

CO₂- und H₂O-Gaswechsel von 15 Kiefernklonen während und nach langfristiger O₃-Begasung

Wolf-Ulrich Kriebitzsch und Florian Scholz

Synopsis

Plants of 15 *Pinus sylvestris* clones were grown for 10 weeks in three open-top chambers at 300 and 150 µg O₃ m⁻³ and at ambient air respectively. CO₂ (Pn) and H₂O (E) gas exchange were compared among the clones during and after the fumigation, and in the following vegetation period. For the higher ozone concentration there are significant differences between clones for all investigated traits at almost all dates. The grand mean of all clones reveals a decrease of photosynthesis after the fumigation, followed by a continuous increase, resulting in higher rates of previously ozone treated plants in the next vegetation period. The grand mean for the transpiration rates significantly surpasses even 12 months after exposure the mean of the control. The grand mean for the transpiration ratio (water loss in relation to carbon gain) is significantly higher in the ozone treated plants than in the control, most prominent 6 months after the treatment. The range of the clonal means for photosynthesis and the transpiration ratio is high, and it varies with the dates of the measurements. Also, the ranking of the clones at different dates varies, revealing considerable genotype environment interaction. With respect to the time scale different clones show specific characteristics of response. There are genotypes which do not react on the ozone stress, some decrease others increase photosynthesis. For the transpiration ratio beneath non reacting clones there are clones with an increase, others with a decrease between 6 weeks and 6 months after fumigation. The results indicate that genotypic variation should not be neglected in eco-physiological investigations and that this investigation increases the understanding of the function of forest ecosystems under stress.

Pinus sylvestris, Ozon, genotypische Variation, zeitliche Variation, Erholungsphase, CO₂- und H₂O-Gaswechsel

ozone, genotypic variation, seasonal variation, regeneration, CO₂ and H₂O gas exchange

1. Einleitung

Untersuchungen über die Wirkung von Luftverunreinigungen auf Waldbäume beziehen sich zumeist auf quantitative Merkmale aus den Bereichen Anatomie, Physiologie oder Biochemie. Quantitative Merkmale zeigen in der Regel eine ausgeprägte Variation zwischen den untersuchten Individuen (Übersichten in SCHOLZ & al. 1989). Ursachen dieser Variation können genetische Unterschiede zwischen den Individuen sowie verschiedenartige Umweltbedingungen am jeweiligen Standort der Pflanzen sein. In geschädigten Waldbeständen kann zwischen den beiden Variationsursachen nicht unterschieden werden. Für eine solche Unterscheidung ist Pflanzenmaterial erforderlich, das nach genetischen Gesichtspunkten strukturiert wurde. Geklontes Material macht mit geeignetem experimentellem Design Aussagen über genetische Variationsursachen möglich.

Informationen über Variationsursachen sind nicht nur für genetische Fragestellungen wichtig, auch die Ergebnisse nichtgenetischer Untersuchungen lassen sich bei Kenntnis über die genotypische Variation realitätsnäher interpretieren (SCHOLZ 1989). Sowohl in genetischer wie in physiologischer Hinsicht vertieft ein Verständnis individuell unterschiedlicher Reaktionsweisen innerhalb einer Art auf identische Stresssituationen die Einsicht in die Funktion von Ökosystemen.

Untersuchungen über Variationsursachen liegen vorwiegend über einfach zu erhebende Merkmale vor, da solche Untersuchungen größere Pflanzenzahlen und somit bei aufwendig zu erhebenden Merkmalen einen hohen experimentellen Aufwand erfordern.

Um die Bedeutung der genotypischen Variation für die Wirkung von Ozon auf den Gaswechsel zu ermitteln, wurde die Reaktion von 15 Kiefernklonen in langfristigen Begasungsversuchen in open-top Kammern untersucht. Besondere Beachtung fand dabei die Erholungsphase, da LARSEN & al. (1988) an 6 Herkünften von *Abies alba* feststellten, daß insbesondere die Erholungsphase nach Begasung mit SO₂ bei den untersuchten Herkünften sehr unterschiedlich ausgeprägt war. Hier wird über eine erste Auswertung berichtet.

2. Material und Methode

Für die Untersuchungen wurden aus der Kiefernklonsammlung (*Pinus sylvestris*) des Institutes für Forstge-

Tab. 1

Photosynthese (Pn, in $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$), Transpiration (E, in $\text{mmol H}_2\text{O kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$), Transpirationskoeffizient, (TK, in $\text{g H}_2\text{O g}^{-1} \text{ CO}_2$) und Gesamtchlorophyllgehalt (Chlab, in mg Chl g^{-1}) zu den 5 Untersuchungsterminen. x_1 : Gesamtmittelwerte aller 15 Kiefernklone und prozentuale Streuung ($s_x\%$). x_2 : Gesamtmittelwerte aller Klone über die Untersuchungstermin und prozentuale Streuung ($s_x\%$). x_3 : Gesamtmittelwerte aller Klone über die Behandlungen und prozentuale Streuung ($s_x\%$). Die fettgedruckten Werte sind signifikant von der Kontrolle unterschieden ($p < 0,05$; Stichprobenvergleich nach Nemenyi). Beh. 1: $300 \mu\text{g O}_3 \text{ m}^{-3}$; Beh. 2: $150 \mu\text{g O}_3 \text{ m}^{-3}$; Beh. 3: Kontrolle

Tab. 1

Photosynthesis, (Pn, in $\mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$), transpiration (E, in $\text{mmol H}_2\text{O kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$), transpiration ratio, (TK, in $\text{g H}_2\text{O g}^{-1} \text{ CO}_2$) and chlorophyll content (Chlab, in mg Chl g^{-1}) at five dates. x_1 : Grand means of all clones and proportional standard deviation ($s_x\%$). x_2 : Grand means of all clones on the 5 dates and proportional standard deviation ($s_x\%$). x_3 : Grand means of all clones on the treatments and proportional standard deviation ($s_x\%$). The heavy type values differ significantly from values of the control treatment ($p < 0,05$). Beh. 1: $300 \mu\text{g O}_3 \text{ m}^{-3}$; Beh. 2: $150 \mu\text{g O}_3 \text{ m}^{-3}$; Beh. 3: control treatment

| | | Termin 1 | | Termin 2 | | Termin 3 | | Termin 4 | | Termin 5 | | | |
|--------------|--------|-------------|---------|-------------|---------|-------------|---------|-------------|---------|-------------|-------------|------|------|
| | | x_1 | $s_x\%$ | x_1 | $s_x\%$ | x_1 | $s_x\%$ | x_1 | $s_x\%$ | x_1 | $s_x\%$ | | |
| Pn | Beh. 1 | 51,8 | 15,1 | 38,3 | 22,3 | 18,5 | 35,6 | 46,2 | 16,1 | 46,4 | 16,9 | 40,3 | 38,6 |
| | Beh. 2 | 52,3 | 9,1 | 50,0 | 22,6 | 23,7 | 21,3 | 48,1 | 13,6 | 37,6 | 18,9 | 42,3 | 34,0 |
| | Beh. 3 | 54,5 | 12,8 | 51,6 | 17,2 | 19,3 | 26,0 | 41,5 | 28,2 | 34,1 | 28,1 | 40,2 | 42,2 |
| | x_3 | 52,8 | 20,5 | 46,7 | 27,5 | 20,6 | 38,3 | 45,3 | 24,2 | 39,4 | 31,9 | 40,9 | 38,3 |
| E | Beh. 1 | 11,6 | 20,7 | 7,41 | 25,3 | 3,20 | 38,9 | 8,42 | 23,3 | 8,19 | 22,3 | 7,74 | 46,9 |
| | Beh. 2 | 11,1 | 14,3 | 8,49 | 19,5 | 3,53 | 26,4 | 6,51 | 18,8 | 6,80 | 32,4 | 7,30 | 44,8 |
| | Beh. 3 | 10,6 | 17,9 | 8,40 | 21,1 | 2,76 | 35,8 | 5,00 | 32,0 | 5,44 | 36,9 | 6,44 | 53,3 |
| | x_3 | 11,1 | 25,3 | 8,10 | 26,9 | 3,16 | 38,6 | 6,61 | 36,3 | 6,81 | 39,5 | 7,16 | 48,7 |
| TK | Beh. 1 | 91,0 | 15,5 | 79,9 | 17,9 | 58,1 | 32,4 | 75,2 | 21,0 | 73,2 | 12,7 | 76,9 | 27,0 |
| | Beh. 2 | 87,2 | 10,9 | 71,1 | 12,7 | 60,4 | 13,5 | 55,3 | 11,5 | 73,0 | 15,4 | 69,4 | 25,1 |
| | Beh. 3 | 80,0 | 11,4 | 67,3 | 14,7 | 59,8 | 22,9 | 49,0 | 12,6 | 64,2 | 10,5 | 65,0 | 27,0 |
| | x_3 | 86,0 | 17,4 | 72,7 | 20,7 | 61,7 | 34,1 | 59,8 | 27,6 | 70,1 | 22,8 | 70,1 | 27,5 |
| Chlab | Beh. 1 | 1,65 | 22,9 | 1,69 | 23,1 | 1,69 | 23,1 | 3,33 | 14,0 | 2,20 | 24,1 | 2,11 | 34,2 |
| | Beh. 2 | 1,74 | 24,4 | 1,93 | 22,6 | 1,93 | 22,6 | 3,22 | 15,5 | 1,95 | 21,5 | 2,13 | 28,8 |
| | Beh. 3 | 1,73 | 14,4 | 1,92 | 22,1 | 1,92 | 22,1 | 3,12 | 16,7 | 1,87 | 20,1 | 2,11 | 28,3 |
| | x_3 | 1,71 | 24,6 | 1,79 | 25,3 | 1,86 | 26,9 | 3,24 | 18,8 | 2,01 | 27,4 | 2,20 | 36,4 |

netik 15 Klone mit je 6 Ramets (= Pfropflinge je Klon) aus dem nordwestdeutschen Tiefland verwendet. Je 2 Pflanzen pro Klon waren in zwei open-top-Kammern 10 Wochen lang (2.8.91 bis 15.10.91) 12h pro Tag mit O_3 angereicherter Umgebungsluft (Behandlung 1: $300 \mu\text{g O}_3 \text{ m}^{-3}$, Beh. 2: $150 \mu\text{g O}_3 \text{ m}^{-3}$) ausgesetzt. Eine dritte Kammer, durch die nur Umgebungsluft geleitet wurde, diente als Kontrolle (Beh. 3). Das Ozon wurde mit Hilfe eines Ozonisators (Typ 16G, Fa. Sander) aus reinem Sauerstoff hergestellt, der O_3 -Gehalt in den 3 open-top-Kammern mit Hilfe eines O_3 -Analysators überwacht. Die Pflanzen wurden nach der Begasung in einem Gewächshaus kalt aber frostfrei überwintert. Während

der folgenden Vegetationsperiode 1992 standen sie unter Freilandbedingungen.

Der Gaswechsel der Kiefernadeln wurde als empfindlicher Indikator für pflanzlichen Streß (LANGE & al. 1985) an 5 Terminen untersucht: während (28.8. – 7.9.91; Termin I) und am Ende (7. – 10.10.91; Termin II) der Begasung sowie 6 Wochen (25.11. – 5.12.91; Termin III), 6 Monate (9. – 13.5.1992; Termin IV) und 12 Monate (28.9.–2.10.92; Termin V) nach abgeschlossener Begasung. Die maximale Photosynthese (Pn)- und Transpirations (E)-Rate wurde bei Lichtsättigung (PAR über $1000 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) mit Hilfe eines $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Porometers (Fa. Walz, Effeltrich) be-

stimmt. Die Messungen wurden in einer begehbaren Klimakammer bei, je nach Jahreszeit, 18 bis 25 °C Lufttemperatur und ca. 70% rF Luftfeuchte durchgeführt. Der CO₂-Gehalt der Luft in der Meßkuvette wurde mit Hilfe einer CO₂-Mischanlage auf 350ppm eingestellt. Für die Messungen wurde der jüngste Nadeljahrgang der 1991 4-jährigen Pflanzen herangezogen. Für jeden Klon liegen pro Behandlungsstufe und Meßtermin 8 Meßwerte vor (2 Pflanzen je Klon pro Behandlung, 2 Zweige pro Pflanze, 2 Parallelen pro Zweig). Die Gaswechselraten wurden auf das Nadelrockengewicht bezogen. Die Umrechnung der Meßdaten erfolgte nach v. CAEMMERER & FARQUHAR (1985). An benachbarten Nadeln wurde der Chlorophyllgehalt (Chl) nach INSKEEP & BLOOM (1984) bestimmt. Signifikanzprüfungen wurden anhand des verteilungsunabhängigen Rangtestes nach Nemenyi (SACHS 1973) vorgenommen.

3. Ergebnisse

3.1 Genotypische Variation

Eine Auswertung der Daten für die verschiedenen Termine und Behandlungen als Mittelwerte der Pflanzen aller Klone insgesamt zeigt Tabelle 1. Die prozentuale Streuung ist zum Teil erheblich, sie beträgt zwischen 10 und 40%. Insbesondere zu den Terminen II und IV zeigen sich signifikante Unterschiede für die Mittelwerte über alle 15 Klone. Bei Betrachtung des unterschiedlichen Verhaltens der einzelnen Klone differenziert sich das Bild.

Für alle untersuchten Merkmale wurden zu den Untersuchungsterminen I, II, III, und V signifikante Unterschiede zwischen den Klonen festgestellt. Zum Termin IV ergaben sich bis auf die Transpiration ebenfalls für alle übrigen Merkmale signifikante Klونunterschiede.

Für die Variationsbreite der Klonmittelwerte seien einige Beispiele herausgegriffen. Sie reichte am Termin II für Pn bei der Kontrolle von 35,9 bis 61,1 $\mu\text{g CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und bei der höheren Ozonbelastung von 22,1 bis 54,9 $\mu\text{g CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$. Bezogen auf die Kontrolle variierte Pn% für die Klone in der höheren Ozonbelastung zwischen 50% und 110% (Abb. 1).

Für TK variierten die Klone zum Termin IV zwischen 41,3 und 63,6 $\text{g H}_2\text{O g}^{-1} \text{ CO}_2$ in der Kontrolle und zwischen 56,6 und 109,4 $\text{g H}_2\text{O g}^{-1} \text{ CO}_2$ unter der höheren Ozonbelastung. Für TK% ergeben sich für die Klone Werte zwischen 110% und 230% (Abb. 1).

In Abb. 1 wird am Beispiel von Pn % besonders deutlich, daß die Berücksichtigung der genotypischen Variation einen Informationsgewinn ergibt. Einzelne Klone reagieren nicht nur in unterschiedliche Maße sondern in unterschiedlicher Richtung auf die Belastung. Teils wird die Photosynthese erniedrigt, teils erhöht.

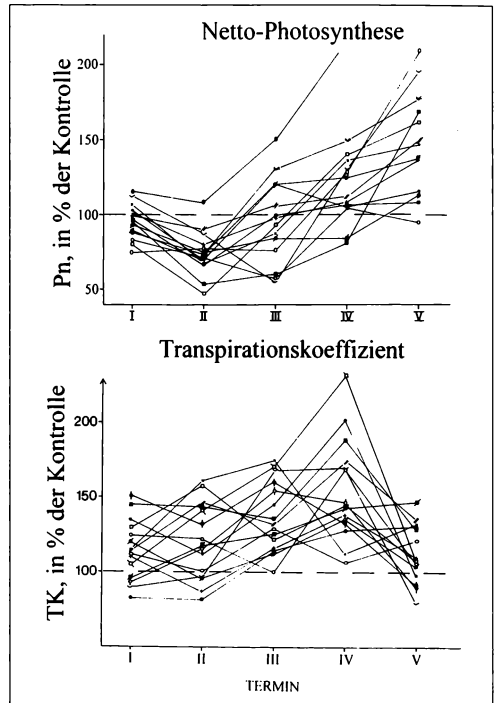


Abb. 1

Photosynthese-Rate (Pn) und Transpirationskoeffizient (TK) bei $300 \mu\text{g O}_3 \text{ m}^{-3}$ (Beh. 1) in Relation zu den Kontrolle in %. Mittelwerte der 15 Klone an den 5 Untersuchungsterminen.

Fig. 1

Photosynthesis (Pn) and transpiration ratio (TK) at $300 \mu\text{g O}_3 \text{ m}^{-3}$ (Beh. 1) in percentage of the control. Means of 15 clones at the 5 measuring dates.

3.2 Zeitliche Variation

Die erhobenen Merkmale zeigen zu den verschiedenen Zeitpunkten eine unterschiedliche Ausprägung, die dem üblichen Jahresgang folgen. Die Abb. 2 u. 3 veranschaulichen wiederum die Mittelwerte über die Pflanzen aller Klone jeweils für die unterschiedlichen Behandlungen ohne Differenzierung für die verschiedenen Klone.

Die mittleren Chlorophyllgehalte zeigen zu keinem Untersuchungstermin signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen.

Trotz der Nivellierung der genotypischen Unterschiede zwischen den Klonen zeigt der Transpirationskoeffizient TK mit Ausnahme des Termins III für die höhere Ozonbelastung eine signifikante Erhöhung gegenüber der Kontrolle. Die mittlere Pn-Rate hingegen reagiert uneinheitlich, sie ist nach Abschluß der Begasung (Termin II) signifikant erniedrigt, zum Abschluß der nachfolgenden Vegetationsperiode (Termin V) signifikant erhöht.

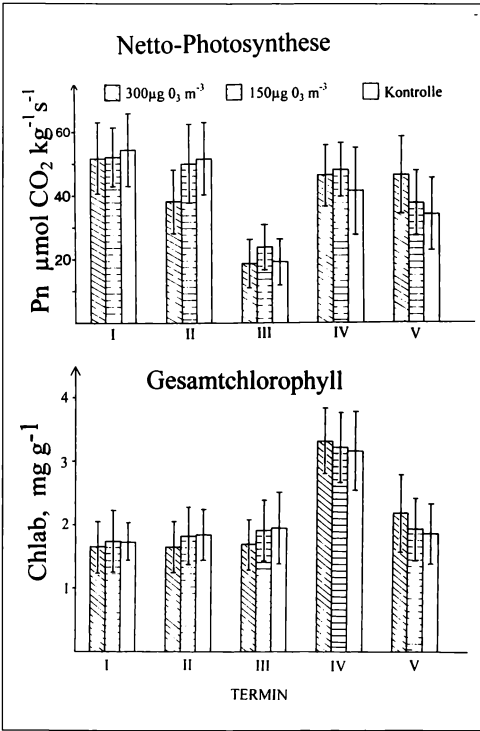


Abb. 2
Photosynthese und Chlorophyllgehalt der Nadeln während der 5 Untersuchungstermine. Gesamtmittelwerte über alle 15 Klone und ihre Standardabweichungen.

Fig. 2
Photosynthesis and chlorophyll content of the needles at the 5 measuring dates. Grand means of all 15 clones and standard deviation.

3.3 Genotyp-Umweltinteraktion

Mit dem Fortschreiten der Jahreszeit durchlaufen die Pflanzen unterschiedliche Umweltsituationen. Insofern können Messungen zu verschiedenen Zeiten als Messungen nach Ablauf verschiedener Umweltsituationen aufgefaßt werden. Verschiedene Genotypen zeigen hinsichtlich der Ausprägung bestimmter quantitativer Merkmale in unterschiedlichen Umwelten meist eine unterschiedliche Rangfolge. Diese Genotyp-Umwelt Interaktion besagt, daß hinsichtlich eines bestimmten gemessenen Merkmals dessen Ausprägung durch unterschiedliche Umweltbedingungen bei verschiedenen Genotypen unterschiedlich modifiziert wird.

Abbildung 1 zeigt Genotyp-Umwelt Interaktion auch für Photosynthese und Transpirationskoeffizient (Pn bzw. TK der höheren Ozonbelastung in % der Kontrolle). Im Mittel zeigt die Kurvenschar für Pn%

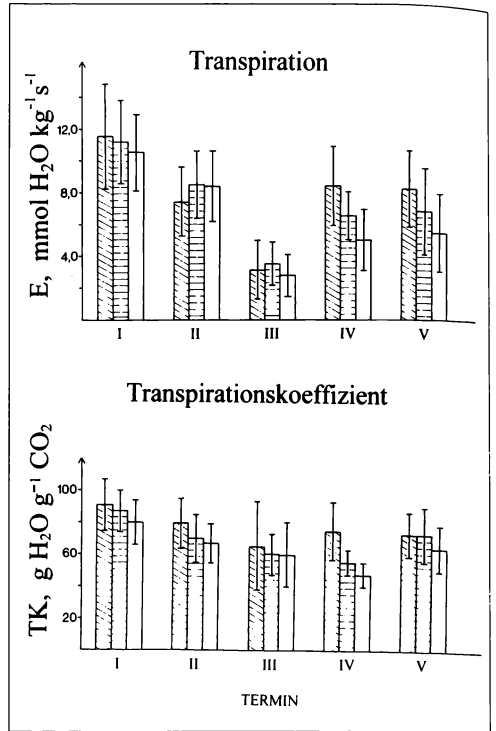


Abb. 3
Transpiration und Transpirationskoeffizient während der 5 Untersuchungstermine. Gesamtmittelwerte über alle 15 Klone und ihre Standardabweichungen.

Fig. 3
Transpiration and transpiration ratio at the 5 measuring dates. Grand means of all 15 clones and standard deviation.

zum Ende der Begasung eine Abnahme sowie nach Abschluß der Begasung einen fortwährenden Anstieg der Photosynthese, bis 12 Monate nach Begasungsabschluß. TK% liegt während und zum Ende der Begasung im Mittel etwas über 100, steigt bis 6 Monate nach der Begasung an und erreicht nach 12 Monaten wieder das Niveau wie während der Begasung.

Auffällig ist die Variationsbreite der Reaktion der einzelnen Klone sowie die Zunahme der Variationsbreite insbesondere zu jenen Zeitpunkten, an denen die Abweichung der Begasung von der Kontrolle im Mittel am stärksten ist.

Die Überschneidungen der Linien für die einzelnen Klone zeigen eine ausgeprägte Genotyp-Umwelt Interaktion. Dabei fällt auf, daß einzelne Klone ganz unterschiedlich auf die Belastung reagieren. Offenbar sind bei den verschiedenen Genotypen bei gleichartiger Belastung unterschiedliche Responsestrategien realisiert.

4. Diskussion

Die zeitliche Variation der gemessenen Parameter ist neben der genotypischen Variation für die Beurteilung der O₃-Wirkung von großer Bedeutung. Der Gaswechsel der Kiefer unterliegt einem ausgeprägten Jahresgang (KÜNSTLE & ULLRICH 1976, GREVE & al. 1992). Dieser Jahresgang macht sich insbesondere am 3. Untersuchungstermin Anfang Dezember 1991 bemerkbar. Ein früher Wintereinbruch mit leichtem Frost im November hatte die Pflanzen bereits in die Winterruhe versetzt, sodaß Photosynthese und Transpiration auf sehr niedrige Werte abgesunken waren. Eventuelle Wirkungen der unterschiedlichen Behandlungen sind an diesem Termin aufgrund des geringen winterlichen Stoffwechsels nicht zu erkennen.

Von Bedeutung für die Diagnose der Schädigung von Ozon auf die Pflanzen ist auch die zeitlich verschobene Reaktion der Photosynthese und der Transpiration auf die Begasung. RICHARDSON & al. (1992) berichten von einer irreversiblen Schädigung der Photosyntheseraten und des Pigmentgehaltes in den Nadeln von *Pinus taeda*. Auch FÜHRER & al. (1993) zeigen bei *Picea abies* eine O₃-Schädigung der Photosynthese, die noch im Jahr nach der Begasung nachweisbar ist. Derartige irreversible Schädigungen treten allerdings erst bei relativ hohen Begasungsraten auf. Für den Ausprägungsgrad einer Schädigung ist dabei offenbar die kumulative O₃-Belastung von Bedeutung (GROSS & WAGNER 1992, FÜHRER & al. 1993).

WILLENBRINK & SCHATTEN (1993) berichten von Langzeitbegasungen mit realitätsnahen O₃-Konzentrationen mit *Picea abies*. Eine Pn-Hemmung wird ähnlich wie bei der Kiefer erst nach mehrwöchiger Exposition mit 400 µg O₃ m⁻³ beobachtet, während die Exposition mit 200 µg O₃ m⁻³ keine signifikante Wirkung zeigt. Die Pn-Hemmung war zunächst von Erholungsphasen unterbrochen. Hierfür können Reparaturmechanismen ursächlich sein (s.a. ELSTNER & OSWALD 1984, HEBER & al. 1987), die wirksam sind, bis eine für eine dauerhafte Störung ausreichende Dosis erreicht ist. Die Zellmembranen scheinen primärer Angriffsort des Ozons zu sein; die Hemmung der Photosynthese wird dagegen als sekundäre Wirkung angesehen (FÜHRER & al. 1993).

Hierin können die beobachtete Entkopplung der O₃-Wirkung auf Photosynthese und Transpiration sowie der von Beginn der Messungen an beobachtete Anstieg des Transpirationskoeffizienten ihre Erklärung finden. Während eine anfängliche Pn-Hemmung reparabel und daher im Jahr nach der Begasung nicht mehr nachweisbar ist, sind die Membranschädigungen offenbar irreversibel. Sie führen zu einer Einschränkung des stomatären Regelungsvermögens (MAIER-MÄRKER & KOCH 1992, GÜNTHARDT-GEORG & al. 1993) und zu steigenden Transpira-

tionsraten. Auch WALLIN & SKÄRBY (1992) berichten von einer veränderten Kopplung zwischen Photosynthese und stomatärer Leitfähigkeit bei *Picea abies* infolge O₃-Begasung. Der Wasserverbrauch der Bäume steigt in Relation zu ihrem CO₂-Gewinn, insbesondere bei hoher Transpirationsbelastung während trocken-heißen Perioden. DAVIDSON & al. (1992) berichten dementsprechend von Perioden mit hohen O₃-Konzentrationen, die von hohen Wasserdefiziten in Buchenblättern begleitet sind.

Untersuchungen über die Funktion von Waldökosystemen und ihre Beeinträchtigung durch anthropogenen Stress befassen sich zumeist mit Stoff- und Energieflüssen. Inzwischen findet auch die diesen Flüssen zugrundeliegende populationsgenetische Struktur bei Ökosystemuntersuchungen stärkere Beachtung sowie Eingang in systemanalytische Arbeiten (DEGEN & SCHOLZ 1994).

Neben diesem populationsgenetischen Aspekt ist die genetisch bedingte Variation der Ausprägung quantitativer Merkmale zu berücksichtigen. So sinnvoll es ist, etwa für Zwecke der Bioindikation oder für die Vergleichbarkeit von Untersuchungsergebnissen durch Verwendung von Pflanzen eines Klons die genetische Variation auszuschalten, so notwendig ist es, die genetische Variation als einen eigenen Untersuchungsgegenstand zu wählen. Einerseits liefert sie einen Beitrag zur Erklärung der oft unterschiedlichen Ergebnisse innerhalb anderer Disziplinen. Andererseits ist die angemessene Berücksichtigung der genetischen Variation eine Voraussetzung dafür, daß ökophysiologische Waldwachstumsmodelle die Realität richtig abbilden (SCHÄFER & al. 1992, SLOBODA & PFREUNDT 1989). Genetisch bedingte Variation der Reaktion auf Luftverunreinigungen ist für zahlreiche einfach zu erhebende Merkmale belegt (KARNOSKY & al. 1988). Mit der vorliegenden Arbeit wird sie für physiologische Merkmale nachgewiesen. Die Bedeutung der festgestellten individuell unterschiedlichen Strategien der Reaktion auf Stress für die Persistenz von Waldökosystemen liegt auf der Hand. Heterogene Antworten bieten größere Sicherheit für Überleben und Reproduktion der Population.

Literatur

- CAEMMERER v., S. & G.D. FARQUHAR, 1981: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. – *Planta* 153: 376 – 387.
- DAVIDSON, S.R., ASHMORE, M.R. & C. GARRETY, 1992: Effects of ozone and water deficit on the growth and physiology of *Fagus sylvatica*. – *Forest Ecology and Management* 51: 187 – 193.
- DEAN, T.J. & J.D. JOHNSON, 1992: Growth response

- of young slash pine trees to simulated acid rain and ozone stress. – Can.J.For.Res. 22: 839 – 848.
- DEGEN, B. & F.SCHOLZ, 1994: Wirkungen der Luftverunreinigen auf Waldökosysteme – ein systemanalytischer Ansatz aus der Sicht der ökologischen Genetik. – In: KUTTLER, W. & M. JOCHIMSEN, (eds.): Immissionsökologische Forschung im Wandel der Zeit. – Essener Ökologische Schriften 4: 79 – 99.
- ELSTNER, E.F. & W.FOSWALD, 1984: Fichtensterben in »Reinluftgebieten«: Strukturresistenzverlust. – Naturwiss.Rdsch. 37/2: 52 – 61.
- FÜHRER, G., PAYER, H.-D. & H.PFANZ, 1993: Effects of air pollutants on the photosynthetic capacity of young Norway spruce trees. Response of single needle age classes during and after different treatments with O₃, SO₂, or NO₂. – Trees 8: 85 – 92.
- GREVE, A., LEUSCHNER, Ch. & W.U.KRIEBITZSCH, 1992: Ökophysiologische Untersuchungen in einem Heide-Anflugwald auf armen Sanden der Lüneburger Heide. I. CO₂-Gaswechsel von *Betula pendula* und *Pinus sylvestris* unter natürlichen Bedingungen. – Verh.Ges.Ökol. 21:143 – 147.
- GROSS, K. & E.WAGNER, 1992: Methodische Probleme bei Begasungsexperimenten mit Ozon: Abhängigkeit des Gaswechsels und der Ozonaufnahme junger Fichten von der Lufttemperatur, der Ozonkonzentration und der Art der Ozonherstellung. – Allg.Forst.-u.J.-Ztg. 163: 133 – 138.
- GÜNTHARDT-GEORG, M.S., MATYSSEK, R., SCHEIDEGGER, Ch. & Th.KELLER, 1993: Differentiation and structural decline in the leaves and bark of birch (*Betula pendula*) under low ozone concentrations. – Trees 7: 108 – 114.
- HEBER, U., LAISK, A., PFANZ, H. & O.L. LANGE, (1987): Wann ist SO₂ Nährstoff und wann Schadstoff? – AFZ 42: 700 – 705.
- INSKEEP, W.S. & P.R.BLOOM, 1985: Extinction coefficients of chlorophyll A and B on N,N-Dimethylformamide and 80% acetone. – Plant Physiol. 77: 438 – 485.
- KARNOWSKI, D.F., BERRANG, P.C., SCHOLZ, F. & J.P.BENNETT, 1989: Variation in and natural selection for air pollution tolerances in trees. – In: SCHOLZ, F., GREGORIUS, H.-R. & D.RUDIN (eds.): Genetic effects of air pollutants in forest tree populations. – Springer, Berlin/Heidelberg/New York: 29 – 37.
- KÜNSTLE, E. & H.ULLRICH, 1976: Vergleichende Gaswechselformen an der Gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und Schwarzkiefer (*Pinus nigra* Arn.) unter den Extrembedingungen des Sommers 1975 im oberrheinischen Trockengebiet. – Allg.Forst.-u.J.-Ztg. 147: 65 – 68.
- LARSEN, J.B., QIAN, X.M., SCHOLZ, F. & I.WAGNER, 1988: Ecophysiological reactions of different provenances of European Silver fir (*Abies alba* Mill.) to SO₂ exposure during winter. – Eur.J.For.Path. 18: 44 – 50.
- MAIER-MAERCKER, U. & W.KOCH, 1992: The effect of air pollution on the mechanism of stomatal control. – Trees 7: 12 – 25.
- QUI, Z., CHAPPELKA, A.H., SOMERS, G.L., LOCKABY, B.G. & R.S.MELDAHL, 1992: Effects of ozone and simulated acidic precipitation on above- and belowground growth of loblolly pine (*Pinus taeda*). – Can.J.For.Res. 22: 582 – 587.
- SACHS, L. 1973: Angewandte Statistik. – Springer, Berlin/Heidelberg/New York: 545S.
- SCHÄFER, H., BOSSEL, H. & H.KRIEGER, 1992: Aktuelle Trends bei der Modellierung von Baumwachstum und Bestandesentwicklung. – Forstarchiv 63: 59 – 66.
- SCHOLZ, F., GREGORIUS, H.-R. & D.RUDIN, 1989: Genetic effects of air pollutants in forest tree populations. – Springer, Berlin/Heidelberg/New York: 201 S.
- SCHOLZ, F. 1989: Genetic research in forest decline, implication for nongenetic investigations. – In: BUCHER, J.B. & I.BUCHER-WALLIN (eds.): Air pollution and forest decline, Proc. 14th Meeting for specialists in air pollution effects on forest ecosystems, IUFRO p.2.05., Interlaken, Switzerland, Oct. 2–8, 1988. Birmensdorf: 325 – 328.
- SLOBODA, B. & J.PFREUNDT, 1989: Baum und Bestandeswachstum. Ein systemanalytischer Ansatz mit Versuchsplanungskonsequenzen für die Durchforstung und Einzelbaumentwicklung. – SekEkuDVFFA, Attendorn 1989.
- TEMPLE, P.J., RIECHERS, G.H., MILLER, P.R. & R.W. LENNOX, 1993: Growth responses of ponderosa pine to long-term exposure to ozone, wet and dry acidic deposition, and drought. – Can.J.For.Res. 23: 59 – 66.
- WALLIN, G. & L.SKÄRBY, 1992: The influence of ozone on the stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis in Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst., exposed to soil moisture deficit. – Trees 6: 128 – 136.
- WILLENBRINK, J. & Th. SCHATTEN, 1993: CO₂ Fixierung und Assimilatverteilung in Fichten unter Langzeitbegasung mit Ozon. – Forstw.Cbl. 112: 50 – 56.

Adressen

- Dr. Wolf-Ulrich Kriebitzsch
 Institut für Weltforstwirtschaft,
 Dr. Florian Scholz, Institut für Forstgenetik,
 Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft,
 Leuschnerstr. 91, 21031 Hamburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [24_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Kriebitzsch Wolf-Ulrich, Scholz Florian

Artikel/Article: [C02- und H2O-Gaswechsel von 15 Kiefernklonen während und nach langfristiger O3-Begasung 313-318](#)