

Phyton (Austria)	Vol. 29	Fasc. 3 Sonderband „Zillertal“	(255)–(301)	21. 11. 1989
------------------	---------	--------------------------------------	-------------	--------------

## **Synopse streßbedingter Modifikationen der Anatomie und Physiologie von Nadeln als Frühdiagnose einer Disposition zur Schadensentwicklung bei Fichte**

Von

Harald R. BOLHÄR-NORDENKAMPF und Elisabeth G. LECHNER\*)

Eingelangt am 21. Juli 1989

Key words: Altitude profile, early diagnosis, new forest decline, ozone, stress patterns; *Picea abies*.

### Extended Summary

BOLHÄR-NORDENKAMPF H. R. & LECHNER E. G., 1989. Synopsis of stress-induced modifications in anatomy and physiology of spruce Needles as an early diagnosis in new forest decline. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Special issue “Zillertal”): (255)–(301). German with English summary.

The new forest decline is a severe disturbance of forest ecosystems as a consequence of the long-term action of natural and anthropogenic stress factors. The additional impact of air pollution exceeds the tree's capacity for stress compensation and leads to the manifestation of an injury. Air pollution is regarded to be the trigger of new forest decline. For therapeutical interest an early diagnosis of disturbances in tree function is as important as the knowledge about the causal-analytical interpretation of the detectable damage. The usual symptoms, needle loss with or without preceding yellowing of the needles or senescence are determined unspecific reactions following severe changes in tree physiology. An early diagnosis of stress induced damages requires the registration of the physiological behaviour in dependence of ontogenesis and seasonal variations of stress factors to determine the extent of stress with respect to time-dependent modifications.

Three spruce trees (*Picea abies* [L.] KARST.) situated in 700 m, 1000 m and 1520 m above sea level respectively were selected for investigation. Simultaneous recording of climatic parameters and air pollution impact provides basic information to judge the stress induction capacity of the locally found stress patterns. Samples were taken and all experiments were performed strictly at the same time using the

---

\*) Prof. Dr. Harald R. BOLHÄR-NORDENKAMPF, Dr. Elisabeth G. LECHNER, Abteilung für Gärtnerische Pflanzenphysiologie, Institut für Pflanzenphysiologie der Universität Wien, Althanstr. 14–18, A-1090 Wien.

matching branches from the sun exposed side of the lower crown to obtain optimal comparability of results (Tab. 1).

For a description of the stressing impact of environmental factors stress-index-values were worked out. With respect to the sum of irradiation site 2 receives 11% less and site 16% less than site 3, although the duration of irradiation is less diminished ( $-2.5$  respectively  $-1\%$ ). The values of the degree day show antiparallel behaviour: Site 2 exhibits 49% and site 1 72% higher values than site 3 (Tab. 3). As a consequence the occurrence of "high light stress", defined as half-hour means of irradiation higher  $2.5 \text{ J cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  multiplied by the number of half hours of occurrence, reaches the highest values at site 3. This high light stress index divided by the degree day is indicated as "photochilling"-index. Photochilling events are defined as half-hour means of irradiance higher  $2.5 \text{ J cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  and half-hour means of temperature lower  $+4^\circ \text{ C}$ . A high number of events is occurring at site 3 during March (Tab. 4). Additionally, short-term variations of temperature ( $+ \text{ or } -5^\circ \text{ C}$ ) are found most frequently at site 3 (Tab. 5). A specific temperature variation in this region is foehn weather, a phenomenon which is combined with low humidity and enhanced ozone concentrations. Beside of this also the bud burst and flushing is described to develop endogenous stress. Obviously, site 3 is exposed to the highest natural stress level, as it is typical for elevated altitudes. At this site the stress caused by photochilling is very high during late winter.

For the judge of the impact of air pollutants some of the proposed threshold values were taken into consideration. The concentrations of air pollutants show variations mainly due to the altitudinal position of the trees. Average  $\text{SO}_2$  und  $\text{NO}_x$  concentrations reach the highest values at site 1, caused by traffic and domestic fuel. The highest impact of ozone is observable at site 2 as well quantitatively as qualitatively. This phenomenon is caused by the common build up of inversion layers in this altitude and might include other photooxidative substances as well. Site 3 is also exposed to high ozone concentrations but the highest means are lower than at site 2. At site 3 the highest oxidative impact of ozone occurs in April and May, at site 2 also during winter (Tab. 6).

With respect to the mineral nutrition only site 2 is supplied optimally. Both site 1 and site 3 show nutrient deficiency with K and Ca.

Tree 1 (700 m s.l., 45 years): No tendency of a reduction of the annual rings is observable, possibly because of enhanced nitrogen deposition. In spite of relatively high  $\text{SO}_2$  impact, no increase of sulfate was observable, although the total sulphur content of the upper crown needles shows increased contents. Particularly due to the impact of  $\text{NO}_x$  the structure of the epicuticular waxes shows a marked degradation, mainly in the stomatal cavity. The ultrastructure of the chloroplasts exhibits some untypical alterations.

K deficiency is detectable in all needle sets. Additionally, the newly developed set shows temporarily insufficient contents of Ca und Mg. Due to the relatively low stress caused by climatic factors no significant alterations of the needle's tissues is observable. Only during late spring high light stress occurs. As a possible protective mechanism, tanning material is stored temporarily in the guard cells. The low oxidative impact caused by the stress pattern of the site induces normal seasonal modifications of the contents of ascorbate, thiols and pigments as well as glutathion reductase activity. Due to water stress and photoinhibition diurnal variations of photosynthetic capacity occur during summer.

Tree 2 (1000 m, 84 years): After 1964 the tree reduced the width of the annual rings. In cross-sections of needles, assimilation parenchyma takes the largest area, but in relation with the nonassimilatory tissue it is the relatively lowest. The epicuticular waxes show no structural alterations.

In spite of the good mineral nutrition from the soil, only the K content is sufficiently high, although it shows falling tendency till August. The contents of N and P are much lower than from the other trees. Especially the supply with Mg and Ca is insufficiently low giving evidence for a disposition to bleaching. Because there is no limitation from the infection rate and growth of the mycorrhizae, it is considered that the ion up-take by the roots or the transport mechanism is disturbed.

The contents of chlorophyll and carotin as well as the ratio  $\alpha/\beta$ -carotin is diminished compared with tree 1. Particularly the chlorophyll content of the needle set 1988 is markedly reduced which is in connection with the poor development of grana as detected by transmission electron microscopy. Unspecific alterations of the chloroplast ultrastructure i. e. swelling of the thylakoids and large regions of thylakoid-free areas are detectable also in August. The higher content of thiols, a reduced activity of glutathione reductase activity as well as with respect to the needle age unspecific increase of unsaturated fatty acids are giving evidence of oxidative processes.

During the development of the new shoot the  $F_0$ -level of chlorophyll fluorescence induction is significantly increased without a reduction of the photochemical capacity of photosystem II. Compared with tree 1 and 3 the increase is significantly higher and occurs also in January. This phenomenon indicates a stress caused by high ozone concentrations, probably enhanced by winter stress.

Tree 3 (1520 m, 144 years): the oldest tree is exposed to the highest natural stress level, particularly by a high photochilling stress. As a consequence of soil acidification relatively low contents of K, of Ca only in the newly developed needle set and most likely also of Mg are detectable as a steep decline of the contents during flushing. High contents of sulfate can only be explained by a high rate of storing this substance in the vacuole caused by oxidative processes.

Due to the high natural stress level the portion of assimilation parenchyma of the total tissue reaches the highest value, probably also in dependence of the lowest content of shikimate which could affect the rate of lignin synthesis.

No change of the epicuticular waxes is detectable, although the highest rate of fungi infection is observable. Insertion of fungal hyphae is presumed to occur at the "chlorotic mottles", which are most likely a result of photooxidative processes under small water droplets induced by photochilling because no indication for sucking insects is found. Most likely the process is enhanced by the occurrence of ozone.

Tanning materials are stored in the cambium and xylem, giving once more evidence for photooxidative processes. During new shoot growth reduction of pigment contents occur as well as both increased thiol content and higher glutathione reductase activities, although in August the values are comparable with tree 1 and 2. The total content of fatty acids is reduced compared with tree 2, only in February when accumulation of plastoglobuli occurs, the values are shifted upwards.

Beside of the normal modifications of photochemical capacity during winter, in March strongly diminished values  $F_v/F_{max}$  occur as a result of photochilling. This phenomenon is reversible. In addition, the tree shows a tendency to reach a lower

photosynthetic capacity of CO<sub>2</sub>-fixation which is manifested as a higher quantum requirement even in August.

During winter, the modifications of the physiological and ultrastructural reactions are mainly determined by winter stress (temperature and light, physiological drought). Only the detection of the increased F<sub>o</sub>-level of fluorescence induction can be described as a detection of a "hidden injury" caused by oxidative processes. Partly the seasonal variations of both the contents of thiols and the activities of glutathione reductase from tree 2 show abnormal behaviour indicating as well the high oxidative influence. A registration of reductions in the pigment contents in the aging needle sets gives the same evidence.

The influence of photooxidants is difficult to determine because it can be assumed that comparable processes such as the formation of oxygen radicals occur both during winter or under high light conditions. Taking in consideration the rate of penetration of ozone from the out-side air to the photosynthetic apparatus it seems unlikely that under natural ozone concentrations a specific reaction can be detected. On the other hand at least an additive effect of reactions under both high ozone concentrations and high light can be expected from investigations of pigments and antioxidative substances and most likely from investigations of fatty acids with special regard to lipid peroxidation. The contents of fatty acids increased with the age of the needles, only tree 2 shows somewhat unspecific increase. During February and March the total fatty acid content is increased caused by an accumulation of unsaturated fatty acids, meanwhile the saturated acids show maximal values during January and August.

Determination of photosynthetic and photochemical capacity can easily be gained by analysis of chlorophyll fluorescence and CO<sub>2</sub>-fixation. Beside the partly insufficient supply with minerals the extraordinary decrease in mineral content during ontogenesis is of particular interest for detection of deficiency of mineral nutrition specifically for the development of the new needle set.

For a basic information, annual ring analysis and needle anatomy inform about long-term stress impact. The determination of harmful substances gives rapid information about accumulations in context to air pollution.

The results suggest, that from the singular determination of a actual state of tree physiology alone the disposition of the further development cannot be easily determined. It has to be known more about the dynamic variations of tree physiology e. g. life history strategy and of variations of stress impact to extrapolate the possible long-term consequences. Therefore, investigations concerning seasonal variations seem to be an appropriate means for this purpose. It seems likely that a "hidden injury" will become detectable in case of the occurrence of an additional stress e. g. winter stress. With respect to the factor time different stress situations can be determined: Diurnal short-term stress i. e. drought and photoinhibition, seasonal and ontogenetic middle-term stress, i. e. winter stress and flushing and long-term permanent stress, i. e. mineral nutrition, air pollution and partly climate. As a consequence permanent "hidden" stress will be manifested during periods of additional short-term or middle-term stresses.

For a complete investigation a combination of diverse experimental methods will be necessary. Nevertheless, the practical usability of the diverse methods is an important factor. First of all it has to be distinguished between methods which can be used "in situ" and methods in the laboratory. The second ones often need a relatively

high expense for sampling of the probes i. e. storage in liquid nitrogen for analysis of pigments, antioxidants and fatty acids. Therefore these methods can only be used to a smaller extent for "rapid screening" and are more suitable for fundamental research. Additionally, several other points are of interest for practical application: 1) the time consumption of the method, 2) the technical expense of the analysis and the apparatus used, 3) the need of trained personal, 4) the expense of calculations and interpretation and 5) the financial expense. Therefore, beside of the theoretical potential of the diverse methods especially for the need of rapid screening the methods used will be evaluated by the needs to apply rapid and easy-to-manage methods which are financially justifiable.

### Zusammenfassung

BOLHÁR-NORDENKAMPF H. R. & LECHNER E. G. 1989. Synopse streßbedingter Modifikationen der Anatomie und Physiologie von Nadeln als Frühdiagnose einer Disposition zur Schadensentwicklung bei Fichte. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (255)–(301). – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Die neuartigen Waldschäden sind die Folge von tiefgreifenden Störungen der Waldökosysteme, hervorgerufen durch zunehmende und lang andauernde Belastungen mit natürlichen und anthropogenen Stressoren. Es erscheint belegt, daß Luftschadstoffe weltweit als Auslöser der Waldschäden fungieren, indem der durch sie zusätzlich ausgelöste Streß die Kapazität zur Kompensation übersteigt.

Die kausal-analytische Frühdiagnose einer Disposition für eine weitreichende Schädigung ist Grundlage jeder kurativen Maßnahme. Zur Erstellung einer vorausschauenden Diagnose ist die Kenntnis der baumphysiologischen Reaktionen auf die verschiedenen Stressoren unbedingt nötig. Basierend auf dieser Information kann bei entsprechender Dokumentation der standortspezifischen Stressorenmuster eine vorsichtige Beurteilung erstellt werden.

Zur Bewertung der Streßinduktionskapazität wurden für die verschiedenen klimatischen Stressoren Streßindices errechnet, wobei dem Lichtstreß- und Photochilling-Index vorrangige Bedeutung zukommt. Die Beurteilung der Belastung durch Luftschadstoffe erfolgte vornehmlich den Schweizer Grenzwerten entsprechend. Auch dem Neuaustrieb wurde ein endogen bedingter Streß zugeordnet.

Um die Anwendbarkeit von verschiedenen Untersuchungsmethoden zu testen, wurden im Höhenprofil „Zillertal“ drei Proberäume in verschiedenen Höhenlagen ausgewählt. Die Bäume waren verschiedenen Stressorenmustern ausgesetzt und zeigten dementsprechend unterschiedliche Modifikationen des baumphysiologischen Reaktionsmusters:

Probebaum 1, 700 m NN, 45 Jahre alt, ist normal entwickelt und im Winter durch NO, sowie durch Episoden von SO<sub>2</sub> und O<sub>3</sub> belastet. Im Sommer ergeben sich Belastungen durch Wärme und Lufttrockenheit. Der Boden zeigt einen Mangel an Ca und K. Dementsprechend sind die epicuticularen Wachse zerstört und auch die Chloroplasten-Ultrastruktur zeigt deutliche Veränderungen. Anatomisch sind die Nadeln normal entwickelt. Der Lichtstreß im Frühjahr könnte die temporäre Einlagerung von Gerbstoffen in die Schließzellen bedingen. Da die oxidative Belastung ansonsten gering ist, sind die Änderungen der Pigmentzusammensetzung, im Gehalt an Thiolen und Ascorbat, in der Aktivität der Glutathionreduktase sowie das Fettsäuremuster der saisonalen Modifikation entsprechend. Während des Sommers sind

(260)

jedoch durch Wasserstreß und Photoinhibition die Photosyntheseraten starken diurnalen Schwankungen unterworfen.

Probebaum 2, 1000 m NN, 84 Jahre alt, zeigt seit 25 Jahren ein verringertes Wachstum. Die Stressoren dieses Standortes sind partielle Staunässe und sehr hohe Ozonimmissionen. Die Nadelanatomie zeigt dennoch gut entwickelte Assimilations- und Festigungsgewebe. Obwohl im Boden kein Nährstoffmangel vorliegt, sind die Mineralstoffgehalte der Nadeln gering, so daß insbesondere das starke Absinken bei Mg und Ca während des Austriebs eine Disposition zur Vergilbung erkennbar macht. Die oxidative Belastung wird durch niedrige Chlorophyll- und Carotingehalte, insbesondere jedoch durch das gesunkene Verhältnis  $\alpha/\beta$ -Carotin deutlich. Teilweise lassen sich vermehrt Thylakoidanschwellungen und große Stromabezirke in den Chloroplasten beobachten. Ein erhöhter Thiolgehalt ist kombiniert mit einer geringen Glutathionreduktaseaktivität. Die Fettsäuren weisen mit einer unspezifische Erhöhung ebenso auf die hohe oxidative Belastung hin.

Nicht nur während des Neuaustriebs ist die Basisfluoreszenz ( $F_0$ ) signifikant stärker angehoben, sondern auch in den Wintermonaten. Dieser Anstieg ohne Änderung der photochemischen Kapazität kann den erhöhten Ozonkonzentrationen zugeordnet werden.

Probebaum 3, 1520 m NN, 144 Jahre alt, zeigt, obwohl rotfaul, in den letzten Jahren verstärkte Zuwächse, da die Streßbelastung durch Waldweide und Schneitelung weggefallen ist. Die Belastung durch die Stressoren Temperatur und Licht ist hoch, insbesondere das Photochilling ist stark ausgeprägt. Da auch die Ozonkonzentrationen überhöht sind, ergibt sich ein starker oxidativer Einfluß. Wahrscheinlich als Folge der Bodenversauerung ist der Ernährungszustand der Nadeln bezüglich Ca und Mg schlecht und überraschenderweise der Sulfatgehalt angehoben. Die Nadeln sind arm an sklerenchymatischem Gewebe, was mit dem reduzierten Gehalt an Shikimat korrespondiert. Ausdruck der starken oxidativen Belastung sind Gerbstoffeinlagerungen in den Gefäßbündeln und die erhöhten Thiolgehalte sowie die gesteigerte Aktivität der Glutathionreduktase und veränderte Fettsäuremuster.

Die starke Belastung durch Photochilling im März wird eindeutig durch die Chlorophyllfluoreszenz als vermindert photochemische Kapazität erfaßt. Der Quantenbedarf der Photosynthese ist während des gesamten Beobachtungszeitraumes angehoben.

Die erhöhte Pilzinfektion setzt an den „chlorotic mottles“ an, die, da Insektenbefall nicht gegeben ist, durch lokale Photooxidation möglicherweise unter Wassertropfen hervorgerufen wird und zu Nadelverlusten führt.

Der ontogenetisch bestimmte Verlauf im Ernährungszustand der Nadeln, Veränderungen der Fettsäuremuster sowie im Gehalt an Pigmenten und Antioxidantien, der Anstieg der Basisfluoreszenz und die gesenkte photochemische Kapazität zeigen zusammen mit den anatomischen Veränderungen für die Bäume 2 und 3 eine starke Disposition zur Entwicklung einer Schädigung.

Eine Frühdiagnose muß in der Lage sein, versteckte Schäden zu detektieren. Wird durch Zusatzstressoren das Streßniveau angehoben, können versteckte Schäden temporär zu meßbaren Störungen werden. Als Zusatzstressoren können saisonal auftretende Streßbelastungen dienen wie die Winterstressoren, Photochilling oder die endogene -Belastung durch den Neuaustrieb. Es wird sich daher empfehlen, zu den Terminen August (Spätsommer-Ruheperiode), Januar (Winterruhe), März-April (Neuaustrieb) und Mai-Juli (Triebabschluß) Untersuchungen durchzuführen und

Probenentnahmen vorzunehmen, wobei eine sorgfältige Planung den Einsatz von labor- und „in situ“-Methoden unter Berücksichtigung der logistischen Probleme aufeinander abstimmen muß.

## 1. Einleitung

Die menschliche Aktivität hat während des letzten Jahrhunderts einen exponentiell anwachsenden Strom von Emissionen in die Atmosphäre eingebracht, sodaß sich die Massen- und Energieflüsse im System Atmosphäre – Vegetation – Boden – Grund- und Oberflächenwasser gewaltig verändert haben (vgl. DE VRIES 1988, PSENNER 1988). Die Waldökosysteme müssen jedoch nicht nur auf die derart veränderte Umwelt reagieren, sondern auch auf die Modifikation der Nutzungsformen und der Baumartenwahl sowie auf die Eingriffe durch die zunehmende Erschließung.

Die neuartigen Waldschäden können daher als Folge einer tiefgreifenden Störung der Waldökosysteme gewertet werden (ULRICH 1981, MURACH & ULRICH 1988). Diese Störung hat sich wahrscheinlich über Jahrzehnte völlig unbemerkt entwickelt, wobei die primären und sekundären Luftschadstoffe letztlich als länderübergreifender, auslösender Faktor („trigger“) die Manifestation der Schäden bewirkt haben (ISERMANN 1983). Luftschadstoffe als singulärer Stressor sind daher mit Ausnahme von Rauchschadensgebieten in den seltensten Fällen die einzige Ursache für das Absterben von Bäumen (vgl. HALBWACHS & KISSER 1967, HALBWACHS 1984). Die erhöhte Mortalität vornehmlich in höheren Altersklassen ist vielmehr die Folge der Interaktion von verschiedensten Streßbelastungen, deren Genese weit zurückliegen kann (vgl. MOHR 1983, 1984, BLANK 1985, BOLHÄR-NORDENKAMPF & LECHNER 1988, BOLHÄR-NORDENKAMPF 1989). Die Belastung der Waldökosysteme mit den anthropogen bedingten Luftschadstoffen hat deswegen in vielen Fällen lokal so dramatische Auswirkungen, weil zahlreiche Bestände seit Jahrzehnten eine hohe Belastung mit klimatisch und kulturhistorisch bedingten Stressoren zu kompensieren haben. Das zusätzliche Auftreten von natürlichen oder anthropogenen Stressoren überfordert die Kapazität dieser Bestände zur Streßkompensation (HEATH 1980, KLEIN & PERKINS 1988).

Für eine erfolgreiche Therapie der neuartigen Waldschäden ist eine Frühdiagnose ebenso wichtig wie die kausalanalytische Interpretation der erfaßbaren Störungen und Schadbilder (vgl. CAPE 1988). Die Frühdiagnose wird zum größten Teil ursachenunspezifisch sein können, da im Prinzip nur eine Disposition für eine zukünftige Schädigung zu detektieren ist.

Die üblichen Schadbilder, wie Nadelverlust mit oder ohne vorhergehenden Vergilbungen, können für diese Aufgabe nicht Verwendung finden, da ihr Auftreten meist die letzte völlig unspezifische Konsequenz von zu hohen Anforderungen an die Kompensationsfähigkeit, gefolgt von Störungen der baumphysiologischen Reaktionen, ist. Die Untersuchungen werden

sich daher auf Abweichungen der Reaktionsmuster von der normalen Bandbreite konzentrieren müssen, wobei nur Methoden eingesetzt werden können, die ohne zu großen technischen Aufwand eine rasche Interpretation der Meßergebnisse zulassen und damit ein möglichst flächendeckendes „screening“ ermöglichen.

Für die Entwicklung solcher Methoden und insbesondere für ihre Verifizierung ist es unumgänglich notwendig, das standortspezifische Stressorenmuster in Beziehung zu den detektierbaren Veränderungen zu erheben, sodaß es unter anderem auch möglich wird, periodisch auftretenden, diurnalen Kurzzeitstreß auszugliedern. Jeder Ökofaktor kann unter bestimmten Bedingungen zum Stressor werden, wodurch temporär Störungen zur Entwicklung kommen, die im Sinne einer elastischen Streßreaktion kompensiert werden und daher längerfristig nur eine geringe Bedeutung haben (HEATH 1980).

Zur Frühdiagnose von streßbedingten Störungen und von „versteckten Schäden“ werden sich statische Befunde nur bedingt eignen, es wird vielmehr nötig sein, in Abhängigkeit von Ontogenie und Jahreszeiten, die Veränderungen von Gehalten und Reaktionen zu erheben, um aus ihrer zeitabhängigen Modifikation den Grad der Streßbelastung zu erfassen.

Damit die Untersuchungsmethoden auf ihre Eignung für eine Frühdiagnose getestet werden können war es notwendig, Bäume zu finden, die trotz dokumentierter Streßbelastung äußerlich kaum erkennbare Schäden zeigen. Die entsprechenden im Höhenprofil „Zillertal“ ausgewählten Probestämme (GLATTES & al. 1989) eignen sich daher durch die wenig ausgeprägten Störungen nur bedingt für eine Kausalanalyse. Eine Trennung von Störungen aufgrund natürlicher oder anthropogener Stressoren sollte jedoch zumindest zum Teil über eine Differentialanalyse möglich sein.

## 2. Die Probestämme

Die Probestämme, *Picea abies* (L) KARST., befinden sich in 700 m NN (Probestamm 1), 1000 m NN (Probestamm 2) und 1520 m NN (Probestamm 3) und entsprechen Probestampunkten des Höhenprofils „Zillertal“ (GLATTES & al. 1989). Um möglichst vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, wurden alle an der Datenerhebung beteiligten Forschergruppen veranlaßt, die Probestampwerbung auf die sonnenexponierte Unterkrone der teilweise freistehenden Probestämme zu beschränken und jeweils in der gleichen Arbeitswoche des Jahres 1988 durchzuführen (Tab. 1). Für die synoptische Bewertung von Frühdiagnosemethoden werden daher Ergebnisse der angeführten Autoren verwendet, die im gleichen Band publiziert werden. In diesen Arbeiten kann auch weiterführende Literatur gefunden werden.

Tabelle 1 / Table 1

## Probenentnahme- und Meßtermine 1988

## Data of sampling and measuring periods 1988

1 = 25.-28. 1.; 2 = 22.-25. 2.; 3 = 15.-18. 3.; 4 = 18.-22. 4.; 5 = 9.-11. 5.; 6 = 13.-17. 6.;  
7 = 13.-15. 7.; 8 = 22.-26. 8.

	Termin							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Temperatur, Strahlung, Feuchte, Wind GLATTES & al. 1989	- - - kontinuierlich - - -							
Luftschadstoffe NO <sub>x</sub> , SO <sub>2</sub> , O <sub>3</sub> SMIDT 1989 a	- - - kontinuierlich - - -							
Nasse Deposition NO <sub>x</sub> , SO <sub>2</sub> , H <sup>+</sup> SMIDT 1989 b	- - - kontinuierlich - - -							
Inversionen 1987 KAISER 1989	x	x	x	x	x	x	x	x
Boden, Nährstoffverfügbarkeit MAJER 1989								x
Feinwurzeln und Mykorrhiza GÖBL 1989					x	x	x	x
Wasserpotential HAVRANEK & WIESER 1989						x	x	x
Entomologie SCHMUTZENHOFER 1989				x		x		x
Nadelanatomie DRAXLER & RUPPERT 1989	x	x	x	x	x	x		x
Chloroplasten-Ultrastruktur ZELLNIG & GAILHOFER 1989			x		x		x	x
Pigmente, Thiole, Oberflächenwachse (SEM) der Nadeln BERMADINGER & al. 1989			x		x		x	x
Lipid- und Fettsäuremuster der Nadeln PUCHINGER & STACHELBERGER 1989	x	x	x	x	x	x		x
Mineralstoff- und Ionenhaushalt der Nadeln ALBERT 1989	x	x	x	x	x	x		x
Nähr- und Schadstoffgehalte der Nadeln GLATTES 1989					x	x		x
Photochemische Kapazität/Fluoreszenz LECHNER & BOLHÄR-NORDENKAMPF 1989	x	x	x	x	x	x	x	x
Quantenbedarf/CO <sub>2</sub> -Fixierung BOLHÄR-NORDENKAMPF & LECHNER 1989					x	x	x	x

### 3. Stressorenmuster

#### 3.1 Standort

Die Unterschiede im Stressorenmuster, dem die drei Probebäume ausgesetzt sind, ergeben sich hauptsächlich aus der unterschiedlichen Höhenlage.

Die Probebäume 2 und 3 stehen standortgerecht im Bereich der mittelbis hochmontanen Fichtenwälder, der Baum 1 ist jedoch im Bereich der submontanen Laubmischwälder situiert. Durch die landwirtschaftliche Aktivität sind im unteren Bereich des Höhenprofils bis ca. 1200 m NN nur Waldreste auf teilweise ungünstigen Standorten vorhanden. Der auf 1520 m NN liegende Probebaum 3 war bis vor wenigen Jahren durch Waldweide und Schneitelung belastet und ist rotfaul (GLATTES & al. 1989).

#### 3.2 Boden

Die vorhandenen Böden sind saure, teilweise umlagerte Braunerden, deren Humusqualität mit der Höhe abnimmt. Das Nährstoffangebot ist nur auf der Talwiese (2) ausreichend, die anderen Standorte (1, 3) zeigen deutlich eine Unterversorgung mit Kalium und Kalzium, jedoch kein limitiertes Magnesium-Angebot. An diesen beiden Standorten ist auch ein höherer Belag mit Aluminium-Ionen gegeben. Der pH-Wert des Oberbodens auf der Stockaste (3) ist mit 3,8 deutlich tiefer als jener auf den beiden anderen Standorten. Die in einer mittleren Tiefe von 15 cm gelegenen hohen Bleigehalte auf der Talwiese (2) und Stockaste (3) werden als gesteinsbürtig angesehen (MAJER 1989). Der Probebaum 3 auf der Stockaste scheint somit bezüglich des oben beschriebenen Stressorenkomplexes stärker belastet, als der Probebaum 1 nächst dem Schwendberghof und jenem auf der Talwiese 2 (MAJER 1989).

#### 3.3 Entomologie

Die Besiedlung der Probebäume mit Arthropoden ist am Standort 1 (700 m NN) am größten und nimmt mit zunehmender Höhenlage deutlich ab. Der Belag mit saugenden Heteropteren ist generell gering, jedoch für den Probebaum 3 leicht angehoben, dennoch kann von einer Belastung der drei Standorte durch Schädlinge nicht gesprochen werden (SCHMUTZENHOFER 1989).

#### 3.4 Klima

##### 3.4.1 Winterstreß

Winterstreß ist die Folge von verschiedenen klimatischen Stressoren, welche während der Wintermonate insbesondere immergrüne Koniferen belasten (ÖQUIST & MARTIN 1986). Das Stressorenmuster wird bestimmt durch Lufttemperaturen im Frost- und Chillingbereich, durch Bodenfrost und Windgeschwindigkeit sowie auch durch die Schneebedeckung (LAR-

CHER 1985). Diese Stressoren sind oft derart kombiniert, daß Frostrocknis auftritt, die im Frühjahr bei Fichten zu olivgrünen Nadelverfärbungen (vgl. Standort 3) und im Extremfall auch zu Nadelverlusten führen kann. Durch die Exposition der drei Standorte war eine Verstärkung der Frostrocknis durch Wind kaum zu erwarten. Gewebeschäden entstehen aber auch, wenn der Wechsel zwischen Gefrieren und Auftauen mehrmals durchlaufen wird.

Die Kombination von tiefen Temperaturen und höherer Einstrahlung ergibt „Photochilling“-Perioden, die nicht nur Photoinhibition, sondern auch photooxidative Zerstörungen hervorrufen (vgl. SAKAI & LARCHER 1987). Durch das Fehlen von kontinuierlichen Aufzeichnungen der Bodentemperaturen im Wurzelhorizont konnten die Stressoren, welche winterliche Trocknis induzieren, nicht entsprechend belegt werden. Es soll jedoch versucht werden, über baumphysiologisch relevante Grenzwerte insbesondere die Belastungen durch Temperatur und Einstrahlung für die drei Standorte zu dokumentieren.

Die Beurteilung der Strebinduktionskapazität durch Klimafaktoren stößt insofern auf Schwierigkeiten, als hierzu nicht nur die entsprechenden Klimadaten, sondern auch die der Ontogenie entsprechende Streß-Sensibilität der Fichten bekannt sein sollte. Um die Klimadaten der einzelnen Standorte in Beziehung zur baumphysiologischen Aktivität setzen zu können, soll versucht werden, durch Einführen von Grenzwerten und Indices Unterschiede in der fördernden und hemmenden Wirkung von Licht und Temperatur bezüglich der drei Standorte zu erarbeiten (vgl. MAYER & al. 1988).

### 3.4.2 Strahlung

Das Energieangebot und die Einstrahlungsdauer war für den Beobachtungszeitraum auf der Stockaste mit  $3,1 \text{ MJ} \cdot \text{m}^2$  während 3037 Lichtstunden am höchsten. Obwohl die Einstrahlungsdauer auf der Talwiese nur um 2,5% und am Standort 1 nur um 1% geringer war, sank das Energieangebot um 11% beziehungsweise um 6% ab (Tab. 2). Die größten absoluten Unterschiede in den Monatssummen waren von April bis Juli zu beobachten, wobei der Talboden in den Monaten April und Mai 25% weniger erhält als die Stockaste, im Februar dagegen um 22% mehr. Für Wachstum und Entwicklung der Bäume ist nicht nur das Lichtangebot ausschlaggebend, sondern auch die Temperatur, welche insbesondere die Intensität der Wachstums- und Erhaltungsaerobic stark beeinflusst. Als Temperaturbereich für Atmung und Photosynthese werden Tagesmittelwerte von  $2^\circ$ – $25^\circ\text{C}$  angenommen. Mit Ansteigen der Lufttemperaturen über  $25^\circ\text{C}$  halten sich die temperaturproportionalen Förderungen der ana- und katabolischen Stoffwechselprozesse die Waage, sodaß Wachstum und Entwicklung nicht zusätzlich stimuliert, sondern im Gegenteil bei steigender Temperatur reduziert werden. Unter  $2^\circ\text{C}$  Lufttemperatur ergibt sich bei entsprechender Einstrahlung bis zum extrazellulären Gefrieren des Wassers bei  $-6^\circ\text{C}$  eine

(266)

positive Stoffbilanz, die jedoch von ihrer absoluten Größe her eher unbedeutend ist (PISEK & WINKLER 1959, PISEK & al. 1967, PRECHT & al. 1973, LARCHER 1983, SAKAI & LARCHER 1987, vgl. SCHMIDT-VOGT 1986).

Tabelle 2 / Table 2

Monatliche Einstrahlungsdauer und Strahlungssummen 1988 ( $\text{GJ} \cdot \text{m}^{-2}$ )  
 Monthly hours of irradiation and sums of irradiation 1988 ( $\text{GJ} \cdot \text{m}^{-2}$ )

	3, Stockaste 1560 m		2, Talwiese 1000 m		1, Ramsau 600 m	
	Stunden	Summe	Stunden	Summe	Stunden	Summe
Januar	281.5	154.9	258.5	103.9	220.5	109.8
Februar	238.5	136.9	304.5	150.9	296.0	191.6
März	311.0	262.1	336.5	240.8	382.0	297.9
April	424.5	551.3	416.0	493.1	393.5	469.8
Mai	464.5	569.8	428.0	480.1	408.0	490.7
Juni	375.0	375.9	484.0	458.5	479.5	476.6
Juli	492.0	563.7	326.5	393.3	383.0	424.6
August	450.0	479.7	408.5	436.1	439.0	446.2
Summe	3037.0	3094.3	2926.5	2756.7	3001.5	2907.2
%	100%	100%	-2.5%	-11.0%	-1.0%	-6.0%

### 3.4.3 Wärmesumme

Das Wärmeangebot als Wärmesumme (degree day) ergibt sich aus dem Tagesmittelwert in Grad Celsius zwischen  $+2$  und  $+25^{\circ}\text{C}$  multipliziert mit der Anzahl der Tage (Tab. 3). Gegenüber der Stockaste sind die Wärmesummen auf der Talwiese um 49% und im Bereich des Baumes 1 sogar um 72% höher. Wohl als Folge der häufigen Inversionen ist im Februar das Wärmeangebot auf der Talwiese höher als am Talboden. Der Standort Stockaste zeigt dagegen im März noch keine Zunahme der Wärmesummen.

### 3.4.4 Hitzestreß-Index

Lufttemperaturen über  $25^{\circ}\text{C}$  beginnen den Metabolismus der Fichte zu belasten, sodaß ab  $25^{\circ}\text{C}$  die Temperatur deutlichen Streß induzieren kann. Zur Beschreibung solcher Situationen wird die Anzahl der Halbstundenmittelwerte mit den Grad über  $25^{\circ}\text{C}$  multipliziert. Dieser Wert wird als Hitzestreßindex bezeichnet (Tab. 4). Wie zu erwarten war ergeben sich nur für die beiden unteren Probestämme (1, 2) Tage mit einer Hitzebelastung. Von der Zahl der Ereignisse her ist dieser nur am Talboden (1) eine gewisse Bedeutung zuzuordnen.

Tabelle 3 / Table 3

Lichtstreß-Index (HLI) = Anzahl der Halbstundenmittelwerte (AHMW)  $> 2,5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2}$   $\times$  Halbstundenwert – Grenzwert 2,5. Wärmesumme (WS) = Anzahl der Tage (nd) mit Temperaturmittel  $> +2^\circ \text{C}$  und  $< 25^\circ \text{C} \times ^\circ \text{C} > +2^\circ \text{C}$  und  $< 25^\circ \text{C}$ . Photochilling-Index (PCI) = Lichtstreß-Index (HLI)  $\div$  Wärmesumme (WS).

High lightstress-index (HLI) = number of half-hour means (AHMW)  $> 2.5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \times$  (half-hour mean – threshold value 2.5). Degree day (WS) = number of days (nd) with temperature mean  $> +2^\circ \text{C}$  and  $< 25^\circ \text{C} \times ^\circ \text{C} > +2^\circ \text{C}$  and  $< 25^\circ \text{C}$ . Photochilling index (PCI) = high lightstress index (HLI)  $\div$  degree day (WS).

	AHMW	HLI	nd	WS	PCI
3, Stockaste, 1560 m NN					
Januar	36	6.1	(13)	(20.4)	(0.3)
Februar	69	50.6	2	5.2	9.8
März	137	183.4	5	5.8	31.6
April	325	595.7	23	74.8	8.0
Mai	331	615.4	30	201.5	3.1
Juni	184	316.5	25	181.2	1.8
Juli	312	582.0	31	328.0	1.8
August	267	486.7	31	306.7	1.6
Summe	1661	2836.4	147	1103.2	57.0
%	100%	100%	100%	100%	100%
2, Talwiese, 1000 m NN					
Januar	7	2.0	–	–	–
Februar	77	44.0	5	10.4	4.3
März	120	118.0	10	21.8	5.4
April	298	464.0	30	192.3	2.4
Mai	278	463.9	29	328.8	1.4
Juni	253	361.7	30	349.7	1.0
Juli	232	415.8	22	332.2	1.3
August	269	414.7	29	407.2	1.0
Summe	1534	2284.9	155	1642.4	16.8
%	–8%	–20%	+5%	+49%	–70%
1, Ramsau, 600 m NN					
Januar	27	4.6	(14)	(28.7)	(0.2)
Februar	96	69.0	3	4.2	16.6
März	131	132.9	17	45.7	2.9
April	298	414.8	30	240.9	1.7
Mai	292	472.2	28	338.3	1.4
Juni	260	370.0	30	386.1	1.0
Juli	260	386.0	27	434.2	0.9
August	278	358.8	31	453.1	0.8
Summe	1642	2208.3	166	1902.5	25.3
%	–1%	–22%	+13%	+72%	–56%

Tabelle 4 / Table 4

Hitzestreib-Index (HTI) = Anzahl der Halbstundenmittelwerte  $> 25^{\circ}\text{C} \times$  (Halbstunden-Mittelwert – Grenzwert 25). Photochilling-Ereignisse (PCE) = Anzahl der Halbstundenmittelwerte  $< 4^{\circ}\text{C}$  und  $> 2,5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ .

Wind-Index (WI) = Anzahl der Halbstundenmittelwerte  $> 2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ .

High temperature index (HTI) = number of half-hour means  $> 25^{\circ}\text{C} \times$  (half-hour mean – threshold value 25). Occurrence of photochilling (PCE) = number of half-hour means  $< 4^{\circ}\text{C}$  and  $> 2,5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ .

Wind-index (WI) = number of half-hour means  $> 2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ .

	3, Stockaste 1560 m			2, Talwiese 1000 m			1, Ramsau 600 m		
	HTI	PCE	WI	HTI	PCE	WI	HTI	PCE	WI
Januar	0	0	80.0	0	0	28.0	0	0	47.0
Februar	0	38	53.5	0	6	12.0	0	12	33.0
März	0	68	33.0	0	15	18.0	0	6	72.5
April	0	6	68.5	0	0	96.5	0	0	156.5
Mai	0	0	154.5	0	0	72.5	6.0	0	188.5
Juni	0	0	56.5	0	0	29.5	10.8	0	127.5
Juli	0	0	118.5	81.0	0	26.0	240.0	0	121.0
August	0	0	54.5	21.6	0	78.5	98.7	0	78.5
Summe	0	112	619.0	102.6	21	361.0	355.5	18	824.5
%	–	100%	100%	100%	–81%	–42%	+348%	–84%	+33%

### 3.4.5 Lichtstreib-Index

Nachdem die Nadelnettophotosynthese einer Fichtennadel bei  $700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (ca.  $2,5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ) lichtgesättigt ist (vgl. BOLHAR-NORDENKAMPF & LECHNER 1989), muß erwartet werden, daß lichtexponierte Nadeln ab diesem Grenzwert eine lichtstreibbedingte Störung entwickeln, die sich kurzfristig als Photoinhibition manifestiert. Als Kenngröße für den Streßfaktor Licht werden die Halbstundenmittelwerte größer  $2,5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  eines Monats summiert und mit der Differenz zum Grenzwert multipliziert. Dieser Lichtstreibindex entspricht der Einstrahlungssumme über dem Halbstundenmittelwert von  $2,5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ . Die Lichtstreibindices der beiden tiefer gelegenen Standorte 1 und 2 unterscheiden sich kaum (Tab. 3). In den Monaten Januar bis März tritt auf dem mittleren Standort 2 die geringste Lichtbelastung auf. Entsprechend der Seehöhe von 1520 m NN werden die höchsten Lichtstreibindices auf der Stockaste erreicht, wobei die Monate April, Mai und Juli besonders hohe Werte aufweisen.

### 3.4.6. Photochilling-Index

Eine besonders starke Streßbelastung der Nadeln stellt die Kombination von tiefen Temperaturen mit hohen Lichtintensitäten dar. Aus der Temperaturabhängigkeit der Photosynthesekapazität ist bekannt, daß der photosynthetische Apparat im Temperaturbereich von  $-4^{\circ}$  bis  $+4^{\circ}\text{C}$  besonders empfindlich nicht nur auf Starklicht, sondern auch auf moderate Lichtintensitäten reagiert (BONGI & LONG 1987, SOMERSALO & KRAUSE 1989), während bei Temperaturen unter  $-4^{\circ}\text{C}$  durch Veränderungen der Chloroplastenmembransysteme eine völlige Inaktivierung eintritt, die teilweise sogar einen Schutz gegen Lichtstreß darstellt. Halbstundenmittelwerte unter  $+4^{\circ}\text{C}$  gepaart mit Halbstundenmittelwerten der Strahlung größer als  $2,5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$  treten als „Photochilling“ an den Standorten nur in den Monaten Februar, März und April auf (Tab. 3). Aus dem Lichtstreßindex dividiert durch die Wärmesumme ergibt sich der „Photochilling-Index“. Dieser Wert zeigt ebenso wie die halbstündlichen Einzelergebnisse das Auftreten belastender Perioden an (Tab. 4). So ist der Probestaum 3 auf der Stockaste mit 68 Halbstundenmittelereignissen und einer Indexzahl von 31,6 im März einem gewaltigen Photochilling ausgesetzt. Auf der Talwiese (2) treten zwar noch 15 Ereignisse auf, der Index ist jedoch nieder, während in der Ramsau (1) bei 6 Perioden eine gegenüber der Talwiese etwas höhere Belastung auftritt (Tab. 3).

### 3.4.7 Temperaturwechsel

Nicht nur hohe und tiefe Temperaturen sind Stressoren, sondern auch kurzfristig auftretende starke Temperaturschwankungen (vgl. BLANK 1985). Um solche zu erfassen, wurden jene Tage ausgewiesen, deren Tages- und Nachtmittelwerte den Monatsmittelwert um  $5^{\circ}\text{C}$  über- oder unterschreiten (Tab. 5). Ein starkes Absinken der Tagesmittelwerte reduziert überproportional die photosynthetische Leistung und durch das Fehlen junger Assimilate auch die Atmungsrate, sodaß Wachstum und Entwicklung verlangsamt werden. Ein plötzlicher Temperaturanstieg kann dagegen zu Problemen mit dem Wasserhaushalt führen und eine ineffiziente Atmungssteigerung induzieren. Die Bewertung solcher Ereignisse bezüglich der Streßinduktionskapazität ist schwierig, da diese von der klimatischen Vorgeschichte und der Phänologie der Bäume stark mitbestimmt wird.

An allen drei Standorten treten öfter Unterschreitungen der Monatsmittel auf als Überschreitungen, wobei die Häufigkeit der Ereignisse mit der Höhenlage deutlich zunimmt. Die Abweichungen waren an der Stockaste (3) in den Monaten Februar, März, Juni und August sehr zahlreich, wobei im März die Überschreitungen zahlreicher waren, im Juni dagegen die Tag- und Nachtmittelwerte öfter unter den Monatsmitteln lagen. In der Ramsau (1) und auf der Talwiese (2) waren im März Überschreitungen, im Mai jedoch Unterschreitungen vermehrt zu beobachten. Die größte Anzahl

(270)

von Abweichungen trat in den Monaten Juli und August auf, wobei die Unterschreitungen häufiger waren. Im April sind an allen Standorten die geringsten Abweichungen zu beobachten.

Tabelle 5 / Table 5

Anzahl der monatlichen Überschreitungen (+) und Unterschreitungen (-) des Monatsmittelwertes durch den Tagesmittelwert (D) und den nächtlichen Mittelwert der Temperatur (N) um  $\geq 5^{\circ}\text{C}$ .

Number of day means (D) and night means (N) exceeding (+) or falling below (-) the monthly mean  $\geq 5^{\circ}\text{C}$ .

	3, Stockaste 1560 m NN				2, Talwiese 1000 m NN				1, Ramsau 600 m NN			
	+		-		+		-		+		-	
	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N
Januar	0	0	0	0	-	-	-	-	0	0	0	0
Februar	4	5	6	4	3	2	0	0	1	1	0	2
März	6	9	4	4	2	2	2	3	2	1	1	4
April	1	1	2	1	1	1	3	1	0	0	2	0
Mai	0	0	3	3	1	0	6	5	0	1	4	5
Juni	1	1	12	6	1	1	4	1	1	0	2	1
Juli	2	2	3	2	3	2	12	12	3	0	7	6
August	2	1	6	4	2	2	7	4	2	1	4	0
Summe	16	19	40	28	13	23	34	26	11	6	20	18
%	100%	100%	100%	100%	-19%	-21%	-15%	-7%	-31%	-68%	-50%	-36%

In diesen Kennzahlen der Temperaturschwankungen sind Frost- und Föhnwindbrüche eingeschlossen (vgl. GLATTES & al. 1989). Die Wirkung von Frost ist streng mit dem aktuellen Grad der Frosthärte korreliert, während der Föhnwindbruch neben der Temperatur- und Windbelastung auch die Belastung durch erhöhte Ozonkonzentration und Trockenheit stark anheben kann (vgl. BOFFA & al. 1988).

### 3.4.8 Klimatisch determinierte Phänologie

Die Reaktion der Fichte auf die beschriebenen klimatischen Stressoren wird stark von der Ontogenie bestimmt, sodaß ein Ereignis unter bestimmten Umständen hemmend oder fördernd wirken kann. So bestimmt die Anzahl der „chilling“-Episoden während des Winters die Höhe der für den Knospenaustrieb im Frühjahr nötigen Wärmesumme. Starker Temperaturwechsel mit vielen „chilling“-Durchgängen kann die benötigte Wärmesumme von 120 auf 40 reduzieren (BLUM 1988, CANNELL 1989). Damit der Austrieb in jedem Fall erfolgt, wird dieser Regelkreis mit Zunahme der Tageslänge inaktiviert. Durch diese Regulation der Ontogenie über Ökofak-

toren soll sichergestellt werden, daß einerseits der Austrieb früh genug erfolgt um eine möglichst lange Vegetationsperiode vor sich zu haben, andererseits jedoch spät genug, sodaß Spätfröste den Neuaustrieb nicht schädigen können. Der Neuaustrieb besitzt für wenige Tage eine Frosthärtung bis maximal  $-2^{\circ}\text{C}$ , sodaß schon schwache Strahlungsfröste eine Gefährdung darstellen.

Auch im Herbst wird die Induktion der Frosthärte so gesteuert, daß die Vegetationsperiode möglichst lange dauert. Frühe Frostereignisse führen zwar zu einer Art Vorhärtung, eine Auslösung der Frosthärtungsprozesse ergibt sich nur zusammen mit einer entsprechend verkürzten Tageslänge (vgl. BIEBL 1969, SAKAI & LARCHER 1987). Setzt der Winter abrupt nach der Frosthärteinduktion ein, sind die entsprechenden physiologischen und cytomorphologischen Veränderungen noch nicht abgeschlossen, sodaß die maximale Frosthärte von  $-30^{\circ}\text{C}$  gar nicht erreicht wird (CANNELL 1989).

### 3.4.9 Niederschlag

Der Jahresniederschlag des Sommerregengebietes reicht an allen drei Standorten aus, um eine hinreichende Wasserversorgung der Fichten sicherzustellen. Trockenperioden sind insbesondere im Frühjahr und Herbst zu erwarten, wobei Monate mit weniger als 50 mm Niederschlag einen Trockenstreß induzieren können. Im Beobachtungszeitraum 1988 ist dies nur im April der Fall, wobei jedoch durch den hohen Bodenwassergehalt zu Beginn des Frühjahrs und die niederen Lufttemperaturen kaum trockenstreßbedingte Störungen zu erwarten sind. Einen Dürre-Index zu berechnen wurde daher unterlassen, da dieser seine Gültigkeit erst mit dem Neuaustrieb gewinnt (vgl. MAYER & RALL 1989).

### 3.4.10 Sättigungsdefizit

Die Wochenmittelwerte der Sättigungsdefizite unterschreiten an keinem Standort  $-5\text{mbar}$ , wobei die tiefsten Werte im Juli und August registriert werden. Die Minima der Halbstundenmittelwerte pro Woche liegen oft in Zusammenhang mit Föhnperioden sehr tief, sodaß bei Lufttemperaturen über  $21^{\circ}\text{C}$  Sättigungsdefizite von  $-20\text{mbar}$  erreicht werden. Es war zu erwarten, daß bei höheren Lufttemperaturen sogar Sättigungsdefizite von  $-30\text{mbar}$  unterschritten werden, sodaß die Lufttrockenheit insbesondere während des Neuaustriebs ein Kurzzeitstressor sein kann (vgl. MANSFIELD 1983). In Zusammenhang damit muß festgehalten werden, daß, obwohl Föhneinbrüche nur selten den Talboden erreichen, die größten Sättigungsdefizite dennoch in der Ramsau während der Sommermonate registriert werden (vgl. GLATTES & al. 1989). Der Probestaum (1) ist somit im Vergleich zu jenem auf der Stockaste (3) einer höheren Belastung durch Lufttrockenheit ausgesetzt.

(272)

### 3.4.11 Wind

Die Belastung durch Wind ist insbesondere auf der Talwiese (2) sehr gering. Auf der Stockkaste (3) treten wohl nur 44% Kalmen auf, der Halbstundenmittelwert der Windgeschwindigkeit liegt jedoch meist unter  $3\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ . Am Talboden (1) ist dagegen die Windhäufigkeit gering, ihre Geschwindigkeit übersteigt aber etwas öfter  $3\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  (vgl. GLATTES & al. 1989).

### 3.5 Ontogenie

Die verschiedenen Wachstumsperioden der einzelnen Pflanzenorgane stellen grundsätzlich eine jährlich wiederkehrende Belastung des Stoffwechsels dar. Die intensivierete Wachstumsatmung, die oft kurzfristigen Veränderungen im Partitioning von Substanz und damit auch von Energie, aber auch die Syntheseprozesse an sich, bedingen kurzfristig Hochleistungen der Baumphysiologie. Diese Entwicklungsphasen sind grundsätzlich vergleichbar mit den Vorgängen bei der Samenkeimung oder der Stecklingsbewurzelung und zeigen dementsprechend eine gesteigerte Sensitivität für alle denkbaren Stressoren. Um die Wirkungen dieser Stressoren beurteilen zu können, sollten die Wachstums- und Differenzierungsperioden aller Pflanzenorgane standortspezifisch bekannt sein. Es genügt daher nicht nur den Neuaustrieb zeitlich zu beschreiben, man muß auch über den Beginn und die Dauer des Wurzelwachstums im Herbst oder die Entwicklung der Knospen während der ganzen Vegetationsperiode Bescheid zu wissen (CANELL 1989).

Die streßsensitiven Phasen in der Ontogenie können somit auch als annuell stark variierender endogener Stressorenkomplex bewertet werden. Der Beginn dieser sich jährlich wiederholenden Entwicklung ist sowohl im Herbst (Augusttermin) oder aber im Winter (Januar) zu sehen. Untersuchungen zu diesen Zeitpunkten sollten grundsätzlich die geringsten Unterschiede in den baumphysiologischen Reaktionen ergeben und sich somit zur Detektierung von chronischem Streß am besten eignen. Temporär auftretender Streß, der baumphysiologisch kompensiert werden kann, wird nicht erfaßt, obwohl gerade diese Streßreaktion durch oft nur geringfügige Änderungen im Stressorenmuster überraschend chronische Schädigungen zur Entwicklung bringt.

### 3.6 Bionomische Strategie

Zur Beurteilung der baumphysiologischen Wirksamkeit ist jedoch nicht nur der annuelle Aspekt von besonderer Bedeutung, sondern darüber hinaus auch die „bionomische Strategie“ (life history strategy), welche beschreibt, wie die wesentlichen Komponenten in der Lebensgeschichte einer Fichte, wie die Wachstumsperiode, die Körperform und Körpergröße, die Lebenserwartung und die Fortpflanzungsmodalitäten an das Biotop

angepaßt sind (SOUTHWOOD & al. 1974, BEGON & al. 1986). Die Art der Anpassungsstrategie beschreibt Ökotypen, der sich daraus ergebende ökologische Anpassungswert bestimmt entscheidend die aktuelle Sensitivität gegenüber klimatischen Stressoren.

### 3.7 Immissionen

Die Immissionssituation der drei Probeebäume wird hauptsächlich durch die unterschiedliche Höhenlage bestimmt. Es war zu erwarten, daß der Eintrag von  $\text{SO}_2$  und  $\text{NO}_x$  mit der Höhe abnimmt, während die Ozonkonzentrationen ansteigen sollten.

#### 3.7.1 Nasse Depositionen

Der Eintrag an Stickstoff mit maximal  $9,5 \text{ kg ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  (Probebaum 1) ist fast doppelt so hoch als jener aus einer unbelasteten Atmosphäre (vgl. PSENNER 1988). Obwohl diese Menge österreichweit eher als gering bezeichnet werden muß, dürfte sie jedoch mit dazu beitragen eine ausreichende Stickstoffversorgung sicherzustellen (SMIDT 1989b, MAJER 1989). Vergleichbar gering ist der Schwefeleintrag ( $8,5 \text{ kg ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ ), wobei auffällt, daß bei beiden Elementen eine Abnahme mit der Höhe kaum ausgebildet ist. Hier macht der an sich geringe Protoneneintrag mit einem gegenläufigen Trend eine deutliche Ausnahme. Dementsprechend sind die pH-Werte nur auf der Stockaste (3) mit ca. 3,8 deutlich abgesenkt. Der Einfluß auf die Bodenreaktion an den beiden anderen Standorten ist gering. Es scheint, als ob die niedrigen Luftschadstoffkonzentrationen in der Höhe durch die vermehrten Niederschläge gegenüber dem Talboden zum Teil wettgemacht werden können. Auffallend ist, daß die maximale Deposition in unterschiedlichen Monaten zu verzeichnen ist (SMIDT 1989b), wobei der verstärkte Abfluß mit der Schneeschmelze eine gewisse Rolle spielt.

#### 3.7.2 Luftschadstoffe

Aufgrund des Verteilungsmusters der nassen Deposition war ein Überschreiten der Grenzwerte bezüglich der Luftschadstoffe  $\text{SO}_2$  und  $\text{NO}_x$  nur am Talboden (Probebaum 1) zu erwarten. Im Beobachtungszeitraum 1988 wurden jedoch nur im Februar Überschreitungen des Grenzwertes ( $0,08 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) durch 11 Tagesmittelwerte das  $\text{NO}_2$  betreffend registriert. Entsprechend dem 96-Perzentil liegen jedoch Überschreitungen auch im Januar und im März vor. Eine Grenzwertüberschreitung bezüglich  $\text{SO}_2$  konnte 1988 nicht festgestellt werden, sie war jedoch in den Jahren davor in den Wintermonaten mehrmals gegeben (SMIDT 1989a, vgl. RENHARDT & KÖRNER 1988).

Auf der Talwiese (2) sind die Werte für die beiden Schadgase extrem gering, und steigen auf der Stockaste (3) durch Ferntransport aus dem

Inntal wieder leicht an, ohne daß Halbstundenmittelwerte die Grenzwerte überschreiten.

An allen drei Standorten waren die Konzentrationen der primären Luftschadstoffe  $\text{SO}_2$  und  $\text{NO}_x$  in den Wintermonaten am höchsten, während die sekundäre Komponente Ozon im Frühjahr und Sommer Maximalwerte erreicht (Tab. 6).

Die Ozonwerte in der Ramsau zeigen einen typisch tagesperiodischen Verlauf, der durch die Einstrahlung und die  $\text{NO}_x$ -Emissionen des Verkehrsaufkommens bestimmt wird, sodaß sich für Ozon meist ein mittägliches Maximum ergibt. Da die Ozonwerte in 16% aller Halbstundenmittelwerte den Grenzwert von  $0,1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  überschreiten, müssen lokale Auf- und Abbauprozesse eine große Rolle spielen. In den seltenen Fällen, wo der Föhn bis auf den Talboden vordringt, werden durch den Ozoneintrag aus der Stratosphäre die höchsten Konzentrationen gemessen (SMIDT 1989a).

Der Probebaum 2 auf der Talwiese ist sowohl zeitlich als auch mengenmäßig der höchsten Ozonbelastung ausgesetzt. In den Monaten Februar, März und April wird der Grenzwert praktisch permanent überschritten. Obwohl die Belastung während der Sommermonate zurückgeht, zeigen im Beobachtungszeitraum mehr als 60% der Halbstundenmittelwerte eine deutliche Grenzwertüberschreitung. Diese Zunahme der Ozonkonzentration auf der Talwiese ist nicht nur durch die Höhenlage bedingt (vgl. PAFFRATH & PETERS 1988), sondern auch durch eine deutliche lokale Ozonproduktion, die zu Kurzzeitspitzenkonzentrationen von über  $300 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$  führt (SMIDT 1989a).

Die Dauer der Ozonbelastung nimmt zur Stockaste (3) hin kaum ab, wie aus dem Perzentil ablesbar, die Höhe der Überschreitungen ist jedoch wesentlich geringer. Überraschend ist die relativ niedrige Belastung bis März, so daß erst im April und Mai Höchstwerte registriert werden. Obwohl in dieser Höhenlage (1560 m NN) die tagesperiodischen Schwankungen sehr gering geworden sind, läßt sich eine mittägliche lokale Ozonproduktion beobachten.

Die lokale Ozonproduktion ist zum Teil durch die regelmäßige Ausbildung von Inversionen bedingt. Für eine entsprechende Kausalanalyse wäre auch die Registrierung von Kohlenwasserstoffen nötig, möglicherweise sogar im Vertikalprofil des Bestandes (KREUZIG & al. 1988, SEILER 1988).

Die Bedeutung der registrierten Ozonkonzentration für die Fichte ist schwer zu beurteilen, da es für diesen Luftschadstoff recht unterschiedliche Grenzwerte gibt. Wahrscheinlich ist der Schweizer Grenzwert von  $0,1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  etwas zu nieder angesetzt, wobei er möglicherweise auch mit der Höhenlage variiert werden sollte. Unbestritten ist, daß Halbstundenmittelwerte von  $300 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$  in Abhängigkeit von ihrer Häufigkeit auch den Metabolismus der an sich wenig ozonempfindlichen Fichte stören können. Zusätzlich muß berücksichtigt werden, daß die Ökotypen der Fichte an der Waldgrenze an die dort natürlich höheren Ozonkonzentrationen angepaßt

Tabelle 6 / Table 6

Anzahl (n) der Grenzwertüberschreitungen. HMW = Halbstundenmittelwert, TMW = Tagesmittelwert, P. = Perzentilüberschreitungen, \* = schädliche Überschreitungen, Md = Anzahl der Meßtage, % = prozentualer Anteil der Überschreitungen während der Meßperiode.

Numbers (n) of events exceeding the respective threshold value. HMW = half-hour mean, TMW = daily means, P. = exceeding the respective percentile, \* = injurious exceeding, % = percentage of the exceeding events during the measuring period. Md = days of measurement (cp. SMIDT 1989a).

	Md	O Z O N				98-P.	NO <sub>2</sub> 95-P.	SO <sub>2</sub> 97.5-P.
		TWM		HMW				
		n	%	n	%			
1, Ramsau 600 m NN								
Januar	24	0	0	21	2	0.099	0.112*	0.050
Februar	28	0	0	99	7	0.135*	0.150*	0.033
März	31	2	6	350	24	0.172*	0.083*	0.024
April	29	8	28	566	41	0.222*	0.042	0.023
Mai	28	0	0	140	10	0.117*	0.036	0.022
Juni	25	0	0	209	17	0.110*	0.028	0.011
Juli	25	1	4	221	18	0.163*	0.031	0.022
August	25	1	6	98	13	0.154*	0.042	0.021
Summe	206	12	5.8	1604	16.2	-	-	-
2, Talwiese 1000 m NN								
Januar	28	23	82	948	72	0.176*	-	-
Februar	29	28	97	1311	94	0.262*	-	-
März	29	28	97	1256	90	0.252*	-	-
April	25	24	100	1112	93	0.279*	-	-
Mai	29	9	32	449	35	0.149*	-	-
Juni	30	10	33	538	37	0.163*	-	-
Juli	22	15	71	670	63	0.216*	-	-
August	29	16	55	710	51	0.210*	-	-
Summe	221	153	69	6630	62.5	-	-	-
3, Stockaste 1560 m NN								
Januar	31	3	10	289	19	0.113*	0.015	0.021
Februar	21	8	38	404	40	0.128*	0.017	0.023
März	13	7	54	376	61	0.138*	0.017	0.023
April	10	8	80	436	91	0.221*	0.012	0.021
Mai	31	26	84	1201	81	0.172*	0.009	0.018
Juni	18	10	56	459	53	0.163*	0.007	0.014
Juli	31	25	81	1035	70	0.192*	-	0.018
August	31	26	84	1106	74	0.233*	-	0.019
Summe	186	113	61	5306	59	-	-	-

(276)

sein sollten. Da diese Konzentration von ca.  $130 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$  auf der Talwiese öfter deutlich überschritten wird, ist der Probebaum 2 eindeutig einer erhöhten Ozonbelastung ausgesetzt (SMIDT 1989 a). Obwohl Ozonbelastung auf der Stockaste nur quantitativ, jedoch nicht temporär geringer ist, könnte die Verschiebung der Spitzenwerte in den Spätfrühling eine Veränderung in der Ozonwirkung mit sich bringen.

### 3.7.3 Inversionen

Inversionen sind ein Sonderfall einer stabilen Schichtung und sind somit Luftschichten, in denen die Temperatur mit der Höhe gleich bleibt oder zunimmt (KAISER 1989). Da durch solche Schichten die vertikalen Luftbewegungen und damit die Turbulenzen stark eingeschränkt werden, kommt es im Bereich von Inversionen oder knapp darunter zur Anreicherung von Luftschadstoffen, sofern entsprechende Emittenten im Tal vorhanden sind. Zusammen mit der deutlichen Zunahme des kurzwelligen Anteils in der Globalstrahlung, können in diesen Schichten neben Ozon auch andere Photooxidantien gebildet werden (vgl. FABIAN 1987).

Die Talatmosphäre ist zweigeteilt. Unterhalb der Stockaste gibt es starke Änderungen in der Temperaturschichtung, darüber jedoch kaum. Die Ausbildung der Inversionen ist auf den Herbst und die frühen Morgenstunden konzentriert, wobei der Temperaturanstieg oft nur bis in eine Höhe von 1000 m NN (Talwiese, Probebaum 2) reicht, sodaß in dieser Luftschicht Schadstoffe angereichert werden. Inwieweit eine seltener auftretende Inversion unter der Stockaste eine Bedeutung hat, ist schwer zu beurteilen, da die Schadstoffe vom Talboden durch die stabilere Luftschicht schon in tieferen Lagen konzentriert werden (vgl. AMMER & al. 1988, PAFFRATH & PETERS 1988).

### 3.8 Standortsspezifische Stressorenmuster

Die Stressorenmuster, welche auf die Probebäume einwirken, sind somit recht unterschiedlich:

Der Probebaum 1 beim Schwendberghof (700 m NN) hat einen ungünstigen Standort, wobei eine Unterversorgung mit Kalium und Kalzium gegeben ist. Er wird jedoch kaum durch klimatische Stressoren wie Licht oder Photochilling belastet und auch die Häufigkeit der Temperaturschwankungen sind gering. Neben einer für die Fichte hohen Wärmebelastung treten im Sommer Perioden mit großer Lufttrockenheit auf. Während der Wintermonate werden Episoden mit überhöhten  $\text{NO}_x$ -Werten registriert. Eine  $\text{SO}_2$ -Belastung war nur in der Vergangenheit häufiger. Trotzdem ist neben Stickstoff auch der Eintrag an Schwefel etwas angehoben. Die nicht zu zahlreich auftretenden Grenzwertüberschreitungen bei Ozon konzentrieren sich auf die Mittagsstunden im Frühjahr.

Der Probebaum 2 auf der Talwiese (1000 m NN) hat einen etwas günstigeren Standort und ist ausreichend mit allen Nährstoffen versorgt. Der Einfluß der klimatischen Stressoren ist trotz der Höhenlage in 1000 m NN geringer geworden, insbesondere was das Photocolling, aber auch die Lufttrockenheit, betrifft. Die Häufigkeit von Temperaturschwankungen hat dagegen etwas zugenommen. Obwohl die Deposition von Stickstoff und Schwefel kaum vermindert ist, befinden sich  $\text{NO}_x$  und  $\text{SO}_2$  zum Teil an der Nachweisgrenze, dagegen zeigen 69% der Ozon-Tagesmittelwerte Grenzwertüberschreitungen. Sowohl die günstigeren Klimabedingungen als auch die überhöhten Ozonkonzentrationen können zum Teil auf die häufigere Ausbildung von Inversionen in dieser Höhe zurückgeführt werden.

Der Probebaum 3 auf der Stockaste (1520 m NN) befindet sich am Rand des Fichtenhochwaldes und ist bezüglich Kalium und Kalzium unterversorgt. Die Belastung durch klimatische Stressoren ist sehr stark angestiegen. Der Lichtstreßindex und der Photocolling-Index erreichen sehr hohe Werte, wobei insbesondere im März gehäuft Photocolling-Ereignisse auftreten. Eine Belastung durch Lufttrockenheit kann während Föhnneinbrüchen gegeben sein. Die Anzahl der starken Temperaturschwankungen hat drastisch zugenommen, wobei Temperaturstürze dominieren. Eine Belastung durch  $\text{SO}_2$  und  $\text{NO}_x$  ist nicht gegeben, jedoch ist der Stressor Ozon entsprechend der Höhenlage stark vertreten, wobei die Spitzenkonzentrationen im Unterschied zur Talwiese erst im Spätfrühling auftreten.

#### 4. Reaktionen auf Stressorenmuster

##### 4.1 Schadbilder

Die neuartigen Waldschäden unterscheiden sich im Schadbild nicht grundsätzlich von jenen in klassischen Rauchschadensgebieten. Die sogenannte „akute montane“ Vergilbung (REHFUESS 1984, KANDLER & al. 1987) kann zum Teil als Ausdruck von Stoffwechselveränderungen aufgrund oxidativer Komponenten gewertet werden, die nur in Zusammenhang mit neuartigen Waldschäden beobachtet werden.

##### 4.1.1 Kronenverlichtung

Baumphysiologisch gesehen ist die erste streßbedingte Reaktion eine Veränderung in der Assimilat- und Energieverteilung (COOLEY & MANNING 1987, vgl. LANGENFELD-HEYSE 1987, GORISSEN & VAN VEEN 1988) auf die einzelnen Stoffwechselprozesse und in der Folge auf die verschiedenen Pflanzenorgane (vgl. DARRALL 1989). Die Umsteuerung erfolgt unter dem Einfluß des veränderten Stressoren-musters am Standort über das phytohormonale Regelsystem. Durch die Regelung der Kohlenhydrat- und damit der Energieverteilung ist es dem Baum möglich, temporär auftretende Stressoreinflüsse durch Investition in das entsprechende Pflanzenorgan zu kom-

pensieren. Oft ist diese Änderung im Partitioning von einem Abfall in der photosynthetischen Leistung begleitet, obwohl dieser Verlust in der Bereitstellung chemischer Energie häufig nur die Folge eines die Nadeln benachteiligten Partitionings sein wird. Dieser nun unter Umständen selbstzerstörend wirkende Regelkreis der Kohlenhydratproduktion und -verteilung manifestiert sich nur dann auch als Nadelverlust, Lamettasyndrom oder Kronenverlichtung ohne vorhergehende Vergilbung (MAGEL & ZIEGLER 1987, NEUMANN & POLLANSCHÜTZ 1988), wenn er in zahlreichen Vegetationsperioden wirksam geworden ist und zusätzlich auftretende Stressoren den Ablauf beschleunigt haben.

Als Folge der Verarmung des Stoffwechselsystems an Energie und Substanz werden als drastische Kompensationsmaßnahme die älteren, weniger produktiven, Nadeljahrgänge abgeworfen. Dieser Nadelverlust ist daher ein völlig unspezifisches Merkmal, da er als Folge einer Störung im Energie-Kohlenhydrathaushalt des Baumes praktisch jeden Stressor zur Ursache haben kann. Obwohl gerade der Nadelverlust ein optisch auffälliges Merkmal einer Streißbelastung ist, muß er doch in einem weiten Bereich als temporär wiederkehrende kompensatorische Regulation der Baumphysiologie zu deuten sein. Da die Produktivität der älteren Nadeljahrgänge gering ist, und die Nadeln der verbleibenden Jahrgänge oft ein kompensatorisches Wachstum zeigen, werden Reduktionen im Holzzuwachs erst ab einem Nadelverlust von 20–25% deutlich (vgl. BLANK & al. 1988). Fehlen jedoch durch Jahrzehnte 2–3 Nadeljahrgänge, können die annuell nur minimal reduzierten Energie- und Kohlenhydratinvestitionen das morphologisch, anatomisch und physiologisch bestimmte System eines Baumes so schwächen, daß plötzlich zusätzlich auftretende Stressoren weitere Störungen induzieren, die sich rasch als ursachenunspezifische Kronenverlichtung manifestieren können.

#### 4.1.2 Vergilbung

Das zweite weitverbreitete Symptom der neuartigen Waldschäden ist das Vergilben der Nadeln auf der sonnenexponierten Oberseite (vgl. BRAUN & SAUTER 1983, ZECH & POPPP 1983, KANDLER & al. 1987, OSSWALD & al. 1987). Dieser Chlorophylldefekt ist die Folge einer verminderten Chlorophyllsynthese, oft gepaart mit einem geförderten Chlorophyllabbau. Die Chlorophyllsynthese kann durch Eisen-, Magnesium- und Kalimangel direkt gestört werden, wobei auch ein den gesamten Metabolismus beeinträchtigender extremer Stickstoffmangel ( $< 700 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) zu Vergilbungen führen kann.

Die sogenannte akute montane Vergilbung zeigt jahreszeitliche Schwankungen, wobei im Juli parallel zum Abschluß des Neuaustriebes ein Höhepunkt erreicht wird, da eine Verlagerung von Magnesium aus den alten Nadeln in den wachsenden jüngsten Nadeljahrgang erfolgt (SCHULZE 1989).

Das Auftreten des Chlorophyllverlustes ist mit dem Unterschreiten eines Magnesiumgehaltes von  $300 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  ebenso gegeben wie bei Kaliumwerten  $< 200 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ . Manche Befunde weisen darauf hin, daß die Vergilbung oft besser mit dem Kaliumgehalt korreliert (SENSER & HÖPKER 1989).

Der Magnesium- und Kaliumgehalt von Nadeln wird hauptsächlich durch das Angebot im Boden und die Aufnahmekapazität der Wurzeln bestimmt. Standortspezifisch können bei zerstörten epicuticularen Wachsen (NEBE & al. 1988) auch leaching-Phänomene eine Rolle spielen, die jedoch höchstens 10% des Magnesiumgehaltes ausmachen dürften. Die Verfügbarkeit der beiden Nährstoffe wird entscheidend durch den pH-Wert des Bodens und damit auch durch den Protoneneintrag bestimmt (KAZDA & al. 1988, GLATZEL 1988, KREUTZER & HEIL 1989). Das Vergilben insbesondere älterer Nadeln ist durch ein Überwiegen des Chlorophyllabbaus über die Chlorophyllsynthese bestimmt. Wird letztere durch das Kalium-Magnesium-Angebot entscheidend beeinflusst, kann der Chlorophyllabbau durch oxidative Belastungen stark gefördert werden. Von Photooxidantien (ÖQUIST & al. 1978, ÖQUIST 1986) sollte dabei auch ein vergleichbarer Einfluß wie von erhöhten Ozonkonzentrationen ausgehen.

Hingegen zeigen auf sauren Podsolen stockende naturnahe Wälder nicht zwangsläufig Vergilbungserscheinungen. Standorte mit Kalium- und Magnesiummangel sind somit nur Voraussetzung zur Entwicklung einer Vergilbung, die jedoch erst bei einer Störung der Aufnahme durch die Wurzeln tatsächlich auftritt. Eine solche Störung wird insbesondere dann gegeben sein, wenn die Wurzeln durch Pilzbefall geschädigt sind.

Die Verminderung in der Nährstoffresorption durch die Wurzeln ist aber auch bei einer Reduktion der Anzahl neugebildeter Wurzelspitzen und einer geringeren Mykorrhizierung gegeben. Obwohl das Wurzelwachstum hauptsächlich durch die aus der annuellen Photosynthese stammenden Kohlenhydrate bestimmt wird, ist der starke negative Einfluß von Stau-nässe und reichlicher Stickstoffversorgung insbesondere auf die Mykorrhiza erstaunlich (vgl. JAKUCS 1988, STROO & al. 1988). Die Bedeutung des Stickstoffhaushalts des Bodens (vgl. GLATZEL 1988) für die akuten Vergilbungen ist sehr hoch, wobei neben dem Einfluß auf die Mykorrhizaentwicklung die wärmegeförderte Nitrifikation und insbesondere der Eintrag von Ammonium zu Versauerungsschüben führen, die Aluminiumionen mobilisieren, wodurch die Magnesiumaufnahme kompetitiv gehemmt werden kann (BOXMANN & ROELOFS 1987, HASELWANDTER & al. 1988, KREUTZER & HEIL 1989).

Reduziert der Baum durch Nadelabwurf die zu versorgende Nadelmasse kann es trotz Versorgungsmangel und gestörter Wurzel Aufnahme zu einem Ergrünen der verbliebenen Nadeljahrgänge kommen. Wird jedoch durch reichliches Stickstoffangebot das Wachstum gefördert, kann dies zu einer Verstärkung der Vergilbung führen.

Ein Baum kann einen „harmonischen“ Nährstoffmangel leicht ausgleichen, indem er sein Wachstum reduziert, bei einer einseitigen Förderung wird jedoch die Regulation schwierig. Eine Walddüngung mit Stickstoff wird daher kaum zu einer Gesundung der vergilbten Bestände beitragen. Es wird vielmehr Ziel von kurativen Maßnahmen sein müssen, eine Luxusversorgung und damit den Verdünnungseffekt durch zu starkes Wachstum zu vermeiden, so daß die Nadelgehalte nicht wesentlich über  $1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$  zu liegen kommen (vgl. ALBERT 1989).

Eine Versorgung von Böden mit Kalium, Magnesium und Kalzium kann standortspezifisch eine Verbesserung bringen, wobei zu beachten ist, daß diese Maßnahmen auf Laubwaldböden durch Förderung der Nitrifizierung in der Humusschicht sowie durch die Freisetzung von komplexiertem Kupfer, Blei und Zink auch eine negative Wirkung haben kann (KREUTZER & HEIL 1989). Da die akuten Vergilbungserscheinungen von der Nadelspitze ausgehend sich über die lichtexponierte Nadeloberseite verbreiten, muß unbedingt die photooxidative Förderung des Chlorophyllabbaus berücksichtigt werden (OSSWALD & al. 1987). Die Bildung von Sauerstoffradikalen in der photosynthetischen Reaktionskette ist zwar immer gegeben, es sind jedoch zahlreiche Schutzmechanismen vorhanden und die Chlorophyllmoleküle sind als Chromoproteine auch durch die Proteinhülle geschützt. Im Falle einer hohen Lichtstreßbelastung oder auch mehrerer „Photochilling“-Perioden ist jedoch als Folge längerandauernder Photoinhibition eine photooxidative Chlorophyllzerstörung denkbar.

Unabhängig von der Ursache der Vergilbungen führt der Chlorophyllverlust zu einem proportionalen Absinken der Photosyntheseraten, so daß die für das Partitioning zur Verfügung stehenden Kohlehydrate laufend geringer werden und daher auch das Wurzelwachstum eingeschränkt werden muß, so daß in der nächsten Vegetationsperiode die Nährstoffaufnahme erschwert ist. Die vorhandenen Pigmentkomplexe funktionieren jedoch in der Regel ganz normal, nur sind die Nadeln für zusätzliche Stressoren (z. B. Winterstreß) deutlich sensibilisiert.

#### 4.1.3 Seneszenz

In der forstlichen Ansprache neuartiger Waldschäden wird insbesondere bei Wipfeldürre oder geringerer Holzfestigkeit von frühzeitiger Seneszenz gesprochen. Neben der Wachstumsreduktion durch gesenkte Photosyntheseraten und erhöhte Kohlehydratverluste durch gestörte Verteilungsmechanismen sind auch tiefgreifende biochemische Veränderungen gegeben. Insbesondere in den Bereichen der wasserstoffperoxidabhängigen Synthese von polymerisierten Phenolen, Lignin und Gerbstoffen, kommt es praktisch durch alle Luftschadstoffe über eine geförderte Phenoloxidation zu gravierenden Störungen (EBERMANN & al. 1988). Veränderungen in den Peroxidasereaktionen können auch zu einer Steigerung der Ethylenproduk-

tion und einer Reduktion der  $\beta$ -Indolylessigsäure führen. Die verminderte Auxinkonzentration kann deutliche Störungen der Apikaldominanz nach sich ziehen und ist als mögliche Ursache für die Entwicklung von „Angstreisern“ oder die immer häufiger zu beobachtenden verkrümmten Terminaltriebe bei Fichte anzusehen.

Phytohormonale Regulation ist jedoch auch für das Kohlehydrat- und Energiepartitioning ausschlaggebend, so daß ein feedback auf Nadelverlust und Vergilbung erwartet werden kann. Die biochemisch analysierbaren Störungen weisen die neuartigen Waldschäden zu einem unerwartet hohen Anteil als Folge von durch unzählige Faktoren geförderten Oxidationsvorgängen aus (BLANK 1985), die mit Antioxidantien, also Reduktionsmitteln kurativ zu behandeln wären.

#### 4.1.4 Chlorotic mottles

Im Bereich des Höhenprofils „Zillertal“ konnten die bis jetzt beschriebenen Schadbilder kaum beobachtet werden und können in keinem Fall eine Zuordnung zu einem der Probebäume finden. Am Probebaum 3 auf der Stockaste zeigen hingegen einige sonnenexponierte Zweige auf den Nadeln unregelmäßige gelbe Flecken. Die „chlorotic mottles“ werden einerseits einer Schädigung durch Ozon zugeordnet, andererseits könnte es sich auch um Saugstellen von Heteropteren handeln.

Durch die Untersuchungen von SCHMUTZENHOFER 1989 muß ein Insektenbefall als Ursache weitgehend ausgeschlossen werden. DRAXLER & RUPPERT 1989 beschreiben in ihren anatomischen Studien, daß die ab Januar auftretenden lokalen Nadelaufhellungen in den folgenden Monaten häufig Pilzbefall zeigen, um im Sommer wahrscheinlich durch Nadelverlust nicht mehr auffindbar zu sein. Nachdem die Stockaste jedoch nicht die höchste Ozonbelastung aufweist, scheint der sekundäre Luftschadstoff als singulärer Verursacher fraglich. Aufgrund der hohen Belastung durch „Photochilling“ wäre zu überprüfen, ob nicht ein, durch kleine anhaftende Wassertropfen lokal verstärktes Photochilling eine Photooxidation und damit das punktförmige Vergilben auslöst.

## 4.2 Die baumphysiologischen Reaktionen in Beziehung zu den standortspezifischen Stressorenmustern

### 4.2.1 Probebaum 1, 700 m NN, Schwendberghof, Zehnerpunkt

Der Baum am Standort 1 ist mit nur 45 Jahren der jüngste der drei Probebäume. Der Zuwachs ist in den Jahren 1967, 1970, 1976 und 1981 deutlich reduziert, eine tendenzielle Verminderung der Jahresringbreite ist nicht feststellbar, so nehmen sie in den letzten drei Jahren sogar etwas zu (vgl. ATHARI & KRAMER 1983). Dieses Zuwachsverhalten zusammen mit der nur geringfügigen Abnahme des Stickstoffgehaltes in älteren Nadeljahr-

gängen könnte die Folge des leicht erhöhten Stickstoffeintrages sein, obwohl in den jüngeren Nadeljahrgängen keine Anzeichen einer Stickstoffeutrophierung erkennbar sind. Die Sulfatgehalte der Nadeln sind normal und lassen im Unterschied zum Gesamtschwefelgehalt in den Nadeln der Oberkrone keinen Einfluß durch erhöhte Schwefeldeposition oder durch Episoden mit SO<sub>2</sub>-Belastung erkennen. Die doch häufigeren Grenzwertüberschreitungen bei der NO<sub>x</sub>-Halbstundenmittelwertkonzentrationen dürften zusammen mit der geringen Belastung durch SO<sub>2</sub> ausreichen, eine Veränderung der epicuticularen Wachse, insbesondere im Bereich des Vorhofs der Stomata, hervorzurufen. Diese Befunde lassen Veränderungen in den Transpirationsraten und möglicherweise ein verstärktes leaching erwarten (vgl. NEBE & al. 1988, MENGEL & al. 1989).

Die limitierte Kalium- und Kalziumversorgung läßt sich nur für Kalium über alle acht Nadeljahrgänge verfolgen. Im Neuaustrieb wird temporär ein nicht ausreichender Kalzium- und Magnesiumernährungszustand deutlich, der bezüglich Magnesium kurzfristig auch auf die Nadeln des Vorjahres übergreift.

Da entsprechend der Höhenlage der Baum einem nur schwach entwickelten Muster klimatischer Stressoren ausgesetzt ist, weist die Nadelanatomie keine signifikanten Veränderungen auf.

Im Spätfrühling ist der Baum temporär streßinduzierenden Einstrahlungsintensitäten ausgesetzt, so daß die nur im Mai in den Schließzellen auftretenden reversiblen Gerbstoffeinlagerungen, mangels entsprechender Adaption an den Stressor Licht, mit diesem in Zusammenhang gebracht werden müssen.

Der geringen oxidativen Belastung entsprechend zeigen auch die Ascorbat- und Thiolgehalte, die Glutathionreduktaseaktivität sowie die Pigmentgehalte keine besonderen Abweichungen von den zu erwartenden saisonalen Modifikationen. Die im Vergleich zur Probenentnahmestelle in der Unterkrone angehobenen Thiolgehalte der Oberkrone sind ein Hinweis auf eine Luftschadstoff- und (Staub-)belastung, die sich aufgrund von Filtereffekten in der Oberkrone stärker manifestiert. In den Sommermonaten ergibt sich eine diurnal auftretende Belastung durch ein zu hohes Strahlungsangebot, das in seiner Wirkung durch die Wärmebelastung verstärkt werden kann. Sowohl durch Regulationen des Wasserhaushaltes, insbesondere jedoch durch Photoinhibition kann die photosynthetische Kapazität pro Tag einige Stunden lang drastisch reduziert werden.

#### 4.2.1 Probebaum 2, 1000 m NN, Talwiese

Die mächtige Fichte ist 84 Jahre alt und zeigt ab 1964 nach anfänglich extrem hohen Zuwachs einen Abfall der Jahresringbreite unter 4 mm, wobei die über Jahrzehnte andauernde geringe Schwankungsbreite auffällt. Der daher in den letzten 20 Jahren gleichbleibende Holzzuwachs sollte auf

die geringe Belastung durch klimatische Stressoren und entsprechende Nährstoffversorgung zurückgeführt werden können. Dementsprechend ist die Querschnittsfläche des Assimilationsparenchyms im Vergleich zu den Nadeln der anderen Probebäume am größten, durch die reichliche Ausbildung von sklerenchymatischem Gewebe und einem größeren Transfusionsgewebe um die Gefäßbündel aber prozentual am geringsten. Wie bei einer hauptsächlich durch Ozon und andere Photooxidantien belasteten Fichte zu erwarten, zeigt die Oberflächenstruktur der Wachse keine Veränderung. Auffällig war, daß die alten Nadeln vor dem Neuaustrieb sehr brüchig wurden und daher auch ein geringer Verlust an noch grünen Nadeln zu beobachten war, wie er sonst durch Wintertrocknis gegeben sein kann.

Das gute Angebot an mineralischen Nährstoffen spiegelt sich nur im Kaliumgehalt der Nadeln eindeutig wieder, obwohl bis zum August eine stark fallende Tendenz beobachtbar ist. Die Gehalte an Stickstoff und Phosphat liegen deutlich unter den Werten der beiden anderen Probebäume. Der Ernährungszustand der Nadeln bezüglich Kalzium und insbesondere bezüglich Magnesium ist unzureichend, so daß dieses Element im Jahresgang den typischen Abfall während des Neuaustriebes zeigt, und die Gehalte in älteren Nadeljahrgängen (1983) dem Grenzwert für eine Vergilbung ( $300 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) sehr nahe kommen. Die Ursache für dieses Verhalten könnte eine Staunässe sein, welche nur jenen Sektor des Wurzelsystems betrifft, der für die Versorgung der Probeäste zuständig ist.

Der Chlorophyll- und Carotingehalt, aber auch der Quotient  $\alpha/\beta$ -Carotin sind insbesondere in den jüngsten Nadeln im Vergleich zum Probebaum 1 abgesenkt, während der Quotient Xanthophyll/Carotin sogar etwas ansteigt. Der verringerte Pigmentgehalt steht in Zusammenhang mit der Ausbildung von abnorm schwach entwickelten Grana und muß als Folge einer verringerten Mineralstoffversorgung gesehen werden (vgl. OSSWALD & al. 1987). Die Chloroplastenultrastruktur zeigt Anschwellungen des intrathylakoidalen Raumes, die Ausbildung von peripheren Vesikeln, sowie das Vorhandensein von großen membranfreien Bereichen. Diese Erscheinungsbilder weisen auf eine Schädigung als unspezifische Reaktion auf Umwelteinflüsse hin und könnten nur noch mit den quantitativen und qualitativen hohen Belastungen durch Photooxidantien (Ozon) in Verbindung gebracht werden, da eine Beeinflussung über  $\text{NO}_x$  und  $\text{SO}_2$  praktisch nicht gegeben ist.

Der in den jüngsten Nadeln angehobene Thiolgehalt und die generell etwas erniedrigte Glutathionreduktaseaktivität zeigen diesen oxidativen Einfluß ebenso, wie die teilweise jahrgangsunabhängig angehobenen Gehalte an ungesättigten Fettsäuren.

Während der Spätwintermonate kommt es zu einer drastischen Modifikation in der Chlorophyllfluoreszenz. Die Basisfluoreszenz  $F_0$  der Induktionskurve liegt signifikant höher als bei den Nadeln der beiden anderen Probebäume, ohne daß dadurch eine Verminderung der photochemischen

(284)

Kapazität über  $F_v/F_{\max}$  nachweisbar wäre. Eine am Neuaustrieb zu beobachtende Erhöhung der Basisfluoreszenz ist hingegen an allen Standorten gleich deutlich, um bis zum August praktisch verschwunden zu sein und steht im Zusammenhang mit der anfänglich noch mangelhaften Entwicklung des photosynthetischen Apparates des jüngsten Nadeljahrganges (vgl. SESTAK & SIFFEL 1988). Die cytomorphologisch-molekularbiologische Ursache für das bei Ozonbelastung typische Ansteigen des  $F_0$  während der Spätwintermonate (vgl. BARNES & al. 1988) ist nicht eindeutig geklärt, ein Zusammenhang mit der Ausbildung der Chloroplastenultrastruktur scheint nicht gegeben zu sein.

#### 4.2.3 Probebaum 3, 1520 m NN, Stockaste

Der Probebaum 3 ist, obwohl von seinem Stammdurchmesser her nicht zu erwarten, mit 144 Jahren der älteste der drei Probebäume. Jahrelang durch Beschattung und Waldweide im Wachstum gehemmt, wurde sein Zuwachs in der Folge durch Schneitelung bis in jüngste Zeit reduziert. Dementsprechend zeigt sich trotz des Auftretens von Rotfäule im Kern erst seit 1955 eine deutliche Steigerung im Zuwachs. Aufgrund der Höhenlage ist der Baum dem stärksten Stressorenmuster exponiert. Neben der erhöhten Belastung durch extreme Temperaturen, Wintertrocknis und zahlreichen Temperaturstürzen ist dieser Baum gegen Ende der Winterperiode einem starken Photochilling ausgesetzt.

Die Mineralstoffversorgung bezüglich Kalium und Kalzium ist vom Boden her limitiert, wobei die Kaliumgehalte der Nadeln entsprechend gering sind, jene für Kalzium nur im Neuaustrieb einen schlechten Ernährungszustand ausweisen, sonst jedoch deutlich angehoben erscheinen (vgl. NEBE & al. 1988). Obwohl die Magnesiumgehalte auch in älteren Nadeljahrgängen nicht bedenklich absinken, ist ein permanent schlechter Ernährungszustand bezüglich dieses Nährstoffs möglicherweise durch die starke Bodenversauerung gegeben, der sich auch im annuellen Verlauf in einem typischen Abfall der Werte, während der Entwicklung des Neuaustriebes, zeigt. Da der Sulfateintrag mäßig und die  $SO_2$ -Belastung sehr gering sind, können die hohen Sulfatgehalte der Nadeln möglicherweise nur durch eine, über oxidative Einflüsse geförderte Sulfateinlagerung in die Vakuole erklärt werden (PFANZ & al. 1987). Da auch der Gesamtschwefelgehalt in den Nadeln der Oberkrone zum Teil ebenso angehoben ist wie der Phosphatgehalt, wäre auch zusätzlich an einen Mineralstoffeintrag von der angrenzenden Almwiese durch das jährliche Misten zu denken.

Die anteilmäßige Verringerung der nicht-assimilierenden Gewebe könnte mit dem Zwang zu hoher photosynthetischer Leistung trotz verkürzter Vegetationszeit und gesenktem Temperaturniveau in Zusammenhang stehen. Zusätzlich ist der Shikimatgehalt gegenüber den anderen Probebäumen deutlich gesenkt, so daß der Phenol- und Ligninstoffwechsel reduziert erscheint (vgl. DITTRICH & al. 1988), wodurch weniger verholztes Festi-

gungsgewebe ausgebildet wird und die Resistenz gegenüber tierischen und pflanzlichen Pathogenen gesenkt werden kann. Obwohl die Oberflächenstruktur der epicuticularen Wachse nicht verändert ist, gehen einige Nadeln im Frühjahr durch Pilzinfektion verloren (vgl. ELSTNER & OSSWALD 1984). Ansatz der Infektion sind die „chlorotic mottles“, welche nicht als Saugstellen von Insekten interpretiert werden können, sondern möglicherweise eine unter kleinen Wassertropfen durch „Photochilling“ und Ozon geförderte lokale Photooxidation darstellen. Die im Frühjahr beobachtbare deutliche olivgrüne Nadelverfärbung (Wintervergilbung) ist als die zeitversetzte Konsequenz winterlicher Frosttrocknisperioden anzusehen.

Die Einlagerungen von Gerbstoffen in das Kambium und das Xylem der Gefäßbündel können Ausdruck einer photooxidativen Störung sein. Diese ist einerseits durch die Stressoren Einstrahlung und Photochilling, andererseits auch durch Ozon bedingt, dessen Konzentration deutlich über der in dieser Höhenlage zu erwartenden erhöhten Hintergrundkonzentration liegt. Die Häufigkeit der Grenzwertüberschreitungen ist mit jenen auf der Talwiese vergleichbar, die Höhe der Überschreitungen bleibt jedoch geringer. Die Periode mit den höchsten Ozonwerten ist zeitlich gegen den Sommer hin verschoben und fällt mit dem Beginn des durch die klimatischen Stressoren höhenlagespezifisch verzögerten Neuaustriebs zusammen.

Im April und Juni treten verringerte Chlorophyll- und Xanthophyllgehalte auf, im August liegen diese Werte aber höher als die Gehalte des Probebaumes 2. Der Quotient  $\alpha/\beta$ -Carotin ist gegenüber den Nadeln des Probebaumes 2 auch im August noch weiter abgesenkt. Die Thiolgehalte und die Glutathionreduktaseaktivität sind im April und Juni deutlich angehoben, im August jedoch mit den beiden anderen Standorten vergleichbar (vgl. MEHLHORN & al. 1987). Gegenüber dem Baum 2 auf der Talwiese ist der Gesamtfettsäuregehalt etwas gesunken, wobei die Gehalte an gesättigten Fettsäuren wie Laurin- und Myristinsäure leicht fallen, jene von Palmitin-, Stearin- und Arachinsäure jedoch ansteigen (vgl. ÖQUIST 1982). Die ungesättigten Fettsäuren erscheinen unverändert. Der Anstieg an Plastoglobuli im Februar ist mit dem typischen Anstieg der Gesamtfettsäuren vor dem Neuaustrieb in Verbindung zu bringen, obwohl er auch als Anzeichen von Seneszenz gewertet werden kann.

Die photochemische Kapazität zeigt während des Winters aufgrund der extrem hohen Temperatur-, Licht- und Photochillingbelastung die stärksten Einbrüche, wobei insbesondere im März eine starke, jedoch reversible Verringerung der photochemischen Kapazität registriert wird, welche mit dem Auftreten der zahlreichen Photochilling-Ereignisse korrespondiert. Die photosynthetische Kapazität ist aber auch im August gegenüber den beiden anderen Standorten so stark verringert, daß eine feedback-Reaktion aus einer Störung in der enzymatischen  $\text{CO}_2$ -Fixierung nicht unwahrscheinlich ist, wofür auch der deutlich höhere Quantenbedarf der  $\text{CO}_2$ -Fixierung spricht.

## 5. Saisonale Modifikationen

Während des Winters kommt es zu den typischen Veränderungen der Chloroplastenultrastruktur (vgl. SENSER & BECK 1977, MARTIN & ÖQUIST 1979). Die von ZELLNIG & GAILHOFER (1989) untersuchten Nadelproben der drei Probestämme zeigen zwar im Februar die im Winter auftretenden Modifikationen der Ultrastruktur, weisen aber kaum einen Unterschied zwischen den drei Probestämmen auf, was darauf hindeutet, daß zu diesem Zeitpunkt die Wirkung der natürlichen Stressoren Temperatur und Licht (vgl. Photochilling-Index) dominant über dem Einfluß aller anderen möglichen Streßfaktoren liegt. Im Vergleich dazu ist die photochemische Kapazität des Photosystems II (LECHNER & BOLHÄR-NORDENKAMPF 1989) besonders im Jänner, aber auch noch im Februar bei den drei Probestämmen unterschiedlich. Diese teilweise signifikanten Unterschiede können auf die variierende klimatische Vorgeschichte sowohl der einzelnen Probestämme als auch der verschiedenen Meßtermine und die extreme Sensitivität der photosynthetischen Reaktionen vor allem für Photochilling-Perioden zurückgeführt werden. Im März wird der Stressor Photochilling dominant, so daß es insbesondere am höchstgelegenen Standort 3 (1520 m NN) zu einer überproportionalen Abnahme der photochemischen Kapazität kommt, an deren Ausbildung eventuell auch noch Ozon beteiligt sein könnte. Diese durch Photochilling hervorgerufene Photoinhibition ist jedoch nur ein temporäres und deutlich reversibles Phänomen, das in den folgenden Monaten nur mehr bei hohen Lichtintensitäten während der Mittagsstunden zu beobachten ist (vgl. LECHNER & BOLHÄR-NORDENKAMPF 1989).

Der Pigmentgehalt der Nadeln wird zumindest teilweise von der Ausbildung der Thylakoidsysteme mitbestimmt. Der Chlorophyllgehalt ist in den Nadeln bei allen drei Probestämmen im Winter deutlich niedriger als in der stabilen Spätsommerphase (Augusttermin). Die Gehalte des Nadeljahrganges 1987 sind, den Erscheinungsbildern von gesunden Bäumen vergleichbar, bei allen drei Probestämmen deutlich geringer als die Gehalte der Nadeljahrgänge 1986 und 1985 (BERMADINGER & al. 1989). Diese Tendenz läuft parallel mit der vergleichsweise höheren photochemischen Kapazität des Nadeljahrganges 1986 und der stärkeren Entwicklung der Granathylakoide im Nadeljahrgang 1985 (ZELLNIG & GAILHOFER 1989).

Der Gesamtfettsäuregehalt nimmt wie der Chlorophyllgehalt und die Plastoglobuli mit steigendem Nadelalter deutlich zu, wobei in den Sommermonaten dieser Gradient dem Probestamm 2 praktisch fehlt (PUCHINGER & STACHELBERGER 1989). Ausgehend von niedrigen Januarwerten erhöht sich der Fettsäuregehalt in den Monaten Februar und März durch den Antransport von Reservestoffen aus dem Stamm, wobei sich dieser Vorgang auch als Stärkeakkumulation in den Chloroplasten manifestiert. Mit dem Neuaustrieb werden Stärke und auch Fette aus den älteren Nadeln verbraucht und verlagert, so daß die Gesamtfettsäuren im April drastisch abfallen. Überras-

schenderweise geht der Anstieg im Fettsäuregehalt vornehmlich auf eine Erhöhung der ungesättigten Öl-, Linol- und Linolensäure zurück, was aufgrund von Literaturangaben nicht zu erwarten war (SENSER & BECK 1977, ÖQUIST 1982). Im Laufe des Winters ist nämlich mit einer Zunahme des oxidativen Einflusses zu rechnen, so daß der Gehalt an gesättigten Fettsäuren zunehmen sollte. Werden jedoch ungesättigte Fettsäuren synthetisiert, könnten diese als Radikalfänger in einem lichtbelasteten photosynthetischen System wirksam werden. Doch auch die Veränderung im Gehalt an Antioxidantien im Chloroplasten ist unterschiedlich, so sind die Thiolgehalte an allen drei Standorten im April erhöht, während Ascorbat deutlich absinkt. Diesen Verlauf zeigen auch die gesättigten Fettsäuren Palmitin-, Stearin- und Arachinsäure. Auffällig ist das möglicherweise dem Gang der Frosthärtung entsprechende, oder aber eine Periode der physiologischen Ruhe signalisierende, Verhalten der gesättigten Fettsäuren Laurin- und Myristinsäure, die nur im Januar und August Höchstwerte erreichen und ein Absinken mit der Höhenlage erkennen lassen, während der Gesamtfettsäuregehalt eher ansteigt.

Das baumphysiologische Erscheinungsbild während des Winters ist hauptsächlich durch den Einfluß klimatischer Stressoren geprägt. Da Nadeln während der Wintermonate aber auch reichlich Schadstoffe aufnehmen können, die Reparaturmechanismen jedoch nur langsam ablaufen (KÖRNER 1988a, b) ist ein starker, zumindest additiver Effekt von dieser Stressorengruppe zu erwarten. So zeigt der Probestaum 2 von Januar bis Mai einen deutlich angehobenen Basisfluoreszenzwert  $F_0$ , der am Beginn des Neuaustriebes, wie bei allen Probestäuben sein Maximum erreicht. Dieser Verlauf wird durch die Photochilling-Ereignisse im März beim Probestaum 3 deutlich gestört. Die Erhöhung von  $F_0$  ohne Veränderung der photochemischen Kapazität wird als Anzeichen einer Ozonschädigung angesehen (vgl. BARNES & al. 1988). Mit dem Entwicklungsabschluß des Neuaustriebes und der sommerlichen Reduktion im Stressorenmuster sind Unterschiede zu den anderen Probestäuben insbesondere im August nicht mehr nachweisbar. Der temporär auftretende Anstieg der  $F_0$ -Basisfluoreszenz könnte im Januar, wo der Einfluß des Neuaustriebes noch fehlt, möglicherweise als Hinweis auf starke oxidative Einflüsse und einen „versteckten Schaden“ (HEATH 1980) gewertet werden, wobei eine Aussage über den zeitlichen Verlauf der Schadensmanifestation schwierig ist.

Die über  $F_v/F_{max}$  der Chlorophyllfluoreszenz bestimmte photochemische Kapazität sinkt erst durch das Auftreten starker Frostperioden, aber auch durch die Zunahme der Photochilling-Periode im Februar bei allen drei Probestäuben gewaltig ab. Durch verstärktes Photochilling läuft dieser Vorgang beim Probestaum 3 bis in den März weiter, um dann, entsprechend der Höhenlage, mit den anderen Probestäuben ab Mai den Wert von 0,8 zu erreichen. Die maximalen Photosyntheseraten steigen parallel zur Neutriebsentwicklung an, um gegen Herbst wieder abzufallen. Der Quantenbe-

darf verhält sich spiegelverkehrt. Der Lichtnutzungsgrad steigt dagegen bis Juni mit der Regeneration der Chloroplastenultrastruktur an.

Der jahreszeitliche Verlauf der Pigment- und Antioxidantiengehalte des Probebaumes 2 zeigt ein zumindest teilweise abnormes Erscheinungsbild, vor allem das Thiol- und Glutathionreduktasemuster betreffend (BERMADINGER & al. 1989). Sogar im August sind deutliche Hinweise auf den Einfluß einer oxidativen Schadkomponente zu finden: Der geringste Pigmentgehalt aller drei Probebäume ist wie auch bei Probebaum 3 mit einem verringerten Verhältnis  $\alpha/\beta$ -Carotin gekoppelt.

Aber auch die Untersuchungsergebnisse von Probebaum 3 weisen zu diesem Zeitpunkt auf eine hohe oxidative Belastung hin, da die Nadeln die höchsten Thiolgehalte und höchsten Glutathionreduktaseaktivitäten aufweisen. Insbesondere der Nadeljahrgang 1988 weist einen sehr hohen Quotienten Xanthophyll/Carotin auf (BERMADINGER & al. 1989). Der Probebaum 3 zeigt aber auch eine Tendenz zu verringerten Pigmentgehalten, eine Beobachtung die an den beiden Standorten 2 und 3 mit dem Absinken des Stroma/Thylakoidquotienten korrespondiert (ZELLNIG & GAILHOFER 1989). Die Ergebnisse aus den Pigmentuntersuchungen sowie der Verlauf der Glutathionreduktaseaktivität weisen für den Probebaum 2 und für den Probebaum 3 auf einen bereits „biochemisch sichtbaren“ Schaden hin, wobei die Belastung durch die standortspezifischen Stressorenmuster bereits die Kapazität der Pflanze zur Streßkompensation überschritten hat.

Die Versorgung und der Ernährungszustand der Nadeln bezüglich Phosphat und Kalium ist auf allen drei Standorten ausreichend. Der Ernährungszustand den Stickstoff betreffend, wird pflanzenphysiologisch (ALBERT 1989) besser bewertet als durch die Grenzwerte der forstlichen Praxis (GLATTES 1989), die für alle Standorte und alle untersuchten Nadeljahrgänge einen unzureichenden Ernährungszustand ausweist. Ein teilweises, nur temporär mit dem Neuaustrieb auftretendes, von der Forstpraxis bereits als Mangel eingestuftes Absinken des Magnesium- und Kalziumgehaltes kann durch die Permanenz des Magnesiummangels bezüglich des Probebaumes 3 bedenklich werden.

Die beobachteten saisonalen Veränderungen in den Mineralstoffgehalten sind im wesentlichen auf das Zusammenspiel zwischen metabolischem Bedarf und Wurzelaufnahme bestimmt. Für den Wachstumsschub des Neuaustriebes ist die aktuelle Mineralstoffaufnahme nicht ausreichend, insbesondere wenn man bedenkt, daß die dafür zuständigen Wurzelspitzen bereits im Herbst des Vorjahres gebildet werden. Vergleichbar mit der Speicherung von Kohlehydraten und Fetten akkumuliert der Baum die Mineralstoffe bereits im Vorjahr, um sie für die Investition in den Neuaustrieb im Frühjahr zur Verfügung zu haben. Vor dem Neuaustrieb müssen die Reserve- und Mineralstoffe in die alten Nadeljahrgänge verlagert werden, wodurch deren Mineralstoffgehalt deutlich ansteigt. Während des Wachstums des Triebes sinkt der Mineralstoffgehalt in den älteren Nadeljahrgän-

gen kontinuierlich ab, wodurch versteckte Mangelsituationen temporär zum Vorschein kommen können (ALBERT 1989, GLATTES 1989).

## 6. Möglichkeiten einer Frühdiagnose von (neuartigen) Waldschäden

Die Erstellung einer Frühdiagnose hat zum Ziel, die Wahrscheinlichkeit einer Schadensbildung in naher Zukunft zu detektieren, noch bevor äußere, leicht erfaßbare Anzeichen für eine solche Entwicklung sprechen (vgl. HEATH 1980, CAPE 1988). Die Möglichkeit zur Erfassung eines Schadens vor seiner eigentlichen Manifestation liegt in der Eigenschaft biologischer Systeme begründet, meist über vergleichende Studien der temporären Modifikation von Stoffwechselfvorgängen die Disposition für eine zukünftige Schädigung erkennen zu lassen. Durch Veränderungen im Stressorenmuster oder auch nur durch die Dauer der Einwirkung von streßinduzierenden natürlichen und anthropogenen Stressoren kann sich aus einer Disposition ein „versteckter“ Schaden, und aus diesem eines der bekannten Schadbilder, entwickeln. Selbst wenn die baumphysiologischen Reaktionen auf die verschiedenen Stressorenmuster hinreichend bekannt sind, läßt sich der Zeitrahmen für die Entwicklung des sichtbaren Schadbildes schwer abschätzen. Dazu müßte es nämlich möglich sein, die Veränderungen im Stressorenmuster ebenso vorauszusagen, wie ihre Kapazität zur Streßinduktion. Einer solchen Vorhersage entziehen sich nicht nur die lokalklimatisch bedingten Stressoren, sondern auch die durch Ontogenie und die bionomische Strategie bestimmte Kapazität zur Streßkompensation des Baumes (vgl. LARCHER 1987).

Eine erfolgreiche Frühdiagnose basiert daher auf der Synopse von Modifikationen der baumphysiologischen Reaktionsmuster und der Variationen von standortspezifischen Stressoren. Dementsprechend sollte als Grundlage jeder Untersuchung neben einer guten Dokumentation der Phänologie auch eine genaue Kenntnis des durch die „annuelle“ Ontogenie bestimmten zeitlichen Ablaufes der Wachstums- und Differenzierungsvorgänge vorliegen. Zusätzlich muß erhoben werden, wie die verschiedenen Ökofaktoren zusammen mit den endogenen Bedingungen die physiologischen Vorgänge auslösen und steuern. Sind die Modifikationen des saisonalen Verlaufes, insbesondere von Klimafaktoren, für ein Biotop bekannt, kann in Kenntnis der bionomischen Strategie der erreichte ökologische Anpassungswert einzelner Ökotypen erarbeitet werden.

Die Ergebnisse solcher Untersuchungen lassen es zu, einerseits auf die Kapazität zur Streßkompensation zu schließen, andererseits Sensibilisierungsphasen für einzelne Stressoren festzulegen. Gelingt es, nicht nur das aktuelle Stressorenmuster zu erfassen, sondern auch historische Streßbelastungen zu recherchieren, sollte zusammen mit Kennzahlen der Streßinduk-

tionskapazität des standortspezifischen Stressorenmodells eine Disposition für eine Schadensentwicklung in groben Umrissen detektierbar werden.

Diese Vorgangsweise bietet den Vorteil, daß vor Beginn der Untersuchungen zur Erfassung versteckter Schäden festgelegt werden kann, in welchem physiologischen Bereich mit der Suche begonnen werden soll. Versteckte Schäden sind die Folge eines meist nur temporär auftretenden höheren Streßniveaus in der Pflanze, wodurch die Kompensationskapazität kurzzeitig überlastet wird. Sicherlich kann jeder Streß über die in Energie- und Stoffumsatz der Pflanzen manifest werdenden Kompensationsleistung erfaßbar werden, die Untersuchungen hierzu sind jedoch aufwendig und an einem Baum fast unvorstellbar schwierig.

Ein vorhandener, jedoch schwer detektierbarer Streß, wird dann leichter erkennbar, wenn zusätzliche Stressoren das Gesamtstreßniveau anheben, sodaß sich die zu niedrige Kompensationsfähigkeit in verstärkten Störungen der Stoffwechselreaktionen manifestiert. Das kurzfristige Erfassbarwerden von versteckten Schäden kann durch natürliche Stressoren genauso erfolgen, wie durch experimentell eingesetzte Zusatzstressoren. In dem einen Fall müssen durch mehrere Messungen während des Jahres die Stressoren Temperatur, Licht und Photochilling, aber auch das Wachstum des Neuaustriebs als Zusatzstressor genutzt werden, im anderen Fall wird ein entsprechender Versuchsaufbau nötig sein, um etwa Licht oder Photochilling als Zusatzstressoren einzusetzen. Bei der Auswertung solcher Untersuchungen ist nicht nur der Grad der gesetzten physiologischen Störungen von Bedeutung, sondern auch die von verschiedenen Repairmechanismen bestimmten Erholungsphasen.

Es muß daher berücksichtigt werden, welcher Streß erfaßt werden soll, da es bezüglich der Dauer der Streßsituation verschiedene Möglichkeiten gibt.

1. Der diurnal nur über Stunden auftretende Kurzzeitstreß, wie Trockenstreß oder Photoinhibition;
2. der saisonal oder ontogenetisch bestimmte, mittelfristige Streß, wie das Winterstreß-Syndrom oder der Neuaustrieb;
3. der permanente Streß, welcher unabhängig von Jahreszeit oder Ontogenie auftritt, wie etwa eine mangelhafte Nährstoffversorgung oder die Dauerbelastung durch Luftschadstoffe.

Versteckter, permanenter Streß kann sowohl durch das Auftreten von diurnalem als auch bei mittelfristigem Streß erkennbar werden, so das physiologische Reaktionsmuster ausreichend unterschiedlich ausfällt. Die gewinnbaren Ergebnisse werden daher ganz entscheidend von Grenzwerten für Gehalte und Stoffwechselraten im jahreszeitlichen Verlauf bestimmt. Vielfach besteht noch eine gewisse Scheu, solche Grenzwerte festzulegen, da sie nicht zuletzt den Standort, den Bestand und die ökotypischen Eigenschaften der Bäume berücksichtigen müßten. Dennoch stellen Grenzwerte die einzige Möglichkeit dar, sich von der wenig befriedigenden vergleichen-

den Betrachtungsweise zu lösen. Auch die Ergebnisse aus mehreren Untersuchungsterminen während eines Jahres könnten, miteinander verglichen, partielle Abhilfe schaffen.

Die Erarbeitung einer Frühdiagnose wird sicher mit der forstlichen Ansprache beginnen müssen, wobei die Jahrringanalyse meist grundlegende Informationen liefert (FRANZ & SCHMIDT 1989, vgl. ATHARI & KRAMER 1983). Ähnlich zu bewerten ist auch die Biometrie der Nadeln möglichst vieler Nadeljahrgänge. Die anatomischen Untersuchungen liefern durch die Verteilung der Gewebe am Nadelquerschnitt Informationen über die Ausbildung des photosynthetisch aktiven Gewebes und der mechanischen Resistenz der Nadeln. Aus diesen Untersuchungen sind im Vergleich auch Störungen in den Substanz- und Energiepartitioning abzulesen. Das Auftreten von Gerbstoffen in den Nadelgefäßbündeln wird als oxidative Störung gewertet.

Die Untersuchung der Mineral- und Schadstoffgehalte von möglichst vielen Nadeljahrgängen erlaubt es, neben dem Nachweis einer Belastung durch Schwefel oder Schwermetalle, eine Disposition für eine Vergilbung (K, Na, Ca) sowie für eine Wachstumsreduktion (N, P) zu erfassen. Ein versteckter Mangel im Ernährungszustand der Nadel wird jedoch nur während des Neuaustriebes erfaßbar, der das Mineralstoffdepot älterer Nadeljahrgänge dramatisch verringern kann. Die Grenzwerte für die Frühdiagnose einer solchen Störung müssen pflanzenphysiologisch relevant sein und nicht von der Ertragslehre bestimmt werden, da sich sonst, insbesondere für Stickstoff, Interpretationsschwierigkeiten ergeben.

Die ontogenetisch bedingten Schwankungen des Kalzium und Magnesiumgehaltes lassen sich für den Baum auf der Talwiese (2) und insbesondere für jenen auf der Stockaste (3) zusammen mit dem durch Ozon und Photooxidantien geförderten Chlorophyllabbaues als eine Disposition zur Vergilbung interpretieren.

Der temporär auftretende Ernährungsmangel der Nadeln kann durch Bodenversauerung, verminderte Wurzelaufnahme aber zum Teil auch durch leaching bestimmt werden. Da die epicuticularen Wachse nur bei Nadeln des Probebaumes 1 gestört sind, scheiden Mineralstoffverluste durch leaching für die Probebäume 2 und 3 aus. Durch die Wasserpotentialmessungen (vgl. HAVRANEK & WIESER 1989) belegt, sind keine längerfristigen Einschränkungen im Transpirationsstrom für die drei Probebäume zu erwarten, so daß ein Mineralstoffmangel in den Nadeln nicht durch eine verminderte Transportleistung des aufsteigenden Wasserstroms bedingt sein kann. Leider liegt für eine nähere kausalanalytische Beurteilung des Wasserhaushaltes kein ausreichendes Datenmaterial vor.

Der Boden des Standortes 3 ist trotz eines pH-Wertes von 3,8 nur bezüglich Kalzium und Kalium unterversorgt, die Bodenversauerung kann daher nur über die kompetitive Wirkung der erhöhten Aluminiumkonzentration die Magnesiumaufnahme durch die Wurzeln reduzieren (GODBOLD &

al. 1988). Die Feinwurzelentwicklung und die Mykorrhizierung scheinen jedenfalls nicht gestört zu sein (vgl. RITTER & al. 1989). Für Probebaum 2 kann als mögliche Ursache der verminderten Mineralstoffaufnahme möglicherweise ein durch Staunässe reduziertes Feinwurzelsystem in Frage kommen. Die großen anatomisch gut entwickelten Nadeln des Neuaustriebes lassen auch an eine Senkung der Mineralstoffgehalte als Verdünnungseffekt eines überproportionalen Wachstums denken (SCHULZE 1989).

Versteckte Schäden durch oxidative Einwirkungen sind wesentlich schwerer kausalanalytisch zu erfassen, da natürliche Stressoren wie der Winterstreß-Komplex und insbesondere das Photochilling auf cytologisch-molekularbiologischer Ebene Störungen induzieren können, welche zum Teil auch durch Photooxidantien ausgelöst werden. Dies ist an sich nicht verwunderlich, gehen doch die Störungen wahrscheinlich auf die vermehrte Ausbildung von Sauerstoffradikale zurück, die als Konsequenz beider Stressorenkomplexe gebildet werden können (vgl. ELSTNER 1984, EBERMANN & al. 1988). Eine direkte Wirkung von Ozon ist zusammen mit anderen Luftschadstoffen auf die Stomata gegeben (KELLER & HÄSLER 1988). Durch die hohe Reaktionsfähigkeit von Ozon und anderen Photooxidantien erreichen, selbst wenn ein Abbau im Apoplasten fehlt, nur 20% der Außenkonzentration das Cytoplasma und gar nur 2–4% direkt in die Chloroplasten (vgl. URBACH 1989). Die ersten Schäden sind somit an der Plasmagrenzschicht gegeben, die ihre Permeabilitätseigenschaften ändert, gefolgt von cytomorphologischen Veränderungen, die letztlich auch zu einer Reduktion der Photosyntheseraten führt (vgl. GUDERIAN & al. 1985, MAGUHN & al. 1989).

Zur Detektierung verstärkter cytomorphologischer Schäden wird als Zusatzstressor insbesondere der Winterstressorenkomplex berücksichtigt werden müssen, da in den Wintermonaten den Störungen durch aufgenommene Schadstoffe langsam ablaufende Repairmechanismen gegenüberstehen (KÖRNER 1988). Die entsprechenden Untersuchungen weisen für die Nadeln aller Standorte auf einige Abweichungen in Richtung Seneszenz hin. Neben dem Probebaum 1 zeigt insbesondere jener auf der Talwiese (2) auch im Herbst noch Chloroplastendeformationen. Eindeutigere Aussagen lassen die Ergebnisse der Chlorophyllfluoreszenzmessung zu. In den Monaten Juli und August ist die Basisfluoreszenz ( $F_0$ ) für alle Probebäume gleich hoch, im Winter und Frühjahr ist sie für den Baum auf der Talwiese deutlich durch den Winterstreß und die Belastung durch den Neuaustrieb signifikant angehoben, sodaß der Ozoneinfluß gut dokumentiert erscheint. Neben Ozon ist das ebenso oxidativ wirkende Photochilling auf der Stockkaste (3) stark ausgebildet, dieser oxidative Einfluß senkt den  $F_0$ -Wert, er läßt sich jedoch deutlich über den Abfall der photosynthetischen Kapazität ( $F_v/F_m$ ) erfassen (vgl. WINTER 1989).

Da die cytologisch-molekularbiologischen Grundlagen dieser Modifikationen der Chlorophyllfluoreszenz eng mit der Ausbildung von Antioxi-

dantien, wie Thiolen und Ascorbat, gekoppelt sind, sollten diese Untersuchungen zusammen mit der Pigmentanalyse kausalanalytisch nützlich sein (GRILL & al. 1988). Der Quotient  $\alpha/\beta$ -Carotin zeigt deutlich die mit der Höhenlage zunehmende oxidative Gesamtbelastung. Der Verlauf des Thiolgehaltes bei fehlender Schwefelanreicherung und der Glutathionreductaseaktivität kann als Hinweis für eine hohe Belastung des Probestandes 2 mit Photooxidantien gewertet werden. Die Informationen aus den Untersuchungen der Fettsäuremuster unterstützen diese Befunde, lassen jedoch mangels vergleichbaren Datenmaterials eine zusätzliche Interpretation nicht zu.

Die „Differenzialanalyse“ zeigt somit, daß die vorliegenden Ergebnisse das in den Probeständen durch verschiedene Stressorenmuster induzierte Gesamtstrebenniveau zum Teil sogar kausalanalytisch interpretieren lassen. Eine deutliche Disposition zur Entwicklung einer Schädigung ist für die Probestände auf der Talwiese (2) und auf der Stockkaste (3) gegeben, wobei beide Bäume einen leichten Mangel im Ernährungszustand der Nadeln erkennen lassen. Auf der Talwiese (2) kommen oxidative Störungen aus der Ozonbelastung dazu, auf der Stockkaste (3) zusätzlich solche durch Photochilling.

Trotz dieser dokumentierbaren Disposition sowohl zur Vergilbung als auch zur einfachen Kronenverlichtung ist nicht zuletzt aufgrund des Fehlens eines deutlichen Chlorophyllverlustes in den älteren Nadeljahrgängen (LANGE 1989) eine rasche Entwicklung eines typischen Schadbildes nicht auszuschließen, insbesondere wenn es zu einer Änderung im standortspezifischen Stressorenmuster kommt.

## 7. Epilog – Die Praxis

Der Einsatz der verschiedenen vorgestellten Untersuchungsmethoden wird sich grundsätzlich nach dem Informationsbedarf richten müssen. Für ein möglichst flächendeckendes „rapid screening“ von neuartigen Waldschäden mit großem Probenvolumen eignen sich *in situ*-Methoden und solche ohne logistische Probleme jedoch mit rascher standardisierter Auswertung und einfacher Interpretation (Tab. 7). Soll jedoch eine kausalanalytische Frühdiagnose der Schadensentwicklung erstellt werden, müssen auch aufwendige Methoden der Grundlagenforschung in das Untersuchungsprogramm aufgenommen werden. Die dadurch bedingte Einschränkung des Probenumfangs kann zu erheblichen Interpretationsschwierigkeiten führen.

Da alle angewendeten Untersuchungsmethoden eine eingehende Interpretation ohne die Dokumentation der standortspezifischen Stressorenmuster nicht zulassen, sollten diese noch vor Beginn der Untersuchungen abgeklärt sein. Man wird aber trotz des großen Aufwandes weder auf ein standortbezogenes Schadstoffmonitoring noch auf die Errichtung von

(294)

Waldklimastationen verzichten können. Eingehende Bodenuntersuchungen in mineralischer und biologischer Hinsicht müssen ebenso in den Stressormustern berücksichtigt werden, wie Ontogenie und bionomische Strategie der Bäume.

Tabelle 7 / Table 7

Übersicht über die baumphysiologischen Untersuchungsmethoden. Einfache Methoden sind mit O, solche, die einen hohen Geräte- und Zeitaufwand sowie geschultes

Personal erfordern, sind mit + gekennzeichnet.

Survey of the methods used in the study. Simply feasible methods are marked with O, + indicates more complicated ones requiring high expense of time and/or device as well as highly qualified personnel.

	in situ			Transport & Lagerung	Labor		
	Mes- sung	Aus- wer- tung	Inter- preta- tion		Mes- sung	Aus- wer- tung	Inter- preta- tion
Forstliche							
Ansprache, WZI	O	O+	O+			O	O
Jahrringanalyse				O	O	O	O(+)
Wurzelwachstum				O	(O)+	O	O(+)
Mycorrhiza				O	(O)+	O(+)	(O)+
Biometrie	O+	O+	O+	O	O	O	O
Anatomie	O+	O+	O+	O	O(+)	O(+)	(O)+
Wachse, SEM				O	(O)+	O(+)	O(+)
Mineralstoff- analysen				O	O(+)	O(+)	(O)+
Ionenanalysen				O	(O)+	(O)+	+
Ultrastruktur, TEN				O	+	+	(O)+
Pigmentanalysen				+	(O)+	(O)+	O(+)
Antioxidantien				+	+	+	(O)+
Fettsäuremuster				+	+	+	+
Chlorophyll- fluoreszenz	O	O	O+	O	O	O	O(+)
Photosynthese, CO <sub>2</sub>	O	O+	O+			O(+)	(O)+
Transpiration	O	O+	O+			O(+)	O(+)
Wasserpotential	O	O+	O+			O	O(+)

Zu Beginn einer Untersuchung wird man jenen Methoden den Vorzug geben, die *in situ* angewandt werden können oder bezüglich der Probenwerbung und Analyse ein standardisiertes einfaches Arbeiten ermöglichen, so daß sich folgende Vorgangsweise abzeichnet: An vier Probenentnahme-Terminen Jänner (Winterruhe), März bis April (Austriebsbeginn), Mai bis Juni (Triebabschluß) und August (Herbstruhe) werden aus dem Bereich des 7. Wirtels auf der sonnenexponierten Seite der Krone Probenzweige ent-

nommen, wobei insbesondere an Schönwettertagen nach Möglichkeit die Probenwertung 3–4 Stunden nach Sonnenaufgang abgeschlossen sein sollte. An den Zweigen werden sofort am Standort Transpiration, Saugspannung und die Chlorophyllfluoreszenz gemessen. Eine Erweiterung in Richtung Photosynthesemessung sollte vorgesehen werden. Eine mögliche Erholung von diurnalem Streß wird 8 Stunden später durch eine zweite Messung der Chlorophyllfluoreszenz am geworbenen Material erfaßt. Die Nadeln werden jahrgangsweise der biometrisch-anatomischen sowie der Mineral-, Schadstoff- und Ionenanalyse zugeführt. Nach Möglichkeit sollten die Untersuchungen zumindest auf die epicularen Wachse (SEM) aber auch auf cytologische Veränderungen (TEM) ausgeweitet werden.

Schwierigkeiten ergeben sich für die eigentlich unbedingt nötigen Pigmentuntersuchungen, wozu die Nadeln, wie für die Bestimmung der Antioxidantien, in Flüssigstickstoff eingefroren und im Trockeneis transportiert werden müssen. Obwohl grundsätzlich informativ, wird der Einsatz dieser Untersuchungen ebenso wie das Studium der Fettsäuremuster sehr sorgfältig geplant werden müssen.

Obwohl ein weites Spektrum von baumphysiologischen Untersuchungsmethoden zur Verfügung steht, werden die Ergebnisse nur bedingt kurative Maßnahmen ableiten lassen. Da die neuartigen Waldschäden grundsätzlich die Folge einer Störung der Waldökosysteme sind, müssen alle Meliorisierungsmaßnahmen, selbst wenn sie sich zwangsläufig aus den baumphysiologischen Untersuchungen ergeben, auf ihr Wirkungsspektrum in den verschiedenen trophischen Stufen und in den ökosystemaren Kreisläufen geprüft werden. Nicht zuletzt weisen die unterschiedlichen Erfolge von Düngemaßnahmen darauf hin, wie schwierig es ist, in einem vernetzten System angepaßte Maßnahmen zu setzen. Das Studium von ökosystemaren Regulationskreisläufen, von Stoff- und Energieflüssen nur auf experimentell-analytischer Basis ist unmöglich. Es wird daher zu überlegen sein, wie praxisnahe Systemanalyse und Modellierung (SCHÄFER & al. 1989) zur Unterstützung der synoptischen-kausalanalytischen Auflösung des Symponkomplexes „neuartige Waldschäden“ Verwendung finden könnten.

#### Danksagung

Für die gute Zusammenarbeit sei allen Leitern und Mitarbeitern der Einzelprojekte gedankt. Insbesondere muß Fr. Dr. D. I. Friedl GLATTES von der FBVA wegen ihres nimmermüden Einsatzes als Mitkoordinatorin des Projektes erwähnt werden.

Die Arbeit wurde aus Mitteln des Bundesministeriums für Wissenschaft und Forschung sowie des Bundesministeriums für Land- und Forstwirtschaft gefördert.

#### Literaturverzeichnis:

- ALBERT R. 1989. Mineralstoff- und Ionenhaushalt von Fichten entlang eines Höhenprofils im Zillertal (Österreich). – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (111)–(131).

- AMMER U., BURGIS M., KOCH B. & MARTIN K. 1988. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Schädigungsgrad und Meereshöhe im Rahmen des Schwerpunktprogramms zur Erforschung der Wechselwirkungen von Klima und Waldschäden. – Forstw. Cbl. 107: 145–151.
- ATHARI S. & KRAMER H. 1983. Erfassen des Holzzuwachses als Bioindikator beim Fichtensterben. – Allg. Forstz. 38: 723–724.
- BARNES J. D., REILING K., DAVISON A. W. & RENNER C. J. 1988. Interaction between ozone and winter stress. – Environ. Pollut. 53: 235–254.
- BEGON M., HARPER J. L. & TOWNSEND C. R. 1986. Ecology. – Sinauer Ass., Inc. Publ. Sunderland, Massachusetts.
- BERMADINGER E., GRILL D. & GUTTENBERGER H. 1989. Thiole, Ascorbinsäure, Pigmente und Epicutikularwachse in Fichtennadeln aus dem Höhenprofil „Zillertal“. – Phytol. (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (163)–(185).
- BIEBL R. 1968. Über Wasserhaushalt und Temperaturreistenz arktischer Pflanzen in Westgrönland. – Flora (Jena) Abt. B. 157: 327–354.
- BLANK L. W. 1985. A new type of forest decline in Germany. – Nature 314: 311–314.
- , ROBERTS T. M. & SKEFFINGTON R. A. 1988. New perspectives on forest decline. – Nature 336: 27–30.
- BLUM B. M. 1988. Variation in the phenology of bud flushing in white and red spruce. – Can. J. For. Res. 18: 315–319.
- BOFFA G., SARTORI C., LEYENDECKER W. & SANDRONI S. 1988. Ozonschwankungen im Gebiet der Voralpenseen. In: Symposium Verteilung und Wirkung von Photooxidantien im Alpenraum, 11.–15. April 1988, Garmisch-Partenkirchen – Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 17/88: 227–241.
- BOLHÄR-NORDENKAMPF H. R. 1989. Streßphysiologisches Konzept einer kausalanalytischen Waldschadensforschung. – Phytol. (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (11)–(14).
- & LECHNER E. G. 1988. Temperature and light dependent modifications of Chlorophyll fluorescence kinetics in spruce needles during winter. – Photosynth. Res. 18: 287–298.
- & – 1989. Saisonale und streßbedingte Modifikationen der photosynthetischen Kapazität von Fichten (*Picea abies*) im Höhenprofil „Zillertal“: B) Lichtabhängige CO<sub>2</sub>-Fixierung. – Phytol. (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (207)–(224).
- BONGI G. & LONG S. P. 1987. Light dependent damage of photosynthesis in olive leaves during chilling and high light treatment. – Plant Cell and Environment 10: 241–249.
- BOXMAN A. W. & ROELOFS J.G.M. 1988. Some effects of nitrate versus ammonium nutrition on the nutrient fluxes in *Pinus sylvestris* seedlings. Effects of mycorrhizal infection. – Can. J. Bot. 66: 1091–1097.
- BRAUN H. J. & SAUTER J. J. 1983. Unterschiedliche Symptome des „Waldsterbens“ im Schwarzwald – mögliche Kausalketten und Basisursachen. – Allg. Forstz. 38: 656–662.
- CANNELL M.G.R. 1989. Modelling the phenology of trees. – Proc. Conf. Modelling forest functions. – Joensuu, Finland (in press.).
- CAPE J. N. 1988. Early diagnosis of forest decline. Report of a one-year pilot study. – Dorset Press, Dorset.

- COOLEY D. R. & MANNING W. J. 1987. The impact of ozone on assimilate partitioning in plants: a review. – *Environmental Pollution* 47: 95–113.
- DARRALL N. M. 1989. Review: The effect of air pollutants on physiological processes in plants. – *Plant, Cell and Environment* 12: 1–30.
- DE VRIES W. 1988. Critical deposition levels for nitrogen and sulphur on dutch forest ecosystems. – *Water Air and Soil Poll.* 42, 1/2: 221–239.
- DITTRICH P., SENSER M. & FRIELINGHAUS J. 1989. Vergleichende Untersuchung der Dynamik von Chinasäure und Shikimisäure im Nadelstoffwechsel von Fichten (*Picea abies* [L.] KARST.) im Zusammenhang mit dem „Waldsterben“. – *Forstw. Cbl.* 108: 103–110.
- DRAXLER G. & RUPPERT W. 1989. Anatomische Studien an geschädigten Fichtennadeln aus dem Höhenprofil „Zillertal“. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (133)–(145).
- EBERMANN R., STICH K. & PICHORNER H. 1988. Wasserstoffperoxid-Biosynthese in Pflanzen. In: FÜHRER E. & NEUHUBER F. (Hg.), *Forschungsinitiative gegen das Waldsterben, Symposium 1988*, pp. 225–258. – Wien.
- ELSTNER E. F. 1984. Schadstoffe, die über die Luft zugeführt werden. In: HOCK B. & ELSTNER E. (Eds.), *Pflanzentoxikologie, Der Einfluß von Schadstoffen und Schadwirkungen auf Pflanzen*, pp. 67–94. – Bibliographisches Institut Mannheim.
- & OSWALD W. 1984. Fichtensterben in „Reinluftgebieten“: Strukturresistenzverlust. – *Naturwiss. Rundsch.* 37: 52–59.
- FABIAN P. 1987. *Atmosphäre und Umwelt*. – Springer Berlin.
- FRANZ F., MUND D. & SCHMIDT J. 1989. Wechselwirkungen zwischen dem Zuwachsverhalten und der Klimasituation in bayrischen Fichtenbeständen unter besonderer Berücksichtigung der neuartigen Walderkrankungen. In: 1. Statusseminar der PBWU zum Forschungsschwerpunkt „Waldschäden“. – *Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 6*: 341–350.
- GLATTES F. 1989. Nähr- und Schadstoffgehalte von Nadelproben aus dem Höhenprofil „Zillertal“. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (103)–(110).
- , BOHLÄR-NORDENKAMPF H. R., GABLER K., LEITNER J., MAJER CH., PLATTNER J. & ZWARGER P. 1989. Die Biotope der Probestämme im Höhenprofil „Zillertal“. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (15)–(37).
- GLATZEL G. 1988. Waldbodenzustand und Waldbodensanierung. – In: FÜHRER E. & NEUHUBER F. (Hg.), *Forschungsinitiative gegen das Waldsterben, Symposium 1988*, pp. 102–116. – Wien.
- , KATZENSTEINER K., KAZDA M., KÜHNERT M., MARKART G. & STÖHR D. 1988. Eintrag atmosphärischer Spurenstoffe in österreichische Wälder; Ergebnisse aus vier Jahren Depositionsmessung. In: FÜHRER E. & NEUHUBER F. (Hg.), *Forschungsinitiative gegen das Waldsterben, Symposium 1988*, pp. 60–72. – Wien.
- GOBL F. 1989. Mycorrhiza- und Feinwurzelausbildung von Probestämmen des Höhenprofils „Zillertal“. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (97)–(101).
- GOBOLD D. L., FRITZ E. & HÜTTERMANN A. 1988. Aluminium toxicity and forest decline. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85: 3888–3892.

- GORISSEN A. & VAN VEEN J. 1988. Temporary disturbances of translocation of assimilates in douglas firs caused by low levels of ozone and sulphur dioxide. – *Plant Physiol.* 88: 559–563.
- GRILL D., EBERMANN R., GAILHOFER M. & HALBWACHS G. 1988. Reaktionen des Pflanzenstoffwechsels im Syndrom der „neuartigen“ Waldschäden. – In: FÜHRER E. & NEUHUBER F. (Hg.), Forschungsinitiative gegen das Waldsterben, Symposium 1988, pp. 166–186. – Wien.
- GUDERIAN R., TINGEY D. T. & RABE R. 1985. Effects of photochemical oxidants on plants. In GUDERIAN R. (Ed.), *Air pollution by photochemical oxidants*, pp. 129–168. – Springer Berlin.
- HALBWACHS G. 1984. Immissionsgefährdung der Wälder. – *Allg. Forstz.* 8: 229–231.  
– & KISSER J. 1967. Durch Rauchimmissionen bedingter Zwergwuchs bei Fichte und Birke. – *Cbl. ges. Forstwes.* 84: 156–173.
- HASELWANDTER K., BERRECK M., HAUSER M. & SCHULER M. 1988. Untersuchungen der Ektomykorrhiza sowie der mikrobiellen Biomasse und Basalatmung des Rhizosphärenbodens von unterschiedlich geschädigten Fichtenbeständen auf verschiedene Bodentypen. In: FÜHRER E. & NEUHUBER F. (Hg.), Forschungsinitiative gegen das Waldsterben, Symposium 1988, pp. 201–213. – Wien.
- HAVRANEK W. M. & WIESER G. 1989. Zum Wasserhaushalt dreier Probestämme im Höhenprofil Zillertal. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (229)–(232).
- HEATH R. L. 1980. Initial events in injury to plants by air pollutants. – *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 395–431.
- ISERMANN K. 1983. Bewertung natürlicher und anthropogener Stoffeinträge über die Atmosphäre als Standortfaktoren im Hinblick auf die Versauerung land- und forstwirtschaftlich genutzter Böden. – *VDI-Berichte* 500: 307–335.
- JAKUCS P. 1988. Ecological approach to forest decay in Hungary. – *Ambio* 17/4: 267–274.
- KAISER A. 1989. Die vertikale Temperaturstruktur der Atmosphäre im Zillertal. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (49)–(61).
- KANDLER O., MILLER W. & OSTNER R. 1987. Dynamik der „akuten Vergilbung“ der Fichte: epidemiologische und physiologische Befunde. – *Allg. Forstz.* 27/28/29: 715–723.
- KAZDA M., ALBERT R., GLATZEL G., WEILGONY P. & ZVACEK L. 1988. Schadstoffstreu und Mineralstoffernährung der Bäume. – In: FÜHRER E. & NEUHUBER F. (Hg.), Forschungsinitiative gegen das Waldsterben, Symposium 1988, pp. 187–200. – Wien.
- KELLER T. & HÄSLER R. 1988. Some effects on long-term fumigation with ozone on spruce (*Picea abies* [L.] KARSTEN). – *Geo Journal* 17.2: 277–278.
- KLEIN R. M. & PERKINS T. D. 1988. Primary and secondary causes of contemporary forest decline. – *Bot. Rev.* 54 (1): 1–43.
- KÖRNER C. 1988a. Neue Erkenntnisse zur Frage der Streßbelastung des Tiroler Waldes durch den Straßenverkehr. – In: 2. Umwelttag an der Universität Innsbruck „Umwelt und Verkehr“, pp. 59–70. – Universität Innsbruck.  
– 1988b. Die Bedeutung von Wassermangel und winterlicher Schadgasbelastung für das Waldsterben. – In: FÜHRER E. & NEUHUBER F. (Hg.), Forschungsinitiative gegen das Waldsterben, Symposium 1988, pp. 127–138. – Wien.

- KREUTZER K., SCHIERL & GÖTTLICH A. 1989. Auswirkungen von saurer Beregnung und Kalkung auf Bestand, Boden und Sickerwasser – Höglwaldprojekt. In: 1. Statusseminar der PBWU zum Forschungsschwerpunkt „Waldschäden“. – Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 6: 145–154.
- KREUZIG R., GIEBEFÜGI I., BAHADIR M. & KORTE F. 1988. Konzentrationen biogener und anthropogener Kohlenwasserstoffe im Vertikalprofil eines Fichtenhochwaldes. – Forstw. Cbl. 107: 342–347.
- LANGE O. L. & CZYGAN F. C. 1989. Jahresverlauf der Chloroplastenpigmente von Fichten an einem Waldstandort im Fichtelgebirge in Abhängigkeit von Alter und Mineralstoffgehalt der Nadeln. In: 1. Statusseminar der PBWU zum Forschungsschwerpunkt „Waldschäden“. Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 6: 107–118.
- LANGENFELS-HEYSER R. 1987. Distribution of leaf assimilates in the stem of *Picea abies* L. – Trees 1: 102–109.
- LARCHER W. 1983. Physiological plant ecology. – Springer Berlin.
- 1985. Winter stress in high mountains. In: TURNER H. & TRANQUILLINI W. (Eds.), Establishment and tending of subalpine forest: Research and management. – Eidgen. Anst. Forstl. Versuchsw. Ber. 270: 11–19.
- 1987. Streß bei Pflanzen. – Naturwissenschaften 84: 158–167.
- LECHNER E. G. & BOLHÄR-NORDENKAMPF H. R. 1989. Saisonale und streßbedingte Modifikationen der photosynthetischen Kapazität von Fichten (*Picea abies*) im Höhenprofil „Zillertal“: A) Induktionscharakteristika der Chlorophyllfluoreszenz. – Phytion (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (187)–(206).
- MAGEL E. & ZIEGLER H. 1987. Die Lametta-Tracht – ein Schadsyndrom? – Allg. Forstz. 27/28/29: 731–733.
- MAGUHN J. & GÄB S. 1989. Der Einfluß organischer Peroxide auf die Photosynthese von Fichten. In: 1. Statusseminar der PBWU zum Forschungsschwerpunkt „Waldschäden“. – Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 6: 127–136.
- MAJER CH. 1989. Bodenkundliche Untersuchungen an drei ausgewählten Meßpunkten des Zillertaler Höhenprofils. – Phytion (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (39)–(47).
- MANSFIELD T. A. 1983. Movements of stomata. – Sci. Progr. Oxford 68: 519–542.
- MARTIN B. & ÖQUIST G. 1979. Seasonal and experimentally induced changes in the ultrastructure of chloroplasts of *Pinus sylvestris*. – Physiol. Plant. 46: 42–49.
- MAYER H. & RALL A. 1989. Klimatische Verhältnisse in Bayern in Hinblick auf die neuartigen Waldschäden. In: 1. Statusseminar der PBWU zum Forschungsschwerpunkt „Waldschäden“. – Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 6: 327–340.
- , KÖNIG C. & RALL A. 1988. Identifikation von Witterungsereignissen mit pflanzenphysiologischer Streßwirkung für Waldbäume. – Forstw. Cbl. 107: 131–140.
- MEHLHORN H., COTTAM D. A., LUCAS P. W. & WELLBURN A. R. 1987. Induction of ascorbate peroxidase and glutathione reductase activities by interactions of mixtures of air pollutants. – Free Rad. Res. Comm. 3/1–5: 193–197.
- MENDEL K., HOGREBE A.M.R. & ESCH A. 1989. Effect of acidic fog on needle surface and water relations of *Picea abies*. – Physiol. Plant. 75: 201–207.

- MOHR H. 1983. Zur Faktorenanalyse des „Baumsterbens“. – BIUZ 3: 74–78.
- 1984. „Baumsterben“ als pflanzenphysiologisches Problem. – BIUZ. 4: 103–110.
- MURACH D. & ULRICH B. 1988. Destabilization of forest ecosystems by acid deposition. – GeoJournal 17: 253–259.
- NEBE W., SCHIERHORN E. & ILGEN G. 1988. Rasterelektronenmikroskopische und chemische Untersuchungen von immissionsgeschädigten Fichtennadeln (*Picea abies* [L.] KARST.). – Flora 181: 409–414.
- NEUMANN M. & POLLANSCHÜTZ J. 1988. Taxationshilfe für Kronenzustandserhebungen. – Österr. Forstz. 6: 27–37.
- ÖQUIST G. 1982. Seasonal induced changes in acyl lipids and fatty acids of chloroplast thylakoids of *Pinus sylvestris*. – Plant Physiol. 69: 869–875.
- 1986. Effects of winter stress on chlorophyll organization and function in Scots Pine. – J. Plant Physiol. 122: 169–179.
- & MARTIN B. 1986. Cold climates. In: BAKER N. R. & LONG S. P. (Eds.), Photosynthesis in contrasting environments, pp. 238–293. – Elsevier Amsterdam.
- , MARTENSSON O., MARTIN B. & MALMBERG G. 1978. Seasonal effects on chlorophyll-protein complexes of pine. – Physiol. Plant. 44: 187–192.
- OSSWALD W. F., SENGER H. & ELSTNER E. F. 1987. Ascorbic acid and glutathione contents of spruce needles from different locations in Bavaria. – Z. Naturforsch. 42c: 879–884.
- PAFFRATH D. & PETERS W. 1988. Betrachtung der Ozonvertikalverteilung im Zusammenhang mit den neuartigen Waldschäden. – Forstw. Cbl. 107: 152–159.
- PFANZ H., MARTINOIA E., LANGE O.-L. & HEBER U. 1987. Flux of SO<sub>2</sub> into leaf cells and cellular acidification by SO<sub>2</sub>. – Plant Physiol. 85: 928–933.
- PISEK A. & WINKLER E. 1959. Licht- und Temperaturabhängigkeit der Kohlensäure-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* LINK), Zirbe (*Pinus Cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). – Planta 53: 532–550.
- , LARCHER W. & UNTERHOLZER R. 1967. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Netto-Assimilationen, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter. – Flora (Jena) Abt. B 157: 239–264.
- PRECHT H., CHRISTOPHERSEN J., HENSEL H. & LARCHER W. 1973. Temperature and life. – Springer Berlin.
- PSENNER R. 1988. Versauerung von Niederlagen und Gewässern durch Verkehrsemissionen. – Veröff. Univ. Innsbruck 166: 81–95.
- PUCHINGER L. & STACHELBERGER H. Standortabhängigkeit der Lipiddynamik von Fichtennadeln. – Phytion (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (233)–(253).
- REHFUESS K.-E. 1983. Walderkrankungen und Immissionen – eine Zwischenbilanz. – Allg. Forstz. 38: 601–610.
- RENHARDT U. & KÖRNER C. 1986. Hinweise zur Interpretation von Luftbelastungen. – In: 2. Umwelttag an der Universität Innsbruck „Umwelt und Verkehr“, pp. 71–80. – Universität Innsbruck.
- RITTER T., WEBER G., KOTTKE I. & OBERWINKLER F. 1989. Zur Mykorrhizaentwicklung von Fichten und Tannen in geschädigten Beständen. – BIUZ 1: 9–15.
- SAKAI A. & LARCHER W. 1987. Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. – Springer Berlin.

- SCHÄFER H., KRIEGER H. & BOSEL H. 1989. Modelling air pollution on plants, particularly on forest growth – a review. In: Conference on air pollution in Europe: Environmental effects, control strategies and policy options. Stockholm, Sweden, September 26–30, 1968: 1–13.
- SCHMIDT-VOGT H. 1986. Grundlagen der Stoffproduktion, Ökologie des Gaswechsels, Photosynthese. – In: Die Fichte, Bd. II/1, pp. 2–13. – Paul Parey Hamburg.
- SCHMUTZENHOFER H. 1989. Forstentomologische Untersuchungen der Fauna von Fichtenkronen im Höhenprofil „Zillertal“. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (63)–(67).
- SCHULZE E. D. 1989. Ergebnisse der Waldschadensforschung im Fichtelgebirge. In: 1. Statusseminar der PBWU zum Forschungsschwerpunkt „Waldschäden“. – Ges. f. Strahlenforschung, Bericht (im Druck).
- SEILER W. 1988. Die Waldschäden aus der Sicht der Luftchemie. – In: Symposium Verteilung und Wirkung von Photooxidantien im Alpenraum. 11.–15. April 1988, Garmisch-Partenkirchen. – Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 17/88: 48–75.
- SENER M. & BECK E. 1977: Kälteresistenz der Fichte. II Einfluß von Photoperiode und Temperatur auf die Struktur und die photochemischen Reaktionen von Chloroplasten. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 92: 243–259.
- & HÖPKER K. A. 1989. Einfluß der Mineralstoffernährung auf die neuartige Erkrankung (akute Vergilbung) der Fichte im Rahmen biotischer Faktorenuntersuchungen. In: 1. Statusseminar der PBWU zum Forschungsschwerpunkt „Waldschäden“. – Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 6: 61–74.
- SESTAK Z. & SIFFEL P. 1988. Changes in chloroplast fluorescence during leaf development. In: LICHTENTHALER H. K. (Ed.), Applications of chlorophyll fluorescence, pp. 85–91. – Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- SMIDT S. 1989a. Luftschadstoffmessungen am Höhenprofil „Zillertal“. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (69)–(83).
- 1989b. Messungen der nassen Freilanddeposition am Höhenprofil „Zillertal“. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (85)–(95).
- SOMERSALO S. & KRAUSE G. H. 1989. Photoinhibition at chilling temperature. – *Planta* 177: 409–416.
- SOUTHWOOD T.R.E., MAY R. M. & HASSEL M. P. 1974. Ecological strategies and population parameters. – *Am. Nat.* 108: 791–804.
- STROO H. F., REICH P. B., SCHOETTLE A. W. & AMUNDSON R. G. 1988. Effects of ozone and acid rain on white pine (*Pinus strobus*) seedlings grown in five soils. II. Mycorrhizal infection. – *Can. J. Bot.* 66: 1510–1516.
- ULRICH B. 1981. Eine ökosystemare Hypothese über die Ursachen des Tannensterbens (*Abies alba* MILL.). – *Forstw. Cbl.* 100: 228–235.
- 1983. Wirkungen auf den Boden. Stabilität von Waldökosystemen unter dem Einfluß des „sauren Regens“. – *Allg. Forstz.* 38: 670–677.
- URBACH W. 1989. Wirkung von Umweltschadstoffen (SO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, NO<sub>x</sub>) auf Photosynthese und Zellmembranen. In: 1. Statusseminar der PBWU zum Forschungsschwerpunkt „Waldschäden“. – Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 6: 195–206.
- WINTER K. 1989. Photoinhibition bei unbeschatteten Tannen (*Abies nordmanniana* L.) im Winter. In: 1. Statusseminar der PBWU zum Forschungsschwerpunkt „Waldschäden“. – Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 6: 207–214.

(302)

- ZECH W. & POPP E. 1983. Magnesiummangel, einer der Gründe für das Fichten- und Tannensterben in NO-Bayern. – Forstw. Cbl. 102: 50–55.
- ZELLNIG H. & GAILHOFER M. 1989. Feinstruktur der Chloroplasten von *Picea abies* verschiedener Standorte im Höhenprofil „Zillertal“. – Phytol. (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (147)–(161).

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: [29\\_3](#)

Autor(en)/Author(s): Bolhàr-Nordenkampf Harald Romuald, Lechner Elisabeth G.

Artikel/Article: [Synopsis streßbedingter Modifikationen der Anatomie und Physiologie von Nadeln als Frühdiagnose einer Disposition zur Schadentwicklung bei Fichte. 255-301](#)