

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 141 (1990)

Heft: 8

Artikel: Ozonwirkungen auf den verschiedenen Organisationsebenen in Holzpflanzen

Autor: Matyssek, Rainer / Keller, Theo / Günthardt-Goerg, Madeleine S.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-765006>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 30.03.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Ozonwirkungen auf den verschiedenen Organisationsebenen in Holzpflanzen

(Ergebnisse aus der laufenden Bioindikationsforschung
an der WSL)

Oxf.: 425.1:181.45:161.1

Von *Rainer Matyssek, Theo Keller, Madeleine S. Günthardt-Goerg*
(Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft [WSL], CH-8903 Birmensdorf)

Einführung

Der vorliegende Aufsatz berichtet über das wissenschaftliche Konzept und die Untersuchungen des derzeit an der WSL durchgeführten Forschungsprojektes «Bioindikationen von Holzpflanzen unter Immissionsstress». Detaillierte Ergebnisdarstellungen und -vergleiche mit der heute bekannten Fachliteratur sind zur Veröffentlichung in öko-physiologischen Fachzeitschriften in Vorbereitung.

Was ist unter Bioindikationen zu verstehen?

Bioindikationen sind im weitesten Sinne «Lebensäusserungen» (Reaktionen) von Organismen auf Umweltfaktoren. Die Bioindikationsforschung ist somit generell auf die ökologischen Beziehungen zwischen Lebewesen und Umwelt ausgerichtet. An der WSL wird das Verhalten von Holzpflanzen gegenüber Luftschadstoffen (Immissionen) untersucht, um Grundlagen zur Diskussion von Waldschäden beizutragen. Dieser Anspruch wird in Labor und Freiland durch kontrollierte Begasungsexperimente verfolgt, in denen Versuchsbäume «umweltrelevanten» (ähnlich den in heutiger Umgebungsluft vorherrschenden) Schadgasregimen während mindestens einer Vegetationsperiode ausgesetzt werden. Ziel ist, die Prinzipien von Schadgaswirkungen (derzeit Ozon) auf Holzpflanzen unter definierten Bedingungen exemplarisch darzustellen.

Eine solche Zielsetzung umfasst das Erkennen von Veränderungen und Reaktionen (passiven und aktiven Bioindikationen) in Struktur und Funktion von Holzpflanzen, einschliesslich der Frage nach der Spezifität von sichtbaren





Abbildung 1. Blattverfärbungen in Aspe (*Populus tremula*), a–d, und Birke (*Betula pendula*), e–i.

Aspe: Kontrollblatt (a), mittlere (b) und starke Ozonschädigung (c), Nährstoffmangelsymptom (d).

Birke: Kontrollblatt (e), beginnende (f), mittlere (g) und starke Ozonschädigung (h), herbstliche Vergilbung (i).

Symptomen. Oft sind letztere wenig spezifisch hinsichtlich der sie verursachenden Faktoren. So können verschiedene natürliche Stressfaktoren, aber auch Immissionsstress, nach ähnlichen Vergilbungsabläufen zu vorzeitigem Blattabwurf und reduzierter Biomasseproduktion führen (*Abbildung 1*).

Die abgebildeten ozonexponierten Blätter von Aspe und Birke zeigen die oft als typisch beschriebene (*Abbildungen 1 b, c* und *g, h*), von Nährstoffmangelsymptomen (*d*) und herbstlicher Vergilbung (*i*) sich unterscheidende gelblich-bräunliche Verfärbung, auch «Bronzefärbung» genannt. Das Ausmass dieser Verfärbung variiert je nach Pflanzenart, Entwicklungszustand des Blattes und Jahreszeit. Insbesondere ist die frühe Blattschädigung (*f*) oft von sehr unspezifischen sichtbaren Symptomen (punktförmige gelbe Flecken und Nekrosen) begleitet, die meist nur im Vergleich mit Kontrollblättern aus Reinluftbehandlungen auffallen. Gelegentlich fehlt die Bronzefärbung völlig, so dass Blattwurf nach scheinbarer «Vertrocknung» einsetzt.

Anforderungen an die Bioindikationsforschung

Infolge der oben geschilderten Sachverhalte muss die heutige Bioindikationsforschung eine Analyse pflanzlicher Stoffwechselmechanismen und Reaktionsmuster anstreben, die parallel zu sichtbaren Symptomen ablaufen oder zu letzteren geführt haben. Auf diese Weise lassen sich kausale (ursächliche) Beziehungen zwischen pflanzlichem Verhalten und einwirkenden Schadstoffen auch bei wenig spezifischen sichtbaren Symptomen erarbeiten. Veränderte pflanzeninterne Mechanismen bei Fehlen sichtbarer Symptome können «latente Veränderungen» genannt werden. Diese Bezeichnung ist objektiver als der Begriff «latente Schädigung», um so mehr als bei geringen Stoffwechseländerungen der wissenschaftliche Nachweis einer Beeinträchtigung der langfristigen pflanzlichen Existenz oder Produktion schwierig ist. Gesicherte Kausalanalysen pflanzlichen Verhaltens unter Immissionsstress sollen schliesslich die Auswahl geeigneter Holzpflanzenarten als Bioindikatoren für Umweltbelastungen ermöglichen.

Die Analyse der Prinzipien von Schadstoffwirkungen in Holzpflanzen erfordert den Einsatz «moderat» schadstoffempfindlicher Arten als Versuchsobjekte. Denn hohe Stressempfindlichkeit und schneller pflanzlicher Zusammenbruch genauso wie weitgehende Unempfindlichkeit verhindern eine detaillierte kausale Stressanalyse. Bezüglich Ozon haben sich Genotypen von Birke und Pappel für exemplarische Untersuchungen als besonders geeignet erwiesen. Es sind dies ausserdem für die notwendigen Analysetechniken «methodisch unkomplizierte» Pflanzen. Untersuchungen an solchen Pflanzen schaffen Voraussetzungen für eine spätere effiziente Überprüfung gefundener Wirkmechanismen von Immissionen an «methodisch schwierigen» Holzpflanzen (zum Beispiel Koniferen) oder an wenig empfindlichen Arten.

Pflanzliche Organisationsebenen

hinsichtlich Struktur und Funktion

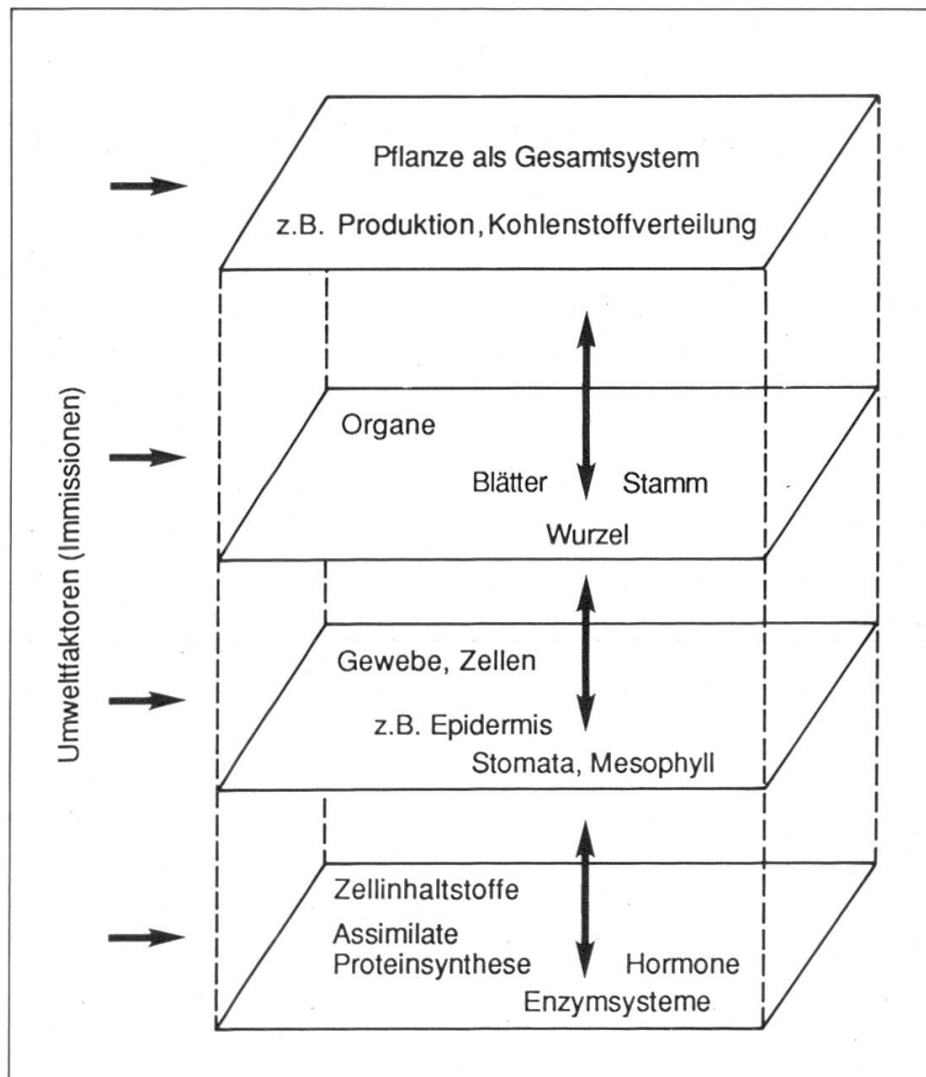


Abbildung 2. Eine Pflanze kann man sich aus den (mindestens) vier gezeigten Organisationsebenen aufgebaut vorstellen. Die Wechselwirkungen zwischen den Ebenen bilden die Kausalität von Prozessen in den einzelnen Ebenen. Umweltfaktoren und somit auch Immissionen können auf jede dieser Ebenen einwirken.

Das den durchgeführten Untersuchungen zugrundeliegende Forschungsmodell

Schadstoffe können auf die verschiedenen Organisationsebenen der pflanzlichen Biologie einwirken (Abbildung 2). Solche Ebenen sind der subzelluläre Bereich (Zellinhaltsstoffe, Enzymsysteme), Zellen und Gewebe, Organe (Blatt, Stamm, Wurzel) und, diese Ebenen zusammenfassend, die Pflanze als Gesamtsystem. Die Ebenen stehen über Wechselwirkungen im Stoffwechsel direkt und indirekt miteinander in Beziehung, was eine Verknüpfung von Stressbefunden auf den verschiedenen Organisationsebenen ermöglicht. Ein diese verschiedenen

Ebenen berücksichtigender «ganzheitlicher» Untersuchungsansatz beschränkt sich daher nicht auf die meist wenig aussagekräftige Betrachtung isolierter pflanzlicher Einzelreaktionen, sondern führt zu einem umfassenden kausalen Verständnis immissionsbedingter Veränderungen in Struktur und Funktion der gesamten Pflanze.

Die folgenden Ergebnisse aus einem laufenden Forschungsprogramm sollen Wege zu einer solchen Kausalanalyse aufzeigen. In einem Begasungsexperiment (in der Freiland-Begasungsanlage der WSL, Birmensdorf) wurden Birkenstecklinge gleichen Erbgutes (*Betula pendula*) kontinuierlich während einer ganzen Vegetationsperiode ozonbelasteter Luft ausgesetzt. Ozon wurde aus reinem Sauerstoff erzeugt und gefilterter Aussenluft beigemischt. So entstanden neben der Nullvariante (Kontrolle) die Konzentrationen 0,050, 0,075 und 0,100 ppm (ppm = ml/m³).

Im Vergleich zu diesen Begasungen lag die mittlere Ozonkonzentration der Birmensdorfer Umgebungsluft während der Messperiode (Mai bis September 1989) bei etwa 0,035 ppm mit Spitzenwerten von 0,107 ppm (P. Bleuler, persönliche Mitteilung).

Ergebnisse

Die Blattorgane bestimmen die oberirdische pflanzliche Oberfläche und bieten damit Immissionen eine grosse Angriffsfläche, bilden aber zugleich das «Produktionskapital» der Pflanze. Schädigungen auf Blattebene (*Abbildung 2*) beeinträchtigen daher unmittelbar die pflanzliche Produktion. Für eine Schadiagnose der im folgenden auf Organebene schwerpunktmässig betrachteten Blätter bieten sich Gaswechselfmessungen an. Solche Messungen untersuchen ganze, an der Pflanze verbleibende Blätter als «funktionelle Einheiten» hinsichtlich CO₂-Aufnahme (CO₂-Assimilation im Prozess der Photosynthese) und gleichzeitiger Wasserdampfabgabe (Transpiration).

Die im folgenden präsentierten ozonbedingten Funktionsstörungen der Blätter setzten stets zusammen mit sichtbaren, allerdings sehr frühzeitigen und unspezifischen Symptomen ein (vereinzelte kleine gelbe Flecken, siehe *Abbildung 1 f*). Erst bei fortschreitender Ozonexposition entwickelte sich in den Birkenblättern die meist für Ozonschädigung typische Bronzefärbung (*Abbildung 1 b, g*).

Der Gasaustausch der Blätter

In ungeschädigten Birkenblättern nimmt die CO₂-Aufnahmerate mit steigender Lichtstärke bis zu einem Maximum zu ($A_{\max}$ = maximale CO₂-Aufnahmerate), ab dem die Photosynthese «lichtgesättigt» ist (*Abbildung 3*,

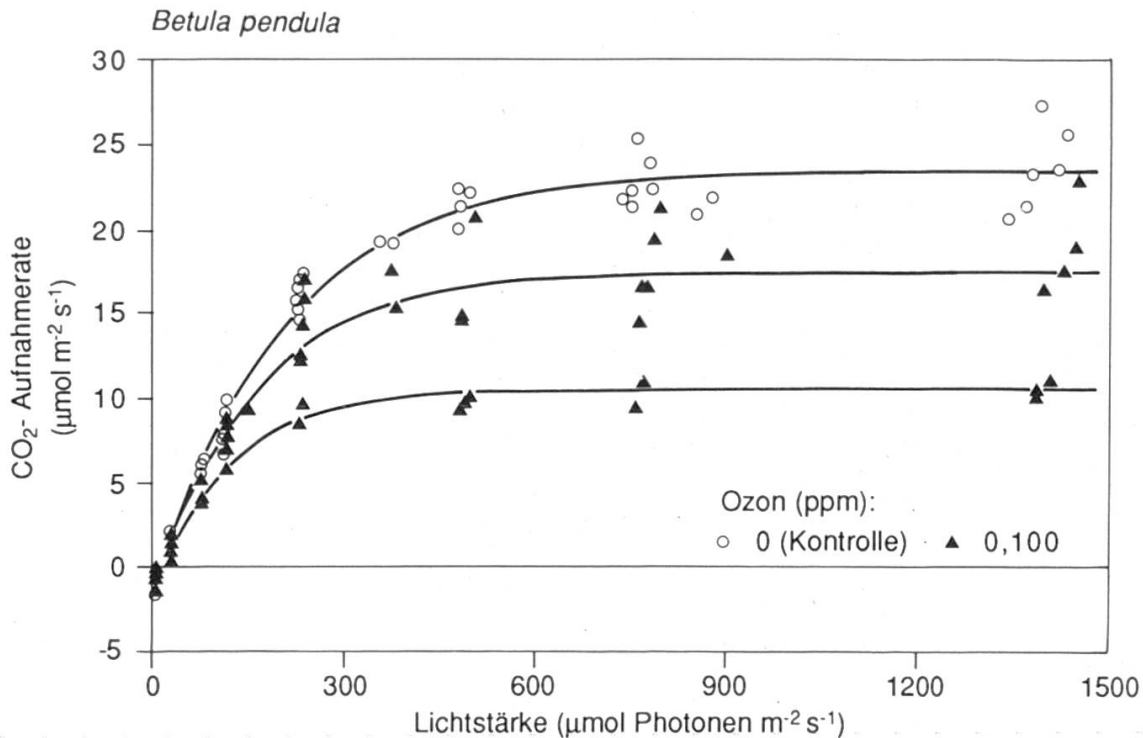


Abbildung 3. Die CO₂-Aufnahmerate des Blattes in Abhängigkeit von der Lichtstärke. Die Messungen wurden bei erhöhter CO₂-Konzentration (etwa 1500 ppm) der Umgebungsluft durchgeführt, um den Einfluss der Spaltöffnungen auf die CO₂-Versorgung des Mesophylls auszuschalten. Dadurch wird eine unmittelbare Diagnose des Mesophyllstoffwechsels gegenüber Lichtänderungen ermöglicht. Die drei Kurvenzüge mitteln ähnliche Lichtabhängigkeiten der CO₂-Aufnahme von Einzelblättern auf verschiedenen Pflanzen.

Kontrolle). Bei Ozonstress beginnt $A_{\max}$ stärker zu sinken als die CO₂-Aufnahmerate unterhalb des Sättigungsbereiches (Abbildung 3). Diese Veränderungen bewirken eine bereits bei niedrigeren Lichtstärken lichtgesättigte Photosynthese als in den Kontrollblättern. Ozongeschädigte Blätter können somit hohe Lichtintensitäten für die Produktion nicht mehr voll ausnützen.

Neben der Lichtabhängigkeit wird die CO₂-Aufnahmerate auch durch das Nutzungsvermögen der CO₂-Konzentration in der Luft bestimmt. Mit zunehmender CO₂-Konzentration in den Lufträumen des Blattes (Interzellularen) wird in der Kontrolle ebenfalls $A_{\max}$ erreicht (Abbildung 4), die Ozonschädigung äußert sich dagegen sowohl in fallender maximaler als auch unterhalb der CO₂-Sättigung stark abnehmender CO₂-Aufnahmerate (Abbildung 4). Unter natürlicher Umgebungsluft (CO₂-Konzentration = 340 ppm) liegt die CO₂-Konzentration der Blattinterzellularen im Bereich der abnehmenden Kurvensteigung der photosynthetischen CO₂-Abhängigkeit (Abbildung 4, Pfeil). Somit wird deutlich, dass unter Ozonstress auch die verschlechterte CO₂-Nutzung der Umgebungsluft die pflanzliche Produktion begrenzt.

Parallel zu den Veränderungen in Abbildung 4 erhöht sich der Quotient «Blatt-Transpirationsrate» zu CO₂-Aufnahmerate», das heisst, die «Kosten-Nutzen-Bilanz» des Blattes hinsichtlich Wasserverbrauch pro Kohlenstoff-

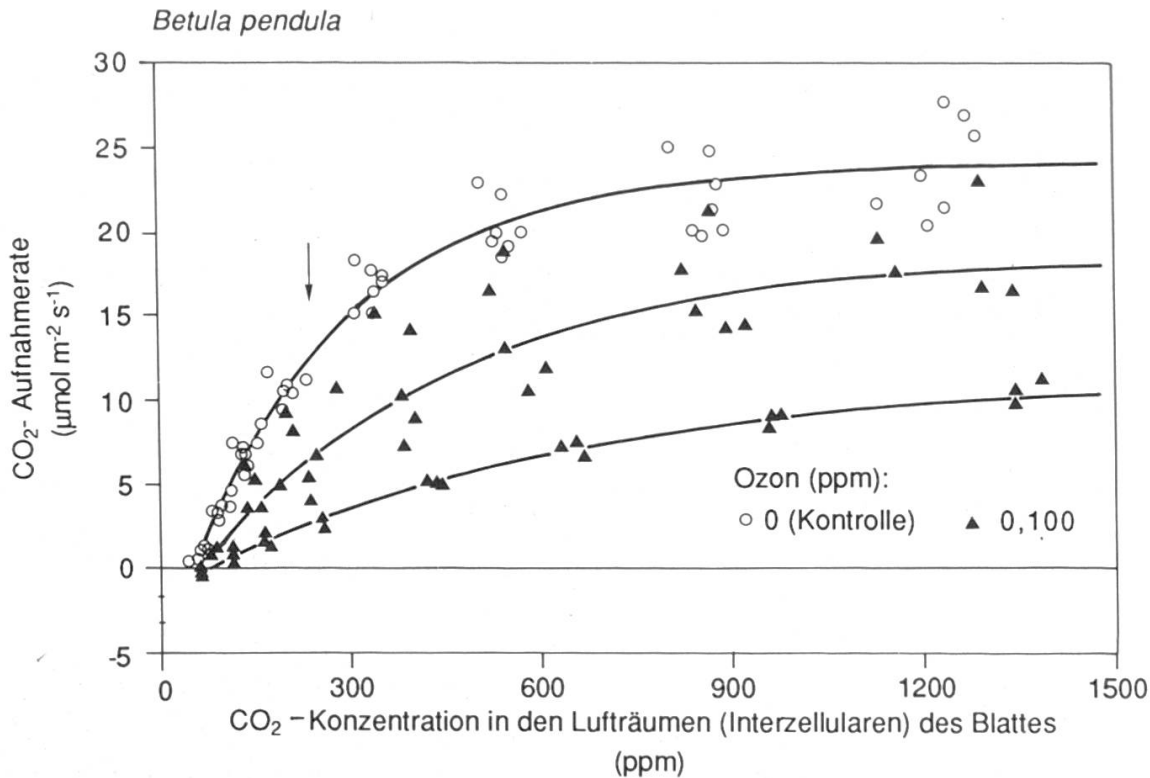


Abbildung 4. Die CO₂-Aufnahmerate des Blattes in Abhängigkeit von der CO₂-Konzentration in den Lufträumen des Blattmesophylls (den Blattinterzellularen). Alle Messungen wurden bei licht-gesättigter CO₂-Aufnahme und den Gaswechsel nicht limitierender Temperatur und Luftfeuchte durchgeführt. Gemittelte Kurven ähnlich Abbildung 3; der Pfeil gibt den Bereich der CO₂-Konzentration in den Blattinterzellularen an, wenn sich das Blatt in natürlicher Umgebungsluft (CO₂-Konzentration = 340 ppm) befindet.

gewinn verschlechtert sich unter Ozonstress! Wie kommt es zu diesem Effekt? Die Blätter aller höheren Pflanzen besitzen bewegliche «Poren» (Spaltöffnungen = Stomata), die abhängig von pflanzeninternen Faktoren und Witterungseinflüssen das einströmende CO₂ und den zugleich austretenden Wasserdampf kontrollieren (Abbildung 5). Die Spaltöffnungsbewegungen («stomatäre Regulation») verhindern so ein Austrocknen des Blattes. Sie lassen sich aus den Gaswechsellmessungen als Änderung in der «stomatären Leitfähigkeit» des Blattes für Wasserdampf ermitteln. Diese Leitfähigkeit ist in voll entwickelten Blättern ein Mass für die «mittlere Öffnungsweite» der Stomata. In Abbildung 6 ist die CO₂-Aufnahmerate unter natürlicher CO₂-Konzentration der Luft gegen die gleichzeitig herrschende stomatäre Leitfähigkeit aufgetragen. Die Ozoneinwirkung lässt beide Grössen sinken; jedoch nimmt die CO₂-Aufnahmerate stärker ab als der Öffnungsgrad der Stomata – und damit als die Transpirationsrate. So erhöht sich der Quotient «Wasserverbrauch pro CO₂-Gewinn», obwohl CO₂-Aufnahmerate und Transpirationsrate sinken.

Da gemessene CO₂-Aufnahmeraten die Differenz zwischen CO₂-bindenden und -abgebenden Prozessen im Blatt darstellen, könnte eine abnehmende CO₂-Aufnahme die Folge einer erhöhten Blattatmung (= CO₂-Abgabe) sein.

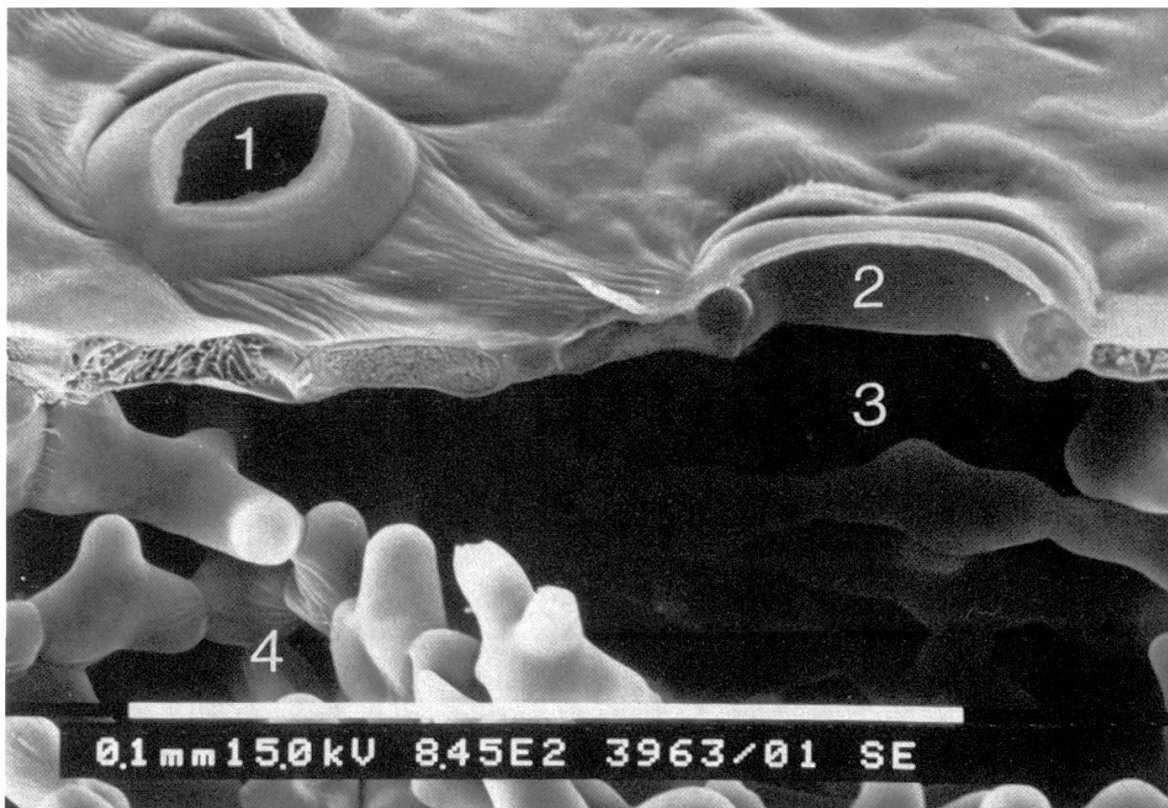


Abbildung 5. Bruch quer durch ein Birkenblatt mit Blick auf die Blattunterseite: 1 = offene Spaltöffnung, 2 = längs aufgebrochene Spaltöffnung, 3 = Luftraum unterhalb der Spaltöffnung, 4 = Mesophyllzellen. Massstab: Länge des weissen Balkens = 0,1 mm. (REM-Labor der WSL, Ch. Scheidegger).

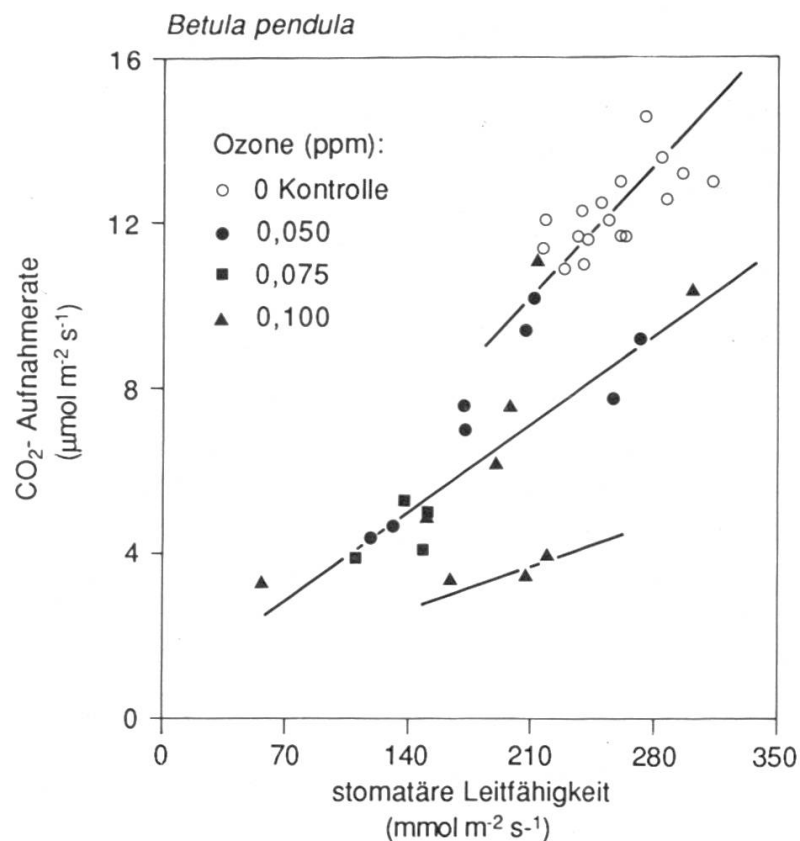


Abbildung 6. Die CO₂-Aufnahmerate des Blattes unter natürlicher Umgebungsluft (CO₂-Konzentration = 340 ppm) in Abhängigkeit von der stomatären Leitfähigkeit. Letztere nimmt mit der Öffnungsweite der Stomata (= Spaltöffnungen) zu. Jeder Messpunkt stellt ein Einzelblatt pro Pflanze dar. Sämtliche Messungen wurden unter Lichtsättigung der CO₂-Aufnahme und gleicher Temperatur und Luftfeuchte durchgeführt.

Ozonexponierte Blätter zeigen aber in Dunkelheit eine unbeeinträchtigte Atmungsrate. So ist offenbar die sinkende CO_2 -Aufnahme hauptsächlich durch eine Schädigung des Blattes im «Photosynthese-Apparat» bedingt. Was muss man sich unter letzterem Begriff vorstellen?

Dieser Ausdruck bezeichnet alle Zellen im Blattinneren, dem Mesophyllgewebe, in denen die biochemischen Prozesse der Photosynthese ablaufen. Daraus wird deutlich, dass auf Organebene gemessene Blattfunktionen auf den Eigenschaften der untergeordneten Organisationsebenen von Geweben, Zellen sowie intrazellulären Stoffwechselprozessen beruhen (vgl. *Abbildung 2*).

Die Zell- und Gewebestruktur der Blätter

Erste Ergebnisse mit der neuen Tieftemperatur-Rasterelektronenmikroskopie zeigen bei Ozonstress verengte Spaltöffnungen und bestätigen damit die in *Abbildung 6* ermittelte Abnahme der stomatären Leitfähigkeit. An den Wänden der Mesophyllzellen ozonbelasteter Blätter treten tropfenförmige Ausscheidungen auf (*Abbildung 7 C*), noch bevor für das bloße Auge deutliche Schadsymptome erkennbar sind. Schliesslich kollabieren diese «undicht» erscheinenden Zellen (*Abbildung 7 B*, vergl. mit Kontrolle *7 A*). Die anfängliche Zellschädigung und schliessliche «Aushöhlung» der ozonbelasteten Blätter stellen funktionelle Ursachen der auf Blattebene gefundenen Gaswechseländerungen dar. Der erhöhte Wasserverbrauch pro CO_2 -Gewinn erscheint durch einen dem Schliessen der Stomata vorausseilenden Gewebekollaps im Mesophyll bedingt. Hierdurch wird die CO_2 -Aufnahme des Blattes stärker reduziert als die Transpiration. Demgegenüber behalten in natürlich alternden Blättern im Herbst sinkender Wasserverbrauch und sinkender CO_2 -Gewinn einen unveränderten Quotienten bei, während die Mesophyllzellen trotz deutlicher Vergilbung nicht kollabieren.

Prozesse auf der subzellulären Ebene

Die auf Blattebene ermittelte abnehmende Kurvensteigung der CO_2 -Abhängigkeit (vgl. *Abbildung 4*) kann Desaktivierungen der CO_2 -bindenden Enzyme auf der intrazellulären Ebene anzeigen (vgl. *Abbildung 2*). Abnehmendes A_{max} (wie in *Abbildungen 3, 4*) kann dagegen Limitierungen photochemischer Reaktionen widerspiegeln. Meist korreliert die CO_2 -Aufnahmerate des Blattes mit der Stickstoffkonzentration im Blatt, da sich in den Zellen die CO_2 -bindenden Enzyme als Proteinsysteme aus Stickstoffverbindungen aufbauen. Die Wirkung von Ozon auf solche pflanzeninterne Beziehungen wird derzeit in Zusammenarbeit mit biochemisch arbeitenden Kollegen an der WSL durch parallele Untersuchungen auf Blatt- und intrazellulärer Ebene geprüft. So

zeigen ozongeschädigte Blätter nur wenig veränderte Stickstoffkonzentrationen bei sinkender CO_2 -Aufnahmerate, wogegen in herbstlich vergilbenden Blättern der Blattstickstoff parallel zur sinkenden CO_2 -Aufnahme in andere Pflanzenteile verlagert wird. Ozonbedingte Stoffwechselveränderungen sind daher nicht pauschal (wie oft geschehen) mit Prozessen einer beschleunigten Alterung gleichzusetzen.

Die Pflanze als Gesamtsystem

Wie bestimmen die bisher betrachteten Organisationsebenen das Wachstum der gesamten Pflanze? Eine wichtige Voraussetzung der pflanzlichen Produktion ist zweifellos das Nutzungsvermögen der CO_2 -Konzentration in der Umgebungsluft, ausgedrückt in der CO_2 -Aufnahmerate pro Blattflächeneinheit

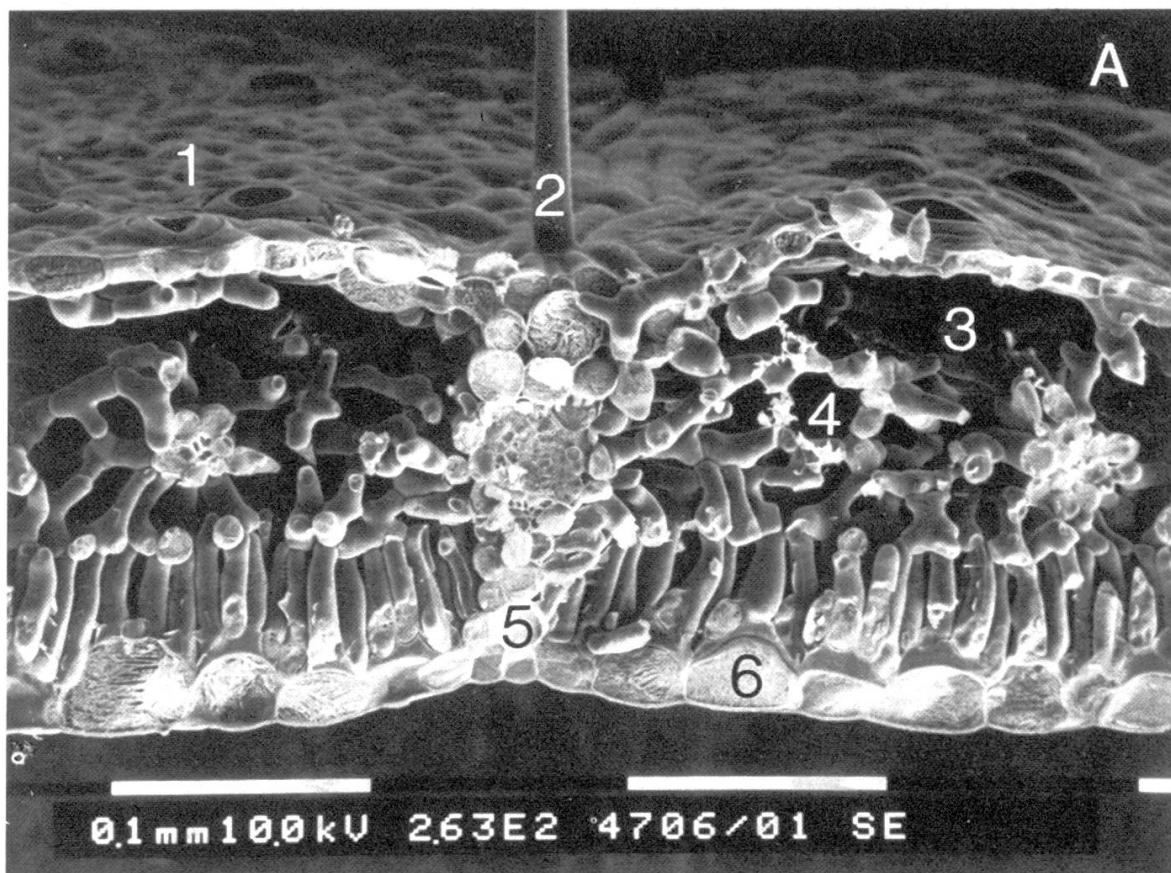
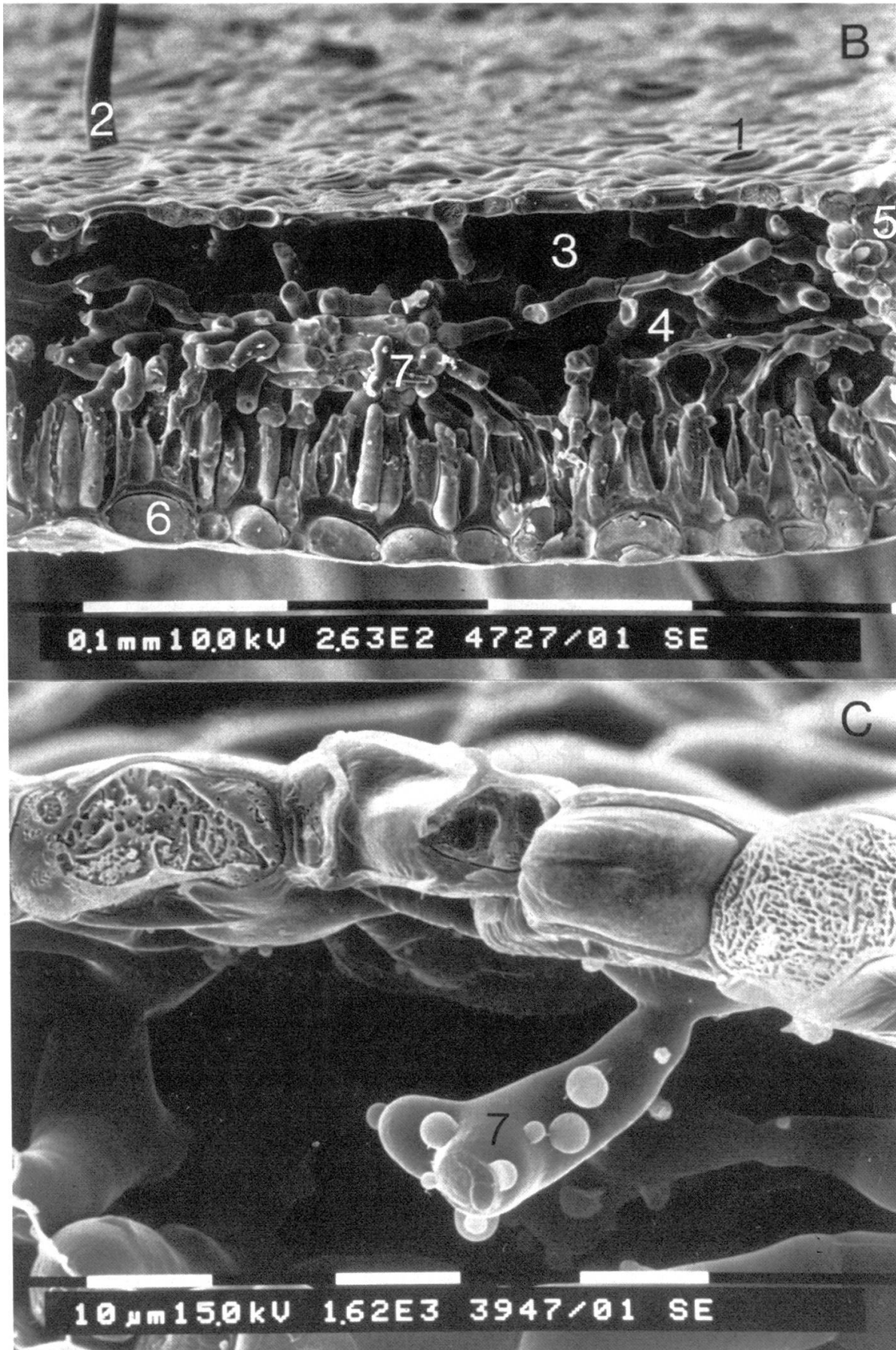


Abbildung 7. Brüche quer durch voll ausgebildete Birkenblätter gleicher Insertionshöhe an den Haupttrieben verschiedener Bäume. (A) Von Mai bis September gefilterter Aussenluft ausgesetztes Kontrollblatt, (B) Blatt aus der 0,050-ppm-Ozonbegasung (Ozondosis = 158 ppm * h), dessen gleichzeitig mit bloßem Auge sichtbare Schädigung der Abbildung 1 f («beginnende Ozonschädigung») entsprach, (C) Detailaufnahme ozongeschädigten Mesophyllgewebes. 1 = offene (A) und verengte (B) Spaltöffnung der Blattunterseite, 2 = Haar, 3 = Luftraum unterhalb der Spaltöffnung, 4 = intakte (A) und kollabierte (B) Mesophyllzellen, 5 = Leitbündel, 6 = obere Epidermis, 7 = tröpfchenförmige Exsudate an Mesophyllzellen ozonbegaster Blätter (REM-Labor der WSL, Ch. Scheidegger). (Abbildungen 7 B, C nächste Seite.)



(vgl. Abbildungen 3 bis 6). Daneben wird der gesamte von der Pflanze erzielte CO_2 -Gewinn von der Grösse der Blattfläche und damit von der Anzahl und Anordnung der Blätter zur gesamten Belaubungsfläche bestimmt. Die Bedeutung von Kronenstruktur (Verzweigungsmuster) und Abstimmung zwischen Blattneubildung und -abwurf wird ersichtlich. Darüber hinaus ist für das Wachstum die pflanzeninterne Verteilung des erzielten Kohlenstoffgewinns zwischen den verschiedenen Organen entscheidend. So muss zum Beispiel eine Vergrößerung der Belaubungsfläche (was potentiell den Kohlenstoffgewinn erhöht) auf die Entwicklung von Wurzel und Stamm zur ausreichenden Versorgung der Blätter mit Wasser und Nährstoffen abgestimmt sein. Überhaupt basiert eine dauerhafte Konkurrenzfähigkeit von Holzpflanzen auf ausgewogenen Kohlenstoffinvestitionen zwischen grüner, oft «kurzlebiger» Blattbiomasse und «langfristiger», nicht-grüner Biomasse (zum Beispiel Stammholz). Abbildung 2 gibt schematisch diese Wechselbeziehungen zwischen der obersten pflanzlichen Organisationsebene (der Pflanze als Gesamtsystem) und den Organen mit ihren Strukturen und Stoffwechselprozessen wieder. Welche Reaktionsmuster der Produktion und Kohlenstoffverteilung resultieren unter Ozonstress auf der Ebene der Gesamtpflanze?

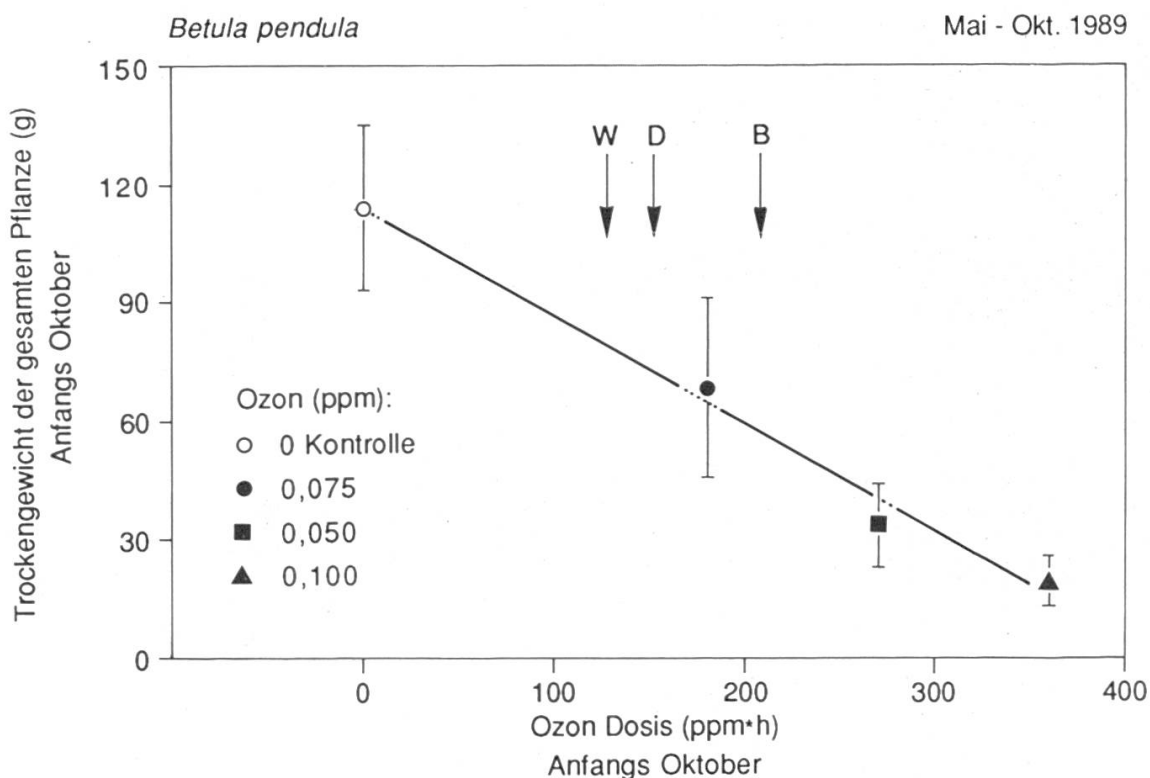


Abbildung 8. Trockengewicht der gesamten Pflanze Anfang Oktober in Abhängigkeit von der bis zu diesem Zeitpunkt seit Mai pro Behandlung resultierenden Ozondosis (Dosis = Konzentration * Einwirkdauer). Messpunkte geben Mittelwerte von jeweils 7 bis 10 Pflanzen $\pm$ Standardabweichung an. Pfeile geben Ozondosen an, die sich an den bezeichneten Messorten unter natürlicher Umgebungsluft in der gleichen Zeitspanne wie im dargestellten Versuch ergeben haben: W = WSL Birmensdorf, B = Bachtel ZH (Messung durch ATAL, Zürich), D = Davos (Messung durch EMPA).

Die während des Sommers sich entwickelnden Birkenstecklinge weisen parallel zur steigenden Ozondosis im Frühherbst reduzierte mittlere Biomassen auf (Abbildung 8, die Biomasseerfassung erfolgte vor dem herbstlichen Vergilben und Abwurf der Blätter). Die zu diesen Biomassen führenden Wachstumsverläufe und -mechanismen sind allerdings je nach Ozonbehandlung unterschiedlich. Während das Wachstum der Kontrollpflanzen über den ganzen Sommer anhält (Abbildung 9A), ist es in den ozonbegasten Pflanzen ab August gehemmt oder stagniert. Parallel zum Wachstumsverlauf bleibt, verglichen mit

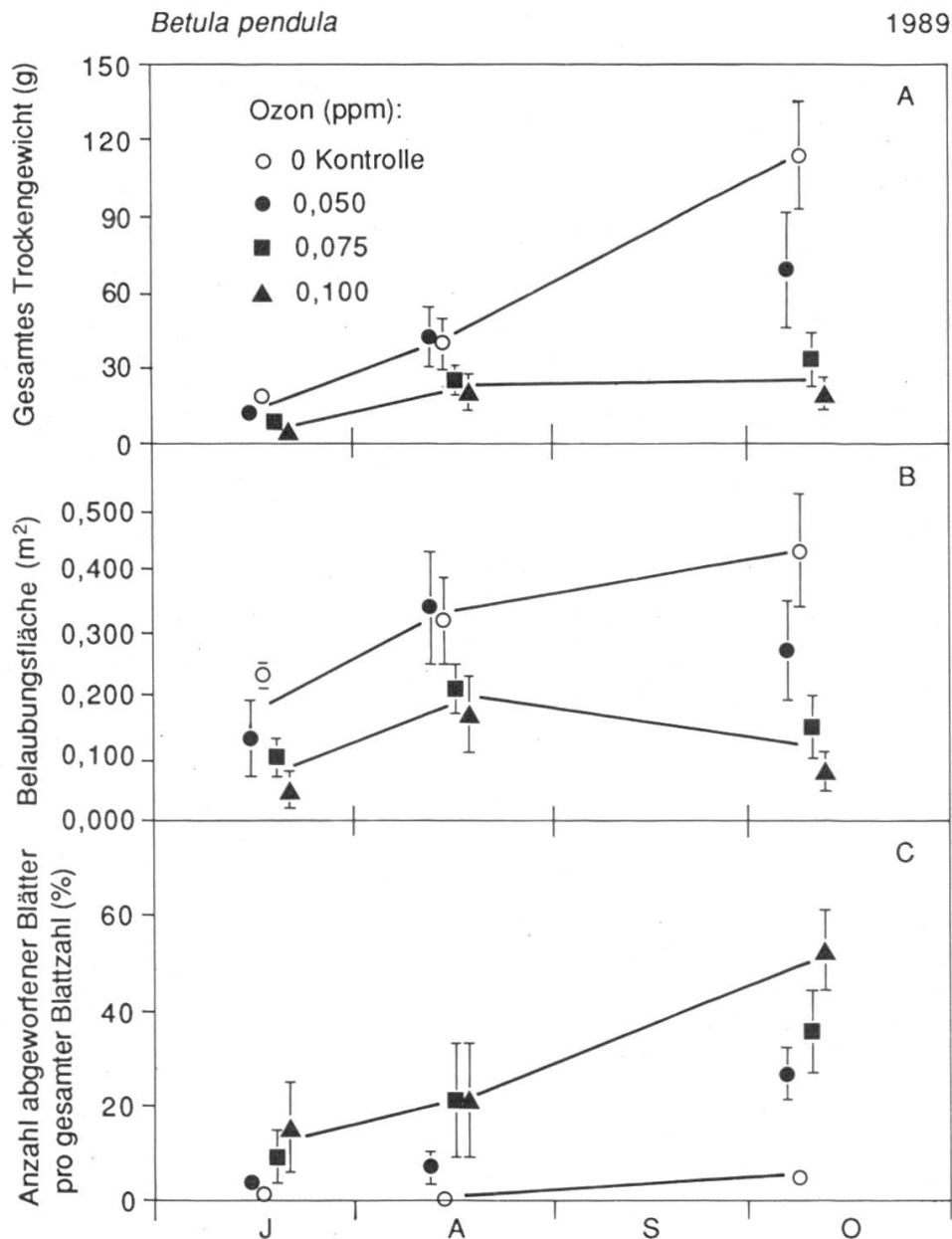


Abbildung 9. Jahresgang des gesamten Trockengewichts (A), der Belaubungsfläche (B) und des Anteils abgeworfener Blätter an der gesamten Blattzahl (C) der Versuchsbäume. Messpunkte geben Mittelwerte von jeweils 5 bis 10 Pflanzen $\pm$ Standardabweichung an. J = Juli, A = August, S = September, O = Oktober.

den Kontrollpflanzen, die Belaubungsfläche reduziert oder nimmt sogar ab (*Abbildung 9B*). Die Abnahme der Belaubungsfläche unter Ozonstress ist durch einen die Blattneubildung überwiegenden vorzeitigen Blattverlust bedingt (*Abbildung 9C*).

Der Ozoneinfluss auf das Stammwachstum:

Die unter Ozon reduzierte Biomasseproduktion ist besonders im Stammdickenzuwachs dokumentiert: in einem an der Stammbasis ab August stagnierenden Zuwachs der Stammquerschnittfläche (*Abbildung 10A*) und einem pro Stammlänge abnehmenden Stammgewicht (*Abbildung 10B*). Beide Veränderungen betreffen die Funktion der gesamten Pflanze. Die basale Stammquerschnittfläche stellt ein Gleichgewicht zwischen dem durch die Belaubung ermöglichten Holzzuwachs und der gleichzeitig erforderlichen Versorgung aller Blätter mit Wasser und Nährstoffen dar. Limitierungen dieser Querschnittfläche werden als Regelmechanismus einer maximal möglichen Belaubungsfläche diskutiert und können den durch direkte, ozonbedingte Blattzerstörung vorzeitigen Blattabwurf (vgl. *Abbildungen 7 und 9C*) noch beschleunigen. Der reduzierte Quotient «Stammgewicht pro Stammlänge» bringt dem Baum mechanische Stabilitätsprobleme. Während das Längenwachstum dem Dickenwachstum vorausseilt, wird letzteres durch das fortschreitend abnehmende Produktionsvermögen der Belaubung (vgl. *Abbildungen 3 bis 6 und 9*) allmählich eingeschränkt. (Bei der Aspe, *Populus tremula*, traten bizarr gewundene Äste mit reduzierter Spätholzbildung auf.) Die pro Stammlänge limitierte Holzproduktion korreliert mit der pro Stammlänge vorhandenen Belaubung (*Abbildung 10B, C*). Allerdings beruht die unter Ozon reduzierte «Belaubungsdichte» nicht ausschliesslich auf dem vorzeitigen Blattwurf, sondern auch auf einem veränderten Kronenwachstum.

Die Bedeutung von Kronenstruktur und Belaubungsfläche:

Die Biomassenanalyse erlaubt, Kontrollpflanzen in ozongeschädigte Pflanzen «umzurechnen». Danach stellt sich unter Ozonstress, durch phänologische Beobachtung gestützt, die limitierte Biomasseproduktion der Birkenstecklinge in drei «Phasen» der Kronenentwicklung ein. In der höchsten Ozonkonzentration (0,100 ppm) bleiben bereits zu Beginn der Stecklingsentwicklung die Flächen der einzelnen Blätter reduziert (Phase I), bevor zusätzlich eine eingeschränkte Astbildung den Aufbau einer Gesamtbelaubungsfläche wie in den Kontrollbäumen verhindert (Phase II). Stecklinge der 0,075-ppm-Begasung weisen bei unveränderten Blattgrössen eine reduzierte Astbildung auf, während sich die Kronenentwicklung von Pflanzen der 0,050-ppm-Behandlung nicht von der Kontrolle unterscheidet. Erst im späteren Verlauf der Vegetations-

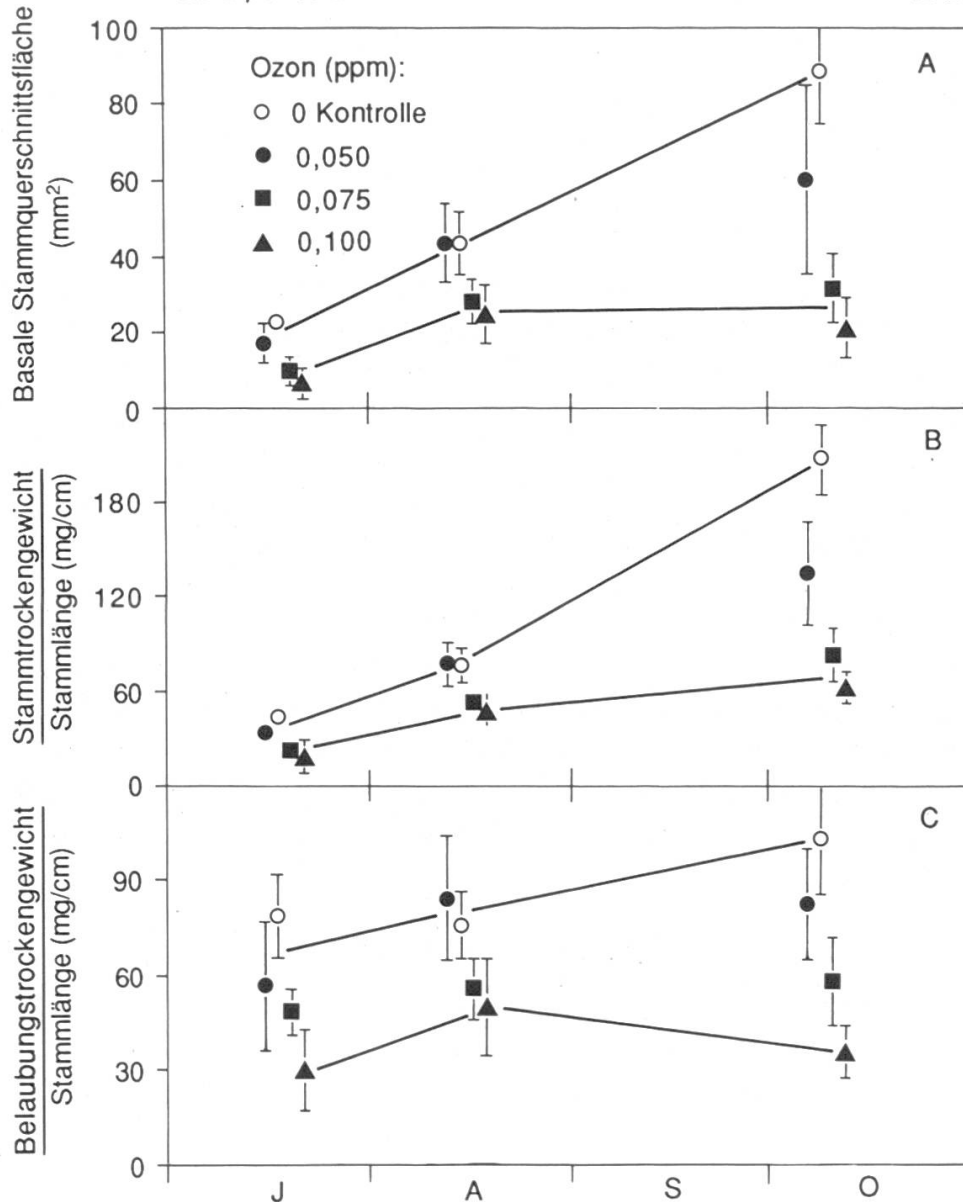


Abbildung 10. Wie Abbildung 9, aber basale Stammquerschnittsfläche (A), Quotienten «Stammtrockengewicht pro Stammlänge» (B) und «Belaubungstrockengewicht pro Stammlänge» (C).

periode bewirken sämtliche drei Ozonbegasungen (unabhängig von der Konzentration) Photosyntheseschädigungen und vorzeitigen Blattwurf (Phase III).

Die Bedeutung der Kronenstruktur (hinsichtlich Verzweigung und Blattgrößen) für die pflanzliche Produktion ist somit auch unter Ozonstress ersichtlich. Zudem wird der CO_2 -Gewinn der Pflanze stärker von der Belaubungsfläche insgesamt bestimmt als von der CO_2 -Aufnahmerate pro Flächeneinheit einzelner Blattorgane. Die Photosyntheseschädigung betrifft als Dosiswirkung des Ozons immer nur einen Teil der Belaubung, das heisst, Blätter ab einem bestimmten Alter (Dosis = Konzentration * Einwirkdauer). Daher limitiert unter Ozonstress hauptsächlich die abnehmende Belaubungsfläche die pflanzliche

Produktion — durch veränderte Kronenstruktur und Blattwurf. (Der umgekehrte Vorgang der Produktionssteigerung wird etwa in der Pflanzenzüchtung durch selektive Vergrößerung der Belaubungsfläche erzielt.)

Der Ozoneinfluss auf das Wurzelwachstum

Die Belaubungsfläche darf allerdings nicht getrennt vom Wurzelwachstum betrachtet werden, das die Versorgung der Blattorgane sicherstellen muss. Ozonstress schränkt parallel zum reduzierten Wachstum der gesamten Pflanze (vgl. *Abbildung 8*) die Biomasseinvestitionen in die Wurzel stärker ein als in die oberirdischen Organe (*Abbildung 11*). Es fällt auf, dass auch in der Kontrollbehandlung Bäume mit grossem Wurzel/Spross-Quotienten am besten wachsen, während unter Ozonbegasung offenbar ein minimaler Quotient nicht unterschritten wird (*Abbildung 11*). Eine vertiefte Datenanalyse ergibt unter Ozonstress trotz starkem Blattwurf ein «Zuviel» an Belaubung gegenüber der reduzierten Wurzelbiomasse. Ähnlich wie ein stagnierendes Flächenwachstum im basalen Stammquerschnitt (vgl. *Abbildung 10A*) könnte daher auch das limitierte Wurzelwachstum die Pflanze zum beschleunigten Blattwurf «zwingen».

Worauf beruht das reduzierte Wurzelwachstum unter Ozonstress? Die Biomassenanalyse ergibt folgenden Trend: Unter Ozonstress nimmt das Belau-

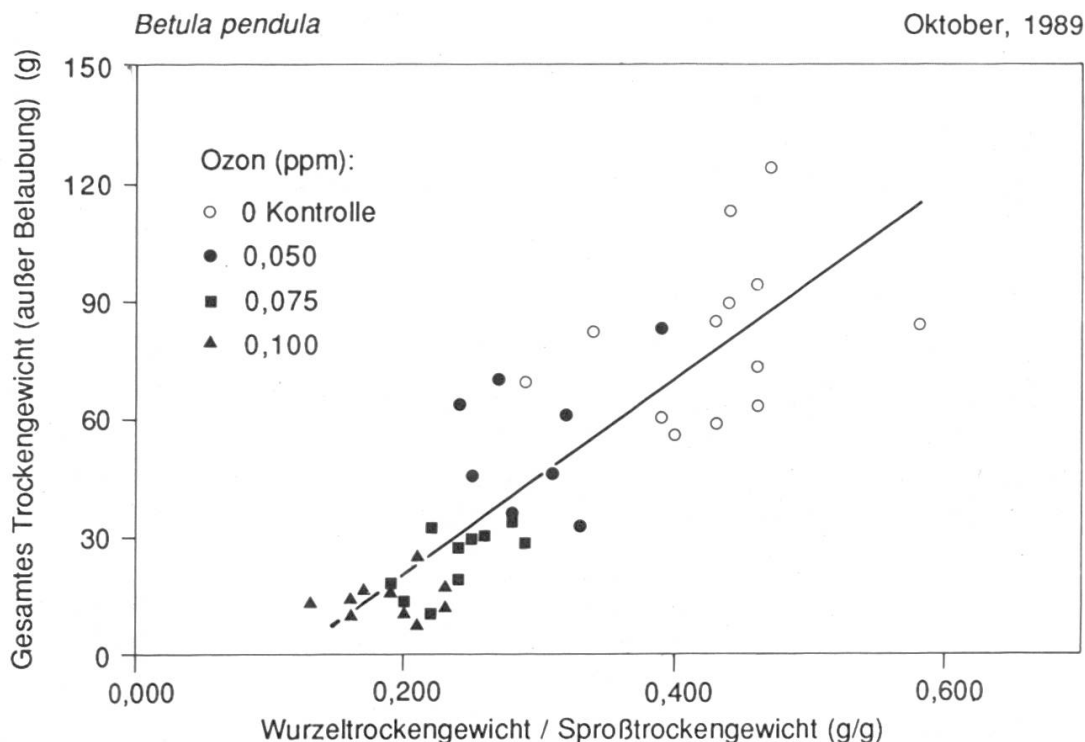


Abbildung 11. Summe der Trockengewichte von Wurzel, Stamm und Ästen (ohne Blätter) in Abhängigkeit vom Quotienten aus unterirdischer zu oberirdischer Biomasse. Jeder Messpunkt stellt eine Pflanze dar.

bungsgewicht pro Fläche der Belaubung zu, während der Biomasseanteil der Wurzel gegenüber den anderen «nicht-grünen» Organen (Stamm, Äste) abnimmt. Es scheint, dass der in den Blattorganen akkumulierte Kohlenstoff in dem von den Blättern am weitesten entfernten Organ, dem Wurzelsystem, am stärksten fehlt. Diese Folgerung ist derzeit noch eine Hypothese, die auf intrazellulärer Ebene zu testen ist. Es ist zu fragen, ob die gesamtpflanzliche Biomassenverteilung unter Ozoneinwirkung aus der Zusammensetzung und Art der Assimilate (den «Kohlenstoffbausteinen» des Wachstums) sowie deren Transport zwischen den pflanzlichen Organen erklärt werden kann. Somit werden enge Wechselbeziehungen selbst zwischen der in *Abbildung 2* obersten und untersten Organisationsebene der Pflanze erkennbar.

Folgerungen

Der verwendete Birkenklon zeigte deutliche Bioindikationen gegenüber Ozonkonzentrationen im Bereich heutiger Umweltbelastungen. Zugleich erlaubte der zeitliche Ablauf der Ozonschädigung eine detaillierte Untersuchung der pflanzlichen Reaktionsmuster.

Zur «ganzheitlichen» Betrachtungsweise der Pflanze

Es wurde deutlich, dass isolierte Untersuchungen auf einer einzigen pflanzlichen Organisationsebene (*Abbildung 2*) das Ziel einer gesicherten Kausalanalyse nicht erreichen können (zum Beispiel kann eine reduzierte Biomasseproduktion für sich allein betrachtet auf verschiedenen Ursachen beruhen). Entsprechend sind kausale Aussagen zu sich jeweils auf Gaswechseländerungen, kollabierende Zellen oder den Blattstickstoff beschränkende Kenntnisse sehr vage. Die Situation ändert sich, wenn Erkenntnisse gleichzeitig auf den verschiedenen Ebenen gewonnen werden: Ein veränderter Wasserverbrauch pro CO₂-Gewinn zusammen mit (von natürlichen Alterungsprozessen abweichenden) Struktur- und Inhaltsstoffänderungen der Zellen und eine sich in der gesamten Pflanze verschiebende Zuwachsverteilung vermitteln einen vertieften Einblick in das Stoffwechselgeschehen. Erst diese «ganzheitliche» Betrachtungsweise macht die Prinzipien von Schadstoffwirkungen in der Pflanze begreifbar. Hierfür sind die Berücksichtigung der Wechselbeziehungen und die Verknüpfung von Stressbefunden zwischen den verschiedenen Organisationsebenen entscheidende Voraussetzungen. Diese vernetzten Abhängigkeiten vermitteln die Kausalität beobachteter Prozesse in den einzelnen Ebenen und decken dadurch zugleich die Wirkungsweise von Immissionen auf. Wenn auch in unserem Beispiel die Untersuchungen auf der intrazellulären Ebene noch zu

intensivieren sind, so führt doch das vorgestellte Untersuchungskonzept zu einem kausalen Verständnis immissionsbedingter Bioindikationen.

Die Umsetzung von Erkenntnissen aus analytischen Experimenten

Die Bioindikationsforschung muss die Prinzipien von Immissionswirkungen in Holzpflanzen verstehen, um gewonnene Erkenntnisse an im Freiland exponierten Indikatorpflanzen umsetzen zu können. Wie spezifisch sind pflanzliche Reaktionen gegenüber Schadstoffen unter Standortsbedingungen? Am Standort wirkt neben den Immissionen eine Vielzahl unkontrollierter natürlicher Umweltfaktoren, so dass pflanzliche Schadstoffreaktionen modifiziert, abgeschwächt oder völlig maskiert sein können. Kenntnisse aus analytischen Experimenten «schärfen» jedoch den Blick für pflanzliche Mechanismen, die mit einiger Wahrscheinlichkeit auch unter komplexen Faktorenregimen immissionspezifische Bioindikationen widerspiegeln können. Ermittelte Mechanismen einer Biomasseverteilung zwischen den einzelnen Organen können zumindest einige Faktoren als wachstumsbestimmend ausschliessen (wie man weiss, spricht zum Beispiel ein abnehmendes Wurzel/Spross-Verhältnis weitgehend gegen Wasser- und Nährstoffmangel). Nach heutigem Kenntnisstand der Bioindikationsforschung stellen Ausschluss und Eingrenzung möglicher Ursachen von Bioindikationen im Feld ein realistisches Ziel dar. Analytische Experimente, welche Feldsituationen möglichst nachahmen, werden langfristig die Interpretation pflanzlicher Reaktionen im Feld verbessern. Da Bioindikationen unter Standortverhältnissen undeutlich sein können, werden jedoch Vergleiche mit definierten Kontrollbehandlungen erforderlich bleiben. Pflanzen aus «Negativbegasungen» mit herausgefilterten Luftschadstoffen können am Standort die benötigte Kontrolle zu «standortsluftbegasten» Pflanzen darstellen.

Es ist offensichtlich, dass Ergebnisse aus Bioindikationsversuchen mit Stecklingen nicht direkt auf alte Bestandesbäume übertragbar sind. Pflanzliche Reaktionsmuster können sich mit dem Lebensalter ändern, Vorgeschichte und Genotyp alter Bestandesbäume sind oft unbekannt, altersgleiche Kontrollbäume am Standort meist nicht vorhanden. Trotzdem können die Erfahrungen aus analytischen Bioindikationsversuchen auch hier das Augenmerk auf die am wahrscheinlichsten von Schadstoffen betroffenen pflanzlichen Mechanismen richten.

Ausblick

Somit stellt sich die Frage, inwieweit an einer Pflanzenart erkannte Bioindikationen auch in anderen Arten zu erwarten sind. Es ist bemerkenswert, dass

die grundlegenden Stoffwechselmechanismen (einschliesslich der Photosynthese und Zuwachsverteilung) sich in den meisten Holzpflanzen ähneln. So sollten Störungen in ähnlichen Systemen auch zu ähnlichen Folgeerscheinungen führen. Sicher weisen verschiedene Arten unterschiedliche Empfindlichkeiten gegenüber Schadstoffen auf, genauso wie es artspezifische Standortanpassungen und Stresstoleranzen gegenüber natürlichen Faktoren gibt. Treten aber schadstoffbedingte pflanzliche Reaktionen ein, dann sollten diese in verschiedenen Holzpflanzenarten (wenn auch mit unterschiedlicher Ablaufgeschwindigkeit) nach ähnlichen Reaktionsmustern erfolgen. Dies zu überprüfen, wird langfristiges Ziel der Bioindikationsforschung bleiben. Daher soll das gezeigte Untersuchungskonzept zum Beispiel auch an einheimischen Koniferen durchgeführt werden.

Die Bioindikationsforschung wird mit der Untersuchung immissionsbelasteter Bäume gleichzeitig Erkenntnisse über die intakten Wachstumsmechanismen liefern. So kann experimentell erzeugter Immissionsstress als pflanzliche Systemstörung angesehen werden, deren Abweichungen von den «Sollwerten» der Kontrolle Aufschluss geben über «Feinjustierungen» und Amplituden der intakten Regelmechanismen. Gerade derartige Informationen sind dringend erforderlich, um «Puffervermögen» und potentielle Angriffspunkte in Holzpflanzen gegenüber Immissionen abschätzen und veränderte pflanzliche Reaktionsmuster beurteilen zu können.

Somit lässt sich abschliessend feststellen:

Die Bioindikationsforschung trägt zur Bewertung des Baumwachstums in dreifacher Hinsicht bei: (1) durch Erkennen und Analysieren der Prinzipien von Schadstoffwirkungen im kontrollierten Experiment, woraus sich (2) eine Ursacheneingrenzung pflanzlicher Reaktionsmuster im Feld und (3) eine Wissenserweiterung über die Anforderungen und Toleranzen intakter Wachstumsmechanismen ableiten. Dieser Anspruch wird durch die «ganzheitliche» Betrachtungsweise von Bäumen erreicht, die eine Voraussetzung für konstruktive Beiträge zur Diskussion von Baumschädigungen bildet.

Dank

Abschliessend danken wir allen, die uns bei dieser Untersuchung geholfen haben, insbesondere den Herren P. Bleuler (Begasung), A. Burkart und U. Bühlmann (Bereitstellung und Pflege der Pflanzen) sowie Dr. Ch. Scheidegger und P. Hatvani (REM-Labor).

Farbtafel gedruckt mit Unterstützung der Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft.

Résumé

Effets de l'ozone sur les divers niveaux d'organisation des plantes ligneuses. (Résultat d'une recherche du FNP sur la bioindication)

La recherche sur la bioindication étudie les relations écologiques qui existent entre organismes vivants et l'environnement. Elle a pour but d'étudier des effets nocifs, ceux de l'ozone en l'occurrence, sur les plantes ligneuses. L'analyse du FNP, réalisée dans des conditions expérimentales que nous contrôlons, permet d'établir une relation de cause à effet entre le comportement des plantes et l'action des substances nocives, même lorsque les symptômes spécifiques sont peu visibles. L'examen de l'influence potentielle des substances nocives sur les divers niveaux biologiques de l'organisation des plantes (le domaine subcellulaire, les cellules et le tissu, les organes et la plante en tant que système global) exige l'étude simultanée des processus et interactions qui se déroulent à l'intérieur de ces niveaux et entre ceux-ci. Cette observation globale de la structure et des fonctions de la plante nous permettra de comprendre l'action des immissions sur les arbres. Certains bioindicateurs modérément sensibles aux substances nocives, comme le tremble ou le bouleau, se prêtent à ce genre de test. Les mécanismes de l'action des immissions ainsi découverts doivent alors être vérifiés sur les conifères autochtones.

Les expériences dans des chambres du fumigation nous montrent que la croissance des boutures de bouleau présente déjà des anomalies lorsque la plante est soumise aux charges d'ozone contenues dans l'air ambiant. Sous les stress de l'ozone, la plante n'était plus capable, dans son assimilation, d'utiliser complètement le CO₂ ni non plus les fortes intensités lumineuses. Ce phénomène s'accompagne d'un intense rétrécissement des stomates, d'un collapsus des cellules du tissu foliaire, d'une perturbation du régime azoteux et d'une chute de feuilles prématurée. La perte foliaire, succédant à une croissance réduite de la feuille et à une inhibition de la formation des branches latérales, a provoqué en même temps une réduction de l'ensemble de la production végétale, réduction qui allait en parallèle avec l'augmentation de la concentration d'ozone. L'accroissement en épaisseur du tronc était réduit par rapport à celui en hauteur et la croissance des racines était plus fortement limitée que celle de la biomasse aérienne.

Les notions expérimentales telles que cette étude nous permettent de mieux évaluer la croissance de l'arbre par le biais de l'analyse des principes des effets produits par les substances nocives. A long terme, il sera possible de délimiter sur place les causes de ces réactions. Et cela nous permettra aussi d'élargir nos connaissances sur les besoins et la tolérance des mécanismes de croissance. Les expériences issues de l'analyse des causes fournissent aussi des arguments constructifs à la discussion sur l'endommagement des arbres.

Traduction: *M. Dousse*