf dem Waldboden (1x O₃ Boden) exponiert (Tab. 2.1). Am Waldboden wurde keine O₃-Begasung appliziert, so dass nur eine 1x O₃-Wirkung beobachtbar war. Da in der vorliegenden Studie ein physiologischer Vergleich

zwischen den Jung- und Altbäumen (s. u.) durchgeführt wurde, erfolgte die oben angesprochene Exponierung der Container mit den Jungbäumen in der Schatten- und Sonnenkrone der Altbäume. Mit Blick auf die natürlichen Standorte der Jungbäume wurde zusätzlich der Standort am Waldboden ausgewählt.

Eine Beschattung der Container in der Sonnenkrone war notwendig, da insbesondere die Jungbuchen durch die dort vorherrschende starke Lichteinstrahlung geschädigt werden könnten.

Tab. 2.1: Aufstellung der mit Jungbäumen bepflanzten Container (Buchen-Fichten-Mischkultur) im Kranzberger Forst.

	Lichtregime (Höhe auf dem Gerüst)	Bezeichnung	Containeranzahl
1x O ₃	Waldboden (0 m)	1x O ₃ Boden	3
1x O ₃	Schattenkrone (15 m)	1x O ₃ Schatten	3
2x O ₃	Schattenkrone (15 m)	2x O ₃ Schatten	3
1x O ₃	Sonnenkrone (26 m)	1x O ₃ Sonne	3
2x O ₃	Sonnenkrone (26 m)	2x O ₃ Sonne	3

Die Anzucht der Versuchsbäume für die Container im Kranzberger Forst erfolgte im Gewächshaus der GSF. Hierzu wurden im Frühjahr 2001 einjährige Jungbuchen (Staatliche Samenklänge Laufen, Ursprung Bad Griesbach, Deutschland) und zweijährige Jungfichten (Staatliche Samenklänge Laufen, Ursprung Altötting, Deutschland) in Mischkultur gepflanzt (Abb. 2.3). Um Randeffekte zu vermeiden, wurden die Untersuchungen vorwiegend an den sechs zentralen Jungbäumen durchgeführt.

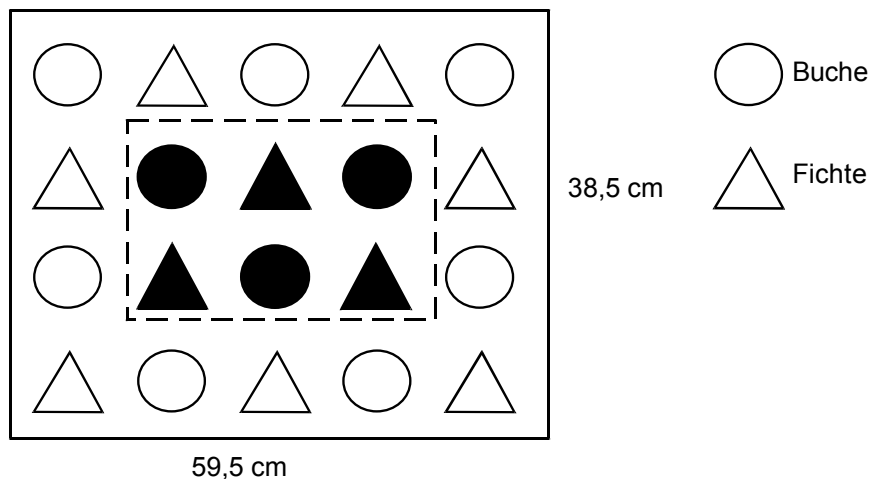


Abb. 2.3: Pflanzmuster der Container. Die insgesamt 20 Jungbäume pro Container wurden in fünf Reihen mit jeweils vier Individuen, Buche und Fichte im Wechsel, bepflanzt. Untersuchungen erfolgten an den sechs zentralen Jungbäumen (schwarz markierte Symbole innerhalb des gestrichelten Rechtecks).

Die Container waren mit einer fünf Zentimeter hohen Blähtonsschicht, die mit einem Flies abgedeckt wurde, und darüber einer Braunerdeschicht (Höglwald, A_h-B Horizont) befüllt. Als

Verdunstungsschutz wurde eine Schicht aus Quarzsand auf die Braunerde aufgebracht. Staunässe trat nicht auf, da dies durch vorhandene Löcher an der Containerunterseite und die Blähtonsschicht vermieden wurde.

Im Sommer 2001 waren die Jungbäume in den Containern unter Reinluftbedingungen im Gewächshaus der GSF und im Winter 2001 / 2002 unter einer Pergola auf dem Gelände der GSF exponiert. Während des Versuchsverlaufs wurden die Container im Winter 2002 / 2003 von dem Gerüst auf den Waldboden im Kranzberger Forst gestellt, damit die Jungbäume dem Schneefall und dem Frost nicht direkt ausgesetzt waren. Im Herbst 2002 mussten die in der Schattenkrone exponierten Container mit Jungbuchen aus der Baumschule Laufen (Kempten, Deutschland) und Jungfichten (Grafrath, Deutschland) neu bepflanzt werden, da ein Pilzbefall über 50% der ursprünglich verwendeten Jungbäume stark geschädigt hatte. Auf Grund des Austriebs lediglich einer Jungbuche am Waldboden im Frühjahr 2003 konnte für diesen Datensatz keine statistisch gesicherte Bewertung (s. Kap. 3.1) durchgeführt werden.

Die Bewässerung der Container wurde manuell durchgeführt. In dem trockenen Sommer des Jahres 2003 (s. Kap. 2.2) wurden die Jungbäume täglich mit bis zu 2 l destilliertem H₂O pro Container bewässert. Im Jahr 2002 hingegen war eine wöchentliche Bewässerung mit je 1 l bis 2 l destilliertem H₂O ausreichend. Zur Düngung wurde monatlich während der Vegetationsperiode jeweils 1 l einer doppelt konzentrierten Hoagland-Lösung (HOAGLAND & ARNON 1950) appliziert (s. Anhang Tab. A-1).

Untersuchung von Altbäumen

Der Versuchsbestand der Altbäume im Kranzberger Forst gehört zu den Buchen-Fichten-Mischbeständen des Bayerischen Forstamts Freising. In den Jahren 2002 und 2003 wurde eine bis zu 28 m hohe Baumgruppe von jeweils fünf Buchen und Fichten in einem Alter von 51 bis 66 Jahren (Stichtag 1. Januar 2002, PRETZSCH ET AL. 1998) in dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime untersucht. Seit Mai 2000 wurde die O₃-Kronenbegasung der Versuchsbäume kontinuierlich während der Vegetationsperiode betrieben. Für die Untersuchungen in der Schatten- (18 m) und der Sonnenkrone (23 m) wurden jeweils fünf Messäste ausgewählt (NUNN ET AL. 2005 b, NUNN 2005). Die Untersuchungen wurden innerhalb des Teilprojekts B 4 des SFB 607 „Konkurrenz zwischen Altbäumen in Buchen-Fichten-Mischbeständen unter Ozonfluss“, des EU-Projekts CASIROZ („The carbon sink strength of beech in a changing environment: Experimental risk assessment by mitigation of chronic ozone impact) und einer Studie des Bayerischen Staatsministeriums für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz durchgeführt.

Der Boden des Standorts lässt sich als Parabraunerde aus Löß über Molasse klassifizieren, wobei die Humusaufgabe unter Buche einen Mull bis mullartigen Moder und unter Fichte einen mullartigen Moder bis Moder darstellt (SCHUHBÄCK 2004, PRETZSCH ET AL. 1998).

2.1.2 Szenario-Skalierung: Standorte und Forschungseinrichtungen

Innerhalb der Szenario-Skalierung wurden neben den Jungbäumen im Kranzberger Forst (s. Kap. 2.1.1) zusätzlich die Jungbäume in den Forschungseinrichtungen (Lysimeter und Phytotrone) der GSF (s. u.) untersucht.

Forschungseinrichtung Lysimeter (Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit - GSF)

Im Herbst 2002 wurden 32 dreijährige Buchen (Baumschule Laufen, Deutschland) in acht Lysimetern (Durchmesser=1 m, Tiefe=2 m) der GSF gepflanzt. Vier Lysimeter wurden ab Juni 2003 (nach Abschluss des Austriebs) mit doppelt vorherrschenden O₃-Konzentrationen (2x O₃) begast. Vier Lysimeter dienen als Kontrolle (1x O₃). O₃-Konzentrationen von >150 nl l⁻¹ wurden, wie auf der Versuchsfläche im Kranzberger Forst, nicht überschritten. Durch acht Teflonschläuche mit jeweils neun Auslassöffnungen pro Lysimeter wird das O₃ verteilt. Jeweils ein O₃-Analysator auf jedem der vier begasten Lysimeter zeichnet die O₃-Konzentrationen auf. Die O₃-Konzentrationen auf den vier nicht-begasten Lysimetern (1x O₃) wird von einem O₃-Analysator gemessen. Plexiglaswände zwischen den Lysimetern der unterschiedlichen O₃-Regime verhindern Quer-Kontaminationen.

Im Jahr 2000 wurden die Lysimeter mit Boden aus dem Höglwald geschichtet befüllt, und im Frühjahr 2003 wurde der Oberboden durch frischen Originalboden inklusive Streuschicht aus dem Eurasburger Wald ersetzt. Im Jahr 2003 wurde die Streuschicht erneut mit einer aus dem Kranzberger Forst stammenden ersetzt. Der Boden lässt sich als Parabraunerde klassifizieren.

Im Gegensatz zum Jahr 2004 war im trockenen Jahr 2003 (s. Kap. 2.2) eine zusätzliche Bewässerung der Jungbuchen zwischen Ende Juni bis Ende August sechsmal mit je 8 l Leitungswasser pro Lysimeter notwendig.

Eine Beschattung der Jungbäume, wie bei jenen im Kranzberger Forst, wurde nicht benötigt, da die Jungbuchen in der Baumschule an höhere Lichtintensitäten adaptiert waren.

Neben dem Ziel der Durchführung einer Szenario-Skalierung in der vorliegenden Studie werden die Lysimeter, welche durch das Teilprojekt B 12 im SFB 607 geleitet werden, genutzt, um mikrobielle Populationen und deren Funktionen bei der Stofftransformation in einem Buchenbestand zu bestimmen, wodurch in den Lysimetern (im Gegensatz zu den anderen Standorten in der vorliegenden Studie) keine Buchen-Fichten-Mischkultur gepflanzt wurde.

Forschungseinrichtung Phytotrone (Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit - GSF)

In den Phytotronen der GSF wurden von April 2002 bis September 2003 die Jungbuchen und -fichten in Containern auf O₃-Sensitivität innerhalb des Teilprojekts B 5 „Ozoneinfluss auf die Konkurrenz in Buchen-Fichten-Pflanzungen“ des SFB 607 untersucht, wobei eine Begasungsanlage die unterschiedlichen O₃-Regime (1x O₃, 2x O₃ mit maximal 150 nl O₃ l⁻¹) herstellte. Die Einrichtung besteht aus vier Phytotronen (3,4 m x 2,8 m x 2,5 m), die jeweils vier Plexiglaskammern (1,1 m x 0,8 m x 1,0 m) beinhalten (Abb. 2.4). In jede Plexiglaskammer wurden zwei Container mit Jungbäumen aufgestellt.

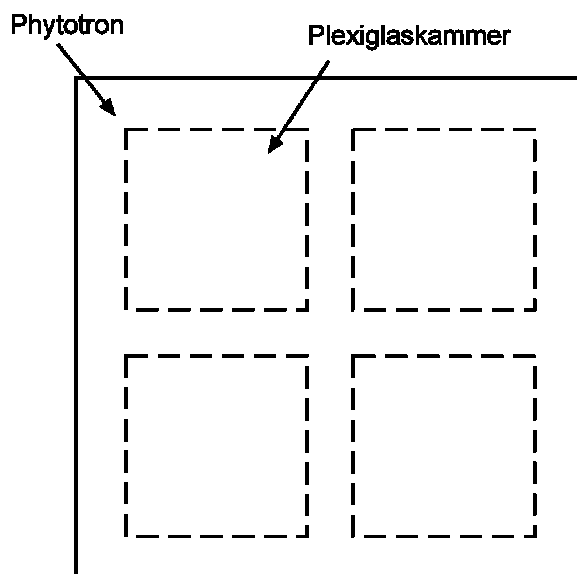


Abb. 2.4: Schematische Darstellung der Phytotrone.

Mittels Halogenlampen (Osram Halostar 200 W, 300 W und 500 W), Metall-Halogenidlampen (Osram HQI / D 250 W und 400 W) und blauen Fluoreszenzlampen (Philips TLD 18, 36 W) sowie Filtern für die Wellenlängen des Infrarot- (IR) und UV-C-Bereichs werden in den Klimakammern die natürlichen Lichtbedingungen in ihrem Spektrum nachgebildet (THIEL ET AL. 1996, SECKMEYER & PAYER 1990). Regelsysteme kontrollieren die Lufttemperatur, die relative Luftfeuchte, die Bodenfeuchte und die Bodentemperatur (THIEL ET AL. 1996, PAYER ET AL. 1993). Wenn die Bodenfeuchte den Grenzwert von 350 hPa unterschritt wurde mit destilliertem Wasser bis zu diesem Wert bewässert (LIU ET AL. 2004). Während der Vegetationsperiode wurde monatlich 1 l einer zweifach konzentrierten Hoagland-Lösung (HOAGLAND & ARNON 1950) als Düngung zugeführt (s. Anhang Tab. A-1).

Die Anzucht der Jungbäume und die Bepflanzung der Container entsprach jener der Jungbäume aus dem Kranzberger Forst (s. Kap. 2.1.1). Im Winter 2002 / 2003 wurden die Container aus den Phytotronen unter einer Pergula auf dem Gelände der GSF exponiert.

2.2 Klimatische Bedingungen

Die Monatsmittelwerte der Lufttemperatur und die monatliche Niederschlagssumme von April bis Oktober (Tab. 2.2) für den Kranzberger Forst (repräsentativ für die Jung- und Altbäume) zeigten, dass die Sommermonate des Jahres 2003 wärmer und trockener waren als jene Monate der Jahre 2002 und 2004: Die Monatsmittel der Lufttemperatur waren im Jahr 2003 bis zu 5,1°C höher als im Jahr 2002 (s. August in Tab. 2.2) oder im Jahr 2004 (s. Juni in Tab. 2.2). Die monatliche Niederschlagssumme 2003 betrug im Extremfall nur 18% der des jeweiligen Monats im Jahr 2002 (s. August in Tab. 2.2) und nur 39% der des jeweiligen Monats im Jahr 2004 (s. August in Tab. 2.2). Das Jahr 2003 wurde nach GIETL (2004), LUTERBACHER ET AL. (2004), SCHÄR & JENDRITZKY (2004) und nach dem DEUTSCHEN WETTERDIENST (2004) als ein Extremjahr (Trockenjahr mit Temperaturextremwerten) bezeichnet.

Tab. 2.2: Monatsmittelwerte der Lufttemperatur und die monatliche Niederschlagssumme der Versuchsfläche Kranzberger Forst und der einen Kilometer entfernten Waldklimastation der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF), Freising (Deutschland) in den Jahren 2002 bis 2004 (RASPE persönliche Mitteilung).

	Mittlere Lufttemperatur [°C]			Niederschlagssumme [mm]		
	2002	2003	2004	2002	2003	2004
April	7,7	8,6	9,8	19,5	24,9	60,2
Mai	13,2	15,0	11,7	100,2	101,9	63,6
Juni	17,8	20,9	15,8	67,8	43,6	88,6
Juli	17,1	19,0	17,7	127,0	76,0	89,2
August	17,3	22,4	19,0	164,8	30,2	78,0
September	11,3	14,1	14,6	78,9	27,5	59,9
Oktober	8,0	5,9	10,5	87,7	80,4	69,4
Mittel bzw. Summe	13,2	15,1	14,2	645,9	384,5	508,9

Um eine präzise Charakterisierung der mikroklimatischen Verhältnisse für die Bäume im Kranzberger Forst zu erhalten, wurden ab Juli 2002 mittels 2-Kanal-Miniatur-Dataloggern (HOBO Pro Series, Syntech, Deutschland) die Lufttemperatur und die relative Luftfeuchte (rH) in den verschiedenen Lichtregimen aufgezeichnet. Es war ein deutlicher Lufttemperatur- und Luftfeuchtegradient zwischen den Lichtregimen zu verzeichnen (Tab. 2.3): Am Waldboden herrschten im Vergleich zur Sonnenkrone bis zu 3,4°C kühlere Lufttemperaturen (s. Juni 2003 in Tab. 2.3) und bis zu 19,3% höhere Luftfeuchten (s. Juli 2003 in Tab. 2.3) vor.

Tab. 2.3: Monatsmittelwerte der Lufttemperatur und der relativen Luftfeuchte (rH) im Kranzberger Forst innerhalb der Lichtexpositionen der Container in den Jahren 2002 und 2003.

	Mittlere Lufttemperatur [°C]		rH [%]	
	2002 (1x O ₃ / 2x O ₃)	2003 (1x O ₃ / 2x O ₃)	2002 (1x O ₃ / 2x O ₃)	2003 (1x O ₃ / 2x O ₃)
<i><u>April</u></i>				
Boden	-	7,5	-	74,0
Schatten	-	8,4 / 8,3	-	62,9 / 62,9
Sonne	-	9,1 / 9,1	-	60,7 / 61,9
<i><u>Mai</u></i>				
Boden	-	13,7	-	87,2
Schatten	-	14,5 / 14,5	-	77,3 / 77,0
Sonne	-	15,8 / 16,0	-	71,0 / 72,0
<i><u>Juni</u></i>				
Boden	-	19,1	-	81,8
Schatten	-	20,3 / 20,3	-	71,7 / 70,9
Sonne	-	22,5 / 22,5	-	62,7 / 63,1
<i><u>Juli</u></i>				
Boden	16,7	17,4	89,6	82,7
Schatten	-	18,5 / 18,6	-	71,8 / 70,8
Sonne	18,5 / 18,7	20,3 / 20,2	76,0 / 75,5	63,4 / 63,7
<i><u>August</u></i>				
Boden	16,5	20,2	94,8	72,9
Schatten	-	21,6 / 21,7	-	62,9 / 61,7
Sonne	18,4 / 18,6	23,4 / 23,5	81,4 / 80,8	55,1 / 54,2
<i><u>September</u></i>				
Boden	10,8	12,3	94,0	87,1
Schatten	-	13,4 / 13,5	-	76,1 / 74,8
Sonne	12,1 / 12,3	14,4 / 15,1	83,0 / 82,7	70,5 / 68,7
<i><u>Oktober</u></i>				
Boden	7,7	5,4	98,6	95,7
Schatten	-	5,7 / 5,6	-	87,2 / 86,9
Sonne	8,5 / 8,7	5,8 / 6,4	88,3 / 88,0	85,3 / 83,4
Mittel bzw. Summe				
Boden	12,9	13,7	94,3	83,1
Schatten	-	14,6 / 14,6	-	72,8 / 72,1
Sonne	14,4 / 14,6	15,9 / 16,1	82,2 / 81,8	67,0 / 66,7

Die mittlere Lufttemperatur auf den Lysimetern war im Mai bis August des Jahres 2003 bis zu 5,3°C höher als im Jahr 2004 (s. Juni in Tab. 2.4). Eine mittlere Temperaturdifferenz von $1,0 \pm 0,2^\circ\text{C}$ bestand im Jahr 2003 zwischen dem Standort Kranzberger Forst (Mittelwert - MW - aus 1x O₃ und 2x O₃ der Sonnenkrone) und dem Standort der Lysimeter. Die Niederschlagssumme war auf den Lysimetern von April bis Oktober im Jahr 2003 (388,4 mm) geringer als im Jahr 2004 (495,8 mm). Die im Kranzberger Forst und auf den Lysimetern ermittelte Niederschlagssumme (April bis Oktober) war in den entsprechenden Jahren vergleichbar. Die rH auf den Lysimetern war in den Monaten Juni bis Oktober des Jahres 2003 bis zu 9,3% (s. August in Tab. 2.4) geringer als im Jahr 2004. Im Mittel war die rH auf den Lysimetern (MW: April bis Oktober: 64%) mit jener im Kranzberger Forst (67% Sonnenkrone) vergleichbar.

Material und Methoden

Tab. 2.4: Monatsmittelwerte der Lufttemperatur, die monatliche Niederschlagssumme und die Monatsmittelwerte der relativen Luftfeuchte (rH) auf den Lysimetern in den Jahren 2003 und 2004.

	Mittlere Lufttemperatur [°C]		Niederschlagssumme [mm]		rH [%]	
	2003	2004	2003	2004	2003	2004
April	8,4	9,1	15,7	68,0	61,4	62,0
Mai	14,9	11,2	40,1	61,7	70,4	65,5
Juni	21,1	15,8	27,2	86,4	59,9	63,0
Juli	19,3	17,3	100,9	106,8	57,4	65,8
August	22,1	18,7	61,5	57,4	53,1	62,4
September	13,3	14,2	23,9	40,8	67,4	68,6
Oktober	5,9	10,2	119,1	74,7	77,6	80,7
Mittel bzw. Summe	15,0	13,8	388,4	495,8	63,9	66,9

Die vorherrschende mittlere Lufttemperatur in den Phytotronen war im Jahr 2002 in den Monaten Mai, Juli und September um 0,2°C (Minimum) bis 1,6°C (Maximum) niedriger als im Jahr 2003, wogegen die Lufttemperaturen der Monate Juni und August um 2,2°C bzw. um 1,4°C höher waren (Tab. 2.5). Die mittleren Lufttemperaturen (Juli bis Oktober) im Jahr 2002 in den Phytotronen lagen im Mittel um $3,3 \pm 0,8^\circ\text{C}$ höher als beispielsweise im Kranzberger Forst (MW aus 1x O₃ und 2x O₃ der Sonnenkrone). Im Jahr 2003 waren die Lufttemperaturen in den Phytotronen im Juni um 4,9°C und im August um 4,1°C niedriger und in den Monaten Mai, Juli und September um 0,1°C bis 3,2°C höher als im Kranzberger Forst (MW aus 1x O₃ und 2x O₃ der Sonnenkrone). Die rH war in den Phytotronen im Vergleich zu jener im Kranzberger Forst (MW aus 1x O₃ und 2x O₃ der Sonnenkrone) niedriger (2002: Reduktion um 14,7% bis 26,5% und 2003: Reduktion um 4,2% bis 11,3%). Eine Ausnahme stellte der August 2003 dar: In diesem Monat war die rH in den Phytotronen im Vergleich zu jener im Kranzberger Forst um 7,3% erhöht. Unterschiede in den klimatischen Bedingungen zwischen der Forschungseinrichtung der Phytotrone und beispielsweise dem Standort Kranzberger Forst waren dadurch bedingt, dass in den Phytotronen das Klima der Jahre 1999 und 2000 des Kranzberger Forstes simuliert wurde.

Tab. 2.5: Monatsmittelwerte der Lufttemperatur und der relativen Luftfeuchte (rH) in den Phytotronen in den Jahren 2002 (24.04. - 28.10.2002) und 2003 (04.05. - 25.09.2003).

	Mittlere Lufttemperatur [°C]		rH [%]	
	2002	2003	2002	2003
April	15,8	-	56,2	-
Mai	16,4	17,2	54,0	60,2
Juni	19,8	17,6	58,2	58,7
Juli	20,1	20,3	61,1	58,9
August	20,8	19,4	53,6	62,0
September	16,4	18,0	61,9	63,6
Oktober	13,7	-	70,5	-
Mittel	17,6	18,5	59,4	60,7

Zur quantitativen Untersuchung der Strahlungsverhältnisse im Kranzberger Forst wurden in jedem Container Photodioden (Type G1118, Hamamatsu Ltd, Japan) angebracht, die über die Kronen der Jungbäume hinausragten. Durch technische Probleme waren für das Jahr 2002 nur lückenhaft Daten vorhanden. Für die Charakterisierung der Lichtregime wurde das Jahr 2003, in dem eine kontinuierliche Datenerfassung möglich war, herangezogen. Ein Sensor über dem Bestand der Altbäume quantifizierte die einfallende Sonnenstrahlung und diente als Maß für den Lichtgenuss der Sonnenkronen der Altbäume. Zudem bot der Sensor eine quantitative Erfassung der Lichtabschwächung durch die Beschattungsvorrichtung der Jungbäume in der Sonnenkrone im Kranzberger Forst.

Die Strahlungsverhältnisse für die Jung- und Altbäume im Kranzberger Forst wurden in Abb. 2.5 dargestellt. Die Lichtsumme über dem Bestand der Altbäume, im Zeitraum von Mai bis Oktober 2003, betrug $6,2 \text{ kmol m}^{-2}$ und wurde gleich 100% gesetzt. Ein bis drei Prozent des einfallenden Lichts erreichten die Jungbäume am Waldboden und die Jungbäume in der Schattenkrone. Eine ähnliche Abschwächung gilt für die Schattenkronen der Altbäume, da die Messäste nicht weit von den Jungbäumen entfernt waren. In den Sonnenkronen der Jungbäume führte die Beschattungsvorrichtung zu einer Abnahme des einfallenden Lichts auf 49% bis 74%. Die einfallende Lichtsumme auf die Jungbäume der Lysimeter ($6,1 \text{ kmol m}^{-2}$) war mit jener im Kranzberger Forst über dem Bestand der Altbäume (Sonnenkrone) vergleichbar.

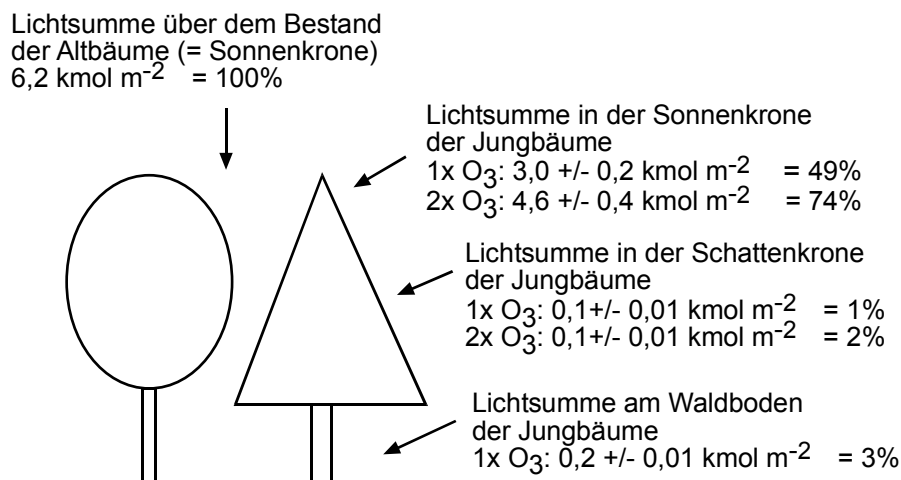


Abb. 2.5: Lichtsummen von Mai bis Oktober 2003 im Kranzberger Forst innerhalb der verschiedenen Lichtregime der Jungbäume. Die einfallende Strahlung über dem Bestand der Altbäume wurde gleich 100% gesetzt.

Die Lichtsumme für die Jungbäume in den Phytotronen betrug 61% (1x O₃ und 2x O₃) jener der Altbäume im Kranzberger Forst und war im Vergleich zu den Jungbäumen im Kranzberger Forst um 12% niedriger (1x O₃) und 13% höher (2x O₃).

2.3 Ozon-Dosen

Die Berechnung der akkumulierten externen O₃-Dosis über dem Schwellenwert von 40 µl O₃ l⁻¹ (AOT40) erfolgte durch die Summierung der Stundenmittelwerte der O₃-Konzentration >40 µl O₃ l⁻¹ (nach der Subtraktion des Basisniveaus von 40 µl O₃ l⁻¹) und gleichzeitig vorherrschenden Lichtbedingungen von >50 W m⁻² (FUHRER 1994). SUM0 stellt die Summe der Stundenmittelwerte der O₃-Konzentration dar. Da hier keine Schwellenwerte abgezogen werden, spiegelt dieser Wert die maximal auftretende externe O₃-Dosis wieder. Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 (Tab. 2.6 bis Tab. 2.9) wurden für die Buchen die O₃-Konzentrationen während der Vegetationsperiode beachtet, wogegen für die Fichten die O₃-Konzentrationen während des gesamten Jahres beachtet wurden. Die Jahresverläufe der O₃-Dosen wurden in Abb. A-1 bis Abb. A-7 (s. Anhang) gezeigt.

Die Verdopplung der vorherrschenden O₃-Konzentrationen in den Jahren 2002 und 2003 bewirkte eine Erhöhung des AOT40 um einen Faktor von 3,0 für die Jungbuchen in der Schattenkrone und um einen Faktor von 2,0 für die Jungbuchen in der Sonnenkrone im Kranzberger Forst (Tab. 2.6). SUM0 des 2x O₃-Regimes war für die Jungbuchen im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 um den Faktor 1,3 bis 1,4 höher als unter dem 1x O₃-Regime (Schatten- und Sonnenkrone). Das 2x O₃-Regime bewirkte eine Erhöhung des AOT40 um den Faktor 2,5 bis 2,9 für die Jungfichten in der Schattenkrone (2003 bzw. 2002) und um den Faktor 1,9 bis 2,0 für die Jungfichten in der Sonnenkrone (2002 bzw. 2003) des Kranzberger Forsts. Die Verdopplung der vorherrschenden O₃-Konzentrationen führte zu einer 1,2fachen bis 1,4fachen Erhöhung des SUM0 für die Jungfichten in der Schatten- und Sonnenkrone (2002 und 2003). Die allgemein etwas niedriger vorherrschenden externen O₃-Dosen in der Sonnenkrone unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zur Schattenkrone des 2x O₃-Regimes können durch die höhere Durchmischung mit der Außenluft erklärt werden. Im Jahr 2003 war die O₃-Belastung höher als jene im Jahr 2002.

Tab. 2.6: Akkumulierte externe O₃-Dosis über dem Schwellenwert von 40 µl O₃ l⁻¹ (AOT40) und die Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O₃-Konzentration (Sum0) in den Jahren 2002 und 2003 im Kranzberger Forst (Jungbuchen und -fichten) zum Ende des jeweiligen Berechnungszeitraums. Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 wurden für die Buchen die O₃-Konzentrationen über die Länge der Vegetationsperiode zugrunde gelegt. Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 der immergrünen Fichten hingegen wurden die O₃-Konzentrationen des gesamten Jahres 2002 beachtet (Ausnahme: Jungfichten aus der Schattenkrone, da sie am 25.10.2002 geerntet wurden) bzw. die O₃-Konzentrationen des gesamten Jahres 2003 bis zur Ernte der Bäume im November. Da im Jahr 2002 nicht der exakte Beginn der Vegetationsperiode der Jungbuchen erfasst wurde, erfolgte die Festlegung auf den Zeitpunkt des 01.05.

	AOT40 [µl l ⁻¹ h]		Sum0 [µl l ⁻¹ h]	
	2002	2003	2002	2003
Buche				
1x O ₃ Boden	7,5	15,8	94	95
1x O ₃ Schatten	13,9	-	125	-
2x O ₃ Schatten	41,9	-	169	-
1x O ₃ Sonne	13,9	31,6	126	183
2x O ₃ Sonne	27,8	63,3	159	237
Fichte				
1x O ₃ Boden	8,8	22,8	158	198
1x O ₃ Schatten	17,5	41,6	180	285
2x O ₃ Schatten	50,5	105,5	241	398
1x O ₃ Sonne	17,5	41,6	198	285
2x O ₃ Sonne	33,7	81,7	238	358

Tab. 2.7 zeigt die Werte für AOT40 und SUM0, die für das Bestandskronendach der Altbäume im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 repräsentativ waren. Die Verdopplung der vorherrschenden O₃-Konzentrationen in den Jahren 2002 und 2003 bewirkte eine Erhöhung des AOT40 um einen Faktor von 3,0 (2002) und 2,5 (2003) für die Schattenkrone der Altbuchen und eine Erhöhung des AOT40 um einen Faktor von 4,1 (2002) und 3,6 (2003) für die Sonnenkrone der Altbuchen im Kranzberger Forst. Für SUM0 wurde eine Erhöhung unter dem 2x O₃-Regime um einen Faktor von 1,4 und 1,5 (2003 bzw. 2002) für die Schattenkrone der Altbuchen und um einen Faktor von 1,8 und 1,9 (2003 bzw. 2002) für die Sonnenkrone der Altbuchen ermittelt. AOT40 für die Schattenkrone der Altfichten war unter dem 2x O₃-Regime 2,8mal und 2,5mal (2002 bzw. 2003) sowie für die Sonnenkrone der Altfichten 3,9mal und 3,6mal (2002 bzw. 2003) höher als unter dem 1x O₃-Regime. Durch die Berechnung von SUM0 für die Altfichten (Schatten- und Sonnenkrone) wurde unter dem 2x O₃-Regime eine 1,3fach bis 1,8fach erhöhte O₃-Belastung im Vergleich zu dem 1x O₃-Regime für die Jahre 2002 und 2003 ermittelt. Im Vergleich der Werte von AOT40 und SUM0 der Jungbäume im Kranzberger Forst mit jenen Werten der Altbäume wurde deutlich, dass Unterschiede zwischen AOT40 (bis zu 68,2 µl l⁻¹ h, Bsp. Fichte 2003) und SUM0 (bis zu 153 µl l⁻¹ h, Bsp. Fichte 2003) in der Sonnenkrone der Bäume unter dem 2x O₃-Regime vorhanden waren. Wie oben beschrieben handelt es sich bei AOT40 und SUM0, die in Tab. 2.7 dargestellt wurden, um Werte für das Bestandskronendach der Altbäume. Kleinräumig - unter Berücksichtigung der Höhe der Messäste der Altbäume (23 m) - wurden die O₃-Konzentrations-Daten der zwei O₃-Analysatoren in 20 m Höhe und 26 m Höhe interpoliert.

Material und Methoden

Beispielsweise betrug SUM0 der Altbuchen und Altfeichten im Jahr 2002 $197 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ bzw. $283 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ und im Jahr 2003 $297 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ bzw. $435 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$. Somit beliefen sich die Unterschiede zwischen den Jung- und Altbäumen auf maximal $77 \mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ (Bsp. Fichte 2003).

Tab. 2.7: Akkumulierte externe O_3 -Dosis über dem Schwellenwert von $40 \mu\text{l O}_3 \text{l}^{-1}$ (AOT40) und Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O_3 -Konzentration (Sum0) in den Jahren 2002 und 2003 im Kranzberger Forst (Altbuchen und –feichten, repräsentativ für das Bestandskronendach) zum Ende des jeweiligen Berechnungszeitraums. Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 wurden für die Buchen die O_3 -Konzentrationen über die Länge der Vegetationsperiode zugrunde gelegt. Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 für die immergrünen Fichten hingegen wurden die O_3 -Konzentrationen des gesamten Jahres 2002 beachtet bzw. die O_3 -Konzentrationen des gesamten Jahres 2003 bis November.

	AOT40 [$\mu\text{l l}^{-1} \text{h}$]		Sum0 [$\mu\text{l l}^{-1} \text{h}$]	
	2002	2003	2002	2003
Buche				
1x O_3 Schatten	16,0	33,1	123	194
2x O_3 Schatten	48,0	83,9	181	271
1x O_3 Sonne	16,3	32,9	126	194
2x O_3 Sonne	67,2	117,0	234	357
Fichte				
1x O_3 Schatten	18,7	41,6	211	285
2x O_3 Schatten	52,7	105,5	272	398
1x O_3 Sonne	18,7	41,6	211	285
2x O_3 Sonne	72,6	149,9	328	511

Für die Jungbuchen in den Lysimetern wurde für das Jahr 2003 eine Erhöhung des AOT40 um den Faktor 2,9 unter dem 2x O_3 -Regime im Vergleich zum 1x O_3 -Regime ermittelt (Tab. 2.8). Im Jahr 2004 betrug dieser Faktor 4,4. SUM0 war durch die Verdopplung der O_3 -Konzentration 1,5fach (2003) und 1,7fach (2004) erhöht.

Tab. 2.8: Akkumulierte externe O_3 -Dosis über dem Schwellenwert von $40 \mu\text{l O}_3 \text{l}^{-1}$ (AOT40) und Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O_3 -Konzentration (Sum0) in den Jahren 2003 und 2004 auf den Lysimetern (Jungbuchen) zum Ende des jeweiligen Berechnungszeitraums. Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 wurden für die Buchen die O_3 -Konzentrationen über die Länge der Vegetationsperiode zugrunde gelegt. Im Jahr 2003 begann die erhöhte O_3 -Begasung erst Mitte Juni, so dass bis zu diesem Zeitpunkt für das 2x O_3 -Regime die 1x O_3 -Konzentration zu Grunde gelegt wurde. Auf den vier begasten Lysimetern wurden die O_3 -Konzentrationen jeweils mit einem O_3 -Analyser aufgezeichnet (Angabe des MW \pm SE), wogegen die vorherrschenden O_3 -Konzentrationen der nicht-begasten Lysimeter (1x O_3) von einem einzigen O_3 -Analyser aufgezeichnet wurden.

	AOT40 [$\mu\text{l l}^{-1} \text{h}$]		SUM0 [$\mu\text{l l}^{-1} \text{h}$]	
	2003	2004	2003	2004
1x O_3	20,4	11,6	120	104
2x O_3	$59,5 \pm 5,3$	$51,5 \pm 2,7$	183 ± 7	181 ± 4

Eine Verdopplung der vorherrschenden O_3 -Konzentration führte zu einer 5,1fachen (2002) und 5,8fachen (2003) Erhöhung des AOT40 für die Jungbuchen in den Phytotronen (Tab. 2.9) und zu einer Erhöhung von SUM0 für die Jungbuchen um den Faktor 1,7 (2002) und um den Faktor 1,8 (2003). Ähnliche Werte wurden für AOT40 und SUM0 für die Jungfeichten in

den Phytotronen ermittelt: AOT40 des 2x O₃-Regimes war 4,7mal (2002) und 5,7mal (2003) sowie SUM0 1,5mal (2002) und 1,8mal (2003) höher als unter dem 1x O₃-Regime. Die Unterschiede zwischen AOT40 oder SUM0 der Jungbäume in den Phytotronen und AOT40 oder SUM0 der Jungbäume im Kranzberger Forst waren dadurch bedingt, dass in den Phytotronen ein anderes Klima mit anderen O₃-Konzentrationen simuliert wurde (s. Kap. 2.2).

Tab. 2.9: Akkumulierte externe O₃-Dosis über dem Schwellenwert von 40 µl O₃ l⁻¹ (AOT40) und Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O₃-Konzentration (Sum0) in den Jahren 2002 und 2003 in den Phytotronen (Jungbuchen und -fichten) zum Ende des jeweiligen Berechnungszeitraums. Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 wurden für die Buchen die O₃-Konzentrationen über die Länge der Vegetationsperiode zugrunde gelegt. Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 der immergrünen Fichten hingegen wurden die O₃-Konzentrationen des gesamten Jahres 2002 beachtet bzw. die O₃-Konzentrationen des gesamten Jahres 2003 bis zur Ernte im September.

	AOT40 [µl l ⁻¹ h]		Sum0 [µl l ⁻¹ h]	
	2002	2003	2002	2003
Buche				
1x O ₃	11,6	12,2	113	102
2x O ₃	59,7	70,3	195	183
Fichte				
1x O ₃	12,8	13,9	170	131
2x O ₃	60,0	78,8	260	232

2.4 Bestimmung und Gehalte der Nährstoffe in Blättern

Die Stickstoff- und Kohlenstoffgehalte der Blattorgane der Jung- und Altbäume (Kranzberger Forst, Lysimeter und Phytotrone) wurden in den jeweiligen Untersuchungsjahren mittels ICP - AES (Perkin Elmer, USA) und mittels eines Element-Analysator (EUROEA 3028 - HAT, EuroVector SpA, Italien) bestimmt.

Eine ausreichende Stickstoffversorgung $\geq 1,20\%$ nach SCHÜTT ET AL. (1992) und INGESTAAD (1959) wurden für die Jung- und Altbäume (Buche und Fichte) für fast alle Untersuchungsjahre nachgewiesen (Tab. 2.10, Ausnahme N-Gehalte in der Sonnenkrone der Altfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2002 und jene der Jungfichten in den Phytotronen im Jahr 2002). Die Kohlenstoffgehalte und die Kohlenstoff / Stickstoffverhältnisse der Blattorgane der Jung- und Altbäume wurden in Tab. A-2 bzw. Tab. A-3 (s. Anhang) dargestellt.

Tab. 2.10: Stickstoffgehalte (N-Gehalte) der Blattorgane der Jungbuchen und –fichten im Kranzberger Forst (KF), der Altbuchen und –fichten im KF, der Jungbuchen in den Lysimetern sowie der Jungbuchen und –fichten in den Phytotronen in den Jahren 2002, 2003 und 2004 (MW ± SE, n=1-9).

	N-Gehalte Buche 2002 [%]	N-Gehalte Buche 2003 [%]	N-Gehalte Buche 2004 [%]	N-Gehalte Fichte 2002 [%]	N-Gehalte Fichte 2003 [%]
<i>KF (Jungbäume)</i>					
1x O ₃ Boden	2,86 ± 0,12	2,29	-	-	1,91 ± 0,04
1x O ₃ Schatten	2,59 ± 0,16	-	-	1,43 ± 0,11	1,62 ± 0,04
2x O ₃ Schatten	2,33 ± 0,07	-	-	1,52 ± 0,06	1,77 ± 0,05
1x O ₃ Sonne	1,87 ± 0,09	1,71 ± 0,06	-	-	1,21 ± 0,10
2x O ₃ Sonne	2,04 ± 0,08	1,87 ± 0,05	-	-	1,27 ± 0,03
<i>KF (Altbäume)</i>					
1x O ₃ Schatten	2,92 ± 0,09	2,60 ± 0,04	-	1,25 ± 0,04	1,33 ± 0,13
2x O ₃ Schatten	2,71 ± 0,14	2,66 ± 0,14	-	1,20 ± 0,03	1,25 ± 0,08
1x O ₃ Sonne	2,55 ± 0,03	2,35 ± 0,05	-	1,16 ± 0,05	1,26 ± 0,07
2x O ₃ Sonne	2,70 ± 0,10	2,49 ± 0,06	-	1,17 ± 0,04	1,22 ± 0,03
<i>Lysimeter</i>					
1x O ₃	-	1,68 ± 0,02	2,00 ± 0,07	-	-
2x O ₃	-	1,74 ± 0,08	1,92 ± 0,07	-	-
<i>Phytotrone</i>					
1x O ₃	1,55 ± 0,04	1,77 ± 0,06	-	1,06 ± 0,06	1,20 ± 0,05
2x O ₃	1,44 ± 0,11	1,97 ± 0,09	-	1,04 ± 0,05	1,22 ± 0,04

2.5 Phänologie und Schadsymptome an Blättern

2.5.1 Bonitur der Phänologie (Austrieb und Seneszenz) und Bestimmung der Länge der Vegetationsperiode

Die phänologische Entwicklung wurde durch die Bonitur des Austriebs für die Buche und Fichte sowie der Seneszenz der Buche erfasst.

Der Austrieb wurde mittels sieben Stadien beschrieben (Tab. 2.11).

Tab. 2.11: Boniturschema des Austriebs von Buchen und Fichten nach BRÜGGER (1998).

Austriebsstadium		Definition
Buche	0	Winterknospen
	1	Knospen gestreckt, kein Grün sichtbar
	2	Grüne Blattspitzen an Knospen sichtbar
	3	Erste Blätter sichtbar, gefaltet
	4	Blätter entfaltet, hängend
	5	Blätter waagrecht abstehend, Langtrieb hängend
	6	Blätter voll entwickelt, Langtrieb abstehend
Fichte	0	Winterknospen, Knospen geschlossen, nicht verdickt
	1	Knospen verdickt, grüne Nadeln schimmern durch Knospenhülle hindurch
	2	Knospen infolge Verdickung aufgeplatzt, Knospenhülle teilweise abgeworfen
	3	Längenwachstum der Triebe beginnt
	4	Fortgeschrittenes Längenwachstum der Triebe
	5	Nadeln der neuen Triebe leicht abgespreizt
	6	Längenwachstum des Triebs abgeschlossen, Auftreten neuer Knospenanlagen am Spitzentrieb

Der Austrieb von den Jungbuchen und -fichten im Kranzberger Forst im Jahr 2002 fand ohne erhöhte O₃-Begasung statt. Der Versuch begann Mitte Mai zu einem Zeitpunkt, an dem der Austrieb fortgeschritten war (Austriebsstadium 5 bei den Buchen und Austriebsstadium 4 bei den Fichten). Die Austriebsentwicklung der Altbäume im Kranzberger Forst und jener der Jungbäume in den Phytotronen verlief im Jahr 2002 unter beiden O₃-Regimen. Der Austrieb der Bäume im Jahr 2003 fand, bis auf jener der Jungbäume in den Lysimetern (s. Kap. 2.1.2), unter den 1x O₃- und 2x O₃-Regimen statt.

Zur Erfassung der seneszenten Blattfläche wurden der prozentuale Anteil der herbstlichen Blattverfärbung und der Blattfall der Buche bestimmt. Für die Bäume im Freiland wurde die Blattanzahl des gesamten Baumes (Jungbäume Kranzberger Forst) oder die eines Messzweiges bzw. -astes (Jungbäume Lysimeter und Altbäume Kranzberger Forst) vor dem Einsetzen der Seneszenz bestimmt. Dadurch wurde der Blattfall und die Blattverfärbung zu dem jeweiligen Boniturdatum ermittelt. Die Daten für die Jungbäume in den Phytotronen wurden durch die Bestimmung des prozentualen Blattfalls an der Gesamtblattanzahl für das Jahr 2002 erhoben. Aus logistischen Gründen wurde im Jahr 2003 die Ernte der Jungbäume der Phytotrone vor der Seneszenz durchgeführt, so dass für das genannte Jahr keine Daten vorlagen (Tab. 2.12).

Tab. 2.12: Übersicht zur Datenaufzeichnung des Austriebs und der Seneszenz der Bäume im Kranzberger Forst (KF, Jung- und Altbäume), in den Lysimetern (Jungbäume) und in den Phytotronen (Jungbäume).

	KF Jungbäume	KF Altbäume	Lysimeter Jungbäume	Phytotrone Jungbäume
Austrieb	- / 2003	2002 / 2003	2003 / 2004	2002 / 2003
Seneszenz	2002 / 2003	2002 / 2003	2003 / 2004	2002 / -

Die Berechnung der Länge der Vegetationsperiode bezog sich auf den Zeitraum ab dem Austriebsstadium drei (Tab. 2.11) bis zu dem Zeitpunkt, als 50% der Blätter Seneszenzerscheinungen aufwiesen (RIIKONEN ET AL. 2004).

2.5.2 Bonitur der Schadsymptome an Blättern

Das Ausmaß der Blattschädigung der Jungbuchen im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 sowie der Jungbuchen in den Lysimetern in den Jahren 2003 und 2004 wurde anhand der Bestimmung des Nekrosen- und Fraßschädigungsanteils (durch Kutiklarfraß der Buchenzirpe, *Fagocypa cruenta*) sowie bronzefarbener Verfärbungen an der Laubfläche im jahreszeitlichen Verlauf durch visuelle Bonituren dokumentiert. Es wurden vier Arten von Nekrosen beobachtet (Tab. 2.13), wobei die Interkostalnekrosen eventuell durch O₃ verursacht sein könnten (cf. GRAMS ET AL. 1999). Bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst wurde zusätzlich das Ausmaß eines Pilzbefalls beobachtet.

Material und Methoden

Tab. 2.13: Visuell bonitierte verschiedenartige Nekrosen bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Lysimetern.

	Vermutete Ursache	Visuelle Boniturstadien
Punktförmige Nekrosen	Mechanische Schädigung	Farbe: Braun, kleiner als ein Interkostalfeld
Flächige Nekrosen	Mechanische Schädigung	Farbe: Braun, Begrenzung der betroffenen Fläche verläuft nicht entlang von Interkostalfeldern
Punktförmige Interkostalnekrosen	Stress unbekanntes Ursprungs, evtl. O ₃	Farbe: Dunkelbraun, oft auf Interkostalfeld beschränkt und größer als punktförmige Nekrose
Flächige Interkostalnekrosen	Stress unbekanntes Ursprungs, evtl. O ₃	Farbe: Dunkelbraun, Begrenzung der betroffenen Fläche verläuft meist entlang von Interkostalfeldern, Anhäufung von punktförmigen Interkostalnekrosen

Für die Altbuchen im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 wurde der Schädigungsverlauf durch Chlorosen, flächige Nekrosen und Interkostalnekrosen (die auf O₃-bedingte Schädigungen hinwiesen) sowie durch Fraß (Kutikularfraß durch die Buchenzirpe, *Fagocyba cruenta* und Fraßschäden durch den Buchenspringrüssler, *Rhynchaenus fagi*) prozentual in Bezug zur Laubfläche bonitiert. Für die Jungbuchen in den Phytotronen wurde der Anteil an Nekrosen (punkt- und flächenförmig) an der Laubfläche im Jahr 2002 bestimmt.

Blattproben von den Jung- und Altbuchen aus dem Kranzberger Forst und von den Jungbuchen der Lysimeter mit Interkostalnekrosen (O₃-ähnliche Symptome, cf. GRAMS ET AL. 1999) wurden in das „Ozone Validation Center“ (Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Birmensdorf, Schweiz) gesandt, um mikroskopisch eine Schädigung durch O₃ nachzuweisen. Jeweils zwei Blatttrondelle mit einem Durchmesser von einem Zentimeter wurden ausgestanzt. Davon wurde jeweils ein Blatttrondell in Methanol bzw. in Glutaraldehyd fixiert (VOLLENWEIDER ET AL. 2003 b).

Als Schadsymptome bei den Jungfichten im Kranzberger Forst wurden in den Jahren 2002 und 2003 grün-gelblichfarbene und abgestorbene Nadeln sowie Spitzennekrosen bonitiert. Bei den Jungfichten in der Schattenkrone des Kranzberger Forsts wurde zudem der prozentuale Anteil der Pilzinfektion an der Laubfläche bestimmt. Die Altfichten wurden hinsichtlich O₃-bedingter Blattschäden (chlorotische Nadelscheckung) und Fraßschäden im Jahr 2002 untersucht.

2.6 Stammzuwachs, Biomasse, Kronenvolumen und Raumbesetzung

2.6.1 Bestimmung der Stammquerschnittsfläche und des Stammdickenzuwachses

Der Stammdurchmesser dient als Basiswert für die Berechnung der Stammquerschnittsfläche (SQF, Gl. 6) und somit auch indirekt für die Berechnung des jährlichen Stammdickenzuwachses (Gl. 7) der Bäume. Der Stammdurchmesser der Jungbäume (Kranzberger Forst, Lysimeter und Phytotrone) wurde mit einer Schiebelehre über den Durchmesser an einer markierten Stelle an der Stammbasis und jener der Altbäume mittels Dendrometer in Brusthöhe bestimmt. Die Erfassung des Stammdurchmessers wurde generell zwischen Ende August und November der jeweiligen Untersuchungsjahre durchgeführt. Im Herbst 2002 wurden jedoch für die Exponierung in der Schattenkrone im Kranzberger Forst neue Container mit Jungbuchen und -fichten wegen einer Pilzinfektion (s. Kap. 2.1.1) bepflanzt, so dass eine Erfassung der Stammdurchmesser für die neuen Jungbäume im Frühjahr 2003 durchgeführt wurde. Ebenfalls erfolgten die ersten Aufnahmen (zum jeweiligen Versuchsbeginn) für die Jungbäume im Kranzberger Forst (2002), in den Lysimetern (2003) und in den Phytotronen (2002) im Frühjahr. Die SQF der Jung- und der Altbäume wurde nach Gleichung 6 bestimmt.

$$SQF = \pi \cdot r^2 \quad [\text{mm}^2 \text{ oder } \text{cm}^2] \quad \text{Gleichung 6}$$

SQF = Stammquerschnittsfläche

r = Radius [mm oder cm]

Nach Gleichung 7 wurde der jährliche Stammdickenzuwachs (bezogen auf die SQF) für die Jung- und Altbäume berechnet. Der jährliche Stammdickenzuwachs der Jungbäume im Kranzberger Forst und jener der Jungbäume in den Phytotronen wurde jedoch für das Jahr 2002 aus den Messungen im Frühjahr 2002 und Herbst 2002 bestimmt. Dabei wurde angenommen, dass im Winter kein Wachstum erfolgte. Gleiches gilt für die Jungbäume in den Lysimetern für das Jahr 2003.

$$\text{Jährliche Stammdickenzuwachs} = \frac{SQF_{(x)} - SQF_{(x-1)}}{SQF_{(x-1)}} \cdot 100 \quad [\%] \quad \text{Gleichung 7}$$

SQF = Stammquerschnittsfläche

SQF_(x) = Stammquerschnittsfläche am Ende einer Vegetationsperiode

SQF_(x-1) = Stammquerschnittsfläche am Ende der vorangegangenen Vegetationsperiode

Um mögliche, schon vor der O₃-Behandlung bestehende Unterschiede zwischen den Individuen berücksichtigen zu können, wurde bereits zu Beginn der Untersuchungen an den jeweiligen Standorten der Durchmesser bestimmt.

2.6.2 Bestimmung der Biomasse

Die Quantifizierung der ober- und unterirdischen Organbiomasse von den Jungbäumen im Kranzberger Forst und in den Phytotronen mittels Trockenmasse, erfolgte durch die Durchführung von Ernten im Frühjahr 2002, Herbst 2002 und Herbst 2003 (Tab. 2.14).

Tab. 2.14: Ernten der Jungbäume im Kranzberger Forst (KF, in den entsprechenden Lichtregimen) und in den Phytotronen mit Angabe der geernteten Baumart und deren Organe.

	Standort	Baumart	Biomasseorgane
Mai 2002	<u>KF und Phytotrone</u> Ausgewählte Container, die repräsentativ für die Bestimmung der Ausgangsbiomasse der Container waren	Buche und Fichte	Stamm, Achsen und Wurzeln
Oktober 2002	<u>KF</u> Schatten	Buche und Fichte	Stamm, Achsen, Blätter, Wurzelstock, Grob- und Feinwurzeln
Dezember 2002	<u>KF</u> Ausgewählte Bäume, die repräsentativ für die Bestimmung der Ausgangsbiomasse der neu bepflanzten Container für die Schattenkrone im KF waren	Fichte	Stamm, Achsen, Blätter, Wurzelstock, Grob- und Feinwurzeln
September 2003	<u>Phytotrone</u>	Buche und Fichte	Stamm, Achsen, Blätter, Wurzelstock, Grob- und Feinwurzeln
November 2003	<u>KF</u> Boden Schatten Sonne	Buche und Fichte Fichte Buche und Fichte	Stamm, Achsen, Blätter, Wurzelstock, Grob- und Feinwurzeln (für alle Lichtregime)

Die Ernte im Mai 2002 diente der Erfassung der ober- und unterirdischen Biomasse (ohne Unterteilung in Wurzelstock, Grob- und Feinwurzeln) der Jungbäume zu Beginn der Versuche im Kranzberger Forst und in den Phytotronen. Im Oktober 2002 wurden nur die Jungbäume aus den Schattenkronen des Kranzberger Forsts geerntet. Eine Pilzinfektion schädigte über 50% der Jungbäume (s. Kap. 2.1.1), so dass Biomassedaten nur von den nicht erkrankten Jungbäumen bei dieser Ernte erhoben wurden. Im Dezember 2002 wurde eine Ernte von den Jungbäumen des Kranzberger Forsts durchgeführt, die repräsentativ für die Jungbäume der neu bepflanzten Container der Schattenkrone waren. Im September 2003 wurden die Jungbäume aus den Phytotronen und im November 2003 die Jungbäume

aus dem Kranzberger Forst geerntet. Alle Buchen der Exponierung in der Schattenkrone des Kranzberger Forsts waren erneut durch eine Pilzinfektion geschädigt. Aus diesem Grunde wurde nur für die Exponierung am Waldboden und in der Sonnenkrone die Biomasse der Jungbuchen bestimmt. Biomassedaten für die Jungfichten lagen für alle Exponierungen vor. Bei der Biomasseernte im Herbst der jeweiligen Jahre wurde zwischen den Biomassen von Stamm, Achsen, Blättern, Wurzelstock sowie Grob- und Feinwurzeln unterschieden. Die Unterscheidung nach Grob- und Feinwurzeln erfolgte bei den Ernten im Oktober 2002, im September 2003 und im November 2003 an getrockneten Wurzeln (drei Tage bei 60°C im Trockenschrank) und lag bei 1 mm Wurzeldurchmesser (LIU ET AL. 2004, PALUDAN-MÜLLER ET AL. 1999). Die Blattbiomasse für die Jungbäume aus dem Kranzberger Forst wurde über die Korrelation der im Spätsommer erfassten Blattbreite und der Trockenmasse berechnet (Abb. 2.6), da zum Zeitpunkt der Ernte alle Blätter abgefallen waren.

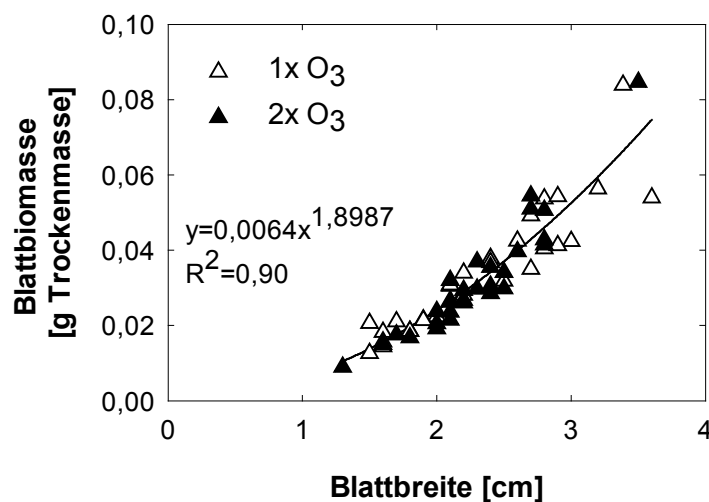


Abb. 2.6: Korrelation der Blattbreite und der Blattbiomasse am Beispiel von den Jungbuchen in der Sonnenkrone im Kranzberger Forst (n=29-31).

2.6.3 Bestimmung des Kronenvolumens

Die Bestimmung des Kronenvolumens der Jungbuchen im Spätsommer der Jahre 2002 (Kranzberger Forst und Phytotrone), 2003 (Kranzberger Forst, Lysimeter und Phytotrone) und 2004 (Lysimeter) erfolgte mit Hilfe der Bestimmung kubischer Volumina, die sich aus der jeweiligen Blattstellung ergaben (Abb. 2.7). Das Volumen jedes Zweigs wurde für ein Individuum aufsummiert. Für die Fichte wurde ein Zylinder-Modell angewendet. Das ermittelte Kronenvolumen wurde als das „maximal besetzte“ Kronenvolumen angesehen, da nicht der gesamte Raum mit Blättern oder Achsen ausgefüllt war.

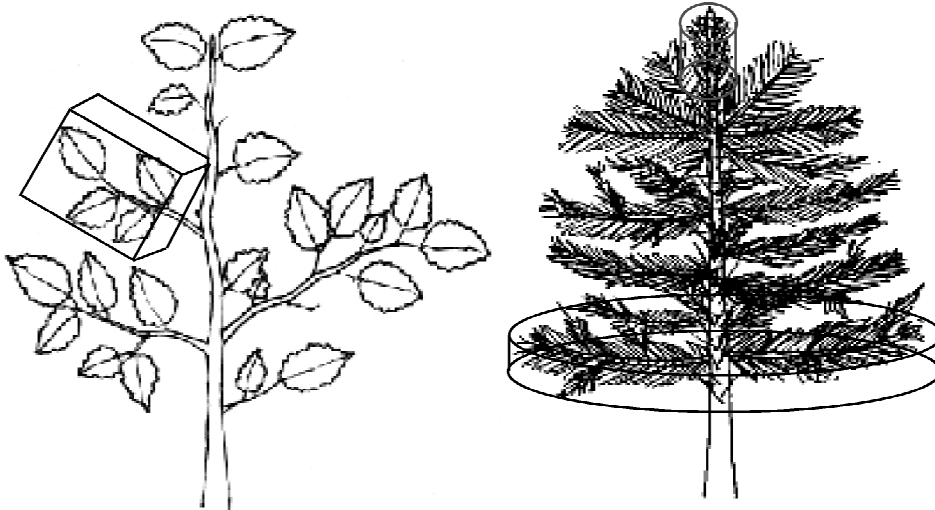


Abb. 2.7: Bestimmung der Kronenvolumina der Jungbuchen und -fichten im Kranzberger Forst, in den Phytotronen und in den Lysimetern durch kubische Volumen bzw. Zylinder verändert nach KOZOVITS (2003). Die Darstellung zeigt exemplarisch die Bestimmung des Kronenvolumens an einem Buchenzweig bzw. an zwei Fichtenzweigen.

2.6.4 Bestimmung der Effizienz der Raumbesetzung

Die Raumbesetzung wurde als Effizienzparameter für das Konkurrenzverhalten (MATYSSEK ET AL. 2002) von den Jungbäumen im Kranzberger Forst und in den Phytotronen berechnet (Gl. 8). Dieser Effizienzparameter stellt einen Bezug zwischen der Biomasseinvestition in Stamm, Achsen und Blätter (Kosten) und dem besetzten Raum der Krone durch das Kronenvolumen (Gewinn) her.

$$\text{Raumbesetzung} = \frac{\text{Kronenvolumen}}{\text{oberirdische Biomasse}} \quad [\text{m}^3 \text{kg}^{-1}] \quad \text{Gleichung 8}$$

2.7 Blattmorphologie: Bestimmung der spezifischen Blattfläche

Die spezifische Blattfläche (SLA) wurde für die Buchen und Fichten aus dem Quotienten der projizierten Blattfläche zu dessen Trockenmasse berechnet (LARCHER 2001, Gl. 9).

$$\text{Spezifische Blattfläche} = \frac{\text{projizierte Blattfläche}}{\text{Trockenmasse}} \quad [\text{m}^2 \text{kg}^{-1}] \quad \text{Gleichung 9}$$

Die SLA ist ein Maß für die Auffangfläche gegenüber der Einstrahlung pro Investition von Trockenmasse und kann für eine Charakterisierung der vorherrschenden Lichtbedingungen

herangezogen werden. Pflanzen, die schwachlichtadaptiert sind, bilden größere und dünnere Blattorgane aus (LARCHER 2001).

Im Spätsommer wurden von den Versuchsbäumen der verschiedenen Standorte Blattproben (Buche und Fichte) genommen (Tab. 2.15). Neben Blättern des ersten Austriebs der Bäume (alle Standorte) wurden ebenfalls Blattproben des zweiten Austriebs von den Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Lysimetern geerntet. Nachdem die projizierte Blattfläche mittels Delta - T Scan 2,0 (Burwell, England) bestimmt wurde, erfolgte die Trocknung bis zur Gewichtskonstanz in einem Trockenschrank (drei Tage, 60°C).

Tab. 2.15: Übersicht der Zeitpunkte der Ermittlung der spezifischen Blattfläche der Jungbäume im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen.

Zeitpunkt	
<i>KF</i>	
Jungbuchen	September 2002, August – September 2003
Jungfichten	August – September 2003
<i>KF</i>	
Altbuchen	September 2002, September 2003
<i>Lysimeter</i>	
Jungbuchen	August – September 2003, August 2004
<i>Phytotrone</i>	
Jungbuchen	September 2002, August – September 2003
Jungfichten	September 2002, August – September 2003

2.8 Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$), Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz

2.8.1 Stabile Isotopenanalytik: Messung von $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ in Blättern

Die Methode der Bestimmung von stabilen Isotopen aus Pflanzenmaterial dient der Beurteilung der vorherrschenden Umweltbedingungen im Entwicklungsverlauf der Pflanzen (KEITEL ET AL. 2003, BARBOUR ET AL. 2000). $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{18}\text{O}$ -Werte aus Blattmaterial erlauben es, photosynthetische Parameter integrierend über eine Vegetationsperiode zu betrachten (BARBOUR ET AL. 2000, SCHEIDEGGER ET AL. 2000).

Mit Zunahme des $\delta^{13}\text{C}$ -Werts (weniger negativer Wert) nimmt die interne CO_2 -Konzentration (C_i) ab. $\delta^{13}\text{C}$ stellt ein Maß für C_i und den photosynthetischen Wassernutzungskoeffizient (WUE) des Blatts dar (KEITEL ET AL. 2003). Das Isotopenverhältnis von $\delta^{18}\text{O}$ des Pflanzenmaterials gibt einen Hinweis auf die vorherrschenden evaporativen Bedingungen, wodurch $\delta^{18}\text{O}$ in Bezug zur stomatären Leitfähigkeit ($g_{\text{H}_2\text{O}}$) gesetzt werden kann (BARBOUR ET AL. 2000). Die Isotopenverhältnisse basieren auf PeeDee Belemnite (PDB) als Standard für $\delta^{13}\text{C}$ und auf Vienna Standard Mean Ocean Water (VSMOW) als Standard für $\delta^{18}\text{O}$ (Gl. 10 und Gl. 11).

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{(^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}_{\text{sample}})}{(^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}_{\text{PDB}})} - 1 \right] \cdot 1000 \quad [\text{‰}] \quad \text{Gleichung 10}$$

$$\delta^{18}\text{O} = \left[\frac{(^{18}\text{O} / ^{16}\text{O}_{\text{sample}})}{(^{18}\text{O} / ^{16}\text{O}_{\text{VSMOW}})} - 1 \right] \cdot 1000 \quad [\text{‰}] \quad \text{Gleichung 11}$$

Blattmaterial aus dem Spätsommer von den Jungbäumen des Kranzberger Forsts (2002 und 2003) und den Altbäumen (2003) sowie von den Jungbäumen der Lysimeter (2003) wurde zur Bestimmung von $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ an der Universität Freiburg (Institut für Baumphysiologie) mit einem Massenspektrometer (Finnigan MAT GmbH, Deutschland) analysiert. $\delta^{13}\text{C}$ wurde aus trockenen, gemahlene Laubblättern und Nadeln bestimmt (alle Nadeljahrgänge bei den Jungbäumen, einjährige Nadeln bei den Altbäumen). Da das Blattmaterial verschieden große Mengen an Bau- und Speicherstoffen mit unterschiedlicher $\delta^{18}\text{O}$ -Signatur besitzt, war die Extraktion einer möglichst unmittelbar nach der Photosynthese gebildeten Substanz, der Zellulose, notwendig. Zur Zelluloseextraktion wurde die Methode von BRENDDEL ET AL. (2000) modifiziert angewendet (GRAMS persönliche Mitteilung, Tab. 2.16).

Tab. 2.16: Protokoll zur Zelluloseextraktion von Blattmaterial nach BRENDDEL ET AL. (2000) modifiziert.

Vorgehen	
1	50-100 mg gemahlene Blattmaterial Zugabe: 2,0 ml 80%iger Essigsäure 0,2 ml 69%iger Salpetersäure Verschließen und sanft schütteln 20-30 min erhitzen (120°C)
2	Abkühlen (ca. 10 min) Zugabe: 2,5 ml 99%iges Ethanol
3	Schütteln (Vortexen) Zentrifugieren (5 min, 10000 Umdrehungen) Dekantieren
4	Zugabe: 2x 2,5 ml 99%iges Ethanol Wiederholung Schritt 3
5	Zugabe: 2x 2,5 ml deionisiertes Wasser Wiederholung Schritt 3 (ohne Schütteln)
6	Zugabe: 2x 2,5 ml 17%iges Natriumchlorid 10 min stehen lassen Wiederholung Schritt 3 (ohne Schütteln)
7	Zugabe: 2x 2,5 ml deionisiertes Wasser Wiederholung Schritt 3 (ohne Schütteln)
8	Zugabe: 2,2 ml deionisiertes Wasser 0,6 ml 80%iger Essigsäure Schütteln (Vortexen) Zugabe: 2,2 ml deionisiertes Wasser Sanft schütteln Wiederholung Schritt 3 (ohne Schütteln)
9	Zugabe: 2x 2,5 ml deionisiertes Wasser Wiederholung Schritt 3 (ohne Schütteln)
10	Zugabe: 2x 2,5 ml 99%iges Ethanol Wiederholung Schritt 3 (ohne Schütteln)
11	Zugabe: 2x 2,5 ml Aceton Wiederholung Schritt 3 (ohne Schütteln)

2.8.2 Anwendung des Modells nach SCHEIDEGGER ET AL. (2000) in der stabilen Isotopenanalytik

Auf den Bestimmungen von $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ aus Blattmaterial basierend haben SCHEIDEGGER ET AL. (2000) ein konzeptionelles Modell, welches in der vorliegenden Studie angewendet wurde, entwickelt. Dieses Modell stellt die Beziehung zwischen $g\text{H}_2\text{O}$ und der photosynthetischen Aktivität (A_{max}) her (Abb. 2.8). C_i kann aus $\delta^{13}\text{C}$ und $r\text{H}$ aus $\delta^{18}\text{O}$ abgeleitet werden. Exemplarisch hierzu wird Fall b in Abb. 2.8 beschrieben: In Fall b wird deutlich, dass bei steigendem $\delta^{18}\text{O}$ (model-input) eine Abnahme von $r\text{H}$ nach SCHEIDEGGER ET AL. (2000) angenommen wird. Eine Erhöhung von $\delta^{13}\text{C}$ (model-input) ist durch eine Reduktion von C_i gekennzeichnet. Bei einer Reduktion von C_i gibt es zwei mögliche Reaktionswege: Zum einen kann A_{max} erhöht und $g\text{H}_2\text{O}$ unverändert (s. Fall b 1 in Abb. 2.8) oder zum anderen kann A_{max} unverändert und $g\text{H}_2\text{O}$ vermindert sein (s. Fall b 2 in Abb. 2.8). Nach SCHEIDEGGER ET AL. (2000) wird der „wahrscheinlichere“ Fall angenommen. Da

Pflanzen in trockener Luft (s. Abnahme von rH) ihre Stomata tendenziell eher schließen, wird voraussichtlich der zweite Reaktionsweg eintreten (model-output).

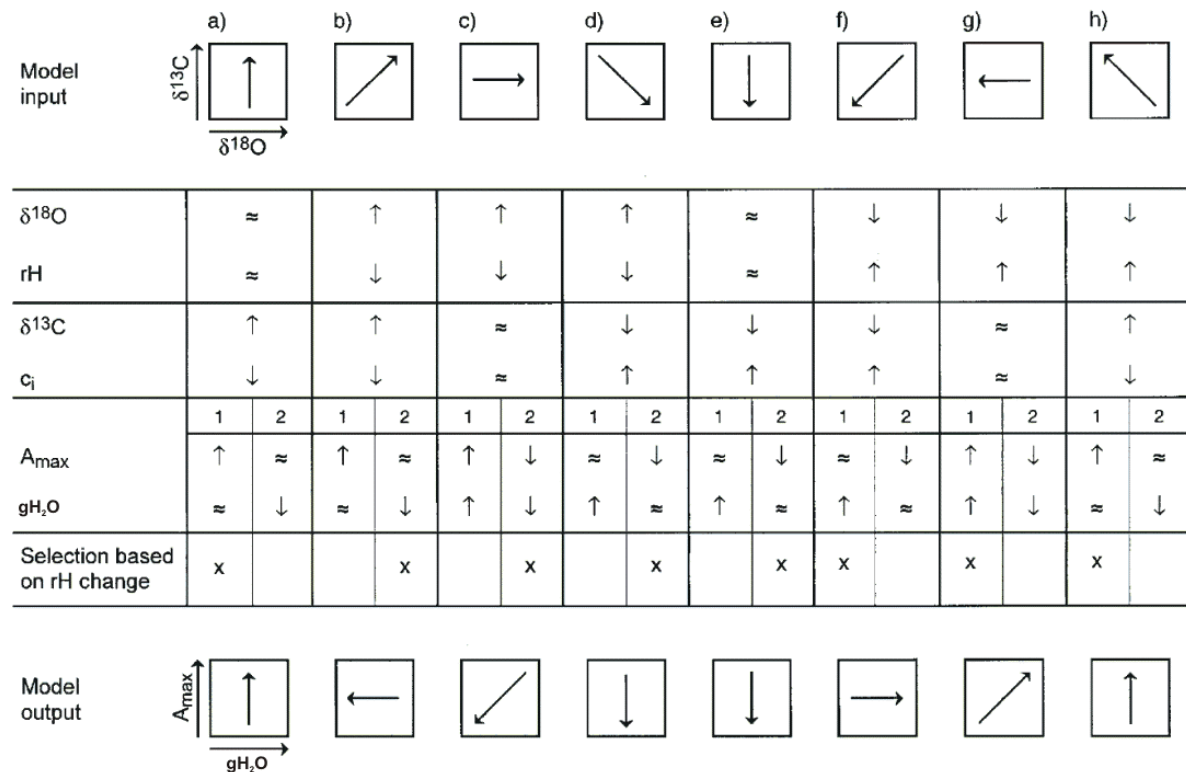


Abb. 2.8: Interpretation von acht möglichen $\delta^{18}\text{O}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Werten (model-input, a-h) auf der Basis der relativen Luftfeuchte (rH) und der internen CO_2 -Konzentration (C_i). Die Beziehung zwischen der photosynthetischen Kapazität (A_{\max}) und der stomatären Leitfähigkeit ($g_{\text{H}_2\text{O}}$) bildet den output des Modells (verändert nach SCHEIDEGGER ET AL. 2000).

2.8.3 Messung des Blattgaswechsels

Messungen des Blattgaswechsels an den Buchen und Fichten wurden im Jahr 2003 zwischen Juli und September durchgeführt. In diesem Zeitraum waren O_3 -Effekte am ehesten zu erwarten. Die Gaswechselfparameter der Jungbäume im Kranzberger Forst und in den Lysimetern wurden mit dem Porometer CIRAS 2 (PP Systems, Hitchin, England) und die der Altbäume mit dem Porometer Li-6400 (LI-COR Inc., Nebraska, USA) bestimmt. Mittels des Porometers HCM-1000 (Walz, Effeltrich, Deutschland) erfolgten die Messungen in den Phytotronen.

An den Jungbäumen in der Schattenkrone im Kranzberger Forst wurden keine Messungen durchgeführt, da die Pilzinfektion zu diesem Messtermin bereits zu weit fortgeschritten war. Auf Grund des intensiven zweiten Austriebs bei den Jungbuchen in den Lysimetern wurden diese Blätter ebenfalls einmal in dem oben genannten Zeitraum gemessen und im Vergleich zur photosynthetischen Leistungsfähigkeit von Blättern des ersten Austriebs dargestellt. An

allen anderen Standorten wurde der Blattgaswechsel an Blättern des ersten Austriebs gemessen.

Es wurden sowohl Licht- als auch CO₂-Abhängigkeitskurven („A / C_i-Kurven“) der Photosynthese ermittelt, um die in Tab. 2.17 aufgeführten Blattgaswechselfparameter zu erhalten. Beispielsweise wurde die apparente photosynthetische Photonenwirksamkeit (ph_{eff}) in der Lichtabhängigkeitsfunktion des Blattgaswechsels aus der Steigung zwischen der Photosyntheserate und der photosynthetischen Photonenflussdichte (PPFD) abgeleitet. Die Messung wurde bei konstanter Umgebungs-CO₂-Konzentration (C_a , 360 $\mu\text{l l}^{-1}$) und variiertes PPFD (Lichtstufen: 20, 40, 60, 80 und 100 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durchgeführt. Die oben erwähnten „A / C_i-Kurven“ wurden durch Messungen bei sättigender PPFD und verschiedenen Umgebungs-CO₂-Konzentrationen (100, 180, 360, 720 und 2000 $\mu\text{l l}^{-1}$ für die Messungen im Freiland und 70, 120, 220, 420, 1020 und 2020 $\mu\text{l l}^{-1}$ für die Messungen in den Phytotronen) ermittelt. Die Temperatur (25°C) und die Luftfeuchte (30% bis 40%) der Messkuvette wurden konstant gehalten, wobei die Temperaturreglungskapazität der Kuvette in dem heißen Sommer 2003 zeitweise überschritten wurde. In dieser Zeit wurden Kuvettentemperaturen bis zu 31,3°C erreicht. Da die aus der „A / C_i-Kurve“ ermittelte maximale katalytische Aktivität der RubisCO (V_{cmax}) und die Kapazität der Regeneration des CO₂-Akzeptors (in Abhängigkeit von der Elektronentransportrate) bei Lichtsättigung (J_{max}) auf temperaturabhängige Enzymkonstanten basieren, wurde nach HARLEY ET AL. (1992) eine Temperaturkorrektur auf 25°C durchgeführt. Die Berechnung von V_{cmax} und J_{max} der Jungbäume (Freiland und Phytotrone) und der Altbäume erfolgte in Anlehnung an das Photosynthesemodell von FARQUHAR ET AL. (1980) und VON CAEMMERER & FARQUHAR (1981). Die Parametrisierung des Modells erfolgte nach HARLEY & TENHUNEN (1991). Für die Jung- und Altbäume im Freiland wurde das in REITER (2004) beschriebene modifizierte Modell angewendet. Das modifizierte (für die Jung- und Altbäume im Freiland) und nicht-modifizierte Modell (für die Jungbäume in den Phytotronen) wurden miteinander verglichen, wobei maximale Abweichungen von 15,5% festgestellt wurden. V_{cmax} und J_{max} wurden in beiden Modellvarianten mit einer iterativen Anpassung (Excel, Microsoft Cooperation, Redmond, WA, USA) bestimmt.

Die Blattgaswechseldaten wurden für Buche auf die projizierte Blattfläche und für Fichten auf die Laubfläche bezogen (OREN ET AL. 1986).

Material und Methoden

Tab. 2.17: Ermittelte Blattgaswechselformparameter. Die Ermittlung der Parameter unter Lichtsättigung erfolgte bei $1000 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis $1500 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

	Abkürzung	Einheit	Definition
Apparente photosynthetische Photonenwirksamkeit	ph_{eff}	$\mu\text{mol CO}_2 /$ $\mu\text{mol Photonen}$	Steigung der Regressionsgerade zwischen Netto- CO_2 - Assimilationsrate bei $360 \mu\text{l l}^{-1}$ CO_2 und $20\text{-}100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthetischer Photonenflussdichte (PPFD)
Apparente Carboxylierungseffizienz	CE	$\mu\text{mol CO}_2 /$ $\mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$	Steigung der Regressionsgeraden zwischen Netto- CO_2 - Assimilationsrate bei Lichtsättigung und C_i
Netto- CO_2 -Assimilationsrate bei $360 \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$ und Lichtsättigung	A_{360}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-
Netto- CO_2 -Assimilationsrate bei $2000 \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$ und Lichtsättigung	A_{2000}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-
Transpirationsrate bei $360 \mu\text{l l}^{-1}$ CO_2 und Lichtsättigung	E_{360}	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-
Stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf bei $360 \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$ und Lichtsättigung	$g_{\text{H}_2\text{O}}$	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-
Photosynthetischer Wassernutzungskoeffizient	WUE	$\mu\text{mol CO}_2 /$ $\text{mol H}_2\text{O}$	A_{360} / E_{360}
Intrinsischer Wassernutzungskoeffizient	IWUE	$\text{mmol H}_2\text{O} /$ $\mu\text{mol CO}_2$	$g_{\text{H}_2\text{O}} / A_{360}$
CO_2 -Konzentration in den Blattinterzellularen	C_i	$\mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$	-
CO_2 -Konzentration der Atmosphäre	C_a	$\mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$	-
Maximale katalytische Aktivität der RubisCO	V_{cmax}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-
Kapazität der Regeneration des CO_2 -Akzeptors (in Abhängigkeit von der Elektronentransportrate) bei Lichtsättigung	J_{max}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$	-

2.8.4 Messung der Chlorophyllfluoreszenz

Neben dem Gaswechsel gab die Methode der Chlorophyllfluoreszenz einen weiteren Hinweis auf die Aktivität des Photosyntheseapparates und hier speziell auf die Photosystem II-Aktivität (PS II-Aktivität). Es wurden zwei Geräte, das Mini-PAM und das Imaging-PAM (jeweils von Walz, Effeltrich, Deutschland), eingesetzt. Beide Geräte wenden die amplitudenmodulierte Lichtpuls-methode an. Diese sättigende Puls-methode ist ein nichtdestruktiver Ansatz, die photosynthetische Leistung von Pflanzen zu bestimmen. Das Mini-PAM Gerät erlaubt es, schnelle und somit viele Messungen durchzuführen, die das Erfassen einer großen Datenbasis ermöglicht. Der Vorteil des Imaging-PAM Geräts liegt darin, dass auf Blattebene kleinflächige Schädigungen anhand der zweidimensionalen Darstellung der PS II-Aktivität festgestellt werden können. Dies erfolgt mittels eines Falschfarbenbildes. Somit wurde die Streubreite des Fluoreszenzsignals innerhalb eines Blattes quantifiziert. Das Mini-

PAM hingegen integriert über die gesamte Messfläche und lässt keine kleinräumige Analyse zu. Bisher wurde die Imaging-PAM Methode in Kombination mit Messungen elektrischer Signale und Blattgaswechsel bei Verwundungsuntersuchungen an Mimose und Pappel angewandt (LAUTNER ET AL. 2005, KOZIOLEK ET AL. 2003).

Chlorophyllfluoreszenzmessung mittels Mini-PAM

Im Jahr 2002 wurden mit dem Mini-PAM monatlich (Juni bis Oktober) während der Mittagszeit an sonnigen Tagen Chlorophyllfluoreszenzmessungen an lichtadaptierten Buchenblättern und Fichtennadeln der Jungbäume im Kranzberger Forst durchgeführt. Mittels dieser Methode wurde untersucht wie Blattorgane unter „Stressbedingungen“ (maximale Lichteinstrahlung) in ihrem Chlorophyllfluoreszenzsignal reagieren. Zusätzlich wurde in den Abendstunden gemessen, um das Chlorophyllfluoreszenzsignal der Blätter in einem „ungestressten“ Zustand (niedriges PPFD) zu untersuchen bzw. inwieweit eine Regeneration eintrat. Im Jahr 2003 wurden die Untersuchungen am Mittag an lichtadaptierten Blattorganen der Jungbäume im Kranzberger Forst zweimal während der Vegetationsperiode (Juni und August) durchgeführt. Die Altbäume im Kranzberger Forst wurden im Jahr 2002 durch monatliche Messungen am Abend untersucht. An Strahlungstagen (Juli und August 2003) wurden an den Jungbäumen in den Lysimetern die Chlorophyllfluoreszenz gemessen. Eine Fortsetzung der Messungen erfolgte an den Jungbäumen in den Lysimetern nach derselben Methode im Jahr 2004 (Juni und August). Zudem wurde eine Untersuchung der Chlorophyllfluoreszenz im August 2004 mit dunkeladaptierten Blättern (Verdunklungsdauer: 20 min) durchgeführt, um die Regenerationsfähigkeit des PS II zu untersuchen. An den Jungbäumen in den Phytotronen erfolgten monatlich Messungen an lichtadaptierten Blattorganen in den Jahren 2002 und 2003.

Während der Messung an lichtadaptierten Blättern wurde darauf geachtet, dass keine Veränderung der Blattstellung erfolgte, um die Lichtverhältnisse, an die das Blatt adaptiert war, beizubehalten.

Mit Hilfe der Chlorophyllfluoreszenzmessung wurde die Effizienz der Quantenausbeute des PS II (QY) nach Gleichung 12 ermittelt (SCHREIBER & BILGER 1993).

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

Gleichung 12

QY = Effizienz der Quantenausbeute im Photosystem II

Fm' = Maximale lichtadaptierte Fluoreszenzintensität des Blattes nach einem sättigendem Lichtpuls

F = Fluoreszenzintensität des lichtadaptierten Blattes

Chlorophyllfluoreszenzmessung mittels Imaging-PAM

Anfang August 2003 wurde die Imaging-PAM Methode an den Jungbuchen im Kranzberger Forst und an den Jungbuchen in den Lysimetern eingesetzt, um das maximale Fluoreszenzsignal an einer dunkeladaptierten Blattfläche (Fm, 17 mm x 22 mm) zu bestimmen. Mit dieser Methode wurde überprüft, ob die visuell zu erkennenden Interkostalnekrosen an einem Blatt durch die Chlorophyllfluoreszenzmessung mit dem Imaging-PAM nachgebildet werden können. Mittels eines Bildverarbeitungsprogramms (ImageJ 1,32 b, Bethesda, USA) wurde das Spektrum der unterschiedlichen Fm-Werte der untersuchten Blattfläche analysiert.

2.9 Messung der Bodenatmung

Die Messungen der Bodenatmung der Container der Jungbäume im Kranzberger Forst und in den Phytotronen wurde in den Jahren 2002 und 2003 mit einem tragbaren Bodenatmungsmesssystem mittels eines Infrarot-CO₂-Gas-Analysators (EGM 3, PP Systems, Hitchin, England) durchgeführt. Die Bodenatmungskammer des Systems wurde immer auf die selbe Stelle, die durch einen PVC-Ring markiert war, gesetzt, um die zeitliche Veränderung der Atmung des Bodens an dieser Stelle zu bestimmen. Pro Container und Zeitpunkt wurden zwei bis drei Messungen durchgeführt. Da die Bodenatmung u. a. von der Bodentemperatur, -feuchte und der Wurzelbiomasse abhängen kann (BORKEN ET AL. 2002, BUCHMANN 2000, OHASHI ET AL. 2000), wurden diese Größen zusätzlich bestimmt. Die Temperatur des Bodens wurde in ca. 5 cm Tiefe in den Containern im Kranzberger Forst und in jenen der Phytotrone gemessen (EGM 3, PP Systems, Hitchin, England). Die Bodenfeuchte in den Containern im Kranzberger Forst wurde mittels einer Sonde (ThetaProbe, UMS, München, Deutschland) bestimmt, wogegen die Ermittlung der Bodenfeuchte durch die gleichmäßige Bewässerung in den Containern der Phytotrone nicht notwendig war (s. Kap. 2.1.2). Die Wurzelbiomasse wurde zum einen durch die stichprobenartige Entnahme von Bohrkernen (Durchmesser 1 cm) und zum anderen durch die durchgeführten Ernten (s. Kap. 2.6.2) bestimmt.

2.10 Statistische Auswertung

Die statistische Analyse erfolgte für jede Baumart (Buche und Fichte) an den jeweiligen Standorten getrennt.

Die Auswertung erfolgte durch das Allgemeine Lineare Modell (ALM, univariat, SPSS 12,0, SPSS Inc., Chicago, USA), welches Haupt- (Licht, O₃, Alter und Szenario, s. u.) und Interaktionseffekte (z. B. Licht x O₃, s. u.) analysiert. Bei signifikanten oder tendenziellen

Interaktionseffekten wurde der Post-Hoc Test (Tukey) angewendet. Wenn die Voraussetzung der Varianzhomogenität innerhalb des ALM in den Datensätzen nicht gegeben war, wurde der T-Test (Kopplung mit Levene-Test) durchgeführt (SPSS 12,0, SPSS Inc., Chicago, USA). Für die statistische Bewertung der Ergebnisse von Zeitverläufen (s. Kap. 3.1.1.1, Kap. 3.1.1.2, Kap. 3.1.1.4, Kap. 3.1.5, Kap. 3.2.1.1, Kap. 3.2.1.2, Kap. 3.2.1.4, Kap. 3.3.1.1, Kap. 3.3.1.2, Kap. 3.3.1.3, Kap. 3.4.1.1, Kap. 3.4.1.2 und Kap. 3.4.5) wurde das ALM mit der Statistikfunktion der Messwiederholung angewendet.

Steigungen von Regressionsgeraden (s. Kap. 3.3.3.2 und Kap. 3.4.4.1) wurden ebenfalls mittels des ALM (univariat) getestet.

Die Daten wurden auf den Signifikanzniveaus $p \leq 0,005$ (*), $p < 0,010$ (**) und $p \leq 0,001$ (***) ausgewertet. Unterschiede von $p \leq 0,200$ (*) wurden als tendenzielle Effekte bezeichnet.

In Kap. 3.1 wurden die Einflüsse durch die verschiedenen Lichtregime und die Einflüsse des erhöhten O_3 auf die Jungbäume im Kranzberger Forst auf statistische Signifikanz überprüft. Innerhalb der statistischen Tests mittels des ALM hinsichtlich des Einflusses des Lichtregimes auf die Jungbäume, wurden die gewonnenen Daten nach den Lichtregimen aufgeteilt („statistischer Haupteffekt: Licht“). Das 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime wurde dabei als eine Gesamtheit betrachtet. Bei einem statistisch signifikanten oder tendenziellen Ergebnis wurde durch den Post-Hoc Tests (Tukey) überprüft, welches Lichtregime (Waldboden, Schatten- oder Sonnenkrone) voneinander unterschiedlich war. Bei der Analyse des Einflusses des O_3 -Regimes auf die Jungbäume wurden die Daten der Jungbäume nach dem 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime aufgeteilt, wobei hier die verschiedenen Lichtregime als eine Gesamtheit betrachtet wurden („statistischer Haupteffekt: O_3 “). Wenn eine Signifikanz oder eine Tendenz in den Daten analysiert wurde, erfolgte die statistische Untersuchung in welchem Lichtregime die O_3 -Effekte beobachtet wurden. Ermittelte Interaktionseffekte wurden in Kap. 3.1 mit „Lichtregime x O_3 “ bezeichnet und mittels des Post-Hoc Tests (Tukey) ausgewertet. Bei der Durchführung von T-Tests (s. Tab. 3.3, Tab. 3.4 und Tab. 3.10) wurden Signifikanzen zwischen den Daten:

- (1) der Jungbäume am Waldboden und der Jungbäume in der Schattenkrone (Gesamtheit 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime, Boden vs. Schatten),
- (2) der Jungbäume am Waldboden und der Jungbäume in der Sonnenkrone (Gesamtheit 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime, Boden vs. Sonne),
- (3) der Jungbäume in der Schattenkrone und der Jungbäume in der Sonnenkrone (Gesamtheit 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime, Schatten vs. Sonne),
- (4) der Jungbäume unter dem 1x O_3 -Regime in der Schattenkrone und der Jungbäume unter dem 2x O_3 -Regime in der Schattenkrone (1x O_3 Schatten vs. 2x O_3 Schatten) sowie
- (5) der Jungbäume unter dem 1x O_3 -Regime in der Sonnenkrone und der Jungbäume unter dem 2x O_3 -Regime in der Sonnenkrone (1x O_3 Sonne vs. 2x O_3 Sonne) untersucht.

In Kap. 3.2 wurde der Einfluss des O₃-Regimes auf die Jungbäume in den Lysimetern mittels des ALM (univariat und Messwiederholung) und des T-Tests analysiert.

In Kap. 3.3 wurden Alters- und O₃-Effekte auf die Bäume im Kranzberger Forst untersucht. Bei dieser Analyse wurde die Schatten- und Sonnenkrone einzeln betrachtet. Mittels des ALM oder des T-Tests (Testverfahren abhängig, ob eine Varianzhomogenität innerhalb der Daten bestand, s. o.) wurde der Einfluss des Alters auf die Reaktionen von Bäumen untersucht, wobei die ermittelten Daten der Bäume unter dem 1x O₃- und unter dem 2x O₃-Regime als eine Gesamtheit betrachtet wurden („statistischer Haupteffekt: Alter“). Bei der Untersuchung des Einflusses des O₃-Regimes auf die Bäume wurden die Daten, die aus dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime ermittelt wurden, aufgeteilt, wobei hier die verschiedenen Altersstufen als eine Gesamtheit betrachtet wurden („statistischer Haupteffekt: O₃“). Wenn eine Signifikanz oder eine Tendenz in den Daten analysiert wurde, erfolgte die statistische Untersuchung in welcher Altersstufe die O₃-Effekte beobachtet wurden. Zusätzlich wurden bei den Analysen mittels des ALM Interaktionseffekte „Alter x O₃“ ermittelt.

In Kap. 3.4 wurden Szenario- und O₃-Effekte bei den Jungbäumen statistisch analysiert. Durch das ALM wurden die Reaktionen der Jungbäume der unterschiedlichen Szenarien (Kranzberger Forst, Lysimeter und Phytotrone) untersucht, wobei die gewonnenen Daten der Jungbäume unter dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime als eine Gesamtheit betrachtet wurden („statistischer Haupteffekt: Szenario“). Bei einem signifikanten oder tendenziellen Ergebnis wurde der Post-Hoc Test (Tukey) angewendet, um zu überprüfen, welches Szenario von dem jeweiligen anderen unterschiedlich war. Bei der Analyse des Einflusses des O₃-Regimes auf die Jungbäume wurden die Daten der Jungbäume nach dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime aufgeteilt, wobei hier die verschiedenen Szenarien als eine Gesamtheit betrachtet wurden („statistischer Haupteffekt: O₃“). Wenn eine statistische Signifikanz oder eine Tendenz in den Daten analysiert wurde, erfolgte die weitere Untersuchung in welchem Szenario die O₃-Effekte beobachtet wurden. Die ermittelten Interaktionseffekte wurden in Kap. 3.4 mit „Szenario x O₃“ bezeichnet. Bei der Durchführung des T-Tests wurden Signifikanzen zwischen den folgenden Daten ermittelt:

- (1) der Jungbäume im Kranzberger Forst und der Jungbäume in den Lysimetern (Gesamtheit 1x O₃- und 2x O₃-Regime, Kranzberger Forst vs. Lysimeter),
- (2) der Jungbäume im Kranzberger Forst und der Jungbäume in den Phytotronen (Gesamtheit 1x O₃- und 2x O₃-Regime, Kranzberger Forst vs. Phytotrone),
- (3) der Jungbäume in den Lysimetern und der Jungbäume in den Phytotronen (Gesamtheit 1x O₃- und 2x O₃-Regime, Lysimeter vs. Phytotrone),
- (4) der Jungbäume unter dem 1x O₃-Regime im Kranzberger Forst und der Jungbäume unter dem 2x O₃-Regime im Kranzberger Forst (1x O₃ Kranzberger Forst vs. 2x O₃ Kranzberger Forst),

(5) der Jungbäume unter dem 1x O₃-Regime in den Lysimetern und der Jungbäume unter dem 2x O₃-Regime in den Lysimetern (1x O₃ Lysimeter vs. 2x O₃ Lysimeter) sowie

(6) der Jungbäume unter dem 1x O₃-Regime in den Phytotronen und der Jungbäume unter dem 2x O₃-Regime in den Phytotronen.

Wenn für die statistische Auswertung innerhalb des gleichen Parameters, die in Tabellen dargestellt wurden, verschiedene Tests (ALM oder T-Test) angewendet wurden, erfolgte ein Vermerk des verwendeten Tests (z. B. s. Tab. 3.3, Tab. 3.10, Tab. 3.34).

In der statistischen Analyse der SQF der Jung- und Altbäume (Kranzberger Forst, Lysimeter und Phytotrone) wurden Daten, die vor der O₃-Begasung ermittelt wurden, als Kovariaten eingefügt, so dass bereits anfangs bestehende Unterschiede zwischen den Bäumen berücksichtigt wurden.

3 Ergebnisse

In Kap. 3.1 und Kap. 3.2 wurden zunächst die Ergebnisse aus eigenen Untersuchungen an den Jungbäumen im Kranzberger Forst (Jungbuchen und -fichten) bzw. an den Jungbäumen in den Lysimetern (Jungbuchen) dargestellt. In Kap. 3.3 wurden die Daten aus Kap. 3.1 mit den Daten der Altbäume aus dem Kranzberger Forst in der ontogenetischen Skalierung verglichen, wodurch Alters- und O₃-Effekte auf die Bäume statistisch analysiert wurden (s. Kap. 2.10). Kap. 3.4 diente der Darstellung der Szenario-Skalierung mit dem Vergleich der Daten aus Kap. 3.1 sowie Kap. 3.2 und den Daten der Jungbäume in den Phytotronen. Da die im Kranzberger Forst vorherrschenden Lichtverhältnisse in der Sonnenkrone ähnlich mit jenen in den Phytotronen waren, wurden in der Szenario-Skalierung die Ergebnisse der Jungbäume aus diesem Lichtregime ausgewählt (s. Kap. 2.2). Im Zuge dieser Skalierung wurden Szenario- und O₃-Effekte auf die Jungbäume statistisch untersucht (s. Kap. 2.10).

3.1 Untersuchungen an Jungbäumen im Kranzberger Forst

3.1.1 Phänologie und Schadsymptome an Blättern

3.1.1.1 Austrieb

Jungbuchen

Der zeitliche Verlauf der Blattenwicklung der Jungbuche am Waldboden im Kranzberger Forst im Jahr 2003 erfolgte im Vergleich zu jenem Verlauf der Blattentwicklung der Jungbuchen in der Sonnenkrone mit einer hochsignifikanten Verzögerung ($p \leq 0,001$, Abb. 3.1). Die Bonitur der Austriebsentwicklung der Jungbuchen zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen jener unter dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime.

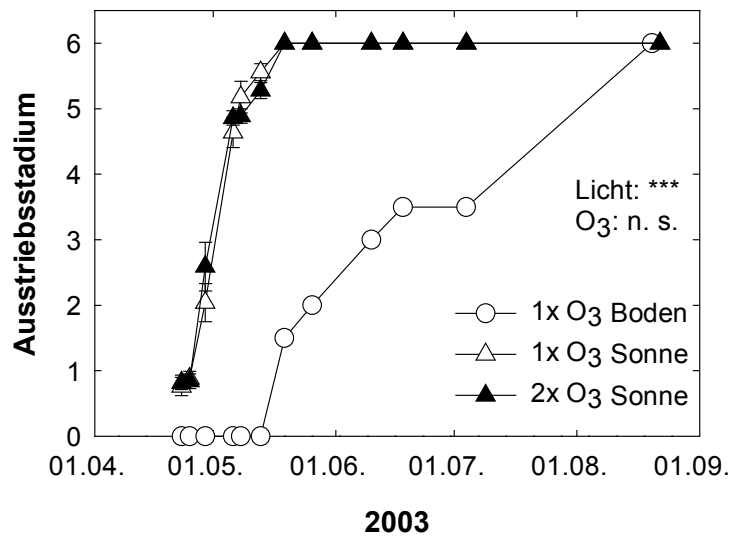


Abb. 3.1: Zeitlicher Verlauf der Blattentwicklung der Jungbuchen im Kranzberger Forst im Jahr 2003 anhand der Austriebsstadien (0=Winterknospen, 1=Knospen gestreckt, kein Grün sichtbar, 2=Grüne Blattspitzen an Knospen sichtbar, 3=Erste Blätter sichtbar, gefaltet, 4=Blätter entfaltet, hängend, 5=Blätter waagrecht abstehend, Langtrieb hängend, 6=Blätter voll entwickelt, Langtrieb abstehend, MW \pm SE, n=1-9).

Jungfichten

Die verschiedenen Lichtregime hatten einen hochsignifikanten Einfluss ($p \leq 0,001$) auf den zeitlichen Verlauf der Nadelentwicklung der Jungfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (Abb. 3.2). Eine deutliche Verzögerung der Nadelentwicklung der Jungfichten wurde in der Schattenkrone im Vergleich zur Nadelentwicklung in der Sonnenkrone ($p \leq 0,001$) oder zur Nadelentwicklung am Waldboden ($p \leq 0,001$) festgestellt. Die Nadelentwicklung im Zeitverlauf der Jungfichten am Waldboden war ähnlich jener der Jungfichten in der Sonnenkrone. Die Jungfichten zeigten im Jahr 2003 keinen O_3 -bedingten signifikanten Unterschied in dem zeitlichen Verlauf der Nadelentwicklung.

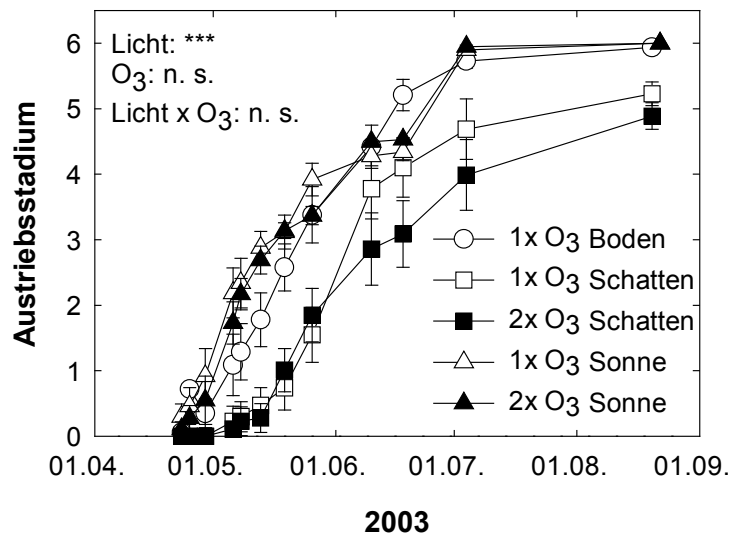


Abb. 3.2: Zeitlicher Verlauf der Nadelentwicklung der Jungfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2003 anhand der Austriebsstadien (0=Winterknospen, Knospen geschlossen, nicht verdickt, 1=Knospen verdickt, grüne Nadeln schimmern durch Knospenhülle hindurch, 2=Knospen infolge Verdickung aufgeplatzt, Knospenhülle teilweise abgeworfen, 3=Längenwachstum der Triebe beginnt, 4=Fortgeschrittenes Längenwachstum der Triebe, 5=Nadeln der neuen Triebe leicht abgespreizt, 6=Längenwachstum des Triebes abgeschlossen, Auftreten neuer Knospenanlagen am Spitzentrieb, MW \pm SE, n=9-13).

3.1.1.2 Seneszenz

Die Seneszenz der Jungbuchen im Kranzberger Forst wurde im Jahr 2002 hochsignifikant durch das Lichtregime ($p \leq 0,001$) und tendenziell durch das O₃-Regime ($p = 0,052$) beeinflusst (Abb. 3.3 a). Zudem bestand in Bezug auf die Seneszenz der Jungbuchen eine tendenzielle Interaktion ($p = 0,055$, s. Anhang Tab. B-1) zwischen den O₃- und Lichtregimen. Tendenziell war u. a. eine Beschleunigung des Seneszenzverlaufs der Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zum 1x O₃-Regime in der Schattenkrone zu beobachten ($p = 0,099$). Zudem war eine hochsignifikante Beschleunigung der Seneszenz bei den Jungbuchen in der Schattenkrone (2x O₃) verglichen zu jener der Jungbuchen am Waldboden (1x O₃, $p \leq 0,001$) oder zu jener der Jungbuchen in der Sonnenkrone (1x O₃: $p \leq 0,001$ und 2x O₃: $p \leq 0,001$) festzustellen. Im Jahr 2003 bestand kein signifikanter Unterschied im Seneszenzverlauf der Jungbuchen in den verschiedenen Lichtregimen (Abb. 3.3 b). Es wurde jedoch eine signifikante Beschleunigung ($p = 0,004$) des Seneszenzverlaufs der Jungbuchen in der Sonnenkrone unter dem 1x O₃-Regime im Vergleich zu jenem der Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime festgestellt.

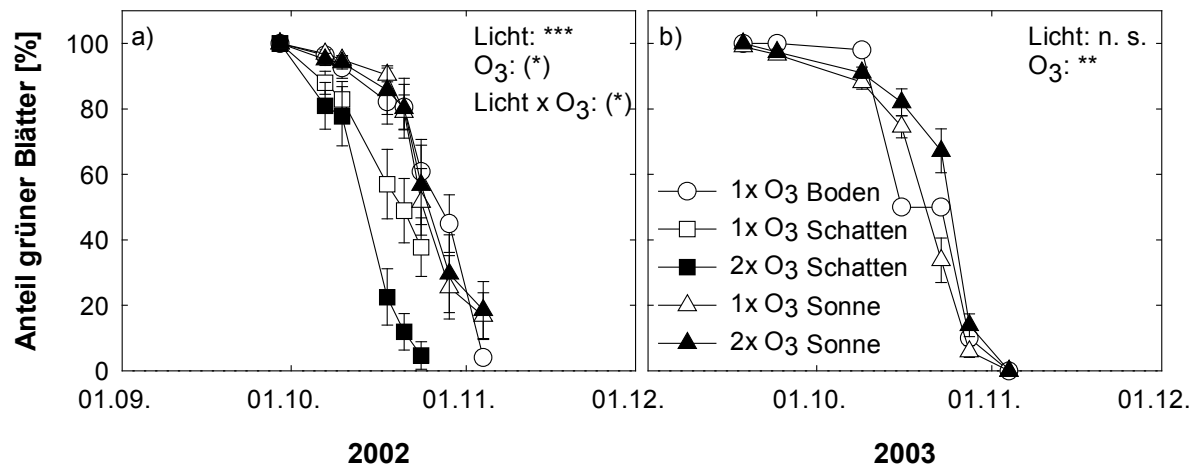


Abb. 3.3: Zeitlicher Verlauf der Seneszenz der Jungbuchen im Kranzberger Forst im Herbst 2002 (a) und 2003 (b, MW \pm SE, n=1-9). Die Bestimmung der Seneszenz erfolgte anhand des prozentualen Anteils der herbstlichen Verfärbung und des Blattverlusts an der im Sommer bestimmten Blattzahl der Jungbuchen.

3.1.1.3 Vegetationsperiode

Die Länge der Vegetationsperiode (2003) der Jungbuchen im Kranzberger Forst am Waldboden betrug 129 Tage. Im Gegensatz dazu war die Länge der Vegetationsperiode der Jungbuchen in der Sonnenkrone mit 173 ± 1 Tagen (1x O₃) und 177 ± 1 Tagen (2x O₃) deutlich erhöht. Es wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den O₃-Regimen in der Sonnenkrone in Bezug auf die Länge der Vegetationsperiode der Jungbuchen festgestellt.

3.1.1.4 Blattschädigung

Jungbuchen

Die auf die Laubfläche bezogene prozentuale geschädigte Blattfläche (Summe aller visuell bonitierten Schäden) sowie den Anteil der bronzefarbenen Blattfläche und der nekrotischen Blattfläche (flächige Nekrosen) an der Laubfläche der Jungbuchen im Kranzberger Forst wurden in Abb. 3.4 für das Jahr 2002 im Zeitverlauf dargestellt. In der Schattenkrone zeigten alle Jungbuchen ab spätestens Mitte August einen Pilzbefall, so dass die Schädigung durch diesen Pilz berücksichtigt wurde. Der zeitliche Verlauf der geschädigten Blattfläche der Jungbuchen war durch das Lichtregime signifikant ($p=0,007$) beeinflusst: Die geschädigte Blattfläche der Jungbuchen am Waldboden war signifikant geringer als jene der Jungbuchen in der Sonnenkrone ($p=0,038$). Zwischen der geschädigten Blattfläche der Jungbuchen am Waldboden und jener der Jungbuchen in der Schattenkrone wurden keine signifikanten

Unterschiede beobachtet. Der zeitliche Verlauf der prozentual geschädigten Blattfläche der Jungbuchen war signifikant ($p=0,013$) durch das O_3 -Regime beeinflusst: Dieser Unterschied war bei den Jungbuchen in der Sonnenkrone zu beobachten ($p=0,050$), wobei die geschädigte Blattfläche unter dem 1x O_3 -Regime höher war als jene unter dem 2x O_3 -Regime. Bei den Jungbuchen in der Schattenkrone traten keine signifikanten Unterschiede zwischen den O_3 -Regimen in der Summe der Blattschädigungen auf: Unter dem 1x O_3 -Regime stieg die geschädigte Blattfläche der Jungbuchen in der Schattenkrone auf maximal 35,7% und unter dem 2x O_3 -Regime auf maximal 29,4% der Laubfläche. Die zeitliche Entwicklung des Anteils der bronzefarbenen Blattfläche an der Laubfläche der Jungbuchen war sowohl von dem Lichtregime ($p=0,040$) als auch von dem O_3 -Regime ($p\leq 0,001$) beeinflusst. Es bestand zudem eine signifikante Interaktion ($p=0,040$, s. Anhang Tab. B-2) zwischen diesen beiden Regimen. Signifikante Unterschiede im Anteil der bronzefarbenen Blattfläche bestanden zwischen den Jungbuchen unter dem 1x O_3 -Regime (maximal 42,7%) und dem 2x O_3 -Regime (maximal 12,6%) in der Sonnenkrone ($p=0,034$) sowie zwischen den Jungbuchen der Sonnenkrone (1x O_3) und jenen am Waldboden (maximal 0,3%, $p=0,002$) und jenen in der Schattenkrone (1x O_3 : 0%, $p=0,002$ und 2x O_3 : 0%, $p=0,002$). Die bronzefarbene Blattfläche der Jungbuchen in der Sonnenkrone war im Jahresverlauf stets höher als unter den anderen Lichtregimen. In der Sonnenkrone erklärte die bronzefarbene Verfärbung der Blattfläche einen hohen Anteil der Blattschädigung der Jungbuchen. Die Ausbildung der nekrotischen Blattfläche an der Laubfläche war unabhängig von dem Licht- oder dem O_3 -Regime. Sie betrug bei den Jungbuchen maximal 7,0% der Laubfläche. Das Ausmaß der Schädigung der Blattfläche durch den Pilzbefall in der Schattenkrone war im Zeitverlauf nicht signifikant durch das erhöhte O_3 -Regime verändert.

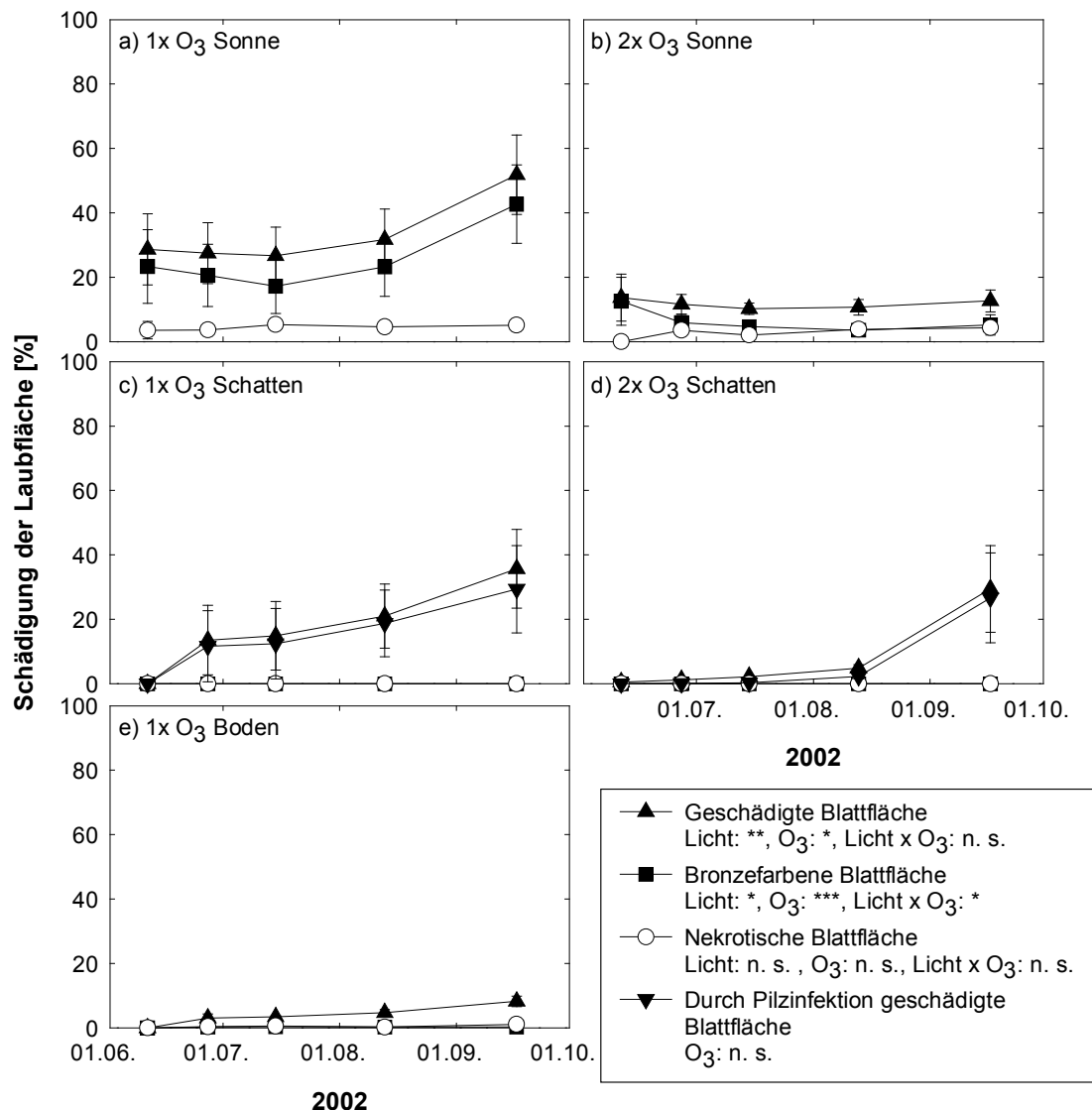


Abb. 3.4: Prozentualer Anteil der geschädigten Blattfläche (Summe aller visuell bonitierten Blattschäden) und der bronzefarbenen Blattfläche sowie der nekrotischen Blattfläche (flächige Nekrosen) an der Laubfläche der Jungbuchen in den verschiedenen Lichtregimen (a-e) im Kranzberger Forst im Jahr 2002 (MW \pm SE, n=9). In der Schattenkrone (c und d) wurde bei den Jungbuchen zudem eine Blattschädigung infolge einer Pilzinfektion beobachtet. Für die Jungbuchen dieses Lichtregimes wurde der prozentuale Anteil der durch die Pilzinfektion betroffenen Blattfläche an der Laubfläche bestimmt.

Die Blattschädigungen der Jungbuchen durch punktförmige Nekrosen und Kutikularfraß im Jahr 2002 wurden in Tab. 3.1 (exemplarisch für September) aufgelistet. Die durch Nekrosen und Kutikularfraß verursachten Schädigungen lagen bei maximal 3,3% der Laubfläche der Jungbuchen. Die Jungbuchen bildeten im Jahr 2002 keine Interkostalnekrosen aus.

Ergebnisse

Tab. 3.1: Prozentualer Anteil der punktförmigen Nekrosen und des Kutikularfraß an der Laubfläche der Jungbuchen im Kranzberger Forst im September 2002 (MW \pm SE, n=7-9).

	Punktförmige Nekrosen [%]	Kutikularfraß [%]
1x O ₃ Boden	0,9 \pm 0,1	3,2 \pm 1,1
1x O ₃ Schatten	0,0 \pm 0,0	3,3 \pm 1,1
2x O ₃ Schatten	0,6 \pm 0,2	1,1 \pm 0,4
1x O ₃ Sonne	1,3 \pm 0,2	1,1 \pm 0,1
2x O ₃ Sonne	1,2 \pm 0,2	1,0 \pm 0,0

Die maximale Schädigung der Jungbuchen am Waldboden im Jahr 2003 lag bei 21,0%, jene der Jungbuchen in der Sonnenkrone bei 19,4% (1x O₃) und bei 18,3% (2x O₃, Abb. 3.5, s. geschädigte Blattfläche). Bei den Jungbuchen am Waldboden war im August ein Rückgang der geschädigten Blattfläche zu beobachten, der dadurch bedingt war, dass sich die Laubfläche durch sehr spät ausgetriebene Blätter vergrößerte, und dass diese neu gebildeten Blätter keine Schädigungen aufwiesen. Alle Jungbuchen in der Schattenkrone wurden zwischen Juli und August zu 100% durch eine Pilzinfektion geschädigt (Daten nicht gezeigt). Für den zeitlichen Verlauf der auf die Laubfläche bezogenen geschädigten Blattfläche der Jungbuchen wurde kein signifikanter O₃-Effekt festgestellt. Die Ausbildung der bronzefarbenen Blattfläche und der flächigen Nekrosen der Jungbuchen war weder durch das Licht- noch durch das O₃-Regime signifikant beeinflusst.

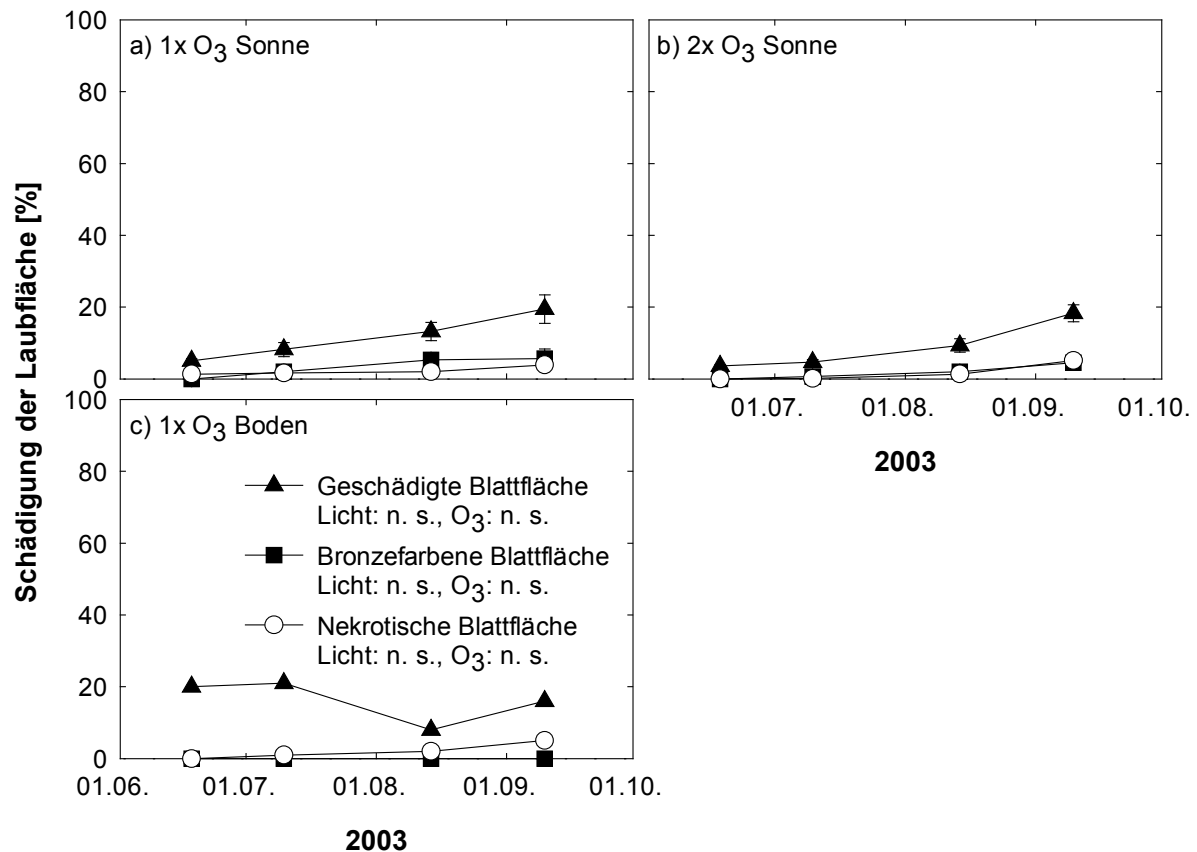


Abb. 3.5: Prozentualer Anteil der geschädigten Blattfläche (Summe aller visuell bonitierten Blattschäden) und der bronzefarbenen Blattfläche sowie der nekrotischen Blattfläche (flächige Nekrosen) an der Laubfläche der Jungbuchen in den verschiedenen Lichtregimen (a-c) im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (MW \pm SE, n=1-9).

Der Anteil der geschädigten Blattfläche der Jungbuchen im Jahr 2003 durch Kutikularfraß und punktförmige Nekrosen bezogen auf die Laubfläche lag bei maximal 4,3% (Tab. 3.2). Es traten punktförmige und flächige Schädigungen bei den Jungbuchen in der Sonnenkrone auf, die als O₃-ähnliche Interkostalnekrosen bezeichnet wurden. Der Anteil dieser Interkostalnekrosen war bei den jeweils drei zentral in den Containern wachsenden Jungbuchen gering (maximal 0,7%). Jedoch zeigten die randständig in den Containern wachsenden Jungbuchen Verfärbungen bis zu 4,8% der Laubfläche.

Ergebnisse

Tab. 3.2: Prozentualer Anteil der punktförmigen Nekrosen und des Kutikularfraß an der Laubfläche der Jungbuchen im Kranzberger Forst im September 2003 (MW ± SE, n=1-18).

	Punktförmige Nekrosen an den zentral in den Containern wachsenden Jungbäumen [%]	Kutikularfraß an den zentral in den Containern wachsenden Jungbäumen [%]	Interkostalnekrosen an den zentral in den Containern wachsenden Jungbäumen [%]	Interkostalnekrosen an den randständig in den Containern wachsenden Jungbäumen [%]
1x O ₃ Boden	0,0	1,0	0,0	0,0
1x O ₃ Sonne	3,7 ± 0,8	1,9 ± 0,2	0,3 ± 0,3	4,8 ± 0,6
2x O ₃ Sonne	4,3 ± 0,6	1,4 ± 0,4	0,7 ± 0,4	2,0 ± 0,3

Die Interkostalnekrosen der Jungbuchen wurden durch die mikroskopische und histochemische Analyse im „Ozone Validation Center“ (Birmensdorf, Schweiz) nicht als O₃-Symptome bestätigt. Es wurden bei dem Probenmaterial keine eindeutigen O₃-Symptome nachgewiesen, da die Proben meist multisymptomal waren. Bei zwei der insgesamt 10 Proben wurden Einlagerungen von Tanninen in den Palisadenzellen nachgewiesen, die nach VOLLENWEIDER ET AL. (2003 b) auf eine O₃-Schädigung deuten. Zudem wurden auch Schädigungen ermittelt, die auf Trockenheit und auf abiotischen Stress unbekanntem Ursprungs hinwiesen. Mehrere Proben zeigten Nekrosen, die auf eine hypersensitive Reaktion durch O₃-Stress hinweisen könnten. Jedoch wurde bei diesen Proben keine Zerstörung des Zellinhalts, die nach FETT & JONES (1995) für eine solche Reaktion typisch wäre, festgestellt (VOLLENWEIDER ET AL. 2004).

Jungfichten

Die auf die Laubfläche bezogene prozentuale geschädigte Nadelfläche (Summe aller visuell bonitierten Schäden) sowie den Anteil an grün-gelblicher und abgestorbener Nadelfläche an der Laubfläche der Jungfichten im Kranzberger Forst wurden in Abb. 3.6 für das Jahr 2002 im Zeitverlauf dargestellt. Der Schädigungsgrad der in der Schattenkrone von einer Pilzinfektion betroffenen Jungfichten wurde ebenfalls aufgezeigt.

Der auf die Laubfläche bezogene Schädigungsverlauf der Blattoorgane bei den Jungfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2002 war hochsignifikant ($p \leq 0,001$) durch das Lichtregime beeinflusst. Am Waldboden war die Nadelfläche der Jungfichten maximal zu 1,3% geschädigt, wogegen die Jungfichten in der Schattenkrone ($p = 0,010$) und in der Sonnenkrone ($p \leq 0,001$) eine weitaus höher geschädigte Nadelfläche mit bis zu 83,6% der Laubfläche aufwiesen. In der Schattenkrone war bei den Jungfichten eine Pilzinfektion nach dem 15.07.2002 zu beobachten. Unter dem 1x O₃-Regime in der Schattenkrone waren alle untersuchten Jungfichten durch diese Infektion geschädigt (bis zu 83,2% der Laubfläche). Unter dem 2x O₃-Regime wurden bei den Jungfichten in der Schattenkrone bis zum Herbst Schädigungen der Nadelfläche von bis zu 61,0% beobachtet, wobei die Pilzinfektion eine Schädigung von bis zu 50,1% verursachte. Das Ausmaß der Pilzschädigung der Jungfichten

in der Schattenkrone war tendenziell unter dem 1x O₃-Regime höher als unter dem 2x O₃-Regime ($p=0,064$). Die auf die Laubfläche bezogene geschädigte Nadelfläche der Jungfichten war durch O₃ signifikant beeinflusst ($p=0,008$). Die Unterschiede wurden bei den Jungfichten v. a. in der Sonnenkrone deutlich, wobei die Schädigung im Jahresverlauf unter dem 1x O₃-Regime höher als unter dem 2x O₃-Regime war ($p=0,069$). In der Schattenkrone war die Nadelschädigung der Jungfichten unter dem 1x O₃-Regime tendenziell größer als unter dem 2x O₃-Regime ($p=0,115$). Der Einfluss des Lichtregimes auf die Ausbildung der grün-gelblichen Nadelfläche der Jungfichten war hochsignifikant ($p\leq 0,001$): Die Jungfichten am Waldboden und in der Schattenkrone wiesen keine grün-gelbliche Nadeln auf, wogegen die Jungfichten in der Sonnenkrone grün-gelbliche Nadeln von bis zu 45,1% der Laubfläche aufwiesen. Der Schädigungsverlauf und die Höhe des prozentualen Anteils an grün-gelblichen Nadeln war bei den Jungfichten in der Sonnenkrone ähnlich der gesamten geschädigten Nadelfläche. Es wurde kein signifikant erhöhtes Ausmaß des Anteils an grün-gelblicher Nadelfläche an der Laubfläche der Jungfichten durch das 2x O₃-Regime beobachtet. Tendenzielle Unterschiede bestanden bei den Jungfichten in Bezug auf die abgestorbene Nadelfläche in den verschiedenen Lichtregimen ($p=0,084$). Zudem wurde eine signifikante Interaktion zwischen den Licht- und O₃-Regimen in Bezug auf den Anteil an abgestorbener Nadelfläche für die Jungfichten ermittelt ($p=0,008$, s. Anhang Tab. B-3). Ein signifikanter Unterschied im Anteil an abgestorbener Nadelfläche lag zwischen den Jungfichten der Sonnenkrone (1x O₃) und jenen am Waldboden ($p=0,032$) und jenen in der Schattenkrone (1x O₃, $p=0,030$). Ein tendenzieller Unterschied ($p=0,052$) bestand im Ausmaß des Anteils an abgestorbener Nadelfläche an der Laubfläche zwischen den Jungfichten in dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime in der Sonnenkrone.

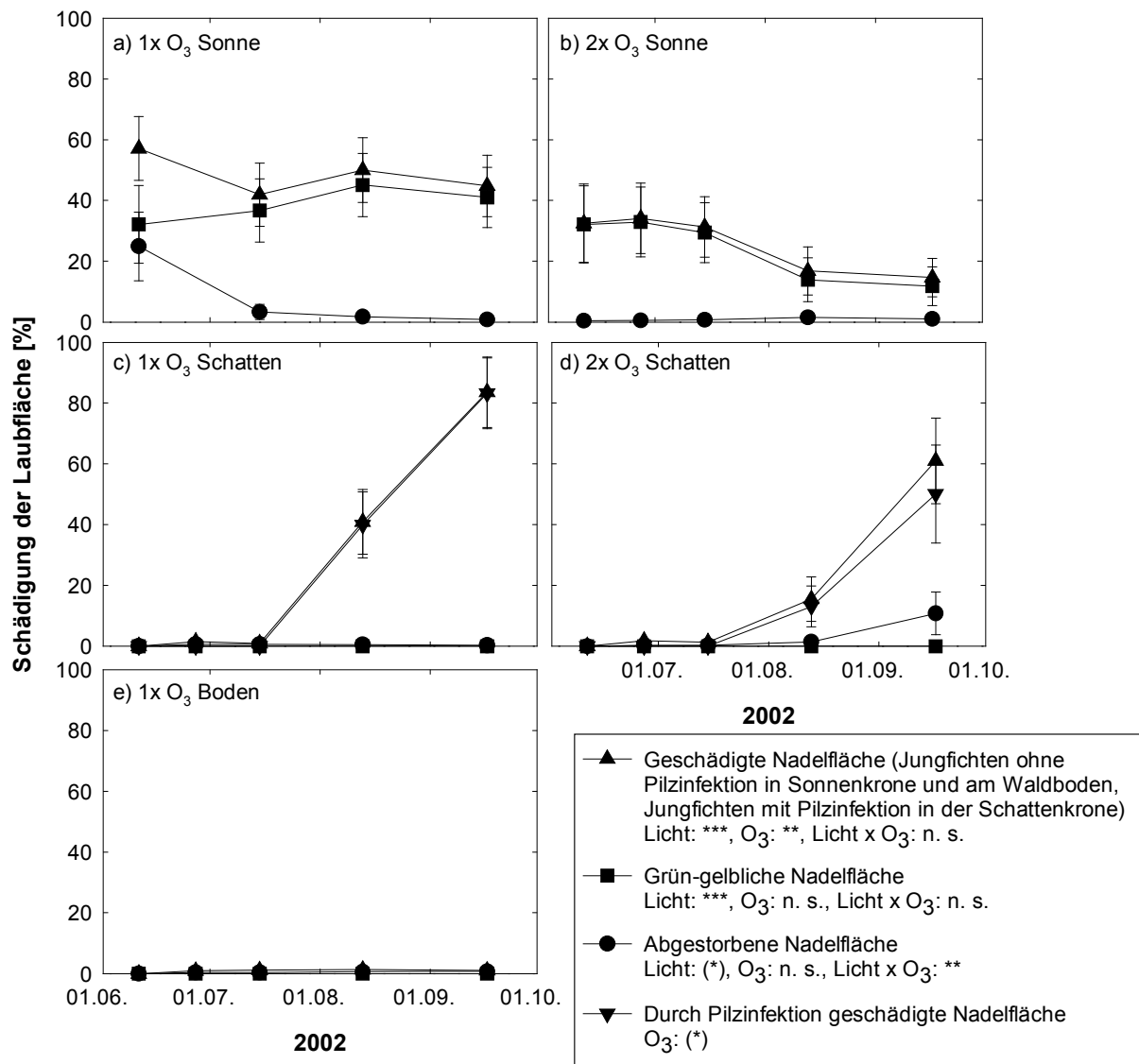


Abb. 3.6: Prozentualer Anteil der geschädigten Nadelfläche (Summe aller visuell bonitierten Nadelschäden), der grün-gelblichen und abgestorbenen Nadelfläche an der Laubfläche der Jungfichten in den verschiedenen Lichtregimen (a-e) im Kranzberger Forst im Jahr 2002 (MW ± SE, n=1-9). In der Schattenkrone (c und d) wurde bei den Jungfichten zudem eine Nadelschädigung infolge einer Pilzinfektion beobachtet. Für die Jungfichten dieses Lichtregimes wurde der prozentuale Anteil der durch die Pilzinfektion betroffenen Nadelfläche an der Laubfläche bestimmt.

Der Zeitverlauf der Schädigung der Nadeln an der Laubfläche der Jungfichten im Jahr 2003 war tendenziell zwischen den Lichtregimen verschieden (p=0,198, Abb. 3.7). Die Schädigung der Laubfläche der Jungfichten am Waldboden lag, mit Ausnahme der letzten Bonitur, stets unter 6%. In der Schattenkrone (1x O₃ und 2x O₃) waren bei den pilzerkrankten Jungfichten Schädigungen von bis zu 38,5% (1x O₃) und 60,6% (2x O₃) zu beobachten, wobei die geschädigte Nadelfläche vornehmlich durch die ab Mitte Juli 2003 auftretende Pilzinfektion verursacht wurde. In der Sonnenkrone betrug die Schädigung der Nadelfläche der Jungfichten unter dem 1x O₃-Regime maximal 25,6% und unter dem 2x O₃-Regime maximal

35,1%. Die Schädigung der Nadeln an der Laubfläche der Jungfichten war nicht durch das erhöhte O₃-Regime beeinflusst. Die Ausbildung von grün-gelblichen Nadeln an der Laubfläche wurde nur bei den Jungfichten in der Sonnenkrone beobachtet, wodurch ein signifikanter Unterschied zwischen den Lichtregimen zu beobachten war ($p=0,020$). Es wurde kein signifikanter Unterschied im Ausmaß der Schädigung der Jungfichten durch grün-gelbliche Nadeln bezogen auf die Laubfläche unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zu jenem der Jungfichten unter dem 1x O₃-Regime festgestellt. Der Anteil abgestorbener Nadeln an der Laubfläche lag bei den Jungfichten, unabhängig von den untersuchten Regimen, bei kleiner 6,0%.

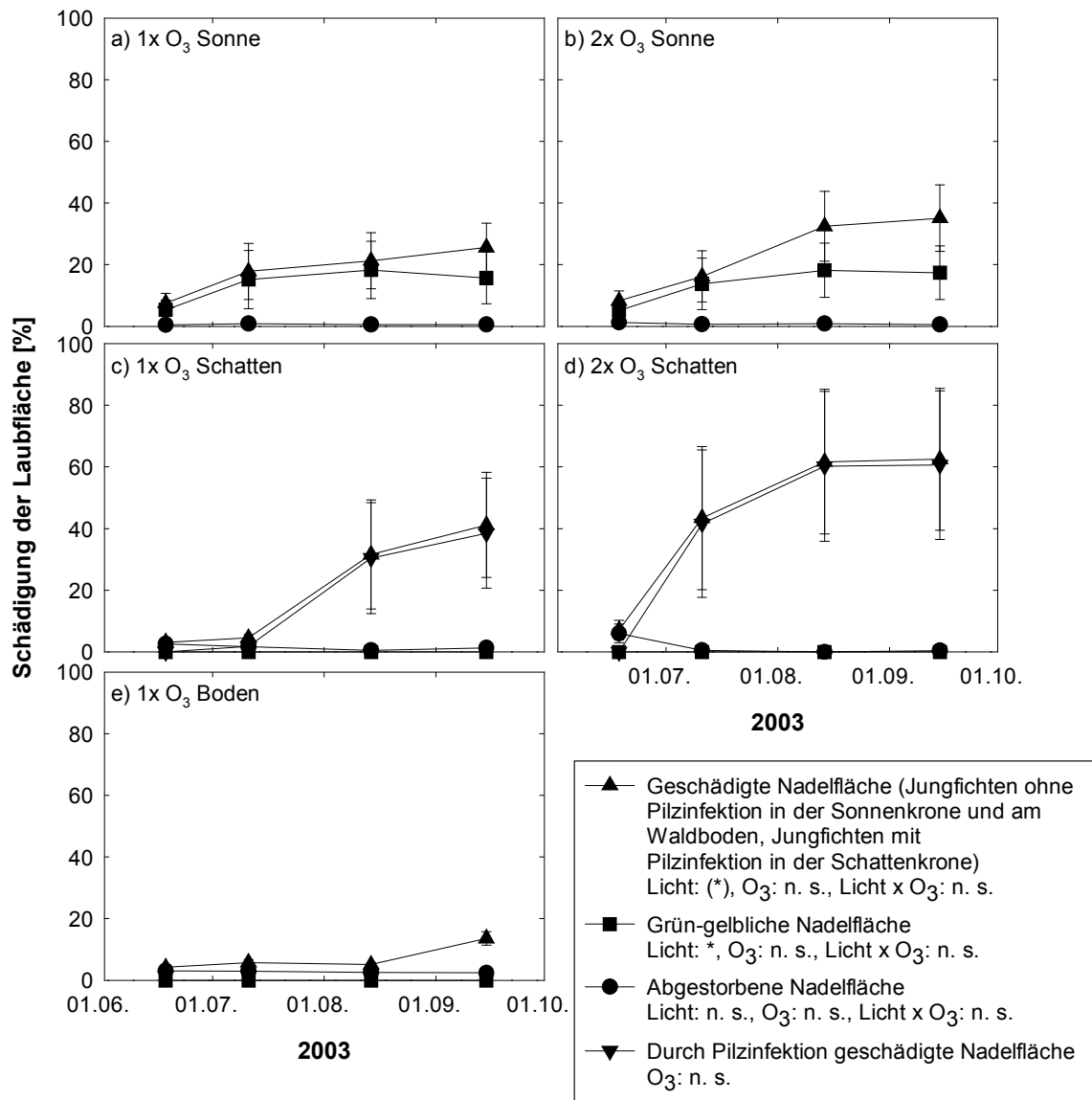


Abb. 3.7: Prozentualer Anteil der geschädigten Nadelfläche (Summe aller visuell bonitierten Nadelschäden), der grün-gelblichen und abgestorbenen Nadelfläche an der Laubfläche der Jungfichten in den verschiedenen Lichtregimen (a-e) im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (MW ± SE, n=2-9). In der Schattenkrone (c und d) wurde bei den Jungfichten zudem eine Nadelschädigung infolge einer Pilzinfektion beobachtet. Für die Jungfichten dieses Lichtregimes wurde der prozentuale Anteil der durch die Pilzinfektion betroffenen Nadelfläche an der Laubfläche bestimmt.

3.1.2 Stammzuwachs, Biomasse, Kronenvolumen und Raumbesetzung

3.1.2.1 Stammquerschnittsfläche

Im Mai 2002, bevor die Jungbäume in die verschiedenen Licht- und O₃-Regime im Kranzberger Forst exponiert wurden, erfolgte die Bestimmung des Stammdurchmessers und somit die Berechnung der Stammquerschnittsfläche (SQF, s. Kap. 2.6.1). Diese Erfassung

war notwendig, um die möglichen schon vor der Untersuchung bestehenden Unterschiede zwischen den Jungbäumen der verschiedenen Containern in der statistischen Analyse mittels Kovariaten berücksichtigen zu können.

Jungbuchen

Ein hochsignifikanter Unterschied ($p \leq 0,001$) war in den SQF der Jungbuchen zwischen den Lichtregimen im Kranzberger Forst im September 2002 zu erkennen: Eine hochsignifikante Zunahme ($p \leq 0,001$) der SQF der Jungbuchen in der Sonnenkrone (1x O₃: $24,79 \pm 1,15 \text{ mm}^2$ und 2x O₃: $23,71 \pm 3,13 \text{ mm}^2$) war im Vergleich zu jener der Jungbuchen in der Schattenkrone (1x O₃: $14,64 \pm 1,23 \text{ mm}^2$ und 2x O₃: $10,69 \pm 1,29 \text{ mm}^2$) und zu jener der Jungbuchen am Waldboden ($10,92 \pm 1,49 \text{ mm}^2$) zu ermitteln (Abb. 3.8 a, c, e). Ein signifikanter Einfluss auf die SQF der Jungbuchen durch das erhöhte O₃-Regime wurde im September 2002 nicht beobachtet. Im Oktober 2003 war eine deutlich kleinere SQF bei der Jungbuche am Waldboden ($13,46 \text{ mm}^2$) als bei den Jungbuchen in der Sonnenkrone (1x O₃: $38,40 \pm 3,33 \text{ mm}^2$ und 2x O₃: $38,63 \pm 5,14 \text{ mm}^2$) zu verzeichnen (Abb. 3.8 a, c, e, $p=0,087$). Wie im Jahr zuvor wurde die SQF der Jungbuchen nicht durch das 2x O₃-Regime verändert.

Jungfichten

Hochsignifikante Einflüsse ($p \leq 0,001$) wurden in Bezug auf die SQF der Jungfichten im Kranzberger Forst im September 2002 und im Oktober 2003 zwischen den Lichtregimen ermittelt (Abb. 3.8 b, d, f). Eine Erhöhung der SQF wurde bei den Jungfichten in der Sonnenkrone gegenüber jener der Jungfichten in der Schattenkrone (September 2002) und am Waldboden (September 2002 und Oktober 2003) ermittelt. Die SQF der Jungfichten war im September 2002 nicht signifikant durch das 2x O₃-Regime beeinflusst (für die Jungfichten, die im Herbst 2002 neu in die Container der Schattenkrone gepflanzt wurden, wurde dies bestätigt, s. Anhang Tab. B-4). Im Oktober 2003 war die SQF der Jungfichten in der Sonnenkrone unter dem 2x O₃-Regime signifikant ($p=0,013$) höher als unter dem 1x O₃-Regime.

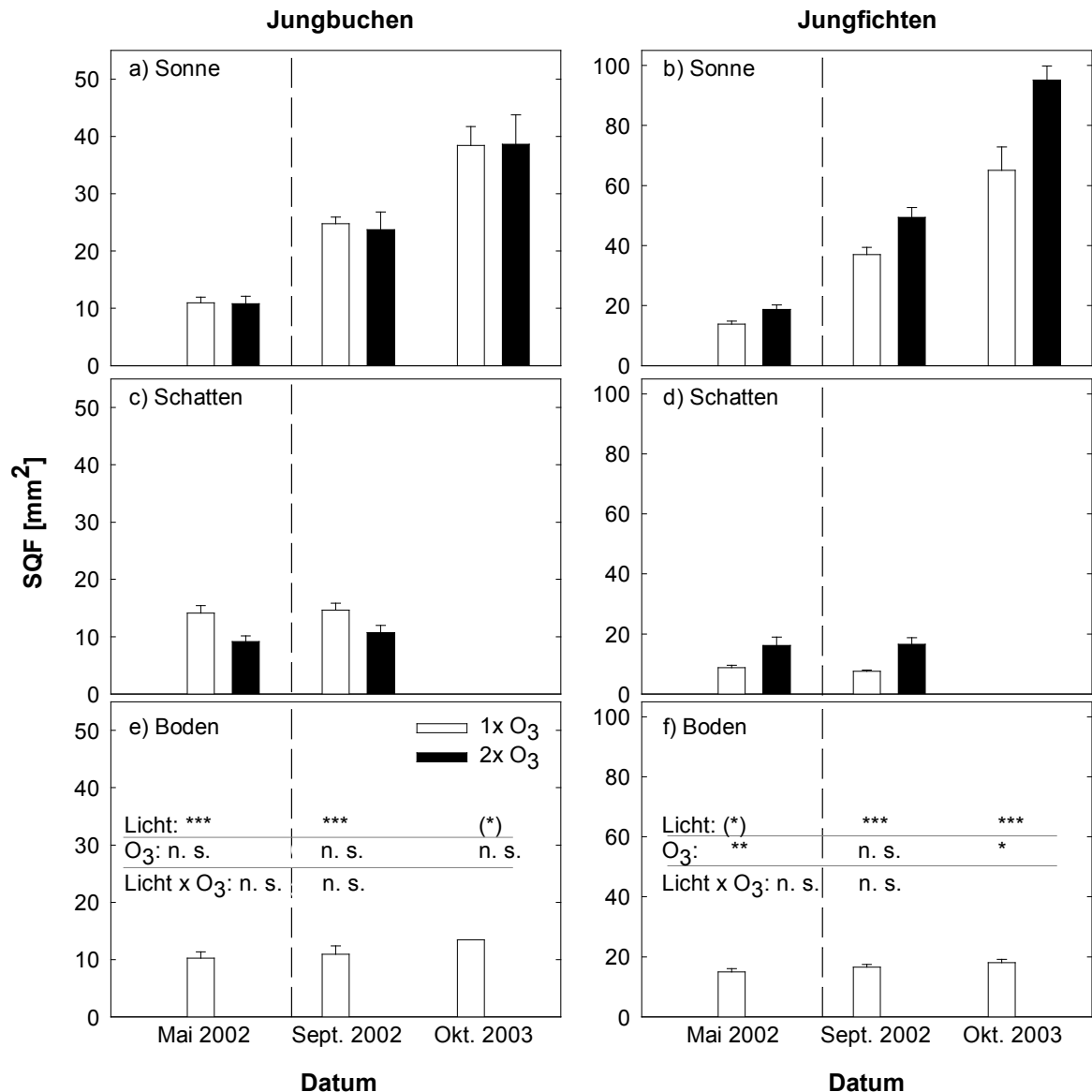


Abb. 3.8: Stammquerschnittsfläche (SQF) der Jungbuchen (a, c, e) und -fichten (b, d, f) im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (MW + SE, n=1-10). Die gestrichelte Linie trennt den Zeitraum vor der Exponierung (Mai 2002) von jenem während der Exponierung in die unterschiedlichen Licht- und O₃-Regime (September 2002 und Oktober 2003). Zu beachten ist, dass die Skalierung der y-Achse der SQF der Jungbuchen bis 55 mm² und jene der Jungfichten bis 105 mm² reicht.

3.1.2.2 Stammdickenzuwachs

Jungbuchen

Der jährliche Stammdickenzuwachs 2002 (bezogen auf SQF) der Jungbuchen in der Sonnenkrone im Kranzberger Forst (1x O₃: 141,2 ± 22,6% und 2x O₃: 118,4 ± 14,1%) war im Vergleich zu jenem der Jungbuchen in der Schattenkrone (1x O₃: 4,8 ± 4,7% und 2x O₃: 16,3 ± 3,4%, p≤0,001) und jenem der Jungbuchen am Waldboden (7,5 ± 4,4%, p≤0,001) signifikant höher (Tab. 3.3). Der jährliche Zuwachs der Stammdicke der Jungbuchen in der

Schattenkrone war in dem 2x O₃-Regime tendenziell erhöht (p=0,097). Die Jungbuchen in der Sonnenkrone wiesen keine signifikante Beeinflussung im jährlichen Stammdickenzuwachs durch das erhöhte O₃ auf. Im Jahr 2003 wurden keine signifikanten Unterschiede im jährlichen Zuwachs der Stammdicke der Jungbuchen zwischen den Licht- oder O₃-Regimen beobachtet. Jedoch war der jährliche Stammdickenzuwachs der Jungbuchen am Waldboden mit 23,3% im Allgemeinen niedriger als jener in der Sonnenkrone mit 54,9 ± 10,8% und 64,7 ± 6,6% (1x O₃ bzw. 2x O₃). Bei den Jungbuchen der Sonnenkrone war der jährliche Zuwachs der Stammdicke im Jahr 2002 bis zu 2,6mal höher als der jährliche Zuwachs im Jahr 2003.

Tab. 3.3: Jährlicher prozentualer Stammdickenzuwachs (bezogen auf die Stammquerschnittsfläche) der Jungbuchen im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (MW ± SE, n=1-9). Signifikanzen: 2002 mittels T-Test: Boden vs. Schatten: n. s., Boden vs. Sonne: ***, Schatten vs. Sonne: ***, 1x O₃ Schatten vs. 2x O₃ Schatten: (*), 1x O₃ Sonne vs. 2x O₃ Sonne: n. s., 2003 mittels Allgemeinen Linearen Modell: Licht: n. s., O₃: n. s.

	Stammdickenzuwachs 2002 [%]	Stammdickenzuwachs 2003 [%]
1x O ₃ Boden	7,5 ± 4,4	23,3
1x O ₃ Schatten	4,8 ± 4,7	-
2x O ₃ Schatten	16,3 ± 3,4	-
1x O ₃ Sonne	141,2 ± 22,6	54,9 ± 10,8
2x O ₃ Sonne	118,4 ± 14,1	64,7 ± 6,6

Jungfichten

Bei den Jungfichten im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 waren, im Gegensatz zu den verschiedenen Lichtregimen, zwischen den O₃-Regimen keine signifikanten Unterschiede im jährlichen Stammdickenzuwachs (bezogen auf SQF) zu beobachten (Tab. 3.4). Hochsignifikante Unterschiede (p≤0,001) wurden im jährlichen Zuwachs der Stammdicke zwischen den Jungfichten in der Sonnenkrone und jenem der Jungfichten in der Schattenkrone und jenem der Jungfichten am Waldboden ermittelt. In der Sonnenkrone war der jährliche Stammdickenzuwachs der Jungfichten mit bis zu 176,2% im Vergleich zur Schattenkrone (maximal 4,1%) oder zum Waldboden (maximal 11,9%) hoch. Bei den Jungfichten war der jährliche Stammdickenzuwachs im Jahr 2002 bis zu 2,3mal höher als im Jahr 2003.

Tab. 3.4: Jährlicher prozentualer Stammdickenzuwachs (bezogen auf die Stammquerschnittsfläche) der Jungfichten im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=2-9). In der Schattenkrone wurde für die Jungfichten unter dem 1x O₃-Regime im Vergleich zum Frühjahr 2002 eine Reduktion des Stammdickenzuwachses im Herbst 2002 beobachtet. Vermutlich könnte dies eine Auswirkung der Pilzinfektion sein, obwohl diese visuell nicht an diesen Jungfichten sichtbar war. Unter dem 2x O₃-Regime zeigte ebenfalls eine der insgesamt fünf untersuchten Jungfichten eine Reduktion des Stammdickenzuwachses zu diesem Zeitpunkt, was den hohen SE erklärt. Signifikanzen: 2002: Boden vs. Schatten: *, Boden vs. Sonne: ***, Schatten vs. Sonne: ***, 1x O₃ Schatten vs. 2x O₃ Schatten: (*), 1x O₃ Sonne vs. 2x O₃ Sonne: n. s., 2003: Boden vs. Sonne: ***, 1x O₃ Sonne vs. 2x O₃ Sonne: n. s.

	Stammdickenzuwachs 2002 [%]	Stammdickenzuwachs 2003 [%]
1x O ₃ Boden	11,9 \pm 3,4	10,2 \pm 4,8
1x O ₃ Schatten	-13,3 \pm 4,1	-
2x O ₃ Schatten	4,1 \pm 4,9	-
1x O ₃ Sonne	176,2 \pm 24,0	75,8 \pm 16,8
2x O ₃ Sonne	169,6 \pm 17,2	94,5 \pm 4,9

3.1.2.3 Biomasse

Die Darstellung der ober- und unterirdischen Biomasseentwicklung in diesem Kapitel wurde auf die Ernte zu Beginn (Mai 2002) und auf die Ernte zum Ende der Untersuchung (November 2003) bezogen. Die prozentuale Verteilung der geernteten Baumorgane (Blattorgane, Achsen, Wurzelstock, Grob- und Feinwurzeln) wurden in Abb. B-1 (s. Anhang) dargestellt. Die ermittelten Biomassedaten aus der Ernte von den Jungbuchen und -fichten aus der Schattenkrone im Oktober 2002 wurden in Tab. B-5 (s. Anhang) aufgezeigt. Im Folgenden wurde zu der Biomasse der Grobwurzeln, die Biomasse des Wurzelstocks einberechnet.

Jungbuchen

Die oberirdische Biomasse der Jungbuchen im Kranzberger Forst betrug zu Beginn der Untersuchung 0,40 \pm 0,12 g. Zu berücksichtigen ist, dass zu diesem Zeitpunkt die Blätter der Jungbuchen erst teilweise ausgetrieben waren, so dass sie nicht als oberirdische Biomasse berücksichtigt werden konnten (Tab. 3.5). Die unterirdische Biomasse der Jungbuchen betrug zu Beginn der Untersuchung 0,69 \pm 0,19 g.

Ein deutlicher Unterschied in den Biomassen am Ende der Untersuchung trat zwischen den Jungbuchen am Waldboden und jenen Jungbuchen in der Sonnenkrone auf (Abb. 3.9). Vermutlich war auf Grund des niedrigeren Lichtgenusses am Waldboden im Vergleich zur Sonnenkrone (s. Kap. 2.2) eine signifikante Abnahme der Gesamt- (p=0,013), der Blatt- (p=0,022) sowie der Grobwurzelbiomasse (p=0,011) der Jungbuchen am Waldboden zu verzeichnen. Die Achsen- und die Feinwurzelbiomasse der Jungbuchen waren tendenziell (p=0,055 bzw. p=0,104) am Waldboden im Vergleich zu jener der Jungbuchen in der Sonnenkrone erniedrigt. Die Gesamtbiomasse der Jungbuchen war nicht durch das 2x O₃-Regime im Vergleich zu jener der Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime verändert. Es

wurden ebenfalls keine signifikanten Reduktionen in der Blatt-, der Achsen-, der Fein- und der Grobwurzelbiomasse der Jungbuchen unter dem erhöhten O₃-Regime beobachtet.

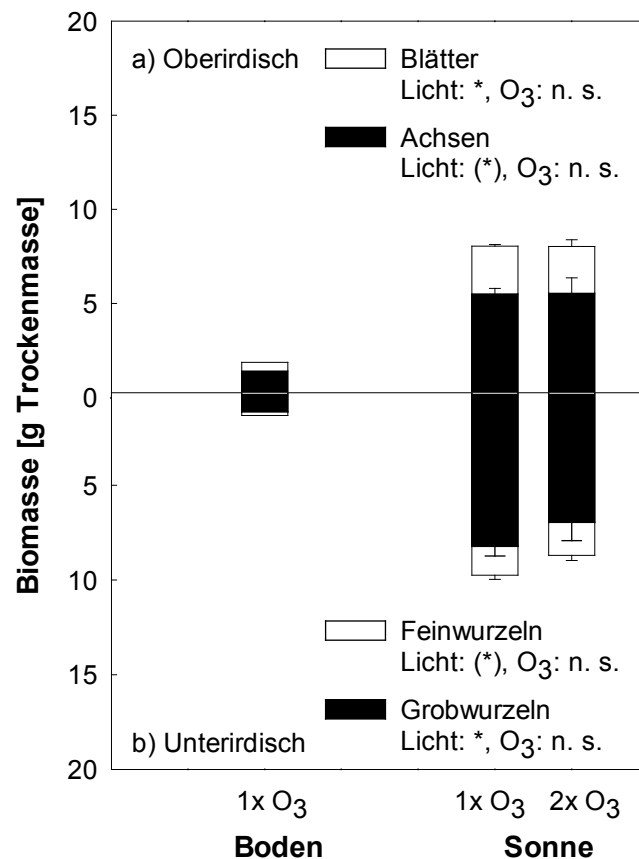


Abb. 3.9: Ober- und unterirdische Biomasse (a bzw. b) der Jungbuchen im Kranzberger Forst am Ende der Untersuchung im November 2003 (MW + SE, n=1-9).

Eine signifikante Reduktion des Wurzel / Sprossverhältnis im November 2003 wurde bei den Jungbuchen am Waldboden (0,92) im Vergleich zu jenem der Jungbuchen in der Sonnenkrone (ohne Blattbiomasse: 1x O₃: 1,81 ± 0,15, 2x O₃: 1,64 ± 0,08, p=0,031 / mit Blattbiomasse: 1x O₃: 1,22 ± 0,07, 2x O₃: 1,12 ± 0,06, p=0,022, Tab. 3.5) ermittelt. Das Wurzel / Sprossverhältnis (sowohl mit Blättern als auch jenes ohne Blätter) war nicht durch das erhöhte O₃-Regime beeinflusst. Das Wurzel / Sprossverhältnis der Jungbuchen verringerte sich von Mai 2002 bis November 2003: Bei den Jungbuchen am Waldboden wurde eine Reduktion um 49,7% und bei den Jungbuchen in der Sonnenkrone, je nach O₃-Regime, um 1,1% (1x O₃) und um 10,4% (2x O₃) festgestellt.

Ergebnisse

Tab. 3.5: Wurzel / Sprossverhältnis der Jungbuchen im Kranzberger Forst zu Beginn (Mai 2002) und zum Ende der Untersuchung (November 2003, MW \pm SE, n=1-9). Die ermittelte Sprossbiomasse im Mai 2002 beinhaltet keine Blattbiomasse. Die prozentuale Änderung des Verhältnisses zwischen den beiden Untersuchungsjahren wurde auf den Mittelwert von Mai 2002 (ohne Blattbiomasse) bezogen. Signifikanzen: November 2003: Licht: *, O₃: n. s. (ohne / mit Blattbiomasse).

	Wurzel / Sprossverhältnis Mai 2002 (ohne Blattbiomasse)	Wurzel / Sprossverhältnis November 2003 (ohne / mit Blattbiomasse)	Veränderung 2002 - 2003 [%]
1x O ₃ Boden	1,83 \pm 0,43	0,92	- 49,7
1x O ₃ Sonne	1,83 \pm 0,43	1,81 \pm 0,15 / 1,22 \pm 0,07	- 1,1
2x O ₃ Sonne	1,83 \pm 0,43	1,64 \pm 0,08 / 1,12 \pm 0,06	- 10,4

Das Fein- / Grobwurzelverhältnis der Jungbuchen war im Jahr 2003 nicht signifikant von dem Licht- oder dem O₃-Regime beeinflusst. Die Jungbuchen in der Sonnenkrone wiesen ein Fein- / Grobwurzelverhältnis von 0,19 \pm 0,03 unter dem 1x O₃-Regime und von 0,27 \pm 0,04 unter den 2x O₃-Regime auf. Am Waldboden betrug dieses Verhältnis für die Jungbuche 0,16.

Jungfichten

Die Jungfichten im Kranzberger Forst wiesen zu Beginn der Untersuchung (Mai 2002) eine oberirdische Biomasse (Stamm-, Achsen-, Nadelbiomasse) von 2,08 \pm 0,29 g und eine unterirdische Biomasse (Grob- und Feinwurzelbiomasse) von 1,11 \pm 0,11 g auf.

Die Biomassen der Jungfichten am Waldboden und der Jungfichten in der Sonnenkrone am Ende der Untersuchung wurden in Abb. 3.10 dargestellt. Das Lichtregime besaß einen hochsignifikanten Einfluss ($p \leq 0,001$) auf die Gesamt-, die Achsen-, die Nadel-, die Grobwurzel- und die Feinwurzelbiomasse der Jungfichten: Am Waldboden war die Gesamtbiomasse und die Biomasse der genannten Organe der Jungfichten geringer als jene der Jungfichten in der Sonnenkrone. Das O₃-Regime besaß einen signifikanten Einfluss auf die Gesamt- ($p \leq 0,001$), die Achsen- ($p = 0,018$), die Nadel- ($p = 0,009$), die Grobwurzel- ($p = 0,043$) und die Feinwurzelbiomasse ($p = 0,007$) der Jungfichten. Die Gesamtbiomasse und die einzelnen Biomasseorgane der Jungfichten zeichneten sich in der Sonnenkrone unter dem 2x O₃-Regime durch eine tendenzielle Erhöhung ($p = 0,053$ bis $p = 0,099$) im Vergleich zum 1x O₃-Regime aus. So war z. B. die Gesamtbiomasse der Jungfichten unter dem 2x O₃-Regime zu 25,8% erhöht ($p = 0,064$).

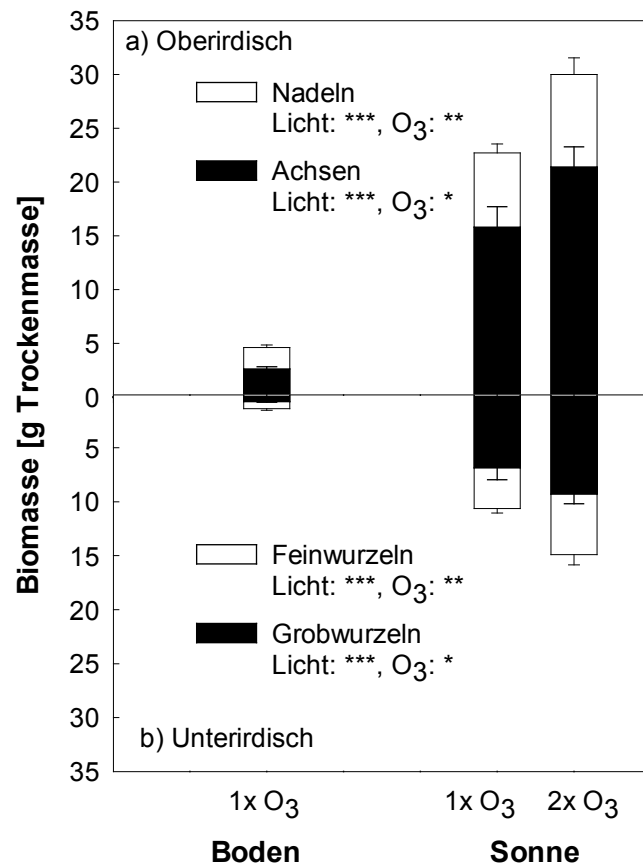


Abb. 3.10: Ober- und unterirdische Biomasse (a bzw. b) der Jungfichten im Kranzberger Forst am Ende der Untersuchung im November 2003 (MW + SE, n=9).

Die Jungfichten, die im Herbst 2002 neu in die Container für die Schattenkrone gepflanzt wurden, hatten eine Gesamtbiomasse von $5,12 \pm 0,64$ g. Zwischen den O₃-Regimen gab es am Ende der Untersuchung keine signifikanten Unterschiede in der Biomasse (Tab. 3.6).

Tab. 3.6: Gesamtbiomasse und Biomasse der einzelnen Pflanzenorgane der Jungfichten aus der Schattenkrone im Kranzberger Forst am Ende der Untersuchung im November 2003 (g Trockenmasse, MW \pm SE, n=4-5). Signifikanzen (Gesamtbiomasse und einzelne Pflanzenorgane): O₃: n. s.

	Gesamtbiomasse [g]	Achsen [g]	Nadeln [g]	Grobwurzeln [g]	Feinwurzeln [g]
1x O ₃	$4,22 \pm 0,81$	$1,68 \pm 0,33$	$1,05 \pm 0,28$	$0,65 \pm 0,16$	$0,85 \pm 0,06$
2x O ₃	$7,34 \pm 2,15$	$2,84 \pm 0,71$	$2,16 \pm 0,83$	$1,25 \pm 0,38$	$1,09 \pm 0,27$

Im November 2003 zeigte sich, dass das Wurzel / Sprossverhältnis der Jungfichten am Waldboden signifikant niedriger war als jenes der Jungfichten in der Sonnenkrone ($p=0,003$): Die Jungfichten am Waldboden besaßen ein Verhältnis von $0,30 \pm 0,03$ und für jene in der Sonnenkrone wurde ein Verhältnis zwischen $0,47 \pm 0,02$ und $0,51 \pm 0,05$ berechnet (1x O₃ bzw. 2x O₃, Tab. 3.7). Das erhöhte O₃-Regime veränderte das Wurzel / Sprossverhältnis der Jungfichten nicht. Prozentuale Reduktionen in dem Wurzel / Sprossverhältnis zwischen Mai

Ergebnisse

2002 und November 2003 lagen für die Jungfichten am Waldboden bei 46,4% und für die Jungfichten in der Sonnenkrone bei 8,9% und 16,1% (2x O₃ bzw. 1x O₃). Das Wurzel / Sprossverhältnis der Jungfichten in der Schattenkrone war unter dem 1x O₃-Regime um 5,4% erhöht und unter dem 2x O₃-Regime um 12,5% erniedrigt.

Tab. 3.7: Wurzel / Sprossverhältnis der Jungfichten im Kranzberger Forst zu Beginn (Mai 2002) und zum Ende der Untersuchung (November 2003, MW ± SE, n=4-9). Die prozentuale Änderung des Verhältnisses zwischen den beiden Untersuchungsjahren wurde auf den Mittelwert von Mai 2002 bezogen. Signifikanzen: November 2003: Licht: **, O₃: n. s.

	Wurzel / Sprossverhältnis Mai 2002	Wurzel / Sprossverhältnis November 2003	Veränderung 2002 - 2003 [%]
1x O ₃ Boden	0,56 ± 0,07	0,30 ± 0,03	- 46,4
1x O ₃ Schatten	0,56 ± 0,07	0,59 ± 0,06	+ 5,4
2x O ₃ Schatten	0,56 ± 0,07	0,49 ± 0,04	- 12,5
1x O ₃ Sonne	0,56 ± 0,07	0,47 ± 0,02	- 16,1
2x O ₃ Sonne	0,56 ± 0,07	0,51 ± 0,05	- 8,9

Bei den Jungfichten am Waldboden belief sich das Fein- / Grobwurzelverhältnis auf $0,93 \pm 0,21$ und bei den Jungfichten in der Sonnenkrone auf $0,63 \pm 0,09$ und $0,60 \pm 0,09$ (1x O₃ bzw. 2x O₃). Es wurde kein signifikanter Unterschied durch das Licht- oder das O₃-Regime ermittelt. Jenes Verhältnis für die Jungfichten in der Schattenkrone betrug $1,47 \pm 0,23$ und $1,11 \pm 0,33$ (1x O₃ bzw. 2x O₃) und wurde nicht signifikant durch das O₃-Regime beeinflusst.

3.1.2.4 Kronenvolumen

Jungbuchen

Das Kronenvolumen der Jungbuchen im Kranzberger Forst war in den Jahren 2002 und 2003 weder zwischen den Lichtregimen noch zwischen den O₃-Regimen unterschiedlich (Tab. 3.8). Die Jungbuchen erzielten im Jahr 2002 am Waldboden ein Kronenvolumen von $0,0025 \pm 0,0008 \text{ m}^3$, in der Schattenkrone sowie in der Sonnenkrone von bis zu $0,0028 \text{ m}^3$. In der Sonnenkrone war eine 1,6fache Zunahme (1x O₃) bzw. 1,8fache Zunahme (2x O₃) des Kronenvolumens vom Jahr 2002 zum Jahr 2003 zu beobachten.

Im Jahr 2002 wurde ein zweiter Austrieb gebildet, der das Kronenvolumen mitbestimmte. Bezogen auf dieses Kronenvolumen betrug der Anteil des aus dem zweiten Austrieb gebildeten Kronenvolumens bei den Jungbuchen am Waldboden $3,89 \pm 1,46\%$ (bei 4 Individuen), bei den Jungbuchen in der Schattenkrone unter dem 1x O₃-Regime bis zu 2,39% (ein Individuum), bei den Jungbuchen in der Sonnenkrone unter dem 1x O₃-Regime bis zu $24,66 \pm 9,90\%$ (bei fünf Individuen) und bei den Jungbuchen in der Sonnenkrone unter dem 2x O₃-Regime $9,33 \pm 4,05\%$ (bei drei Individuen). Im Jahr 2003 wurde kein zweiter Austrieb bei den Jungbuchen beobachtet.

Tab. 3.8: Kronenvolumen der Jungbuchen im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=9). Die Jungbuchen bildeten im Jahr 2002 einen zweiten Austrieb, welcher in dem Kronenvolumen berücksichtigt wurde. Signifikanzen: 2002: Licht: n. s., O₃: n. s., Licht x O₃: n. s., 2003: O₃: n. s.

	Kronenvolumen 2002 [m ³]	Kronenvolumen 2003 [m ³]
1x O ₃ Boden	0,0025 \pm 0,0008	-
1x O ₃ Schatten	0,0025 \pm 0,0005	-
2x O ₃ Schatten	0,0028 \pm 0,0006	-
1x O ₃ Sonne	0,0028 \pm 0,0004	0,0044 \pm 0,0003
2x O ₃ Sonne	0,0026 \pm 0,0006	0,0047 \pm 0,0007

Jungfichten

Bei der Untersuchung des Kronenvolumens in den verschiedenen Lichtregimen im Jahr 2002 wurde ein hochsignifikant kleineres Kronenvolumen bei den Jungfichten am Waldboden und bei den Jungfichten in der Schattenkrone im Vergleich zu jenem der Jungfichten in der Sonnenkrone festgestellt ($p \leq 0,001$, Tab. 3.9). Zudem wurde ein signifikanter O₃-Effekt auf das Kronenvolumen der Jungfichten nachgewiesen ($p=0,018$): Das Kronenvolumen der Jungfichten war unter dem 2x O₃-Regime sowohl in der Schattenkrone ($0,0039 \pm 0,0007$ m³, $p=0,026$) als auch in der Sonnenkrone ($0,0102 \pm 0,0008$ m³, $p=0,083$) größer als unter dem 1x O₃-Regime ($0,0020 \pm 0,0003$ m³ bzw. $0,0071 \pm 0,0015$ m³). Im Jahr 2003 bestand weiterhin ein signifikanter Unterschied ($p=0,050$) zwischen dem Kronenvolumen der Jungfichten am Waldboden und jenem der Jungfichten in der Sonnenkrone. Es wurden tendenzielle Unterschiede ($p=0,108$) im Kronenvolumen der Jungfichten zwischen den O₃-Regimen beobachtet: Die Jungfichten in der Sonnenkrone bildeten unter dem 2x O₃-Regime ($0,0117 \pm 0,0019$ m³) ein größeres Kronenvolumen als unter dem 1x O₃-Regime ($0,0085 \pm 0,0012$ m³) aus.

Der Anteil des Kronenvolumens des zweiten Austriebs im Jahr 2002, bezogen auf das Gesamtkronenvolumen, belief sich bei den Jungfichten in der Sonnenkrone unter dem 1x O₃-Regime auf $33,81 \pm 7,64\%$ (bei acht Jungfichten) und bei jenen Jungfichten in der Sonnenkrone unter dem 2x O₃-Regime auf $41,61 \pm 3,52\%$ (bei neun Jungfichten).

Tab. 3.9: Kronenvolumen der Jungfichten im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=9). Die Jungfichten bildeten im Jahr 2002 einen zweiten Austrieb, welcher in dem Kronenvolumen berücksichtigt wurde. Signifikanzen: 2002: Licht: ***, O₃: *, Licht x O₃: n. s., 2003: Licht: *, O₃: (*).

	Kronenvolumen 2002 [m ³]	Kronenvolumen 2003 [m ³]
1x O ₃ Boden	0,0039 \pm 0,0002	0,0046 \pm 0,0008
1x O ₃ Schatten	0,0020 \pm 0,0003	-
2x O ₃ Schatten	0,0039 \pm 0,0007	-
1x O ₃ Sonne	0,0071 \pm 0,0015	0,0085 \pm 0,0012
2x O ₃ Sonne	0,0102 \pm 0,0008	0,0117 \pm 0,0019

3.1.2.5 Effizienz der Raumbesetzung

Jungbuchen

Im Jahr 2003 war die Effizienz der Raumbesetzung der Jungbuchen am Waldboden im Kranzberger Forst mit $0,48 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ kleiner als jene der Jungbuchen in der Sonnenkrone (1x O₃: $0,56 \pm 0,05 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ und 2x O₃: $0,58 \pm 0,05 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$). Es bestanden keine signifikanten Unterschiede in der Effizienz der Raumbesetzung der Jungbuchen zwischen den O₃-Regimen.

Jungfichten

Die für das Jahr 2003 berechnete Effizienz der Raumbesetzung der Jungfichten im Kranzberger Forst war mit $0,99 \pm 0,13 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ am Waldboden hochsignifikant ($p \leq 0,001$) größer als jene der Jungfichten in der Sonnenkrone (1x O₃: $0,37 \pm 0,02 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ und 2x O₃: $0,39 \pm 0,05 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$). Durch das 2x O₃-Regime wurde die Effizienz der Raumbesetzung der Jungfichten in der Sonnenkrone nicht signifikant verändert.

3.1.3 Spezifische Blattfläche

Jungbuchen

Die spezifische Blattfläche (SLA) der Jungbuchen im Kranzberger Forst war in den Jahren 2002 und 2003 zwischen den Lichtregimen signifikant unterschiedlich ($p \leq 0,001$ bis $p = 0,015$, Tab. 3.10). Dieser Unterschied war zu erwarten, da die SLA den qualitativen Lichtgenuss widerspiegelt (s. Kap. 2.7): Die SLA der Jungbuchen am Waldboden betrug zwischen $35,03 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und $38,61 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$, jene der Jungbuchen in der Schattenkrone zwischen $32,49 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und $34,82 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ sowie jene der Jungbuchen in der Sonnenkrone zwischen $22,43 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und $24,09 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$. Die SLA der Jungbuchen war weder im Jahr 2002 noch im Jahr 2003 durch das erhöhte O₃-Regime signifikant beeinflusst.

Tab. 3.10: Spezifische Blattfläche (SLA) der Jungbuchen im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=1-9). Signifikanzen: 2002 mittels T-Test: Boden vs. Schatten: *, Boden vs. Sonne: ***, Schatten vs. Sonne: ***, 1x O₃ Schatten vs. 2x O₃ Schatten: n. s., 1x O₃ Sonne vs. 2x O₃ Sonne: n. s., 2003 mittels Allgemeinem Linearem Modell: O₃: n. s.

	SLA 2002 [$\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$]	SLA 2003 [$\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$]
1x O ₃ Boden	$38,61 \pm 1,29$	35,03
1x O ₃ Schatten	$34,82 \pm 1,31$	-
2x O ₃ Schatten	$32,49 \pm 1,86$	-
1x O ₃ Sonne	$24,09 \pm 0,64$	$22,43 \pm 0,85$
2x O ₃ Sonne	$23,86 \pm 0,39$	$23,51 \pm 0,62$

Die SLA des ersten Austriebs der Jungbuchen am Waldboden ($38,61 \pm 1,29 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$) im Jahr 2002 entsprach jener der Blätter des zweiten Austriebs ($40,38 \pm 1,20 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$). Im Vergleich dazu war die SLA der Jungbuchen zwischen dem ersten Austrieb und dem zweiten Austrieb in der Sonnenkrone hochsignifikant verschieden ($p \leq 0,001$): Die Blätter des ersten Austriebs in der Sonnenkrone besaßen eine SLA von $24,09 \pm 0,64 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und $23,86 \pm 0,39 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ (1x O₃ bzw. 2x O₃) wogegen die Blätter des zweiten Austriebs eine SLA von $17,17 \pm 0,85 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und $18,59 \pm 2,07 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ (1x O₃ bzw. 2x O₃) aufwiesen.

Jungfichten

Im Jahr 2003 wurde ein signifikanter Unterschied ($p=0,002$) zwischen der SLA der Jungfichten am Waldboden und jener der Jungfichten in der Sonnenkrone im Kranzberger Forst ermittelt. Die Nadeln der Jungfichten am Waldboden besaßen eine SLA von $11,40 \pm 0,68 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und die Jungfichten in der Sonnenkrone von $7,53 \pm 0,19 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ und $7,63 \pm 0,20 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ (2x O₃ bzw. 1x O₃, Tab. 3.11). Die SLA der Jungfichten war durch das erhöhte O₃-Regime nicht verändert.

Tab. 3.11: Spezifische Blattfläche (SLA) der Jungfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (MW \pm SE, n=2-3). Signifikanzen: Licht: **, O₃: n. s.

	SLA [$\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$]
1x O ₃ Boden	$11,40 \pm 0,68$
1x O ₃ Sonne	$7,63 \pm 0,20$
2x O ₃ Sonne	$7,53 \pm 0,19$

3.1.4 Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$), Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz

3.1.4.1 Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$)

Jungbuchen

Im Gegensatz zu $\delta^{18}\text{O}$ war $\delta^{13}\text{C}$ der Jungbuchen im Kranzberger Forst im Jahr 2002 durch das Lichtregime tendenziell beeinflusst ($p=0,072$). Die Werte der Jungbuchen am Waldboden ($-30,98 \pm 0,46\text{‰}$) waren negativer als jene der Jungbuchen in der Schattenkrone (1x O₃: $-29,24 \pm 0,64\text{‰}$ und 2x O₃: $-29,91 \pm 0,64\text{‰}$, $p=0,067$) und jene der Jungbuchen in der Sonnenkrone (1x O₃: $-29,96 \pm 0,15\text{‰}$ und 2x O₃: $-29,49 \pm 0,59\text{‰}$, $p=0,103$, Abb. 3.11 a). Die $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{18}\text{O}$ -Signaturen der Jungbuchen waren im Jahr 2002 nicht durch das erhöhte O₃-Regime verändert. Im Jahr 2003 waren die untersuchten stabilen Isotope bei den Jungbuchen in der Sonnenkrone wie im Jahr zuvor nicht durch das erhöhte O₃ beeinflusst (Abb. 3.11 b).

Jungfichten

Hochsignifikante Unterschiede ($p \leq 0,001$) wurden in $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ der Jungfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2003 in den Lichtregimen nachgewiesen (Abb. 3.11 c). Die $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur der Jungfichten am Waldboden ($-32,06 \pm 0,14\text{‰}$) war negativer als jene der Jungfichten in der Schattenkrone (1x O_3 : $-30,99 \pm 0,35\text{‰}$ und 2x O_3 : $-30,32 \pm 0,38\text{‰}$, $p=0,002$) und jene der Jungfichten in der Sonnenkrone (1x O_3 : $-28,36 \pm 0,24\text{‰}$ und 2x O_3 : $-28,62 \pm 0,16\text{‰}$, $p \leq 0,001$). Zudem wurden hochsignifikante Unterschiede ($p \leq 0,001$) in der $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur zwischen den Jungfichten der Schatten- und Sonnenkrone festgestellt. $\delta^{18}\text{O}$ war bei den Jungfichten in der Schattenkrone (1x O_3 : $29,03 \pm 0,11\text{‰}$ und 2x O_3 : $28,19 \pm 1,20\text{‰}$) niedriger als bei den Jungfichten am Waldboden ($34,20 \pm 0,64\text{‰}$, $p \leq 0,001$) und bei den Jungfichten in der Sonnenkrone (1x O_3 : $34,85 \pm 0,20\text{‰}$ und 2x O_3 : $34,71 \pm 0,21\text{‰}$, $p \leq 0,001$). Nach SCHEIDEGGER ET AL. (2000) deuten die signifikanten Unterschiede in $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ bei dem Vergleich der Jungfichten am Waldboden mit jenen der Jungfichten in der Schattenkrone auf eine Erhöhung von A_{max} bei unveränderter gH_2O in der Schattenkrone hin (Abb. 3.11 s. Pfeil, s. Abb. 2.8 Fall h). Im Vergleich der Jungfichten in der Schattenkrone mit jenen in der Sonnenkrone, können die Ergebnisse auf eine Abnahme in gH_2O bei unverändertem A_{max} bei den Jungfichten in der Sonnenkrone interpretiert werden (Abb. 3.11 s. Pfeil, s. Abb. 2.8 Fall b). Die $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{18}\text{O}$ -Signaturen der Jungfichten in den unterschiedlichen O_3 -Regime waren im Jahr 2003 ähnlich.

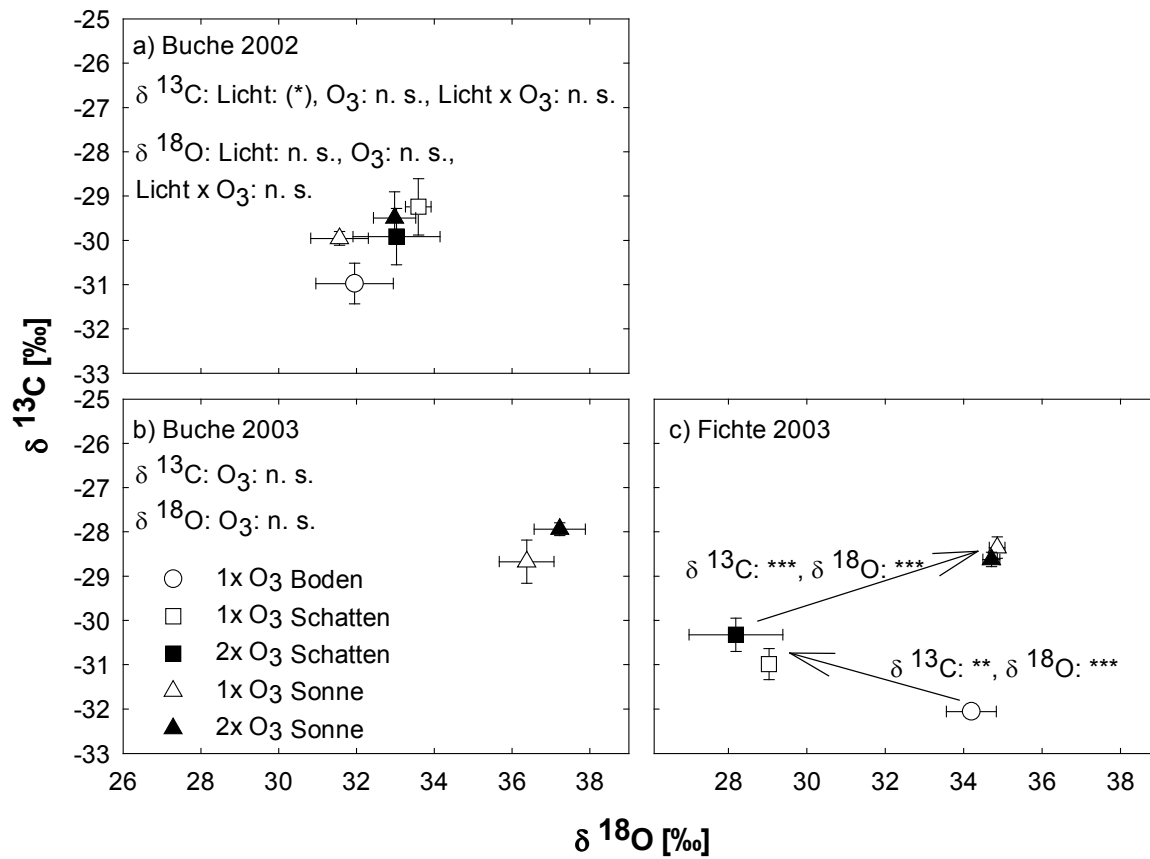


Abb 3.11: $\delta^{13}\text{C}$ (aus Blattmaterial) und $\delta^{18}\text{O}$ (aus Blattzellulose) in den Blattorganen der Jungbuchen im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (a und b) und der Jungfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (c, MW \pm SE, n=3-5). Auf dem Modell von SCHEIDEGGER ET AL. (2000) basierend, wurden Pfeile eingezeichnet, um integrierende Aussagen über die photosynthetische Kapazität und die stomatäre Leitfähigkeit zu erhalten, wenn beide Isotopien ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$) signifikant unterschiedlich waren.

3.1.4.2 Blattgaswechsel

Jungbuchen

Der Vergleich der Blattgaswechselformparameter der Jungbuchen im Jahr 2003 zwischen den Lichtregimen zeigte, dass die photosynthetische Leistung der Jungbuchen am Waldboden niedriger, jedoch nicht signifikant, einzustufen war als jene der Jungbuchen in der Sonnenkrone (Tab. 3.12). Signifikante Einschränkungen im Blattgaswechsel der Jungbuchen an Hand der untersuchten Parameter wurden unter dem 2x O_3 -Regime nicht bestimmt. Bei den Jungbuchen in der Sonnenkrone wurde in dem 2x O_3 -Regime jedoch eine leichte Reduktion (6% bis 17%, s. Anhang Tab. B-6) von A_{360} , A_{2000} , E_{360} , $g\text{H}_2\text{O}$ und J_{max} beobachtet (Tab. 3.12).

Ergebnisse

Tab. 3.12: Blattgaswechselformparameter der Jungbuchen im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (MW \pm SE, n=1-4). Signifikanzen: alle Parameter: Licht: n. s., O₃: n. s.

	1x O ₃ Boden	1x O ₃ Sonne	2x O ₃ Sonne
ph _{eff} [$\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol Photonen}$]	0,026	0,029 \pm 0,002	0,033 \pm 0,001
CE [$\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$]	0,025	0,032 \pm 0,003	0,041 \pm 0,002
A ₃₆₀ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	3,4	5,2 \pm 0,9	4,6 \pm 0,9
A ₂₀₀₀ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	8,7	10,5 \pm 1,8	9,8 \pm 1,4
E ₃₆₀ [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	1,1	1,5 \pm 0,2	1,3 \pm 0,3
gH ₂ O [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	55,9	87,9 \pm 16,6	73,3 \pm 17,7
WUE [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$]	3,1	3,3 \pm 0,2	3,5 \pm 0,3
V _{cmax} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	24,5	35,6 \pm 7,0	42,5 \pm 1,2
J _{max} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	42,1	48,1 \pm 7,8	45,0 \pm 5,8

Jungfichten

Der Blattgaswechsel der Jungfichten am Waldboden war ähnlich jenem in der Sonnenkrone (Tab. 3.13). Im Blattgaswechsel der Jungfichten war keine signifikante Veränderung durch das erhöhte O₃-Regime festzustellen. Jedoch zeigte sich eine tendenzielle Erhöhung in A₂₀₀₀ (p=0,077) und in J_{max} (p=0,079) der Jungfichten unter dem 2x O₃-Regime.

Tab. 3.13: Blattgaswechselformparameter der Jungfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (MW \pm SE, n=3). Signifikanzen: ph_{eff}, CE, A₃₆₀, A₂₀₀₀, E₃₆₀, gH₂O, WUE, V_{cmax}: Licht: n. s., O₃: n. s., A₂₀₀₀: Licht: n. s., O₃: (*), J_{max}: Licht: n. s., O₃: (*).

	1x O ₃ Boden	1x O ₃ Sonne	2x O ₃ Sonne
ph _{eff} [$\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol Photonen}$]	0,010 \pm 0,003	0,014 \pm 0,003	0,010 \pm 0,001
CE [$\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$]	0,012 \pm 0,003	0,010 \pm 0,003	0,024 \pm 0,012
A ₃₆₀ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	1,4 \pm 0,3	1,7 \pm 0,3	1,8 \pm 0,5
A ₂₀₀₀ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	6,1 \pm 0,6	5,1 \pm 0,6	7,1 \pm 0,8
E ₃₆₀ [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	0,3 \pm 0,1	0,5 \pm 0,1	0,5 \pm 0,2
gH ₂ O [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	16,2 \pm 3,5	24,2 \pm 4,5	23,2 \pm 9,2
WUE [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$]	4,3 \pm 0,1	3,4 \pm 0,2	3,7 \pm 0,7
V _{cmax} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	12,0 \pm 3,0	11,9 \pm 3,2	11,1 \pm 3,4
J _{max} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	28,30 \pm 3,2	23,6 \pm 2,8	34,1 \pm 3,5

3.1.4.3 Chlorophyllfluoreszenz

a) Mini-Pam

Jungbuchen

Der Vergleich zwischen den Lichtregimen der Messungen am Mittag zu den untersuchten Zeitpunkten zeigte, bis auf die Messung im Oktober in der Schattenkrone (2x O₃), eine hohe PS II-Quantenausbeute von >0,74 bei den Jungbuchen am Waldboden und in der Schattenkrone im Kranzberger Forst im Jahr 2002 (Abb. 3.12 a). Die Quantenausbeute des PS II der Jungbuchen in der Sonnenkrone lag mit Werten von 0,37 bis 0,68 hochsignifikant (p \leq 0,001) niedriger als jene der Jungbuchen in der Schattenkrone oder jene der Jungbuchen am Waldboden (Tab. 3.14). Zu den untersuchten Zeitpunkten wurde bei den Jungbuchen in der Schattenkrone nur im Oktober eine signifikante Reduktion (p=0,003) der PS II-

Quantenausbeute durch das erhöhte O₃-Regime bei den Messungen am Mittag beobachtet. Eine signifikante Reduktion in der PS II-Quantenausbeute der Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime wurde bei jenen in der Sonnenkrone im Juni ($p=0,007$), August ($p=0,007$) und Oktober ($p=0,043$) im Vergleich zu jenen unter dem 2x O₃-Regime gemessen. Dies ist wahrscheinlich auf den höheren Anteil an bronzefarbenen Blättern in dem 1x O₃-Regime zurückzuführen (s. Kap. 3.1.1.4).

Die Messungen am Abend zeigten, wie am Mittag, eine hohe PS II-Quantenausbeute ($>0,74$) für die Jungbuchen am Waldboden und in der Schattenkrone (Abb. 3.12 c). Bei den Jungbuchen in der Sonnenkrone stieg die Quantenausbeute des PS II auf bis zu 21% im Vergleich zu der gemessenen PS II-Quantenausbeute der Jungbuchen am Mittag. Die hochsignifikante Erniedrigung der Quantenausbeute zwischen den Jungbuchen in der Sonnenkrone und jener der Jungbuchen am Waldboden ($p\leq 0,001$) und jener der Jungbuchen in der Schattenkrone ($p\leq 0,001$) blieb auch in den Messungen am Abend bestehen (Tab. 3.14). Im Juli 2002 war die Quantenausbeute der Jungbuchen in der Sonnenkrone unter dem 2x O₃-Regime am Abend signifikant höher als unter dem 1x O₃-Regime ($p=0,021$).

In den Messungen der PS II-Quantenausbeute der Jungbuchen am Waldboden und in der Schattenkrone im Juni und August 2003 im Vergleich mit jenen der Jungbuchen in der Sonnenkrone wurden hochsignifikante Reduktionen ($p\leq 0,001$) in der Quantenausbeute des PS II ermittelt (Abb. 3.12 b, Tab. 3.14). Somit wurde der Einfluss des Lichtstresses auf die Quantenausbeute bei den Jungbuchen nachgewiesen. Werte von maximal 0,78 wurden an den Jungbuchen am Waldboden und an den Jungbuchen in der Schattenkrone gemessen, wogegen Werte von maximal 0,56 an jenen in der Sonnenkrone gemessen wurden. Es wurden keine Unterschiede zwischen den PS II-Quantenausbeuten der Jungbuchen in den verschiedenen O₃-Regimen ermittelt.

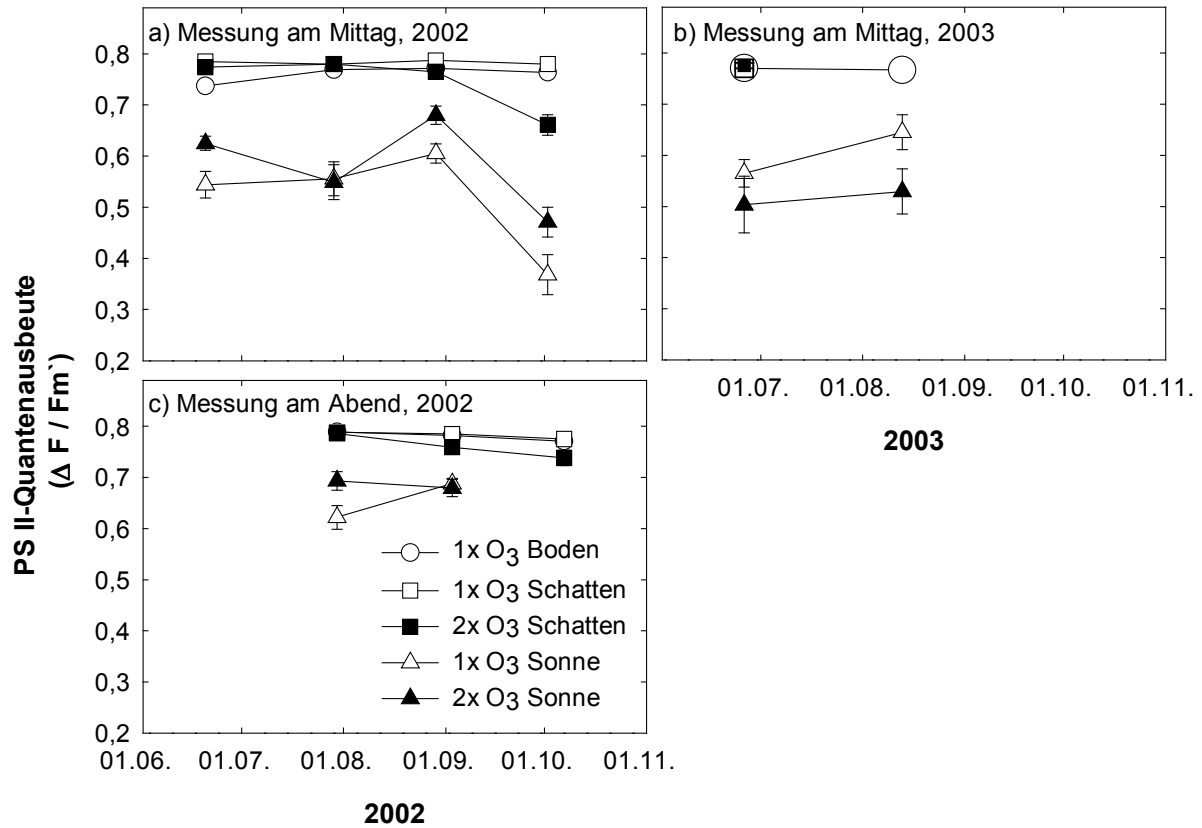


Abb. 3.12: PS II-Quantenausbeute ($\Delta F / F_m'$) der Jungbuchen im Kranzberger Forst (MW \pm SE, n=1-23). Die Messung erfolgte am Mittag in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b) und am Abend im Jahr 2002 (c).

Tab. 3.14: Statistische Auswertung der signifikanten Effekte der PS II-Quantenausbeute zwischen den Jungbuchen im Kranzberger Forst der verschiedenen Expositionen in den Jahren 2002 und 2003.

	Boden vs. Schatten	Boden vs. Sonne	Schatten vs. Sonne	1x O ₃ Schatten vs. 2x O ₃ Schatten	1x O ₃ Sonne vs. 2x O ₃ Sonne
<i>Messung am Mittag 2002</i>					
Juni	n. s.	***	***	n. s.	**
Juli	n. s.	***	***	n. s.	n. s.
August	n. s.	***	***	n. s.	**
Oktober	(*)	***	***	**	*
<i>Messung am Abend 2002</i>					
Juli	n. s.	***	***	n. s.	*
September	n. s.	***	***	n. s.	n. s.
Oktober	n. s.			n. s.	
<i>Messung am Mittag 2003</i>					
Juni	n. s.	***	***	n. s.	n. s.
August	n. s.	***	***	n. s.	n. s.

Jungfichten

Im Jahr 2002 (Messung am Mittag) lag die PS II-Quantenausbeute bei den Jungfichten am Waldboden und bei jenen Jungfichten in der Schattenkrone im Kranzberger Forst bei Werten meist $>0,73$ (Abb. 3.13 a). Im Vergleich der PS II-Quantenausbeute der Jungfichten am Waldboden und in der Schattenkrone mit der PS II-Quantenausbeute der Jungfichten in der Sonnenkrone wurden stets zu allen untersuchten Zeitpunkten signifikante Unterschiede ($p \leq 0,001$ bis $p = 0,015$) ermittelt (Tab. 3.15). Es wurden signifikante Unterschiede zwischen den O_3 -Regimen in der Quantenausbeute des PS II der Jungfichten in der Schattenkrone im Oktober ($p = 0,027$, Reduzierung unter $2x O_3$) und in der Sonnenkrone im August und im Oktober ($p \leq 0,001$ bzw. $p = 0,039$, Reduzierung unter $1x O_3$) ermittelt. Zu allen anderen Zeitpunkten war keine signifikante Reduzierung des $\Delta F / F_m$ -Werts zu beobachten.

Die Messungen in den Abendstunden im Jahr 2002 wiesen nach, dass sich das PS II der Jungfichten erholte (Abb. 3.13 c): Die PS II-Quantenausbeute der Jungfichten war um bis zu 17% erhöht. Bei den Jungfichten in der Schattenkrone wurden keine signifikanten Unterschiede durch das erhöhte O_3 ermittelt (Tab. 3.15). Eine hochsignifikante Reduzierung ($p \leq 0,001$) der Quantenausbeute der Jungfichten unter dem $1x O_3$ -Regime im Vergleich zu jener der Jungfichten unter dem $2x O_3$ -Regime war bei den Jungfichten in der Sonnenkrone nur im Oktober zu beobachten.

Die Effizienz der PS II-Quantenausbeute der Jungfichten am Waldboden und der Jungfichten in der Schattenkrone, gemessen am Mittag, war im Juni 2003 mit $0,81 \pm 0,002$ bis $0,83 \pm 0,004$ nahe dem maximalen Kennwert von 0,84 (Abb. 3.13 b). Bei den Jungfichten in der Sonnenkrone waren signifikante Reduktionen in der Effizienz der Quantenausbeute im Vergleich zu jener der Jungfichten in der Schattenkrone (Juni: $p \leq 0,001$ und August: $p = 0,002$) und zu jener der Jungfichten am Waldboden (Juni und August: $p \leq 0,001$) messbar (Tab. 3.15). Im August 2003 wurden tendenzielle Unterschiede ($p = 0,123$) in der PS II-Quantenausbeute der Jungfichten in der Schattenkrone ($1x O_3$: $0,66 \pm 0,07$ und $2x O_3$: $0,78 \pm 0,13$) und hochsignifikante Unterschiede ($p \leq 0,001$) jener der Jungfichten in der Sonnenkrone ($1x O_3$: $0,61 \pm 0,03$ und $2x O_3$: $0,41 \pm 0,04$) zwischen den O_3 -Regimen beobachtet.

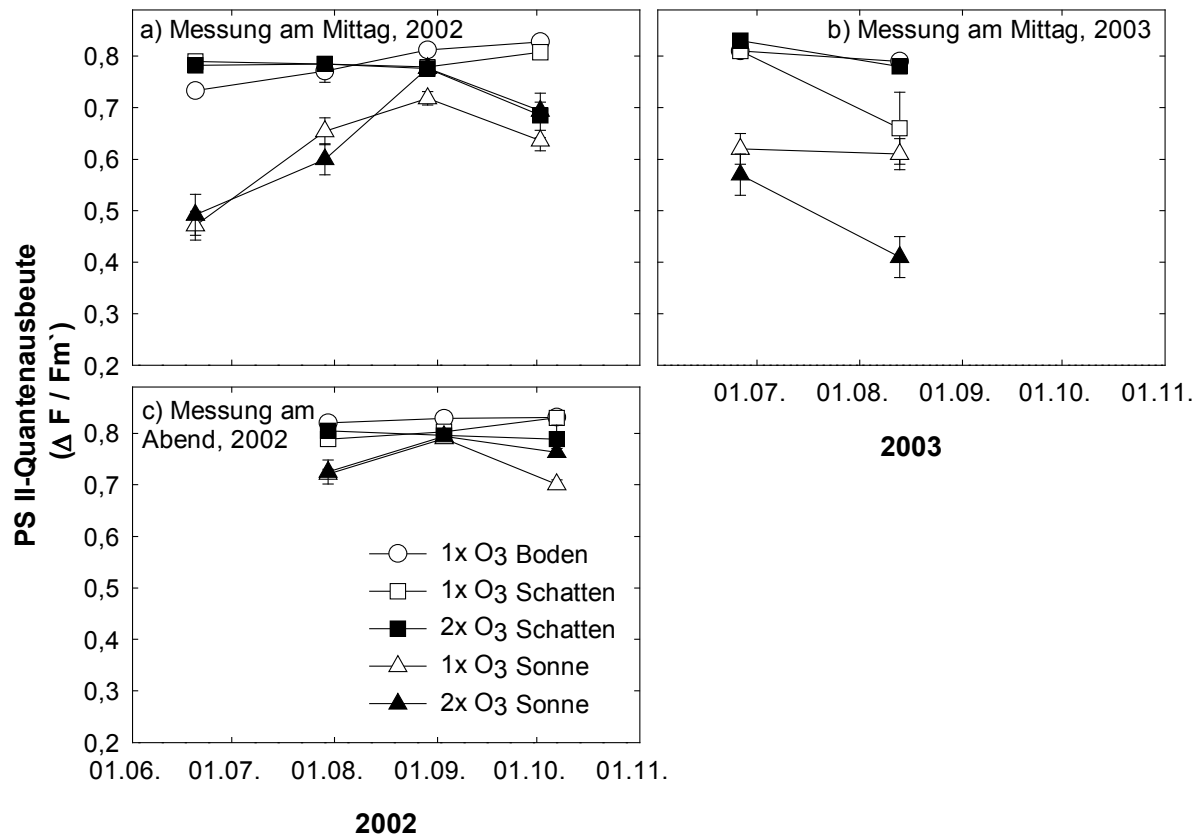


Abb. 3.13: PS II-Quantenausbeute ($\Delta F / F_m'$) der Jungfichten im Kranzberger Forst (MW \pm SE, n=2-22). Die Messung erfolgte am Mittag in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b) und am Abend im Jahr 2002 (c).

Tab. 3.15: Statistische Auswertung der signifikanten Effekte der PS II-Quantenausbeute zwischen den Jungfichten im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003.

	Boden vs. Schatten	Boden vs. Sonne	Schatten vs. Sonne	1x O ₃ Schatten vs. 2x O ₃ Schatten	1x O ₃ Sonne vs. 2x O ₃ Sonne
<i>Messung am Mittag 2002</i>					
Juni	***	***	***	n. s.	n. s.
Juli	n. s.	***	***	n. s.	n. s.
August	**	***	*	n. s.	***
Oktober	**	***	**	*	*
<i>Messung am Abend 2002</i>					
Juli	n. s.	***	***	n. s.	n. s.
September	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.
Oktober	n. s.	***	***	n. s.	***
<i>Messung am Mittag 2003</i>					
Juni	n. s.	***	***	n. s.	n. s.
August	n. s.	***	**	(*)	***

b) Imaging-PAM

Mittels der Imaging-PAM Messung wurde die maximal mögliche Chlorophyllfluoreszenz (Fm) durch ein Falschfarbenbild (schwarz: keine Chlorophyllfluoreszenz, totes Gewebe bis violett: maximale Chlorophyllfluoreszenz, gesundes Gewebe) für zwei Blattproben der Jungbuchen der Sonnenkrone des 2x O₃ Regimes im Kranzberger Forst untersucht (Abb. 3.14 a-f). Die punktförmigen Nekrosen (rote bis schwarze Bereiche) der einen Blattprobe (Abb. 3.14 a, c, e) konnten sehr gut nachgebildet werden. Der mittlere Fm-Wert betrug $0,25 \pm 0,05$. Der Fm-Wertebereich erstreckte sich von 0,00 bis maximal 0,73. In der zweiten Blattprobe (Abb. 3.14 b, d, f) wurden die Interkostalnekrosen durch die roten Bereiche im Falschfarbenbild sichtbar. Umgebend von diesen Nekrosen waren gelbe Bereiche sichtbar, die auf eine Schädigung hinwiesen, aber visuell bei der Bonitur nicht sichtbar waren. An Hand des Histogramms wurde ein Minimum für Fm von 0,00 und ein Maximum von 0,57 bestimmt. Der mittlere Fm-Wert betrug 0,22.

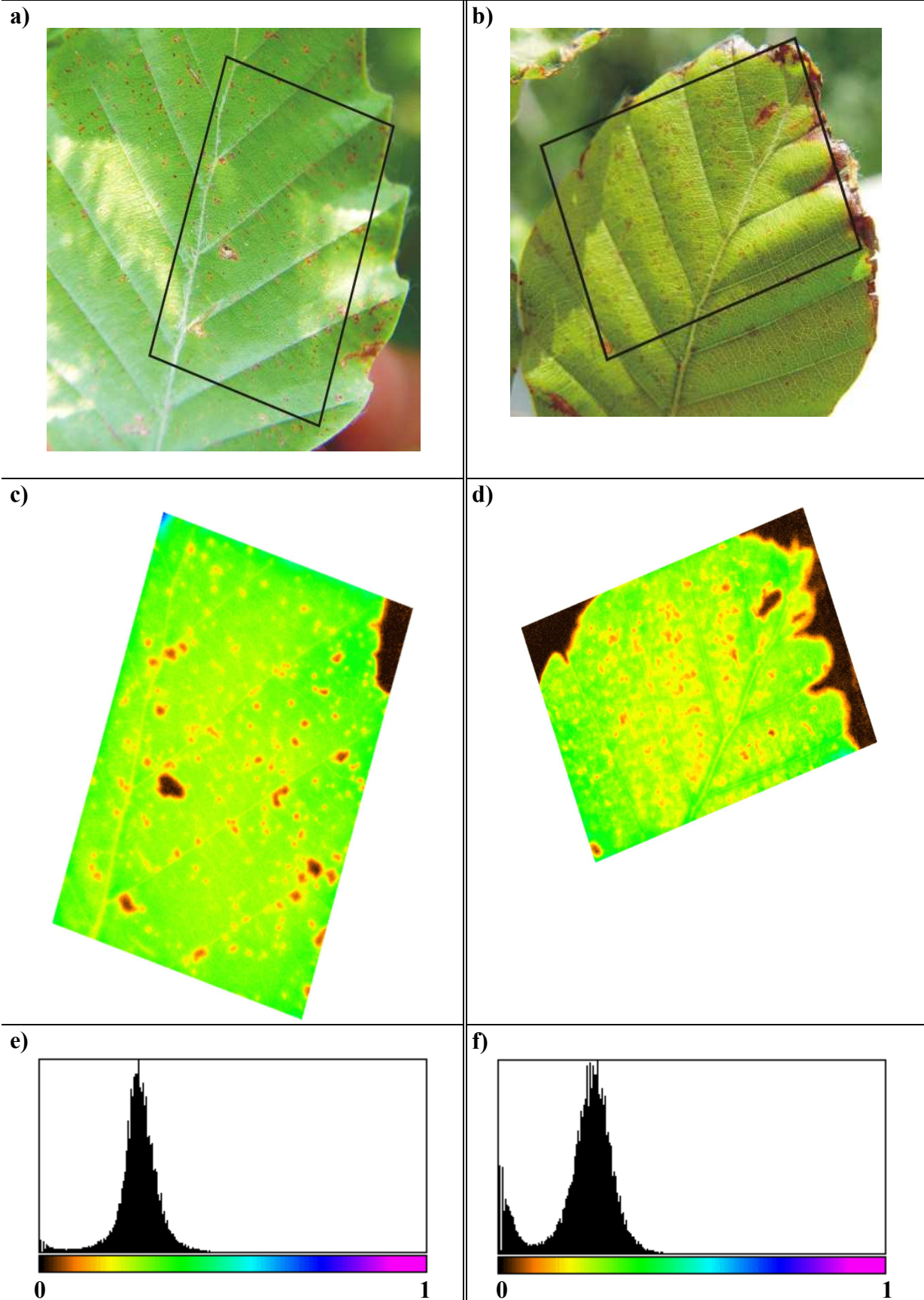


Abb. 3.14: Imaging-PAM Aufnahme (Fm, c und d) der Blattschädigung (punktförmige Nekrosen und Interkostalnekrosen) von Jungbuchen im Kranzberger Forst. Der untersuchte Blattausschnitt der Aufnahme wurde durch das Rechteck in a) und b) gezeigt. Das Histogramm (e und f) zeigt das Spektrum der Fm-Werte des Falschfarbenbilds in einem Bereich von schwarz (keine Chlorophyllfluoreszenz) bis violett (maximale Chlorophyllfluoreszenz).

3.1.5 Bodenatmung

Im Jahresverlauf 2002 waren in den Containern am Waldboden und in den Containern in der Schattenkrone im Kranzberger Forst ähnliche Bodenatmungsraten von maximal $0,07 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ messbar (Abb. 3.15 a). In den Containern der Sonnenkrone hingegen wurden Bodenatmungsraten von bis zu $0,40 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ gemessen. Die Bodenatmungsraten der Container in der Sonnenkrone waren somit signifikant ($p \leq 0,001$) höher als jene der Container in der Schattenkrone oder jene der Container des Waldbodens. Es wurde keine signifikante Beeinflussung im zeitlichen Verlauf der Bodenatmungsrate durch das erhöhte O_3 -Regime festgestellt, jedoch waren die Atmungsraten unter dem $2x \text{ O}_3$ -Regime im Allgemeinen etwas erhöht. Auch im darauffolgenden Jahr 2003 zeigte sich eine signifikante Erhöhung ($p \leq 0,001$) der Bodenatmungsrate in den Containern der Sonnenkrone ($1x \text{ O}_3$: $0,44 \pm 0,05 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ und $2x \text{ O}_3$: $0,56 \pm 0,01 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) verglichen zu jenen am Waldboden (maximal $0,20 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, Abb. 3.15 b). Es wurde kein signifikanter O_3 -Effekt auf den zeitlichen Verlauf der Bodenatmungsrate beobachtet, jedoch war wie im Jahr zuvor die Bodenatmungsrate unter dem erhöhten O_3 -Regime etwas erhöht.

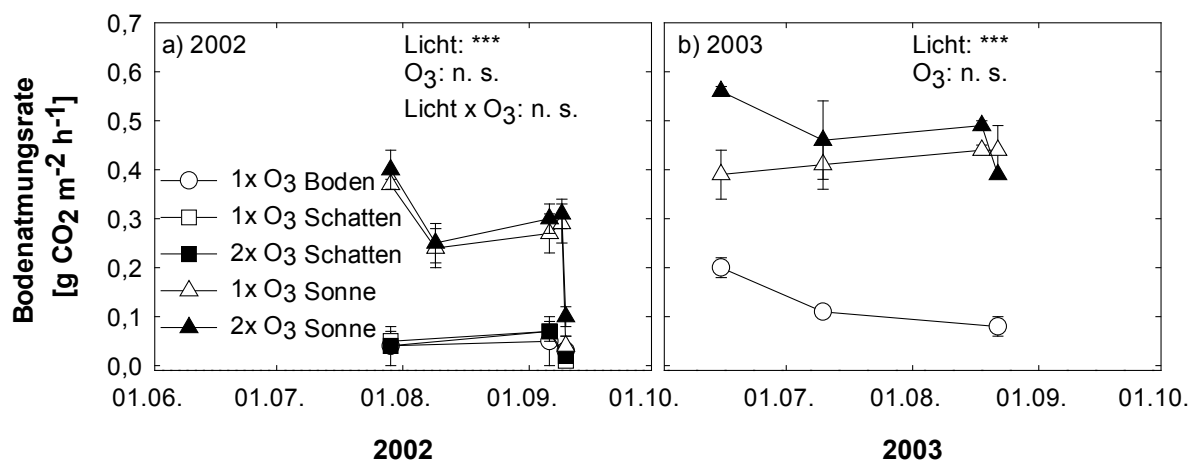


Abb. 3.15: Bodenatmungsrate der Container im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b, MW \pm SE, n=3).

Für die Abhängigkeit der Bodenatmungsrate von der Bodentemperatur wurde im Jahr 2002 ein starker Zusammenhang ($R^2=0,67$, Abb. 3.16 a) ermittelt. Mit der Abnahme der Bodentemperatur kann der starke Abfall der Bodenatmungsrate Mitte September 2002 (Abb. 3.15 a) erklärt werden. Im Jahr 2003 zeigte sich zwischen den beiden Parametern nur ein schwacher Zusammenhang ($R^2=0,25$, Abb. 3.16 b).

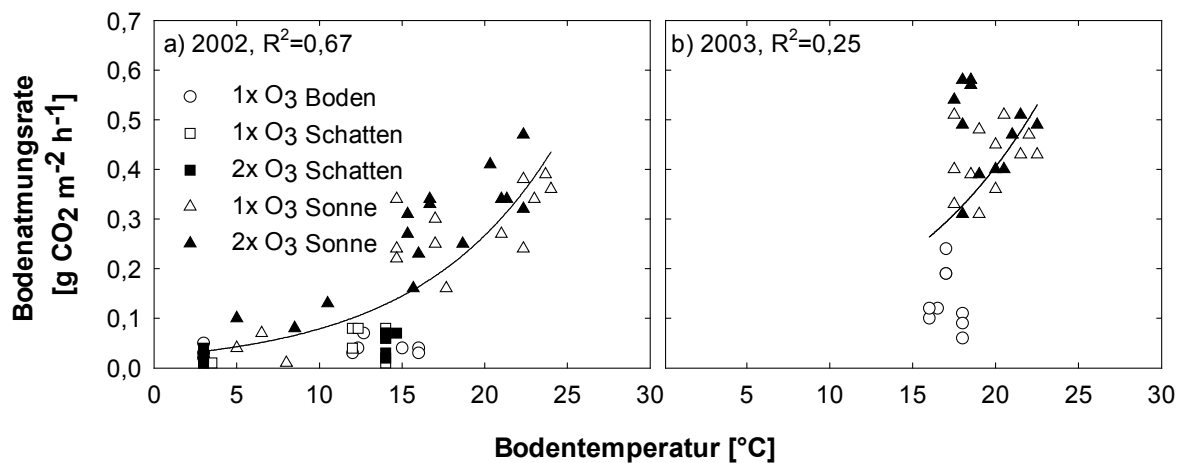


Abb. 3.16: Bodenatmungsrate in Abhängigkeit von der Bodentemperatur in ca. fünf cm Tiefe der Container im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b, n=9-15).

Zwischen der Bodenatmungsrate und dem Bodenwassergehalt wurde in den Jahren 2002 und 2003 keine Beziehung festgestellt (s. Anhang Abb. B-2).

Die Korrelation zwischen der Bodenatmungsrate und der Wurzelbiomasse zeigte einen starken Zusammenhang für das Jahr 2002 von R²=0,55 und für das Jahr 2003 von R²=0,71 (Abb. 3.17).

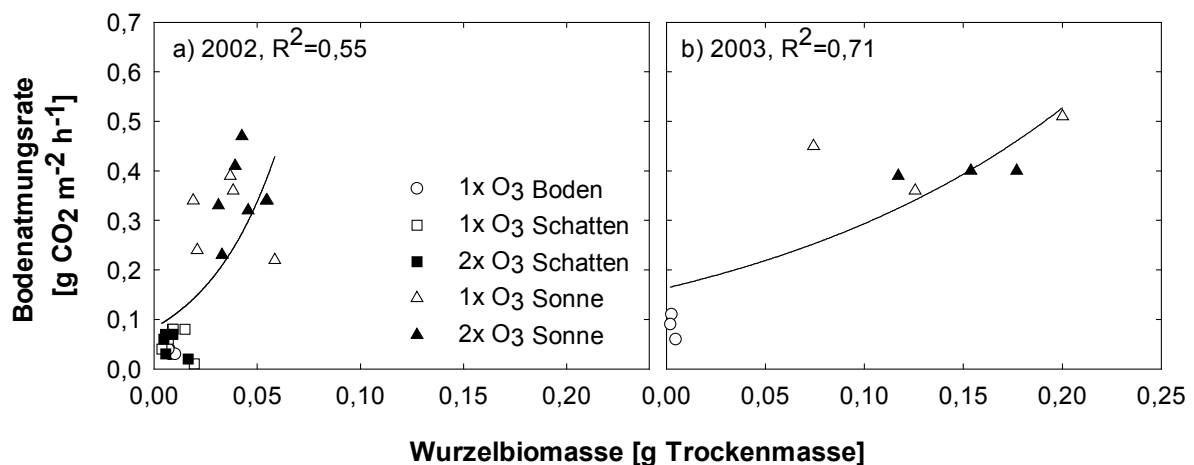


Abb. 3.17: Bodenatmungsrate in Abhängigkeit von der Wurzelbiomasse der Container im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b, n=3-6).

3.2 Untersuchungen an Jungbäumen in den Lysimetern

3.2.1 Phänologie und Schadsymptome an Blättern

3.2.1.1 Austrieb

Die Blattentwicklung der Jungbuchen in den Lysimetern war im Jahr 2003 schon vor dem Beginn der erhöhten O₃-Begasung (Mitte Juni) abgeschlossen. Es wurden keine signifikanten Unterschiede im Austriebsverhalten der Jungbuchen des späteren 1x O₃- und 2x O₃-Regimes beobachtet (Abb. 3.18 a). Der zeitliche Verlauf der Blattentwicklung der Jungbuchen war im Jahr 2004 in den beiden O₃-Regimen ähnlich (Abb. 3.18 b).

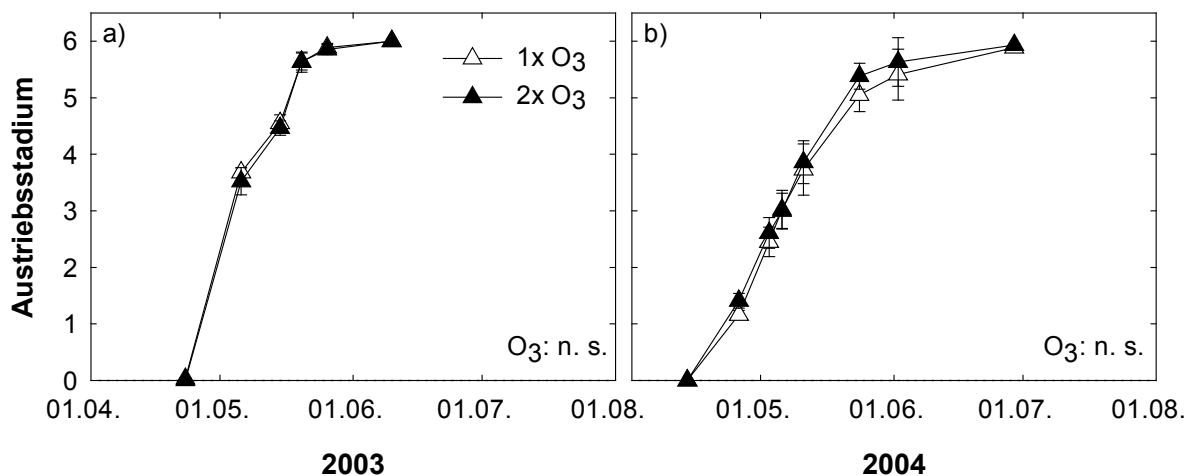


Abb. 3.18: Zeitlicher Verlauf der Blattentwicklung der Jungbuchen in den Lysimetern in den Jahren 2003 (a) und 2004 (b) anhand der Austriebsstadien (0=Winterknospen, 1=Knospen gestreckt, kein Grün sichtbar, 2=Grüne Blattspitzen an Knospen sichtbar, 3=Erste Blätter sichtbar, gefaltet, 4=Blätter entfaltet, hängend, 5=Blätter waagrecht abstehend, Langtrieb hängend, 6=Blätter voll entwickelt, Langtrieb abstehend, MW ± SE, n=15-16).

3.2.1.2 Seneszenz

Im Seneszenzverlauf der Jungbuchen in den Lysimetern wurden in den Jahren 2003 und 2004 zwischen dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime keine signifikanten Unterschiede beobachtet (Abb. 3.19).

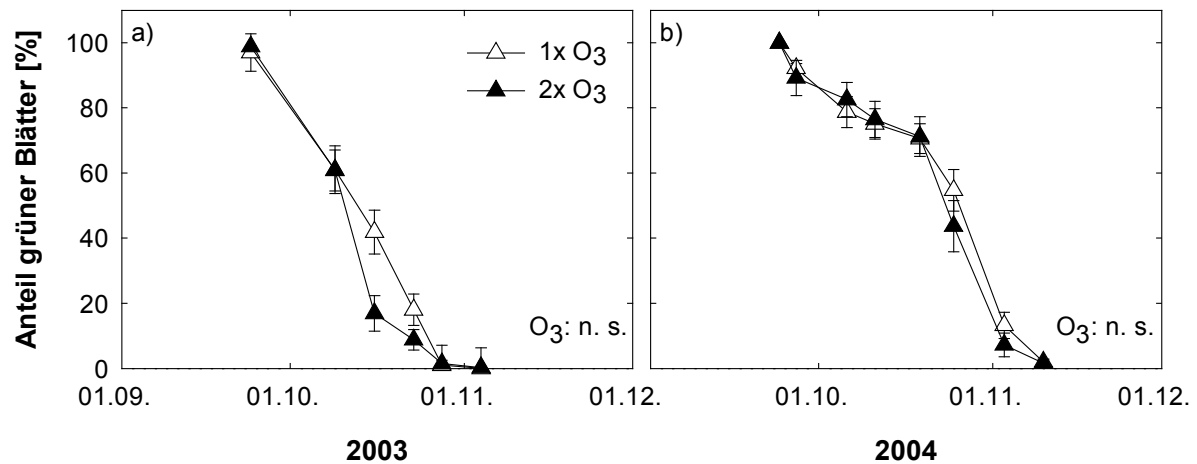


Abb. 3.19: Zeitlicher Verlauf der Seneszenz der Jungbuchen in den Lysimetern im Herbst 2003 (a) und 2004 (b, MW \pm SE, n=16). Die Bestimmung der Seneszenz erfolgte anhand des prozentualen Anteils der herbstlichen Verfärbung und des Blattverlusts an der im Sommer bestimmten Blatzzahl der Jungbuchen.

3.2.1.3 Vegetationsperiode

Die Länge der Vegetationsperiode der Jungbuchen in den Lysimetern war in den Jahren 2003 (1x O₃: 163 \pm 2 Tage und 2x O₃: 159 \pm 2 Tage) und 2004 (1x O₃: 165 \pm 3 Tage und 2x O₃: 170 \pm 2 Tage) nicht durch das erhöhte O₃-Regime beeinflusst.

3.2.1.4 Blattschädigung

Der zeitliche Verlauf der geschädigten Blattfläche (Summe aller visuell bonitierten Schäden) an der Laubfläche der Jungbuchen in den Lysimetern war im Jahr 2003 unter dem 2x O₃-Regime nicht signifikant verändert (Abb. 3.20). Die geschädigte Blattfläche bezogen auf die Laubfläche der Jungbuchen nahm von 24,6% im Minimum auf 80,0% im Maximum zu. Der Anteil der bronzefarbenen Blattfläche an der Laubfläche der Jungbuchen war im zeitlichen Jahresverlauf unter dem 1x O₃-Regime ähnlich wie unter dem 2x O₃-Regime: Die Schädigungen der Jungbuchen beliefen sich unter dem 1x O₃-Regime im Mittel auf bis zu 41,3 \pm 7,6% und unter dem 2x O₃-Regime im Mittel auf bis zu 55,3 \pm 5,6% der Laubfläche. Die durch flächige Nekrosen verursachten Schädigungen der Jungbuchen lagen bei maximal 5,8% der Laubfläche.

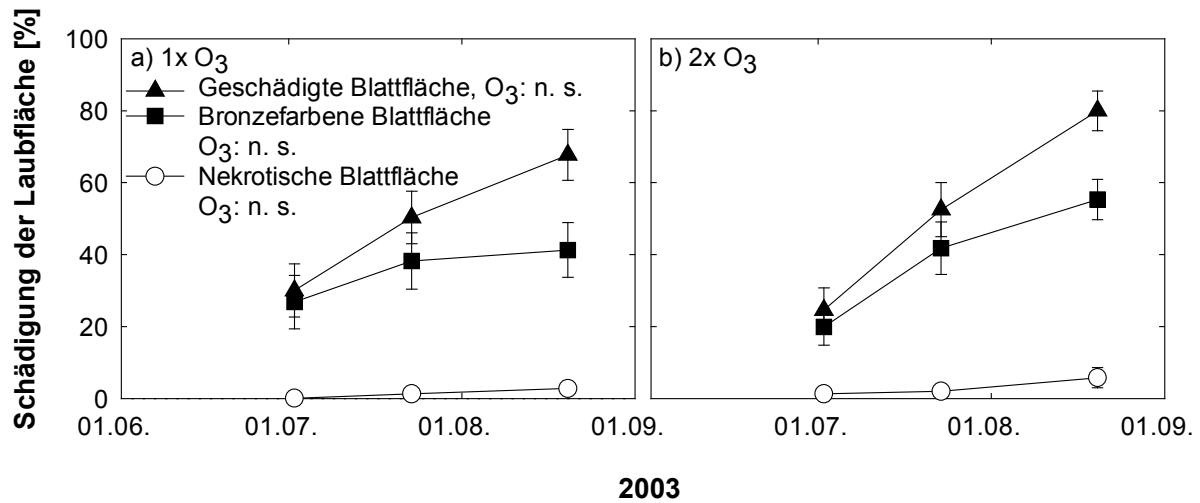


Abb. 3.20: Prozentualer Anteil der geschädigten Blattfläche (Summe aller visuell bonitierten Blattschäden) und der bronzefarbenen Blattfläche sowie der nekrotischen Blattfläche (flächige Nekrosen) an der Laubfläche der Jungbuchen in den Lysimetern im Jahr 2003 unter dem 1x O₃-Regime (a) und 2x O₃-Regime (b, MW ± SE, n=16).

Der Anteil der geschädigten Blattfläche der Jungbuchen durch punktförmige Nekrosen an der Laubfläche betrug im Jahr 2003 maximal 6,3% (Tab. 3.16). Schädigungen an den Jungbuchen durch Kutikularfraß traten nicht auf. Die maximale Schädigung der Jungbuchen durch Interkostalneurosen betrug 16,8% der Laubfläche, wobei kein signifikanter Unterschied zwischen den O₃-Regimen beobachtet wurde. Durch die mikroskopische und histochemische Analyse des „Ozone Validation Center“ (Birmensdorf, Schweiz) wurden die Interkostalneurosen nicht als O₃-Symptome bestätigt (VOLLENWEIDER ET AL. 2004). Von 10 untersuchten Proben wurde nur bei einer Probe eine Einlagerung von kondensierten Tanninen in den Palisadenzellen festgestellt, was auf eine Schädigung durch O₃ schließen lässt. Jedoch wies diese Probe auch Schädigungssymptome durch Trockenheit und unbekanntem abiotischen Stress auf, so dass die Schädigungen multisymptomal waren und nicht eindeutig als O₃-Schäden charakterisiert wurden.

Tab. 3.16: Prozentualer Anteil der punktförmigen Nekrosen, des Kutikularfraß und der Interkostalneurosen an der Laubfläche der Jungbuchen in den Lysimetern im August 2003 (MW ± SE, n=16).

	Punktförmige Nekrosen [%]	Kutikularfraß [%]	Interkostalneurosen [%]
1x O ₃	6,3 ± 4,4	0,0	16,4 ± 3,1
2x O ₃	0,0	0,0	16,8 ± 3,1

Im Jahresverlauf 2004 wurde, wie im Jahr zuvor, keine signifikante Erhöhung der geschädigten Blattfläche (Summe aller visuell bonitierten Schäden) der Jungbuchen unter

dem erhöhten O₃-Regime beobachtet (Abb. 3.21). Die Schädigung an der Laubfläche der Jungbuchen nahm bis auf maximal 56,1% zu. Der Anteil der bronzefarbenen Blattfläche an der Laubfläche der Jungbuchen war in den O₃-Regimen nicht signifikant unterschiedlich: Die bronzefarbene Blattfläche der Jungbuchen betrug im Mittel 21,7 ± 6,9% bis 26,2 ± 6,8% (1x O₃) und 27,4 ± 9,1% bis 37,8 ± 7,5% (2x O₃) der Laubfläche. Die Ausbildung flächiger Nekrosen an der Laubfläche der Jungbuchen war in beiden O₃-Regimen <1,0%.

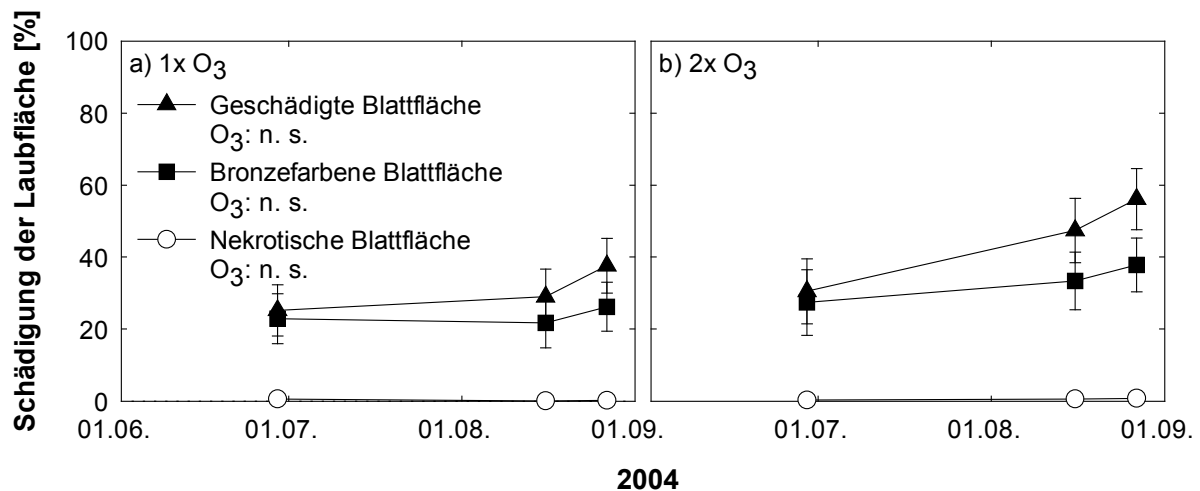


Abb. 3.21: Prozentualer Anteil der geschädigten Blattfläche (Summe aller visuell bonitierten Blattschäden) und der bronzefarbenen Blattfläche sowie der nekrotischen Blattfläche (flächige Nekrosen) an der Laubfläche der Jungbuchen in den Lysimetern im Jahr 2004 unter dem 1x O₃-Regime (a) und 2x O₃-Regime (b, MW ± SE, n=16).

Die Schädigungen der Jungbuchen im Jahr 2004 durch punktförmige Nekrosen und Kutikularfraß betragen maximal 0,5% der Laubfläche (Tab. 3.17). Die Jungbuchen bildeten auf bis zu 16,6% der Laubfläche Interkostalnekrosen aus, wobei kein signifikanter Unterschied zwischen den O₃-Regimen bestand.

Tab. 3.17: Prozentualer Anteil der punktförmigen Nekrosen, des Kutikularfraß und der Interkostalnekrosen an der Laubfläche der Jungbuchen in den Lysimetern im August 2004 (MW ± SE, n=16).

	Punktförmige Nekrosen [%]	Kutikularfraß [%]	Interkostalnekrosen [%]
1x O ₃	0,0	0,0	10,5 ± 1,7
2x O ₃	0,0	0,5 ± 0,5	16,6 ± 5,5

3.2.2 Stammzuwachs, Biomasse und Kronenvolumen

3.2.2.1 Stammquerschnittsfläche

Bereits im April 2003 vor Beginn der O₃-Begasung bestanden in der SQF der Jungbuchen in den Lysimetern zwischen jenen Jungbuchen der in den später exponierten 1x O₃- und 2x O₃-Regimen signifikante Unterschiede ($p=0,015$, Abb. 3.22). Die SQF-Daten von April 2003 wurden daher als Kovariate für die statistische Auswertung der später untersuchten Zeitpunkte berücksichtigt. In den Jahren 2003 und 2004 wurden keine signifikanten Effekte auf die SQF der Jungbuchen auf Grund des erhöhten O₃-Regimes festgestellt. Im Jahr 2003 betrug die SQF der Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime $96,12 \pm 7,05 \text{ mm}^2$ und unter dem 2x O₃-Regime $107,88 \pm 6,60 \text{ mm}^2$. Im Jahr 2004 war die SQF der Jungbuchen im Vergleich zum Vorjahr ca. zweifach vergrößert (1x O₃: $203,12 \pm 13,02 \text{ mm}^2$ und 2x O₃: $222,48 \pm 13,31 \text{ mm}^2$).

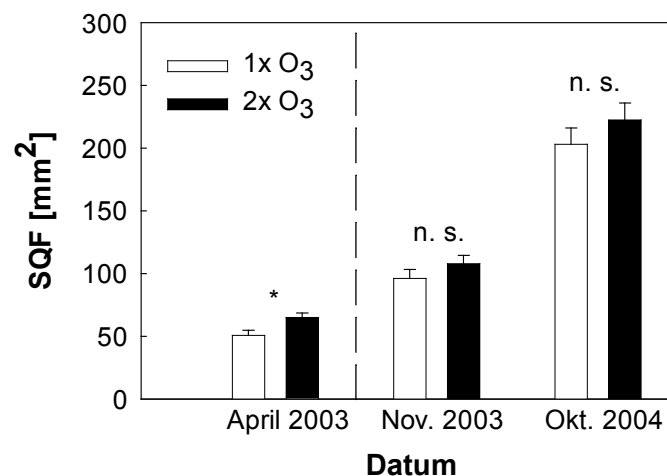


Abb. 3.22: Stammquerschnittsfläche (SQF) der Jungbuchen in den Lysimetern in den Jahren 2003 und 2004 (MW + SE, n=16). Die gestrichelte Linie trennt den Zeitraum vor der Exponierung (April 2003) von jenem während der Exponierung in die unterschiedlichen O₃-Regimen (November 2003 und Oktober 2004).

3.2.2.2 Stammdickenzuwachs

Der jährliche Stammdickenzuwachs 2003 (bezogen auf SQF) der Jungbuchen in den Lysimetern war signifikant ($p=0,039$) zwischen den beiden O₃-Regimen unterschiedlich: Unter dem 2x O₃-Regime war der jährliche Stammdickenzuwachs der Jungbuchen mit $67,2 \pm 22,9\%$ geringer als unter dem 1x O₃-Regime mit $93,9 \pm 2,0\%$. Im Jahr 2004 wurden keine signifikanten Unterschiede im Zuwachs der Stammdicke der Jungbuchen der zwei O₃-Regime beobachtet (1x O₃: $117,3 \pm 9,1\%$ und 2x O₃: $109,4 \pm 9,1\%$). Der jährliche

Stammdickenzuwachs 2003 der Jungbuchen war unter dem 1x O₃-Regime um 23,4 ± 16,1% und unter dem 2x O₃-Regime um 42,2 ± 11,1% niedriger als jener der Jungbuchen des Jahres 2004.

3.2.2.3 Kronenvolumen

In den Jahren 2003 und 2004 wurden keine signifikanten Unterschiede im Kronenvolumen der Jungbuchen in den Lysimetern zwischen den zwei O₃-Regimen festgestellt (Tab. 3.18). Im Jahr 2003 betrug das Kronenvolumen der Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime 0,0078 ± 0,0009 m³ und unter dem 2x O₃-Regime 0,0086 ± 0,0008 m³. Im Jahr 2004 war das Kronenvolumen der Jungbuchen mit 0,0439 ± 0,0037 m³ (1x O₃) und 0,0412 ± 0,0050 m³ (2x O₃) ca. fünffach höher als jenes der Jungbuchen im Jahr 2003.

Fünfzehn der 16 zu untersuchenden Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime bzw. alle Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime bildeten im Jahr 2003 einen zweiten Austrieb aus. Der zweite Austrieb erhöhte das Kronenvolumen der Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime um 15,67 ± 4,66% und jenes der Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime um 10,18 ± 3,60%. Im Jahr 2004 besaß das Kronenvolumen der Jungbuchen, dass durch den zweiten Austrieb gebildet wurde, einen Anteil von 21,59 ± 4,78% (13 Jungbuchen, 1x O₃) und 16,33 ± 3,68% (12 Jungbuchen, 2x O₃) am Gesamtkronenvolumen.

Tab. 3.18: Kronenvolumen der Jungbuchen in den Lysimetern in den Jahren 2003 und 2004 (MW ± SE, n=16). Die Jungbuchen bildeten in den beiden Untersuchungsjahren einen zweiten Austrieb, welcher in dem Kronenvolumen berücksichtigt wurde. Signifikanzen: 2003: O₃: n. s., 2004: O₃: n. s.

	Kronenvolumen 2003 [m ³]	Kronenvolumen 2004 [m ³]
1x O ₃	0,0078 ± 0,0009	0,0439 ± 0,0037
2x O ₃	0,0086 ± 0,0008	0,0412 ± 0,0050

3.2.3 Spezifische Blattfläche

Die SLA des ersten und des zweiten Austriebs der Jungbuchen in den Lysimetern war in den Jahren 2003 und 2004 nicht signifikant durch das erhöhte O₃-Regime beeinflusst (Tab. 3.19). Ebenfalls gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen der SLA des ersten und des zweiten Austriebs der Jungbuchen. Die SLA der Jungbuchen lag im Jahr 2003 zwischen 13,07 ± 1,13 m² kg⁻¹ und 14,84 ± 0,47 m² kg⁻¹ und im Jahr 2004 zwischen 11,87 ± 0,50 m² kg⁻¹ und 13,82 ± 0,51 m² kg⁻¹.

Tab. 3.19: Spezifische Blattfläche (SLA) der Jungbuchen in den Lysimetern in den Jahren 2003 und 2004 (erster und zweiter Austrieb, MW \pm SE, n=4-10). Signifikanzen: Erster Austrieb in den Jahren 2003 und 2004: O₃: n. s., zweiter Austrieb in den Jahren 2003 und 2004: O₃: n. s.

	SLA 2003 erster Austrieb [m ² kg ⁻¹]	SLA 2003 zweiter Austrieb [m ² kg ⁻¹]	SLA 2004 erster Austrieb [m ² kg ⁻¹]	SLA 2004 zweiter Austrieb [m ² kg ⁻¹]
1x O ₃	14,21 \pm 0,56	13,07 \pm 1,13	13,82 \pm 0,51	11,92 \pm 0,93
2x O ₃	14,84 \pm 0,47	13,87 \pm 0,91	13,75 \pm 0,85	11,87 \pm 0,50

3.2.4 Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$), Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz

3.2.4.1 Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$)

Die $\delta^{13}\text{C}$ - (1x O₃: -26,78 \pm 0,14‰ und 2x O₃: -26,36 \pm 0,22‰) und $\delta^{18}\text{O}$ -Signatur (1x O₃: 34,54 \pm 0,53‰ und 2x O₃: 33,54 \pm 0,66‰) der Jungbuchen in den Lysimetern waren im Jahr 2003 nicht signifikant durch das erhöhte O₃-Regime beeinflusst. Nach SCHEIDEGGER ET AL. (2000) deutet dies auf keine Änderung von A_{max} und gH₂O der Jungbuchen in den beiden O₃-Regimen hin.

3.2.4.2 Blattgaswechsel

Erster Austrieb

Signifikante Einschränkungen im Blattgaswechsel der Jungbuchen in den Lysimetern durch das 2x O₃-Regime wurden an Hand der untersuchten Parameter nicht festgestellt (Tab. 3.20), jedoch waren die Werte der untersuchten Parameter der Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zum 1x O₃-Regime reduziert: CE, A₂₀₀₀, V_{cmax} und J_{max} um 7% bis 16%, E₃₆₀, gH₂O und WUE um 22% bis 30% sowie A₃₆₀ um 45%. Ph_{eff} der Jungbuchen war unter dem 2x O₃-Regime um 60% tendenziell reduziert (p=0,149).

Tab. 3.20: Blattgaswechselformparameter der Jungbuchen in den Lysimetern im Jahr 2003 (MW \pm SE, n=3-4). Die Reduktionen der Blattgaswechselformparameter unter dem 2x O₃-Regime sind auf jene Werte des 1x O₃-Regimes bezogen. Signifikanzen: CE, A₃₆₀, A₂₀₀₀, E₃₆₀, gH₂O, WUE, V_{cmax} und J_{max}: O₃: n. s., ph_{eff}: O₃: (*).

	1x O ₃	2x O ₃	Reduktion durch 2x O ₃
ph _{eff} [μmol CO ₂ / μmol Photonen]	0,030 \pm 0,008	0,012 \pm 0,002	60
CE [μmol CO ₂ / μl I ⁻¹ CO ₂]	0,027 \pm 0,004	0,025 \pm 0,005	7
A ₃₆₀ [μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]	6,0 \pm 2,0	3,3 \pm 0,6	45
A ₂₀₀₀ [μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]	11,1 \pm 0,6	9,3 \pm 1,7	16
E ₃₆₀ [mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹]	1,8 \pm 0,5	1,4 \pm 0,4	22
gH ₂ O [mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹]	88,4 \pm 18,3	62,1 \pm 7,2	30
WUE [μmol CO ₂ / mol H ₂ O]	3,4 \pm 0,4	2,5 \pm 0,4	27
V _{cmax} [μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]	44,3 \pm 5,9	40,5 \pm 15,2	9
J _{max} [μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]	52,6 \pm 3,0	47,3 \pm 9,2	10

Zweiter Austrieb

Infolge der Entwicklung vieler Blätter des zweiten Austriebs der Jungbuchen im Jahr 2003, wurde ein Vergleich des Blattgaswechsels zwischen diesen Blättern und jenen des ersten Austriebs zur Charakterisierung des C-Stoffwechsels der Jungbuchen durchgeführt. Die Blätter des zweiten Austriebs waren im Hochsommer photosynthetisch leistungstärker als jene des ersten Austriebs: A_{360} des zweiten Austriebs der Jungbuchen war unter dem $1x O_3$ -Regime 1,7fach ($6,0 \pm 0,8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ im Vergleich zu $10,4 \pm 1,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $p=0,033$) und unter dem $2x O_3$ -Regime 2,3fach ($3,3 \pm 0,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ im Vergleich zu $7,6 \pm 0,9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $p=0,005$) höher (Tab. 3.21). Die Gaswechselfparameter E_{360} und WUE der Blättern des zweiten Austriebs waren im Vergleich zu jenen des ersten Austriebs der Jungbuchen unter dem $2x O_3$ -Regime tendenziell ($p=0,089$ bzw. $p=0,083$) erhöht. Eine signifikante Erhöhung ($p=0,007$) von gH_2O trat bei den Blättern des zweiten Austriebs ($125,8 \pm 8,4 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) im Vergleich zu jenen des ersten Austriebs ($69,6 \pm 9,1 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) unter dem $2x O_3$ -Regime auf.

Tab. 3.21: Blattgaswechselfparameter des ersten und des zweiten Austriebs der Jungbuchen in den Lysimetern (27.08.2003, MW \pm SE, n=3-4). Signifikanzen: Erster Austrieb vs. zweiter Austrieb ($1x O_3$): A_{360} : *, E_{360} : n. s., gH_2O : n. s., WUE: n. s., erster Austrieb vs. zweiter Austrieb ($2x O_3$): A_{360} : **, E_{360} : (*), gH_2O : **, WUE: (*).

	Blätter des ersten Austriebs $1x O_3$	Blätter des ersten Austriebs $2x O_3$	Blätter des zweiten Austriebs $1x O_3$	Blätter des zweiten Austriebs $2x O_3$
A_{360} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	$6,0 \pm 0,8$	$3,3 \pm 0,5$	$10,4 \pm 1,4$	$7,6 \pm 0,9$
E_{360} [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	$2,3 \pm 0,6$	$1,5 \pm 0,3$	$3,1 \pm 0,3$	$2,2 \pm 0,1$
gH_2O [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	$136,6 \pm 47,5$	$69,6 \pm 9,1$	$189,1 \pm 22,0$	$125,8 \pm 8,4$
WUE [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$]	$2,9 \pm 0,6$	$2,3 \pm 0,3$	$3,3 \pm 0,3$	$3,5 \pm 0,5$

3.2.4.3 Chlorophyllfluoreszenz

a) Mini-PAM

Mittels der Chlorophyllfluoreszenz-Messung wurden für die Jungbuchen in den Lysimetern keine signifikanten Unterschiede in der PS II-Quantenausbeute zwischen den O_3 -Regimen festgestellt (Abb. 3.23). Es wurden jedoch zu drei der vier gemessenen Zeitpunkte (02.07.2003, 20.08.2003 und 16.08.2004) bei den Jungbuchen unter dem $2x O_3$ -Regime prozentuale Reduktionen in der PS II-Quantenausbeute von 10,3% bis 16,8% (Minimum bzw. Maximum) im Vergleich zum $1x O_3$ -Regime ermittelt.

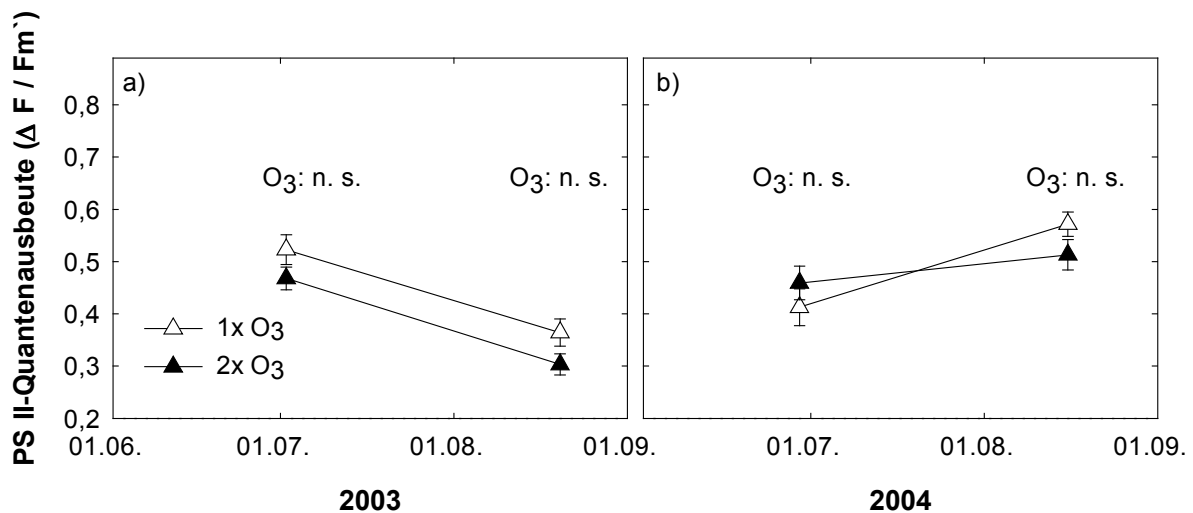


Abb. 3.23: PS II-Quantenausbeute ($\Delta F / F_m'$) der Jungbuchen in den Lysimetern (MW \pm SE, n=12-16). Die Messung erfolgte am Mittag in den Jahren 2003 (a) und 2004 (b).

An den Blättern des zweiten Austriebs der Jungbuchen wurde am 20.08.2003 eine höhere PS II-Quantenausbeute (1x O₃: 0,46 \pm 0,05 und 2x O₃: 0,38 \pm 0,04) im Vergleich zu den Blättern des ersten Austriebs (1x O₃: 0,36 \pm 0,03 und 2x O₃: 0,30 \pm 0,02) gemessen.

Die Messung an vorverdunkelten Blättern der Jungbuchen im August 2004 ließ keine signifikanten Unterschiede in der PS II-Quantenausbeute durch das erhöhte O₃-Regime (1x O₃: 0,73 \pm 0,01 und 2x O₃: 0,72 \pm 0,01) erkennen.

b) Imaging-PAM

Das Falschfarbenbild der Chlorophyllfluoreszenz-Messung mittels des Imaging-PAM (Abb. 3.24 c) zeigt die maximal mögliche Chlorophyllfluoreszenz (F_m) eines Blattausschnitts (Abb. 3.24 a) der Jungbuchen in den Lysimetern. Die Farbskala erstreckt sich von schwarz (keine Chlorophyllfluoreszenz, totes Gewebe) bis violett (maximale Chlorophyllfluoreszenz, gesundes Gewebe). Die durch die visuelle Blattbonitur ermittelten Interkostalnekrosen wurden mittels des Falschfarbenbilds gut nachgebildet (rote Bereiche). Jedoch gab es einen Bereich reduzierter Chlorophyllfluoreszenz (oranger Bereich) der die Interkostalnekrosen umgibt, welcher im Realbild nicht zu sehen war. Das Histogramm (Abb. 3.24 e) lässt einen mittleren F_m-Wert von 0,19 \pm 0,04 mit einem Minimum von 0,05 und einem Maximum von 0,44 ermitteln. Die Beobachtung, dass der geschädigte Bereich in einem Blatt über die Interkostalnekrosen hinaus reicht, ließ sich durch eine weitere Aufnahme bestätigen (Abb. 3.24 b, d, f, MW von F_m: 0,18 mit einem Minimum von 0,05 sowie einem Maximum von 0,47).

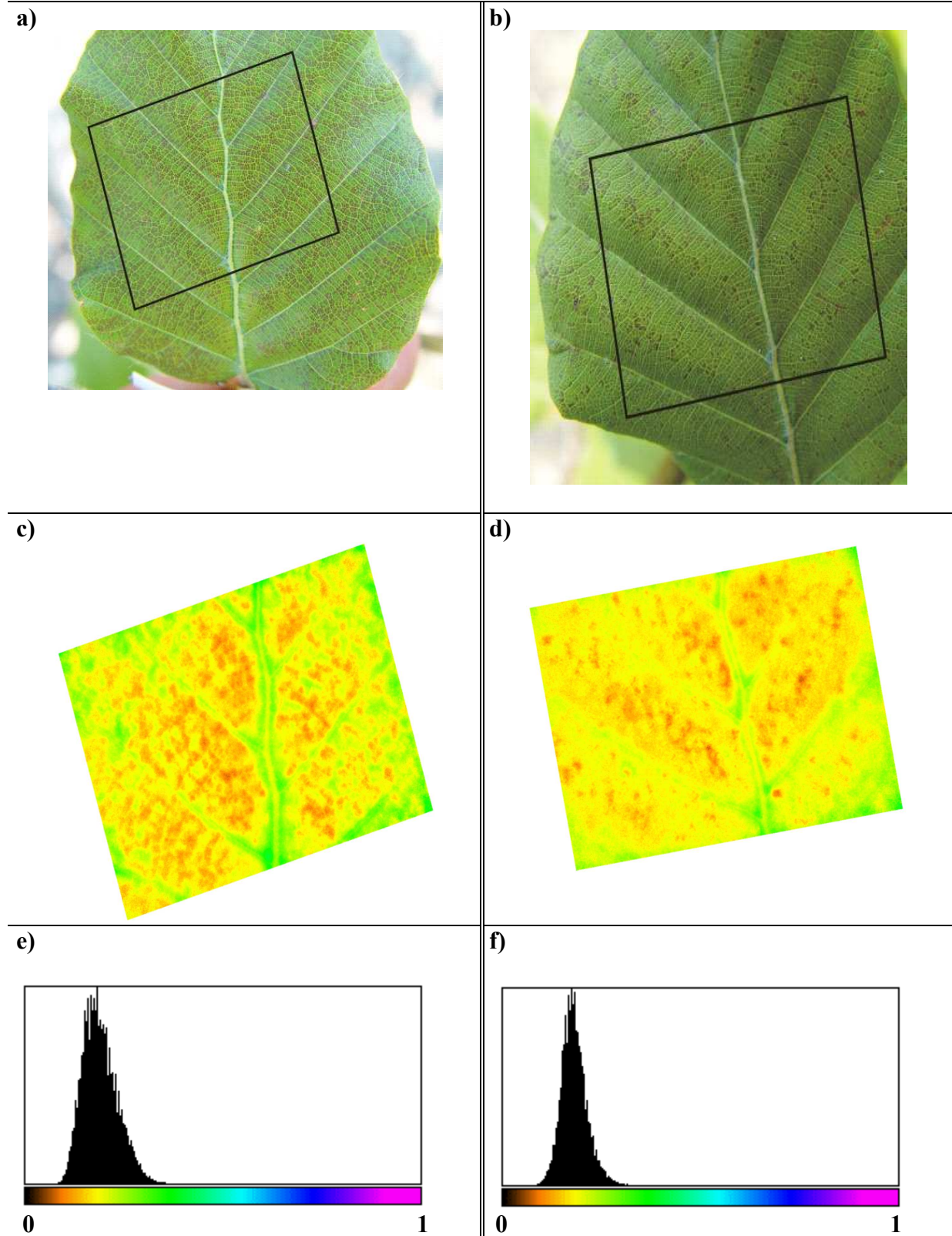


Abb. 3.24: Imaging-PAM Aufnahme (Fm, c und d) der Blattschädigung (Interkostalnekrosen) von Jungbuchen in den Lysimetern. Der untersuchte Blattausschnitt der Aufnahme wurde durch das Rechteck in a) und b) gezeigt. Das Histogramm (e und f) zeigt das Spektrum der Fm-Werte des Falschfarbenbilds in einem Bereich von schwarz (keine Chlorophyllfluoreszenz) bis violett (maximale Chlorophyllfluoreszenz).

3.3 Untersuchungen an Jung- und Altbäumen innerhalb der ontogenetischen Skalierung

3.3.1 Phänologie und Schadsymptome an Blättern

3.3.1.1 Austrieb

Die Blattentwicklung der Altbuchen war bis zum 06.05.2003 im Vergleich zu jener der Jungbuchen weiter fortgeschritten (Abb. 3.25). Nach diesem Zeitpunkt drehte sich das Verhältnis um, und der Austrieb der Jungbuchen war ca. 10 Tage früher als jener der Altbuchen abgeschlossen. Der Verlauf der Blattentwicklung der Jung- und Altbuchen in der Sonnenkrone war unabhängig von dem O₃-Regime. Der Zeitpunkt (Tag im Jahr), an dem erste Blätter bei den Jung- und Altbuchen sichtbar waren (Austriebsstadium drei), war hochsignifikant ($p \leq 0,001$) von dem Alter, jedoch nicht von dem O₃-Regime, abhängig.

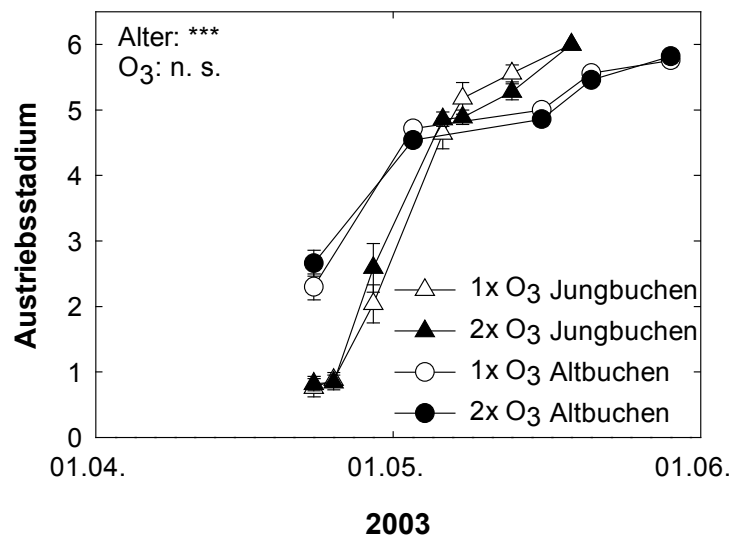


Abb. 3.25: Zeitlicher Verlauf der Blattentwicklung der Jung- und Altbuchen in der Sonnenkrone im Kranzberger Forst im Jahr 2003 anhand der Austriebsstadien (0=Winterknospen, 1=Knospen gestreckt, kein Grün sichtbar, 2=Grüne Blattspitzen an Knospen sichtbar, 3=Erste Blätter sichtbar, gefaltet, 4=Blätter entfaltet, hängend, 5=Blätter waagrecht abstehend, Langtrieb hängend, 6=Blätter voll entwickelt, Langtrieb abstehend, MW \pm SE, n=5-9). Die Signifikanzniveaus beziehen sich auf die statistische Analyse für das Erreichen des Zeitpunkts mit dem Austriebsstadium drei.

3.3.1.2 Seneszenz

Der zeitliche Verlauf der Seneszenz der Jungbuchen in der Schattenkrone war im Jahr 2002 unter dem 2x O₃-Regime tendenziell beschleunigt ($p=0,099$, Abb. 3.26 c). Der

Seneszenzverlauf der Schattenkrone der Altbuchen war hingegen unabhängig von dem O₃-Regime. In der Sonnenkrone wurde weder für die Jung- noch für die Altbuchen eine beschleunigte Seneszenz durch das erhöhte O₃-Regime beobachtet (Abb. 3.26 a).

Das Ende der Vegetationsperiode wurde von RIKKONEN ET AL. (2004) auf den Zeitpunkt festgesetzt, zu dem 50% des Laubs Seneszenzerscheinungen aufwies. In der Schattenkrone bestand im Jahr 2002 in Bezug auf den Zeitpunkt der 50%igen Seneszenz der Bäume ein tendenzieller Unterschied zwischen dem Alter ($p=0,067$) und ein signifikanter Unterschied zwischen den O₃-Regimen ($p=0,017$). Unter dem 2x O₃-Regime war die Seneszenz der Jungbuchen im Vergleich zum 1x O₃-Regime tendenziell beschleunigt ($p=0,051$). In der Sonnenkrone (2002) war der 50% Seneszenzwert bei den Altbuchen zeitlich schneller erreicht ($p\leq 0,001$) als bei den Jungbuchen, jedoch bestand kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden O₃-Regimen.

Im Jahr 2003 wurde eine signifikante Beschleunigung ($p=0,004$) der Seneszenz der Jungbuchen in der Sonnenkrone unter dem 1x O₃-Regime im Vergleich zum 2x O₃-Regime beobachtet (Abb. 3.26 b). Die Sonnenkrone der Altbuchen wies keine signifikante Veränderung im Seneszenzverlauf zwischen den O₃-Regimen auf. Der Zeitpunkt der 50%igen Seneszenz war in der Sonnenkrone von dem Alter ($p\leq 0,001$) und von dem O₃-Regime ($p=0,047$) beeinflusst: Die Jungbuchen wiesen eine beschleunigte Seneszenz im Vergleich zu den Altbuchen auf und die Seneszenz war unter dem 1x O₃-Regime, jedoch nur bei den Jungbuchen, signifikant beschleunigt ($p=0,008$).

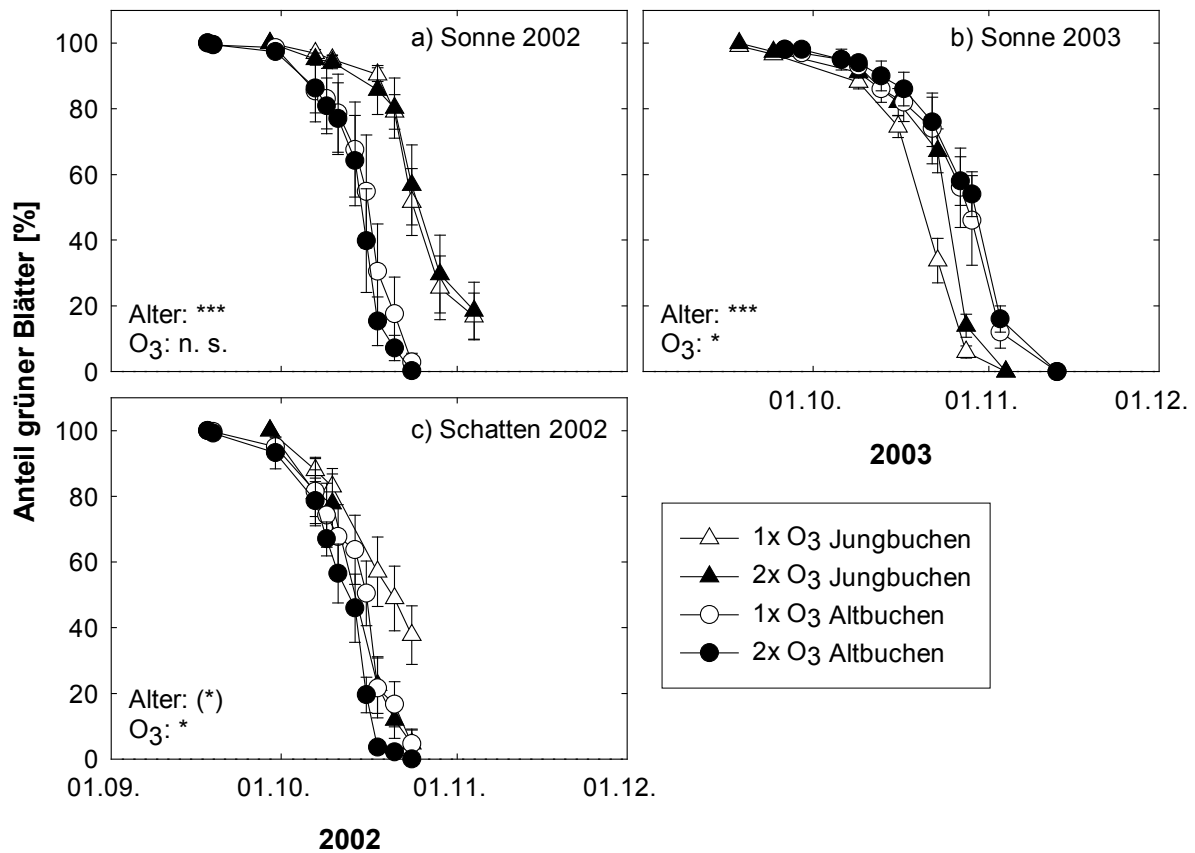


Abb. 3.26: Zeitlicher Verlauf der Seneszenz der Jung- und Altbuchen im Kranzberger Forst im Herbst 2002 in der Schatten- (c) und in der Sonnenkrone (a) sowie im Herbst 2003 in der Sonnenkrone (b, MW \pm SE, n=5-9). Die Bestimmung der Seneszenz erfolgte anhand des prozentualen Anteils der herbstlichen Verfärbung und des Blattverlusts an der im Sommer bestimmten Blattzahl der Jungbuchen. Die Signifikanzniveaus beziehen sich auf die statistische Analyse für das Erreichen des Zeitpunkts der 50%igen Seneszenz.

3.3.1.3 Blattschädigung

Buchen

Die geschädigte Blattfläche (Summe aller visuell bonitierten Schäden) betrug bei den Jungbuchen in der Schattenkrone bis zu 35,7% (1x O₃) und 29,4% (2x O₃) der Laubfläche (Abb. 3.27 a). Die Altbuchen wiesen hingegen nur eine maximale Schädigung der Laubfläche von 16,8% (1x O₃) und 18,9% (2x O₃) auf. Es bestanden jedoch keine statistisch signifikanten Unterschiede in Bezug auf die maximal geschädigte Blattfläche zwischen den Jung- und Altbuchen. Es wurde weder bei den Jungbuchen noch bei den Altbuchen in der Schattenkrone eine Veränderung im Schädigungsverlauf durch das erhöhte O₃-Regime beobachtet. Die maximale Schädigung der Jungbuchen in der Sonnenkrone war tendenziell

höher ($p=0,086$) als jene der Altbuchen (maximal 51,8% bzw. 13,6%, Abb. 3.27 b). Signifikante Veränderungen im Ausmaß der maximalen Schädigung wurden durch das erhöhte O₃-Regime festgestellt ($p=0,017$): Unter dem 1x O₃-Regime wiesen die Jungbuchen ein höheres Ausmaß der Schädigung (maximal 51,8% der Laubfläche) als die Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime (maximal 13,7%) auf ($p=0,050$). Die Sonnenkrone der Altbuchen wies keine erhöhte Schädigung der Laubfläche unter dem 2x O₃-Regime (maximal 13,6%) im Vergleich zur Sonnenkrone der Altbuchen unter dem 1x O₃-Regime (maximal 12,7%) auf.

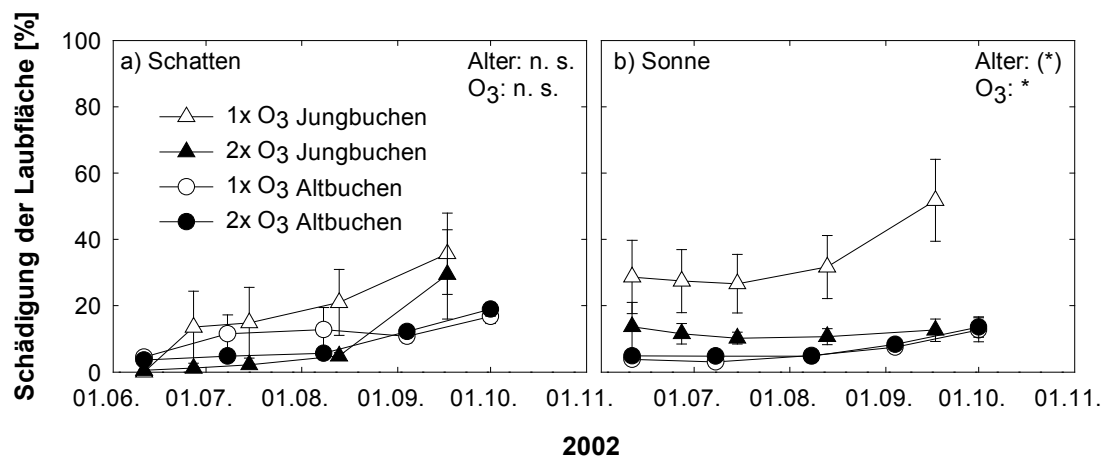


Abb. 3.27: Prozentualer Anteil der geschädigten Blattfläche (Summe aller visuell bonitierten Blattschäden) an der Laubfläche der Jung- und Altbuchen in der Schatten- (a) und Sonnenkrone (b) im Kranzberger Forst im Jahr 2002 (MW \pm SE, n=5-9). Die Signifikanzniveaus beziehen sich auf die statistische Analyse der maximalen Schädigung.

Schädigungen durch Interkostalnekrosen wurden im Jahr 2002 bei den Jungbuchen nicht ermittelt, wogegen bei den Altbuchen das Auftreten von Interkostalnekrosen ab Mitte Juni 2002 beobachtet wurde. Betroffen war nur die Sonnenkrone der Altbuchen (vier Individuen) beider O₃-Regime. Anfang Oktober wiesen die Altbuchen unter dem 1x O₃-Regime eine Schädigung durch Interkostalnekrosen von maximal 3,0% und unter dem 2x O₃-Regime von maximal 1,0% der Laubfläche auf. Die Interkostalnekrosen wurden durch das „Ozone Validation Center“ (Birmensdorf, Schweiz) mikroskopisch und histochemisch teilweise als O₃-bedingte Schädigungen identifiziert. Jedoch war eine zweifelsfreie Unterscheidung zwischen einer O₃-bedingten und durch eine Pilzinfektion hervorgerufene Schädigung nicht immer möglich (VOLLENWEIDER ET AL. 2003 a).

Im Jahr 2003 wurden Blattschädigungen (Summe aller visuell bonitierten Schäden) bei den Jungbuchen bis zu 19,4% der Laubfläche ermittelt. Die Blattschädigung der Schatten- und Sonnenkrone der Altbuchen war im Vergleich zu jener der Jungbuchen mit kleiner 5,0% (L_öw persönliche Mitteilung) deutlich geringer. Bei den Jungbuchen wurden keine

signifikanten Unterschiede in der maximal geschädigten Blattfläche zwischen den O₃-Regimen festgestellt. Die Schädigungen der Laubfläche der Jungbuchen in der Sonnenkrone durch Interkostalnekrosen lag bei maximal 4,8%. Die Laubfläche der Sonnenkrone der Altbuchen, die von Interkostalnekrosen betroffen war, betrug im Jahresverlauf stets weniger als 1,0% (Löw persönliche Mitteilung). Bei den Jungbuchen wurden die Interkostalnekrosen nicht eindeutig als O₃-Symptome durch das „Ozone Validation Center“ (Birmensdorf, Schweiz) mikroskopisch identifiziert, da die Blattproben meist multisymptomal waren (s. Kap. 3.1.1.4). Eine mikroskopische Analyse zur Identifizierung der Interkostalnekrosen der Altbuchen als O₃-Schäden durch das „Ozone Validation Center“ steht noch aus.

Fichten

Die auf die Laubfläche bezogene geschädigte Nadelfläche (Summe aller visuell bonitierten Schäden) der Jungfichten betrug im Jahr 2002 in der Schattenkrone bis zu 83,6% und in der Sonnenkrone bis zu 57,1%. Für die Nadeln der Schatten- und Sonnenkrone der Altfichten wurden nur Schädigungen durch Fraß von kleiner 1,0% der Laubfläche festgestellt. Eine tendenzielle Erhöhung im Ausmaß der Nadelschädigung bestand bei den Jungfichten in der Schattenkrone und bei den Jungfichten in der Sonnenkrone unter dem 1x O₃-Regime im Vergleich zu jenem unter dem 2x O₃-Regime ($p=0,115$ bzw. $p=0,069$). Bei den Altfichten wurde keine Veränderung des Schädigungsverlaufs durch das erhöhte O₃-Regime beobachtet.

3.3.2 Stammdickenzuwachs

Buchen

Im Vergleich des prozentualen Stammdickenzuwachses (bezogen auf SQF) der Jung- und Altbuchen in den Jahren 2002 und 2003 zeigte sich kein signifikanter Einfluss durch das erhöhte O₃-Regime (Tab. 3.22), wobei jedoch in der Schattenkrone der Zuwachs der Stammdicke im Jahr 2002 unter dem 2x O₃-Regime tendenziell erhöht war ($p=0,097$). Im Jahr 2002 war der prozentuale Stammdickenzuwachs der Jungbuchen 2,6fach und jener der Altbuchen 1,7fach höher als im Jahr 2003. Die absoluten Zahlen der SQF wurden für die Jungbuchen in Abb. 3.8 (s. Kap. 3.1.2.1) und für die Altbuchen in Tab. B-7 (s. Anhang) dargestellt.

Ergebnisse

Tab. 3.22: Jährlicher prozentualer Stammdickenzuwachs (bezogen auf die Stammquerschnittsfläche) der Jung- und Altbuchen im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=5-9). Signifikanzen: 2002: O₃: n. s., 2003: O₃: n. s.

	Stammdickenzuwachs 2002 [%]	Stammdickenzuwachs 2003 [%]
<u>Jungbuchen</u>		
1x O ₃ :		
Schatten	4,8 \pm 4,7	-
Sonne	141,2 \pm 22,6	54,9 \pm 10,8
2x O ₃ :		
Schatten	16,3 \pm 3,4	-
Sonne	118,4 \pm 14,1	64,7 \pm 6,6
<u>Altbuchen</u>		
1x O ₃	1,7 \pm 0,7	1,0 \pm 0,4
2x O ₃	1,2 \pm 0,4	0,7 \pm 0,3

Fichten

In den Jahren 2002 und 2003 war kein signifikanter Einfluss des erhöhten O₃-Regimes auf den prozentualen Stammdickenzuwachs (bezogen auf SQF) der Jung- und Altfichten zu beobachten (Tab. 3.23). Der prozentuale Stammdickenzuwachs des Jahres 2002 der Jungfichten war bis zu 2,3fach höher und jener der Altfichten bis zu 3,3fach höher als jener des Jahres 2003. Die Absolutwerte der SQF wurden für die Jungfichten in Abb. 3.8 (s. Kap. 3.1.2.1) und für die Altfichten in Tab. B-7 (s. Anhang) gezeigt.

Tab. 3.23: Jährlicher prozentualer Stammdickenzuwachs (bezogen auf die Stammquerschnittsfläche) der Jung- und Altfichten im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=2-9). In der Schattenkrone wurde für die Jungfichten unter dem 1x O₃-Regime im Vergleich zum Frühjahr 2002 eine Reduktion des Stammdickenzuwachses im Herbst 2002 beobachtet. Vermutlich könnte dies eine Auswirkung der Pilzinfektion sein, obwohl diese visuell nicht an diesen Jungfichten sichtbar war. Unter dem 2x O₃-Regime zeigte ebenfalls eine der insgesamt fünf untersuchten Jungfichten eine Reduktion des Stammdickenzuwachses zu diesem Zeitpunkt, was den hohen SE erklärt. Signifikanzen: 2002: O₃: n. s., 2003: O₃: n. s.

	Stammdickenzuwachs 2002 [%]	Stammdickenzuwachs 2003 [%]
<u>Jungfichten</u>		
1x O ₃ :		
Schatten	-13,3 \pm 4,1	-
Sonne	176,2 \pm 24,0	75,8 \pm 16,8
2x O ₃ :		
Schatten	4,1 \pm 4,9	-
Sonne	169,6 \pm 17,2	94,5 \pm 4,9
<u>Altfichten</u>		
1x O ₃	2,2 \pm 0,6	0,6 \pm 0,6
2x O ₃	1,9 \pm 0,3	0,6 \pm 0,1

3.3.3 Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$), Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz

3.3.3.1 Stabile Isotope ($\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$)

Buchen

Die $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur der Jungbuchen in der Sonnenkrone (1x O₃: $-28,67 \pm 1,09\text{‰}$ und 2x O₃: $-27,94 \pm 0,32\text{‰}$) war im Jahr 2003 signifikant negativer ($p=0,003$) als jene der Sonnenkrone der Altbuchen (1x O₃: $-27,26 \pm 0,13\text{‰}$ und 2x O₃: $-27,30 \pm 0,24\text{‰}$, Abb. 3.28). $\delta^{13}\text{C}$ der Jung- und Altbuchen war nicht durch das erhöhte O₃-Regime verändert. Die Bewässerung der Jungbuchen mit destilliertem Wasser führte vermutlich zu einer Veränderung des $\delta^{18}\text{O}$ -Werts der Blätter, wodurch ein direkter Vergleich jener Werte mit jenen der Altbuchen nicht möglich ist. $\delta^{18}\text{O}$ der Jung- und Altbuchen in der Sonnenkrone war nicht durch das erhöhte O₃-Regime beeinflusst.

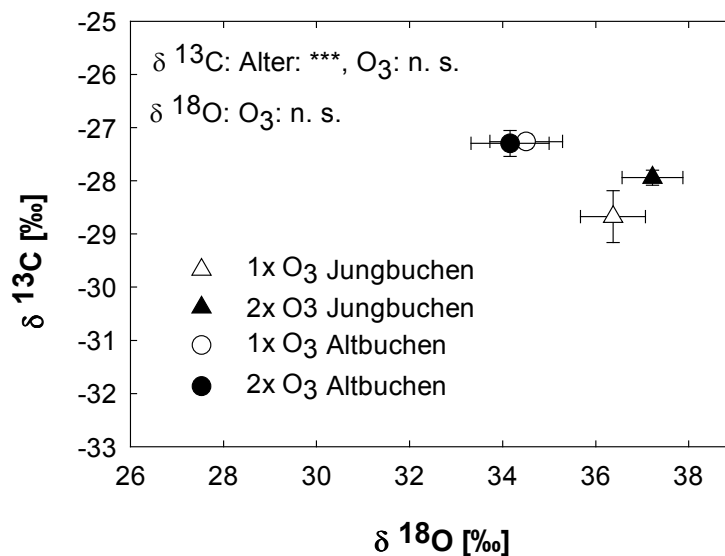


Abb. 3.28: $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ der Jung- und Altbuchen in der Sonnenkrone im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (MW \pm SE, $n=5$).

Fichten

Die $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur der Jungfichten in der Schattenkrone (1x O₃: $-30,99 \pm 0,35\text{‰}$ und 2x O₃: $-30,32 \pm 0,38\text{‰}$) war hochsignifikant negativer ($p \leq 0,001$) als jene der Schattenkrone der Altfichten (1x O₃: $-27,59 \pm 0,38\text{‰}$ und 2x O₃: $-28,07 \pm 0,47\text{‰}$, Abb. 3.29 a). Die $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur der Jungfichten in der Sonnenkrone (1x O₃: $-28,36 \pm 0,24\text{‰}$ und 2x O₃: $-28,62 \pm 0,16\text{‰}$) war signifikant negativer ($p=0,002$) als jene der Sonnenkrone der Altfichten (1x O₃: -

27,11 ± 0,07‰ und 2x O₃: -27,14 ± 0,90‰, Abb. 3.29 b). Das erhöhte O₃-Regime veränderte die δ¹³C- und δ¹⁸O-Isotopie der Jung- und Altfichten weder in der Schatten- noch in der Sonnenkrone. Ein entsprechender Vergleich der δ¹⁸O-Signatur zwischen den Jung- und Altfichten war, wie oben beschrieben, auf Grund der zusätzlichen Bewässerung der Jungfichten (=Änderung der δ¹⁸O-Signatur) nicht möglich.

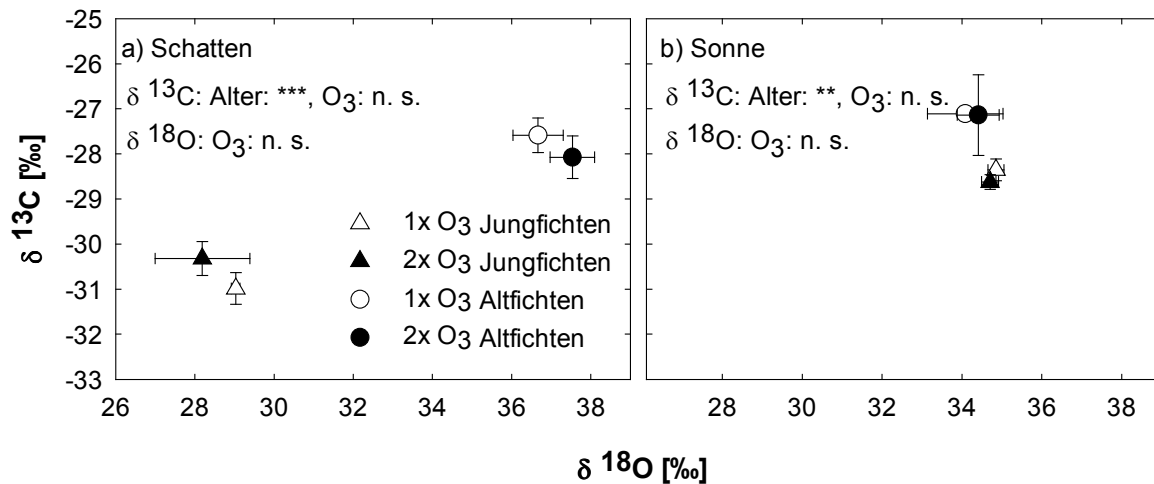


Abb. 3.29: δ¹³C und δ¹⁸O der Jung- und Altfichten in der Schatten- (a) und Sonnenkrone (b) im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (MW ± SE, n=3-5).

3.3.3.2 Blattgaswechsel

Buchen

Die Blattgaswechsellparameter p_{eff} , E_{360} und $g_{\text{H}_2\text{O}}$ der Jung- und Altbuchen in der Sonnenkrone waren im Jahr 2003 nicht signifikant unterschiedlich (Tab. 3.24). Signifikante Reduktionen von 25% bis 58% wurden hingegen bei den Parametern CE ($p=0,008$), A_{360} ($p=0,008$), A_{2000} ($p \leq 0,001$), WUE ($p=0,008$), V_{cmax} ($p=0,004$) und J_{max} ($p \leq 0,001$) der Jungbuchen im Vergleich zu den Altbuchen festgestellt (s. Anhang Tab. B-8). Weder bei den Jung- noch bei den Altbuchen wurden im Blattgaswechsel signifikante Veränderungen durch das erhöhte O₃-Regime ermittelt. Jedoch waren die Blattgaswechsellparameter A_{360} , A_{2000} , E_{360} , $g_{\text{H}_2\text{O}}$ und J_{max} der Jungbuchen um 6% bis 17% sowie die Parameter p_{eff} , $g_{\text{H}_2\text{O}}$ und J_{max} der Altbuchen um 5% bis 60% unter dem 2x O₃-Regime erniedrigt (s. Anhang Tab. B-6). Eine tendenzielle Interaktion ($p=0,076$) zwischen dem Alter und dem O₃-Regime wurden bei dem Blattgaswechsellparametern p_{eff} für die Buchen nachgewiesen (s. Anhang Tab. B-9).

Tab. 3.24: Blattgaswechselfparameter der Jung- und Altbuchen in der Sonnenkrone im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (MW \pm SE, n=3-5). Signifikanzen: ph_{eff} : Alter: n. s., O_3 : n. s., Alter x O_3 : (*), CE: Alter: **, O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., A_{360} : Alter: **, O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., A_{2000} : Alter: ***, O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., E_{360} : Alter: n. s., O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., gH_2O : Alter: n. s., O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., WUE: Alter: **, O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., V_{cmax} : Alter: **, O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., J_{max} : Alter: ***, O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s.

	Jungbuchen 1x O_3	Jungbuchen 2x O_3	Altbuchen 1x O_3	Altbuchen 2x O_3
ph_{eff} [$\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol Photonen}$]	0,029 \pm 0,002	0,033 \pm 0,001	0,032 \pm 0,007	0,013 \pm 0,005
CE [$\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$]	0,032 \pm 0,003	0,041 \pm 0,002	0,049 \pm 0,007	0,066 \pm 0,006
A_{360} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	5,2 \pm 0,9	4,6 \pm 0,9	7,3 \pm 0,7	7,7 \pm 0,8
A_{2000} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	10,5 \pm 1,8	9,8 \pm 1,4	24,3 \pm 2,8	23,4 \pm 0,4
E_{360} [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	1,5 \pm 0,2	1,3 \pm 0,3	1,7 \pm 0,3	1,6 \pm 0,3
gH_2O [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	87,9 \pm 16,6	73,3 \pm 17,7	83,0 \pm 13,6	76,0 \pm 11,8
WUE [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$]	3,3 \pm 0,2	3,5 \pm 0,3	4,7 \pm 0,5	5,0 \pm 0,4
V_{cmax} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	35,6 \pm 7,0	42,5 \pm 1,2	50,8 \pm 3,5	56,5 \pm 2,6
J_{max} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	48,1 \pm 7,8	45,0 \pm 5,8	102,7 \pm 9,1	97,6 \pm 3,2

Fichten

Die Jungfichten besaßen im Jahr 2003 um 20% bis 74% höhere Blattgaswechselwerte in den Parametern ph_{eff} ($p=0,020$), E_{360} ($p=0,063$) und gH_2O ($p=0,063$) als die Altfichten (Tab. 3.25 und s. Anhang Tab. B-10). A_{360} , A_{2000} , WUE, V_{cmax} und J_{max} waren bei den verschiedenen Altersstufen nicht signifikant unterschiedlich. In den ermittelten Gaswechselfparametern wurden bei den Jung- und Altfichten keine signifikanten Unterschiede durch das erhöhte O_3 -Regime gemessen. Jedoch wurde bei den Jungfichten eine tendenzielle Erhöhung in A_{2000} ($p=0,077$) und in J_{max} ($p=0,079$) unter dem 2x O_3 -Regime ermittelt. Tendenziell ($p=0,123$) bestand eine Interaktion zwischen dem Alter und dem O_3 -Regime in Bezug auf den Blattgaswechselfparameter ph_{eff} der Fichten (s. Anhang Tab. B-11).

Tab. 3.25: Blattgaswechselfparameter der Jung- und Altfichten in der Sonnenkrone im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (MW \pm SE, n=1-3). Signifikanzen: ph_{eff} : Alter: *, O_3 : n. s., Alter x O_3 : (*), A_{360} : Alter: n. s., O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., A_{2000} : Alter: n. s., O_3 : (*), Alter x O_3 : n. s., E_{360} : Alter: (*), O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., gH_2O : Alter: (*), O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., WUE: Alter: n. s., O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., V_{cmax} : Alter: n. s., O_3 : n. s., Alter x O_3 : n. s., J_{max} : Alter: n. s., O_3 : (*), Alter x O_3 : n. s.

	Jungfichten 1x O_3	Jungfichten 2x O_3	Altfichten 1x O_3	Altfichten 2x O_3
ph_{eff} [$\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol Photonen}$]	0,014 \pm 0,003	0,010 \pm 0,001	0,006 \pm 0,001	0,008 \pm 0,001
A_{360} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	1,7 \pm 0,3	1,8 \pm 0,5	1,0 \pm 0,6	1,4 \pm 0,1
A_{2000} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	5,1 \pm 0,6	7,1 \pm 0,8	5,1 \pm 1,6	5,8
E_{360} [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	0,5 \pm 0,1	0,5 \pm 0,2	0,2 \pm 0,1	0,3 \pm 0,1
gH_2O [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	24,2 \pm 4,5	23,2 \pm 9,2	6,4 \pm 3,9	13,2 \pm 3,3
WUE [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$]	3,4 \pm 0,2	3,7 \pm 0,7	5,0 \pm 0,9	4,9 \pm 1,2
V_{cmax} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	11,9 \pm 3,2	11,1 \pm 3,4	11,9 \pm 6,2	13,2 \pm 2,7
J_{max} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	23,6 \pm 2,8	34,1 \pm 3,5	27,3 \pm 5,3	29,2 \pm 1,5

Integration der Photosyntheseparameter

Buchen

Die Regression von g_{H_2O} und A_{360} zeigte, dass die Jungbuchen bei gleicher g_{H_2O} wie die Altbuchen tendenziell eine niedrigere Photosyntheserate aufwiesen (=niedrigere intrinsische WUE - IWUE -, Abb. 3.30): Die Steigungen der Regressionsgeraden der Jungbuchen mit $0,048 \text{ mmol H}_2\text{O} / \mu\text{mol CO}_2$ ($R^2=0,88$) und die der Altbuchen mit $0,071 \text{ mmol H}_2\text{O} / \mu\text{mol CO}_2$ ($R^2=0,87$) waren tendenziell voneinander verschieden ($p=0,112$). Die Steigungen der Regressionsgeraden durch die Wertepaare des $1x \text{ O}_3$ - und $2x \text{ O}_3$ -Regimes ($0,051 \text{ mmol H}_2\text{O} / \mu\text{mol CO}_2$ bzw. $0,071 \text{ mmol H}_2\text{O} / \mu\text{mol CO}_2$) waren nicht signifikant voneinander verschieden.

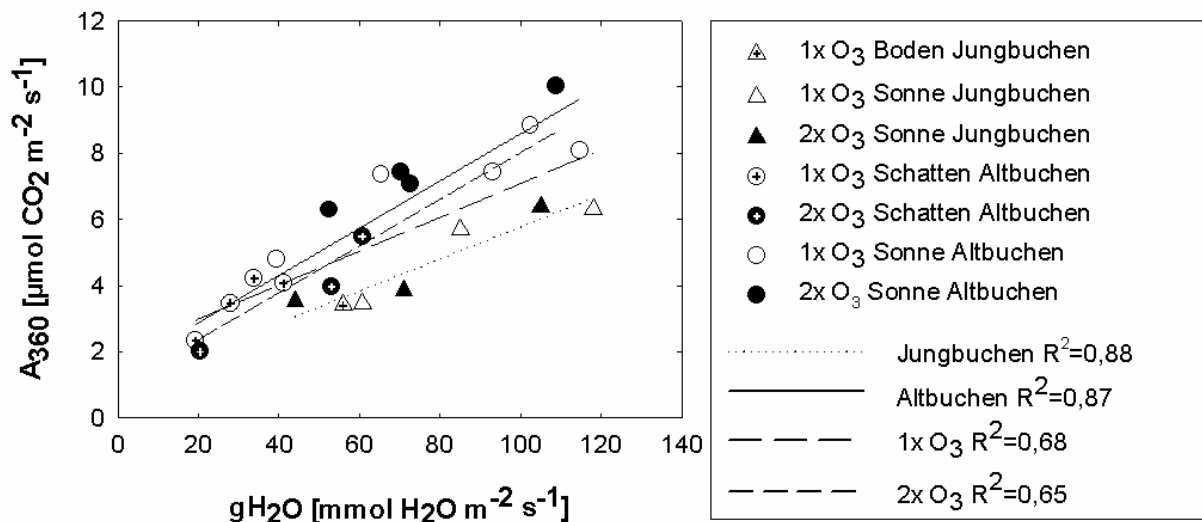


Abb. 3.30: Beziehung zwischen der stomatären Leitfähigkeit (g_{H_2O}) und der Netto- CO_2 -Assimilationsrate bei $360 \mu\text{l l}^{-1} \text{ CO}_2$ und Lichtsättigung (A_{360}) der Jung- und Altbuchen im Kranzberger Forst im Jahr 2003 ($n=1-5$).

Die Beziehung zwischen V_{cmax} und J_{max} der Jung- und Altbuchen war tendenziell unterschiedlich (Abb. 3.31, $p=0,079$): Die Steigung betrug $0,6519$ für die Werte der Jungbuchen und $1,798$ für die Werte der Altbuchen. Die Steigung der Regressionsgeraden durch die Wertepaare, die für die Jung- und Altbuchen unter den beiden O_3 -Regime ermittelt wurden, waren nicht signifikant unterschiedlich ($1x \text{ O}_3$: $2,108$ und $2x \text{ O}_3$: $1,515$).

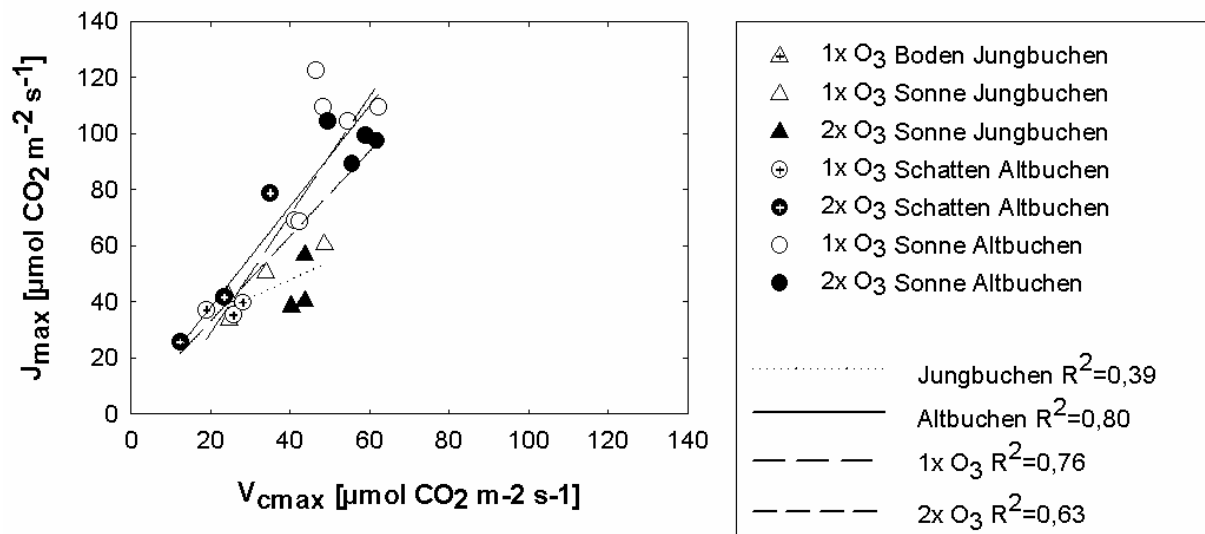


Abb. 3.31: Beziehung zwischen der maximalen katalytischen Aktivität der RubisCO (V_{cmax}) und der Kapazität der Regeneration des CO_2 -Akzeptors (in Abhängigkeit von der Elektronentransportrate) bei Lichtsättigung (J_{max}) der Jung- und Altbuchen im Kranzberger Forst (KF) im Jahr 2003 ($n=1-5$).

Fichten

Die Jungfichten wiesen bei gleicher g_{H_2O} wie die Altfichten eine signifikant niedrigere Photosyntheserate auf (=niedrigere IWUE, Abb. 3.32): Die Steigungen der Regressionsgeraden der Jungfichten mit $0,056 \text{ mmol } H_2O / \mu\text{mol } CO_2$ ($R^2=0,85$) und die der Altfichten mit $0,124 \text{ mmol } H_2O / \mu\text{mol } CO_2$ ($R^2=0,87$) waren hochsignifikant voneinander verschieden ($p \leq 0,001$). Die Steigungen der Regressionsgeraden durch die Wertepaare des 1x O₃- und 2x O₃-Regimes ($0,061 \text{ mmol } H_2O / \mu\text{mol } CO_2$ bzw. $0,064 \text{ mmol } H_2O / \mu\text{mol } CO_2$) waren ähnlich.

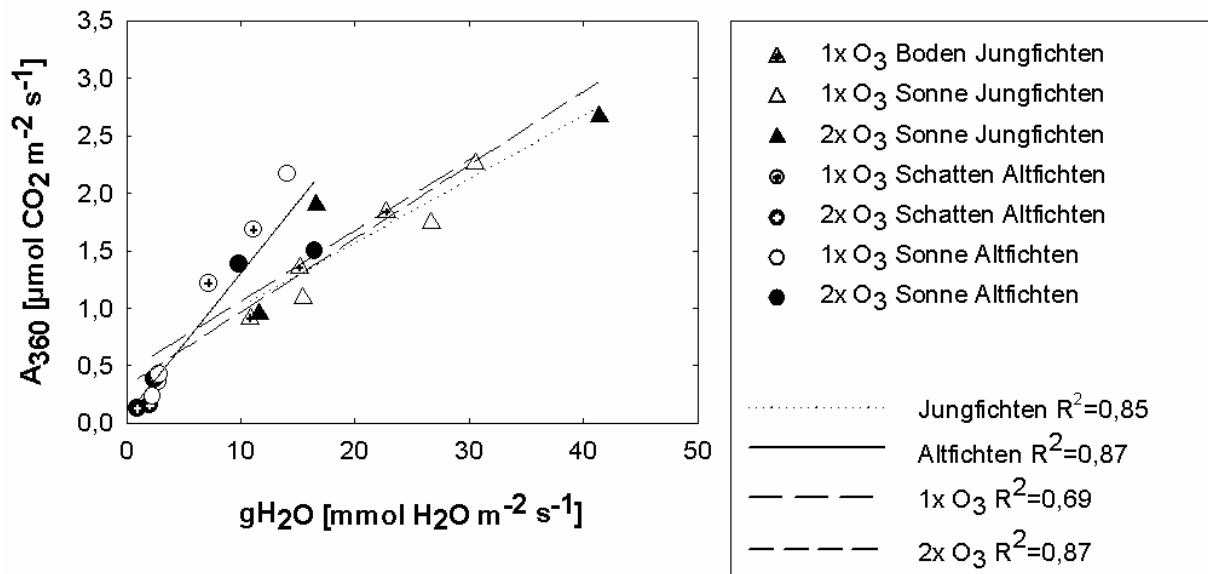


Abb. 3.32: Beziehung zwischen der stomatären Leitfähigkeit (g_{H_2O}) und der Netto-CO₂-Assimilationsrate bei 360 $\mu\text{l l}^{-1}$ CO₂ und Lichtsättigung (A_{360}) der Jung- und Altfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2003 (n=2-3).

Die Steigungen der Regressionsgerade durch die Wertepaare V_{cmax} und J_{max} der Jung- und Altfichten waren nicht signifikant unterschiedlich (Steigungen: 0,9325 bzw. 0,9274, Abb. 3.33). Zudem wurden keine signifikanten Unterschiede für die Steigungen der Regressionsgerade von V_{cmax} und J_{max} der Jung- und Altfichten zwischen den beiden O₃-Regimen ermittelt (1x O₃: 0,9388 und 2x O₃: 0,7353).

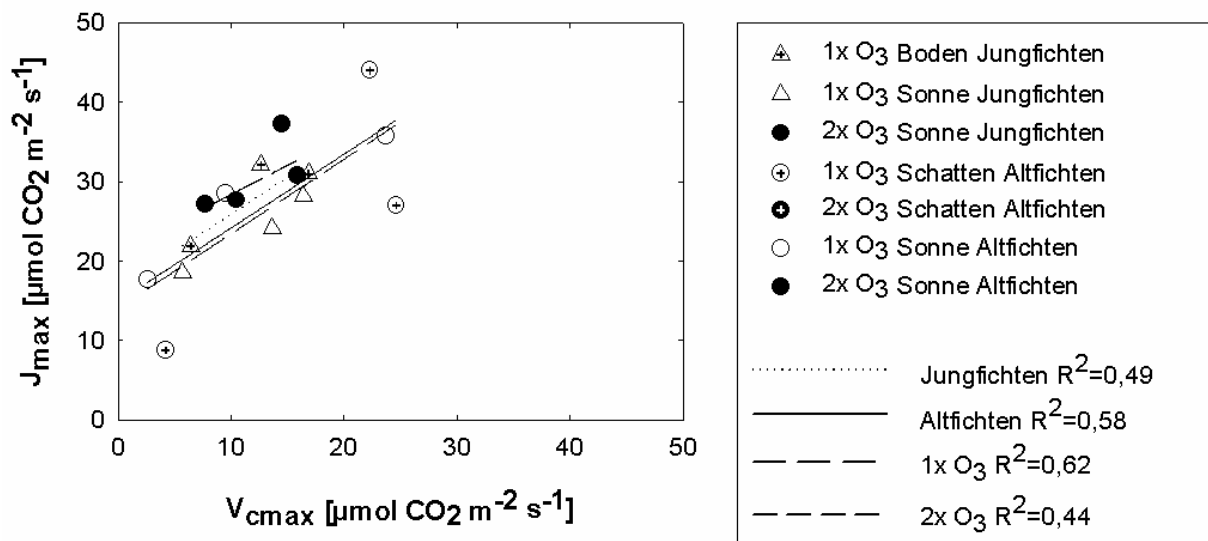


Abb. 3.33: Beziehung zwischen der maximalen katalytischen Aktivität der RubisCO (V_{cmax}) und der Kapazität der Regeneration des CO₂-Akzeptors (in Abhängigkeit von der Elektronentransportrate) bei Lichtsättigung (J_{max}) der Jung- und Altfichten im Kranzberger Forst (KF) im Jahr 2003 (n=2-3).

3.3.3.3 Chlorophyllfluoreszenz

Buchen

Die PS II-Quantenausbeute der Jung- und Altbuchen in der Schattenkrone war im Jahr 2002 mit Werten von $>0,74$ bzw. $>0,78$ ähnlich (Abb. 3.34 a). Die statistische Untersuchung der PS II-Quantenausbeute der Jung- und Altbuchen, die zu ähnlichen Zeitpunkten (Ende Juli und Ende August / Anfang September) gemessen wurden, ermittelte keine signifikanten Unterschiede zwischen den Altersstufen (Tab. 3.26). Signifikante Einschränkungen in der PS II-Quantenausbeute durch das erhöhte O_3 -Regime wurden an einzelnen Messzeitpunkten weder für die Jung- noch für die Altbuchen in der Schattenkrone ermittelt. Die Jungbuchen in der Sonnenkrone besaßen eine niedrigere PS II-Quantenausbeute mit 0,62 bis 0,69 (Minimum bzw. Maximum) als die Altbuchen mit 0,71 bis 0,82 (Minimum bzw. Maximum, Abb. 3.34 b). Die statistische Analyse wies hochsignifikante Unterschiede ($p \leq 0,001$) für die an ähnlichen Zeitpunkten gemessene PS II-Quantenausbeute zwischen den Alterstufen in der Sonnenkrone nach (Tab. 3.26). Ein tendenzieller Einfluss des O_3 -Regimes konnte für den gemeinsamen Messtermin Ende Juli nachgewiesen werden ($p=0,059$). Die Jungbuchen wiesen Ende Juli unter dem $2x O_3$ -Regime eine signifikant erhöhte Quantenausbeute ($p=0,021$) im Vergleich zu den Jungbuchen unter dem $1x O_3$ -Regime auf.

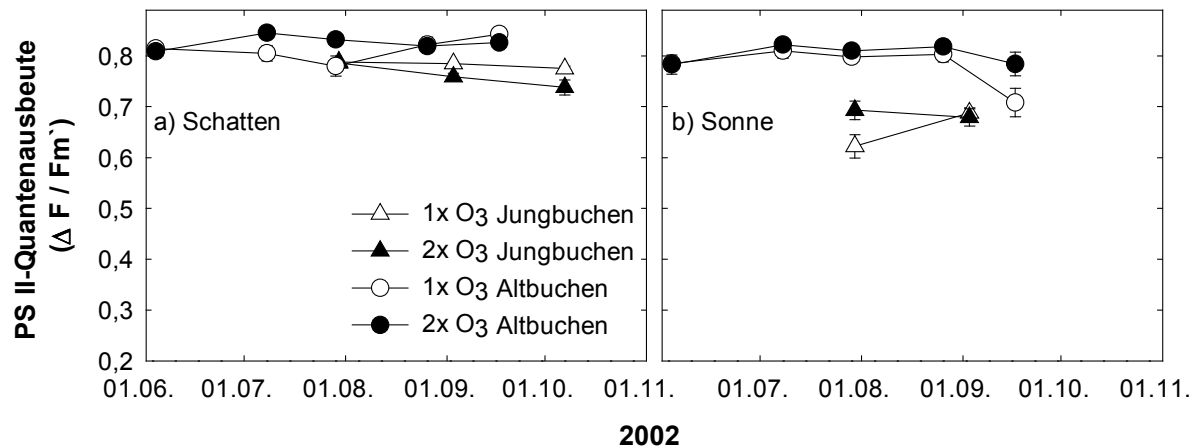


Abb. 3.34: PS II-Quantenausbeute ($\Delta F / F_m'$) der Jung- und Altbuchen in der Schatten- (a) und Sonnenkrone (b) im Kranzberger Forst im Jahr 2002 (Messung am Abend, MW \pm SE, n=5-18).

Tab. 3.26: Statistische Auswertung der signifikanten Effekte der PS II-Quantenausbeute der Jung- und Altbuchen im Kranzberger Forst im Jahr 2002 (Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten).

	Alter	O ₃
<u>Schatten</u>		
Ende Juli	n. s.	n. s.
Ende August / Anfang September	n. s.	n. s.
<u>Sonne</u>		
Ende Juli	***	(*)
Ende August / Anfang September	***	n. s.

Fichten

Die Effizienz der Lichtnutzung für den Elektronentransport im Jahr 2002 war bei den Jung- und Altfichten in der Schattenkrone ähnlich hoch ($>0,79$ bzw. $>0,83$, Abb. 3.35 a). Es wurden keine signifikanten Unterschiede in der PS II-Quantenausbeute zwischen den Jung- und Altfichten bei den Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten (Ende Juli und Ende August / Anfang September) ermittelt (Tab. 3.27). Die Quantenausbeute des PS II der Jung- und Altfichten in der Schattenkrone war nicht signifikant durch das erhöhte O₃-Regime verändert. Die Quantenausbeute der Jungfichten in der Sonnenkrone war hochsignifikant ($p \leq 0,001$) niedriger als jene der Altfichten (Abb. 3.35 b, Tab. 3.27). Ein signifikanter Effekt in der Chlorophyllfluoreszenz durch das erhöhte O₃-Regime wurde für die Jung- und Altfichten in der Sonnenkrone, mit einer Ausnahme im Oktober für die Jungfichten ($p \leq 0,001$), nicht festgestellt.

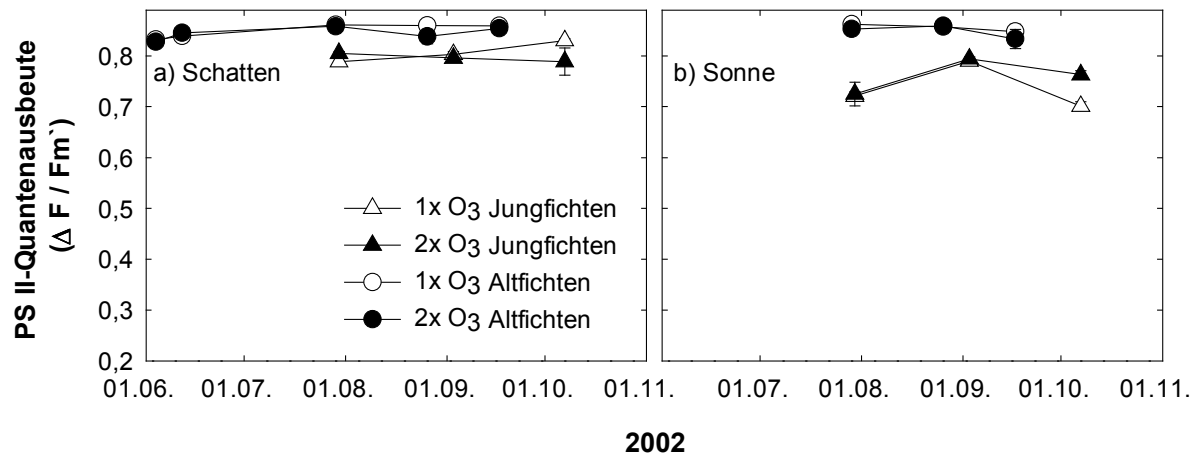


Abb. 3.35: PS II-Quantenausbeute ($\Delta F / F_m'$) der Jung- und Altfichten in der Schatten- (a) und Sonnenkrone (b) im Kranzberger Forst im Jahr 2002 (Messung am Abend, MW \pm SE, n=1-21).

Tab. 3.27: Statistische Auswertung der signifikanten Effekte der PS II-Quantenausbeute der Jung- und Altfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2002 (Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten).

	Alter	O ₃
<u>Schatten</u>		
Ende Juli	n. s.	n. s.
Ende August / Anfang September	n. s.	n. s.
<u>Sonne</u>		
Ende Juli	***	n. s.
Ende August / Anfang September	***	n. s.

3.4 Untersuchungen an Jungbäumen innerhalb der Szenario-Skalierung

3.4.1 Phänologie und Schadsymptome an Blättern

3.4.1.1 Austrieb

Jungbuchen

Das Austriebsverhalten der Jungbuchen im Kranzberger Forst wurde im Jahr 2003 im Zeitverlauf nicht durch das erhöhte O₃-Regime beeinflusst (Abb. 3.36 b). Bei den Jungbuchen in den Phytotronen war, im Gegensatz zum ersten Jahr der O₃-Begasung (2002), im zweiten Jahr (2003) eine signifikante Verzögerung ($p=0,043$) der Blattentwicklung der Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zu jener der Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime zu beobachten (Abb. 3.36 a, b). Der Zeitpunkt (Tag im Jahr), an dem erste Blätter bei den Jungbuchen im Jahr 2003 sichtbar waren (Austriebsstadium drei), war bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst hochsignifikant ($p \leq 0,001$) früher erreicht als bei jenen

in den Phytotronen (Abb. 3.36 b). Es wurde ein verspäteter Austrieb durch das erhöhte O₃-Regime nur bei den Jungbuchen in den Phytotronen nachgewiesen (p=0,039).

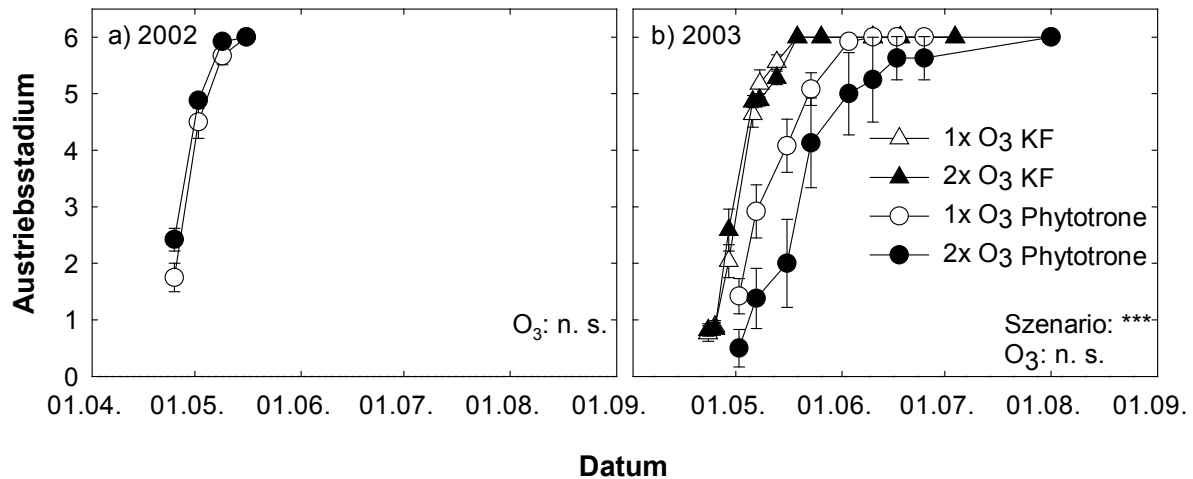


Abb. 3.36: Zeitlicher Verlauf der Blattentwicklung der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b) anhand der Austriebsstadien (0=Winterknospen, 1=Knospen gestreckt, kein Grün sichtbar, 2=Grüne Blattspitzen an Knospen sichtbar, 3=Erste Blätter sichtbar, gefaltet, 4=Blätter entfaltet, hängend, 5=Blätter waagrecht abstehend, Langtrieb hängend, 6=Blätter voll entwickelt, Langtrieb abstehend, MW ± SE, n=9-24). Die Signifikanzniveaus beziehen sich auf die statistische Analyse für das Erreichen des Zeitpunkts mit dem Austriebsstadium drei.

Jungfichten

Der zeitliche Verlauf des Nadelaustriebs der Jungfichten im Kranzberger Forst und der Jungfichten in den Phytotronen war im Jahr 2003 nicht durch das erhöhte O₃-Regime verändert (Abb. 3.37). Das Austriebsstadium drei (beginnendes Längenwachstum der Triebe) war bei den Jungfichten im Kranzberger Forst hochsignifikant (p≤0,001) schneller erreicht als bei jenen Jungfichten in den Phytotronen. Der Zeitpunkt des beginnenden Längenwachstums war sowohl für die Jungfichten im Kranzberger Forst als auch für die Jungfichten nicht durch das O₃-Regime beeinflusst.

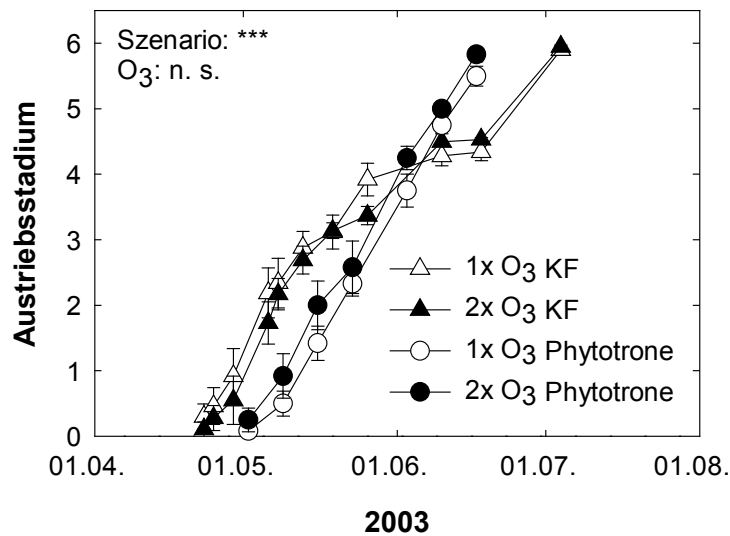


Abb. 3.37: Zeitlicher Verlauf der Nadelentwicklung der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen im Jahr 2003 anhand der Austriebsstadien (0=Winterknospen, Knospen geschlossen, nicht verdickt, 1=Knospen verdickt, grüne Nadeln schimmern durch Knospenhülle hindurch, 2=Knospen infolge Verdickung aufgeplatzt, Knospenhülle teilweise abgeworfen, 3=Längenwachstum der Triebe beginnt, 4=Fortgeschrittenes Längenwachstum der Triebe, 5=Nadeln der neuen Triebe leicht abgespreizt, 6=Längenwachstum des Triebs abgeschlossen, Auftreten neuer Knospenanlagen am Spitzentrieb, MW \pm SE, n=9-12). Die Signifikanzniveaus beziehen sich auf die statistische Analyse für das Erreichen des Zeitpunkts mit dem Austriebsstadium drei.

3.4.1.2 Seneszenz

Bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst war im Jahr 2002 kein Unterschied im Seneszenzverlauf zwischen den O₃-Regimen zu beobachten, wogegen die Seneszenz der Jungbuchen im Kranzberger Forst im Jahr 2003 unter dem 1x O₃-Regime im Vergleich zu jener der Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime signifikant ($p=0,004$) beschleunigt war (Abb. 3.38 a, b). Die herbstliche Blattverfärbung der Jungbuchen in den Lysimetern war im Jahr 2003 nicht durch das erhöhte O₃-Regime verändert (Abb. 3.38 b). Ein durch das 2x O₃-Regime bedingter hochsignifikanter beschleunigter Seneszenzverlauf ($p\leq 0,001$) wurde jedoch bei den Jungbuchen in den Phytotronen im Jahr 2002 beobachtet (Abb. 3.38 a). Der Zeitpunkt, an dem 50% der Blätter im Jahr 2002 seneszent waren (cf. RIIKONEN ET AL. 2004, s. Kap. 3.3.1.2), setzte bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst im Vergleich zu jenem Zeitpunkt für die Jungbuchen in den Phytotronen signifikant verspätet ein ($p=0,013$, Abb. 3.38 a). Unter dem erhöhten O₃ trat der Zeitpunkt der 50%igen Seneszenz der Jungbuchen nicht signifikant früher ein, jedoch war eine tendenzielle Beschleunigung bei den Jungbuchen in den Phytotronen zu beobachten ($p=0,144$). Im Jahr 2003 wurde bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst eine hochsignifikante beschleunigte Seneszenz ($p\leq 0,001$) im Vergleich zu jener der Jungbuchen in den Lysimetern festgestellt (bezogen auf das Datum, an dem 50%

der Blätter seneszent waren), jedoch bestand kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden O₃-Regimen (Abb. 3.38 b).

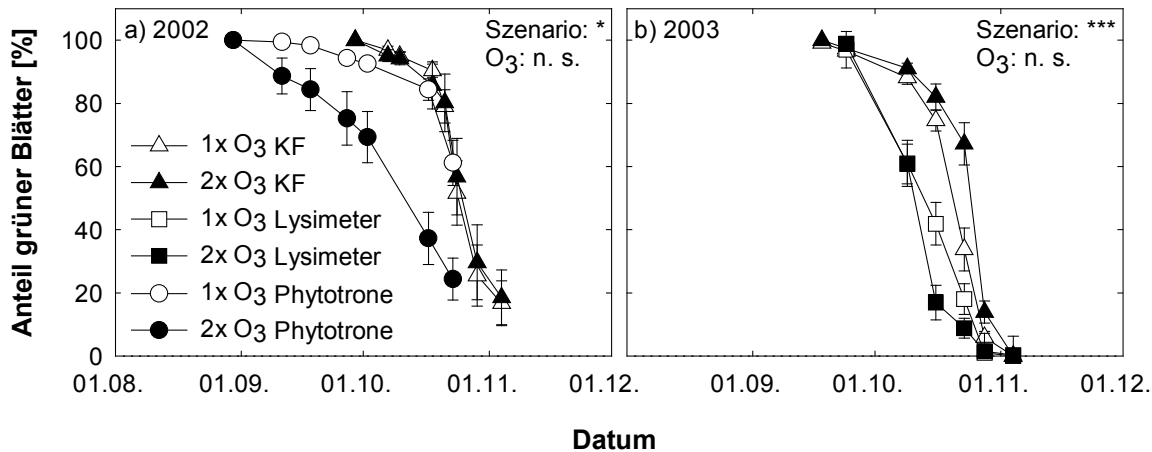


Abb. 3.38: Zeitlicher Verlauf der Seneszenz der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen im Herbst 2002 (a) und 2003 (b, MW ± SE, n=5-16). Die Bestimmung der Seneszenz erfolgte anhand des prozentualen Anteils der herbstlichen Verfärbung und des Blattverlusts an der im Sommer bestimmten Blattzahl der Jungbuchen. Die Signifikanzniveaus beziehen sich auf die statistische Analyse für das Erreichen des Zeitpunkts der 50%igen Seneszenz.

3.4.1.3 Blattschädigung

Jungbuchen

Für die Jungbuchen in den verschiedenen Szenarien wurde jeweils der Anteil der Nekrosen an der Laubfläche bestimmt (s. Kap. 2.5.2). Im Jahr 2002 war die durch Nekrosen geschädigte Laubfläche der Jungbuchen im Kranzberger Forst bis Anfang August mit bis zu 7,0% größer als jene der Jungbuchen in den Phytotronen mit maximal 0,6% (Abb. 3.39). Mitte August war die maximal durch Nekrosen geschädigte Blattfläche der Jungbuchen im Kranzberger Forst und der Jungbuchen in den Phytotronen mit ca. 6% jedoch nicht signifikant unterschiedlich. Zu den einzelnen Messzeitpunkten wurden weder bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst noch bei jenen in den Phytotronen signifikante Veränderungen in Bezug auf die Bildung der nekrotischen Blattfläche durch das erhöhte O₃-Regime beobachtet. Mitte August allerdings war bei den Jungbuchen in den Phytotronen eine tendenzielle Erhöhung der auf die Laubfläche bezogenen prozentualen Schädigung ($p=0,146$) durch Nekrosen unter dem 2x O₃-Regime zu beobachten, wogegen dies bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst nicht festgestellt wurde.

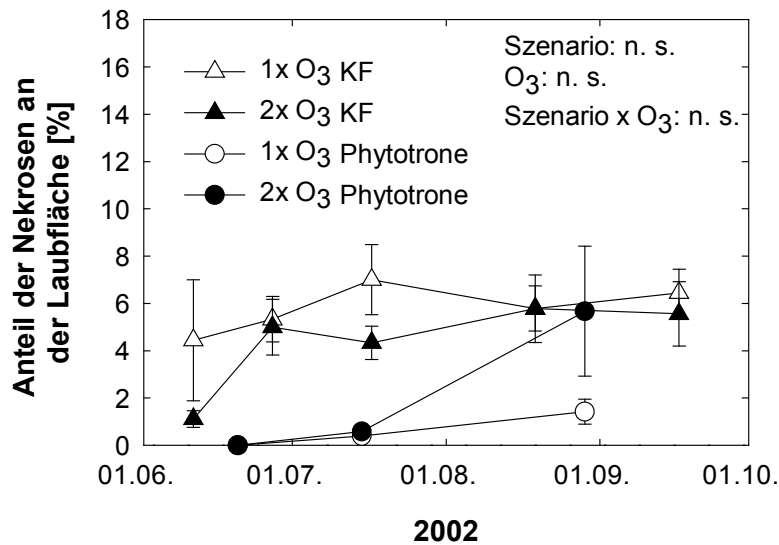


Abb. 3.39: Prozentualer Anteil der Schädigung der Laubfläche der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen durch Nekrosen im Jahr 2002 (MW \pm SE, n=9-18). Die Signifikanzniveaus beziehen sich auf die statistische Analyse für die maximale Schädigung.

3.4.2 Stammzuwachs, Biomasse, Kronenvolumen und Raumbesetzung

3.4.2.1 Stammdickenzuwachs

Jungbuchen

Im Jahr 2002 war der prozentuale Stammdickenzuwachs (bezogen auf die SQF) der Jungbuchen im Kranzberger Forst (1x O₃: 141,2 \pm 22,6% und 2x O₃: 118,4 \pm 14,1%) signifikant ($p=0,005$) geringer als jener der Jungbuchen in den Phytotronen (1x O₃: 223,6 \pm 24,0% und 2x O₃: 166,1 \pm 24,6%, Tab. 3.28). Das O₃-Regime hatte einen tendenziellen Einfluss auf den Stammdickenzuwachs der Jungbuchen ($p=0,074$), wobei dies v. a. bei den Jungbuchen in den Phytotronen festgestellt wurde ($p=0,114$). Der prozentuale Stammdickenzuwachs der Jungbuchen im Kranzberger Forst war im Jahr 2003 ähnlich wie jener der Jungbuchen in den Phytotronen. Der prozentuale Zuwachs der Stammdicke der Jungbuchen in den Lysimetern war hingegen hochsignifikant ($p \leq 0,001$) höher als jener der Jungbuchen im Kranzberger Forst oder als jener der Jungbuchen in den Phytotronen. Es wurde ein signifikanter Einfluss des erhöhten O₃ auf den Zuwachs der Stammdicke der Jungbuchen nachgewiesen ($p=0,014$): Die Jungbuchen in den Lysimetern und die Jungbuchen in den Phytotronen wiesen unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zu jenen unter dem 1x O₃-Regime signifikant geringere Stammdickenzuwächse ($p=0,039$ bzw. $p=0,048$) auf. Zudem war eine Interaktion zwischen den Szenarien und dem O₃-Regime in Bezug auf den Stammdickenzuwachs der Jungbuchen zu ermitteln (s. Anhang Tab. B-12). Die

Ergebnisse

absoluten Zahlen der SQF der Jungbuchen im Kranzberger Forst, in den Lysimetern und in den Phytotronen wurden in Kap. 3.1.2.1, Kap. 3.2.2.1 bzw. Tab. B-13 (s. Anhang) gezeigt.

Tab. 3.28: Jährlicher prozentualer Stammdickenzuwachs (bezogen auf die Stammquerschnittsfläche) der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=1-16). Signifikanz: 2002: Szenario: **, O₃: (*), Szenario x O₃: n. s., 2003: Szenario: ***, O₃: *, Szenario x O₃: *.

	Stammdickenzuwachs 2002 [%]	Stammdickenzuwachs 2003 [%]
1x O ₃ KF	141,2 \pm 22,6	54,9 \pm 10,8
2x O ₃ KF	118,4 \pm 14,1	64,7 \pm 6,6
1x O ₃ Lysimeter	-	93,9 \pm 2,0
2x O ₃ Lysimeter	-	67,2 \pm 23,0
1x O ₃ Phytotrone	223,6 \pm 24,0	76,9 \pm 12,5
2x O ₃ Phytotrone	166,1 \pm 24,6	31,0 \pm 10,2

Jungfichten

Der jährliche prozentuale Stammdickenzuwachs 2002 (bezogen auf SQF) der Jungfichten war bei jenen in den Phytotronen signifikant höher als bei jenen im Kranzberger Forst ($p=0,002$, Tab. 3.29). Eine O₃-bedingte Reduktion im prozentualen Stammdickenzuwachs 2002 der Jungfichten wurde weder bei jenen im Kranzberger Forst noch bei jenen in den Phytotronen beobachtet. Im Jahr 2003 war der prozentuale Stammdickenzuwachs der Jungfichten in den Phytotronen geringer als jener der Jungfichten im Kranzberger Forst ($p=0,014$) und O₃ besaß einen signifikanten Einfluss auf den Zuwachs der Stammdicke ($p=0,010$), wobei dies v. a. durch eine Erhöhung des prozentualen Stammzuwachses der Jungfichten in den Phytotronen bewirkt wurde ($p\leq 0,001$). Die Absolutwerte der SQF der Jungfichten im Kranzberger Forst und in den Phytotronen wurden in Kap. 3.1.2.1 bzw. in Tab. B-13 (s. Anhang) dargestellt.

Tab. 3.29: Jährlicher prozentualer Stammdickenzuwachs (bezogen auf die Stammquerschnittsfläche) der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=9). Signifikanz: 2002: Szenario: **, O₃: n. s., Szenario x O₃: n. s., 2003: Szenario: *, O₃: *, Szenario x O₃: n. s.

	Stammdickenzuwachs 2002 [%]	Stammdickenzuwachs 2003 [%]
1x O ₃ KF	176,2 \pm 24,0	75,8 \pm 16,8
2x O ₃ KF	169,6 \pm 17,2	94,5 \pm 4,9
1x O ₃ Phytotrone	271,2 \pm 38,3	30,1 \pm 5,6
2x O ₃ Phytotrone	258,4 \pm 27,0	64,2 \pm 4,0

3.4.2.2 Biomasse

Jungbuchen

Die Gesamtbiomasse der Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Phytotronen war zu Beginn der Versuche im Jahr 2002 die gleiche (s. Kap. 2.6.2 und Kap. 3.1.2.3). Im Herbst 2003 war die Gesamtbiomasse der Jungbuchen im Kranzberger Forst und der Jungbuchen

in den Phytotronen im Mittel betrachtet nicht signifikant unterschiedlich (Abb. 3.40). Jedoch war die Gesamtbiomasse der Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime (17,79 ± 0,70 g) und jene der Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime (16,72 ± 2,22 g) im Kranzberger Forst im Vergleich zu jener der Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime (27,46 ± 5,36 g) in den Phytotronen tendenziell niedriger (p=0,110 bzw. p=0,083). Es wurde eine Reduktion der Gesamtbiomasse der Jungbuchen durch das erhöhte O₃-Regime bei den Jungbuchen in den Phytotronen nachgewiesen (p=0,020).

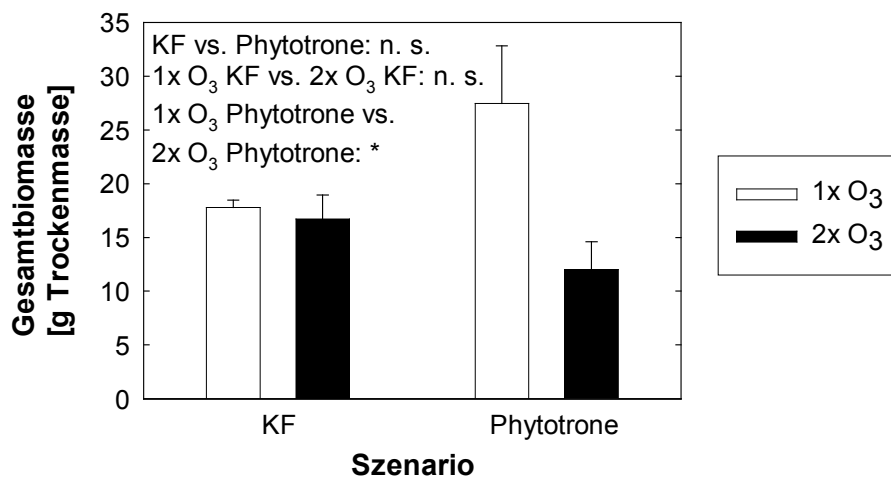


Abb. 3.40: Gesamtbiomasse der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen zum Ende der Untersuchung im Herbst 2003 (MW + SE, n=9).

Bei der Unterteilung der Gesamtbiomasse in die ober- und unterirdische Biomasse und speziell in die Blatt-, die Achsen-, die Feinwurzel- und die Grobwurzelbiomasse wurden z. T. Unterschiede zwischen den Jungbuchen im Kranzberger Forst und den Jungbuchen in den Phytotronen deutlich (Abb. 3.41): Die Blatt- (p=0,089) und die Feinwurzelbiomasse (p=0,009) der Jungbuchen im Kranzberger Forst war im Vergleich zu jenen Biomassen der Jungbuchen in den Phytotronen erhöht, während die Achsenbiomasse der Jungbuchen im Kranzberger Forst im Vergleich zu jener der Jungbuchen in den Phytotronen tendenziell niedriger war (p=0,103). Die ober- und die unterirdische Biomasse sowie die Grobwurzelbiomasse der Jungbuchen waren bei jenen im Kranzberger Forst und jenen in den Phytotronen nicht signifikant unterschiedlich. Es wurde ein Einfluss des erhöhten O₃-Regimes auf die oberirdische Biomasse (p=0,051), die unterirdische Biomasse (p=0,006), die Blatt- (p=0,038), die Achsen- (p=0,074), die Feinwurzel- (p=0,264) und die Grobwurzelbiomasse (p=0,005) bei den Jungbuchen nachgewiesen, wobei ein reduzierender Einfluss v. a. bei den Jungbuchen in den Phytotronen beobachtet wurde: Die oberirdische Biomasse der Jungbuchen in den Phytotronen war unter dem 2x O₃-Regime zu 54,3%

($p=0,038$), die unterirdische Biomasse zu 58,3% ($p=0,013$), die Blatt- zu 63,7% ($p=0,017$), die Achsen- zu 52,1% ($p=0,052$), die Feinwurzel- zu 62,5% ($p=0,023$) und die Grobwurzelbiomasse zu 57,8% ($p=0,013$) im Vergleich zu jenen Biomassen der Jungbuchen unter dem 1x O₃-Regime reduziert. Die statistisch signifikant ermittelten Interaktionseffekte zwischen den Szenarien und O₃-Regimen wurden in Tab. B-14 (s. Anhang) dargestellt.

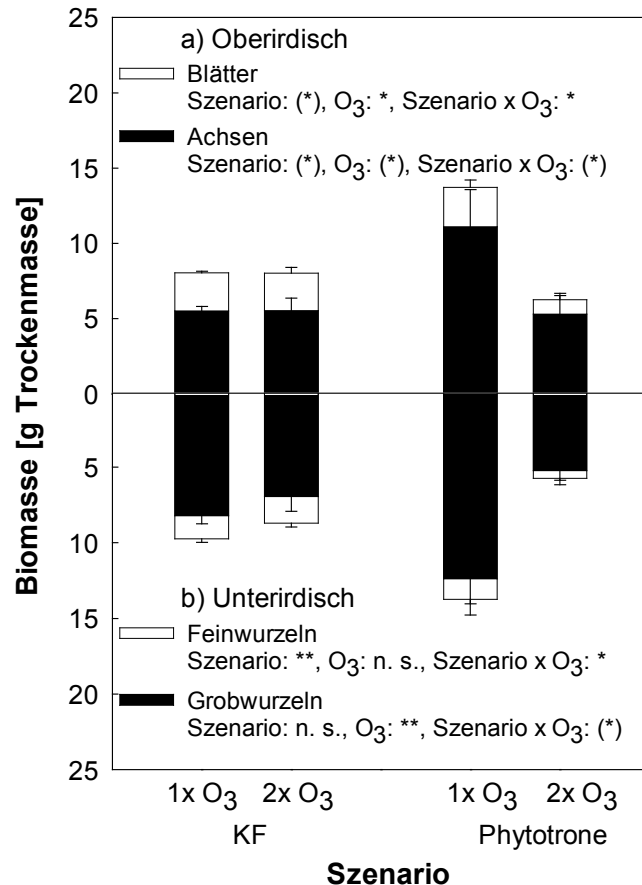


Abb. 3.41: Ober- und unterirdische Biomasse (a bzw. b) der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen zum Ende der Untersuchung im Herbst 2003 (MW + SE, n=9).

Das Wurzel / Sprossverhältnis der Jungbuchen im Kranzberger Forst (1x O₃: $1,22 \pm 0,07$ und 2x O₃: $1,12 \pm 0,06$) und jenes der Jungbuchen in den Phytotronen (1x O₃: $1,06 \pm 0,07$ und 2x O₃: $1,02 \pm 0,11$) war nicht signifikant unterschiedlich. Zudem wurden keine signifikanten Veränderungen in diesem Verhältnis bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst und bei jenen in den Phytotronen durch das erhöhte O₃-Regime beobachtet.

Das Fein- / Grobwurzelverhältnis war bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst mit $0,19 \pm 0,03$ und $0,27 \pm 0,04$ (1x O₃ bzw. 2x O₃) im Vergleich zu jenem der Jungbuchen in den Phytotronen (1x O₃: $0,11 \pm 0,01$ und 2x O₃: $0,09 \pm 0,01$) signifikant höher ($p \leq 0,001$). Ein Einfluss auf das Fein- / Grobwurzelverhältnis der Jungbuchen durch das erhöhte O₃-Regime

wurde weder für die Jungbuchen im Kranzberger Forst noch für die Jungbuchen in den Phytotronen nachgewiesen.

Jungfichten

Die Gesamtbiomasse der Jungfichten im Kranzberger Forst war im Vergleich zu jener der Jungfichten in den Phytotronen im Jahr 2003 signifikant erhöht ($p=0,037$, Abb. 3.42). Es wurde eine tendenzielle Erhöhung in der Gesamtbiomasse durch das erhöhte O_3 -Regime ermittelt ($p=0,096$), wobei dies v. a. bei den Jungfichten im Kranzberger Forst beobachtet wurde ($p=0,064$).

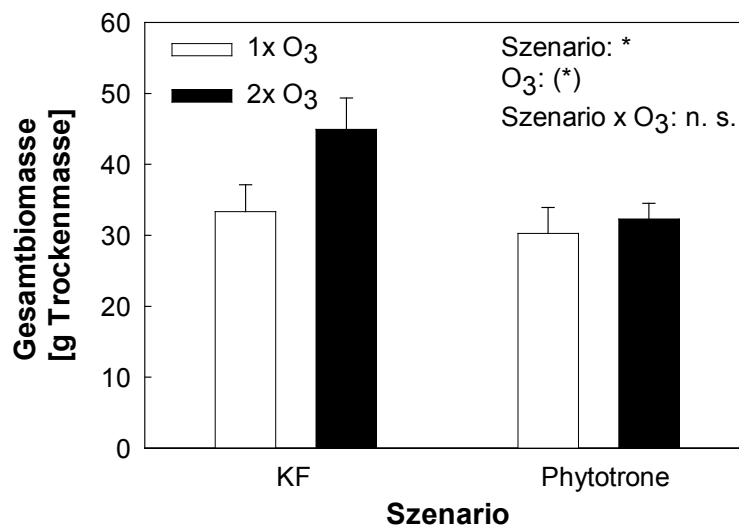


Abb. 3.42: Gesamtbiomasse der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen zum Ende der Untersuchung im Herbst 2003 (MW + SE, $n=9$).

Die oberirdische Biomasse war tendenziell ($p=0,111$) zwischen jener der Jungfichten im Kranzberger Forst und jener der Jungfichten in den Phytotronen verschieden (Abb. 3.43): Die oberirdische Biomasse der Jungfichten im Kranzberger Forst ($1x O_3$: $22,80 \pm 2,59$ g und $2x O_3$: $30,00 \pm 3,09$ g) war im Vergleich zu jener der Jungfichten in den Phytotronen ($1x O_3$: $21,79 \pm 2,63$ g und $2x O_3$: $22,63 \pm 1,51$ g) erhöht. Die unterirdische Biomasse ($p=0,004$), die Achsen- ($p=0,017$) und die Feinwurzelbiomasse ($p \leq 0,001$) waren ebenfalls bei den Jungfichten im Kranzberger Forst höher als bei jenen Jungfichten in den Phytotronen. Die Nadel- und Grobwurzelbiomasse der Jungfichten im Kranzberger Forst und jene der Jungfichten in den Phytotronen waren ähnlich. In Bezug auf die Biomasse der Jungfichten wurde sowohl für die oberirdische Biomasse ($p=0,117$), die unterirdische Biomasse ($p=0,032$), die Achsen- ($p=0,063$), die Feinwurzel- ($p=0,115$) als auch für die Grobwurzelbiomasse ($p=0,082$) ein O_3 -Effekt nachgewiesen. Unter dem $2x O_3$ -Regime

wurde eine tendenzielle Erhöhung der oberirdischen Biomasse ($p=0,089$), der unterirdischen Biomasse ($p=0,053$), der Achsen- ($p=0,053$) und der Grobwurzelbiomasse ($p=0,099$) der Jungfichten im Kranzberger Forst im Vergleich zu jenen der Jungfichten unter dem 1x O₃-Regime ermittelt, wogegen die Jungfichten in den Phytotronen keine Beeinflussung durch das erhöhte O₃-Regime in der ober- und unterirdischen sowie in der Achsen-Biomasseentwicklung aufwiesen. Die Feinwurzelbiomasse der Jungfichten im Kranzberger Forst und jene der Jungfichten in den Phytotronen war unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zu der Feinwurzelbiomasse jener Jungfichten unter dem 1x O₃-Regime tendenziell erhöht ($p=0,091$ bzw. $p=0,160$). Die Nadelbiomasse der Jungfichten wurde hingegen weder bei den Jungfichten im Kranzberger Forst noch bei den Jungfichten in den Phytotronen durch das erhöhte O₃-Regime verändert.

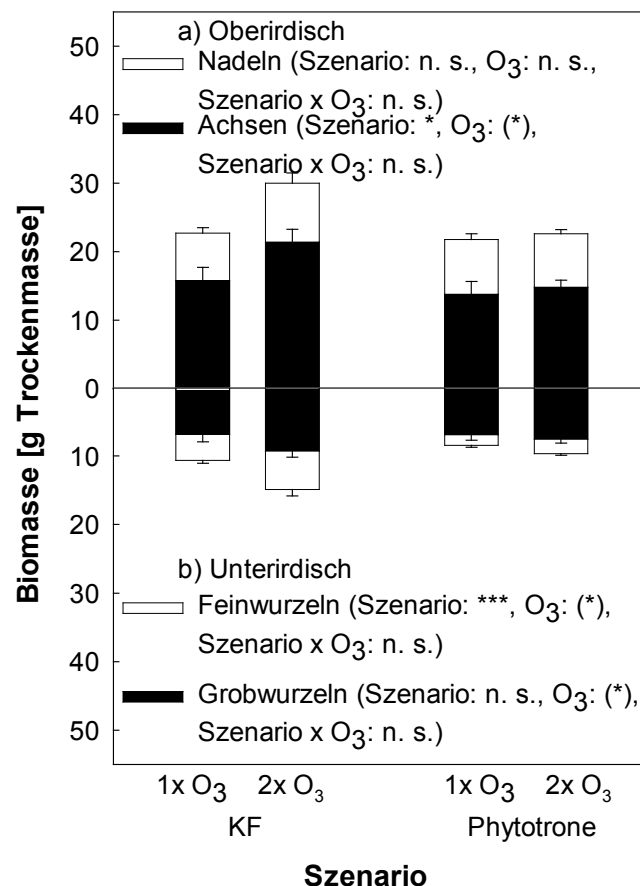


Abb. 3.43: Ober- und unterirdische Biomasse (a bzw. b) der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen zum Ende der Untersuchung im Herbst 2003 (MW + SE, n=9).

Zwischen dem Wurzel / Sprossverhältnis der Jungfichten im Kranzberger Forst und jenem der Jungfichten in den Phytotronen wurden signifikante Unterschiede festgestellt ($p=0,010$), jedoch lagen die Werte für das Verhältnis zwischen $0,39 \pm 0,01$ und $0,51 \pm 0,05$ in einer

engen Spannbreite (Tab. 3.30). Das erhöhte O₃-Regime veränderte das Wurzel / Sprossverhältnis der Jungfichten im Kranzberger Forst und jenes der Jungfichten in den Phytotronen nicht.

Tab. 3.30: Wurzel / Sprossverhältnis der Jungfichten im Kranzberger Forst und in den Phytotronen zum Ende der Untersuchung im Herbst 2003 (MW ± SE, n=9). Signifikanzen: Szenario: **, O₃: n. s., Szenario x O₃: n. s.

	Wurzel / Sprossverhältnis 1x O ₃	Wurzel / Sprossverhältnis 2x O ₃
Kranzberger Forst	0,47 ± 0,02	0,51 ± 0,05
Phytotrone	0,39 ± 0,01	0,43 ± 0,02

Das Fein- / Grobwurzelverhältnis der Jungfichten im Kranzberger Forst war hochsignifikant ($p \leq 0,001$) unterschiedlich zu jenem der Jungfichten in den Phytotronen: Die Jungfichten im Kranzberger Forst (1x O₃: 0,63 ± 0,09 und 2x O₃: 0,60 ± 0,09) wiesen etwa zwei- bis dreifach größere Verhältnisse auf als die Jungfichten in den Phytotronen (1x O₃: 0,21 ± 0,02 und 2x O₃: 0,28 ± 0,03). Durch das erhöhte O₃-Regime wurde weder das Fein- / Grobwurzelverhältnis der Jungfichten im Kranzberger Forst noch jenes der Jungfichten in den Phytotronen verändert.

3.4.2.3 Kronenvolumen

Jungbuchen

Das Kronenvolumen der Jungbuchen im Kranzberger Forst (1x O₃: 0,0028 ± 0,0004 m³ und 2x O₃: 0,0026 ± 0,0006 m³) war im Vergleich zu jenem der Jungbuchen in den Phytotronen (1x O₃: 0,0043 ± 0,0013 m³ und 2x O₃: 0,0040 ± 0,0007 m³) im Jahr 2002 tendenziell kleiner ($p=0,176$). Es wurde keine Veränderung des Kronenvolumens durch das erhöhte O₃-Regime in den beiden Szenarien festgestellt. Im Jahr 2003 war das Kronenvolumen der Jungbuchen im Kranzberger Forst mit 0,0044 ± 0,0003 m³ unter dem 1x O₃-Regime und mit 0,0047 ± 0,0007 m³ unter dem 2x O₃-Regime hochsignifikant ($p \leq 0,001$) kleiner als jenes der Jungbuchen in den Lysimetern (1x O₃: 0,0078 ± 0,0009 m³ und 2x O₃: 0,0086 ± 0,0008 m³) und tendenziell kleiner ($p=0,083$) als jenes der Jungbuchen in den Phytotronen (1x O₃: 0,0071 ± 0,0017 m³ und 2x O₃: 0,0034 ± 0,0012 m³). Das Kronenvolumen der Jungbuchen in den Lysimetern und jenes der Jungbuchen in den Phytotronen war nicht signifikant unterschiedlich. Eine Beeinflussung des Kronenvolumens durch das erhöhte O₃-Regime wurde weder bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst noch bei jenen in den Lysimetern oder bei jenen in den Phytotronen beobachtet.

Jungfichten

Das Kronenvolumen der Jungfichten im Kranzberger Forst und der Jungfichten in den Phytotronen war im Jahr 2002 nicht signifikant unterschiedlich. Im Kranzberger Forst betrug es für die Jungfichten unter dem 1x O₃-Regime $0,0071 \pm 0,0015 \text{ m}^3$ und unter dem 2x O₃-Regime $0,0102 \pm 0,0008 \text{ m}^3$ sowie für die Jungfichten in den Phytotronen $0,0078 \pm 0,0017 \text{ m}^3$ (1x O₃) und $0,0067 \pm 0,0016 \text{ m}^3$ (2x O₃). Das O₃-Regime besaß einen Einfluss auf das Kronenvolumen der Jungfichten im Kranzberger Forst: Unter dem 2x O₃-Regime wurde eine tendenzielle Erhöhung ($p=0,083$) im Kronenvolumen der Jungfichten festgestellt. Im Jahr 2003 war das Kronenvolumen der Jungfichten im Kranzberger Forst (1x O₃: $0,0085 \pm 0,0012 \text{ m}^3$ und 2x O₃: $0,0117 \pm 0,0019 \text{ m}^3$) im Vergleich zu jenem der Jungfichten in den Phytotronen (1x O₃: $0,0120 \pm 0,0019 \text{ m}^3$ und 2x O₃: $0,0141 \pm 0,0017 \text{ m}^3$) tendenziell kleiner ($p=0,090$). Eine tendenzielle Erhöhung ($p=0,169$) im Kronenvolumen unter dem 2x O₃-Regime wurde, wie im Jahr zuvor, bei den Jungfichten im Kranzberger Forst beobachtet.

3.4.2.4 Effizienz der Raumbesetzung

Jungbuchen

Die Effizienz der Raumbesetzung der Jungbuchen im Kranzberger Forst und der Jungbuchen in den Phytotronen, welche das oberirdische Konkurrenzverhalten beschreibt, war ähnlich (Tab. 3.31). Die Jungbuchen zeigten unabhängig von dem Szenario und von den O₃-Regimen eine Raumbesetzung zwischen $0,46 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ (Minimum) und $0,58 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ (Maximum).

Tab. 3.31: Raumbesetzung der Jungbuchen im Jahr 2003 im Kranzberger Forst und in den Phytotronen (MW \pm SE, n=6-9). Signifikanzen: Szenario: n. s., O₃: n. s., Szenario x O₃: n. s.

	Raumbesetzung 1x O ₃ [m ³ kg ⁻¹]	Raumbesetzung 2x O ₃ [m ³ kg ⁻¹]
Kranzberger Forst	$0,56 \pm 0,05$	$0,58 \pm 0,05$
Phytotrone	$0,51 \pm 0,04$	$0,46 \pm 0,14$

Jungfichten

Für die Jungfichten im Kranzberger Forst wurde mit $0,37 \pm 0,02 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ (1x O₃) und $0,39 \pm 0,05 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ (2x O₃) eine hochsignifikant ($p \leq 0,001$) geringere Effizienz der Raumbesetzung als für die Jungfichten in den Phytotronen mit $0,53 \pm 0,04 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ (1x O₃) und $0,62 \pm 0,06 \text{ m}^3 \text{ kg}^{-1}$ (2x O₃) ermittelt. Durch das erhöhte O₃-Regime wurde weder die Effizienz der Raumbesetzung der Jungfichten im Kranzberger Forst noch jene der Jungfichten in den Phytotronen signifikant verändert.

3.4.3 Spezifische Blattfläche

Jungbuchen

Im Jahr 2002 war die SLA der Jungbuchen im Kranzberger Forst und der Jungbuchen in den Phytotronen ähnlich (Tab. 3.32). Es wurden keine signifikanten Unterschiede durch das erhöhte O₃-Regime in der SLA der Jungbuchen im Kranzberger Forst oder bei jenen in den Phytotronen ermittelt. Im Jahr 2003 wurde eine hochsignifikante Erniedrigung ($p \leq 0,001$) der SLA bei den Jungbuchen in den Lysimetern im Vergleich zu den Jungbuchen im Kranzberger Forst und zu den Jungbuchen in den Phytotronen nachgewiesen. Die Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Phytotronen wiesen ähnliche SLA-Werte wie im Jahr zuvor auf. Ein signifikanter Einfluss des O₃ auf die SLA der Jungbuchen wurde auch im Jahr 2003 nicht beobachtet.

Tab. 3.32: Spezifische Blattfläche (SLA) der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen im Jahr 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=5-10). Signifikanzen: 2002: Szenario: n. s., O₃: n. s., Szenario x O₃: n. s., 2003: Szenario: ***, O₃: n. s., Szenario x O₃: n. s.

	SLA 2002 [m ² kg ⁻¹]	SLA 2003 [m ² kg ⁻¹]
<i>KF</i>		
1x O ₃	24,09 \pm 0,64	22,43 \pm 0,85
2x O ₃	23,86 \pm 0,39	23,51 \pm 0,62
<i>Lysimeter</i>		
1x O ₃	-	14,21 \pm 0,56
2x O ₃	-	14,84 \pm 0,47
<i>Phytotrone</i>		
1x O ₃	24,73 \pm 0,65	22,52 \pm 0,85
2x O ₃	22,78 \pm 1,21	23,15 \pm 1,24

Jungfichten

Die Jungfichten im Kranzberger Forst und die Jungfichten in den Phytotronen wiesen keine signifikanten Unterschiede in der SLA auf (Tab. 3.33). Die SLA der Jungfichten im Kranzberger Forst und jene der Jungfichten in den Phytotronen blieb durch das erhöhte O₃-Regime unbeeinflusst.

Tab. 3.33: Spezifische Blattfläche (SLA) der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen im Jahr 2003 (MW \pm SE, n=2-9). Signifikanzen: Szenario: n. s., O₃: n. s., Szenario x O₃: n. s.

	SLA [m ² kg ⁻¹]
<i>KF</i>	
1x O ₃	7,63 \pm 0,20
2x O ₃	7,53 \pm 0,19
<i>Phytotrone</i>	
1x O ₃	7,66 \pm 0,31
2x O ₃	7,80 \pm 0,17

3.4.4 Photosynthetische Leistungsfähigkeit: Blattgaswechsel und Chlorophyllfluoreszenz

3.4.4.1 Blattgaswechsel

Jungbuchen

Die untersuchten Blattgaswechselfparameter A_{360} und gH_2O der Jungbuchen waren von dem Szenario unabhängig (Tab. 3.34). Es wurde jedoch ein Einfluss auf A_{360} und gH_2O der Jungbuchen durch das erhöhte O_3 -Regime nachgewiesen ($p=0,037$ bzw. $p=0,020$), wobei der Unterschied zwischen den O_3 -Regimen bei den Jungbuchen in den Phytotronen am größten war: Bei den Jungbuchen in den Phytotronen wurde unter dem $2x O_3$ -Regime eine signifikante Reduktion von 74% ($p=0,028$) für A_{360} für gH_2O und von 51% ($p=0,004$) ermittelt. A_{2000} der Jungbuchen wurde nicht signifikant durch das Szenario, jedoch durch das O_3 -Regime beeinflusst ($p=0,007$): Bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Lysimetern wurden ähnliche Werte zwischen den O_3 -Regimen ermittelt, wogegen signifikante Reduktionen ($p=0,008$) in A_{2000} bei den Jungbuchen in den Phytotronen von $13,3 \pm 1,1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ unter dem $1x O_3$ -Regime auf $5,7 \pm 0,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ unter dem $2x O_3$ -Regime ermittelt wurden. E_{360} der Jungbuchen war tendenziell abhängig von dem Szenario ($p=0,071$): Es bestanden Unterschiede zwischen den Jungbuchen im Kranzberger Forst ($1x O_3$: $1,5 \pm 0,2 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $2x O_3$: $1,3 \pm 0,3 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und den Jungbuchen in den Phytotronen ($1x O_3$: $2,8 \pm 0,2 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $2x O_3$: $1,9 \pm 0,5 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $p=0,057$) sowie zwischen den Jungbuchen in den Lysimetern ($1x O_3$: $1,8 \pm 0,5 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $2x O_3$: $1,4 \pm 0,4 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und den Jungbuchen in den Phytotronen ($p=0,130$). Es wurden keine signifikanten Unterschiede in E_{360} der Jungbuchen zwischen den O_3 -Regimen ermittelt. WUE war durch das Szenario beeinflusst: Hochsignifikante Unterschiede ($p \leq 0,001$) traten zwischen den Jungbuchen im Kranzberger Forst ($1x O_3$: $3,3 \pm 0,2 \mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$ und $2x O_3$: $3,5 \pm 0,3 \mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$) und den Jungbuchen in den Phytotronen ($1x O_3$: $1,7 \pm 0,2 \mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$ und $2x O_3$: $0,7 \pm 0,003 \mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$) sowie zwischen den Jungbuchen in den Lysimetern ($1x O_3$: $3,4 \pm 0,4 \mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$ und $2x O_3$: $2,5 \pm 0,4 \mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$) und den Jungbuchen in den Phytotronen auf. Die Jungbuchen im Kranzberger Forst und die Jungbuchen in den Lysimetern unterschieden sich hinsichtlich der WUE nicht voneinander. Ein reduzierender Einfluss durch das erhöhte O_3 -Regime auf die WUE der Jungbuchen wurde nachgewiesen ($p=0,034$), wobei dieser Effekt v. a. bei den Jungbuchen in den Phytotronen beobachtet wurde ($p=0,003$). V_{cmax} der Jungbuchen im Kranzberger Forst ($1x O_3$: $35,6 \pm 7,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $2x O_3$: $42,5 \pm 1,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und der Jungbuchen in den Lysimetern ($1x O_3$: $44,3 \pm 5,9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $2x O_3$: $40,5 \pm 15,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) waren ähnlich. Signifikante

Unterschiede in V_{cmax} bestanden hingegen zwischen den Jungbuchen im Kranzberger Forst ($p \leq 0,001$) und den Jungbuchen in den Lysimetern ($p=0,002$) im Vergleich zu V_{cmax} der Jungbuchen in den Phytotronen. Durch das erhöhte O_3 -Regime wurde V_{cmax} der Jungbuchen nur bei jenen in den Phytotronen signifikant reduziert ($p=0,014$). J_{max} der Jungbuchen war bei jenen im Kranzberger Forst, bei jenen in den Lysimetern und bei jenen in den Phytotronen ähnlich. Ein Einfluss durch das erhöhte O_3 -Regime auf J_{max} der Jungbuchen wurde jedoch nachgewiesen ($p=0,017$), wobei dieser Effekt vorwiegend durch die signifikante Reduktion ($p=0,015$) von 62% unter dem 2x O_3 -Regime bei den Jungbuchen in den Phytotronen bestimmt wurde. Zwischen den Szenarien und den O_3 -Regimen bestand für J_{max} eine statistisch signifikante Interaktion ($p=0,045$, s. Anhang Tab. B-15).

Tab. 3.34: Blattgaswechselformparameter der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen im Jahr 2003 (MW \pm SE, $n=3-4$). Signifikanzen (A_{360} , A_{2000} , E_{360} , $g\text{H}_2\text{O}$, WUE, J_{max} mittels Allgemeinem Linearem Modell, V_{cmax} mittels T-Test): A_{360} : Szenario: n. s., O_3 : *, Szenario x O_3 : n. s., A_{2000} : Szenario: n. s., O_3 : **, Szenario x O_3 : n. s., E_{360} : Szenario: (*), O_3 : n. s., Szenario x O_3 : n. s., $g\text{H}_2\text{O}$: Szenario: n. s., O_3 : *, Szenario x O_3 : n. s., WUE: Szenario: ***, O_3 : *, Szenario: n. s., V_{cmax} : Szenario: KF vs. Lysimeter: n. s., KF vs. Phytotrone: ***, Lysimeter vs. Phytotrone: **, 1x O_3 KF vs. 2x O_3 KF: n. s., 1x O_3 Lysimeter vs. 2x O_3 Lysimeter: n. s., 1x O_3 Phytotrone vs. 2x O_3 Phytotrone: *, J_{max} : Szenario: n. s., O_3 : *, Szenario x O_3 : *.

	KF 1x O_3 / 2x O_3	Lysimeter 1x O_3 / 2x O_3	Phytotrone 1x O_3 / 2x O_3
A_{360} [$\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	5,2 \pm 0,9 / 4,6 \pm 0,9	6,0 \pm 2,0 / 3,3 \pm 0,6	4,7 \pm 0,6 / 1,2 \pm 0,3
A_{2000} [$\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	10,5 \pm 1,8 / 9,8 \pm 1,4	11,1 \pm 0,6 / 9,3 \pm 1,7	13,3 \pm 1,1 / 5,7 \pm 0,7
E_{360} [mmol H_2O $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	1,5 \pm 0,2 / 1,3 \pm 0,3	1,8 \pm 0,5 / 1,4 \pm 0,4	2,8 \pm 0,2 / 1,9 \pm 0,5
$g\text{H}_2\text{O}$ [mmol H_2O $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	87,9 \pm 16,6 / 73,3 \pm 17,7	88,4 \pm 18,3 / 62,1 \pm 7,2	116,2 \pm 8,5 / 56,6 \pm 20,0
WUE [$\mu\text{mol CO}_2$ / mol H_2O]	3,3 \pm 0,2 / 3,5 \pm 0,3	3,4 \pm 0,4 / 2,5 \pm 0,4	1,7 \pm 0,2 / 0,7 \pm 0,003
V_{cmax} [$\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	35,6 \pm 7,0 / 42,5 \pm 1,2	44,3 \pm 5,9 / 40,5 \pm 15,2	17,0 \pm 2,7 / 5,3 \pm 0,1
J_{max} [$\mu\text{mol CO}_2$ $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	48,1 \pm 7,8 / 45,0 \pm 5,8	52,6 \pm 3,0 / 47,3 \pm 9,2	55,4 \pm 6,3 / 21,0 \pm 2,2

Jungfichten

A_{360} der Jungfichten war signifikant durch das Szenario beeinflusst ($p=0,024$): Die Jungfichten im Kranzberger Forst wiesen geringere A_{360} -Werte (1x O_3 : 1,7 \pm 0,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und 2x O_3 : 1,8 \pm 0,5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) auf als die Jungfichten in den Phytotronen (1x O_3 : 2,4 \pm 0,2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und 2x O_3 : 2,6 \pm 0,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, Tab. 3.35). Zwischen den O_3 -Regimen war A_{360} der Jungfichten im Kranzberger Forst und der Jungfichten in den Phytotronen ähnlich. A_{2000} der Jungfichten war unabhängig von dem Szenario. Unter dem 2x O_3 -Regime war A_{2000} sowohl bei den Jungfichten im Kranzberger Forst ($p=0,077$) als auch bei den Jungfichten in den Phytotronen ($p=0,129$) tendenziell erhöht. E_{360} , WUE und V_{cmax} der Jungfichten waren weder durch die Szenarien noch durch die O_3 -Regime beeinflusst. Es

traten keine signifikanten Unterschiede bei J_{\max} der Jungfichten in den unterschiedlichen Szenarien auf. Unter dem 2x O₃-Regime war J_{\max} der Jungfichten sowohl im Kranzberger Forst ($p=0,079$) als auch bei jenen in den Phytotronen ($p=0,117$) tendenziell zu 45% bzw. 53% erhöht.

Tab. 3.35: Blattgaswechselfparameter der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen im Jahr 2003 (MW \pm SE, n=2-4). Signifikanzen (A_{360} , A_{2000} , E_{360} , WUE, J_{\max} mittels Allgemeinem Linearem Modell, V_{\max} mittels T-Test): A_{360} : Szenario: *, O₃: n. s., Szenario x O₃: n. s., A_{2000} : Szenario: n. s., O₃: *, Szenario x O₃: n. s., E_{360} : Szenario: n. s., O₃: n. s., Szenario x O₃: n. s., WUE: Szenario: n. s., O₃: n. s., Szenario: n. s., V_{\max} : KF vs. Phytotrone: n. s., 1x O₃ KF vs. 2x O₃ KF: n. s., 1x O₃ Phytotrone vs. 2x O₃ Phytotrone: n. s., J_{\max} : Szenario: n. s., O₃: *, Szenario x O₃: n. s.

	KF		Phytotrone	
	1x O ₃	2x O ₃	1x O ₃	2x O ₃
A_{360} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	1,7 \pm 0,3	1,8 \pm 0,5	2,4 \pm 0,2	2,6 \pm 0,3
A_{2000} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	5,1 \pm 0,6	7,1 \pm 0,8	5,0 \pm 0,5	6,7 \pm 1,0
E_{360} [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	0,5 \pm 0,2	0,5 \pm 0,2	0,6 \pm 0,1	0,7 \pm 0,1
WUE [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$]	3,4 \pm 0,2	3,7 \pm 0,7	4,3 \pm 0,6	3,9 \pm 0,5
V_{\max} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	11,9 \pm 3,2	11,1 \pm 3,4	7,6 \pm 0,6	13,2 \pm 5,4
J_{\max} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	23,6 \pm 2,8	34,1 \pm 3,5	22,4 \pm 2,4	34,3 \pm 7,7

Integration der Gaswechselfparameter

Buchen

Die Steigungen der Regressionsgeraden von $g_{\text{H}_2\text{O}}$ und A_{360} waren für die Jungbuchen im Kranzberger Forst mit 0,047 mmol H₂O / $\mu\text{mol CO}_2$ ($R^2=0,87$), für die Jungbuchen in den Lysimetern mit 0,091 mmol H₂O / $\mu\text{mol CO}_2$ ($R^2=0,70$) und für die Jungbuchen in den Phytotronen mit 0,048 mmol H₂O / $\mu\text{mol CO}_2$, ($R^2=0,86$) nicht signifikant verschieden (=ähnliche IWUE, Abb. 3.44). Keine gute Anpassung besaßen die Regressionsgeraden durch die Wertepaare von $g_{\text{H}_2\text{O}}$ und A_{360} für die Jungbuchen des 1x O₃- und 2x O₃-Regimes (1x O₃: $R^2=0,34$ und 2x O₃: $R^2=0,42$).

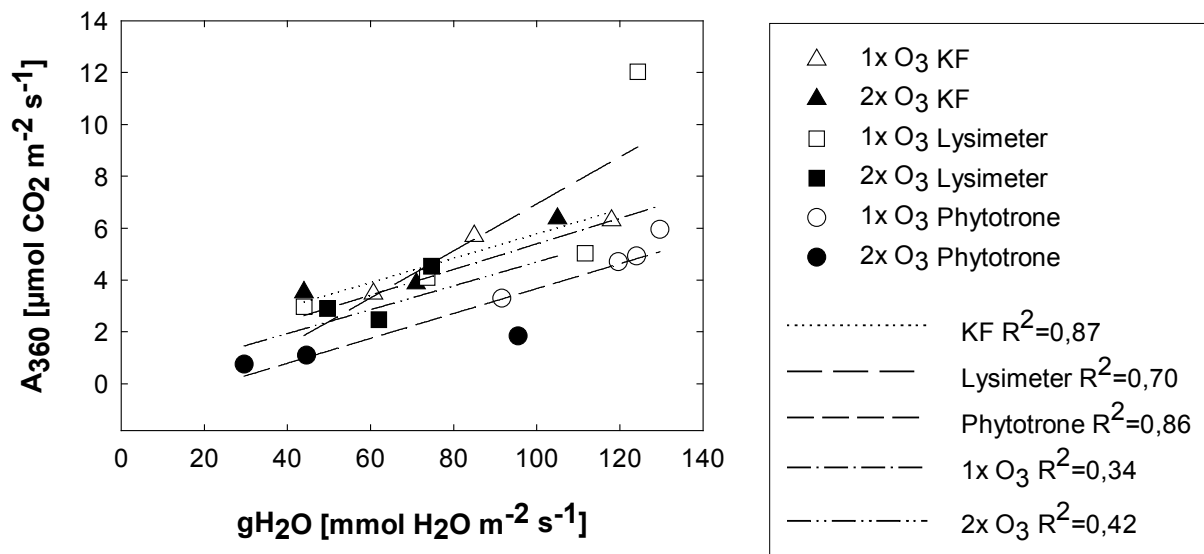


Abb. 3.44: Beziehung zwischen der stomatären Leitfähigkeit (g_{H_2O}) und der Netto- CO_2 -Assimilationsrate bei $360 \mu l l^{-1} CO_2$ und Lichtsättigung (A_{360}) der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen im Jahr 2003 ($n=3-4$).

Die Steigungen der Regressionsgeraden, die durch die Wertepaare von V_{cmax} und J_{max} der Jungbuchen ermittelt wurden, waren für die Jungbuchen im Kranzberger Forst ($R^2=0,43$) und für die Jungbuchen in den Lysimetern ($R^2=0,70$) ähnlich (Steigungen: 0,823 bzw. 0,511, Abb. 3.45). Die Steigung der Regressionsgeraden durch die Wertepaare von V_{cmax} und J_{max} für die Jungbuchen in den Phytotronen (Steigung: 2,737, $R^2=0,96$) war hingegen signifikant unterschiedlich von der Steigung der Regressionsgeraden durch die Werte der Jungbuchen im Kranzberger Forst ($p=0,006$) und in den Lysimetern ($p \leq 0,001$). Ein tendenzieller Unterschied ($p=0,056$) zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden durch die Werte für die Jungbuchen des 1x O₃-Regimes (Steigung: 0,142) und des 2x O₃-Regimes (Steigung: 0,657) wurde ermittelt.

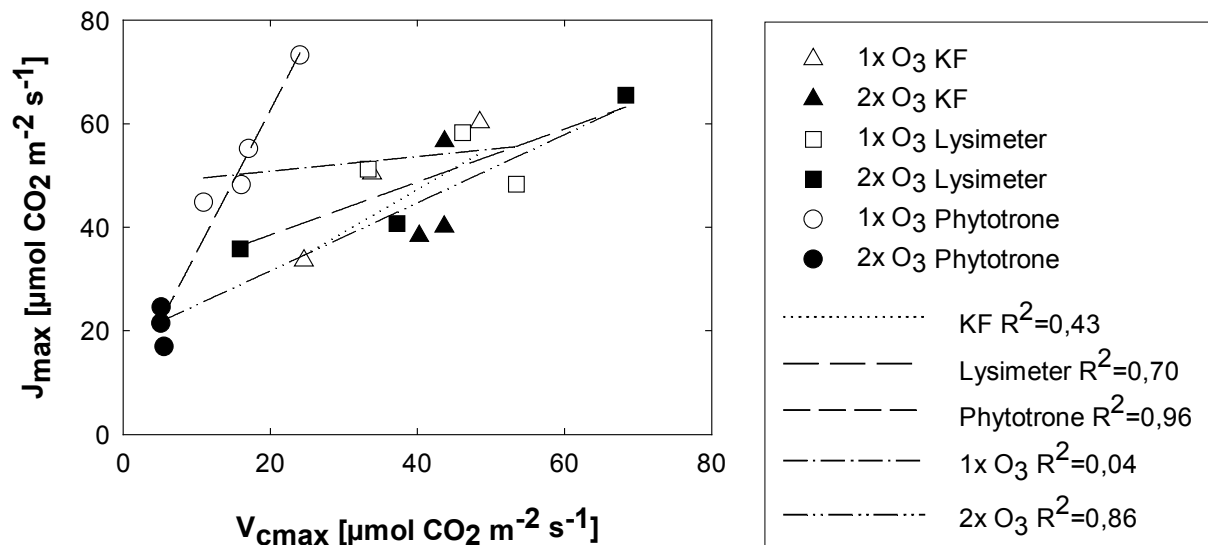


Abb. 3.45: Beziehung zwischen der maximalen katalytischen Aktivität der RubisCO (V_{cmax}) und der Kapazität der Regeneration des CO_2 -Akzeptors (in Abhängigkeit von der Elektronentransportrate) bei Lichtsättigung (J_{max}) der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen im Jahr 2003 (n=3-4).

Jungfichten

Die Steigung der Regressionsgeraden von 0,927 durch die Wertepaare von V_{cmax} und J_{max} der Jungfichten im Kranzberger Forst war nicht signifikant verschieden zu jener Steigung (1,527) durch die Wertepaare der Jungfichten in den Phytotronen (Abb. 3.46). Ebenfalls wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen durch die Werte von V_{cmax} und J_{max} der Jungfichten der beiden O_3 -Regime festgestellt (1x O_3 : Steigung: 0,807 und 2x O_3 : Steigung: 1,388).

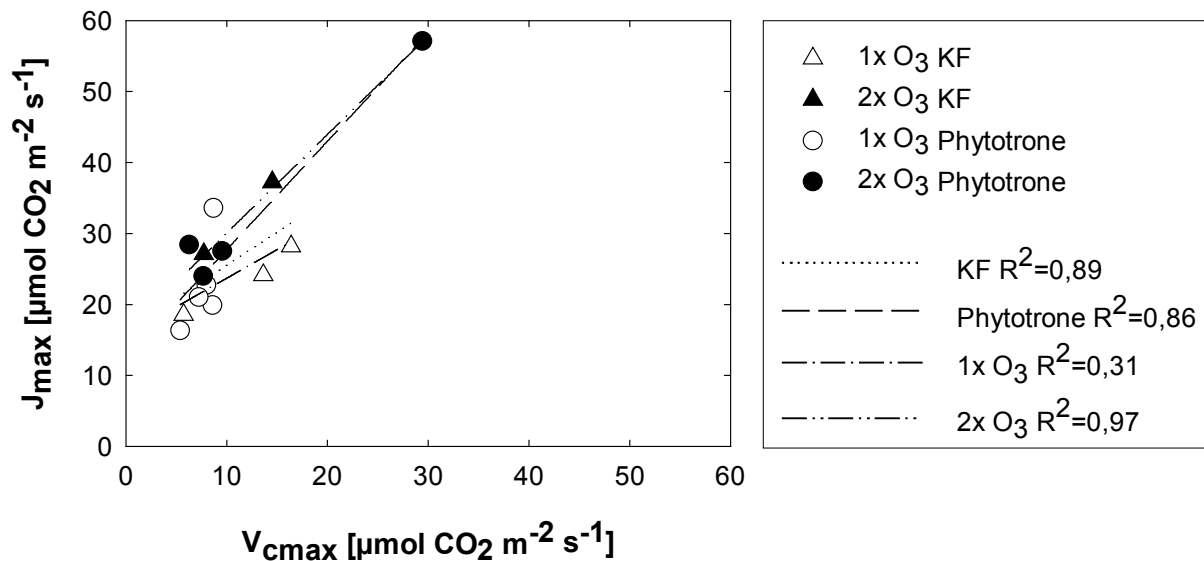


Abb. 3.46: Beziehung zwischen der maximalen katalytischen Aktivität der RubisCO (V_{cmax}) und der Kapazität der Regeneration des CO_2 -Akzeptors (in Abhängigkeit von der Elektronentransportrate) bei Lichtsättigung (J_{max}) der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen im Jahr 2003 ($n=2-5$).

3.4.4.2 Chlorophyllfluoreszenz

Jungbuchen

Die an ähnlichen Zeitpunkten (Juni, Juli und Ende August / Anfang September) im Jahr 2002 gemessenen PS II-Quantenausbeuten der Jungbuchen waren bei jenen Jungbuchen im Kranzberger Forst im Juni und Ende August / Anfang September signifikant ($p \leq 0,001$) höher als jene der Jungbuchen in den Phytotronen (Abb. 3.47 a, Tab. 3.36). Die PS II-Quantenausbeute der Jungbuchen im Kranzberger Forst war im Juni, August und Oktober 2002 ($p=0,007$ bis $p=0,043$) unter dem 2x O₃-Regime höher als unter dem 1x O₃-Regime. In Kap. 3.1.4.3 wurde bereits darauf hingewiesen, dass dies vermutlich auf den größeren Anteil an bronzefarbenen Blättern zurückzuführen ist. Bei den Jungbuchen in den Phytotronen war ab Ende Juli bis Oktober stets eine signifikante Reduktion ($p \leq 0,001$ bis $p=0,048$) der Quantenausbeute unter dem 2x O₃-Regime zu beobachten. Im Jahr 2003 wurde die PS II-Quantenausbeute der Jungbuchen an allen Standorten zu einem ähnlichen Zeitpunkt im August gemessen (Abb. 3.47 b). Es wurde eine hochsignifikant geringere Quantenausbeute ($p \leq 0,001$) bei den Jungbuchen in den Lysimetern im Vergleich zu jener der Jungbuchen im Kranzberger Forst oder zu jener der Jungbuchen in den Phytotronen ermittelt (Tab. 3.36). Der Interaktionseffekt zwischen dem Szenario und dem O₃-Regime in Bezug auf die Quantenausbeute der Jungbuchen wurde in Tab. B-16 (s. Anhang) beschrieben. Zu den einzelnen untersuchten Zeitpunkten im Jahr 2003 wurde bei den Jungbuchen im

Kranzberger Forst und bei jenen in den Lysimetern kein signifikanter Einfluss durch das erhöhte O₃ auf die PS II-Quantenausbeute festgestellt. Hingegen war $\Delta F / F_m'$ der Jungbuchen in den Phytotronen zwischen Juli bis Ende August tendenziell bzw. signifikant ($p=0,006$ bis $p=0,091$) durch das 2x O₃-Regime reduziert.

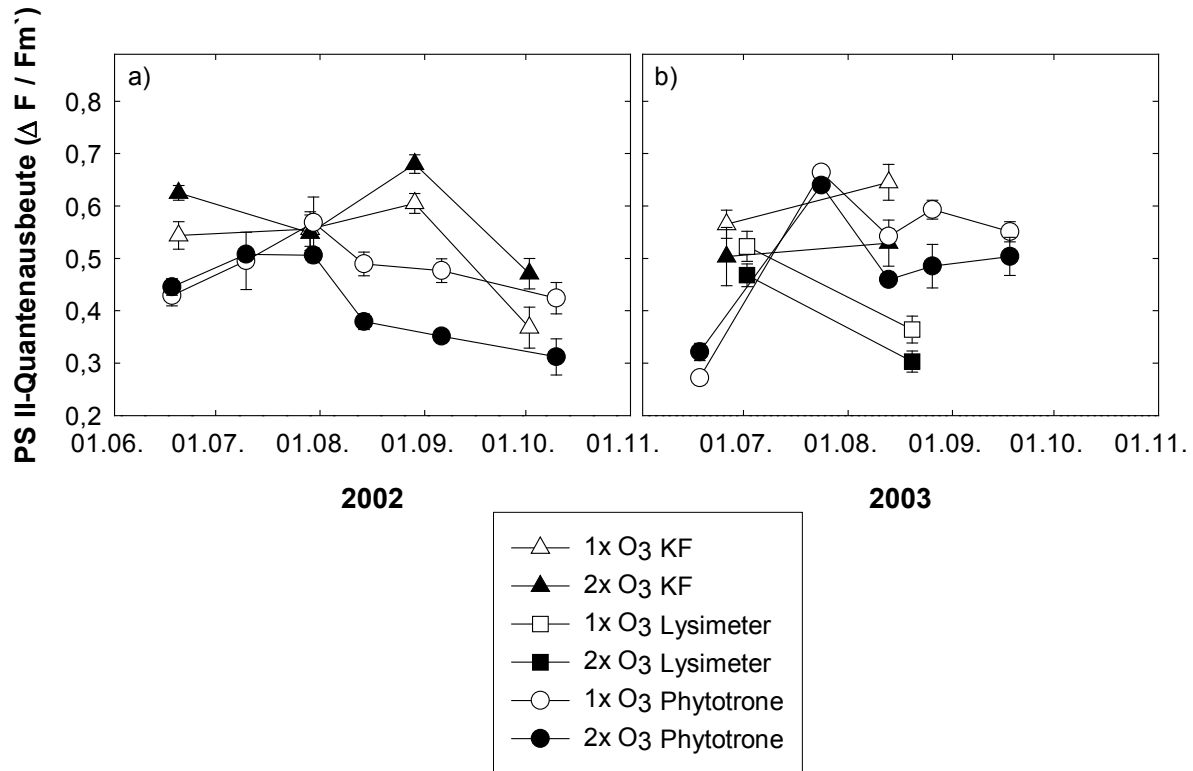


Abb. 3.47: PS II-Quantenausbeute ($\Delta F / F_m'$) der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b, MW \pm SE, n=3-21).

Tab. 3.36: Statistische Auswertung der signifikanten Effekte der PS II-Quantenausbeute zwischen den Jungbuchen im Kranzberger Forst, in den Lysimetern und in den Phytotronen in den Jahren 2002 und 2003 (Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten).

	Szenario	O ₃	Szenario x O ₃
<u>2002</u>			
Juni	***	*	n. s.
Juli	n. s.	n. s.	n. s.
Ende August / Anfang September	***	n. s.	***
<u>2003</u>			
August	***	**	n. s.

Jungfichten

Die PS II-Quantenausbeute der Jungfichten im Kranzberger Forst und der Jungfichten in den Phytotronen war im Juni und Juli 2002 nicht signifikant verschieden, wogegen die Quantenausbeute der Jungfichten in den Phytotronen im September 2002 hochsignifikant niedriger ($p \leq 0,001$) war als jene der Jungfichten im Kranzberger Forst zu einem ähnlichen Zeitpunkt (Abb. 3.48 a, Tab. 3.37). Die $\Delta F / F_m'$ -Werte der Jungfichten im Kranzberger Forst

waren im Juni und Juli nicht durch die O₃-Regime beeinflusst, während im August ($p \leq 0,001$) und im Oktober ($p = 0,039$) bei den Jungfichten unter dem 1x O₃-Regime signifikant geringere Werte als bei jenen unter dem 2x O₃-Regime gemessen wurden. Die PS II-Quantenausbeute der Jungfichten in den Phytotronen war nicht durch das erhöhte O₃-Regime beeinflusst. Ein Interaktionseffekt zwischen dem Szenario und dem O₃-Regime auf die Quantenausbeute wurde Ende August / Anfang September für die Jungfichten nachgewiesen (s. Anhang Tab. B-17). Im Jahr 2003 wurde die PS II-Quantenausbeute der Jungfichten im Kranzberger Forst sowie jene der Jungfichten in den Phytotronen zu einem ähnlichen Zeitpunkt im August bestimmt: Es wurden keine signifikanten Unterschiede in der Quantenausbeute der Jungfichten zwischen den beiden Szenarien beobachtet (Abb. 3.48 b, Tab. 3.37). Die PS II-Quantenausbeute der Jungfichten im Kranzberger Forst war im Juni nicht durch das erhöhte O₃-Regime verändert, wogegen im August eine hochsignifikante Reduktion ($p \leq 0,001$) der Quantenausbeute der Jungfichten unter dem 2x O₃-Regime zu beobachten war. Die Jungfichten in den Phytotronen wiesen unter beiden O₃-Regimen ähnliche Quantenausbeuten auf.

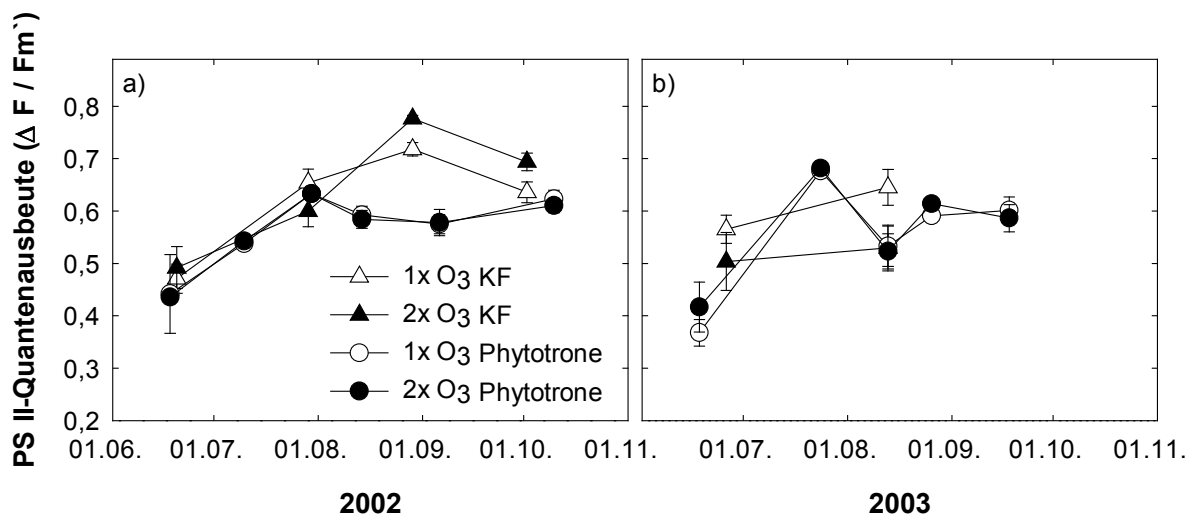


Abb. 3.48 PS II-Quantenausbeute ($\Delta F / Fm'$) der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b, MW \pm SE, n=2-20).

Tab. 3.37: Statistische Auswertung der signifikanten Effekte der PS II-Quantenausbeute zwischen den Jungfichten im Kranzberger Forst und in den Phytotronen in den Jahren 2002 und 2003 (Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten).

	Szenario	O ₃	Szenario x O ₃
<u>2002</u>			
Juni	n. s.	n. s.	n. s.
Juli	n. s.	n. s.	n. s.
Ende August / Anfang September	***	(*)	(*)
<u>2003</u>			
August	n. s.	(*)	n. s.

3.4.5 Bodenatmung

Der Jahresverlauf 2002 und 2003 der Bodenatmungsrate in den Containern im Kranzberger Forst und in den Containern der Phytotrone unter dem 1x O₃-Regime war nicht signifikant unterschiedlich zu der Bodenatmungsrate unter dem 2x O₃-Regime des jeweiligen Szenarios und Jahr (Abb. 3.49 c, d), wobei die Bodenatmungsraten unter dem erhöhten O₃ im Allgemeinen etwas höher waren. Die Bodentemperaturen der Container im Kranzberger Forst und in den Phytotronen waren in dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime nicht signifikant verschieden (Abb. 3.49 a, b). Die saisonale Variabilität der Bodenatmungsraten in den Containern der Phytotrone wurde, wie in den Containern im Kranzberger Forst (s. Kap. 3.1.5), nur teilweise durch die vorherrschenden Bodentemperaturen (s. Anhang Abb. B-3) erklärt: Für das Jahr 2003 wurde eine Korrelation zwischen der Bodenatmungsrate und der -temperatur für die Container in den Phytotronen von $R^2=0,40$ festgestellt (vergl. Container im Kranzberger Forst $R^2=0,25$). Für das Jahr 2002 bestand kein Zusammenhang ($R^2=0$) zwischen der Bodenatmung und -temperatur in den Containern der Phytotrone (vergl. Container im Kranzberger Forst $R^2=0,67$).

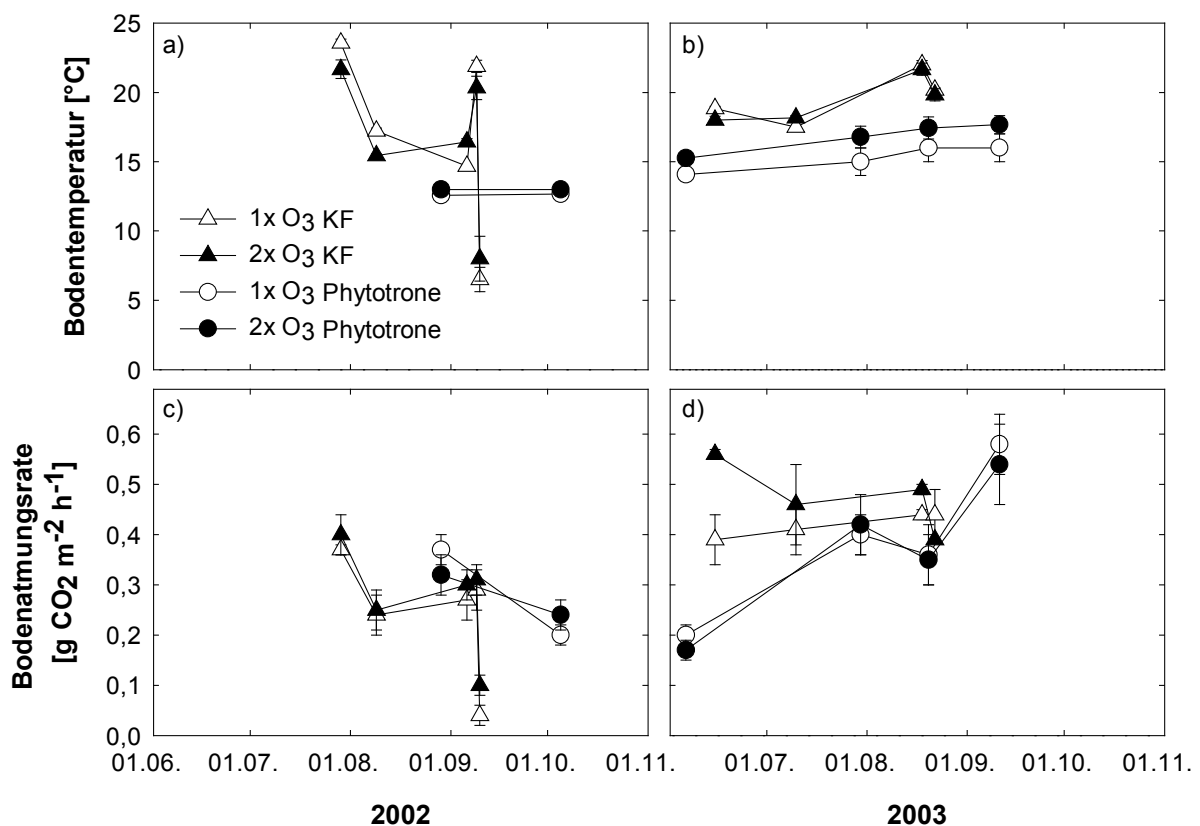


Abb. 3.49: Bodentemperatur (a und b) und -atmungsrate (c und d) in den Containern im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen in den Jahren 2002 und 2003 (MW ± SE, n=3-6). Signifikanzen: KF: O₃: n. s. (sowohl Bodenatmungsrate und -temperatur), Phytotrone: O₃: n. s. (sowohl Bodenatmungsrate und -temperatur).

Die Bodenfeuchte wurde in den Containern der Phytotrone konstant gehalten, so dass diese ebenfalls wie bei den Containern im Kranzberger Forst ($R^2=0$, s. Anhang Abb. B-2) nicht die Variabilität der Bodenatmungsraten im Verlauf der Jahre bestimmte. Die Korrelation zwischen der Bodenatmungsrate und der Wurzelbiomasse wies für die Container im Kranzberger Forst einen deutlichen Zusammenhang von $R^2=0,55$ für das Jahr 2002 und von $R^2=0,71$ für das Jahr 2003 auf (s. Kap. 3.1.5). Für die Container in den Phytotronen wurde nur für das Jahr 2002 ein hohes Bestimmtheitsmaß von 0,71 zwischen der Bodenatmungsrate und der Wurzelbiomasse berechnet (s. Anhang Abb. B-4).

4 Diskussion

4.1 Ozon- und Alters-Effekte bei Jung- und Altbäumen von Buche und Fichte im Kranzberger Forst

Die Jung- und Altbäume im Kranzberger Forst wurden auf O₃- und Alters-Effekte bezüglich der phänologischen Entwicklung, dem Ausmaß der Blattschädigung, des Biomassezuwachses, der photosynthetischen Leistungsfähigkeit und des Blattgaswechsels untersucht. Dabei wurde zwischen den Reaktionen in der Schatten- und Sonnenkrone unterschieden. Zur Überprüfung der Hypothesen (s. Kap. 1.2, s. u.) wurden zunächst die Ergebnisse nochmals zusammenfassend in Kap. 4.1.1 in Tab. 4.1 bis Tab. 4.4 dargestellt. Die Auswertung anhand der Farbkodierung für die O₃- und Alters-Effekte der Tab. 4.1 bis Tab. 4.4 wurde an die Arbeiten von NUNN ET AL. (2005 b) und NUNN (2005) angelehnt. In den folgenden Teilkapiteln wird die Hypothese 1 überprüft, dass die Jungbäume im Kranzberger Forst empfindlicher auf das experimentell erhöhte O₃ reagieren als die Altbäume. Daraus folgernd wird untersucht, ob die Altbäume im Kranzberger Forst durch die Jungbäume bezüglich der O₃-Reaktionen nicht repräsentiert werden (vergl. Hypothese 2) und ob die Buchen O₃-empfindlicher als die Fichten sind (vergl. Hypothese 5). Zusätzlich soll eine Fragestellung innerhalb des SFB 607 geklärt werden, ob die nachlassende Produktionsleistung im Zuge der ontogenetischen Entwicklung zu einer Steigerung der Stressabwehr führt.

4.1.1 Ontogenetische Skalierung in der Übersicht

O₃-Effekte: Buchen

Ein signifikanter Einfluss des experimentell erhöhten O₃-Regimes auf die untersuchten Parameter (phänologische Entwicklung, Ausmaß der Blattschädigung, Biomassezuwachs, photosynthetische Leistungsfähigkeit und Blattgaswechsel) der Jung- und Altbuchen im Kranzberger Forst konnte meist sowohl in der Schatten- als auch in der Sonnenkrone nicht beobachtet werden (Tab. 4.1). Da die Reaktionen der Jung- und Altbuchen auf das erhöhte O₃ meist ähnlich waren, wurde keine Altersabhängigkeit der O₃-Effekte festgestellt. Die Hypothese 1, dass die Jungbuchen in der vorliegenden Studie empfindlicher auf das experimentell erhöhte O₃-Regime reagieren als die Altbuchen, wurde nicht bestätigt. Bei den Jungbuchen traten jedoch z. T. signifikante Unterschiede zwischen dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime im Seneszenzverlauf (Sonnenkrone 2003), im Ausmaß der maximalen Blattschädigung (Sonnenkrone 2002) und in der PS II-Quantenausbeute (Sonnenkrone 2002) auf. Die Blattgaswechselfparameter A_{360} , A_{2000} , E_{360} , gH_2O und J_{max} der Jungbuchen

waren zwischen 6% bis 17% (Signifikanz zwischen $p=0,392$ und $p=0,756$) und ph_{eff} , gH_2O und J_{max} der Altbuchen zwischen 5% bis 60% (Signifikanz zwischen $p=0,264$ und $p=0,605$) unter dem $2x O_3$ -Regime im Vergleich zum $1x O_3$ -Regime reduziert. Auf Grund der fehlenden statistischen Signifikanz wurden die prozentualen Unterschiede zwischen den O_3 -Regimen jedoch vernachlässigt.

Tab. 4.1: Übersicht der Reaktionen in den untersuchten Parametern der Jung- und Altbuchen in der Schatten- und Sonnenkrone im Kranzberger Forst auf das experimentell erhöhte O_3 -Regime (¹ Die Reaktion der Buchen in Bezug auf den Austrieb und die Seneszenz wurde auf die Anzahl der Tage im Jahr bezogen. ² Die Stammdicke wurde bei den Altbuchen in Brusthöhe gemessen. Der Einfluss des experimentell erhöhten O_3 auf den Stammdickenzuwachs wurde mit jenem Einfluss auf den Stammdickenzuwachs der Jungbuchen in der Schatten- und Sonnenkrone verglichen. ³ Die Reaktion war nicht signifikant ($p=0,264$ bis $p=0,756$) verschieden, jedoch war eine Reduktion von 5% bis 60% zu beobachten. ⁴ Die Reaktion wurde auf Grund der fehlenden statistischen Signifikanz als nicht altersabhängig bewertet. ⁵ Die Auswertung der Chlorophyllfluoreszenz basiert auf Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten. Wenn in der Chlorophyllfluoreszenzmessung Signifikanzen auftraten, sind diese dargestellt. - bedeutet, dass dieser Parameter nicht untersucht wurde).

	Jungbuchen		Altbuchen		O ₃ -Effekte (altersabhängig)	
	Schatten	Sonne	Schatten	Sonne	Schatten	Sonne
Phänologie:						
Austrieb (2003) ¹	-		-	-	-	nein
Seneszenz (2002) ¹	(*)				ja	nein
Seneszenz (2003) ¹	-	**	-	-	-	ja
Blattschädigung:						
Maximale Blattschäden (2002)		*			nein	ja
Maximale Blattschäden (2003)	-				-	nein
Biomasse:						
Stammdickenzuwachs (2002)	(*)			2	ja	nein
Stammdickenzuwachs (2003)				2	nein	nein
Photosynthese:						
<i>Stabile Isotope (2003):</i>						
$\delta 13C$ und $\delta 18O$	-				-	nein
<i>Blattgaswechsel (2003):</i>						
ph_{eff}	-		-	3	-	nein ⁴
CE	-		-		-	nein
A ₃₆₀	-	3	-		-	nein ⁴
A ₂₀₀₀	-	3	-		-	nein ⁴
E ₃₆₀	-	3	-		-	nein ⁴
gH_2O	-	3	-	3	-	nein
WUE	-		-		-	nein
V _{cmax}	-		-		-	nein
J _{max}	-	3	-	3	-	nein
<i>Chlorophyllfluoreszenz (2002):</i>						
$\Delta F / F_m'$ (Abendmessung) ⁵		*			nein	ja

ähnliche Reaktion in $1x O_3$ und $2x O_3$ (gleiche Zahlenwerte in $1x O_3$ und $2x O_3$)
 Reduktion durch $2x O_3$ im Vergleich zu $1x O_3$ (niedrigere Zahlenwerte unter $2x O_3$)
 Erhöhung durch $2x O_3$ im Vergleich zu $1x O_3$ (höhere Zahlenwerte unter $2x O_3$)

Alters-Effekte: Buchen

Durch die statistische Analyse der Alters-Effekte wurden physiologische Unterschiede zwischen den Jung- und Altbuchen deutlich (Tab. 4.2). Die Jungbuchen trieben langsamer aus (Sonnenkrone 2002), wiesen eine langsamere oder eine beschleunigte Seneszenz (Schatten- und Sonnenkrone 2002 bzw. Sonnenkrone 2003) auf, besaßen ein höheres Ausmaß der Blattschädigung (Sonnenkrone 2002 und 2003), zeigten eine geringere

Photosyntheseleistung und einen geringeren Blattgaswechsel in der Sonnenkrone (CE, A_{360} , A_{2000} , WUE, V_{cmax} , J_{max} , negativeres $\delta^{13}C$ und $\Delta F / Fm'$) als die Altbuchen. Zudem wurden tendenzielle Unterschiede in den Steigungen zwischen gH_2O und A_{360} sowie in den Steigungen zwischen V_{cmax} und J_{max} der Jungbuchen im Vergleich zu jenen der Altbuchen berechnet (s. Abb. 3.30 und Abb. 3.31). Die maximale Blattschädigung (Schattenkrone 2002), die Gaswechsellparameter ph_{eff} , E_{360} , gH_2O (Sonnenkrone 2003) und $\Delta F / Fm'$ (Schattenkrone 2002) waren bei den Jung- und Altbuchen ähnlich.

Tab. 4.2: Übersicht der Alters-Effekte in den untersuchten Parametern der Buchen in der Schatten- und Sonnenkrone im Kranzberger Forst (¹ Die Reaktion der Buchen in Bezug auf den Austrieb und die Seneszenz wurde auf die Anzahl der Tage im Jahr bezogen. ² Die maximale Schädigung der Laubfläche war bei den Jungbuchen bis zu 4mal höher als bei den Altbuchen. ³ Die Auswertung der Chlorophyllfluoreszenz basiert auf Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten. Wenn in der Chlorophyllfluoreszenzmessung Signifikanzen auftraten, sind diese dargestellt. - bedeutet, dass dieser Parameter nicht untersucht wurde).

	Jung- vs. Altbuchen		Altersabhängige Reaktion	
	Schatten	Sonne	Schatten	Sonne
Phänologie:				
Austrieb (2003) ¹	-	***	-	ja
Seneszenz (2002) ¹	(*)	***	ja	ja
Seneszenz (2003) ¹	-	***	-	ja
Blattschädigung:				
Maximale Blattschäden (2002)		(*)	nein	ja
Maximale Blattschäden (2003)	-	2	-	ja
Photosynthese:				
<i>Stabile Isotope (2003):</i>				
$\delta^{13}C$	-	**	-	ja
<i>Blattgaswechsel (2003):</i>				
ph_{eff}	-		-	nein
CE	-	**	-	ja
A_{360}	-	**	-	ja
A_{2000}	-	***	-	ja
E_{360}	-		-	nein
gH_2O	-		-	nein
WUE	-	**	-	ja
V_{cmax}	-	**	-	ja
J_{max}	-	***	-	ja
<i>Chlorophyllfluoreszenz (2002):</i>				
$\Delta F / Fm'$ (Abendmessung) ³		***	nein	ja

ähnliche Reaktion zwischen Jung- und Altbuchen (gleiche Zahlenwerte bei Jung- und Altbuchen)

Reduktion bei Jungbuchen im Vergleich zu Altbuchen (niedrigerer Zahlenwert bei Jungbuchen)

Erhöhung bei Jungbuchen im Vergleich zu Altbuchen (höherer Zahlenwert bei Jungbuchen)

O₃-Effekte: Fichten

In den Schatten- und Sonnenkronen der Jung- und Altfichten im Kranzberger Forst wurde durch das erhöhte O₃-Regime meist keine Veränderung in der physiologischen Reaktion beobachtet. Weder eine Einschränkung im Stammdickenzuwachs noch in der Photosyntheseleistung war unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zum 1x O₃-Regime für die Jung- und Altfichten zu ermitteln (Tab. 4.3). Die Hypothese 1, dass Jungfichten in der

vorliegenden Studie empfindlicher auf O₃ reagieren als Altfichten, wurde nicht bestätigt. Ein Einfluss des erhöhten O₃ wurde nur bei den Jungfichten im maximalen Ausmaß der Nadelschädigung sowie in den Blattgaswechselfparametern A₂₀₀₀ und J_{max} beobachtet (Tab. 4.3). Das Ausmaß der Nadelschädigung war tendenziell bei den Jungfichten durch das experimentell erhöhte O₃ geringer als unter dem 1x O₃-Regime. In der Schattenkrone war die Nadelschädigung primär durch die Pilzinfektion verursacht. MATYSSEK & SANDERMANN (2003) berichteten, dass erhöhtes O₃ die Abwehrkapazität der Pflanzen gegen biotischen Stress erhöhen kann. Möglicherweise ist die geringere Pilzinfektion in der Schattenkrone unter dem 2x O₃-Regime in diesem Kontext zu sehen. Unter dem 2x O₃-Regime waren A₂₀₀₀ und J_{max} der Jungfichten höher als unter dem 1x O₃-Regime.

Tab. 4.3: Übersicht der Reaktionen in den untersuchten Parametern der Jung- und Altfichten in der Schatten- und Sonnenkrone im Kranzberger Forst auf das experimentell erhöhte O₃-Regime (¹ Die Stammdicke wurde bei den Altfichten in Brusthöhe gemessen. Der Einfluss des experimentell erhöhten O₃ auf den Stammdickenzuwachs wurde mit jenem Einfluss auf den Stammdickenzuwachs der Jungfichten in der Schatten- und Sonnenkrone verglichen. ² Die Auswertung der Chlorophyllfluoreszenz basiert auf Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten. - bedeutet, dass dieser Parameter nicht untersucht wurde).

	Jungfichten		Altfichten		O ₃ -Effekte (altersabhängig)	
	Schatten	Sonne	Schatten	Sonne	Schatten	Sonne
Nadelschädigung (2002):						
Maximale Nadelschäden	(-)	(-)			ja	ja
Biomasse:						
Stammdickenzuwachs (2002)			1	1	nein	nein
Stammdickenzuwachs (2003)			1	1	nein	nein
Photosynthese:						
<i>Stabile Isotope (2003)</i>						
δ 13C und δ 18O					nein	nein
<i>Blattgaswechsel (2003):</i>						
ph _{eff}	-		-		-	nein
CE	-		-		-	nein
A ₃₆₀	-		-		-	nein
A ₂₀₀₀	-	(+)	-		-	ja
E ₃₆₀	-		-		-	nein
gH ₂ O	-		-		-	nein
WUE	-		-		-	nein
V _{cmx}	-		-		-	nein
J _{max}	-	(+)	-		-	ja
<i>Chlorophyllfluoreszenz (2002):</i>						
Δ F / F _m ' (Abendmessung) ₂					nein	nein

ähnliche Reaktion in 1x O₃ und 2x O₃ (gleiche Zahlenwerte in 1x O₃ und 2x O₃)
 Reduktion durch 2x O₃ im Vergleich zu 1x O₃ (niedrigere Zahlenwerte unter 2x O₃)
 Erhöhung durch 2x O₃ im Vergleich zu 1x O₃ (höhere Zahlenwerte unter 2x O₃)

Alters-Effekte: Fichten

Physiologische Altersunterschiede traten zwischen den Jung- und Altfichten hervor (Tab. 4.4). Die Jungfichten im Kranzberger Forst besaßen ein höheres Ausmaß der maximalen Nadelschädigung (Schatten- und Sonnenkrone 2002), zeigten einen höheren Blattgaswechsel (ph_{eff}, E₃₆₀ und gH₂O in der Sonnenkrone 2003), eine niedrigere IWUE (s. Abb. 3.32) und eine niedrigere PS II-Quantenausbeute (Sonnenkrone 2002) sowie negativere δ ¹³C-Signaturen (Schatten- und Sonnenkrone 2003) als die Altfichten. Die

gemessenen Parameter A_{360} , A_{2000} , WUE, V_{cmax} und J_{max} in der Sonnenkrone (2003) sowie die Steigung durch die Wertepaare V_{cmax} und J_{max} (s. Abb. 3.33) und $\Delta F / F_m'$ (Schattenkrone 2002) waren bei den Jung- und Altfichten ähnlich.

Tab. 4.4: Übersicht der Alters-Effekte in den untersuchten Parametern der Fichten in der Schatten- und Sonnenkrone im Kranzberger Forst. (¹ Die Auswertung der Chlorophyllfluoreszenz basiert auf Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten. Wenn in der Chlorophyllfluoreszenzmessung Signifikanzen auftraten, sind diese dargestellt. - bedeutet, dass dieser Parameter nicht untersucht wurde).

	Jung- vs. Altfichten		Altersabhängige Reaktion	
	Schatten	Sonne	Schatten	Sonne
Nadelschädigung (2002):				
Maximale Nadelschäden	***	***	ja	ja
Photosynthese:				
<i>Stabile Isotope (2003):</i>				
$\delta^{13}C$	***	**	-	ja
<i>Blattgaswechsel (2003):</i>				
ph_{eff}	-	*	-	ja
A_{360}	-		-	nein
A_{2000}	-		-	nein
E_{360}	-	(*)	-	ja
g_{H_2O}	-	(*)	-	ja
WUE	-		-	nein
V_{cmax}	-		-	nein
J_{max}	-		-	nein
<i>Chlorophyllfluoreszenz (2002):</i>				
$\Delta F / F_m'$ (Abendmessung) ¹		***	nein	ja

ähnliche Reaktion zwischen Jung- und Altfichten (gleiche Zahlenwerte bei Jung- und Altfichten)
 Reduktion bei Jungfichten im Vergleich zu Altfichten (niedrigerer Zahlenwert bei Jungfichten)
 Erhöhung bei Jungfichten im Vergleich zu Altfichten (höherer Zahlenwert bei Jungfichten)

4.1.2 Vergleich der Ozon-Sensitivität unterschiedlicher Baumarten (Buche und Fichte) und Vergleich der Stressabwehr bei Jung- und Altbäumen

Die Hypothese 5, dass die Buchen empfindlicher auf das experimentell erhöhte O_3 reagieren als die Fichten, kann sowohl für die Jung- als auch für Altbäume im Kranzberger Forst abgelehnt werden. Es wurden weder im Austrieb, im Stammdickenzuwachs noch in den meisten Photosynthese- und Blattgaswechselfparametern vermehrt negative Reaktionen auf das 2x O_3 -Regime für die Buchen im Vergleich zu den Fichten beobachtet. LANDOLT ET AL. (2000), SKÄRBY ET AL. (1998), MATYSSEK ET AL. (1997 a) und BRAUN & FLÜCKIGER (1995) hingegen berichteten über eine mögliche höhere O_3 -Toleranz bei Nadelbäumen auf Grund einer geringeren O_3 -Aufnahme infolge geringerer stomatärer Leitfähigkeiten im Vergleich zu Laubbäumen (s. Kap. 4.1.3).

In der vorliegenden Studie wurde eine Fragestellung des SFB 607, ob die nachlassende Produktionsleistung im Zuge der ontogenetischen Entwicklung zu einer Steigerung der Stressabwehr führt, beantwortet: Die Altbäume wiesen zwar eine nachlassende

Produktionsleistung durch ein geringeres Wachstum (=geringerer prozentualer Stammdickenzuwachs) als die Jungbäume auf und waren gegenüber dem experimentell erhöhtem O₃-Regime stresstolerant, jedoch waren auch die Jungbäume bei einer hohen Produktionsleistung bzw. eines hohen Wachstums (=höherer prozentualer Stammdickenzuwachs als die Altbäume) ebenfalls stresstolerant. Im Zuge der ontogenetischen Entwicklung wurde somit für die Buchen und Fichten in der vorliegenden Studie keine Steigerung der Stressabwehr beobachtet.

4.1.3 Repräsentieren junge Bäume Altbäume in Bezug auf Ozon-Effekte?

In der vorliegenden Studie wurde gezeigt, dass die Jung- und Altbäume (Buchen und Fichten) im Kranzberger Forst bei den vorherrschenden O₃-Konzentrationen der Jahre 2002 und 2003 meist keine signifikanten Unterschiede in der phänologischen Entwicklung, in dem Ausmaß der Blattschädigung, in dem Biomassezuwachs, in der Photosyntheseleistung und im Blattgaswechsel besaßen (s. Tab. 4.1 und Tab. 4.3). Auf Grund dessen wird die Hypothese 2, dass Altbäume (Buchen und Fichten) durch die Jungbäume bezüglich der O₃-Effekte nicht repräsentiert werden, in der vorliegenden Studie nicht bestätigt. Unterstützt wird diese Aussage durch die Ergebnisse von MOMEN ET AL. (1997) und REBBECK ET AL. (1992). MOMEN ET AL. (1997) ermittelten bei Jung- und Altbäumen von *Pinus ponderosa* eine ähnliche Reaktion auf die Photosynthese. REBBECK ET AL. (1992) beobachteten bei Jung- und Altbäumen von *Picea rubens* keine Veränderung in der Biomasse durch O₃. GRULKE & MILLER (1994) hingegen berichten, dass Jungbäume von *Sequoiadendron giganteum* O₃-sensitiver als Altbäume reagierten. Dieses Ergebnis wurde durch die Untersuchungen von WIESER ET AL. (2002 b) an *Picea abies* und REBBECK ET AL. (1993) an *Picea rubens* bestätigt. WIESER ET AL. (2002 b) und REBBECK ET AL. (1993) stellten eine Abnahme in der Photosynthese durch O₃ bei Jungbäumen im Vergleich zu Altbäumen fest. KELLY ET AL. (1995), HANSON ET AL. (1994) und SAMUELSON & EDWARDS (1993) erzielten hingegen wiederum ein anderes Ergebnis für *Quercus rubra*: Altbäume waren in diesen Studien O₃-sensitiver als Jungbäume. Die Reaktionen von Jung- und Altbäumen auf O₃ können offensichtlich je nach Studie unterschiedlich sein. Zu beachten ist, dass die vorgestellten Studien in „open-top“ Kammern oder mittels Astküvetten durchgeführt wurden. Die Ursachen für die unterschiedlichen Ergebnisse in der O₃-Sensitivität der Altersstudien, neben den unterschiedlichen Versuchssystemen (Freiland, „open-top“ Kammern oder Astküvetten), werden durch gH₂O (bzw. die O₃-Aufnahme), die Fähigkeit zur Bildung neuen Laubs (zweiter Austrieb), die Kohlenstoffaufnahme, das Mikroklima und die zeitliche Variabilität erklärt (NUNN ET AL. 2005 b, KOLB & MATYSSEK 2001, SAMUELSON & KELLY 2001, BAUMGARTEN ET AL. 2000, KOLB ET AL. 1997, KELLY ET AL. 1995, SAMUELSON 1994, GRULKE & MILLER 1994,

SAMUELSON & EDWARDS 1993). Diese Ursachen werden im Folgenden für die vorliegende Untersuchung detailliert betrachtet.

Stomatäre Leitfähigkeit (g_{H_2O}) und O_3 -Aufnahme

Bei den Jung- und Altbuchen im Kranzberger Forst war g_{H_2O} , wie im Vergleich der Altersgruppen bei WIESER ET AL. (2003), ähnlich, und es wurde sowohl bei den Jung- als auch bei den Altbuchen im Kranzberger Forst eine prozentuale Reduzierung von g_{H_2O} durch erhöhtes O_3 beobachtet. Bei den Fichten war g_{H_2O} der Jungbäume höher als bei den Altbäumen, aber es war keine Veränderung durch das 2x O_3 -Regime bei den Jung- und Altfichten festzustellen (cf. LIPPERT ET AL. 1996). MATYSSEK & SANDERMANN (2003) und KOLB ET AL. (1997) berichteten, dass g_{H_2O} tendenziell mit zunehmendem Baumalter abnimmt. Eine Ursache für die geringere g_{H_2O} der Altfichten im Kranzberger Forst könnte durch diesen Alterseffekt, aber auch durch die vorherrschende Trockenheit im Jahr 2003 begründet sein. Im Vergleich zum feuchten Jahr 2001 (593 mm Niederschlag April bis Oktober) war g_{H_2O} der Altfichten im trockenen Jahr 2003 (385 mm Niederschlag April bis Oktober) signifikant reduziert ($p \leq 0,001$). Dass die Trockenheit auch einen Einfluss auf g_{H_2O} der Altbuchen besaß, wurde durch eine hochsignifikante Reduzierung ($p \leq 0,001$) von g_{H_2O} im Jahr 2003 im Vergleich zum Jahr 2001 belegt.

Neben der Entgiftungskapazität (WIESER ET AL. 2003, 2002 a, b) ist v. a. die O_3 -Aufnahme entscheidend für den Schädigungsgrad der Pflanzen (WIESER & EMBERSON 2004, KARLSSON ET AL. 2004 a, b, EMBERSON ET AL. 2000, CAPE 1998). Die mittlere O_3 -Aufnahme für die Jung- und Altbäume im Kranzberger Forst wurde durch die Berechnung der stomatären Leitfähigkeit für O_3 (g_{O_3}) und der O_3 -Konzentration (BROADMEADOW 1998), beispielhaft für August 2003 (repräsentativ für Blattgaswechsellmessungen) bestimmt. Auf eine Berücksichtigung der maximalen g_{O_3} ($g_{O_{3max}}$) wie bei EMBERSON ET AL. (2000) und NUNN ET AL. (2005 a) wurde verzichtet, da $g_{O_{3max}}$ in diesen Studien durch Korrekturen zu einem g_{O_3} -Wert modelliert wurde, der geringer als $g_{O_{3max}}$ ist. Diese Korrekturen wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht durchgeführt, so dass der Mittelwert der bestimmten g_{O_3} -Werte für die Berechnung der O_3 -Aufnahme herangezogen wurde. Für die Jungbuchen betrug die mittlere O_3 -Aufnahme unter dem 1x O_3 -Regime $3,5 \text{ nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und unter dem 2x O_3 -Regime $3,8 \text{ nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Tab. 4.5). Die O_3 -Aufnahme der Jungbuchen war unter dem 2x O_3 -Regime auf Grund der Verengung der Stomata ähnlich zu jener Aufnahme unter dem 1x O_3 -Regime. Für die Altbuchen wurde eine ähnliche O_3 -Aufnahme wie für die Jungbuchen von $3,3 \text{ nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $4,6 \text{ nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (1x O_3 bzw. 2x O_3) bestimmt. Die O_3 -Aufnahme der Jungfichten war höher als jene der Altfichten (Tab. 4.5). Als Ursache ist die größere g_{H_2O} der Jungfichten im Vergleich zu jener der Altfichten zu benennen. Trotz einer größeren O_3 -

Aufnahme bei den Jungfichten im Vergleich zu den Altfichten, waren keine wesentlichen physiologisch negativen O₃-Effekte bei den Jungfichten zu beobachten.

In Kap. 4.1.2 wurde beschrieben dass die höhere O₃-Aufnahme der Laubbäume im Vergleich zu den Nadelbäumen oftmals eine höhere Schädigung durch O₃ hervorruft. Dies konnte in der vorliegenden Studie nicht bestätigt werden: Zwar war die O₃-Aufnahme der Buchen (Jung- und Altbäume) höher als jene der Fichten (Jung- und Altbäume), jedoch führte die in dieser Studie vorherrschende O₃-Aufnahme zu keiner erhöhten Schädigung der Buchen.

Tab. 4.5: Mittlere O₃-Aufnahme der Jung- und Altbäume in der Sonnenkrone (Buchen und Fichten) im Kranzberger Forst (August 2003).

	O ₃ -Aufnahme 1x O ₃ [nmol m ⁻² s ⁻¹]	O ₃ -Aufnahme 2x O ₃ [nmol m ⁻² s ⁻¹]
<i>Buchen</i>		
Jungbuchen	3,5	3,8
Altbuchen	3,3	4,6
<i>Fichten</i>		
Jungfichten	1,0	1,2
Altfichten	0,3	0,8

Bildung neuer Blattfläche (zweiter Austrieb)

Ein zweiter Austrieb wurde in der vorliegenden Studie sowohl bei den Jung- (Buchen und Fichten) als auch bei den Altbäumen (Buchen) im Kranzberger Forst beobachtet. Der zweite Austrieb der Altbäume im Kranzberger Forst war jedoch nur vereinzelt an Zweigen vorhanden (Daten nicht gezeigt), während jener bei den Jungbäumen (s. Kap. 3.1.2.4) v. a. im ersten Jahr der O₃-Begasung das Kronenvolumen um bis zu 25% erhöhte. SAMUELSON & KELLY (2001), KELLY ET AL. (1995) und SAMUELSON & EDWARDS (1993) beschrieben ebenfalls, dass ein zweiter Austrieb insbesondere bei Jungbäumen beobachtet wurde und er soll von Pflanzen bei guter Licht-, Nährstoff- und Wasserversorgung gebildet werden (ROLOFF 2001, BÜSGEN ET AL. 1929). GRULKE & RETZLAFF (2001) beschrieben, dass Jungbäume im Allgemeinen ein höheres Verhältnis von Laub- zu Gesamtbiomasse als Altbäume besitzen, wobei dieses Verhältnis durch den zweiten Austrieb weiter erhöht wird. Auf Grund eines zweiten Austriebs kann ein Baum einerseits mehr ungeschädigte Blattfläche besitzen und somit mehr Assimilate bilden (SAMUELSON & KELLY 2001, KELLY ET AL. 1995, SAMUELSON & EDWARDS 1993), aber andererseits bedeutet eine höhere Blattbiomasse auch eine Erhöhung der Angriffsfläche für O₃. Eigene Messungen an Jungbuchen in Bezug auf einen Vergleich des Gaswechsels (s. Kap. 3.2.4.2) von Blättern des ersten und zweiten Austriebs ergaben, dass A₃₆₀ der Blätter des zweiten Austriebs im Vergleich zu A₃₆₀ der Blätter des ersten Austriebs erhöht war, jedoch war ebenfalls gH₂O und somit die O₃-Aufnahme erhöht. Die Jungbuchen (s. Kap. 3.2) zeigten in ihrer Physiologie meist keine Reduktionen unter dem erhöhten O₃-Regime, so dass auch eine größere O₃-Aufnahme durch die Blätter des zweiten Austriebs offensichtlich keinen negativen Einfluss besaß.

Kohlenstoffaufnahme

Für die Fichten in der vorliegenden Studie waren die Blattgaswechselfparameter (A_{360} , A_{2000} , V_{cmax} und J_{max}) zwischen den Jung- und Altbäumen vergleichbar. Keine Alters-Unterschiede in der Photosynthese wurde ebenfalls bei WIESER ET AL. (2002 a) an *Picea abies* beobachtet. Nach KOLB & MATYSSEK (2001) besitzen Altbäume generell jedoch geringere Blattgaswechselraten als Jungbäume, wodurch das Wachstum eingeschränkt und die Abwehr, Kompensation und Reperatur von O_3 -Stress verringert sein kann. Zudem ist der Kohlenstoffbedarf für Altbäume auf Grund des komplexen Wurzel- und Kronenaufbaus sowie der Fruchtfikation höher als bei Jungbäumen (SAMUELSON & KELLY 2001, 1996). Ein negativer Effekt von O_3 auf die Photosynthese wurde weder bei den Jung- noch bei den Altfichten im Kranzberger Forst festgestellt (cf. HERBINGER ET AL. 2005). Ein höherer Blattgaswechsel (A_{360} , A_{2000} , J_{max} und V_{cmax}) wurde bei den Altbuchen im Kranzberger Forst im Vergleich zu den Jungbuchen ermittelt, die jedoch nicht durch das O_3 -Regime verändert wurden. HERBINGER ET AL. (2005) haben, wenn auch nicht signifikant, größere Photosyntheseraten bei Altbuchen im Vergleich zu Jungbuchen festgestellt.

Mikroklima

Das Mikroklima, d. h. die Licht-, die Luftfeuchte- sowie die Lufttemperaturverhältnisse, können die O_3 -Sensitivität bestimmen. Aus diesem Grunde wurden die Jung- und Altbäume in ähnlichen Mikroklimaten untersucht. Die Jungbäume wurden in die Schatten- und Sonnenkrone der Altbäume auf einem Gerüst im Kranzberger Forst exponiert, wobei die Jungbuchen in der Sonnenkrone jedoch beschattet werden mußten, da sie nicht an die dort vorherrschenden hohen Lichtintensitäten adaptiert waren. Bisher gibt es bis auf WIESER ET AL. (2003, 2002 a), MATYSSEK ET AL. (2005) und HERBINGER ET AL. (2005) keine Studien im Freiland, die einen Vergleich von Jung- und Altbäumen in dem selben Mikroklima durchführten. Jedoch wird in den Studien von WIESER ET AL. (2003, 2002 a) nicht die Reaktion auf experimentell erhöhtes O_3 untersucht, sondern auf Grund von geringeren Antioxidantiengehalten auf eine höhere O_3 -Empfindlichkeit der Jungbäumen (*Fagus sylvatica* und *Picea abies*) im Vergleich zu den Altbäumen geschlossen. MATYSSEK ET AL. (2005) untersuchten Jung- und Altbäume jedoch unter experimentell erhöhtem O_3 . Sie stellten keine Unterschiede in der Länge der Vegetationsperiode bei Jung- und Altbäumen durch das erhöhte O_3 fest, aber die Photosynthese der Jungbäume nahm im Gegensatz zu den Altbäumen unter dem erhöhten O_3 ab. HERBINGER ET AL. (2005) beobachteten keinen O_3 -Effekt in Bezug auf die Photosynthese bei Jung- und Altbäumen. SAMUELSON (1994) stellte hingegen in einer „open-top“ Kammerstudie an *Quercus rubra* fest, dass Altbäume im selben Mikroklima empfindlicher auf erhöhtes O_3 reagierten als Jungbäume.

Blätter der Schattenkrone von *Quercus rubra* und *Prunus serotina* wiesen mehr O₃-Schädigungen als jene in einer Sonnenkrone auf (KOLB & MATYSSEK 2001, SAMUELSON & EDWARDS 1993). Einerseits führen die kühleren und feuchteren Bedingungen in der Schattenkrone zu einer höheren gH₂O und erhöhen somit die O₃-Aufnahme im Vergleich zur Sonnenkrone. Zudem kann die geringere Kohlenstoff-Verfügbarkeit in der Schattenkrone durch eine verringerte Photosynthese (WIESER ET AL. 2003, KOLB & MATYSSEK 2001) gegebenenfalls nicht ausreichen, um eine Schädigung des Blatts auszugleichen (cf. SAMUELSON 1994). Andererseits führen die geringeren Lichtintensitäten in der Schattenkrone zu einer reduzierten Stomataöffnung (WIESER ET AL. 2003) und einer geringeren O₃-Aufnahme. Vermutlich sind die Lichtverhältnisse entscheidender für die Stomatabewegung als die Temperatur- oder Feuchtebedingungen (cf. MATYSSEK 1985). Dass in der Sonnenkrone O₃-Schädigungen jedoch auch auftreten können, zeigten KOLB & MATYSSEK (2001) an *Populus*. Der Stress durch erhöhtes O₃ kann durch hohe Lichtintensitäten um ein Vielfaches erhöht werden (MATYSSEK & SANDERMANN 2003). Jedoch zeigten WIESER ET AL. (2003), dass die Sonnenkrone von *Fagus sylvatica* höhere Antioxidantienkonzentrationen als die Schattenkrone besitzt, wodurch das Abwehrpotential erhöht sein kann. In der vorliegenden Studie wurde ermittelt, dass weder in der Schatten- noch in der Sonnenkrone eine erhöhte Beeinträchtigung in den untersuchten Parametern unter dem erhöhten O₃-Regime zu beobachten war. Jedoch wurde festgestellt, dass z. B. die Interkostalnekrosen, die bei den Altbüchen z. T. als O₃-bedingte Schädigungen mikroskopisch identifiziert wurden, nur in der Sonnenkrone auftraten.

Zeitliche Variabilität

Eine zeitliche Variabilität in den O₃-Reaktionen bei Jungbäumen für *Quercus rubra* wurde von SAMUELSON (1994), bei Altbäumen für *Fagus sylvatica* von BAUMGARTEN ET AL. (2000) und von NUNN ET AL. (2005 b) sowie bei Altbäumen für *Picea abies* von NUNN ET AL. (2005 b) beobachtet. NUNN ET AL. (2005 b) zeigten in ihrer Studie, dass O₃-Effekte auf Zell- (biochemische Parameter) und Blattebene (phänologische und photosynthetische Parameter) bei den Altbüchen und -fichten im Kranzberger Forst in den Jahren 2000 bis 2002 auftraten, wobei diese Effekte zwischen den Jahren nicht konsistent waren. Dass im Kranzberger Forst bei den Altbäumen in den untersuchten Parametern keine O₃-Effekte in der vorliegenden Studie auftraten, kann mit der angesprochenen interannuellen Variabilität in Zusammenhang gebracht werden, die v. a. im Jahr 2003 durch die vorherrschende Trockenheit (s. Kap. 2.2) bestimmt wurde. Durch diese Trockenheit könnten O₃-Effekte maskiert sein (cf. SCHAUB ET AL. 2003, PÄÄKKÖNEN ET AL. 1998, MATYSSEK ET AL. 1997 a, PEARSON & MANSFIELD 1993, FINCHER & ALSCHER 1992, ROBERTS & CANNON 1992, TEMPLE ET AL. 1992, DOBSON ET AL. 1990, FREER-SMITH ET AL. 1989). Ein Vergleich der O₃-Effekte

auf beispielsweise die Blattgaswechselfparameter A_{360} , A_{2000} und g_{H_2O} der Altbuchen zwischen dem trockenen Jahr 2003 und dem feuchten Jahr 2001 zeigte jedoch, dass auch im feuchten Jahr kein O_3 -Effekt auf die genannten Blattgaswechselfparameter in der Sonnenkrone beobachtet wurde. Allerdings waren die Werte im Jahr 2003 allgemein signifikant niedriger als im Jahr 2001. Bei den Jungbäumen wurde der Trockenheit durch Bewässerungsmaßnahmen vorgebeugt (s. Kap. 2.1.1).

4.1.4 Folgerungen zur ontogenetischen Skalierung

Die vorliegende Studie zeigte, dass die Reaktionen auf erhöhtes O_3 meist unabhängig vom jeweiligen Alter waren (s. Tab. 4.1 und Tab. 4.3) und dass die jungen Bäume die Altbäume repräsentieren, obwohl physiologische Altersunterschiede (cf. KOZLOWSKI & PALLARDY 1997) bestanden (s. Tab. 4.2 und Tab. 4.4). Diese physiologischen Unterschiede sind nach WIESER ET AL. (2002 b), KOLB & MATYSSEK (2001), KOLB ET AL. (1997), KELLY ET AL. (1995) und HANSON ET AL. (1994) eine Begründung, warum die Übertragbarkeit der O_3 -Reaktionen von Jung- auf Altbäume schwierig sei. HERBINGER ET AL. (2005) zeigten jedoch ebenfalls wie in der vorliegenden Studie, dass trotz physiologischer Unterschiede bei Jung- und Altbäumen, die Reaktion auf erhöhtes O_3 bei unterschiedlichem Alter in Bezug auf die Photosynthese ähnlich war. Die oben angesprochenen Faktoren wie z. B. die ähnliche O_3 -Aufnahme der Jung- und Altbäume (Buchen und Fichten) trugen in der vorliegenden Studie zur Klärung bei, warum die O_3 -Reaktionen in den untersuchten Alterstufen vergleichbar waren. Die Analyse der experimentellen Rahmenbedingungen und deren Auswirkungen (g_{H_2O} und O_3 -Aufnahme, Bildung neuen Laubes, Kohlenstoffaufnahme, Mikroklima und zeitliche Variabilität) ist entscheidend für die Bewertung der altersabhängigen O_3 -Reaktionen.

4.2 Ozon- und Szenario-Effekte bei Jungbuchen und -fichten im Freiland (Kranzberger Forst und Lysimeter) und in Klimakammern (Phytotrone)

Die Jungbuchen und -fichten im Freiland (Kranzberger Forst und Lysimeter) und in Klimakammern (Phytotrone) wurden auf O_3 - und Szenario-Effekte in Bezug auf die phänologische Entwicklung, das Ausmaß der Blattschädigung, die Biomasseproduktion, die photosynthetische Leistungsfähigkeit und den Blattgaswechsel untersucht. Die Ergebnisse wurden zunächst in Kap. 4.2.1 in Tab. 4.6 bis Tab. 4.9 für die Überprüfung der Hypothesen (s. Kap. 1.2, s. u.) zusammengefasst, wobei die gleiche Farbkodierung wie in den Tab. 4.1 bis Tab. 4.4 verwendet wurde. In den folgenden Teilkapiteln wird überprüft, ob die Jungbäume im Freiland unterschiedlich auf das experimentell erhöhte O_3 im Vergleich zu den Jungbäumen in den Klimakammern reagieren (vergl. Hypothese 3). Zudem wird geklärt,

ob die Jungbuchen in Buchen-Fichten-Mischkulturen empfindlicher auf O₃ reagieren als die Jungbuchen in Monokulturen (vergl. Hypothese 4) sowie ob die Jungbuchen (unabhängig vom Szenario) empfindlicher auf das experimentell erhöhte O₃ reagieren als die Jungfichten (vergl. Hypothese 5).

4.2.1 Szenario-Skalierung in der Übersicht

O₃-Effekte: Jungbuchen

Das Auftreten von O₃-Effekten in den untersuchten Parametern der Jungbuchen war meist von dem Szenario abhängig (Tab. 4.6). Die Hypothese 3, dass die Jungbuchen im Freiland unterschiedlich auf das experimentell erhöhte O₃ im Vergleich zu jenen in den Phytotronen reagieren, kann für die meisten untersuchten Parameter bestätigt werden. Die Jungbuchen in den Phytotronen reagierten meist empfindlicher auf das 2x O₃-Regime als die Jungbuchen im Freiland (Kranzberger Forst und / oder Lysimeter). Eine Erhöhung des O₃-Regimes führte bei den Jungbuchen in den Phytotronen zu einer Beeinträchtigung der phänologischen Entwicklung (verspäteter Austrieb 2003 und verfrühte Seneszenz 2002), einer Erhöhung im Ausmaß der Blattschädigung, einer Reduktion des Biomassezuwachs (Stammdickenzuwachs, Gesamt-, ober- und unterirdische Biomasse, Blatt-, Achsen-, Fein- und Grobwurzelbiomasse), einer signifikanten Erniedrigung des Blattgaswechsels und der Photosyntheseleistung (A_{360} , A_{2000} , gH_2O , WUE, V_{cmax} , J_{max} und $\Delta F / F_m'$). Signifikant negative Effekte durch das erhöhte O₃-Regime wurden bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst und bei jenen Jungbuchen in den Lysimetern in den untersuchten Parametern (mit Ausnahme des Stammdickenzuwachs 2003 der Jungbuchen in den Lysimetern) nicht beobachtet. Einige Blattgaswechselformen waren bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst und bei jenen in den Lysimetern unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zum 1x O₃-Regime erniedrigt, jedoch war dies mit $p=0,264$ bis $p=0,769$ im Gegensatz zu den signifikanten Unterschieden bei den Jungbuchen in den Phytotronen statistisch nicht relevant. Aus diesem Grund wurden die Ergebnisse dieser Blattgaswechselformen als abhängig vom Szenario bewertet (Ausnahme E_{360} , Tab. 4.6). Für die Biomasseverhältnisse (Wurzel / Spross und Fein- / Grobwurzel) sowie das Kronenvolumen und die Raumbesetzung kann die Hypothese 3 nicht bestätigt werden, da die Reaktionen auf erhöhtes O₃ bei den Jungbuchen im Freiland und in den Phytotronen ähnlich waren. In Kap. 4.2.2 werden mögliche Ursachen für die unterschiedlichen O₃-Effekte bei den Jungbuchen der verschiedenen Szenarien diskutiert.

Diskussion

Tab. 4.6: Übersicht der Reaktionen in den untersuchten Parametern der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotrone auf das experimentell erhöhte O₃-Regime (¹ Die Reaktion der Buchen in Bezug auf den Austrieb und die Seneszenz wurde auf die Anzahl der Tage im Jahr bezogen. ² Reaktion innerhalb der Freilandexperimente (KF / Lysimeter) war im Vergleich zu dem Klimakammerexperiment nicht konsistent. ³ Reduzierung (6% bis 45%) des Blattgaswechsels der Jungbuchen unter dem 2x O₃-Regime im KF und bei den Jungbuchen in den Lysimetern. Da die Reaktion im Gegensatz zu der Reaktion im Blattgaswechsel der Jungbuchen in den Phytotrone nicht statistisch signifikant war, wurden die Reaktionen als szenarioabhängig bewertet (Ausnahme E₃₆₀). ⁴ Die Auswertung der Chlorophyllfluoreszenz basiert auf Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten. Wenn in der Chlorophyllfluoreszenzmessung Signifikanzen auftraten, sind diese dargestellt. Die Signifikanz war über den untersuchten Zeitraum nicht konsistent. - bedeutet, dass dieser Parameter nicht untersucht wurde).

	KF	Lysimeter	Phytotrone	Szenarioabhängige Reaktion auf erhöhtes O ₃
Phänologie:				
Austrieb (2002) ¹	-	-		-
Austrieb (2003) ¹		-	*	ja
Seneszenz (2002) ¹		-	(*)	ja
Seneszenz (2003) ¹	**		-	-
Blattschädigung (2002):				
Maximale Nekroseschäden		-	(*)	ja
Biomasse:				
Stammdickenzuwachs (2002)		-	(*)	ja
Stammdickenzuwachs (2003)		*	*	ja / nein ²
Gesamtbiomasse (2003)		-	*	ja
Oberirdische Biomasse (2003)		-	*	ja
Unterirdische Biomasse (2003)		-	*	ja
Blattbiomasse (2003)		-	*	ja
Achsenbiomasse (2003)		-	(*)	ja
Feinwurzelbiomasse (2003)		-	*	ja
Grobwurzelbiomasse (2003)		-	*	ja
Wurzel / Sprossverhältnis (2003)		-		nein
Fein- / Grobwurzelverhältnis (2003)		-		nein
Kronenvolumen (2002)		-		nein
Kronenvolumen (2003)				nein
Raumbesetzung (2003)		-		nein
Blattmorphologie (2003):				
SLA				nein
Photosynthese:				
<i>Blattgaswechsel (2003):</i>				
A ₃₆₀			*	ja ³
A ₂₀₀₀			**	ja ³
E ₃₆₀				nein ³
gH ₂ O			**	ja ³
WUE			**	ja
V _{cm} max			*	ja
J _{max}			*	ja ³
<i>Chlorophyllfluoreszenz:</i>				
Δ F / F _m ' (Mittagsmessung 2002) ⁴	**	-	***	ja
Δ F / F _m ' (Mittagsmessung 2003) ⁴			*	ja

ähnliche Reaktion in 1x O₃ und 2x O₃ (gleiche Zahlenwerte in 1x O₃ und 2x O₃)

Reduktion durch 2x O₃ im Vergleich zu 1x O₃ (niedrigere Zahlenwerte unter 2x O₃)

Erhöhung durch 2x O₃ im Vergleich zu 1x O₃ (höhere Zahlenwerte unter 2x O₃)

Szenario-Effekte: Jungbuchen

Durch die statistische Analyse der Szenario-Effekte zeigten sich für die Jungbuchen Unterschiede zwischen den Szenarien (Tab. 4.7). Es wurde bei dem Vergleich der Reaktionen der Jungbuchen der Szenarien „Kranzberger Forst“ und „Phytotrone“ ein schnellerer Austrieb und eine verlangsamte Seneszenz für die Jungbuchen im Kranzberger

Forst festgestellt. In der Biomasseentwicklung und in der Photosynthese sowie im Blattgaswechsel der Jungbuchen wurde kein konsistentes Reaktionsmuster beobachtet: Es wurden für die untersuchten Parameter sowohl höhere Werte (z. B. Blatt- und Feinwurzelbiomasse sowie V_{cmax}), niedrigere Werte (z. B. Stammdickenzuwachs 2002, Achsenbiomasse und Kronenvolumen) als auch ähnliche Werte (z. B. Gesamtbiomasse, A_{360} und A_{2000}) für die Jungbuchen im Kranzberger Forst im Vergleich mit den Jungbuchen in den Phytotronen ermittelt. Dieses nicht konsistente Reaktionsmuster ist ebenfalls im Vergleich der Jungbuchen in den Lysimetern mit jenen in den Phytotronen zu erkennen (Tab. 4.7). Im Vergleich der Freilandssysteme (Kranzberger Forst und Lysimeter) zeigte sich, dass die Reaktionen der Jungbuchen in den Blattgaswechselfparametern ähnlich waren, während z. B. der Stammdickenzuwachs bei den Jungbuchen in den Lysimetern größer war.

Diskussion

Tab. 4.7: Übersicht der Szenario-Effekte in den untersuchten Parametern der Jungbuchen. Der Vergleich erfolgte zwischen den Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF) mit jenen in den Phytotronen, zwischen den Jungbuchen in den Lysimetern mit jenen in den Phytotronen sowie zwischen den Jungbuchen in den Lysimetern mit jenen im Kranzberger Forst (¹ Die Reaktion der Buchen in Bezug auf den Austrieb und die Seneszenz wurde auf die Anzahl der Tage im Jahr bezogen. ² Die Auswertung der Chlorophyllfluoreszenz basiert auf Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten. Wenn in der Chlorophyllfluoreszenzmessung Signifikanzen auftraten, sind diese dargestellt. - bedeutet, dass dieser Parameter nicht untersucht wurde).

	KF vs. Phytotrone	Lysimeter vs. Phytotrone	Lysimeter vs. KF	Szenarioabhängige Reaktion	
				Freiland (KF / Lysimeter) vs. Labor	Freiland: KF vs. Lysimeter
Phänologie:					
Austrieb (2003) ¹	***	-	-	ja / -	-
Seneszenz (2002) ¹	*	-	-	ja / -	-
Seneszenz (2003) ¹	-	-	***	-	ja
Blattschädigung (2002):					
Maximale Nekroseschäden		-	-	nein / -	-
Biomasse:					
Stammdickenzuwachs (2002)	**	-	-	ja / -	-
Stammdickenzuwachs (2003)		***	***	nein / ja	ja
Gesamtbiomasse (2003)		-	-	nein / -	-
Oberirdische Biomasse (2003)		-	-	nein / -	-
Unterirdische Biomasse (2003)		-	-	nein / -	-
Blattbiomasse (2003)	(*)	-	-	ja / -	-
Achsenbiomasse (2003)	(*)	-	-	ja / -	-
Feinwurzelbiomasse (2003)	**	-	-	ja / -	-
Grobwurzelbiomasse (2003)		-	-	nein / -	-
Wurzel / Sprossverhältnis (2003)		-	-	nein / -	-
Fein- / Grobwurzelverhältnis (2003)	***	-	-	ja / -	-
Kronenvolumen (2002)	(*)	-	-	ja / -	-
Kronenvolumen (2003)	(*)	-	***	ja / nein	ja
Raumbesetzung (2003)		-	-	nein / -	-
Blattmorphologie:					
SLA (2002)				nein / -	-
SLA (2003)		***	***	nein / ja	ja
Photosynthese:					
<i>Blattgaswechsel (2003):</i>					
A ₃₆₀				nein / nein	nein
A ₂₀₀₀				nein / nein	nein
E ₃₆₀	(*)	(*)		ja / ja	nein
gH ₂ O				nein / nein	nein
WUE	***	***		ja / ja	nein
V _{max}	***	**		ja / ja	nein
J _{max}				nein / nein	nein
Chlorophyllfluoreszenz:					
Δ F / Fm' (Mittagsmessung 2002) ²	***	-	-	ja / -	-
Δ F / Fm' (Mittagsmessung 2003) ²		***	***	nein / ja	ja

ähnliche Reaktion in Jungbuchen im Freiland (KF oder Lysimeter) und in den Klimakammern (Phytotrone)

Reduktionen bei Jungbuchen: in KF im Vergleich zu Phytotronen, in Lysimetern im Vergleich zu Phytotronen, in Lysimetern im Vergleich zu KF

Erhöhung bei Jungbuchen: in KF im Vergleich zu Phytotronen, in Lysimetern im Vergleich zu Phytotronen, in Lysimetern im Vergleich zu KF

O₃-Effekte: Jungfichten

Bei den Jungfichten im Kranzberger Forst und in den Phytotronen wurden keine negativen Effekte durch das erhöhte O₃-Regime in der phänologischen Entwicklung, in der Biomasseentwicklung, in den photosynthetischen Parametern sowie in den Gaswechselfparametern beobachtet (Tab. 4.8). Die Hypothese 3, dass die Jungbäume im Freiland signifikant unterschiedlich auf das experimentell erhöhte O₃ im Vergleich zu jenen in den Phytotronen reagieren, kann für die Jungfichten (mit Ausnahme des Stammdickenzuwachses 2003 und der Chlorophyllfluoreszenz) nicht bestätigt werden. In den CO₂- und lichtgesättigten Photosyntheseparametern (J_{max} und A₂₀₀₀) wurden für die

Jungfichten im Kranzberger Forst und für jene in den Phytotronen eine tendenzielle Erhöhung unter dem 2x O₃-Regime festgestellt. Zusätzlich war $\Delta F / F_m$ der Jungfichten im Kranzberger Forst und der Stammdickenzuwachs 2003 der Jungfichten in den Phytotronen unter dem 2x O₃-Regime signifikant erhöht. Die Biomasseentwicklung war, v. a. bei den Jungfichten im Kranzberger Forst, ebenfalls unter dem 2x O₃-Regime tendenziell erhöht. Dies kann auf einen Konkurrenzvorteil der Jungfichten unter dem erhöhten O₃-Regime gegenüber den Jungbuchen hindeuten, der auch in der Studie von KOZOVITS ET AL. (2005) und KOZOVITS (2003) festgestellt wurde. Eine Biomassezunahme (Erhöhung der Baumhöhe) wurde ebenfalls in der Studie von PÄÄKKÖNEN ET AL. (1997) bei *Betula pendula* beobachtet. NUNN ET AL. (2005 b) fanden bei Altbäumen (*Fagus sylvatica* und *Picea abies*) z. T. eine Erhöhung des Zweigvolumens und der Blattbiomasse unter erhöhtem O₃.

Da bei den Jungfichten im Kranzberger Forst und in den Phytotronen unter dem 2x O₃-Regime kein verspäteter Austrieb, keine Reduktionen in der Biomasseentwicklung, in den Photosynthese- und Blattgaswechselfparametern zu beobachten waren, können die Jungfichten dieser Standorte unter den gegebenen O₃-Konzentrationen als unempfindlicher im Vergleich zu den untersuchten Jungbuchen in den Phytotronen angesehen werden. Eine generelle Aussage, dass Buchen empfindlicher auf O₃ reagieren als Fichten (Hypothese 5) ist schwierig, da die Jungbuchen im Kranzberger Forst ebenso wie die Jungfichten meist nicht auf das erhöhte O₃-Regime reagierten. Die Auslegung der Hypothese 5 ist somit abhängig von dem betrachteten Szenario. Nach GUDERIAN ET AL. (1985) kann jedoch jede Pflanzenart – bei entsprechend hoher Schadstoffkonzentration und Dauer der Belastung – geschädigt werden.

Tab. 4.8: Übersicht der Reaktionen in den untersuchten Parametern der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen auf das experimentell erhöhte O₃-Regime (¹ Die Reaktion der Fichten in Bezug auf den Austrieb wurde auf die Anzahl der Tage im Jahr bezogen. ² Die Auswertung der Chlorophyllfluoreszenz basiert auf Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten. Wenn in der Chlorophyllfluoreszenzmessung Signifikanzen auftraten, sind diese dargestellt. - bedeutet, dass dieser Parameter nicht untersucht wurde).

	KF	Phytotrone	Szenarioabhängige Reaktion auf erhöhtes O ₃
Phänologie (2003):			
Austrieb ¹			nein
Biomasse:			
Stammdickenzuwachs (2002)			nein
Stammdickenzuwachs (2003)		***	ja
Gesamtbiomasse (2003)	(*)		ja
Oberirdische Biomasse (2003)	(*)		ja
Unterirdische Biomasse (2003)	(*)		ja
Nadelbiomasse (2003)			nein
Achsenbiomasse (2003)	(*)		ja
Feinwurzelbiomasse (2003)	(*)	(*)	nein
Grobwurzelbiomasse (2003)	(*)		ja
Wurzel / Sprossverhältnis (2003)			nein
Fein- / Grobwurzelverhältnis (2003)			nein
Kronenvolumen (2002)	(*)		ja
Kronenvolumen (2003)	(*)		ja
Raumbesetzung (2003)			nein
Blattmorphologie (2003):			
SLA			nein
Photosynthese:			
<i>Blattgaswechsel (2003):</i>			
A ₃₆₀			nein
A ₂₀₀₀	(*)	(*)	nein
E ₃₆₀			nein
WUE			nein
V _{cmax}			nein
J _{max}	(*)	(*)	nein
<i>Chlorophyllfluoreszenz:</i>			
Δ F / F _m ' (Mittagsmessung 2002) ²	***		ja
Δ F / F _m ' (Mittagsmessung 2003) ²	***		ja

ähnliche Reaktion in 1x O₃ und 2x O₃ (gleiche Zahlenwerte in 1x O₃ und 2x O₃)

Erhöhung durch 2x O₃ im Vergleich zu 1x O₃ (höhere Zahlenwerte unter 2x O₃)

Szenario-Effekte: Jungfichten

Die Reaktion der Jungfichten im Kranzberger Forst und in den Phytotronen war je nach untersuchtem Parameter unterschiedlich (Tab. 4.9). Bei den Jungfichten im Kranzberger Forst wurde ein schnellerer Austrieb und meist eine höhere Biomasseentwicklung (Stammdickenzuwachs 2003, Gesamt-, ober- und unterirdische Biomasse, Achsen- und Feinwurzelbiomasse) im Vergleich zu jenen Jungfichten in den Phytotronen beobachtet. Der Stammdickenzuwachs (2002), das Kronenvolumen (2003) und die Raumbesetzung (2003) war hingegen bei den Jungfichten im Kranzberger Forst geringer als bei jenen in den Phytotronen. Im Gegensatz zu den unterschiedlichen Reaktionen in der Phänologie und im

Biomassezuwachs waren die Reaktionen im Blattgaswechsel der Jungfichten zwischen den beiden Szenarien meist ähnlich (Tab. 4.9, s. Abb. 3.46).

Tab. 4.9: Übersicht der Szenario-Effekte in den untersuchten Parametern der Jungfichten. Der Vergleich erfolgte zwischen den Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) mit jenen in den Phytotronen. (¹ Die Reaktion der Fichten in Bezug auf den Austrieb wurde auf die Anzahl der Tage im Jahr bezogen. ² Die Auswertung der Chlorophyllfluoreszenz basiert auf Messungen zu ähnlichen Zeitpunkten. Wenn in der Chlorophyllfluoreszenzmessung Signifikanzen auftraten, sind diese dargestellt. - bedeutet, dass dieser Parameter nicht untersucht wurde).

	KF vs. Phytotrone	Szenarioabhängige Reaktion
Phänologie (2003):		
Austrieb ¹	***	ja
Biomasse:		
Stammdickenzuwachs (2002)	**	ja
Stammdickenzuwachs (2003)	*	ja
Gesamtbiomasse (2003)	*	ja
Oberirdische Biomasse (2003)	(*)	ja
Unterirdische Biomasse (2003)	**	ja
Nadelbiomasse (2003)		nein
Achsenbiomasse (2003)	*	ja
Feinwurzelbiomasse (2003)	***	ja
Grobwurzelbiomasse (2003)		nein
Wurzel / Sprossverhältnis (2003)	**	ja
Fein- / Grobwurzelverhältnis (2003)	***	ja
Kronenvolumen (2002)		nein
Kronenvolumen (2003)	(*)	ja
Raumbesetzung (2003)	***	ja
Blattmorphologie (2003):		
SLA		nein
Photosynthese:		
<i>Blattgaswechsel (2003):</i>		
A ₃₆₀	*	ja
A ₂₀₀₀		nein
E ₃₆₀		nein
WUE		nein
V _{cmax}		nein
J _{max}		nein
<i>Chlorophyllfluoreszenz:</i>		
$\Delta F / F_m'$ (Mittagsmessung 2002) ²	***	ja
$\Delta F / F_m'$ (Mittagsmessung 2003) ²		nein

ähnliche Reaktion in Jungfichten im Kranzberger Forst und in den Phytotronen

Reduktionen in Jungfichten im Kranzberger Forst im Vergleich zu jenen in den Phytotronen

Erhöhung in Jungfichten im Kranzberger Forst im Vergleich zu jenen in den Phytotronen

4.2.2 Ursachen der unterschiedlichen Ozon-Effekte im Freiland und in Klimakammern

Die Unterschiede zwischen den Ergebnissen der Freilandexperimente (Kranzberger Forst und Lysimeter) und des Phytotronexperiments für die Jungbuchen können durch

verschiedene Faktoren hervorgerufen worden sein. MANNING (2005), KOZOVITS (2003), MANNING & KRUPA (1992) und ALSCHER ET AL. (1991) haben mögliche Faktoren, die die O₃-Sensitivität von Bäumen beeinflussen können zusammengefasst (Tab. 4.10): Neben den unterschiedlichen Begasungsregimen können dies physikalisch-klimatologische Faktoren (Luftbewegung, Licht-, Temperaturverhältnisse, Wasserversorgung und relative Luftfeuchte), biologische Faktoren (genetische Diversität, Entwicklungsstadium und Wurzelsysteme) sowie anthropogene Faktoren (Nährstoffversorgung und Pflanzmuster) sein. Die Bedeutung des Entwicklungsstadiums (Ontogenie) der Bäume auf die O₃-Sensitivität wurde bereits in Kap. 4.1 erläutert, weshalb dieser Teilaspekt im Folgenden nicht mehr betrachtet wird.

Tab. 4.10: Faktoren, die die O₃-Sensitivität von Bäumen beeinflussen können, verändert nach MANNING (2005), KOZOVITS (2003), MANNING & KRUPA (1992) und ALSCHER ET AL. (1991).

Faktoren	Effekte
<i>Physikalisch-klimatologisch</i>	
O ₃ -Konzentration	Die Höhe der O ₃ -Konzentration bestimmt die toxische Wirkung.
Luftbewegung	Starke Luftbewegungen reduzieren die Grenzschichtwiderstände, wodurch eine O ₃ -Aufnahme verstärkt werden kann.
Licht	Einerseits können die Blätter in der Schattenkrone O ₃ -sensitiver sein, wogegen andererseits auch die Blätter in der Sonnenkrone durch den erhöhten photo-oxidativen Stress stärker durch O ₃ geschädigt sein können.
Temperatur	Die O ₃ -Schädigungen können mit einer Erhöhung der Lufttemperatur steigen.
Bewässerung und relative Luftfeuchte (rH)	Wasserstress kann, durch die Schließung der Stomata zu einer Erhöhung der O ₃ -Toleranz führen. Bei einer hohen rH kann die O ₃ -Aufnahme auf Grund des Öffnens der Stomata höher als bei niedriger rH sein.
<i>Biologisch</i>	
Genetische Diversität	Die Pflanzenindividuen können innerhalb und zwischen den Populationen in ihrer O ₃ -Sensitivität variieren.
Entwicklungsstadium	Die Ontogenie kann die O ₃ -Aufnahme und -Sensitivität bestimmen.
Wurzelsysteme	Die O ₃ -Schädigungen können durch reduzierte Wurzelsysteme verstärkt werden, da die Kapazität der Nährstoff- und Wasseraufnahme geringer ist.
<i>Anthropogen</i>	
Nährstoffe	Eine geringe Nährstoffversorgung kann die O ₃ -Schädigung reduzieren oder erhöhen.
Pflanzmuster (Mono- und Mischkultur)	In Mischkulturen können erhöhte O ₃ -Schädigungen auftreten.

O₃-Konzentration

Die Höhe des jeweiligen 1x O₃- und 2x O₃-Regimes war bei den untersuchten Szenarien unterschiedlich (s. Anhang Abb. A-1, Abb. A-2, Abb. A-5 bis Abb. A-7, s. Kap. 2.3). Für die Jungbuchen in den Phytotronen war z. B. der AOT40-Wert des 2x O₃-Regimes im Jahr 2002 um den Faktor fünf und im Jahr 2003 um den Faktor sechs im Vergleich zum 1x O₃-Regime erhöht (Abb. 4.1). Für die Jungbuchen im Kranzberger Forst wurde in den Jahren 2002 und 2003 nur ein Faktor von zwei und bei jenen in den Lysimetern im Jahr 2003 ein Faktor von drei zwischen den beiden O₃-Regimen festgestellt.

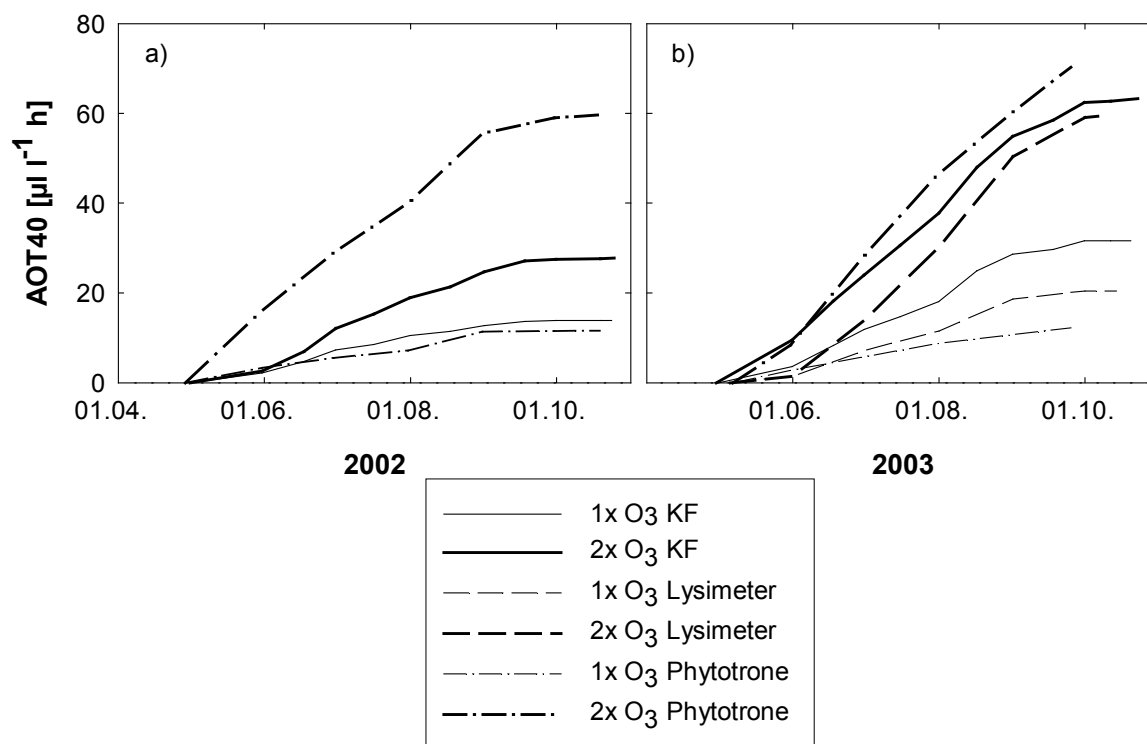


Abb. 4.1: AOT40-Werte im Kranzberger Forst (KF), auf den Lysimetern und in den Phytotronen in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b) auf die Vegetationsperiode der Jungbuchen bezogen.

Eine Plausibilitätsüberprüfung soll im Mittel abschätzen, ob das „nicht-Auftreten“ von O_3 -Effekten bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Lysimetern nicht durch die geringeren Unterschiede in den AOT40-Werten zwischen dem $1x O_3$ - und $2x O_3$ -Regime (s. o. angesprochene Faktoren) im Vergleich zu jenen Werten in den Phytotronen begleitet wurde. Dazu wurden die Mittelwerte der untersuchten Parameter, in denen signifikante Effekte für die Jungbuchen in den Phytotronen ermittelt wurden - wie die Biomasse- und die Blattgaswechsellparameter - auf die AOT40-Werte bezogen (cf. UNECE 2004). Ausgehend von einer linearen Beziehung (cf. KARLSSON ET AL. 2004 b, PALUDAN-MÜLLER 1999, FUHRER ET AL. 1997, REICH 1987) wurde zunächst der Mittelwert des jeweiligen Parameters, welcher in dem $1x O_3$ - und $2x O_3$ -Regime gemessen wurde, gegen den entsprechenden AOT40 aufgetragen und die Regressionsgerade bestimmt (Abb. 4.2 a, Abb. 4.3 a, Abb. 4.4 a, c). Der y-Achsenabschnitt der Regressionsgeraden spiegelt den mittleren Wert bei einem AOT40-Wert von $0 \mu l l^{-1} h$ wieder. Dieser Wert wurde gleich 100% gesetzt und die Werte des jeweiligen Parameters unter dem $1x O_3$ - und $2x O_3$ -Regime in Bezug zu diesem 100%-Wert gesetzt. Daran anschließend wurde die somit bestimmte mittlere prozentuale Veränderung (cf. KARLSSON ET AL. 2004 b, REICH 1987) des jeweiligen Parameters gegen den AOT40-Wert aufgetragen und die Regressionsgerade bestimmt (Abb. 4.2 b, Abb. 4.3 b, Abb. 4.4 b,

d). Wenn die Regressionsgeraden nicht deckungsgleich waren, würde im Mittel betrachtet auch ein größerer Unterschied zwischen dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst oder in den Lysimetern, nicht solch starke O₃-Effekte verursachen, wie sie für die Jungbuchen in den Phytotronen beobachtet wurden. Bei einem AOT40-Wert von 0 µl l⁻¹ h würde z. B. die mittlere Gesamtbiomasse der Jungbuchen im Kranzberger Forst 18,9 g (=100%) und die jener in den Phytotronen 30,7 g (=100%) betragen (Abb. 4.2 a). Die Jungbuchen im Kranzberger Forst besaßen eine Gesamtbiomasse von 17,8 g unter dem 1x O₃-Regime (Reduktion um 6% bezogen auf den 100%-Wert) und unter dem 2x O₃-Regime von 16,7 g (Reduktion um 11% bezogen auf den 100%-Wert). Für die Jungbuchen in den Phytotronen wurde eine entsprechende Reduktion unter dem 1x O₃-Regime von 11% und unter dem 2x O₃-Regime von 61% festgestellt. Anhand der Regressionsgeraden (Abb. 4.2 b) ist zu erkennen, dass die deutliche Biomassereduktion der Jungbuchen in dem 2x O₃-Regime in den Phytotronen, im Kranzberger Forst auch nicht bei einem größeren Unterschied in den AOT40-Werten, wie er in den Phytotronen zwischen dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime auftrat, führen würde. Die entsprechende Analyse der ober- und der unterirdischen Biomasse sowie der Achsen-, der Blatt-, der Feinwurzel- und der Grobwurzelbiomasse auf die AOT40-Werte führte zu ähnlichen Ergebnissen (Daten nicht gezeigt). Die Unterschiede in der Höhe der in dieser Studie aufgetretenen externen O₃-Konzentrationen (AOT40) erscheint durch die Plausibilitätsprüfung für die Auswirkung auf die Biomasseparameter vernachlässigbar zu sein. Anhand Abb. 4.2 b wird ebenfalls deutlich, dass der bis ins Jahr 2004 gültige AOT40-Grenzwert von 10 µl l⁻¹ h (ab dem Jahr 2004: 5µl l⁻¹ h, KARLSSON ET AL. 2004 b) mit einer 10%igen Biomassereduktion (FUHRER ET AL. 1997) für die Jungbuchen in den Phytotronen als ausreichend anzusehen ist, da in der vorliegenden Studie bei einem ähnlichen AOT40-Wert (12 µl l⁻¹ h) eine Gesamtbiomassereduktion von 11% gemessen wurde. Für die untersuchten Jungbuchen im Kranzberger Forst ist der Grenzwert zu hoch angesetzt. Hier war erst eine Biomassereduktion von 10% bei einem AOT40-Wert von ca. 60 µl l⁻¹ h zu beobachten. Auch PALUDAN-MÜLLER (1999) zeigten, dass ein AOT40-Grenzwert von 10 µl l⁻¹ h für Buchen ausreichte.

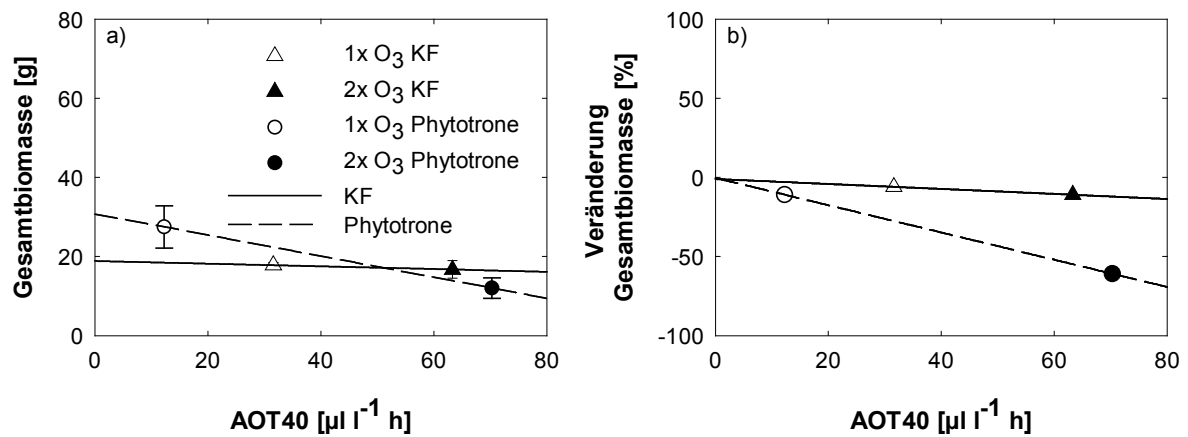


Abb. 4.2: Die Gesamtbiomasse (g Trockenmasse) und der AOT40-Wert der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen unter dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime (a). Der y-Achsenabschnitt der Regressionsgeraden in a) gibt die Gesamtbiomasse bei dem AOT40-Wert von 0 µl l⁻¹ h an (KF=18,9 g, Phytotrone=30,7 g). Der jeweilige Wert wurde gleich 100% gesetzt. b) zeigt die prozentuale Veränderung der Gesamtbiomasse als Unterschied zu der Gesamtbiomasse der Jungbuchen unter dem 1x O₃- und 2x O₃-Regime in Bezug auf den jeweiligen 100%-Wert (AOT40-Wert=0 µl l⁻¹ h).

Durch den Bezug der Blattgaswechselfparameter V_{cmax} , J_{max} , A_{2000} und WUE zu den AOT40-Werten des 1x O₃- und 2x O₃-Regimes wurde deutlich, dass ein Unterschied zwischen den O₃-Regimen, wie er in den Phytotronen auftrat, bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst oder in den Lysimetern im Mittel nicht zu einer solch hohen Beeinträchtigung der Photosynthesekapazität führen würde, wie sie bei den Jungbuchen in den Phytotronen erfolgte. Dieser Bezug wurde beispielhaft anhand des Parameters A_{2000} in Abb. 4.3 dargestellt.

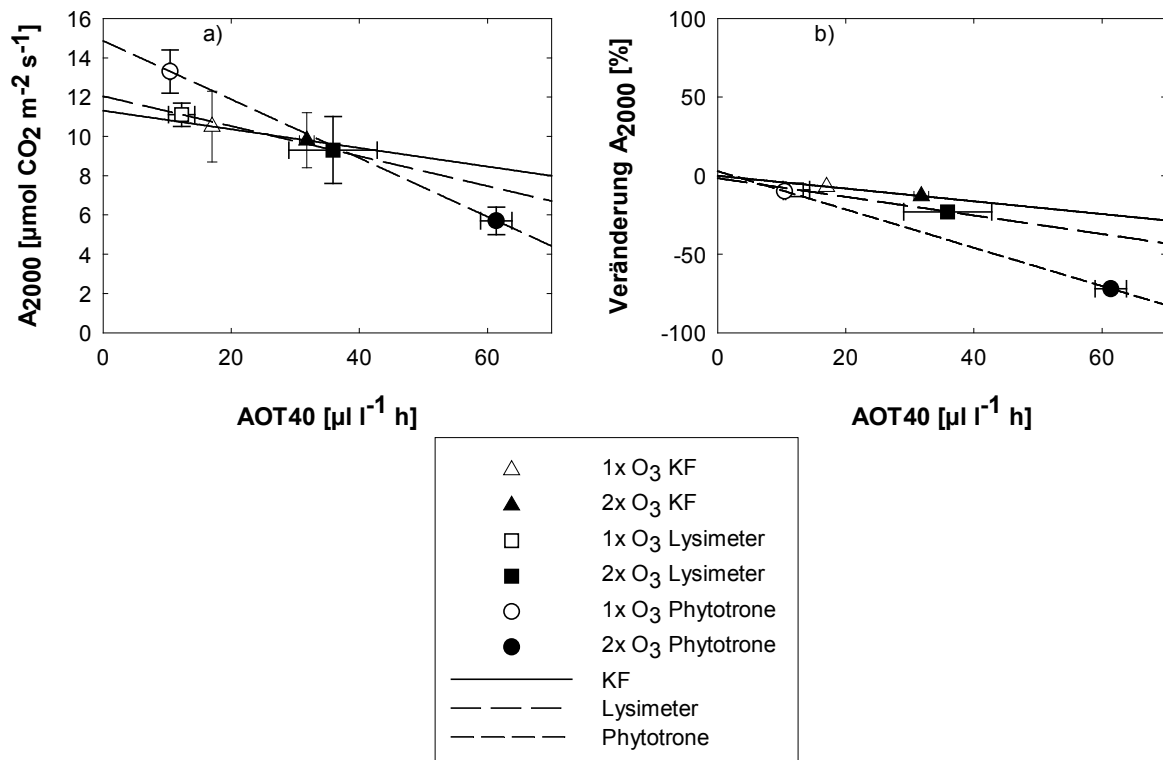


Abb. 4.3: Die Netto-Assimilationsrate bei $2000 \mu\text{l l}^{-1} \text{ CO}_2$ und Lichtsättigung (A_{2000}) und der AOT40-Wert der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen unter dem 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime (a). Der y-Achsenabschnitt der Regressionsgeraden in a) gibt den Wert von A_{2000} bei dem AOT40-Wert von $0 \mu\text{l l}^{-1} \text{ h}$ an (KF= $11,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, Lysimeter= $12,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, Phytotrone= $14,9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Der jeweilige Wert wurde gleich 100% gesetzt. b) zeigt die prozentuale Veränderung von A_{2000} als Unterschied zu A_{2000} der Jungbuchen unter dem 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime in Bezug auf den jeweiligen 100%-Wert (AOT40-Wert= $0 \mu\text{l l}^{-1} \text{ h}$).

Die $g_{\text{H}_2\text{O}}$ der Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Lysimetern würde (Abb. 4.4 a, b) im Mittel bei ähnlichen Unterschieden im AOT40-Wert zwischen dem 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime wie in den Phytotronen, unter dem 2x O_3 -Regime ähnlich reduziert sein, wie $g_{\text{H}_2\text{O}}$ der Jungbuchen in den Phytotronen (s. Verlauf der Regressionsgeraden Abb. 4.4 b). A_{360} (Abb. 4.4 c, d) der Jungbuchen im Kranzberger Forst wäre bei ähnlichen Unterschieden im AOT40-Wert wie in den Phytotronen im Mittel nicht so stark reduziert. Jedoch wäre A_{360} der Jungbuchen in den Lysimetern stärker reduziert als A_{360} der Jungbuchen in den Phytotronen (s. Verlauf der Regressionsgeraden Abb. 4.4 d).

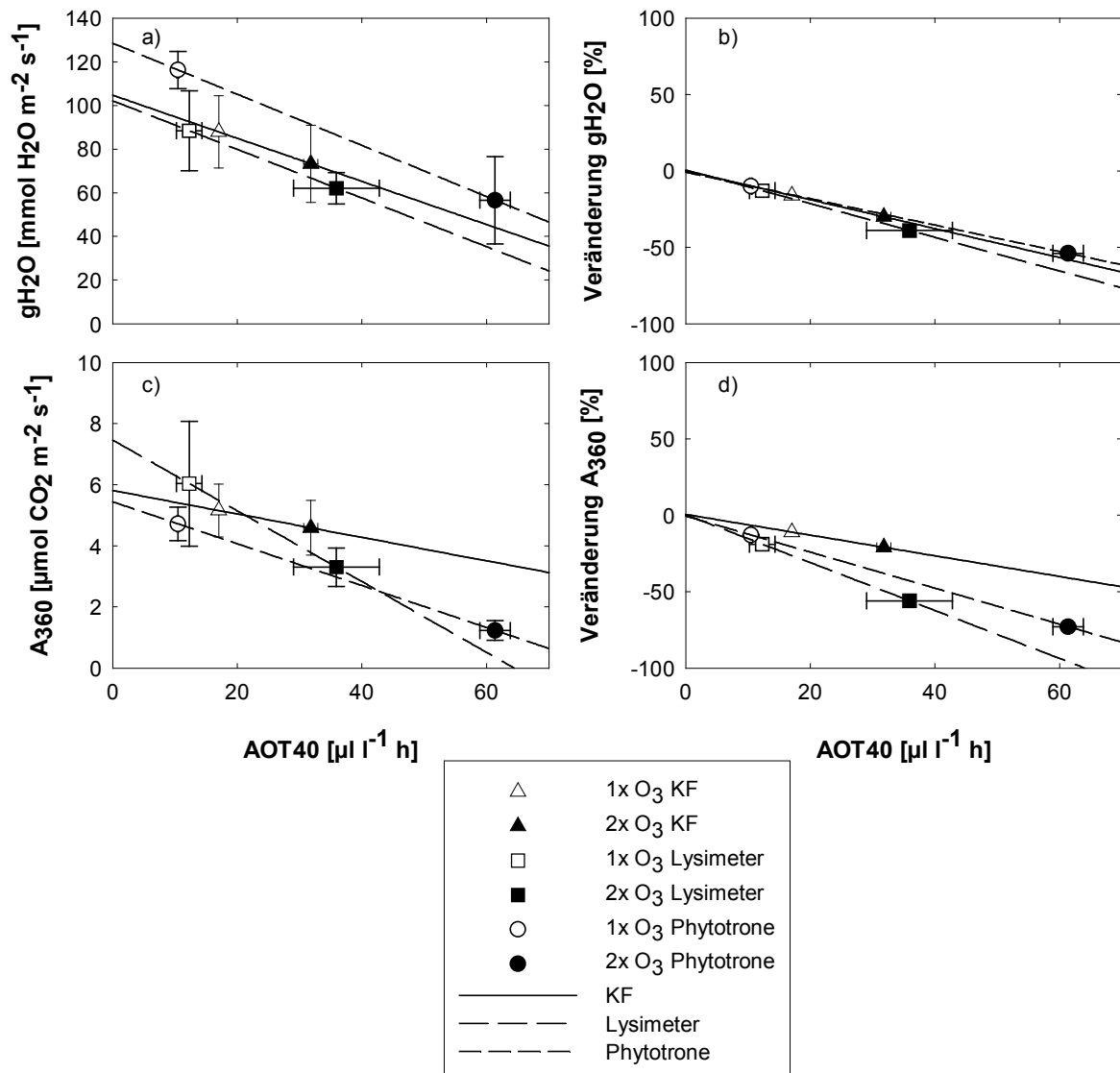


Abb. 4.4: Die stomatäre Leitfähigkeit (g_{H_2O}), die Netto-Assimilationsrate bei $360\mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$ und Lichtsättigung (A_{360}) und der AOT40-Wert der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen unter dem 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime (a, c). Der y-Achsenabschnitt der Regressionsgeraden in a) und c) gibt den Wert für g_{H_2O} bei dem AOT40-Wert von $0\mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ (KF= $104,7\text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Lysimeter= $102,1\text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Phytotrone= $128,5\text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und für A_{360} bei dem AOT40-Wert von $0\mu\text{l l}^{-1} \text{h}$ (KF= $5,8\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Lysimeter= $7,5\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Phytotrone= $5,4\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) an. Der jeweilige Wert wurde gleich 100% gesetzt. b) und d) zeigen die prozentuale Veränderungen von g_{H_2O} und A_{360} als Unterschied jener Werte unter dem 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime in Bezug auf den jeweiligen 100%-Wert (AOT40-Wert= $0\mu\text{l l}^{-1} \text{h}$).

Durch die oben durchgeführte Plausibilitätsprüfung wurde ermittelt, dass bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Lysimetern das „nicht-Auftreten“ der O_3 -Effekte in Bezug auf die Biomasse- und die Blattgaswechselfparameter (A_{2000} , J_{max} , V_{cmax} und WUE) nicht durch die geringeren AOT40-Werte der 1x O_3 - und 2x O_3 -Regime im Vergleich zu jenen AOT40-Werten in den Phytotronen bedingt war. Bei vergleichbaren AOT40-Werten der 1x

O₃- und 2x O₃-Regime in den verschiedenen Szenarien wäre gH₂O der Jungbuchen jedoch zwischen den Szenarien (Kranzberger Forst, Lysimeter und Phytotrone) ähnlich und A₃₆₀ der Jungbuchen in den Lysimetern wäre stärker reduziert als bei jenen in den Phytotronen oder bei jenen im Kranzberger Forst.

Die Plausibilitätsüberprüfung wurde mit externen O₃-Konzentrationen (cf. UNECE 2004) für das gesamte Untersuchungsjahr durchgeführt. Wie bereits in Kap. 4.1.3 beschrieben, kann jedoch für die Schädigung der Pflanzen, neben der Entgiftungskapazität, die O₃-Aufnahme maßgebend sein. Im Folgenden wurde die mittlere O₃-Aufnahme durch die Berechnung von gO₃ (Mittelwert) und der O₃-Konzentrationen exemplarisch für August 2003 (repräsentativ für die Blattgaswechsellmessungen) bestimmt. Für die Jungbuchen im Kranzberger Forst wurde bereits gezeigt (s. Kap. 4.1.3), dass die O₃-Aufnahme unter dem 1x O₃-Regime 3,5 nmol m⁻² s⁻¹ und unter dem 2x O₃-Regime 3,8 nmol m⁻² s⁻¹ betrug. Die O₃-Aufnahme der Jungbuchen in den Lysimetern war im Vergleich zu jener der Jungbuchen im Kranzberger Forst ähnlich (1x O₃: 3,0 nmol m⁻² s⁻¹ und 2x O₃: 3,6 nmol m⁻² s⁻¹, Tab. 4.11). Die O₃-Aufnahme der Jungbuchen in den Phytotronen (1x O₃- und 2x O₃-Regime: 2,4 nmol m⁻² s⁻¹) war niedriger im Vergleich zu jener der Jungbuchen im Kranzberger Forst und der Jungbuchen in den Lysimetern. Bedingt durch die (signifikante) Verengung der Stomata (s. Kap. 3.4.4.1) unter dem erhöhten O₃-Regime, war die O₃-Aufnahme der Jungbuchen in den Phytotronen unter dem 2x O₃-Regime genauso groß, wie unter dem 1x O₃-Regime. Wie Untersuchungen an Jungbuchen in einer vergleichbaren Phytotronstudie zeigten, kann die O₃-Aufnahme unter dem 2x O₃-Regime jedoch in den Monaten Juni und Juli bis zu 1,7mal erhöht sein, wodurch die erhöhte Schädigung der Jungbuchen unter experimentell erhöhtem O₃ erklärt werden könnte (KOZOVITS persönliche Mitteilung).

Tab. 4.11: Berechnete mittlere O₃-Aufnahme für die Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen (August 2003).

	O ₃ -Aufnahme 1x O ₃ [nmol m ⁻² s ⁻¹]	O ₃ -Aufnahme 2x O ₃ [nmol m ⁻² s ⁻¹]
KF	3,5	3,8
Lysimeter	3,0	3,6
Phytotrone	2,4	2,4

Luftbewegung

Die Luftbewegung in den Phytotronen und im Kranzberger Forst war im Mittel ähnlich (0,2 m s⁻¹ bzw. 0,4 m s⁻¹, NUNN ET AL. 2005 a). Die Grenzschichten der Blätter der Jungbuchen in den Phytotronen waren somit nicht stärker abgebaut als jene der Blätter der Jungbuchen im Kranzberger Forst. Eine Beeinflussung der O₃-Aufnahme durch diesen Faktor erscheint von untergeordneter Bedeutung.

Da die begasten und unbegasten Lysimeter durch Plexiglaswände (West-Ost-Ausrichtung) voneinander getrennt sind, entsteht ein - durch die vorwiegend vorkommenden Westwinde - verursachter Luftzug, der vermutlich eine höhere Luftbewegung erzeugt als sie im Kranzberger Forst vorherrscht. Gelegentlich auftretende Nord- und Südwinde können dies z. T. kompensieren, jedoch werden die Luftbewegungen vermutlich höher und die Blattgrenzschichten der Jungbäume stärker abgebaut sein als im Kranzberger Forst oder in den Phytotronen. Eine daraus resultierende größere O₃-Schädigung der Jungbuchen in den Lysimetern wurde jedoch nicht beobachtet.

Licht

Durch die Beschattungsvorrichtung betrug der Lichtgenuss der Jungbäume im Kranzberger Forst maximal 74% des einfallenden Sonnenlichts. Die Jungbäume in den Lysimetern wurden nicht beschattet (100% einfallendes Sonnenlicht), da sie vor der Bepflanzung in die Lysimeter an hohe Lichtintensitäten adaptiert waren. Die Lichtsumme in den Phytotronen betrug 61% des einfallenden Sonnenlichts des Freilands (s. Kap. 2.2). Hohe Lichtintensitäten und erhöhtes O₃ stellen für Pflanzen einen oxidativen Stress dar (ALSCHER ET AL. 1991). Wenn beide Faktoren auf Pflanzen wirken, können sich physiologisch-negative Reaktionen gegenseitig verstärken (MATYSSEK & SANDERMANN 2003). Die höchste Lichtintensität wurde bei den Jungbuchen in den Lysimetern gemessen. Jedoch war an diesem Standort kein O₃-Effekt (mit Ausnahme des reduzierten Stammdickenzuwachs) zu ermitteln. Eine Verstärkung der O₃-Reaktion durch hohe Lichtintensitäten war in der vorliegenden Studie demzufolge nicht zu beobachten. Eine Ursache für die Unempfindlichkeit gegenüber O₃ bei hohen Lichtintensitäten könnte die erhöhte Produktion von Antioxidantien sein (WIESER ET AL. 2003, FOYER ET AL. 1989, TJOELKER ET AL. 1995).

Wie zahlreiche Studien belegen, wurden O₃-Effekte auch bei geringeren Lichtintensitäten beobachtet (TJOELKER ET AL. 1995, VOLIN ET AL. 1993, KOLB & MATYSSEK 2001, WEI ET AL. 2004 a). In diesen Studien wurde ein Vergleich zwischen der Schatten- und Sonnenkrone von Bäumen durchgeführt, oder Bäume wurden unter geringen und hohen Lichtintensitäten untersucht. Starke Lichtunterschiede, wie sie in der Schatten- (z. B. <5% des einfallenden Sonnenlichts) und Sonnenkrone (100% des einfallenden Sonnenlichts) vorkommen und die O₃-Sensitivität bestimmen könnten, gab es in den unterschiedlichen Szenarien der vorliegenden Studie nicht. Die vorwiegend genannte Ursache, eine erhöhte gH₂O, für die größere O₃-Empfindlichkeit der Schatten- im Vergleich zu den Sonnenblättern in der Studie von VOLIN ET AL. (1993) kann für die Jungbuchen der vorliegenden Studie ausgeschlossen werden. In Tab. 4.7 und Abb. 4.4 b wurde gezeigt, dass gH₂O zwischen den Szenarien ähnlich war (cf. WEI ET AL. 2004 a). Die mittlere O₃-Aufnahme (s. o.), die an die gH₂O (bzw. gO₃) und O₃-Konzentrationen gekoppelt ist, war bei den Jungbuchen in den Phytotronen

insgesamt betrachtet niedriger als jene der Jungbuchen im Kranzberger Forst oder in den Lysimetern.

WEI ET AL. (2004 a) beschrieben, dass Blätter unter geringeren Lichtintensitäten im Vergleich zu jenen unter höheren Lichtintensitäten ein größeres Verhältnis von g_{H_2O} zur Photosyntheserate besitzen. Nach WEI ET AL. (2004 a, b) und TJOELKER ET AL. (1993) könnte ein solch größeres Verhältnis zu einer erhöhten O_3 -Sensitivität führen, da die Blätter wegen der relativ höheren g_{H_2O} mehr O_3 aufnehmen, während die relativ geringeren Photosyntheseraten zu einem Assimilat- und Energiemangel führen. Dadurch könnten Detoxifizierungs- und Reparaturvorgänge vermindert sein. Das g_{H_2O} / A_{360} -Verhältnis war bei den Jungbuchen in den Phytotronen im Vergleich zu jenen im Kranzberger Forst und jenen in den Lysimetern signifikant ($p \leq 0,001$ bzw. $p = 0,003$) höher (Tab. 4.12). Allgemein könnten die signifikant kleineren Photosyntheseraten (A_{2000} , V_{cmax} und J_{max}) darauf hinweisen, dass die Jungbuchen in den Phytotronen den Einfluss des O_3 nicht kompensieren konnten (cf. SAMUELSON & KELLY 2001).

Tab. 4.12: Verhältnis der stomatären Leitfähigkeit für Wasserdampf bei $360 \mu l l^{-1} CO_2$ und Lichtsättigung (g_{H_2O}) und der Netto-Assimilationsrate bei $360 \mu l l^{-1} CO_2$ und Lichtsättigung (A_{360}) der Jungbuchen an den verschiedenen Untersuchungsstandorten (MW \pm SE, n=3-4).

	g_{H_2O} / A_{360} Kranzberger Forst [mmol H_2O / $\mu mol CO_2$]	g_{H_2O} / A_{360} Lysimeter [mmol H_2O / $\mu mol CO_2$]	g_{H_2O} / A_{360} Phytotrone [mmol H_2O / $\mu mol CO_2$]
1x O_3	$17,1 \pm 1,1$	$19,6 \pm 2,8$	$25,1 \pm 1,5$
2x O_3	$15,8 \pm 1,7$	$16,3 \pm 1,9$	$44,1 \pm 3,9$

Blattmorphologische Unterschiede im Vergleich der Jungbuchen im Kranzberger Forst mit jenen in den Phytotronen wurden trotz unterschiedlicher Lichtbedingungen nicht ermittelt (s. Kap. 3.4.3). Die SLA zwischen den Jungbuchen in den Lysimetern im Vergleich zu jener auf den anderen Standorten war hingegen verschieden (s. Kap. 3.4.3). BENNETT ET AL. (1992) beschrieben, dass ein kleineres Palisaden / Mesophyllverhältnis und die wenig kompakten Mesophyllstrukturen, wie sie bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Phytotronen im Vergleich zu jenen in den Lysimetern auf Grund der SLA angenommen werden können, die O_3 -Diffusion in den Interzellularraum und die Zunahme der O_3 -Belastung in den Palisadenzellen erhöhen kann. Da die Blattmorphologie jedoch zwischen den Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Phytotronen ähnlich war, kann diese Ursache für die höhere O_3 -Empfindlichkeit der Jungbuchen in den Phytotronen ausgeschlossen werden.

MONTGOMERY (2004) stellte in ihrer in Costa Rica durchgeführten Studie fest, dass sich u. a. die Photosynthese von *Virola koschynii*, *Dipteryx panamensis* und *Brosimum alicastrum* nur zwischen 5% bis 20% des vollen Sonnenlichts erhöhte, während Unterschiede bei höheren

Lichtintensitäten (>20% des vollen Sonnenlichts) zu keinen starken Effekten führte. Dies ist vergleichbar mit dem Blattgaswechsel der Jungbuchen (Schattbaumart) im Kranzberger Forst und in den Lysimetern. Obwohl die Quantität des Lichts unterschiedlich war, wurden keine Unterschiede im Blattgaswechsel der Jungbuchen der zwei Szenarien beobachtet.

Neben der Lichtquantität ist für die Pflanzenentwicklung die Lichtqualität von Bedeutung (cf. THIEL ET AL. 1996). Die unterschiedlichen Reaktionen unter den Szenarien könnten auch auf die Lichtqualität in Form der spektralen Verteilung und die Anteile der direkten und diffusen Strahlung zurückzuführen sein. In den Phytotronen ist ca. 75% weniger UV-Strahlung wie in der Natur vorhanden (SEIDLITZ persönliche Mitteilung). THIEL ET AL. (1996) zeigten jedoch, dass das UV-B / UV-A / PAR Verhältnis in den Phytotronen den natürlichen Verhältnissen entspricht. Die Frage, ob die thermische Strahlung (Erhöhung der langwelligen Strahlung) sowie der Anteil der diffusen Strahlung durch Reflexion an den Stahlwänden erhöht ist und einen Einfluss auf Blatttemperatur besitzen und welche Folge dies auf die physiologischen Reaktionen der Pflanzen hat, ist nicht geklärt.

Temperatur, Niederschlag (Wasserversorgung) und relative Luftfeuchte

Die klimatischen Verhältnisse der Szenarien waren untereinander und zwischen den Jahren unterschiedlich (s. Kap. 2.2). Im Jahr 2002 waren die Temperaturen im Kranzberger Forst im Durchschnitt um $3,3 \pm 0,8^{\circ}\text{C}$ (Juli bis Oktober) niedriger als in den Phytotronen. Die Niederschlagssumme im Kranzberger Forst mit 646 mm (April bis Oktober) war typisch für die Freisinger Region. Durch die automatische Bewässerung waren die Jungbäume in den Phytotronen ausreichend wasserversorgt. Die relative Luftfeuchte war im Kranzberger Forst im Durchschnitt (Juli bis Oktober) um $20,2 \pm 2,7\%$ höher als in den Phytotronen. Das Jahr 2003 wurde als ein Extremjahr infolge heißer Temperaturen und einer ausgeprägten Trockenheit im Sommer bezeichnet (GIETL 2004, LUTERBACHER ET AL. 2004, SCHÄR & JENDRITZKY 2004, DEUTSCHER WETTERDIENST 2004). Im Kranzberger Forst war es im Vergleich zum Jahr 2002 um bis zu $5,1^{\circ}\text{C}$ im Monat wärmer. Die Lufttemperaturen auf den Lysimetern im Jahr 2003 waren im Durchschnitt um $1,0 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ (April bis Oktober) höher als im Kranzberger Forst. Die mittlere Monatstemperatur (2003) in den Phytotronen im Vergleich zu jenen im Kranzberger Forst / Lysimeter, war im Juni um $4,9^{\circ}\text{C}$ / $3,6^{\circ}\text{C}$ und im August um $4,1^{\circ}\text{C}$ / $2,7^{\circ}\text{C}$ niedriger, wogegen die Temperaturen in den Phytotronen im Mai, Juli und September um $0,1^{\circ}\text{C}$ bis $3,2^{\circ}\text{C}$ / $0,9^{\circ}\text{C}$ bis $4,6^{\circ}\text{C}$ höher waren. Die Niederschlagssumme im Jahr 2003 (April bis Oktober) war mit 385 mm im Kranzberger Forst und mit 388 mm auf den Lysimetern vergleichbar, und um 40% niedriger als im Jahr 2002. Auf Grund der Bewässerung der Jungbäume im Kranzberger Forst und in den Lysimetern (s. Kap. 2.1.1, Kap. 2.1.2) wurde einem Wassermangel entgegengewirkt. Der Bodenwassergehalt in den Containern im Kranzberger Forst war im Jahr 2002 ($17,8 \pm 0,2\%$) ähnlich wie jener im Jahr

2003 ($15,4 \pm 0,5\%$). Ein Trockenstress bei den Jungbäumen in den Klimakammern konnte durch die stets durchgeführte automatische Bewässerung (s. Kap. 2.1.2) ebenfalls im Jahr 2003 ausgeschlossen werden. Die mittlere relative Luftfeuchte (April bis Oktober) im Kranzberger Forst und auf den Lysimetern sowie in den Phytotronen (Mai bis September) war im Jahr 2003 zwischen den Szenarien ähnlich (Minimum: 60,7% und Maximum: 67,0%). PALUDAN-MÜLLER ET AL. (1999) und WALLIN ET AL. (2002) vermuteten, dass eine Biomassenzunahme (Achsenbiomasse, Baumhöhe und Stammvolumen) von *Fagus sylvatica* bzw. *Picea abies* allein auf eine Temperaturerhöhung von 1°C bis 2°C zurückzuführen war. Dies würde den erhöhten Stammdickenzuwachs und das erhöhte Kronenvolumen (2002) der Jungbuchen in den Phytotronen im Vergleich zu jenen der Jungbuchen im Kranzberger Forst erklären (s. Tab. 4.7), da die Temperaturen im Jahr 2002 in den Phytotronen im Durchschnitt um 3,3°C höher waren. Für das Jahr 2003 ist die Aussage schwieriger, da die Lufttemperaturen z. T. höher und z. T. niedriger in den Phytotronen im Vergleich zu jenen im Kranzberger Forst waren. Es wurde jedoch bei den Jungbuchen in den Lysimetern ein höherer Stammdickenzuwachs im Vergleich zu jenen im Kranzberger Forst beobachtet, was auf die erhöhte Temperatur von 1,0°C (cf. PALUDAN-MÜLLER ET AL. 1999, WALLIN ET AL. 2002) zurückzuführen sein könnte.

Ein Einfluss der Interaktion zwischen Temperatur und erhöhtem O₃ auf die Pflanzenentwicklung ist noch nicht ausreichend geklärt (MATYSSEK & SANDERMANN 2003). KLEIER ET AL. (2001) beschrieben, dass Wurzeltemperaturen von 13°C und erhöhtes O₃ bei *Raphanus sativus* die Gesamt- und Achsenbiomasse reduziert, währenddessen dies nicht bei höheren Wurzeltemperaturen von 18°C und erhöhtem O₃ beobachtet wurde. POLLE ET AL. (2001) beobachteten hingegen, dass hohe Temperaturen die Resistenz der Blätter gegen oxidativen Stress verringerten. BUSOTTI ET AL. (2005) stellten fest, dass z. B. die Blattfläche von Buchen in einem Transekt von Nord- nach Süditalien abnimmt, was in Verbindung mit einer erhöhten O₃-Konzentration und Temperatur steht, wobei jedoch hier auch der Faktor Trockenheit einen starken Einfluss hat. Trotz unterschiedlicher vorherrschender Temperaturen bei den Szenarien wurden bei den Jungbuchen im Kranzberger Forst und in den Phytotronen gleiche Reaktionen auf erhöhtes O₃ z. B. im Kronenvolumen (keine Veränderung unter dem 2x O₃-Regime) im Jahr 2002 beobachtet.

SCHAUB ET AL. (2003) berichten über eine Abnahme von Blattschädigungen an Jungbäumen (*Prunus serotina*) bei Trockenheit. Zahlreiche Studien zeigten, dass die durch eine Trockenheit verursachte Verengung der Stomata die Bäume vor O₃-Schädigung schützen kann (PÄÄKKÖNEN ET AL. 1998, PEARSON & MANSFIELD 1993, FINCHER & ALSCHER 1992, ROBERTS & CANNON 1992, TEMPLE ET AL. 1992, DOBSON ET AL. 1990, FREER-SMITH ET AL. 1989), wobei dies andererseits auch über einen längeren Zeitraum betrachtet zu einer Reduzierung der Photosynthese und der Produktivität führen kann (PEARSON & MANSFIELD

1993). Eine Reduktion der gH_2O konnte im Vergleich der Szenarien untereinander nicht beobachtet werden (s. Abb. 4.4 b). Eine Abnahme der gH_2O und eine Reduzierung des Blattgaswechsels wurde jedoch bei den Jungbuchen in den Phytotronen unter dem $2x O_3$ -Regime beobachtet.

Genetische Diversität

Bei den Freiland- und Klimakammerexperimenten wurde auf geklontes Pflanzenmaterial verzichtet, da die Untersuchungen an Individuen durchgeführt werden sollten, wie sie in der realen Natur vorkommen. Unterschiedliche O_3 -Reaktionen könnten durch genetische Diversität (cf. ELAGÖZ & MANNING, 2005, WEI ET AL. 2004 a, b, PÄÄKKÖNEN ET AL. 1997) hervorgerufen sein. Jedoch ist die Wahrscheinlichkeit, dass in den Containern der Phytotrone nur O_3 -sensitive Genotypen und in jenen im Kranzberger Forst nur O_3 -tolerante Genotypen gepflanzt wurden als gering einzustufen.

Wurzelsysteme

Die Gesamtwurzel- und Grobwurzelbiomasse der Jungbuchen im Kranzberger Forst war ähnlich jener der Jungbuchen in den Phytotronen, währenddessen die Feinwurzelbiomasse der Jungbuchen in den Phytotronen im Vergleich zu jener der Jungbuchen im Kranzberger Forst reduziert war. Einbußen in Bezug auf die Wasser- (s. gH_2O Abb. 4.4 b) und die Nährstoffaufnahme (s. u. *Nährstoffe*) wurden jedoch nicht festgestellt.

ANDERSEN (2003), GRULKE ET AL. (1998) und ANDERSEN ET AL. (1997) legten dar, dass erhöhtes O_3 das Wurzel- / Sproßverhältnis und die Wurzelbiomasse reduzieren kann. SCAGEL & ANDERSEN (1997) hingegen beobachteten keine Veränderung des Wurzel- / Sproßverhältnis durch erhöhtes O_3 . Das Ergebnis von SCAGEL & ANDERSEN (1997) konnte in der vorliegenden Studie bestätigt werden. Bei den Jungbuchen in den Phytotronen wurde keine Reduzierung des angesprochenen Verhältnisses festgestellt, da sowohl die ober- als auch die unterirdische Biomasseentwicklung unter dem $2x O_3$ -Regime reduziert war. Die Reduzierung der ober- und unterirdischen Biomasse der Jungbuchen in den Phytotronen könnte durch einen geringeren oberirdischen Kohlenstoffgewinn (s. Kap. 3.4.4.1) bedingt sein (cf. ANDERSEN 2003, CRAINE ET AL. 2001, ANDERSEN ET AL. 1997).

ANDERSEN & SCAGEL (1997) und SCAGEL & ANDERSEN (1997) stellten fest, dass die Bodenatmung unter erhöhtem O_3 anstieg. ANDERSEN (2003) zeigte jedoch auf, dass die Bodenatmung unter erhöhtem O_3 auch reduziert sein kann. Eine Zunahme der Bodenatmungsraten wurde mehr mit der autotrophen (Wurzeln) als mit der heterotrophen (Mikroben und Bodenfauna) Atmung in Verbindung gebracht (ANDERSEN 2003, HANSON ET AL. 2000). Die Bodenatmungsraten in den Containern im Kranzberger Forst und in jenen in den Phytotronen waren unter dem $2x O_3$ -Regime (s. Kap. 3.4.5) meist etwas erhöht (nicht

signifikant). Dies könnte durch die Erhöhung der Feinwurzelbiomasse (Fichten) unter dem 2x O₃-Regime in Beziehung gebracht werden.

Nährstoffe

Die Jungbäume im Kranzberger Forst und in den Phytotronen wurden mit gleichen Mengen der Hoagland-Lösung (HOAGLAND & ARNON 1950, s. Kap. 2.1.1 und Kap. 2.1.2) gedüngt, so dass eine ähnliche Nährstoffversorgung gewährleistet war. Auf eine Düngung der Jungbuchen in den Lysimetern wurde verzichtet, da andere Arbeitsgruppen des SFB 607 bodenmikrobiologische Untersuchungen ohne künstliche Nährstoffversorgung untersuchen wollen. Die Jungbuchen aller Standorte waren ausreichend (cf. SCHÜTT ET AL. 1992, INGESTAAD 1959) mit Stickstoff versorgt. Dies belegten Blattstickstoffgehalte von $\geq 1,20\%$. Eine durch das erhöhte O₃ festgestellte Reduzierung des Blattstickstoffgehalts wie bei SCHERZER ET AL. (1998) konnte in der vorliegenden Studie nicht belegt werden. Jedoch war diese Reduzierung, die SCHERZER ET AL. (1998) beobachteten, auch erst in Kombination mit erhöhtem CO₂ gegeben.

Die mittleren Blattstickstoffgehalte waren zwischen den O₃-Regimen in den Phytotronen ähnlich und können als Ursache für die niedrigeren Photosyntheseraten ausgeschlossen werden (cf. SAMUELSON & KELLY 2001, 1997). MAURER ET AL. (1997), MAURER & MATYSSEK (1997) und MATYSSEK ET AL. (1997 b) zeigten jedoch, dass eine ausreichende oder hohe Nährstoffversorgung nicht immer die O₃-Toleranz erhöhen muß. O₃-Effekte in Bezug auf die Nährstoffversorgung sind generell nicht konsistent (MATYSSEK & SANDERMANN 2003, MAURER ET AL. 1997, MAURER & MATYSSEK 1997, PÄÄKKÖNEN & HOLOPAINEN 1995, MATYSSEK & INNES 1999).

Pflanzsysteme (Mono- und Mischkulturen)

In der vorliegenden Studie wurden sowohl Misch- (Kranzberger Forst und Phytotrone) als auch Monokulturen (Lysimeter) untersucht. KOZOVITS ET AL. (2005) und KOZOVITS (2003) stellten in einer Phytotronstudie fest, dass Jungbuchen in einer Buchen-Fichten-Mischkultur hinsichtlich der Biomasseentwicklung empfindlicher auf O₃ reagierten als in Monokulturen. ANDERSEN ET AL. (2001) ermittelten in einer „open-top“ Kammerstudie eine höhere O₃-Empfindlichkeit (Reduzierung der Biomasse) von *Pinus ponderosa* in Konkurrenz mit *Elymus glaucus* im Vergleich zu einer *Pinus ponderosa*-Monokultur. Die O₃-Reaktionen der untersuchten Parameter der Jungbuchen im Freiland (Kranzberger Forst und Lysimeter) waren in der vorliegenden Studie unabhängig vom Pflanzmuster (s. Tab. 4.6, Ablehnung Hypothese 4). Bestätigt wurden die oben genannten Studien, wenn man die O₃-Reaktionen der Jungbuchen in den Lysimetern (Monokultur, O₃-tolerant) mit jenen in den Phytotronen (Mischkultur, O₃-empfindlich) vergleicht (s. Tab. 4.6, Bestätigung Hypothese 4).

KOZOVITS ET AL. (2005) und KOZOVITS (2003) beobachteten weiterhin, dass Jungfichten in der Mischkultur O_3 -unempfindlicher als die Jungbuchen waren. Dies kann in der vorliegenden Studie für die Jungbäume in den Phytotronen bestätigt werden (Bestätigung der Hypothese 5). Infolge der signifikant geringeren Photosyntheseraten der Jungbuchen unter dem 2x O_3 -Regime war eine geringere Kohlenstoff-Verfügbarkeit zum Biomasseaufbau gegeben, währenddessen die Kohlenstoffverfügbarkeit der Jungfichten unter dem erhöhten O_3 und somit die Biomasseproduktion nicht vermindert war. Für die Jungbuchen und –fichten im Freiland hingegen war infolge einer nicht signifikanten Reduzierung der Photosynthese keine Einbuße in der Biomasse zu beobachten (Ablehnung der Hypothese 5).

4.2.3 Konzeptuelle Möglichkeiten, Limitierungen und Relevanz unterschiedlicher Versuchsansätze

Die Übersicht der O_3 -Effekte in den verschiedenen Szenarien (s. Tab. 4.6 und Tab. 4.8) zeigte, dass für die Jungbäume eine Vergleichbarkeit in verschiedenen Freilandexperimenten (Kranzberger Forst und Lysimeter) gegeben war. Diese Aussage kann für den Vergleich der Freilandexperimente (Kranzberger Forst und Lysimeter) mit dem Klimakammerexperiment (Phytotrone) nur teilweise bestätigt werden. Die Reaktionen der Jungfichten im Freiland in Bezug auf die unterschiedlichen O_3 -Regime waren vergleichbar mit jenen der Jungfichten in den Phytotronen: Bei den Jungfichten waren bei den gegebenen O_3 -Konzentrationen meist weder im Freiland noch in den Phytotronen signifikante O_3 -Effekte in den untersuchten Parametern zu beobachten. Die Ergebnisse der Jungbuchen zwischen den verschiedenen Szenarien hingegen waren unterschiedlich: Die Jungbuchen in den Phytotronen wiesen deutliche O_3 -Effekte in den untersuchten Parametern auf. Dadurch stellt sich die Frage nach der Relevanz der Klimakammerexperimente, wenn diese nicht immer auf das Freiland und somit nicht auf den eigentlichen, realen Wuchsort der Pflanze, übertragbar sind. GRAMS (2003), KOLB & MATYSSEK (2001), MATYSSEK ET AL. (1997 a), MUSSELMAN & HALE (1997), PAYER ET AL. (1993), MANNING & KRUPA (1992) und REICH (1987) zeigten die konzeptuellen Möglichkeiten und Limitierungen der verschiedenen Versuchsansätze auf (Tab. 4.13). Klimakammerexperimente haben nicht das Ziel, die Natur in ihrer Komplexität nachzubilden. Experimente in Klimakammern, unter kontrollierten Bedingungen sind jedoch geeignet, um Mechanismen in die verschiedene Faktoren involviert sind und / oder komplexe ökologische Interaktionen, zu untersuchen und zu verstehen. Für das mechanistische Verständnis der Pflanzen-Reaktionen sind kontrollierbare und definierte Umweltbedingungen notwendig und es kann entscheidend sein, dass Experimente zur Überprüfung der Ergebnisse nochmals unter gleichen Umweltbedingungen durchgeführt werden müssen. Klimakammerexperimente können diesen Vorteil der Reproduzierbarkeit

bieten. Durch Experimente im Freiland ist es schwieriger, das mechanistische Verständnis zu erweitern, da viele Faktoren in der realen Natur wirken und diese Interaktionen schwer zu analysieren sind. Da Freilandstudien dazu dienen, die Reaktionen der Pflanzen in der realen Natur zu untersuchen, werden die vorherrschenden Umweltbedingungen meist nicht kontrolliert, wodurch z. B. extreme Witterungsbedingungen die Reaktionen maskieren können. Die Reproduzierbarkeit eines Experiments im Freiland ist selten gegeben, da es eine zeitliche Variabilität in den Umweltbedingungen gibt. Das Freiland ist jedoch der Wuchsort der Pflanzen und aus diesem Grunde müssen auch unter schwierigeren Voraussetzungen, die durch die Komplexität der Natur gegeben sind, Experimente durchgeführt werden. Im Freiland können neben Jung- auch Altbäume untersucht werden. In den Klimakammern ist die Untersuchung von Altbäumen aufgrund der Größenlimitierung der Kammern nicht durchführbar. Durch die technische Weiterentwicklung, speziell von „free-air“-Begasungssystemen im Freiland, können auch im Freiland Zukunftsszenarien (z. B. erhöhtes CO₂ oder, wie in der vorliegenden Studie gezeigt, erhöhtes O₃) untersucht werden (KÖRNER & ZOTZ 2003, HÄBERLE ET AL. 2003).

Tab. 4.13: Vergleich der Versuchsansätze zwischen Klimakammern unter kontrollierten Bedingungen und im Freiland, verändert nach MUSSELMAN & HALE (1997).

	Klimakammer	Freiland
Wiedergabe der Realität (Komplexität)	gering	hoch
Reproduzierbarkeit	hoch	gering
Kontrollierbarkeit der Umweltbedingungen	hoch	gering
Maskierung der zu untersuchenden Faktoren durch andere, nicht kontrollierbare Faktoren	gering	hoch

Eine Kopplung der Klimakammer- und Freilandexperimente ist notwendig, da Ergebnisse zwischen den Versuchsansätzen differieren können (s. Jungbuchen in der vorliegenden Studie) und somit Ergebnisse von Klimakammerstudien nicht immer auf das Freiland zu übertragen sind. Dies zeigt die Notwendigkeit der Skalierung zwischen Klimakammer- und Freilandexperimenten. Die Auswahl des Versuchssystems (Freiland oder Klimakammer) richtet sich zunächst nach der Fragestellung: Um Grundlagen zum mechanistischen Verständnis zu erforschen sind Klimakammerversuche geeignet, wogegen beispielsweise für die Erforschung der Auswirkungen von Schadstoffen auf Pflanzen und deren Relevanz für politische Entscheidungen (z. B. Grenzwert-Festlegungen) eine Überprüfung im Freiland erforderlich ist.

5 Schlussfolgerungen

Häufig wurden Ergebnisse von Jungbäumen aus Klimakammerexperimenten genutzt, um Schlüsse über Altbäume im Freiland zu ziehen. Dadurch wurde erstens vorausgesetzt, dass die Reaktionen nicht durch die Ontogenie beeinflusst werden, und zweitens, dass die unterschiedlichen Wachstumsbedingungen (Szenarien: z. B. Klimakammer und Freiland) keinen Einfluss auf die Ergebnisse besitzen.

In der vorliegenden Studie wurde innerhalb der **ontogenetischen Skalierung** im Freiland festgestellt, dass die meisten beobachteten Reaktionen (phänologische Entwicklung, Ausmaß der Blattschädigung, Stammdickenzuwachs, photosynthetische Leistungsfähigkeit und Blattgaswechsel) der Jungbäume (Buchen und Fichten) in Bezug auf experimentell erhöhtes O₃ auf die Altbuchen (Abb. 5.1, s. gelbe Pfeile) und -fichten übertragbar waren. In der **Szenario-Skalierung** wurde ermittelt, dass die Reaktionen auf experimentell erhöhtes O₃ der Buchen im Freiland und der Buchen in den Klimakammern meist unterschiedlich waren (Abb. 5.1, s. zweifarbige Pfeile), wogegen jene Reaktionen der Fichten zwischen den Szenarien ähnlich waren. Eine Übertragbarkeit der Ergebnisse der Jungbäume aus Klimakammerstudien auf die Jungbäume im Freiland unter experimentell erhöhtem O₃ war somit in der vorliegenden Studie nicht für beide untersuchten Baumarten gegeben.

Das Fazit der vorliegenden Studie ist, dass die Wachstumsbedingungen (Szenarien) einen entscheidenden Einfluss auf die Reaktionen der Bäume besitzen können (Bsp. Buche) und deswegen eine Übertragbarkeit der Ergebnisse aus Klimakammerstudien auf Jung- und Altbäume im Freiland nicht für jede Baumart zulässig ist (Abb. 5.1, s. zweifarbige Pfeile, cf. NUNN ET AL. 2005 a, BAUMGARTEN ET AL. 2000). Die Festlegung von O₃-Grenzwerten (z. B. akkumulierte externe O₃-Dosis über dem Schwellenwert von 40 nl O₃ l⁻¹, AOT 40), die auf „open-top“ Kammerstudien mit Buchen basieren (KARLSSON ET AL. 2003, SKÄRBY ET AL. 1998, FUHRER ET AL. 1997) und auf das Freiland - somit auf andere Wachstumsbedingungen - übertragen wurden, sind dadurch fragwürdig. Zudem erscheinen Übertragungen von Befunden aus „open-top“ Kammerstudien, die bisher im Zuge der ontogenetischen Skalierung durchgeführt wurden (cf. KELLY ET AL. 1995, GRULKE & MILLER 1994, SAMUELSON & EDWARDS 1993), auf das Freiland nicht ohne weitere Überprüfungen zulässig. Studien unter kontrollierten Bedingungen, wie sie beispielsweise in Klimakammern vorherrschen, sind im Allgemeinen jedoch notwendig, um pflanzliche Reaktionen mechanistisch zu klären. Für zukünftige Untersuchungen müssen Reaktionen von Jungbuchen und -fichten im Freiland, um Aussagen für Altbäume zu erlangen, unter ähnlichen Rahmenbedingungen (z. B. Mikroklima) durchgeführt werden, wie sie für Altbäume vorherrschen würden. Da zunehmend versucht wird, Reaktionen von Altbäumen zu modellieren (cf. MATYSSEK & SANDERMANN 2003), sind weitere Untersuchungen zum ontogenetischen Skalieren für

andere Baumarten notwendig, um eine Validierung der Modell-Ergebnisse für diese Baumarten durchführen zu können.

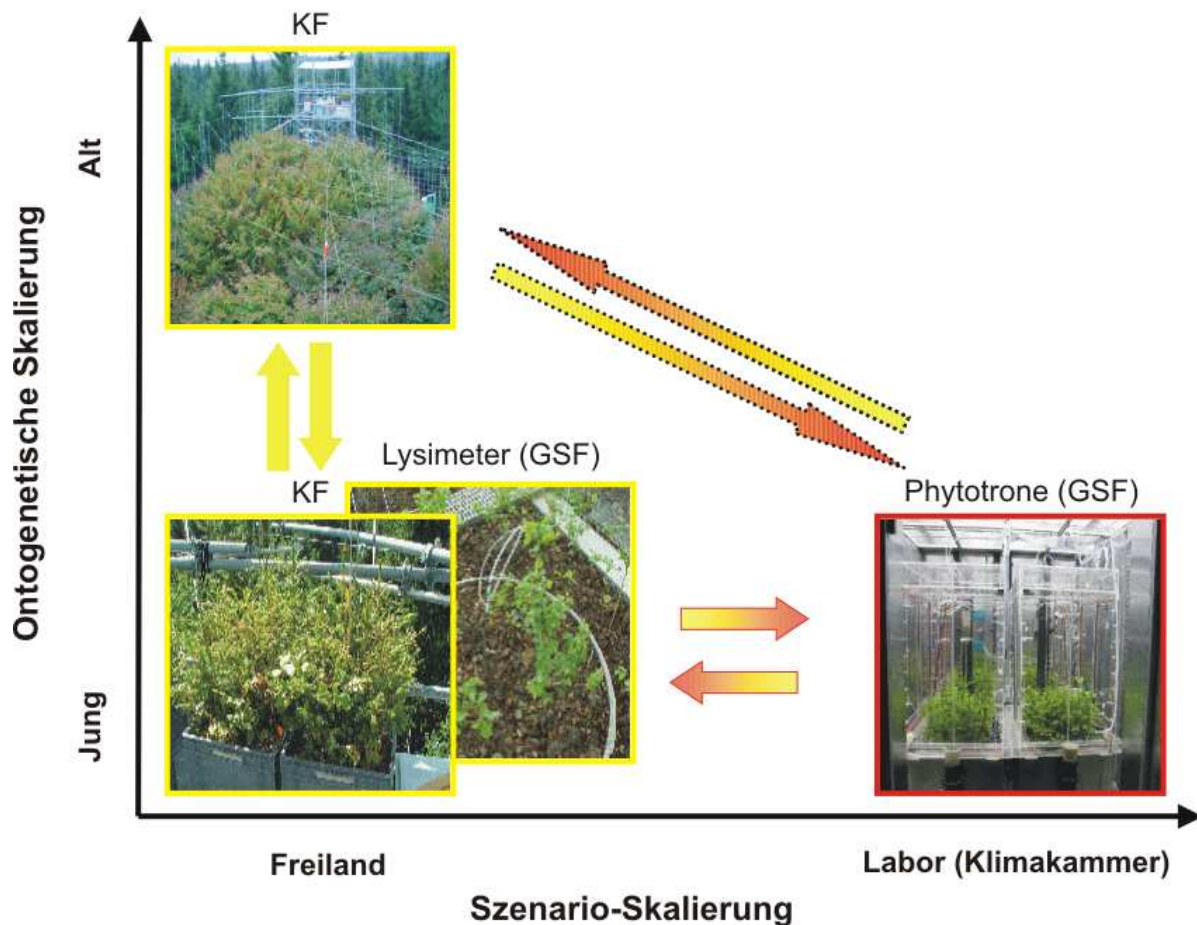


Abb. 5.1: Skalierungskonzept der vorliegenden Studie und die Reaktion auf experimentell erhöhtes O_3 : Die rote Umrahmung der Phytotronstudie im Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit (GSF) weist auf eine meist signifikante Veränderung der untersuchten Parameter (Einschränkung der phänologischen Entwicklung, Erhöhung der Blattschädigung, Reduzierung der Biomasse und der photosynthetischen Leistungsfähigkeit sowie des Blattgaswechsels) durch das experimentell erhöhte O_3 bei den Jungbuchen hin. Die gelbe Umrahmung der Freilandexperimente (Kranzberger Forst - KF - und Lysimeter) weist auf die meist ähnlichen Reaktionen der Buchen des jeweiligen Standorts in dem $1x O_3$ - und $2x O_3$ -Regime hin. Die Übertragbarkeit der Ergebnisse in Bezug auf die O_3 -Effekte bei den Buchen von den Freiland- zu den Klimakammerexperimenten (oder umgekehrt) ist nicht gegeben (zweifarbige Pfeile), währenddessen die Ergebnisse der Jung- auf die Altbuchen (oder umgekehrt) in den Freilandstudien übertragbar sind (einfarbige Pfeile). Da eine O_3 -Empfindlichkeit bei den Jungbuchen in den Klimakammern ermittelt wurde und bei den Altbuchen nicht, wird gefolgert, dass die Ergebnisse aus den Klimakammern nicht mit jenen aus dem Freiland (oder umgekehrt) vergleichbar sind (zweifarbige Pfeile, schwarz-gepunktete Umrahmung der Pfeile weist auf die Schlussfolgerung hin).

Literaturverzeichnis

- ALSCHER, R. G., MADAMANCHI, N. R. & CRAMER, C. L. (1991): Protective mechanisms in the chloroplast stroma. In: PELL, E. J. & STEFFEN, K. L. (Hrsg.): Active oxygen / oxidative stress and plant metabolism. Current topics in plant physiology: An American society of plant physiologist series, 6, Rockville, USA, 145-155.
- ANDERSEN, C. P. (2003): Source-sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone. *New Phytologist*, 157, 213-228.
- ANDERSEN, C. P., HOGSETT, W. E., PLOCHER, M., RODECAP, K. & HENRY LEE, E. (2001): Blue wild-rye grass competition increases the effect of ozone on ponderosa pine seedlings. *Tree Physiology*, 21, 319-327.
- ANDERSEN, C. P. & SCAGEL, C. F. (1997): Nutrient availability alters belowground respiration of ozone-exposed ponderosa pine. *Tree Physiology*, 17, 377-387.
- ANDERSEN, C. P., WILSON, R., PLOCHER, M. & HOGSETT, W. E. (1997): Carry-over effects of ozone on root growth and carbohydrate concentrations of ponderosa pine seedlings. *Tree Physiology*, 17, 805-811.
- BARBOUR, M. M., FISCHER, R. A., SAYRE, K. D. & FARQUHAR, G. D. (2000): Oxygen isotope ratio of leaf and grain material correlates with stomatal conductance and grain yield in irrigated wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27, 625-637.
- BAUMGARTEN, M., WERNER, H., HÄBERLE, K.-H., EMBERSON, L. D., FABIAN, P. & MATYSSEK, R. (2000): Seasonal ozone response of mature beech trees (*Fagus sylvatica*) at high altitude in the Bavarian forest (Germany) in comparison with young beech grown in the field and in phytotrons. *Environmental Pollution*, 109, 431-442.
- BENNETT, J. P., RASSAT, P., BERRANG, P. & KARNOSKY, D. F. (1992): Relationships between leaf anatomy and ozone sensitivity of *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. and *Prunus serotina* Ehrh. *Environmental and Experimental Botany*, 32, 33-41.
- BORKEN, W., XU, Y.-J., DAVIDSON, E. A. & BEESE, F. (2002): Site and temporal variation of soil respiration in European beech, Norway spruce and Scots pine forest. *Global Change Biology*, 8, 1205-1216.
- BRAUN, S. & FLÜCKIGER, W. (1995): Effects of ambient ozone on seedlings of *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* (L.) Karst. *New Phytologist*, 129, 33-44.
- BRENDEL, O., IANNETTA, P. P. M. & STEWART, D. (2000): A Rapid and simple method to isolate pure alpha-cellulose. *Phytochemical Analysis*, 11, 7-10.
- BROADMEADOW, M. (1998): Ozone and forest trees. *New Phytologist*, 139, 123-125.
- BRÜGGER, R. (1998): Die phänologische Entwicklung von Buche und Fichte. Beobachtung, Variabilität, Darstellung und deren Nachvollzug in einem Modell. Verlag des Geographischen Instituts der Universität Bern, Bern.
- BUCHMANN, N. (2000): Biotic and abiotic factors controlling soil respiration rates in *Picea abies* stands. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 1625-1635.
- BÜSGEN, M., MÜNCH, E. & THOMSON, T. (1929): The structure and life of forest trees. London, Chapman & Hall, 436 Seiten.

- BUSOTTI, F., PANCAZZI, M., MATTEUCCI, G. & GEROSA, G. (2005): Leaf morphology and chemistry in *Fagus sylvatica* (beech) trees as affected by site factors and ozone: Results from CONECOFOR permanent monitoring plots in Italy. *Tree Physiology*, 25, 211-219.
- CAPE, J. N. (1998): Uptake and fate of gaseous pollutants in leaves. *New Phytologist*, 139, 221-223.
- CHAPPELKA, A. H. & SAMUELSON, L. J. (1998): Ambient ozone effects on forest trees of the eastern United States: A review. *New Phytologist*, 139, 91-108.
- CRAINE, J. M., WEDIN, D. A. & REICH, P. B. (2001): The response of soil CO₂ flux to changes in atmospheric CO₂, nitrogen supply and plant diversity. *Global Change Biology*, 7, 947-953.
- CRUTZEN, P. J. & GRAEDEL, T. E. (1994): *Chemie der Atmosphäre – Bedeutung für Klima und Umwelt*. Heidelberg, Berlin, Oxford, Spektrum, 511 Seiten.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (2004): Der Rekordsommer 2003.
www.dwd.de/de/FundE/Klima/KLIS/prod/spezial/temp./index.htm
- DOBSON, M. C., TAYLOR, G. & FREER-SMITH, P. H. (1990): The control of ozone uptake by *Picea abies* (L.) Karst and *P. sitchensis* (Bong.) Carr. during drought and interacting effects on shoot water relations. *New Phytologist*, 116, 465-474.
- ELAGÖZ, V. & MANNING, W. J. (2005): Responses of sensitive and tolerant bush beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to ozone in open-top chambers are influenced by phenotypic differences, morphological characteristics, and the chamber environment. *Environmental Pollution*, 136, 371-383.
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropa mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Stuttgart, Ulmer, 5. Aufl., 1095 Seiten.
- EMBERSON, L. D., ASHMORE, M. R., CAMBRIDGE, H. M., SIMPSON, D. & TOUVINEN, J. P. (2000): Modelling stomatal ozone flux across Europe. *Environmental Pollution*, 109, 403-413.
- FABIAN, P. (2002): *Leben im Treibhaus*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 258 Seiten.
- FABIAN, P. (1997): Luftverschmutzung und Treibhauseffekt: Anthropogene Eingriffe und ihre Klimawirksamkeit. In: SCHUBERT, V. & QUENZEL, H. (Hrsg.): *Klima und Mensch*, St. Ottilien, Verlag Erzabtei St. Ottilien, 57-98.
- FARQUHAR, G. D., VON CAEMMERER, S. & BERRY, J. A. (1980): A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78-90.
- FETT, W. F. & JONES, S. B. (1995): Microscopy of the interaction of *hrp* mutants of *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolica* with a nonhost plant. *Plant Science*, 107, 23-39.
- FINCHER, J. & ALSCHER, R. G. (1992): The effect of long-term ozone exposure on injury of seedlings of red spruce (*Picea rubens* Sarg.). *New Phytologist*, 120, 49-59.
- FOWLER, D., CAPE, J. N., COYLE, M., FLECHARD, C., KUYLENSTIERNA, J., HICKS, K., DERWENT, D., JOHNSON, C. & STEVENSON, D. (1999): The global exposure of forests to air pollutants. *Water, Air and Soil Pollution*, 116, 5-32.
- FOYER, C. H., DUJARDYN, M. & LEMOINE, Y. (1989): Responses of photosynthesis and the xanthophyll and ascorbate-glutathione cycles to changes in irradiance, photoinhibition and recovery. *Plant Physiology and Biochemistry*, 27, 751-760.
- FREDERICKSEN, T. S., SKELLY, J. M., STEINER, K. C., KOLB, T. E. & KOUTERICK, K. B. (1996): Size-mediated foliar response to ozone in black cherry trees. *Environmental Pollution*, 91, 53-63.

- FREDERICKSEN, T. S., JOYCE, B. J., SKELLY, J. M., STEINER, K. C., KOLB, T. E., KOUTERICK, K. B., SAVAGE, J. E. & SNYDER, K. R. (1995): Physiology, morphology and ozone uptake of leaves of black cherry seedlings, saplings and canopy trees. *Environmental Pollution*, 89, 273-283.
- FREER-SMITH, P. H., DOBSON, M. & TAYLOR, G. (1989): Factors controlling the rates of O₃ uptake by spruce and beech. In: BUCHER, J. B. & BUCHER-WALLIN, I. (Hrsg.): Air pollution and forest decline. Proc 14th International meeting for specialists in air pollution effects on forest ecosystems, IUFRO P2.05, Interlaken, 2-8 October. EAFV Birmensdorf, Schweiz, 407-409.
- FUHRER, J. (1994): The critical level for ozone to protect agricultural crops - An assessment of data from European open-top chamber experiments. In: FUHRER, J. & ACHERMANN, B. (Hrsg.): Critical levels for ozone - a UN-ECE Workshop Report, 16, Eidgenössische Forschungsanstalt für Agrikulturchemie und Umwelthygiene, Bern, Schweiz, 42-57.
- FUHRER, J., SKÄRBY, L. & ASHMORE, M. R. (1997): Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe. *Environmental Pollution*, 97, 91-106.
- GEROSA, G., MARZUOLI, R., BUSSOTTI, F., PANCAZZI, M. & BALLARIN-DENTI, A. (2003): Ozone sensitivity of *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior* young trees in relation to leaf structure and foliar ozone uptake. *Environmental Pollution*, 125, 91-98.
- GIETL, G. (2004): Das Trockenjahr 2003 – (k)ein Jahrhundertereignis. *LWF Aktuell*, 43, 1-3.
- GRAMS, T. E. E. (2003): Natural complexity versus controlled environment: An integrative perspective on photosynthesis and competitiveness of woody plants under abiotic and biotic constraints. Habilitation, Technische Universität München.
- GRAMS, T. E. E., ANEGG, S., HÄBERLE, K.-H., LANGEBARTELS, C. & MATYSSEK, R. (1999): Interactions of chronic exposure to elevated CO₂ and O₃ levels in the photosynthetic light and dark reactions of European beech (*Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 144, 95-107.
- GRULKE, N. E. & RETZLAFF, W. A. (2001): Changes in physiological attributes of ponderosa pine from seedling to mature tree. *Tree Physiology*, 21, 275-286.
- GRULKE, N. E., ANDERSEN, C. P., FENN, M. E. & MILLER, P. R. (1998): Ozone exposure and nitrogen deposition lowers root biomass of ponderosa pine in the San Bernardino Mountains, California. *Environmental Pollution*, 103, 63-73.
- GRULKE, N. E. & MILLER, P. R. (1994): Changes in gas exchange characteristics during the life span of giant sequoia: Implications for response to current and future concentrations of atmospheric ozone. *Tree Physiology*, 14, 659-668.
- GUDERIAN, R., TINGEY, D. T. & RABE, R. (1985): Effects of photochemical oxidants on plants. In: GUDERIAN, R. (Hrsg.): Air pollution by photochemical oxidants. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 129-334.
- HÄBERLE, K.-H., REITER, I. M., NUNN, A. J., GRUPPE, A., SIMON, U., GOSSNER, M., WERNER, H., LEUCHNER, M., HEERDT, C., FABIAN, P. & MATYSSEK, R. (2003): KROCO, Freising, Germany: Canopy research in a temperate mixed forest of Southern Germany. In: BASSET, Y., HORLYCK, V. & WRIGHT, J. (Hrsg.): Studying forest canopies from above: The international canopy crane network. Smithsonian Tropical Research Institute and the United Nations Environmental Programme, Panama, 71-78.

- HANSON, P. J., EDWARDS, N. T., GARTEN, C. T. & ANDREWS, J. A. (2000): Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48, 115-146.
- HANSON, P. J., SAMUELSON, L. J., WULLSCHLEGER, S. D., TABBERER, T. A. & EDWARDS, G. S. (1994): Seasonal patterns of light-saturated photosynthesis and leaf conductance for mature and seedling *Quercus rubra* L. foliage: Differential sensitivity to ozone exposure. *Tree Physiology*, 14, 1351-1366.
- HARLEY, P. C., THOMAS, R. B., REYNOLDS, J. F. & STRAIN, B. R. (1992): Modeling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment*, 15, 271-282.
- HARLEY, P. C. & TENHUNEN, J. D. (1991): Modeling the photosynthetic response of C₃ leaves to environmental factors. In: BOOTE, K. J. & LOOMIS, R. S. (Hrsg.): Modeling leaf photosynthesis from biochemistry to canopy, Madison, Wisconsin, 17-39.
- HEATH, R. L. & TAYLOR, G. J. (1997): Physiological processes and plant responses to ozone exposure. In: SANDERMANN, H., WELLBURN, A. R. & HEATH, R. L. (Hrsg.): Forest decline and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 317-368.
- HEERDT, C. (1999): Aktive und passive Bestimmung der vertikalen Ozonverteilung in einem Buchen-Fichten-Mischbestand während einer Vegetationsperiode im Kranzberger Forst - Erprobung eines neuen Ozonpassivsammlers auf Indigopapierbasis. Diplomarbeit. Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- HEGGESTAD, H. E. & MIDDLETON, J. T. (1959): Ozone in high concentrations as cause of tobacco leaf injury. *Science*, 129, 208-210.
- HERBINGER, K., THEN, CH., LÖW, M., HABERER, K., ALEXOUS, M., KOCH, N., REMELE, K., HEERDT, C., GRILL, D., RENNENBERG, H., HÄBERLE, K.-H., MATYSSEK, R., TAUSZ, M. & WIESER, G. (2005): Tree age dependence and within-canopy variation of leaf gas exchange and antioxidative defence in *Fagus sylvatica* under experimental free-air ozone exposure. *Environmental Pollution*, 137, 476-482.
- HOAGLAND, D. R. & ARNON, D. I. (1950): The water culture method for growing plants without soil. California Agricultural Experimental Station, Circular No. 374.
- INGESTAAD, T. (1959): Studies on the nutrition of forest tree seedlings. II. Mineral nutrition of spruce. *Physiologia Plantarum*, 12, 568-593.
- KARLSSON, P. E., MEDIN, E., OTTOSSON, S., SELLDÉN, G., WALLIN, G., PLEIJEL, H. & SKÄRBY, L. (2004 a): A cumulative ozone uptake-response relationship for growth of Norway spruce saplings. *Environmental Pollution*, 128, 405-417.
- KARLSSON, P. E., UDDLING, J., BRAUN, S., BROADMEADOW, M., ELVIRA, S., GIMENO, B. S., LE THIEC, D., OKSANEN, E., VANDERMEIREN, K., WILKINSON, M. & EMBERSON, L. (2004 b): New critical levels for ozone effects on young trees based on AOT40 and simulated cumulative leaf uptake of ozone. *Atmospheric Environment*, 38, 2283-2294.
- KARLSSON, P. E., UDDLING, J., SKÄRBY, L., WALLIN, G. & SELLDÉN, G. (2003): Impact of ozone on the growth of birch (*Betula pendula*) saplings. *Environmental Pollution*, 124, 485-495.

- KEITEL, C., ADAMS, M. A., HOLST, T., MATZARAKIS, A., MAYER, H., RENNINGER, H. & GEßLER, A. (2003): Carbon and oxygen isotope composition of organic compounds in the phloem sap provides a short-term measure for stomatal conductance of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Plant, Cell and Environment*, 26, 1157-1168.
- KELLY, J. M., SAMUELSON, L., EDWARDS, G., HANSON, P., KELTING, D., MAYS, A. & WULLSCHLEGER, S. (1995): Are seedlings reasonable surrogates for trees? An analysis of ozone impacts on *Quercus rubra*. *Water, Air and Soil Pollution*, 85, 1317-1324.
- KLEIER, C., FARNSWORTH, B. & WINNER, W. (2001): Photosynthesis and biomass allocation of radish cv. "Cherry Belle" in response to root temperature and ozone. *Environmental Pollution*, 111, 127-133.
- KOLB, T. E. & MATYSSEK, R. (2001): Limitations and perspectives about scaling ozone impacts in trees. *Environmental Pollution*, 115, 373-393.
- KOLB, T. E., FREDERICKSEN, T. S., STEINER, K. C. & SKELLY, J. M. (1997): Issues in scaling tree size and age responses to ozone: A review. *Environmental Pollution*, 98, 195-208.
- KÖRNER, C. & ZOTZ, G. (2003): Cranes in temperate forests. Basel, Switzerland. In: BASSET, Y., HORLYCK, V. & WRIGHT, J. (Hrsg.): Studying forest canopies from above: The international canopy crane network. Smithsonian Tropical Research Institute and the United Nations Environmental Programme, Panama, 67-70.
- KOZIOLEK, C., GRAMS, T. E. E., SCHREIBER, U., MATYSSEK, R. & FROMM, J. (2003): Transient knockout of photosynthesis mediated by electrical signals. *New Phytologist*, 161, 715-722.
- KOZLOWSKI, T. T. & PALLARDY, S. G. (1997): Physiology of woody plants. New York, Academic Press, 411 Seiten.
- KOZOVITS, A. R., MATYSSEK, R., WINKLER, J. B., GÖTTLEIN, A., BLASCHKE, H. & GRAMS, T. E. E. (2005): Above-ground space sequestration determines competitive success in juvenile beech and spruce trees. *New Phytologist*, 167, 181-196.
- KOZOVITS, A. R. (2003): Competitiveness of young beech (*Fagus sylvatica*) und spruce (*Picea abies*) trees under ambient and elevated CO₂ and O₃ regimes. Dissertation, Technische Universität München.
- KRONFUß, G., POLLE, A., TAUSZ, M., HAVRANEK, W. M. & WIESER, G. (1998): Effects of ozone and mild drought stress on gas exchange, antioxidants and chloroplast pigments in current-year needles of young Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). *Trees*, 12, 482-489.
- LANDOLT, W., BÜHLMANN, U., BLEULER, P. & BUCHER, J. B. (2000): Ozone exposure-response relationships for biomass and root / shoot ratio of beech (*Fagus sylvatica*), ash (*Fraxinus excelsior*), Norway spruce (*Picea abies*) and Scot pine (*Pinus sylvestris*). *Environmental Pollution*, 109, 473-478.
- LARCHER, W. (2001): Ökophysiologie der Pflanzen. Stuttgart, Ulmer, 6. Aufl., 408 Seiten.
- LAUTNER, S., GRAMS, T. E. E., MATYSSEK, R. & FROMM, J. (2005): Characteristics of electrical signals in poplar and responses in photosynthesis. *Plant Physiology*, 138, 2200-2209.
- LEFOHN, A. S. (1992): Surface level ozone exposure and their effects on vegetation. Chelsea, Lewis, 366 Seiten.

- LIPPERT, M., HÄBERLE, K.-H., STEINER, K., PAYER, H.-D., REHFUESS, K.-E. (1996): Interactive effects of elevated CO₂ and O₃ on photosynthesis and biomass production of clonal 5-year-old Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] under different nitrogen nutrition and irrigation treatments. *Trees*, 10, 382-392.
- LIU, X., KOZOVITS, A. R., GRAMS, T. E. E., BLASCHKE, H., RENNENBERG, H. & MATYSSEK, R. (2004): Competition modifies effects of enhanced ozone / carbon dioxide concentrations on carbohydrate and biomass accumulation in juvenile Norway spruce and European beech. *Tree Physiology* 24, 1045-1055.
- LUTERBACHER, J., DIETRICH, D., XOPLAKI, E., GROSJEAN, M. & WANNER, H. (2004): European seasonal and annual temperature variability, trends, and extremes since 1500. *Science*, 303, 1499-1503.
- MANNING, W. J. (2005): Establishing a cause and effect relationship for ambient ozone exposure and tree growth in the forest: Progress an experimental approach. *Environmental Pollution*, 137, 443-454.
- MANNING, W. J. & KRUPA, S. V. (1992): Experimental methology for studying the effects of ozone on crops and trees. In: LEFOHN, A. S. (Hrsg.): *Surface level ozone exposures and their effects on vegetation*, Chelsae, Lewis, 93-156.
- MARENCO, A., GOUGET, H., NEDELEC, P. & PAGES, J. P. (1994): Evidence of a long-term increase in tropospheric ozone from Pic du Midi data series - Consequences: Positive radiative forcing. *Journal of Geophysical Research*, 99, 16617-16632.
- MATYSSEK, R. (2001): Trends in forest tree physiological research. In: HUTTUNEN, S., HEIKKILÄ, H., BUCHER, J., SUNDBERG, B., JARVIS, P. & MATYSSEK, R. (Hrsg.): *Trends in European forest tree physiology research*. Cost Action E6: EUROSILVA. Dordrecht, Kluwer, 241-249.
- MATYSSEK, R. (1985): *Der Kohlenstoff-, Wasser-, und Nährstoffhaushalt der wechselgrünen und immergrünen Koniferen Lärche, Fichte, Kiefer*. Dissertation, Universität Bayreuth.
- MATYSSEK, R., WIESER, G., NUNN, A. J., LÖW, M., THEN, C., HERBINGER, K., BLUMENRÖTHER, M., JEHNES, S., REITER, I. M., HEERDT, C., KOCH, N., HÄBERLE, K.-H., HABERER, K., WERNER, H., TAUSZ, M., FABIAN, P., RENNENBERG, H., GRILL, D. & OßWALD, W. (2005): How sensitive are forest trees to ozone – new research on an old issue. In: OMASA, K., NOUCHI, I. & DE KOK, L. J. (Hrsg.): *Plant responses to air pollution and global change*, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, in press.
- MATYSSEK, R. & SANDERMANN, H. (2003): Impact of ozone on trees: An ecophysiological perspective. *Progress in Botany*, 64, 349-404.
- MATYSSEK, R., SCHNYDER, H., ELSTNER, E.-F., MUNCH, J. C., PRETZSCH, H. & SANDERMANN, H. (2002): Growth and parasite defence in plants; the balance between resource sequestration and retention: In lieu of a guest editorial. *Plant Biology*, 4, 133-136.
- MATYSSEK, R. & INNES, J. L. (1999): Ozone - a risk factor for trees and forests in Europe? *Water, Air and Soil Pollution*, 116, 199-226.
- MATYSSEK, R., HAVRANEK, W. M., WIESER, G. & INNES, J. L. (1997 a): Ozone and the forests in Austria and Switzerland. In: SANDERMANN, H., WELBURN, A. R., & HEATH, R. L. (Hrsg.): *Forest decline*

- and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments. *Ecological Studies*, 127, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 95-134.
- MATYSSEK, R., MAURER, S., GÜNTHARDT-GOERG, M. S., LANDOLT, W., SAURER, M. & POLLE, A. (1997 b): Nutrition determines the `strategy` of *Betula pendula* for coping with ozone stress. *Phyton*, 37, 157-167.
- MAURER, S., MATYSSEK, R., GÜNTHARDT-GOERG, M. S., LANDOLT, W. & EINIG, W. (1997): Nutrition and the ozone sensitivity of birch (*Betula pendula*). I. Responses at the leaf level. *Trees*, 12, 1-10.
- MAURER, S., & MATYSSEK, R. (1997): Nutrition and the ozone sensitivity of birch (*Betula pendula*). II. Carbon balance, water-use efficiency and nutritional status of the whole plant. *Trees*, 12, 11-20.
- MOMEN, B., ANDERSON, P. B., HELMS, J. A. & HOUPIS, J. L. J. (1997): Acid rain and ozone effects on gas exchange of *Pinus ponderosa*: A comparison between trees and seedlings. *International Journal of Plant Science*, 158, 617-621.
- MONTGOMERY, R. (2004): Relative importance of photosynthetic physiology and biomass allocation for tree seedling growth across a broad light gradient. *Tree Physiology*, 24, 155-167.
- MUSSELMAN, R. C. & HALE, B. A. (1997): Methods for controlled and field ozone exposures of forest tree species in North America. In: SANDERMANN, H., WELLBURN, A. R. & HEATH, R. L. (Hrsg.): Forest decline and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 277-315.
- NUNN, A. J. (2005): Risiko-Einschätzung der chronisch erhöhten Ozonbelastung mittels "Free-Air"-Begasung von Buchen (*Fagus sylvatica*) und Fichten (*Picea abies*) eines forstlich begründeten Mischbestandes. Dissertation, Technische Universität München.
- NUNN, A. J., KOZOVITS, A. R., REITER, I. M., HEERDT, C., LEUCHNER, M., LÜTZ, C., LIU, X., LÖW, M., WINKLER, J. B., GRAMS, T. E. E., HÄBERLE, K.-H., WERNER, H., FABIAN, P., RENNENBERG, H. & MATYSSEK, R. (2005 a): Comparison of ozone uptake and sensitivity between a phytotron study with young beech and a field experiment with adult beech (*Fagus sylvatica*). *Environmental Pollution*, 137, 494-506.
- NUNN, A. J., REITER, I. M., HÄBERLE, K.-H., LANGEBARTELS, C., BAHNWEIG, G., PRETZSCH, H., SANDERMANN, H. & MATYSSEK, R. (2005 b): Response pattern in adult forest trees to chronic ozone stress: Identification of variations and consistencies. *Environmental Pollution*, 136, 365-369.
- NUNN, A. J., HEERDT, C., HÄBERLE, K.-H., WERNER, H., LANGEBARTELS, C., FABIAN, P., SANDERMANN, H., & MATYSSEK, R. (2004): Risiko-Einschätzung der chronisch erhöhten Ozonbelastung mittels „Free-Air“ Begasung in einem Buchen / Fichten-Mischbestand. Technische Universität München, Ökophysiologie der Pflanzen, Freising. Bericht: Bayerisches Staatsministerium für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz, 52 Seiten.
- NUNN, A. J., REITER, I. M., HÄBERLE, K.-H., WERNER, H., LANGEBARTELS, C., SANDERMANN, H., HEERDT, C., FABIAN, P. & MATYSSEK, R. (2002): „Free-Air“ ozone canopy fumigation in an old-growth mixed forest: Concept and observations in beech. *Phyton*, 42, 105-119.

- OHASHI, M., GYOKUSEN, K. & SAITO, A. (2000): Contribution of root respiration to total soil respiration in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) artificial forest. *Ecological Research*, 15, 323-333.
- OREN, R., SCHULZE, E.-D., MATYSSEK, R. & ZIMMERMANN, R. (1986): Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass. *Oecologia*, 70, 187-193.
- PÄÄKKÖNEN, E., VAHALA, J., HOLOPAINEN, T. & KÄRENLAMPI, L. (1998): Physiological and ultrastructural responses of birch clones exposed to ozone and drought stress. *Chemosphere*, 36, 679-684.
- PÄÄKKÖNEN, E., HOLOPAINEN, T. & KÄRENLAMPI, L. (1997): Variation of ozone sensitivity among clones of *Betula pendula* and *Betula pubescens*. *Environmental Pollution*, 95, 37-44.
- PÄÄKKÖNEN, E. & HOLOPAINEN, T. (1995): Influence of nitrogen supply on the response of clones of birch (*Betula pendula* Roth.) to ozone. *New Phytologist*, 129, 595-603.
- PALUDAN-MÜLLER, G., SAXE, H. & LEVERENZ, J. W. (1999): Responses to ozone in 12 provenances of European beech (*Fagus sylvatica*): Genotypic variation and chamber effects on photosynthesis and dry-matter partitioning. *New Phytologist*, 144, 261-273.
- PAYER, H. D., BLODOW, P., KÖFFERLEIN, M., LIPPERT, M., SCHMOLKE, W., SECKMEYER, G., SEIDLITZ, H., STRUBE, D. & THIEL, S. (1993): Controlled environment chambers for experimental studies on plant responses to CO₂ and interactions with pollutants. In: SCHULZE, E. D. & MOONEY H. A. (Hrsg.): Design and execution of experiments on CO₂ enrichment. Commission European Communities, Brussels, 127-145.
- PEARSON, M. & MANSFIELD, T. A. (1993): Interacting effects of ozone and water stress on the stomatal resistance of beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Phytologist*, 123, 351-358.
- PELL, E. J., SCHLAGNHAUFER, C. D. & ARTECA, R. N. (1997): Ozone-induced oxidative stress: Mechanisms of action and reaction. *Physiologia Plantarum*, 100, 264-273.
- PELL, E. J. & REDDY, G. N. (1991): Oxidative stress and its role in air pollution toxicity. In: PELL, E. J. & STEFFEN, K. (Hrsg.): Oxygen / oxidative stress and plant metabolism. American Society of Plant Physiologist, 67-75.
- PELLINEN, R., PALVA, T. & KANGASJÄRVI, J. (1999): Subcellular localization of ozone-induced hydrogen peroxide production in birch (*Betula pendula*) leaf cells. *The Plant Journal*, 20, 349-356.
- POLLE, A., SCHWANZ, P. & RUDOLF, C. (2001): Development and seasonal changes of stress responsiveness in beech leaves (*Fagus sylvatica* L.). *Plant, Cell and Environment*, 24, 821-829.
- POLLE, A. (1998): Photochemical oxidants: Uptake and detoxification mechanisms. In: DE KOK, L. J. & STULEN, I. (Hrsg.): Responses of plant metabolism to air pollution and global climate change. Leiden, Backhuys, 95-116.
- PRETZSCH, H., KAHN, M. & GROTE, R. (1998): Die Fichten-Buchen-Mischbestände des Sonderforschungsbereiches „Wachstum oder Parasitenabwehr?“ im Kranzberger Forst. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 117, 241-257.
- REBBECK, J., JENSEN, K. F. & GREENWOOD, M. S. (1993): Ozone effects on grafted mature and juvenile red spruce: Photosynthesis, stomatal conductance and chlorophyll concentration. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 450-456.

- REBBECK, J., JENSEN, K. F. & GREENWOOD, M. S. (1992): Ozone effects on the growth of grafted mature and juvenile red spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 22, 756-760.
- REICH, P. B. (1987): Quantifying plant response to ozone: A unifying theory. *Tree Physiology*, 3, 63-91.
- REITER, I. M. (2004): Space-related resource investments and gains of adult beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) as a quantification of aboveground competitiveness. Dissertation, Technische Universität München.
- RIIKONEN, J., LINDSBERG, M.-M., HOLOPAINEN, T., OKSANEN, E., LAPPI, J., PELTONEN, P. & VAPAAVUORI, E. (2004): Silver birch and climate change: Variable growth and carbon allocation responses to elevated concentrations of carbon dioxide and ozone. *Tree Physiology*, 24, 1227-1237.
- ROBERTS, B. R. & CANNON W. N. (1992): Growth and water relationship of red spruce seedlings exposed to atmospheric deposition and drought. *Canadian Journal of Forest Research*, 22, 193-197.
- ROLOFF, A. (2001): Baumkronen: Verständnis und praktische Bedeutung eines komplexen Naturphänomens. Stuttgart, Ulmer, 164 Seiten.
- RUNECKLES, V. C. & CHEVONE, B. I. (1992): Crop responses to ozone. In: LEFOHN, A. S. (Hrsg.): Surface level ozone exposures and their effects on vegetation. Chelsea, Lewis, 189-269.
- RYAN, M. G. (2002): Canopy processes research. *Tree Physiology*, 22, 1035-1043.
- SAMUELSON, L. J. (1994): The role of microclimate in determining the sensitivity of *Quercus rubra* L. to ozone. *New Phytologist*, 128, 235-241.
- SAMUELSON, L. & KELLY, J. M. (2001): Scaling ozone effects from seedling to forest trees. *New Phytologist*, 149, 21-41.
- SAMUELSON, L. J. & KELLY, J. M. (1997): Ozone uptake in *Prunus serotina*, *Acer rubrum* and *Quercus rubra* forest trees of different sizes. *New Phytologist*, 136, 255-264.
- SAMUELSON, L. J. & KELLY, J. M. (1996): Carbon partitioning and allocation in northern red oak seedlings and mature trees in response to ozone. *Tree Physiology*, 16, 853-858.
- SAMUELSON, L. J. & EDWARDS, G. S. (1993): A comparison of sensitivity to ozone in seedlings and trees of *Quercus rubra* L. *New Phytologist*, 125, 373-379.
- SANDERMANN, H. (1996): Ozone and plant health. *Annual Review of Phytopathology*, 34, 347-366.
- SANDERMANN, H., WELLBURN, A. R. & HEATH, R. L. (1997): Forest decline and ozone. A comparison of controlled chamber and field experiments. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 398 Seiten.
- SCAGEL, C. F. & ANDERSEN, C. P. (1997): Seasonal changes in root and soil respiration of ozone-exposed ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) grown in different substrates. *New Phytologist*, 136, 627-643.
- SCHÄR, C. & JENDRITZKY, G. (2004): Hot news from summer 2003. *Nature*, 432, 559-560.
- SCHAUB, M., SKELLY, J. M., STEINER, K. C., DAVIS, D. D., PENNYPACKER, S. P., ZHANG, J., FERDINAND, J. A., SAVAGE, J. E. & STEVENSON, R. E. (2003): Physiological and foliar injury responses of *Prunus serotina*, *Fraxinus americana*, and *Acer rubrum* seedlings to varying soil moisture and ozone. *Environmental Pollution*, 124, 307-320.
- SCHEIDEGGER, Y., SAURER, M., BAHN, M. & SIEGWOLF, R. (2000): Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: A conceptual model. *Oecologia*, 125, 350-357.

- SCHERZER, A. J., REBBECK, J. & BOERNER, R. E. J. (1998): Foliar nitrogen dynamics and decomposition of yellow-poplar and eastern white pine during four seasons of exposure to elevated ozone and carbon dioxide. *Forest Ecology and Management*, 109, 355-366.
- SCHREIBER, U. & BILGER, W. (1993): Progress in chlorophyll fluorescence research: Major developments during the past years in retrospect. *Progress in Botany*, 54, 151-173.
- SCHUHBÄCK, T. (2004): Nährelementstatus und Bodenzustand an der Bestandesgrenze Buche-Fichte im Mischwaldbestand Kranzberger Forst. Diplomarbeit, Technische Universität München.
- SCHÜTT, P., SCHUCK, H. J. & STIMM, B. (Hrsg., 1992): Lexikon der Forstbotanik. Landsberg am Lech, Ecomed, 581 Seiten.
- SECKMEYER, G. & PAYER, H. D. (1990): Requirements for artificial irradiation of plants in closed chambers. In: *Environmental research with plants in closed chambers. Air Pollution Research Report 26*, CEC Brussels, 299-308.
- SKÄRBY, L., RO-POULSEN, H., WELLBURN, F. A. M. & SHEPPARD, L. J. (1998): Impacts of ozone on forests: A European perspective. *New Phytologist*, 139, 109-122.
- TEMPLE, P. J., RIECHERS, G. H., MILLER, P. R. & LENNOX R. W. (1992): Growth response of ponderosa pine to long-term exposure to ozone, wet and dry acidic deposition, and drought. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 59-66.
- THIEL, S., DÖHRING, T., KÖFFERLEIN, M., KOSAK, A., MARTIN, P. & SEIDLITZ, H. (1996): A phytotron for plant stress research: How far can artificial lighting compare to natural sunlight? *Journal of Plant Physiology*, 148, 456-463.
- TJOELKER, M. G., VOLIN, J. C., OLEKSYN, J. & REICH, P. B. (1995): Interaction of ozone pollution and light effects on photosynthesis in a forest canopy experiment. *Plant, Cell and Environment*, 18, 895-905.
- TJOELKER, M. G., VOLIN, J. C., OLEKSYN, J. & REICH, P. B. (1993): Light environment alters response to ozone stress in seedlings of *Acer saccharum* Marsh. and hybrid *Populus* L. I. In situ net photosynthesis, dark respiration and growth. *New Phytologist*, 124, 627-636.
- UNECE (2004): Manual on methodologies and criteria for modelling and mapping critical loads & levels and air pollution effects, risks and trends. 202 Seiten.
- UTRIAINEN, J. (2003): Global Climate Change: Threat for the vitality of northern conifers? *Eurasian Journal of Forest Research*, 6-2, 145-153.
- VOLIN, J. C., TJOELKER, M. G., OLEKSYN, J. & REICH, P. B. (1993): Light environment alters response to ozone stress in *Acer saccharum* Marsh. and hybrid *Populus* L. seedlings. II. Diagnostic gas exchange and leaf chemistry. *New Phytologist*, 124, 637-646.
- VOLLENWEIDER, P., MENARD, T. & GÜNTHARDT-GOERG, M. S. (2004): Validation of visible symptoms in the 2003 samples collected on young beech trees. Ozone Validation Centre WSL, Birmensdorf.
- VOLLENWEIDER, P., MENARD, T., GÜNTHARDT-GOERG, M. S. (2003 a): Validation of leaf ozone symptoms in the 2002 samples from beech – „Free-air“ ozone canopy fumigation experiment, ecophysiology of plants, Technische Universität München. Ozone Validation Center WSL, Birmensdorf.

- VOLLENWEIDER, P., OTTIGER, M. & GÜNTHARDT-GOERG, M. S. (2003 b): Validation of leaf ozone symptoms in natural vegetation using microscopical methods. *Environmental Pollution*, 124, 101-118.
- VON CAEMMERER, S. & FARQUHAR G. D. (1981): Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153, 376-387.
- WALDZUSTANDSBERICHT (2004). Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF). BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (Hrsg.), München, 60 Seiten.
- WALLIN, G., KARLSSON, P. E., SELLDÉN, G., OTTOSSON, S., MEDIN, E.-L., PLEIJEL, H. & SKÄRBY, L. (2002): Impact of four years exposure to different levels of ozone, phosphorus and drought on chlorophyll, mineral nutrients, and stem volume of Norway spruce, *Picea abies*. *Physiologia Plantarum*, 114, 192-206.
- WALTER, H. (1986): Allgemeine Geobotanik. Stuttgart, Ulmer, 3. Aufl., 280 Seiten.
- WEI, C., SKELLY, J. M., PENNYPACKER, S. P., FERDINAND, J. A., SAVAGE, J. E., STEVENSON, R. E. & DAVIS, D. D. (2004 a): Influence of light fleck and low light on foliar injury and physiological responses of two hybrid poplar clones to ozone. *Environmental Pollution*, 130, 215-227.
- WEI, C., SKELLY, J. M., PENNYPACKER, S. P., FERDINAND, J. A., SAVAGE, J. E., STEVENSON, R. E., DAVIS, D. D. (2004 b): Responses of hybrid poplar clones and red maple seedlings to ambient O₃ under differing light within a mixed hardwood forest. *Environmental Pollution*, 130, 199-214.
- WERNER, H. & FABIAN, P. (2002): Free-air fumigation of mature trees. A novel system for controlled ozone enrichment in grown-up beech and spruce canopies. *Environmental Science and Pollution Research*, 9 (2), 117-121.
- WIESER, G. & EMBERSON, L. D. (2004): Evaluation of the stomatal conductance formulation in the EMEP ozone deposition model for *Picea abies*. *Atmospheric Environment*, 38, 2339-2348.
- WIESER, G., HECKE, K., TAUSZ, M., HÄBERLE, K.-H., GRAMS, T. E. E. & MATYSSEK, R. (2003): The influence of microclimate and tree age on the defense capacity of European beech (*Fagus sylvatica* L.) against oxidative stress. *Annals of Forest Science*, 60, 131-135.
- WIESER, G., HECKE, K., TAUSZ, M., HÄBERLE, K.-H., GRAMS, T. E. E. & MATYSSEK, R. (2002 a): The role of antioxidative defense in determining ozone sensitivity of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across tree age: Implications for the sun- and shade-crown. *Phyton*, 42, 245-253.
- WIESER, G., TEGISCHER, K., TAUSZ, M., HÄBERLE, K.-H., GRAMS, T. E. E. & MATYSSEK, R. (2002 b): Age effects on Norway spruce (*Picea abies*) susceptibility to ozone uptake: A novel approach relating stress avoidance to defense. *Tree Physiology*, 22, 583-590.
- ZWEITE BUNDESWALDINVENTUR (2002). BUNDESMINISTERIUM FÜR VERBRAUCHERSCHUTZ, ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT (Hrsg). Berlin, 87 Seiten.

Anhang

Anhang A: Material und Methoden

Tab. A-1: Düngelösung für die Jungbäume im Kranzberger Forst und in den Phytotronen (Angaben pro l).

Hauptelemente	Einwaage [g]
KNO ₃	2,40
Ca(NO ₃) ₂ * 4 H ₂ O	1,20
NH ₄ H ₂ PO ₄	0,60
MgSO ₄ * 7 H ₂ O	1,20
Spurenelemente	
ZnSO ₄ * 7 H ₂ O	0,00048
CuSO ₄ * 5 H ₂ O	0,00024
FeSO ₄ * 7 H ₂ O	0,00720
MnCl ₂ * 4 H ₂ O	0,00480
H ₃ BO ₃	0,00720
Na ₂ MoO ₄ * 2 H ₂ O	0,00036

Tab. A-2: Kohlenstoffgehalte (C-Gehalte) der Blattoorgane der Jungbuchen und –fichten im Kranzberger Forst (KF), der Altbuchen und –fichten im KF, der Jungbuchen in den Lysimetern sowie der Jungbuchen und –fichten in den Phytotronen in den Jahren 2002, 2003 und 2004 (MW ± SE, n=1-9).

	C-Gehalte Buche 2002 [%]	C-Gehalte Buche 2003 [%]	C-Gehalte Buche 2004 [%]	C-Gehalte Fichte 2002 [%]	C-Gehalte Fichte 2003 [%]
<i>KF (Jungbäume)</i>					
1x O ₃ Boden	42,57 ± 0,87	47,06	-	-	46,57 ± 0,24
1x O ₃ Schatten	43,23 ± 0,31	-	-	46,92 ± 0,03	50,12 ± 0,14
2x O ₃ Schatten	42,41 ± 0,85	-	-	46,47 ± 0,20	50,52 ± 0,18
1x O ₃ Sonne	43,22 ± 1,33	46,00 ± 0,51	-	-	48,38 ± 0,50
2x O ₃ Sonne	43,39 ± 0,81	46,42 ± 0,31	-	-	48,32 ± 0,34
<i>KF (Altbäume)</i>					
1x O ₃ Schatten	45,35 ± 0,27	46,84 ± 0,15	-	47,12 ± 0,15	49,37 ± 0,29
2x O ₃ Schatten	45,30 ± 0,15	46,57 ± 0,12	-	47,37 ± 0,07	49,10 ± 0,12
1x O ₃ Sonne	46,24 ± 0,09	47,32 ± 0,12	-	47,71 ± 0,12	49,72 ± 0,03
2x O ₃ Sonne	46,24 ± 0,40	47,29 ± 0,11	-	47,67 ± 0,14	49,75 ± 0,11
<i>Lysimeter</i>					
1x O ₃	-	43,41 ± 0,59	48,06 ± 0,30	-	-
2x O ₃	-	43,99 ± 0,37	49,04 ± 0,40	-	-
<i>Phytotrone</i>					
1x O ₃	46,91 ± 0,12	45,99 ± 0,27	-	47,61 ± 0,16	47,87 ± 0,53
2x O ₃	47,72 ± 0,30	46,46 ± 0,23	-	47,41 ± 0,11	48,29 ± 0,35

Tab. A-3: Kohlen- / Stickstoffverhältnis (C / N-Verhältnis) der Blattorgane der Jungbuchen und –fichten im Kranzberger Forst (KF), der Altbuchen und –fichten im KF, der Jungbuchen in den Lysimetern sowie der Jungbuchen und –fichten in den Phytotronen in den Jahren 2002, 2003 und 2004 (MW \pm SE, n=1-9).

	C / N- Verhältnis Buche 2002 [%]	C / N- Verhältnis Buche 2003 [%]	C / N- Verhältnis Buche 2004 [%]	C / N- Verhältnis Fichte 2002 [%]	C / N- Verhältnis Fichte 2003 [%]
<i>KF (Jungbäume)</i>					
1x O ₃ Boden	15,00 \pm 0,92	20,54	-	-	24,45 \pm 0,59
1x O ₃ Schatten	16,92 \pm 0,91	-	-	32,90 \pm 2,43	31,09 \pm 0,80
2x O ₃ Schatten	18,25 \pm 0,31	-	-	30,79 \pm 1,29	28,71 \pm 0,85
1x O ₃ Sonne	23,15 \pm 0,58	26,22 \pm 0,88	-	-	40,49 \pm 2,74
2x O ₃ Sonne	21,44 \pm 1,11	24,89 \pm 0,78	-	-	38,12 \pm 1,08
<i>KF (Altbäume)</i>					
1x O ₃ Schatten	15,60 \pm 0,56	18,05 \pm 0,28	-	37,78 \pm 1,42	38,09 \pm 3,67
2x O ₃ Schatten	16,91 \pm 0,83	17,69 \pm 0,90	-	39,73 \pm 1,14	40,11 \pm 2,89
1x O ₃ Sonne	18,12 \pm 0,23	20,18 \pm 0,40	-	41,41 \pm 1,73	39,83 \pm 2,35
2x O ₃ Sonne	17,24 \pm 0,78	19,03 \pm 0,46	-	40,98 \pm 1,29	40,77 \pm 1,16
<i>Lysimeter</i>					
1x O ₃	-	25,87 \pm 0,49	24,19 \pm 0,96	-	-
2x O ₃	-	25,48 \pm 0,91	25,76 \pm 1,15	-	-
<i>Phytotrone</i>					
1x O ₃	30,34 \pm 0,91	26,16 \pm 0,86	-	45,39 \pm 2,26	41,34 \pm 2,14
2x O ₃	33,63 \pm 2,50	23,92 \pm 1,09	-	46,06 \pm 2,66	40,72 \pm 1,64

Tab. A-4: Spezifische Blattfläche (SLA) der Altbuchen im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=4-5). Signifikanzen: 2002: Licht: ***, O₃: n. s., Licht x O₃: n. s., 2003: Licht: ***, O₃: *, Licht x O₃: n. s.

	SLA 2002 Altbuchen [m ² kg ⁻¹]	SLA 2003 Altbuchen [m ² kg ⁻¹]
1x O ₃ Schatten	31,51 \pm 2,32	25,88 \pm 2,07
2x O ₃ Schatten	33,51 \pm 3,15	31,08 \pm 2,09
1x O ₃ Sonne	10,71 \pm 0,39	11,03 \pm 0,55
2x O ₃ Sonne	14,08 \pm 1,72	14,07 \pm 1,33

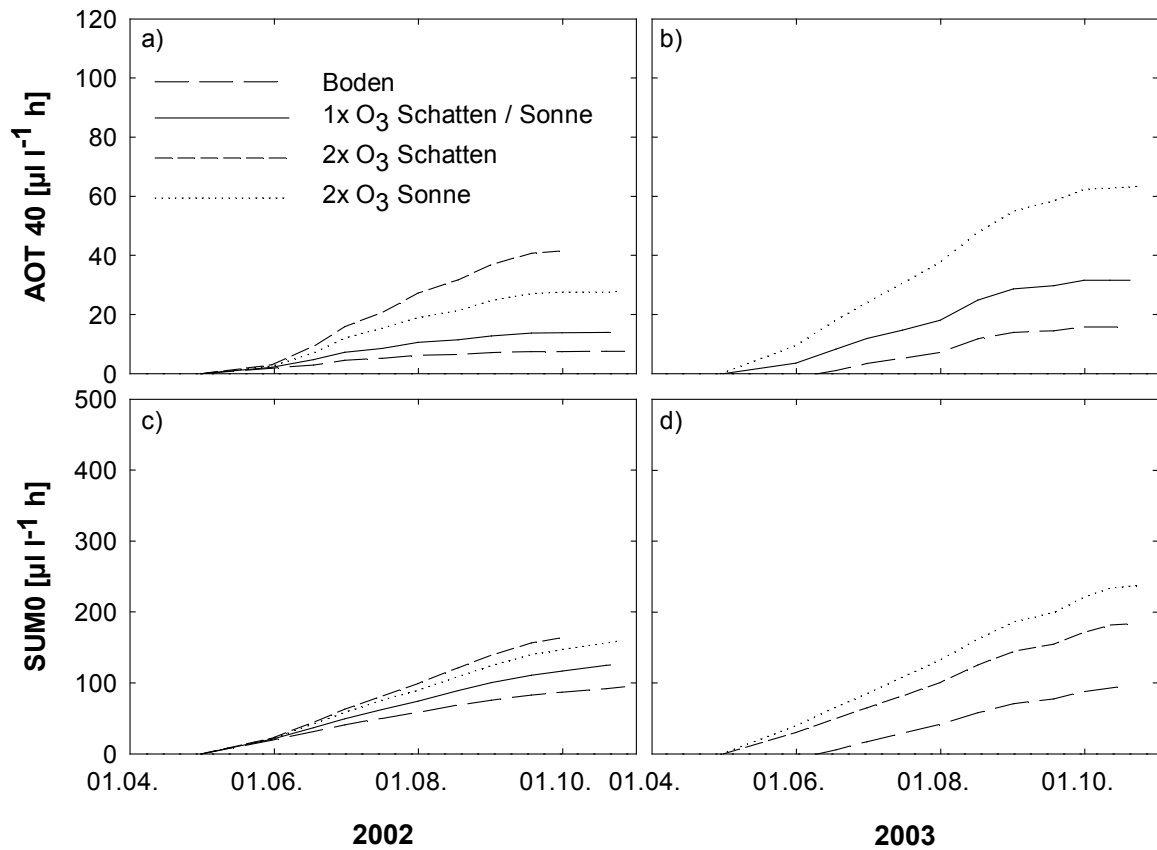


Abb. A-1: Jahresverläufe (2002 und 2003) der akkumulierten externen Ozon-Dosis über dem Schwellenwert von $40 \mu\text{l O}_3 \text{l}^{-1}$ (AOT40, a und b) und die Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O₃-Konzentration (Sum0, c und d) im Kranzberger Forst (Jungbuchen). Der Berechnung von AOT40 und SUM0 wurden für die Buchen die O₃-Konzentrationen über die Länge der Vegetationsperiode zugrunde gelegt.

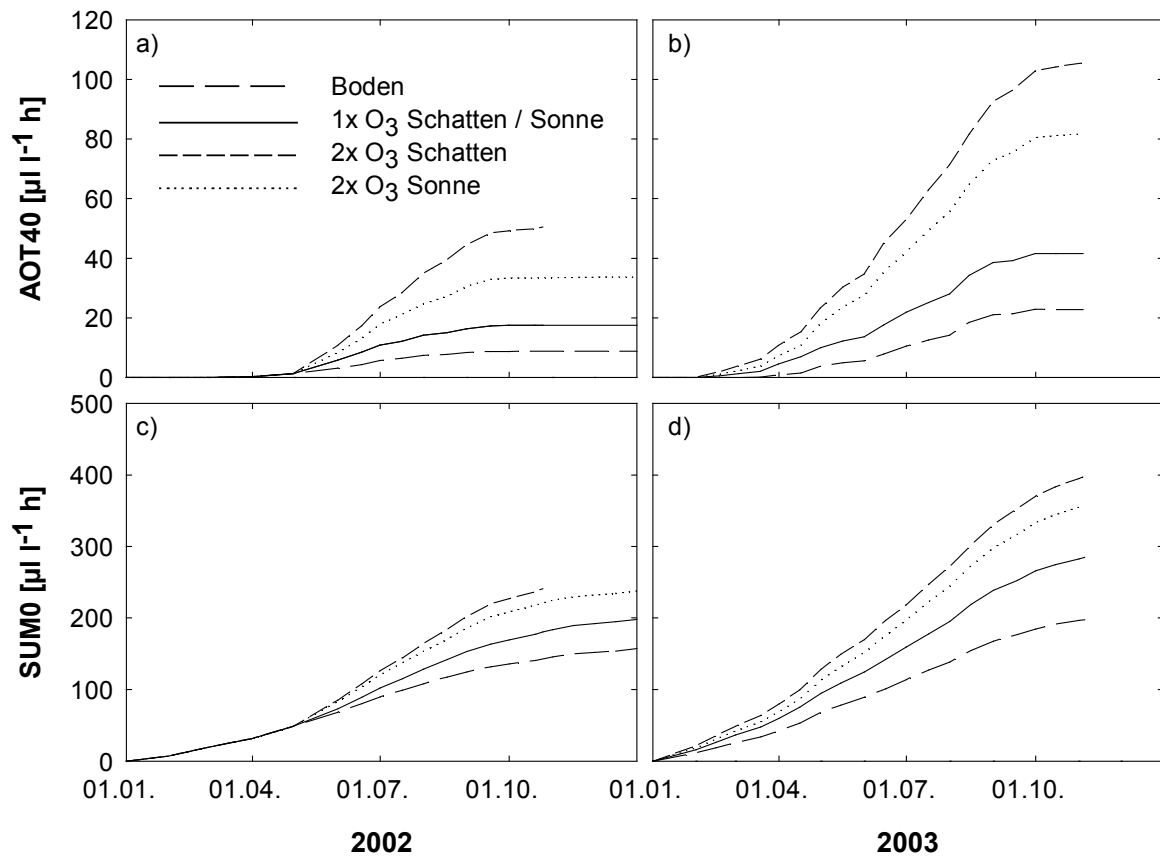


Abb. A-2: Jahresverläufe (2002 und 2003) der akkumulierten externen Ozon-Dosis über dem Schwellenwert von $40 \mu\text{l O}_3 \text{l}^{-1}$ (AOT40, a und b) und die Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O_3 -Konzentration (Sum0, c und d) im Kranzberger Forst (Jungfichten). Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 für die immergrünen Fichten wurden die O_3 -Konzentrationen des gesamten Jahres 2002 beachtet (Ausnahme: Jungfichten aus der Schattenkrone, da sie am Oktober 2002 geerntet wurden) bzw. die O_3 -Konzentrationen des gesamten Jahres 2003 bis zur Ernte der Bäume im November.

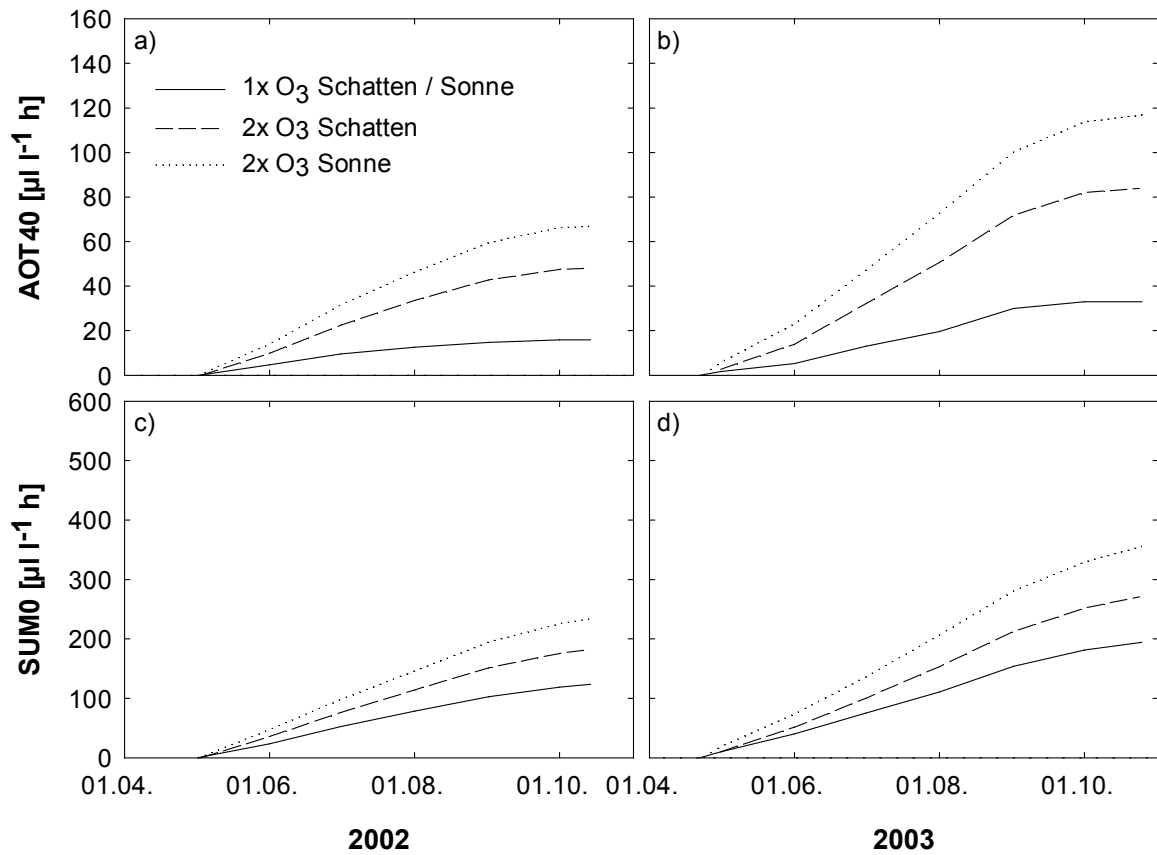


Abb. A-3: Jahresverläufe (2002 und 2003) der akkumulierten externen Ozon-Dosis über dem Schwellenwert von $40 \mu\text{l O}_3 \text{l}^{-1}$ (AOT40, a und b) und die Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O₃-Konzentration (Sum0, c und d) im Kranzberger Forst (Altbuchen, repräsentativ für das Bestandskronendach). Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 wurden für die Buchen die O₃-Konzentrationen über die Länge der Vegetationsperiode zugrunde gelegt.

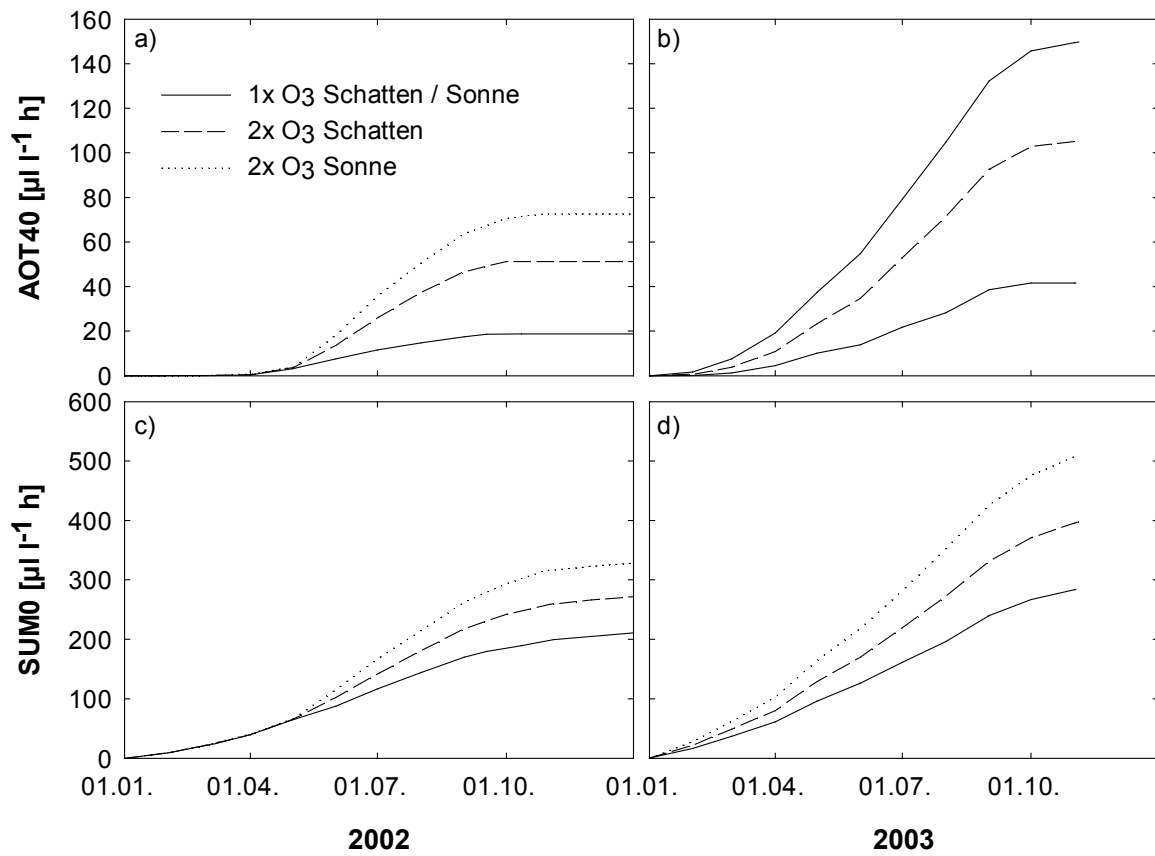


Abb. A-4: Jahresverläufe (2002 und 2003) der akkumulierten externen Ozon-Dosis über dem Schwellenwert von $40 \mu\text{l O}_3 \text{l}^{-1}$ (AOT40, a und b) und die Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O_3 -Konzentration (Sum0, c und d) im Kranzberger Forst (Altfichten, repräsentativ für das Bestandskronendach). Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 für die immergrünen Fichten wurden die O_3 -Konzentrationen des gesamten Jahres 2002 beachtet bzw. die O_3 -Konzentrationen des gesamten Jahres 2003 bis November.

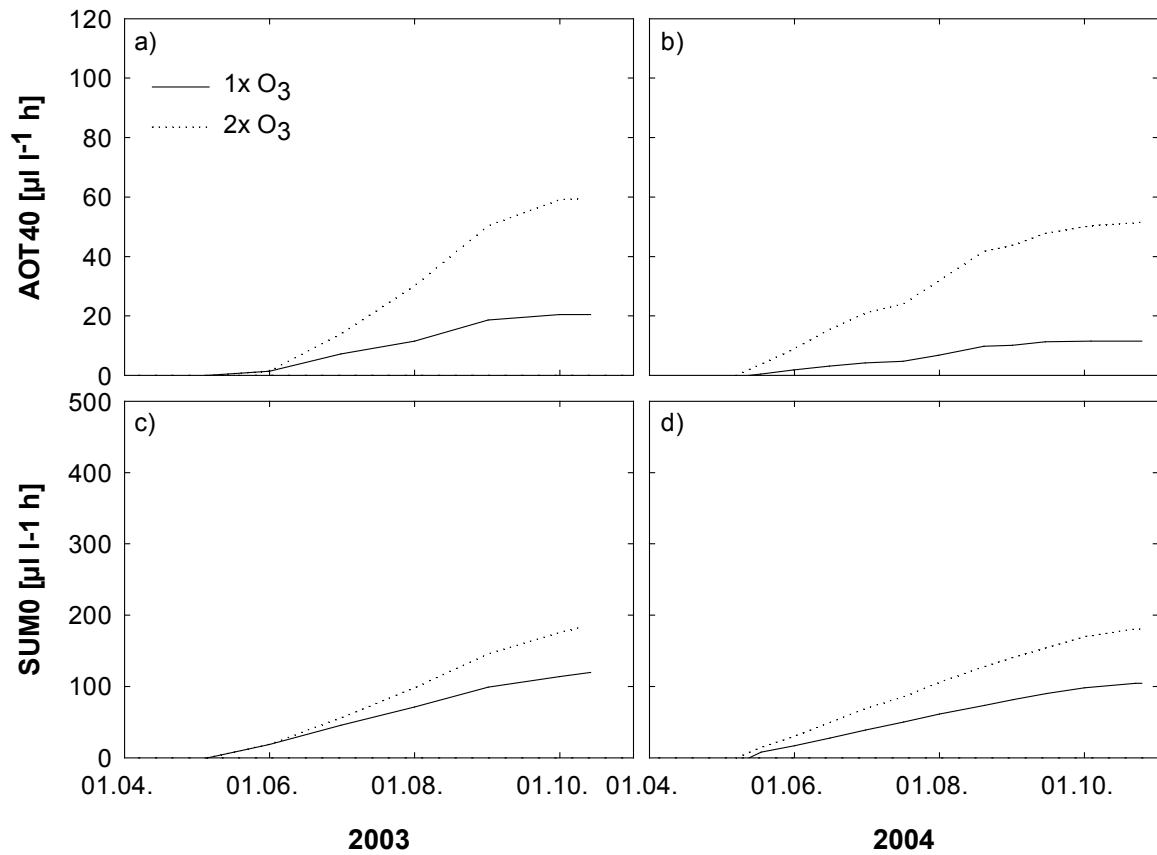


Abb. A-5: Jahresverläufe (2003 und 2004) der akkumulierten externen Ozon-Dosis über dem Schwellenwert von $40 \mu\text{l O}_3 \text{l}^{-1}$ (AOT40, a und b) und die Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O₃-Konzentration (Sum0, c und d) auf den Lysimetern (Jungbuchen). Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 wurden für die Buchen die O₃-Konzentrationen über die Länge der Vegetationsperiode zugrunde gelegt.

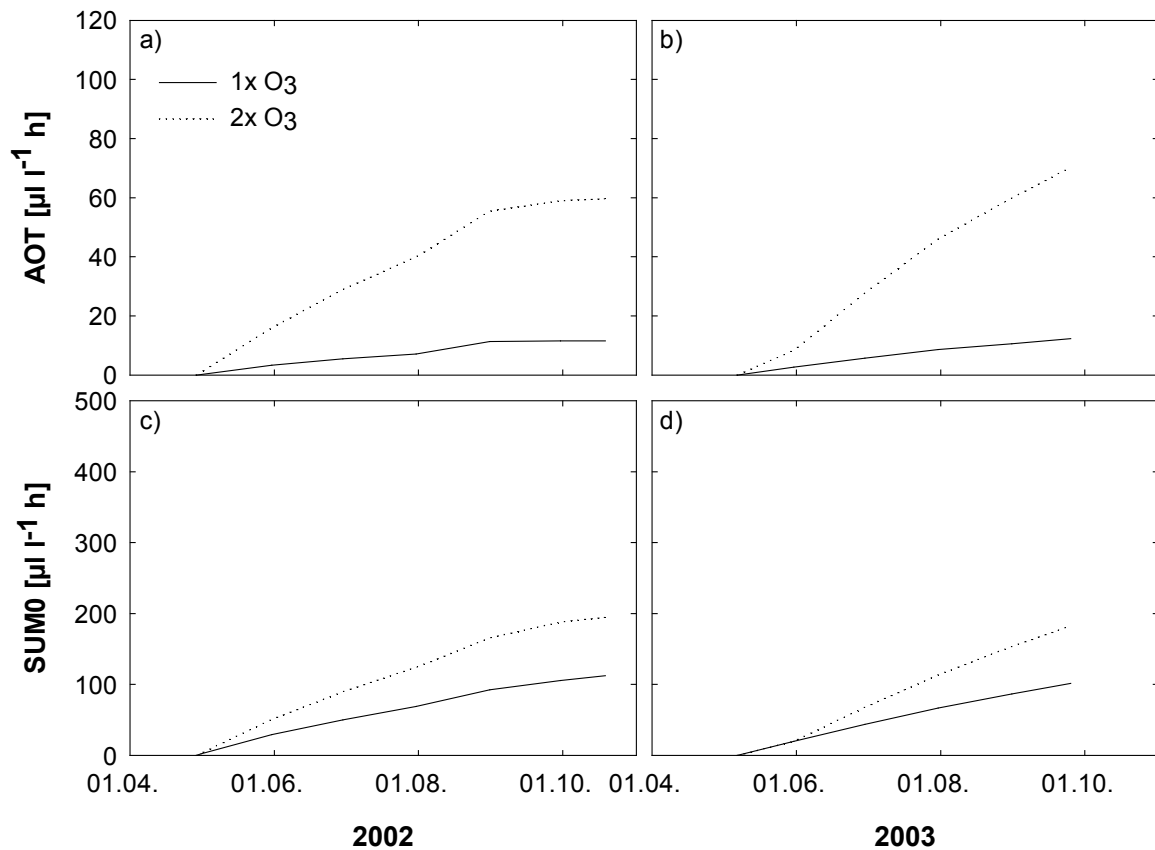


Abb. A-6: Jahresverläufe (2003 und 2004) der akkumulierten externen Ozon-Dosis über dem Schwellenwert von $40 \mu\text{l O}_3 \text{l}^{-1}$ (AOT40, a und b) und die Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O₃-Konzentration (Sum0, c und d) in den Phytotronen (Jungbuchen). Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 wurden für die Buchen die O₃-Konzentrationen über die Länge der Vegetationsperiode zugrunde gelegt.

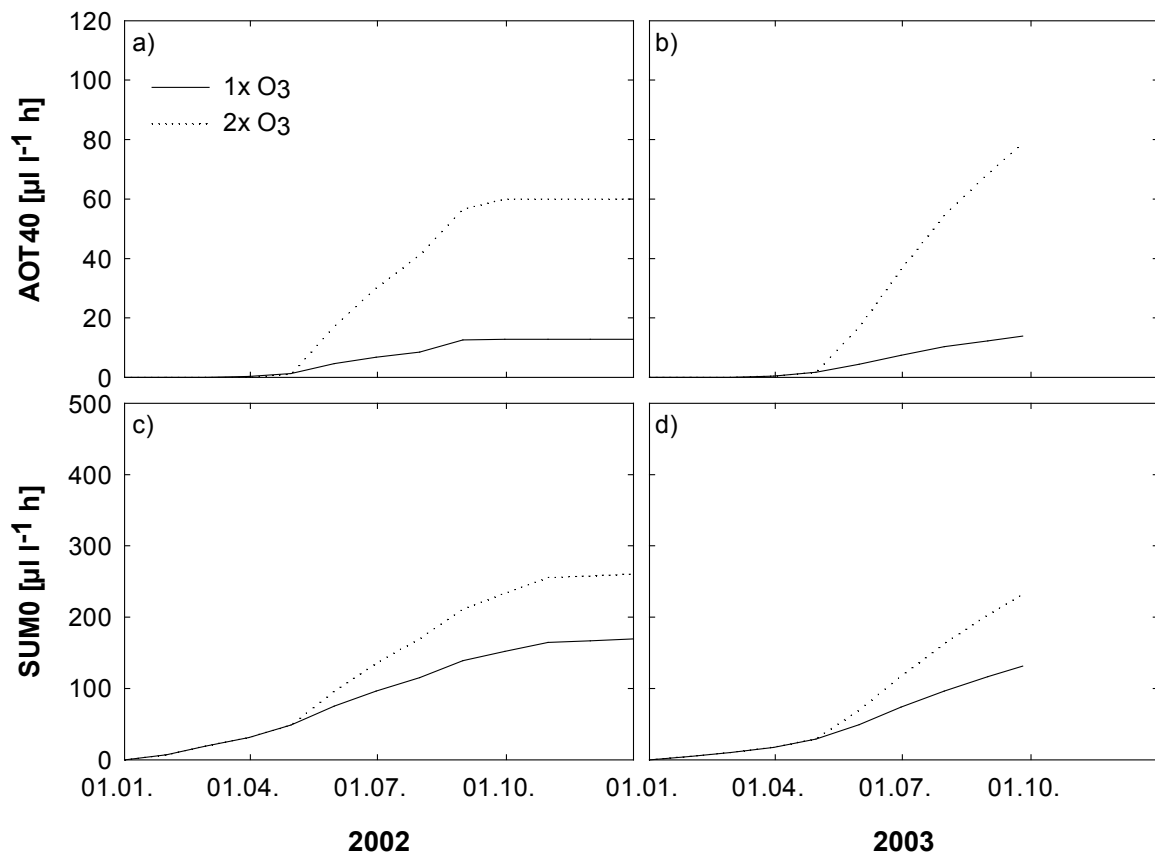


Abb. A-7: Jahresverläufe (2002 und 2003) der akkumulierten externen Ozon-Dosis über dem Schwellenwert von $40 \mu\text{l O}_3 \text{ l}^{-1}$ (AOT40, a und b) und die Summe der Stundenmittelwerte der vorherrschenden O₃-Konzentration (Sum0, c und d) in den Phytotronen (Jungfichten). Für die Berechnung von AOT40 und SUM0 für die immergrünen Fichten wurden die O₃-Konzentrationen des gesamten Jahres 2002 beachtet bzw. die O₃-Konzentrationen des gesamten Jahres 2003 bis zur Ernte im September.

Anhang B: Ergebnisse

Tab. B-1: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Licht x O₃, p-Werte) des Seneszenzverlaufs der Jungbuchen im Kranzberger Forst im Jahr 2002.

	1x O ₃ Boden	1x O ₃ Schatten	2x O ₃ Schatten	1x O ₃ Sonne	2x O ₃ Sonne
1x O ₃ Boden	-	0,113	≤0,001	1,000	1,000
1x O ₃ Schatten	-	-	0,099	0,111	0,117
2x O ₃ Schatten	-	-	-	≤0,001	≤0,001
1x O ₃ Sonne	-	-	-	-	1,000
2x O ₃ Sonne	-	-	-	-	-

Tab. B-2: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Licht x O₃, p-Werte) des prozentualen Anteils der bronzefarbenen Blattfläche an der Laubfläche der Jungbuchen im Kranzberger Forst im Jahr 2002.

	1x O ₃ Boden	1x O ₃ Schatten	2x O ₃ Schatten	1x O ₃ Sonne	2x O ₃ Sonne
1x O ₃ Boden	-	1,000	1,000	0,002	0,864
1x O ₃ Schatten	-	-	1,000	0,002	0,850
2x O ₃ Schatten	-	-	-	0,002	0,850
1x O ₃ Sonne	-	-	-	-	0,034
2x O ₃ Sonne	-	-	-	-	-

Tab. B-3: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Licht x O₃, p-Werte) des prozentualen Anteils der abgestorbenen Nadelfläche an der Laubfläche der Jungfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2002.

	1x O ₃ Boden	1x O ₃ Schatten	2x O ₃ Schatten	1x O ₃ Sonne	2x O ₃ Sonne
1x O ₃ Boden	-	1,000	0,811	0,032	1,000
1x O ₃ Schatten	-	-	0,796	0,030	0,999
2x O ₃ Schatten	-	-	-	0,353	0,898
1x O ₃ Sonne	-	-	-	-	0,052
2x O ₃ Sonne	-	-	-	-	-

Tab. B-4: Stammquerschnittsfläche (SQF) der Jungfichten in der Schattenkrone im Kranzberger Forst (MW ± SE, n=4-5). Signifikanzen: März 2003: O₃: n. s., Oktober 2003: O₃: n. s.

	SQF März 2003 [mm ²]	SQF Oktober 2003 [mm ²]
1x O ₃	8,83 ± 1,79	10,31 ± 2,33
2x O ₃	14,60 ± 3,09	15,03 ± 3,40

Tab. B-5: Ober- und unterirdische Biomasse sowie Biomasseverhältnisse der Jungbuchen und -fichten in der Schattenkrone im Kranzberger Forst, die durch die Ernte im Herbst 2002 ermittelt wurden (in g Trockenmasse, MW \pm SE, n=2-7). Signifikanzen: a) Jungbuchen: Gesamtbiomasse, Achsen-, Blatt-, Grobwurzel-, Feinwurzelbiomasse, Wurzel / Sprossverhältnis und Fein- / Grobwurzelverhältnis: O₃: n. s. b) Jungfichten: Gesamt- und Achsenbiomasse: O₃: (*), Nadel-, Feinwurzelbiomasse, Wurzel / Sprossverhältnis, Fein- / Grobwurzelverhältnis: O₃: n. s., Grobwurzelbiomasse: O₃ *.

	Jungbuchen 1x O ₃	Jungbuchen 2x O ₃	Jungfichten 1x O ₃	Jungfichten 2x O ₃
Gesamtbiomasse [g]	3,45 \pm 0,63	2,70 \pm 0,43	2,32 \pm 0,25	4,71 \pm 0,74
Achsen [g]	1,08 \pm 0,25	0,73 \pm 0,14	0,94 \pm 0,06	2,02 \pm 0,34
Blätter / Nadeln [g]	0,78 \pm 0,12	0,67 \pm 0,09	0,78 \pm 0,13	1,60 \pm 0,40
Grobwurzeln [g]	1,23 \pm 0,22	0,94 \pm 0,17	0,35 \pm 0,03	0,70 \pm 0,07
Feinwurzeln [g]	0,36 \pm 0,06	0,36 \pm 0,05	0,26 \pm 0,09	0,36 \pm 0,08
Wurzel / Sprossverhältnis	1,16 \pm 0,07	1,09 \pm 0,08	2,83 \pm 0,02	3,37 \pm 0,68
Fein- / Grobwurzelverhältnis	0,31 \pm 0,04	0,40 \pm 0,05	0,79 \pm 0,35	0,54 \pm 0,13

Tab. B-6: Prozentuale Reduktion der Blattgaswechselformparameter der Jung- und Altbuchen unter dem 2x O₃-Regime im Vergleich zu jenen der Jung- bzw. Altbuchen unter dem 1x O₃-Regime im Jahr 2003.

	Reduktion [%]
<i>Jungbuchen</i>	
A ₃₆₀ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	12
A ₂₀₀₀ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	7
E ₃₆₀ [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	13
gH ₂ O [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	17
J _{max} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	6
<i>Altbuchen</i>	
ph _{eff} [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol Photonen}$]	60
gH ₂ O [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	8
J _{max} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	5

Tab. B-7: Stammquerschnittsfläche (SQF) der Altbuchen und -fichten vor Beginn der Begasung (1999) und während der Jahre 2002 und 2003 mit erhöhter O₃-Begasung (MW \pm SE, n=4-5). Signifikanzen: a) Altbuchen: 1999: O₃: n. s., 2002 (mit Kovariate SQF 1999): O₃: n. s., 2003 (mit Kovariate SQF 1999): O₃: n. s. b) Altfichten: 1999: O₃: n. s., 2002 (mit Kovariate SQF 1999): O₃: n. s., 2003 (mit Kovariate SQF 1999): O₃: n. s.

	SQF Altbuchen [cm ²]	SQF Altfichten [cm ²]
<i>1999</i>		
1x O ₃	399,33 \pm 104,20	788,94 \pm 170,63
2x O ₃	571,71 \pm 167,30	742,88 \pm 175,42
<i>2002</i>		
1x O ₃	414,89 \pm 103,45	845,87 \pm 189,50
2x O ₃	616,63 \pm 190,35	785,63 \pm 185,08
<i>2003</i>		
1x O ₃	418,25 \pm 103,26	852,57 \pm 191,73
2x O ₃	622,22 \pm 192,74	866,04 \pm 220,37

Tab. B-8: Prozentuale Reduktionen der Blattgaswechselfparameter der Jungbuchen im Vergleich zu jenen der Altbuchen im Jahr 2003.

	1x O ₃ [%]	2x O ₃ [%]
CE [$\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{l CO}_2 \text{l}^{-1}$]	35	38
A ₃₆₀ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	29	40
A ₂₀₀₀ [$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	57	58
WUE [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol H}_2\text{O}$]	30	30
V _{cmax} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	30	25
J _{max} [$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	53	54

Tab. B-9: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Alter x O₃, p-Werte) auf ph_{eff} der Jung- und Altbuchen im Kranzberger Forst im Jahr 2003.

	1x O ₃ Jungbuchen	2x O ₃ Jungbuchen	1x O ₃ Altbuchen	2x O ₃ Altbuchen
1x O ₃ Jungbuchen	-	0,956	0,977	0,332
2x O ₃ Jungbuchen	-	-	0,998	0,152
1x O ₃ Altbuchen	-	-	-	0,121
2x O ₃ Altbuchen	-	-	-	-

Tab. B-10: Prozentuale Reduktionen der Blattgaswechselfparameter der Altfichten im Vergleich zu den Jungfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2003.

	1x O ₃ [%]	2x O ₃ [%]
ph _{eff} [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mol Photonen}$]	57	20
E ₃₆₀ [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	60	40
gH ₂ O [$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	74	43

Tab. B-11: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Alter x O₃, p-Werte) auf ph_{eff} der Jung- und Altfichten im Kranzberger Forst im Jahr 2003.

	1x O ₃ Jungfichten	2x O ₃ Jungfichten	1x O ₃ Altfichten	2x O ₃ Altfichten
1x O ₃ Jungfichten	-	0,389	0,036	0,174
2x O ₃ Jungfichten	-	-	0,325	0,838
1x O ₃ Altfichten	-	-	-	0,838
2x O ₃ Altfichten	-	-	-	-

Tab. B-12: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Szenario x O₃, p-Werte) auf den jährlichen prozentualen Stammdickenzuwachs 2003 der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen.

	1x O ₃ KF	2x O ₃ KF	1x O ₃ Lysimeter	1x O ₃ Lysimeter	1x O ₃ Phytotrone	2x O ₃ Phytotrone
1x O ₃ KF	-	0,988	≤0,001	≤0,001	0,714	0,642
2x O ₃ KF	-	-	≤0,001	≤0,001	0,969	0,265
1x O ₃ Lysimeter	-	-	-	0,209	≤0,001	≤0,001
2x O ₃ Lysimeter	-	-	-	-	≤0,001	≤0,001
1x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-	-	0,048
2x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-	-	-

Tab. B-13: Stammquerschnittsfläche (SQF) der Jungbuchen und -fichten in den Phytotronen in den Jahren 2002 und 2003 (MW \pm SE, n=8-9). Signifikanzen: a) Jungbuchen: Mai 2002: O₃: n. s., September 2002 (mit Kovariate SQF Mai 2002): O₃: (*), September 2003 (mit Kovariate SQF Mai 2002): O₃: * b) Jungfichten: Mai 2002: O₃: n. s., September 2002 (mit Kovariate SQF Mai 2002): O₃: n. s., September 2003 (mit Kovariate SQF Mai 2002): O₃: n. s.

	SQF Mai 2002 [mm ²]	SQF September 2002 [mm ²]	SQF September 2003 [mm ²]
1x O ₃ Jungbuchen	10,32 \pm 0,91	33,13 \pm 3,37	59,43 \pm 8,68
2x O ₃ Jungbuchen	11,92 \pm 1,45	30,13 \pm 2,86	39,16 \pm 4,61
1x O ₃ Jungfichten	11,53 \pm 0,58	42,59 \pm 4,50	56,15 \pm 6,59
2x O ₃ Jungfichten	11,88 \pm 0,99	38,99 \pm 2,11	61,77 \pm 3,83

Tab. B-14: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Szenario x O₃, p-Werte) auf die Biomasse der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen im Jahr 2003.

	1x O ₃ KF	2x O ₃ KF	1x O ₃ Phytotrone	2x O ₃ Phytotrone
<i>Blätter</i>				
1x O ₃ KF	-	1,000	0,998	0,021
2x O ₃ KF	-	-	0,992	0,027
1x O ₃ Phytotrone	-	-	-	0,014
2x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-
<i>Achsen</i>				
1x O ₃ KF	-	1,000	0,048	1,000
2x O ₃ KF	-	-	0,050	0,999
1x O ₃ Phytotrone	-	-	-	0,038
2x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-
<i>Feinwurzeln</i>				
1x O ₃ KF	-	0,917	0,174	0,443
2x O ₃ KF	-	-	0,046	0,882
1x O ₃ Phytotrone	-	-	-	0,005
2x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-
<i>Grobwurzeln</i>				
1x O ₃ KF	-	0,909	0,957	0,023
2x O ₃ KF	-	-	0,649	0,004
1x O ₃ Phytotrone	-	-	-	0,074
2x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-

Tab. B-15: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Szenario x O₃, p-Werte) von J_{max} der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF), in den Lysimetern und in den Phytotronen im Jahr 2003.

	1x O ₃ KF	2x O ₃ KF	1x O ₃ Lysimeter	2x O ₃ Lysimeter	1x O ₃ Phytotrone	2x O ₃ Phytotrone
1x O ₃ KF	-	0,999	0,996	1,000	0,952	0,093
2x O ₃ KF	-	-	0,957	1,000	0,826	0,161
1x O ₃ Lysimeter	-	-	-	0,991	0,999	0,040
2x O ₃ Lysimeter	-	-	-	-	0,929	0,107
1x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-	-	0,015
2x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-	-	-

Tab. B-16: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Szenario x O₃, p-Werte) der PS II-Quantenausbeute der Jungbuchen im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen (Ende August / Anfang September 2002).

	1x O ₃ KF	2x O ₃ KF	1x O ₃ Phytotrone	2x O ₃ Phytotrone
1x O ₃ KF	-	0,022	≤0,001	≤0,001
2x O ₃ KF	-	-	≤0,001	≤0,001
1x O ₃ Phytotrone	-	-	-	0,013
2x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-

Tab. B-17: Statistische Auswertung des signifikanten Interaktionseffekts (Szenario x O₃, p-Werte) der PS II-Quantenausbeute der Jungfichten im Kranzberger Forst (KF) und in den Phytotronen (Ende August / Anfang September 2002).

	1x O ₃ KF	2x O ₃ KF	1x O ₃ Phytotrone	2x O ₃ Phytotrone
1x O ₃ KF	-	≤0,001	≤0,001	≤0,001
2x O ₃ KF	-	-	≤0,001	≤0,001
1x O ₃ Phytotrone	-	-	-	1,000
2x O ₃ Phytotrone	-	-	-	-

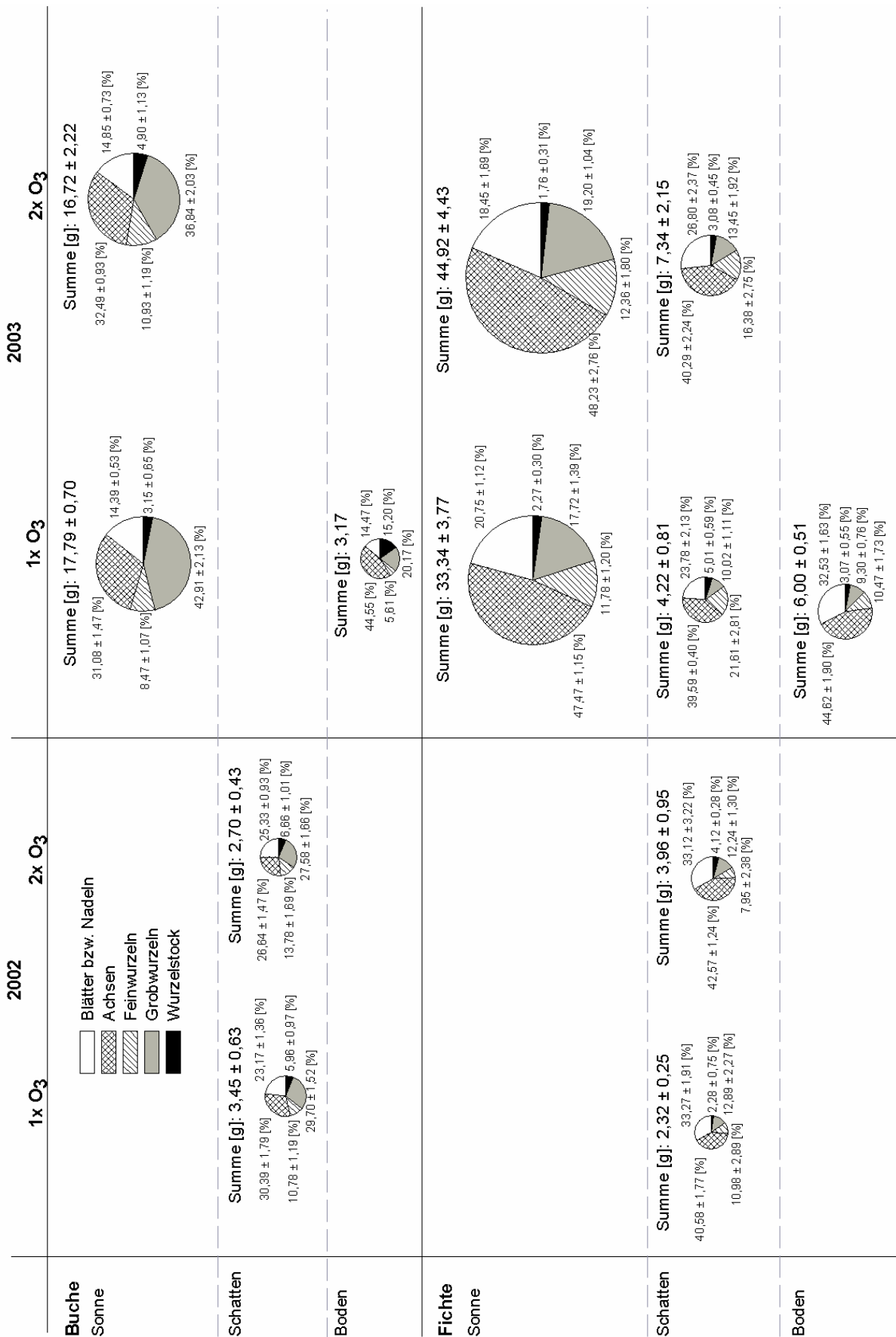


Abb. B-1: Prozentuale Verteilung der in den Ernten ermittelten Baumorgane der Jungbuchen und -fichten im Kranzberger Forst in den Jahren 2002 und 2003 (auf die Gesamtbiomasse bezogen). Die Flächengröße der Kreise ist proportional zur Gesamtbiomasse (g Trockenmasse, MW ± SE, n=1-9).

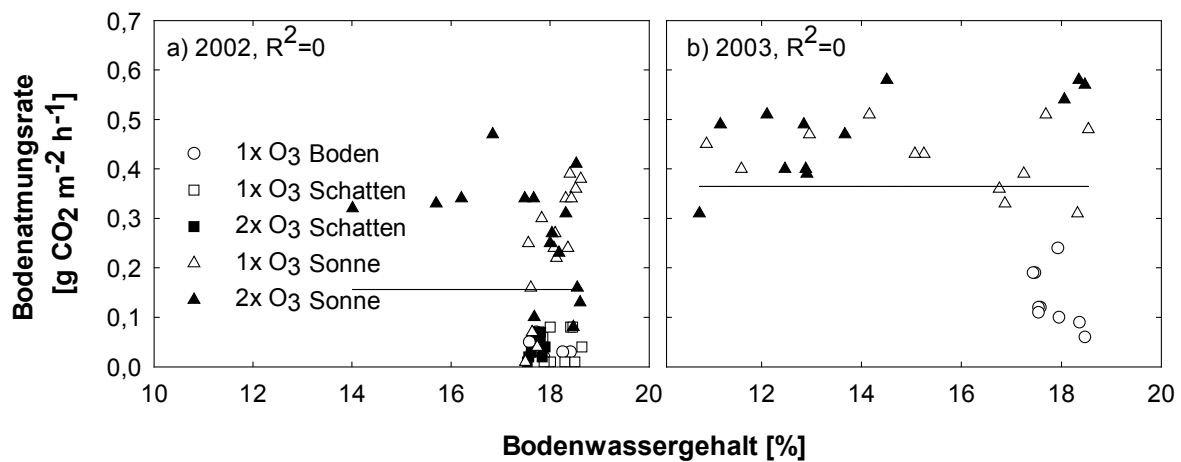


Abb. B-2: Bodenatmungsrate in Abhängigkeit von dem Bodenwassergehalt der Container im Kranzberger Forst (n=8-15). Durch die Streuung der Daten ließ sich im Jahr 2002 (a) und 2003 (b) kein starker Zusammenhang ($R^2=0$) zwischen den beiden Parametern berechnen.

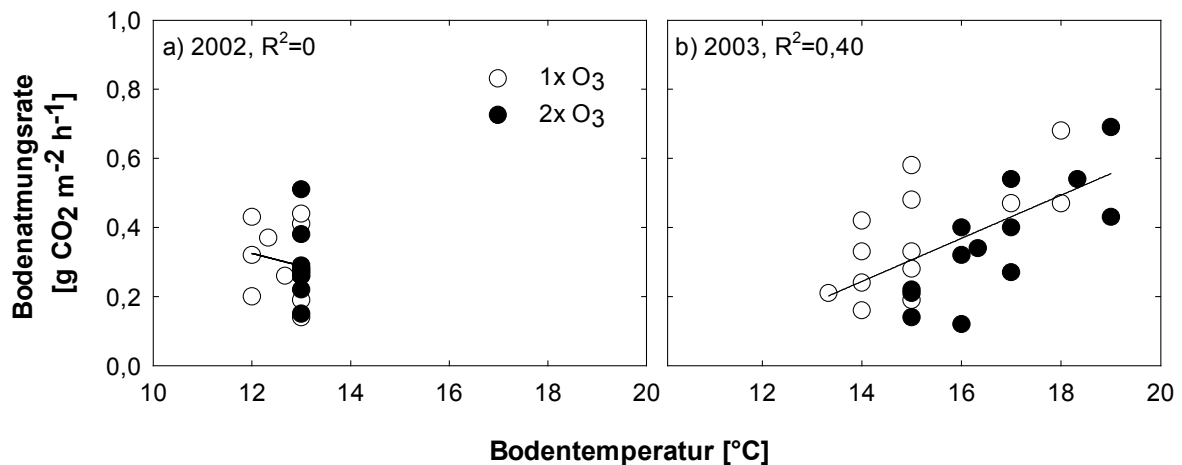


Abb. B-3: Bodenatmungsrate in Abhängigkeit von der Bodentemperatur der Container in den Phytotronen in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b, n=10-13).

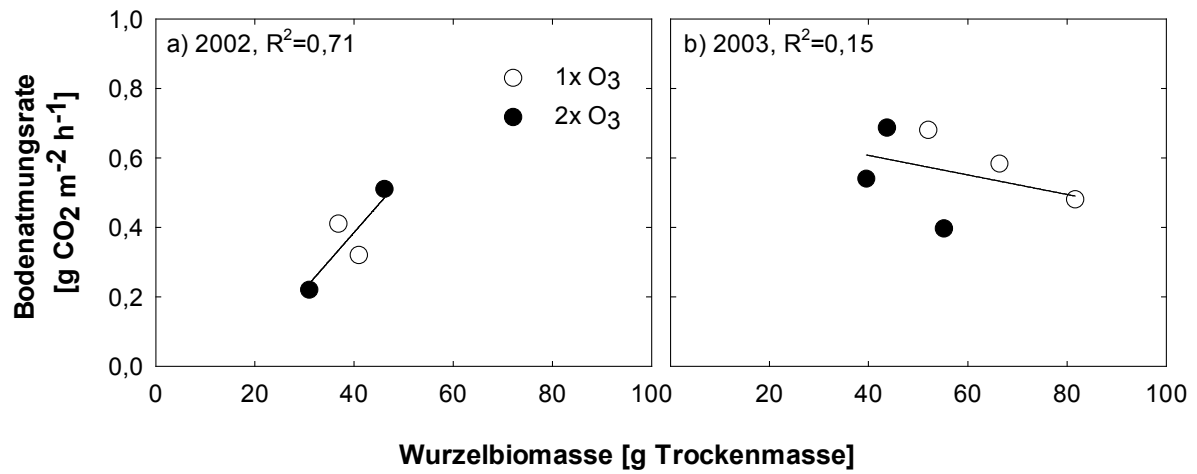


Abb. B-4: Bodenatmungsrate in Abhängigkeit von der Wurzelbiomasse der Container in den Phytotronen in den Jahren 2002 (a) und 2003 (b, n=2-3).

Publikationen

KOCH, N., ANDERSEN, C. P., RAIDL, S., AGERER, R., MATYSSEK, R. & GRAMS, T. E. E.: Temperature-respiration relationships differ in mycorrhizal and non-mycorrhizal root systems of *Picea abies* (L.) Karst. In Bearbeitung.

SCHLOTER, M., WINKLER, J. B., ANEJA, M., KOCH, N., FLEISCHMANN, F., PRITSCH, K., HELLER, W., STICH, S., GRAMS, T. E. E., GÖTTLEIN, A., MATYSSEK, R. & MUNCH, J. C.: Ozone effects in the plant-rhizosphere-bulk soil system of young beech trees. Eingereicht. Plant Biology.

HERBINGER, K., THEN, CH., LÖW, M., HABERER, K., ALEXOUS, M., KOCH, N., REMELE, K., HEERDT, C., GRILL, D., RENNENBERG, H., HÄBERLE, K.-H., MATYSSEK, R., TAUSZ, M. & WIESER, G. (2005): Tree age dependence and within-canopy variation of leaf gas exchange and antioxidative defence in *Fagus sylvatica* under experimental free-air ozone exposure. Environmental Pollution, 137, 476-482.

MATYSSEK, R., WIESER, G., NUNN, A. J., LÖW, M., THEN, C., HERBINGER, K., BLUMENRÖTHER, M., JEHNES, S., REITER, I. M., HEERDT, C., KOCH, N., HÄBERLE, K.-H., HABERER, K., WERNER, H., TAUSZ, M., FABIAN, P., RENNENBERG, H., GRILL, D. & OßWALD, W. (2005): How sensitive are forest trees to ozone – new research on an old issue. In: OMASA, K., NOUCHI, I. & DE KOK, L. J. (Hrsg.): Plant responses to air pollution and global change, Berlin, Heidelberg, New York, Springer, in press.

Präsentationen (Vorträge und Poster)

Klausurtagung des Sonderforschungsbereichs 607, Beilngries, Deutschland (Dezember 2002)

2nd International Symposium of Sonderforschungsbereich 607: Mechanisms of Growth, Competition and Defence in Plants, Freising, Deutschland (Februar 2003)

Plenarversammlung des Sonderforschungsbereichs 607, Freising, Deutschland (November 2003)

Forstschutzsitzung der Eidgenössischen Forschungsanstalt Wald, Schnee und Landschaft (WSL), Birmensdorf, Schweiz (Januar 2004)

9. Jahrestagung des Arbeitskreises Experimentelle Ökologie der Gesellschaft für Ökologie: Ökologie gestörter Systeme, Potsdam, Deutschland (April 2004)

Begutachtung des Sonderforschungsbereichs 607, Freising, Deutschland (April 2004)

Botanikertagung, Braunschweig, Deutschland (September 2004)

Publikationen und Präsentationen

Klausurtagung des Sonderforschungsbereichs 607, Beilngries, Deutschland (Dezember 2004)

10. Jahrestagung des Arbeitskreises Experimentelle Ökologie der Gesellschaft für Ökologie:
Ecosystem Tree, Essen, Deutschland (März 2005)

International Air Pollution Workshop, Banff, Kanada (April 2005)

LEBENS LAUF

DIPL. GEOGR. NINA KOCH

Werdenfelser Str. 5
85356 Freising

PERSÖNLICHE DATEN

Geburtsdatum: 06.06.1977
Geburtsort: Trier
Staatsangehörigkeit: Deutsch

SCHULBILDUNG UND STUDIUM

1983 - 1987	GRUNDSCHULE HEIDERHOF , Bonn
1987 - 1993	CARL-SCHURZ-REALSCHULE , Abschluss: Mittlere Reife, Bonn
1993 - 1996	OTTO-KÜHNE-GYMNASIUM , Abschluss: Abitur, Bonn
1996 - 2002	UNIVERSITÄT TRIER : Angewandte Physische Geographie (Nebenfächer: Geobotanik, Geologie und zusätzlich Ethnologie) Januar 1999: Vordiplom März 2002: Hauptdiplom
Juli 2001 - März 2002	FORSCHUNGSZENTRUM JÜLICH : Diplomarbeit, Titel: „Bestimmung der Temperatur- und Lichtintensitätsabhängigkeit von Kohlenwasserstoffemissionen aus verschiedenen Laubbäumen (<i>Fagus sylvatica</i> und <i>Betula pendula</i>)“
Seit Mai 2002	TECHNISCHE UNIVERSITÄT MÜNCHEN : Doktorarbeit am Lehrstuhl für Ökophysiologie der Pflanzen
Jan. 2005 - Sept. 2005	Stipendiatin des Hochschul- und Wissenschaftsprogramms (HWP-II): Fachprogramm „Chancengleichheit für Frauen in Forschung und Lehre“

Freising, 10.10.2005

Nina Koch

Danksagung

Bei Prof. Dr. Rainer Matyssek, meinem Doktorvater, möchte ich mich für die hervorragende wissenschaftliche Betreuung, die anhaltende Diskussions- und Hilfsbereitschaft bedanken.

PD Dr. Thorsten E. E. Grams danke ich für seine Hilfe bei der Versuchsdurchführung, seiner Bereitschaft themenbezogene Probleme zu diskutieren und seiner Hilfe bei der Verfassung wissenschaftlicher Texte.

Für die fachliche Unterstützung und Diskussionsbereitschaft danke ich ebenfalls Dr. Karl-Heinz Häberle.

Ein besonderer Dank an meine Kollegen Markus Löw, Dr. Angela J. Nunn, Manuela Blumenröther, Gustavo Luedemann, Tina Schmidt, Dr. Ilja M. Reiter, Dr. Alessandra R. Kozovits, Christian Clemenz, Dr. Katja Patzner, Roberto Portz, Wilma Ritter und Rosemarie Weigt für die angenehme Atmosphäre während der Arbeit, die sehr gute Zusammenarbeit und den intensiven Datenaustausch.

Iris Waikinat danke ich besonders für das Korrekturlesen und für jegliche Unterstützung.

Für die tatkräftige Unterstützung im Kranzberger Forst und auf den Lysimetern möchte ich mich bei Thomas Feuerbach, Peter Kuba, Johanna Lebherz, Hans Lohner und Ilse Süß sowie den studentischen Hilfskräften Andreas Egl, Daniel Klein und Petra Kowalick bedanken.

Dr. Jana B. Winkler, Dr. Hans Lang, Dr. Michael Schloter und Dietrich Strube danke ich für die Zusammenarbeit und den Datenaustausch mit dem Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit und Dr. Stefan Raidl für die Zusammenarbeit innerhalb des Sonderforschungsbereichs 607.

Dr. Christian P. Andersen danke für die Hilfe bei der Versuchsdurchführung und bei der Hilfestellung zum Verfassen wissenschaftlicher Texte sowie für die angenehme Arbeitsatmosphäre und gute Zusammenarbeit.

Bei Dr. Herbert Werner, Christian Heerdt, Michael Leuchner und Philip Wipfler bedanke ich mich für den Datenaustausch sowie bei Nik Hofmann und Anton Knötig für die Instandhaltung der Mess- und Gerüstanlage im Kranzberger Forst.

Bei Dr. Hans J. Schuck, Dr. Frank Fleischmann und Dr. Helmut Blaschke bedanke ich mich für die fachliche Unterstützung.

Dr. Hagen Scherb danke ich für die statistische Beratung sowie Prof. Axel Göttlein und seinem Team im Lehrstuhl „Waldernährung und Wasserhaushalt“, Dr. Madeleine Günthardt-Goerg und Dr. Pierre Vollenweider sowie Dr. Arthur Geßler für die durchgeführten Labor-Analysen.

Für die organisatorische Unterstützung danke ich Helga Brunner und Karin Beerbaum.

Einen besonders herzlichen Dank meiner Mutter für die Unterstützung in allen Lebenslagen.

Ebenfalls einen besonderen Dank an Frank Stückrath, Jan Krause sowie seiner Familie.

Diese Studie wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Sonderforschungsbereichs 607 „Wachstum und Parasitenabwehr“ und durch das Hochschul- und Wissenschaftsprogramm (HWP-II): „Chancengleichheit für Frauen in Forschung und Lehre“ gefördert.