

## Inhalt

### **Vorwort**

### **Abkürzungen**

### **Definitionen**

### **Verzeichnis der Tabellen**

<b>Einleitung</b>	1
1. Waldschaden	1
2. Waldschäden und Phytohormone	2
2.1 Schadsymptome	2
2.2 Schadsymptome und Hormonhaushalt	3
2.3 Die einzelnen Hormone und Hormongruppen	5
2.3.1 Abscisinsäure	5
2.3.2 Auxine	6
2.3.3 Cytokinine	8
2.3.4 Gibberelline	9
2.3.5 Ethylen	9
3. Die physiologische Charakterisierung von Versuchsbäumen	12
4. Zielsetzung der Arbeit	13
4.1 Nachweis von Hormonhaushaltsstörungen in walderkrankten Bäumen	13
4.2 Kausalanalyse der Walderkrankung	14

### **Material und Methoden**

1. Standorte, Versuchsbäume und Probenahmen	16
1.1 Standorte	16
1.1.1 Universität Hohenheim	16
1.1.2 Standorte im Nordschwarzwald	16
1.1.3 Standorte im Südschwarzwald	22
1.1.4 Standorte im Schwäbisch-Fränkischen Wald	23
1.2 Versuchsbäume	25
1.2.1 Die untersuchten Baumarten	25
1.2.2 Bemerkungen zur genetischen Situation	25
1.2.3 Universität Hohenheim	26
1.2.4 Standorte im Nordschwarzwald	26
1.2.5 Standorte im Südschwarzwald	31
1.2.6 Standorte im Schwäbisch-Fränkischen Wald	31
1.3 Probenahmen	31
1.4 Der Gesundheitszustand der Versuchsbaume	33
2. Die Ultrastruktur von Tannen- und Fichtennadeln	36
2.1 Fixierung, Einbettung, Ultramikrotomie und Kontrastierung	36
2.2 Auswertung der Ultradunnschnitte	37
3. Gaswechselfmessungen	39
3.1 Präparation der Proben	39
3.1.1 Freilandmessungen	39
3.1.2 Messungen an abgeschnittenen Ästen im Labor	39
3.2 Meßanlage	40
3.3 Verwendete Bezugsgrößen	41

## Material und Methoden

4. Bestimmung der Photosynthesepigment- und Proteingehalte von Nadeln	43
4.1 Photosynthesepigment-Gehalte von Nadeln	43
4.2 Gesamtproteingehalte von Nadeln	43
4.3 Bemerkungen zur Wahl einer geeigneten Bezugsgröße für biochemische Parameter	44
5. Phytohormone	46
5.1 Ethylen: ACC und MACC	46
5.1.1 Aufstellung einer Analysenvorschrift	46
5.1.2 Analysenvorschrift für ACC und MACC	51
5.2 Indol-3-essigsäure	53
5.2.1 Methoden zum Nachweis von Indol-3-essigsäure	53
5.2.2 Entwicklung einer Methode zur Bestimmung der IAA-Gehalte von Koniferennadeln	54
5.3 Abscisinsäure	58
5.3.1 Methoden zum Nachweis von Abscisinsäure	58
5.3.2 Entwicklung einer Methode zur Bestimmung der AbA-Gehalte von Koniferennadeln	59
5.4 Methode zur gemeinsamen Extraktion und Reinigung von AbA und IAA aus Tannen- und Fichtennadeln	61
6. Statistische Auswertung des Datenmaterials	65
7. Chemikalien und Hilfsmittel	65

## Ergebnisse

1. Ergebnisse der Ultrastrukturuntersuchungen	66
1.1 Vorkommen von Viren und Mykoplasmen in Ultradünnschnitten	66
1.2 Die Feinstruktur von Tannennadeln gesunder Bäume	66
1.2.1 Einführung: Die Tannennadel im Querschnitt	66
1.2.2 Die Ultrastruktur von Siebzellen	67
1.2.3 Die Ultrastruktur von Schließzellen	67
1.2.4 Die Ultrastruktur des Mesophylls	70
1.3 Veränderungen der Ultrastruktur von Chloroplasten des Mesophylls visuell erkrankter Tannen	74
1.3.1 Änderungen der Chloroplasten-Ultrastruktur in verschieden alten Nadeln	74
1.3.2 Änderungen der Ultrastruktur im Jahresverlauf	74
1.3.3 Die zeitliche Entwicklung der ultrastrukturellen Krankheitssymptome	80
1.4 Veränderungen der Ultrastruktur unter Belastung mit Ozon und SO <sub>2</sub>	85
1.4.1 Vergleich der Ultrastruktur ozon- und/oder SO <sub>2</sub> -belasteter Tannen mit einer in Reinluft gehaltenen Kontrolle	85
1.4.2 Ultrastruktur von Tannen eines SO <sub>2</sub> -belasteten Standortes	89
1.5 Zusammenfassung der transmissions-elektronenmikroskopischen Untersuchungen	93
2. Ergebnisse der Gaswechsellmessungen	94
2.1 Bemerkungen zur Methode	94
2.2 Messungen im Freiland	97
2.2.1 Fragestellung	97
2.2.2 Der Wasserhaushalt	97
2.2.3 Vergleich von Gaswechseldaten aus Freiland und Labor	98

## Ergebnisse

2.3 Messungen im Labor	101
2.3.1 Gaswechsellmessungen an gesunden Tannen	101
2.3.2 Gaswechsellmessungen an kranken Tannen	104
2.3.3 Gaswechsellmessungen zur Charakterisierung des Gesundheitszustandes von Versuchsbaumen	106
2.3.4 Gaswechsellmessungen an mit Ozon und/oder SO <sub>2</sub> -begasteten Tannen	108
2.3.5 Gaswechsellmessungen an einem schwefelbelasteten Standort	111
2.4 Zusammenfassung der Gaswechsellmessungen	117
3. Photosynthesepigmente	118
3.1. Photosynthesepigmente in gesunden Tannen	118
3.1.1 Jahreszeitliche Änderungen	118
3.1.2 Veränderungen der Photosynthesepigmente mit dem Nadelalter	120
3.1.3 Die Höhe der Pigmentgehalte und die Höhe der berechneten Quotienten	123
3.2. Photosynthesepigmente in kranken Tannen	123
3.2.1 Jahreszeitliche Änderungen	123
3.2.2 Veränderungen der Photosynthesepigmente mit dem Nadelalter	123
3.2.3 Die Höhe der Pigmentgehalte und die Höhe der berechneten Quotienten	126
3.3. Photosynthesepigmente in ehemals schwefelbelasteten Tannen	126
3.3.1 Jahreszeitliche Änderungen	126
3.3.2 Veränderungen der Photosynthesepigmente mit dem Nadelalter	126
3.3.3 Die Höhe der Pigmentgehalte und die Höhe der berechneten Quotienten	128
3.4 Chlorophyllgehalte und Photosynthesevermögen	128
3.4 Zusammenfassung der Untersuchungen der Photosynthesepigmente	132
4. Ethylen: ACC und MACC	133
4.1 ACC und MACC in Nadeln gesunder Tannen	133
4.1.1 Jahreszeitliche Änderungen	133
4.1.2 Der Einfluß des Nadelalters	138
4.1.3 Der Einfluß unterschiedlicher Positionen von Probenästen innerhalb der Baumkrone und der Tageszeit	140
4.1.4 Korrelationen von MACC- mit ACC-Gehalten	143
4.2 ACC und MACC in Nadeln walderkrankter Tannen	144
4.2.1 Jahreszeitliche Änderungen der MACC-Gehalte	144
4.2.2 Der Einfluß des Nadelalters	144
4.2.3 Die Höhe der MACC-Gehalte im Vergleich zu gesunden Tannen	145
4.2.4 Der Einfluß unterschiedlicher Positionen von Probenästen innerhalb der Baumkrone	145
4.3 Die verschiedenen, nicht schwefelbelasteten Standorte	145
4.3.1 Rauhwäldle	145
4.3.2 Schwarzmisse	148
4.3.3 Welzheimer Wald (Fichten)	148
4.3.4 Kalbelescheuer (Tannen und Fichten)	153
4.3.4 Hartmannssteig	155
4.4 ACC und MACC in Nadeln schwefelbelasteter Tannen	158
4.4.1 Jahreszeitliche Änderungen der "MACC"-Gehalte	158
4.4.2 Der Einfluß des Nadelalters	161
4.4.3 Die Höhe der "MACC"-Gehalte	161
4.5 ACC und MACC in Nadeln ehemals schwefelbelasteter Tannen	161
4.5.1 Jahreszeitliche Änderungen	162
4.5.2 Der Einfluß des Nadelalters	168
4.5.3 Vergleich der Versuchsbaume	174
4.5.4 Korrelationen von MACC- mit ACC-Gehalten	176

## Ergebnisse

4.6 ACC und MACC in Nadeln von Fichten des Schadgasausschlußversuchs Edelmannshof	176
4.6.1 ACC	177
4.6.2 MACC	177
4.7 Der Einfluß von Ozon auf die Gehalte an ACC und MACC in Nadeln einer Solitärfichte auf dem Schauinsland	182
4.8 Zusammenfassung der Untersuchungen zum Haushalt des Ethylens	182
5. Indol-3-essigsäure	185
5.1 IAA in Nadeln gesunder Tannen	185
5.1.1 Jahreszeitliche Änderungen	185
5.1.2 Der Einfluß des Nadelalters	187
5.1.3 Der Einfluß unterschiedlicher Positionen von Probenästen innerhalb der Baumkrone und der Tageszeit	188
5.2 IAA in Nadeln walderkrankter Tannen	188
5.3 IAA in Nadeln ehemals schwefelbelasteter Tannen	188
5.4 IAA in Nadeln von Fichten des Schadgasausschlußversuchs Edelmannshof	188
5.4.1 Jahreszeitliche Änderungen	188
5.4.2 Vergleich der IAA-Gehalte in Nadeln der einzelnen Versuchsfichten	191
5.5 Der Einfluß von Ozon auf die Gehalte an IAA in Nadeln einer Solitärfichte auf dem Schauinsland	191
5.6 Zusammenfassung der Untersuchungen zum Haushalt der IAA	192
6. Das Verhältnis von Ethylen zu IAA	193
6.1 Das Verhältnis von Ethylen (gemessen als ACC beziehungsweise MACC) zu IAA in Nadeln gesunder Tannen	193
6.1.1 Jahreszeitliche Änderungen	193
6.1.2 Der Einfluß des Nadelalters	194
6.2 Das Verhältnis von Ethylen zu IAA in Nadeln der Versuchsbäume am Stockerkopf	195
6.2.1 Jahreszeitliche Veränderungen des Verhältnisses von ACC zu IAA	195
6.2.2 Abhängigkeit des Verhältnisses MACC/IAA vom Nadelalter	198
6.3 Das Verhältnis von Ethylen zu IAA in Nadeln von Fichten des Schadgasausschlußversuchs Edelmannshof	199
6.3.1 Das Verhältnis von ACC zu IAA	199
6.3.1 Das Verhältnis von MACC zu IAA	199
6.4 Zusammenfassung der Untersuchungen zum Verhältnis von Ethylen zu IAA	199
7. Abscisinsäure	201
7.1 AbA in Nadeln gesunder Tannen	201
7.1.1 Jahreszeitliche Änderungen	201
7.1.2 Der Einfluß des Nadelalters	206
7.1.3 Der Einfluß von Positionseffekten und der Tageszeit	206
7.1.4 Der Anteil von t-AbA	206
7.2 AbA in Nadeln walderkrankter Tannen	208
7.2.1 Die Höhe der AbA-Gehalte	208
7.2.2 Der Einfluß des Nadelalters	208
7.3 AbA in Nadeln schwefelbelasteter Tannen	211
7.3.1 Die Höhe der AbA-Gehalte	211
7.3.2 Der Einfluß des Nadelalters	211
7.4 AbA in Nadeln der Tannen am Stöckerkopf nach Beendigung der Schwefelbelastung	211
7.4.1 Jahreszeitliche Änderungen	211
7.4.2 Der Einfluß des Nadelalters	217

## Ergebnisse

7.4.3 Der Anteil von t-AbA	218
7.4.4 Vergleich der Versuchsbäume	224
7.4.5 Wechselwirkungen zwischen AbA und Ethylen	228
7.5 AbA in Nadeln von Fichten des Schadgasausschlußversuchs am Edelmannshof	231
7.5.1 AbA-Gehalte	231
7.5.2 Der Anteil an t-AbA	233
7.5.3 Wechselwirkungen zwischen AbA und Ethylen	233
7.7 Der Einfluß von Ozon auf die Gehalte an AbA in Nadel einer Solitär-fichte auf dem Schauinsland	236
7.8 Zusammenfassung der Untersuchungen zum Haushalt der AbA	236

## Diskussion

1. Transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen	238
1.1 Die Untersuchung von Parallelen	238
1.2 Die Ultrastruktur des Mesophylls gesunder Tannennadeln	238
1.3 Veränderungen der Ultrastruktur von Nadeln kranker Tannen	240
1.3.1 Veränderungen im Leitbündelbereich	240
1.3.2 Veränderungen der Ultrastruktur des Mesophylls	241
2. Untersuchungen des Gaswechsels	245
2.1 Methodik	245
2.2 Gaswechsellmessungen an gesunden Tannen	245
2.3 Gaswechsellmessungen an erkrankten Tannen	246
2.4 Gaswechsellmessungen an SO <sub>2</sub> -belasteten Tannen	249
2.5 Photosynthesevermögen und Ultrastruktur	250
2.6 Verringeres Photosynthesevermögen und Baumwachstum	251
3. Photosynthesepigmente	252
3.1. Photosynthesepigmente in gesunden Tannen	252
3.1.1 Jahresverlauf	252
3.1.2 Veränderungen in älter werdenden Nadeln	252
3.2. Photosynthesepigmente in kranken Tannen	253
3.2.1 Jahresgang	253
3.2.2 Verringerte Chlorophyllgehalte	253
3.2.3 Chlorophyllgehalte und Photosynthesevermögen	253
3.2.4 Verringeres Verhältnis von Chlorophyllen zu Carotinoiden	254
3.2.5 Änderungen der Chlorophyllgehalte mit zunehmendem Nadelalter	254
4. Die untersuchten Hormone und ihre Wechselwirkungen	256
4.1 Methodik	256
4.1.1 Ethylen	256
4.1.2 Abscisinsäure	257
4.1.3 Indol-3-essigsäure	257
4.2 Der Hormonhaushalt gesunder Nadelbäume	257
4.2.1 Ethylen (gemessen als ACC und MACC)	257
4.2.2 Indol-3-essigsäure	260
4.2.3 Abscisinsäure	262
4.2.4 Der Anteil von t-AbA	263
4.2.5 Wechselwirkungen zwischen den untersuchten Hormonen	264
4.3 Der Hormonhaushalt walderkrankter Nadelbäume	267
4.3.1 Ethylen (gemessen als ACC und MACC)	267
4.3.2 Indol-3-essigsäure	268
4.3.3 Abscisinsäure	269
4.3.4 Das Verhältnis von Ethylen zu IAA	269

## Diskussion

4.4 Der Hormonhaushalt SO <sub>2</sub> -belasteter Nadelbäume	270
4.4.1 Ethylen (gemessen als ACC und MACC)	270
4.4.2 Indol-3-essigsäure	270
4.4.3 Abscisinsäure	270
5. Hormonelle Ursachen der für die Walderkrankung typischen Symptome	271
5.1 Rückgang von Jahrringbreiten	271
5.2 Veränderungen der Holzstruktur	272
5.3 Stauchung der Hauptachse	272
5.4 Hängende Äste erster Ordnung	273
5.5 Austreiben ruhender Seitenknospen	273
5.6 Verstärkte Fruktifikation	274
5.7 Nadelseneszenz und Nadelfall	274
5.7.1 Nadelseneszenz	274
5.7.2 Nadelfall	275
5.7.3 Fortschreiten der Nadelverluste von innen nach außen	276
6. Die untersuchten Parameter und der Gesundheitszustand der Versuchsbäume	277
7. Mögliche Ursachen der Walderkrankung	278
7.1 Allgemeine Überlegungen	278
7.2 Mycoplasmen oder Viren als Auslöser der Walderkrankung	278
7.2.1 Direkter elektronenoptischer Nachweis	278
7.2.2 Indirekter elektronenoptischer Nachweis	279
7.2.3 Infektionsort außerhalb des Mesophylls	279
7.2.4 Viren und Gaswechsel	280
7.2.5 Viren und Hormonhaushalt	280
7.3 Nährstoffversorgung und Walderkrankung	281
7.4 Auf die Assimilationsorgane wirkende Luftschadstoffe	283
7.4.1 Schwefeldioxid	283
7.4.2 Ozon	284
7.4.3 Weitere Luftschadstoffe	287
7.5 Wirkungen von Luftschadstoffen über die Wurzeln	288
7.6 Klimatische Ereignisse und Walderkrankung	289

Ausblick	291
----------	-----

Zusammenfassung	292
-----------------	-----

1. Standorte und Versuchsbäume	292
2. Untersuchungen der Ultrastruktur	292
3. Gaswechsellmessungen	292
4. Proteingehalte und Photosynthesepigmente	293
5. Phytohormone	293
5.1 Die Methoden	293
5.2 Phytohormone in Nadeln gesunder Tannen	293
5.3 Phytohormone in Nadeln walderkrankter Tannen	294
5.4 Phytohormone in Nadeln SO <sub>2</sub> -belasteter Tannen	295
6. Mögliche Ursachen der Walderkrankung	295

Literatur	296
-----------	-----

## Anhang