

Vít Šrámek¹ - Radek Novotný¹ - Hana Uhlířová¹ - Emilie Bednářová² - Iva Hůnová³, ¹Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Strnady ²Mendelova zemědělská a lesnická univerzita Brno, ³Český hydrometeorologický ústav

VLIV OZONU NA LESNÍ POROSTY - MECHANISMUS PŮSOBENÍ, VLIV NA DŘEVINY, UKAZATELE POŠKOZENÍ

Ozone impact on forest stands – mechanism, effect on trees, damage markers

Abstract

Forests in Central Europe were, and, in certain level, they still are, negatively influenced by air pollution. As the impact of sulphur dioxide decreased significantly, besides acid deposition affecting gradual degradation of the forest soils, mainly ozone could be the most important factor, exceeding regularly the limits in most of the Czech Republic. The ozone impact on forest stands is rather complicated for many different reasons. This gas is not directly produced – it means the production cannot be easily decreased. In the plant cells no residues of the ozone influence can be revealed - so its impact can be hardly distinguished from the natural oxidation stressors. Its impact on the plants depends on the stomata behaviour - high O₃ concentrations in the atmosphere do not necessarily mean high level of damage. Other stressors can either increase or minimise the ozone effects. Mainly for the above mentioned reasons, the risk of increased O₃ concentrations for the forest stands still cannot be specified. The article reviews today knowledge of the ozone impact on forest stands, ways of investigation and proving of the changes, and of the possible effect on tree health and timber production. The aim is, besides references survey, to inform on the criteria, including visual assessment of the ozone effect, biochemical and structural markers, which can be used in the monitoring of the ozone impact on forest in Central Europe.

Klíčová slova: znečištění ovzduší, ozon, vliv na dřeviny, vizuální symptomy, ukazatele poškození

Key words: air pollution, ozone, impact on tree species, visual symptoms, damage markers

ÚVOD

Lesy ve střední Evropě byly a v určité míře dosud jsou negativně ovlivňovány znečištěním ovzduší. Tento fenomén byl nejvýraznější v 70. a 80. letech 20. století, kdy v nejsilněji poškozených oblastech docházelo k výraznému poškození a odumírání lesních porostů vlivem přímého působení oxidu siřičitého. V průběhu 90. let se díky odsířování emise SO₂ do atmosféry výrazně snižovaly a v současné době pro vegetaci v České republice nepředstavují přímé, plošně významné ohrožení. Další plynnou škodlivinou s potenciálním dopadem na zdravotní stav lesů jsou oxidy dusíku. I u nich jsou ovšem limitní hodnoty pro působení na ekosystémy (zatím) překračovány pouze na asi jednom procentu území ČR. Je tomu tak převážně v průmyslových aglomeracích a v blízkosti liniových zdrojů, kterými jsou dálnice a frekventované silnice první třídy. Vedle kyselých depozic, které stále přispívají k postupné degradaci lesních půd, může být velmi významným imisním faktorem, působícím přímé škody na lesích, ozon, jehož limity jsou pravidelně překračovány na významné části našeho území.

Lze tvrdit, že oproti „klasickým“ plynným škodlivinám je problematika ozonu plná paradoxů. Tento plyn není přímo produkován člověkem – nelze tedy jednoduše redukovat jeho produkci. Negativním jevem je jak úbytek ozonu v ozonoféře, tak jeho nárůst v přízemní troposféře. Působení v rostlinných buňkách nezanechává rezidua, podle kterých by bylo možné odlišit jeho vliv od přirozených oxidačních stresů. Vysoké koncentrace O₃ v atmosféře nemusí nutně znamenat vysokou míru poškození. Jiné typy stresů mohou vliv ozonu jak umocňovat, tak minimalizovat. Právě z těchto a dalších důvodů není dosud možné jednoznačně stanovit rizika, která zvýšené koncentrace O₃ pro lesy představují, a to i přes obrovský objem prací, které věda v posledních třiceti letech tomuto problému věnovala.

Cílem této práce je rešeršním způsobem shrnout současný stav znalostí o vlivu ozonu na lesní porosty, o možnosti pozorování a prokázání těchto změn a o předpokládaných efektech na zdravotní stav a produkci dřevin.

OZON V ATMOSFÉŘE

Ozon je složen ze tří atomů kyslíku. Jeho molekula je nestabilní a má velmi silné oxidační účinky. Ve zvýšených koncentracích je ozon toxický. Většina atmosférického ozonu (cca 90 %) se nachází ve stratosféře, 12 - 50 km nad zemským povrchem, přičemž koncentrovaný je zejména ve výškách 20 - 30 km (ozonoféra). V této vrstvě hraje ozon důležitou roli při pohlcování ultrafialového záření pronikajícího na zemský povrch a jeho úbytek je negativním jevem. Zbytek ozonu se nachází v přízemní vrstvě atmosféry - troposféře, kde jeho zvýšené koncentrace mohou nepříznivě působit na živé organismy i na materiály.

Přízemní ozon je v evropském měřítku v současné době považován za nejvýznamnější plynnou škodlivinu ovlivňující zdravotní stav lesů (ASHMORE 2003, 2005, MATYSSEK, INNES 1999). Jeho koncentrace za posledních 100 let několikanásobně vzrostly (KRAPPEN BAUER, HOLTERMAN 1993). V předindustriální době se koncentrace přízemního ozonu pohybovaly v rozsahu 20 - 30 µg.m⁻³, dnes jsou dvakrát až třikrát vyšší a trend nárůstu pokračuje (PRIWITZER, ČABOUN, PAVLENOVÁ 2004). Předpokládá se, že v roce 2100 bude negativnímu vlivu ozonu vystaveno 49 % lesních ekosystémů na Zemi (PERCY, FERRETTI 2004).

Přízemní ozon je tzv. sekundární znečišťující látkou. Nemá tedy, na rozdíl od jiných typů škodlivin, jako je oxid siřičitý či oxidy dusíku, vlastní významný emisní zdroj v ovzduší, ale vzniká fotochemickými reakcemi v atmosféře za spolupůsobení ultrafialového záření. Jeho prekursory jsou oxidy dusíku NO_x a těkavé organické látky VOC (Volatile Organic Compounds) pocházející z antropogenních i přiro-



Obr. 1.

Poškození listů buku (*Fagus sylvatica*) účinky přízemního ozonu. Typické pro buk je hnědnutí a „bronzování“ listů, dobře viditelný je „stínový efekt“, kdy zakryté části listů jsou poškozeny méně nebo nejsou poškozeny vůbec. Někdy může být toto poškození vyvoláno spolupůsobením ozonu a přímého intenzivního slunečního záření, hnědé skvrny (dobře patrné hlavně na rubové straně listů), navíc některé zasahující i listovou žilnatinu, nejsou způsobeny ozonem.

Damage of the beech leaves (*Fagus sylvatica*) by ground ozone. Brown and bronze colour is typical for beech, “shadow effect” is clearly visible, when the shaded parts of the leaves are less affected or not damaged. Sometimes the injury can be caused by cumulated effect of ozone and intensive sun radiation, brown spots (visible on the reverse side of the leaves) and partly affecting also the leaf venation are not caused by ozone.

zených zdrojů. Na reakcích se podílí celá řada dalších složek v atmosféře, klíčovou roli hraje volný radikál OH. Ozon je základní složkou tzv. fotochemického smogu (COLBECK, MACKENZIE 1994, SEINFELD 1996, WARNECK 1988).

Koncentrace přízemního ozonu vykazují významnou časovou a prostorovou variabilitu. Ta závisí na mnoha faktorech: zeměpisné poloze, nadmořské výšce, ročním období, synoptické situaci. Za ideální podmínky pro fotochemický vznik ozonu se všeobecně pokládá vysoká teplota, vysoká intenzita solární radiace, nízká rychlost větru, nízká relativní vlhkost a absence atmosférických srážek (FINLAYSON-PITTS, PITTS 2000).

Ozon je typicky letní škodlivinou s maximálními koncentracemi dosahovanými v období od dubna do září. Posledních asi dvacet let je zřejmé, že roční cyklus ozonu ve středních zeměpisných šířkách vykazuje dva základní typy sezonního chování. Jde o výskyt jarních maxim, která jsou typická pro oblasti vzdálené od zdrojů emisí, a letních maxim charakteristických pro obydlené a průmyslové oblasti, která jsou důsledkem lokální fotochemické produkce způsobené dostatkem prekurzorů ozonu (MONKS 2000, VINGARZAN 2004). Meziroční změny koncentrací ozonu způsobené meteorologickými podmínkami jsou v současné době mnohem větší než změny způsobené koncentracemi jeho prekurzorů (GARDNER, DORLING 2000).

Denní chod ozonu je charakteristický minimálními hodnotami před východem slunce a zvyšujícími se koncentracemi v průběhu dne. Špičkové hodnoty O_3 jsou dosahovány v odpoledních

hodinách. Ve městech je výrazný denní chod koncentrace ozonu, protože se zde vyskytuje i dostatek sloučenin, které ozon odbourávají (SUNDBERG et al. 2006). V lokalitách vzdálených od zdrojů znečištění a ve vyšších polohách není denní chod tak výrazný, zato se zde vyskytují zvýšené koncentrace delší dobu.

Protože se v působení ozonu na vegetaci předpokládá kumulativní efekt, je jeho vliv často hodnocen různými expozičními indexy, které kombinují koncentraci a dobu působení. V Evropě je v současné době nejpoužívanější index AOT40, který představuje sumu rozdílů mezi hodinovými koncentracemi vyššími než prahová hodnota 40 ppb ($80 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$) a hodnotou 40 ppb. Jeho výpočet se provádí pro vegetační období, případně pro období květen - červen a to většinou pouze od východu do západu slunce.

PŮSOBENÍ OZONU NA ROSTLINY

Ozon proniká do rostliny průduchy a již v mezibuněčných prostorech se v kontaktu s vlhkými buněčnými stěnami velmi rychle rozkládá. Průnik ozonu přes plazmatickou membránu je stěžejní možný (GLOSER, PRÁŠIL 1998), ale byly zaznamenány určité reakce s epidermálními buňkami smrkového jehličí a nová tvorba epikutiku-

látních vosků o změněném složení během fumigace O_3 (KERFOURN, GARREC 1992). Příjem rostlinami je tedy přímo ovlivněn koncentrací ozonu v ovzduší, vlastnostmi laminární vrstvy vzduchu okolo asimilačních orgánů a vodivosti průduchů. Jejich uzavření umožňuje rostlinám vyhnout se stresu (PILEGAARD, JENSEN, HUMMELSHØJ 1995), tento mechanismus je však spouštěn jinými faktory, než je zvýšená koncentrace O_3 v ovzduší. Po vstupu ozonu do listu či jehlice dochází k jeho reakci s vodním prostředím apoplastu a k rozkladu na velké množství chemických sloučenin, včetně velmi reaktivního hydroxylového radikálu (OH \cdot), četných volných organických radikálů, superoxidového aniontu ($O_2\cdot^-$) a peroxidu vodíku (H_2O_2). Tyto sloučeniny negativně ovlivňují mezofylové buňky (BELL, THESHOW 2002).

Zvýšená koncentrace těchto látek vyvolává obrannou antioxi-dační reakci - tvorbu etylénu, polyaminů a flavonoidů, které jsou také součástí obranných mechanismů. Probíhá také tvorba stresových proteinů, které jsou téměř shodné s proteiny tvořenými při napadení rostliny patogenními organismy. Pokud koncentrace ozonu převyšuje obrannou kapacitu rostlin, dochází k narušení transportních cest a iontové homeostáze buněk (SKARBY et al. 1998). Výsledkem je snížení množství chlorofylu a ztráta efektivity fotosyntézy, zejména v přímo osluněné části asimilačních orgánů (MIKKELSEN, RO-POULSEN 1994). Při dlouhodobém působení vyšších koncentrací ozonu dochází již k poškození buněčných součástí. V buňkách bývají patrné strukturální změny charakteristické pro senescenci, jako je zvýšení hustoty cytoplazmy, ztmav-



Obr. 2. Poškození smrku (*Picea abies*) ozonem. Na smrkových jehlicích se účinek přizemního ozonu projevuje jako světlé (zelené, žluté, žlutozelené) skvrny (body, tečky). Tyto tečky mají neostré hranice - ostře ohraničené jsou způsobené sáním hmyzu nebo houbovými chorobami. Na jehlicích se hromadění produktů vyvolaných oxidačním stresem může kumulovat, to znamená, že na starších jehlicích lze pozorovat silnější poškození.

Damage of spruce (*Picea abies*) by ozone. Affected spruce needles show light spots (green, yellow, yellow-green dots) of not clearly shaped outlines. Sharply outlined spots are caused by insects or fungi. Products caused by oxidation stressors can be cumulated on the needles, so the older needles can be more damaged.

nutí a zmenšení chloroplastů, zmenšení či absence škrobových zrn, redukce membrán thylakoidů a zvýšené množství plastoglobulů. Některé rysy se ovšem od běžné senescence odlišují – v tonoplastu se formují vesikuly, obsah vakuol přestává být homogenní a dochází k jeho kondenzaci či k vysrážení fenolických látek. S postupujícím poškozením dochází k plazmolýze jednotlivých buněk a k celkovému narušení buněčných struktur (GÜNTHARDT-GOERG et al. 2000). Epidermální buňky kolapsují později než buňky mezofylu. Při odumírání buněk svrchního mezofylu se poškození viditelně projevuje chlorózami a nekrotickými skvrnami na listech. Následuje předčasné stárnutí a opad asimilačních orgánů.

Toxicita ozonu je výsledkem souboru chemických reakcí, které nejsou specifické a nezanechávají rezidua. Jisté úrovně oxidačního stresu jsou rostliny vystaveny přirozeně, narůstat může i v případě biotického poškození či sucha. Škodlivost ozonu závisí na detoxifikační schopnosti rostliny. Rostliny mají celou řadu mechanismů ochrany před oxidačním působením. Na přímé deaktivaci ozonu se

mohou podílet například karotenoidy, zeaxantin a v membránách také α -tokoferol (vitamin E).

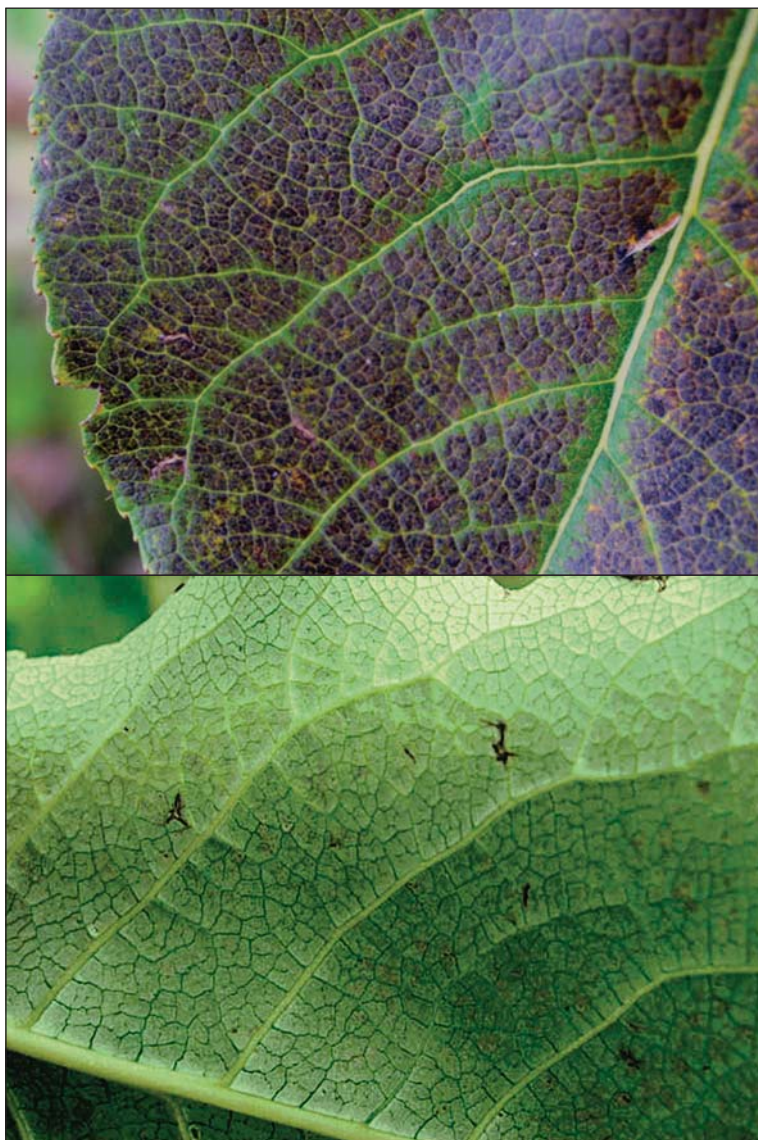
Nejuniverzálnější ochranu před poškozením buňky poskytují některé specializované enzymy a enzymatické systémy. K těm patří především superoxidodismutáza (SOD), která katalyzuje přeměnu superoxidu na peroxid vodíku. Peroxid vodíku je dále rozkládán buď katalázou (především v peroxizomech a glyoxozomech), nebo askorbátperoxidázou (AP) (v chloroplastech, někdy i v cytozolu). Klíčovou úlohu v antioxidační ochraně hraje pravděpodobně askorbát a glutathion, neboť obou sloučenin bývá zejména v chloroplastech velké množství (GLOSER, PRÁŠIL 1998). U antioxidačních systémů, jako je kyselina askorbová, apoplastické askorbáty či glutathion, bývají zaznamenány denní i sezonní změny. Přeměny kyseliny askorbové jsou rychlé, tvorba může dosáhnout až 7 % celkového obsahu za hodinu. Tyto jevy mohou vést i k aklimatizaci na stres ozonem (HABERER, JÄGER, RENNENBERG 2006). Rostliny z vyšších poloh mohou mít větší odolnost, neboť jsou adaptovány na vyšší oxidační stres prostředí (nízké teploty, vysoké záření). Koncentrace askorbátů v apoplastu je na hranici lesa o 25 % vyšší oproti 1 000 m n. m.

CITLIVOST DŘEVIN NA ZVÝŠENÉ KONCENTRACE OZONU

Vůči ozonu jsou citlivější listnaté dřeviny než jehličnaté. V experimentech se prokázala relativně vysoká citlivost třešně *Prunus serotina* (SCHAUB et al. 2005), břízy (SKELLY et al. 1998, TOWSEND 1974, PÄÄKKÖNEN et al. 1998), olše a topolů (SKÄRBY et al. 1998). Za citlivé jsou považovány také jasan, javor klen a buk (DITTMAR et al. 2004). GÜNTHARDT-GOERG et al.

(2000) považují habr, jeřáb a jasan za relativně odolné listnáče. V podmínkách střední Evropy je u buku výskyt vizuálních symptomů běžný, u smrků jsou nekrózy jehlic spíše vzácné a vyskytují se pouze v letech s vysokou zátěží ozonem. Z jehličnatých dřevin je relativně citlivější borovice (MATYSSEK et al. 1997). Kromě poškození listů ozon nepříznivě ovlivňuje celkovou energetickou bilanci stromů. Značná část fotosyntetické produkce i rezerv je uvolňována na odstraňování oxidačního stresu a snižuje se tak celková odolnost vůči dalším nepříznivým faktorům (JONES et al. 2004). Kromě celkového snížení produkce je také blokováno např. rozvoj kořenů a ukládání zásobních látek (LUX et al. 1997), což může vést k poškození dalšími stresovými faktory (ŠRÁMEK 1999). UDDLING et al. (2006) prokázali negativní vliv ozonu na resorpci dusíku z listů břízy před jejich podzimním opadem.

Studie vlivu ozonu na produkci biomasy dřevin byly z velké části prováděny ve fumigačních komorách či v částečně otevřených fumigačních systémech (OTC – open top chamber). Ty prokázaly pokles listové plochy, snížení výškového přírůstu, snížení suché



Obr. 3. Poškození topolu (*Populus tremula*) ozonem. Silné poškození listů osiky se projevuje červeným až červenohnědým zbarvením plochy listu, žilnatina není zasažena. Na rubu listu se poškození zpravidla neprojevuje. Damage of poplar (*Populus tremula*) by ozone. Strong damage of poplar resulted in reddening or red-brown colour of the leaf; veining is not affected. Usually it is not visible in the reverse part of the leaf.

váhy letorostů, snížení celkové biomasy rostlin a také snížení poměru biomasy kořenů k nadzemní části rostlin při reálných koncentracích ozonu v ovzduší. Změny v intenzitě růstu různých částí rostlin mohou způsobit výraznou změnu v architektuře stromů i změny struktury porostu (PEARSON, MANSFIELD 1994).

Tyto typy experimentů jsou zatíženy několika potenciálními zdroji chyb (MATYSSEK et al. 1997). V první řadě byla většina z nich pouze krátkodobých s fumigací po jednu až dvě vegetační sezony a mohla tak opomenout možný efekt „saturace“. Vliv ozonu je pravděpodobně odlišný při mnohaleté chronické zátěži. Při ní může i mírné, ale pravidelné narušování energetické a látkové bilance vést k významnému poškození vitality a ke snížení odolnosti vůči dalším stresorům, jako je působení nízkých teplot nebo biotických škůdců.

Dalším nedostatkem je, že ve většině experimentů byly používány z praktických důvodů hlavně sazenice či mladé rostliny, jejichž reakce se může od dospělých stromů odlišovat (NUNN et al. 2005). Například BRAUN et al. (1999) prokázali vyšší citlivost dospělých buků k ozonu, než by odpovídalo výsledkům s mladými sazenicemi. Rozdílnou fyziologickou a biochemickou odezvu dvouletých a šedesátiletých buků na zvýšené koncentrace ozonu prokázali také HERBINGER et al. (2005)

Nejzávažnější je zřejmě skutečnost, že ve většině případů jsou dřeviny v experimentech stresovány pouze zvýšenými koncentracemi ozonu – vlhkostní režim půdy, výživa a kvalita dalších environmentálních faktorů bývají udržovány v optimálních hodnotách. Pro studium vlivu ozonu je tato skutečnost obzvláště významná, neboť v uvedených podmínkách dochází k maximálnímu otevření průduchů a tedy minimální rezistenci dřevin vůči vstupu ozonu do asimilačních orgánů. Tento fakt jasně dokládají experimenty, ve kterých byl vliv ozonu kombinován s působením dalších stresových faktorů. PEARSON a MANSFIELD (1994) dokládají u nádobových pokusů s bukem, že ozon nepůsobí s vodním stresem synergicky. Negativní vliv ozonu se výrazněji projevil u zavlažovaných sazenic. KARLSSON et al. (1995) prokázali, že v suchých letech 1993 a 1994 byla redukce celkové biomasy při fumigaci sazenic smrku ozonem 18% u zavlažovaných sazenic, u sazenic vystavených suchu pouze 5%. Přitom i reakce průduchů na suchu je ovlivňována ozonem. PEARSON a MANSFIELD (1993) dokládají, že mladé sazenice buku ovlivněné ozonem vykazovaly o 15 % nižší odpor průduchů než stromy stresované pouze suchem. V reálných podmínkách je ovšem chování průduchů daleko výrazněji ovlivněno mikroklimatickými podmínkami a vodním režimem stromu než ozonem (WIESER, HAVRANEK 1996). Redukce vodivosti průduchů při zvýšeném deficitu vodní páry je typická zejména pro lesní porosty v nižších nadmořských výškách (UHLÍŘOVÁ et al. 2003).

STRIBLEY a ASHMORE (2002) při studiu vlivu ozonu na kvalitu korun volně rostoucích bukových porostů v jižní Anglii zjistili, že negativní vliv ozonu bylo možno doložit pouze u porostu s příznivějším vodním režimem půdy. To, že jsou vysoké koncentrace ozonu při současném stresu suchem pro dřeviny poměrně málo nebezpečné, dokládají např. DITTMAR et al. (2004) či MATYSSEK et al.

(2006) na příkladu roku 2003, kdy se v Bavorsku vyskytovaly vysoké koncentrace ozonu v období výrazného sucha. Poškození se projevilo pouze v Alpské oblasti, kde byly úhrny srážek relativně příznivější. Další příklady uvádějí MATYSSEK et al. (1997), kteří dokládají, že v přirozených podmínkách jsou průkazné škody zjišťovány až při daleko vyšší zátěži ozonem než při fumigačních experimentech. K poškození paradoxně dochází spíše v letech s vlhčím průběhem počasí (a tedy otevřenými průduchy), přestože koncentrace ozonu v ovzduší bývají nižší. Rezistence porostu pro příjem ozonu se extrémně zvyšuje v teplých slunečných dnech, kdy se rostliny zavřením průduchů snaží zamezit ztrátám vody, jak prokázali např. pro dospělý porost douglasky DUYZER, WESTRATE, WALTON (1995), pro porosty smrku a modřínu WIESER a HAVRANEK (1996). Z hlediska

studia vlivu ozonu na přírůst ve vyšších nadmořských výškách je určitou komplikací, že meteorologické faktory, které umožňují nárůst vysokých koncentrací O_3 , jsou zároveň příznivé pro růst dřevin (MORTENSEN, BATRUP-BIRK, RO-POULSEN 1996). Působení ozonu tak může být překryto působením příznivých meteorologických podmínek. Další významnou skutečností je, že k působení ozonu dochází v současném období globálně rostoucích koncentrací oxidu uhličitého v atmosféře. CO_2 může do jisté míry redukovat vliv ozonu ovlivněním hustoty a chování průduchů (PAOLETTI, GRULKE 2005). Zvýšenou fotosyntézu při společné fumigaci O_3 a CO_2 u čtyřletých smrků prokázali např. EAMUS et al. (1990). GRAMS et al. (1999) potvrdili ochranný vliv zvýšených koncentrací oxidu uhličitého proti negativnímu vlivu ozonu u bukových semenáčků, OKSANEN et al. (2005) u mladých bříz. KULL, TULVA a VAPAAVUORI (2005) dokládají, že CO_2 zabraňuje negativnímu vlivu ozonu na listovou plochu bříz. LIU XIPING et al. (2004) i KOZOVITS et al. (2005) pozorovali u smrku příznivější vliv CO_2 při spolupůsobení ozonu než u buku a vyvozují, že poznatky získané pro dřeviny rostoucí v monokulturách se mohou kvůli ovlivnění konkurenceschopnosti odlišovat od reakcí smíšených porostů. THOMAS, BRAUN a FLÜCKIGER (2006) dokládají, že u mladých buků současné koncentrace ozonu mohou zvyšovat negativní účinky vysokého vstupu dusíku.

Kvantifikace vlivu ozonu na produkci dospělých stromů je tedy obtížná, přesto řada autorů dochází k závěru, že trvalé vystavení jeho zvýšeným koncentracím má negativní vliv na dlouhodobou produkci (PEARSON, MANSFIELD 1994). Ve studii BRAUNOVÉ et al. (1999) byl ozon jedním ze čtyř významných faktorů, který vysvětloval 32 % variability přírůstu dospělých bukových porostů ve Švýcarsku. Dalšími z těchto faktorů byla saturace půd bázemi, depozice dusíku a kyselá depozice.

MATYSSEK et al. (1997) nepovažuje ozon za dominující stres pro lesní dřeviny v oblasti Rakouska a Švýcarska, nevyklučuje však, že zvýšené koncentrace O_3 mohou pro vývoj lesa představovat riziko. Také WIESER a HAVRANEK (1996) nepředpokládají zásadní vliv ozonu na chřadnutí lesních porostů. EWALD (2005) upozorňuje, že poškození smrku v Bavorských Alpách připisované ozonu je nutno hodnotit velmi opatrně a s přihlédnutím k půdnímu chemismu a věku porostů, což jsou zde hlavní faktory ovlivňující zdravotní stav této dřeviny.

Přesto např. KARLSSON et al. (2005) odhaduje, že v letech 1993 - 2003 vliv ozonu způsobil snížení růstu lesa o 2,2 % a snížení ekonomické návratnosti lesní produkce o 2,6 %. Při extrapolaci na Švédsko je roční potenciální ztráta na lesní produkci 56 milionů euro (v cenách z roku 2004), roční ztráta na produkci dřeva pro EU lze odhadnout na 361 milionů eur ročně. KARLSSON et al. (2006) dokládá, že v jižním Švédsku je ozon po výčetní základně, teplotě a vlhkostním režimu půdy čtvrtým nejvýznamnějším fakto-



Obr. 4.

Poškození lípy (*Tilia* sp.) ozonem. Poškození má formu červených až červenohnědých nekrot. Opět je poškozena plocha listu mezi nervaturou na osluněných listech.

Damage of lime (*Tilia* sp.) by ozone. Damage results in reddish or red-brown necroses. Again the leaf area in between veins of the exposed side is affected.

rem, který ovlivňuje přírůst dospělých smrkových porostů. WIPFLER et al. (2005) uvádějí, že stres působený současnými koncentracemi ozonu může způsobovat potenciální ztrátu na tloušťkovém přírůstu vzrostlých smrků až ve výši 22 %. SKÄRBY et al. (2004) dokládají možnost 6% redukce růstu smrku při současné úrovni zatížení ozonem.

Závislost příjmu ozonu na otevřenosti průduchů v reálných podmínkách potvrzuje zvýšené riziko pro horské lesní ekosystémy. Koncentrace ozonu v těchto lokalitách nedosahují tak vysokých hodnot jako v průmyslových oblastech, mají však vyrovnanější chod a často jsou dlouhodobě zvýšené. Stromy zde navíc nejsou často stresované nedostatkem vláhy a vodivost průduchů je zde vyšší než v nižších nadmořských výškách (WIESER, HAVRANEK 1995, 1996). Ve vysokých nadmořských výškách není transpirace často primárně ovlivňována dostupností vody, ale především teplotou a zářením – tedy faktory, které přispívají ke vzniku zvýšených koncentrací ozonu (DITTMAR et al. 2005). Na druhou stranu je pravda, že dřeviny rostoucí v těchto podmínkách mají vyšší přirozenou detoxifikační kapacitu pro oxidativní stres a kratší vegetační období, ve kterém ozon přijímají (WIESER et al. 2000).

VIZUÁLNÍ HODNOCENÍ POŠKOZENÍ OZONEM, BIOCHEMICKÉ A MORFOLOGICKÉ UKAZATELE

Poškození ozonem se viditelně projevuje změnami zbarvení asimilačních orgánů a nekrotami. U listnatých dřevin mají vizuální symptomy poškození nejčastěji podobu nepravidelných chlorotických skvrn a bronzového zbarvení listů (obr. 1, 3, 4). Nejdříve se poškození objevuje na středně starých a starších listech, teprve později i na mladších. U jehličnatých dřevin jsou na jehlicích patrné

bezbarvé až žlutavé nebo zelenožluté bodové chlorózy, které nejsou ostře ohraničené (obr. 2). Četnější jsou na starších ročnících jehličí, nacházejí se zpočátku na svrchní, později i na spodní straně jehlic. Zvýšený výskyt je možné pozorovat na osluněných částech korun či větví. Bodové chlorózy mohou při intenzivním nebo dlouhodobém působení přejít do plošek až nekrotů na větší ploše jehlic (HARTMAN, NIENHAUS, BUTIN 1988, SKELLY et al. 1998, UHLÍŘOVÁ, KAPITOLA 2004). Tyto vizuální symptomy nejsou jednoznačně specifické pro ozon a mohou být způsobeny i jiným typem stresu. Přesto se poškození způsobená ozonem vyznačují některými typickými rysy. Mezi ně patří zejména fakt, že k výraznějšímu poškození dochází na osluněných částech rostlin. To se projevuje tzv. stínovým efektem – zastíněné části listů zůstávají zelené, bez viditelných příznaků poškození. Symptomy se rozvíjejí nejvíce na osluněných větvích, zpočátku pouze na svrchní straně listů, při silném poškození mohou být skvrny, chlorózy nebo nekrotózy patrné i na spodní straně listů. Chronické poškození ozonem se může projevovat i tvorbou menších jehlic (listů) nebo výhonů (KELLER 1981).

Při hodnocení viditelného poškození dospělých stromů a v lesních porostech je zásadním problémem postavení pozorovatele, který nemůže hodnotit svrchní část koruny, kde se viditelné změny projevují nejčastěji. Proto hodnocení ozonu probíhá většinou na přízemní vegetaci (obr. 5), která odráží procesy probíhající v korunové vrstvě a v řadě případů reaguje i citlivěji než dospělé stromy (VOLLENWEIDER, OTTINGER, GÜNTHARDT-GOERG 2003, MANNING, GODZIK 2004). Metodika sledování a hodnocení přízemního poškození byla rozpracována i v síti ploch evropského monitoringu zdravotního stavu lesů ICP Forests (UNECE 2004). Plošné hodnocení vlivu ozonu na přízemní vegetaci je však komplikováno variabilitou floristického složení v různých podmínkách a také tím, že vyhodnocování symptomů u většiny bylinných druhů nebylo experimentálně testováno (BUSSOTI, COZZI, FERRETTI 2006). Kvalita hodnocení tak do jisté míry závisí na zkušenostech pozorovatele (BUSSOTI et al. 2006).



Obr. 5. Poškození ostružiníku (*Rubus fruticosus*) ozonem. Typické poškození vyvolané účinky ozonu. Dobře patrný je stínový efekt a rubová strana listů bez poškození. Damage of blackberry (*Rubus fruticosus*) by ozone. Typical damage caused by ozone. Shadow effect well visible, reverse side not affected.

Vzhledem k tomu, že oxidativní stress může být způsoben řadou faktorů, neexistuje žádný jednoznačný marker působení ozonu na biochemické bázi. Například smrky z různých lokalit mohou vykazovat zcela odlišné úrovně antioxidantů i při podobné zátěži (MATYSSEK et al. 1997). Vliv ozonu je navíc kumulativní, intenzita reakce tedy závisí nejen na intenzitě, ale také na délce trvání stresu. V průběhu posledních dvaceti let byla testována řada morfologických a biochemických markerů, které mohou v různé míře působení ozonu identifikovat.

Jedním z často využívaných markerů imisního poškození je množství a struktura epikutikulárních vosků, které ochraňují povrch listů a jehlic. Degradace vosků je ovlivněna řadou přírodních i antropogenních stresorů. Přes jejich poměrně uniformní chemické složení jsou považovány za citlivý indikátor změn zdravotního stavu lesních porostů (CAPE, PERCY 1998). V práci MATYSSKA et al. (1997) narůstala degradace vosků u smrku s věkem jehlic a s transparentí koruny. Tato tendence byla zřetelnější na výše položené lokalitě s vyšší zátěží ozonem. Fumigace mladých smrků ozonem v koncentraci 100 a 300 $\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ po jednu vegetační sezonu ovšem degradaci vosků nevyvolala. To potvrzuje teorii, že epikutikulární vosky jsou k působení chemických látek relativně odolné. Jejich produkce však může být narušena například vlivem ultrafialového (UVB) záření (GORDON, PERCY 1999), což vede k následnému zvýšení citlivosti rostlin vůči působení ozonu.

Přes nespecifičnost oxidativních reakcí lze působení ozonu identifikovat charakteristickou kombinací mikroskopických změn způsobenou oxidativním stresem při vyloučení biotického poškození rostlin (VOLLENWEIDER, OTTINGER, GÜNTHARDT-GOERG 2003, KIVIMÄENPÄÄ et al. 2004). Pro diagnostiku je významný jak cytochemický původ (kombinace projevů hypersenzitivní reakce a stárnutí buněk), tak lokalizace mikroskopických symptomů. Indikativní změny se vytvářejí v asimilačním mezofylu, občas se rozšiřují do epidermis, struktura vodivých pletiv zůstává nezměněná. Poškozené jsou buňky více vystavené osvětlení. KIVIMÄENPÄÄ, SELLDÉN a SUTINEN (2005) uvádějí jako charakteristickou kombinaci symptomů 1) redukovanou velikost chloroplastů, 2) vyšší elektronovou hustotu stromatu a 3) lokalizaci těchto změn především ve vnějším mezofylu a na svrchní straně jehlic. Z morfologických markerů lze také uplatnit změny buněčné stěny, které mohou být ovšem indukovány i suchem či působením těžkých kovů.

Při četných peroxidačních pochodech se v buňkách hromadí metabolity, které je možné využít k biochemické indikaci oxidačního stresu vyvolaného přízemním ozonem. Jedním z peroxidačních produktů, které se v buňkách hromadí, je malondialdehyd (MDA). MDA je dobře znám jako produkt peroxidace lipidů, včetně rostlinných (TEIGE, MC MANUS, MUDD 1974, SAKAKI, KONDO, SUGAHARA 1984). V opakovaných fumigačních experimentech s ozonem aplikovaným vedle oxidu siřičitého na několik druhů dřevin bylo ověřeno, že smrk ztepilý patří k méně citlivým druhům v reakcích na ozon (PASUTHOVÁ et al. 1987), ale i přesto ozonem ovlivněné smrky vykazovaly přibližně 40% zvýšení obsahu MDA v nejmladším ročníku jehličí v porovnání s kontrolou (UHLÍŘOVÁ, PASUTHOVÁ 1993).

Slibnými biochemickými ukazateli pro působení ozonu jsou změny obsahu fenolických látek, například proanthocyanidinu (VOLLENWEIDER, OTTINGER, GÜNTHARDT-GOERG 2003).

Možnosti využití obsahu sacharidů jako indikátorů působení ozonu testovali BRAUN et al. (2004). U jednoletých semenáčků buku

klesala koncentrace monosacharidů v jemných kořincích buku společně s rostoucí zátěží ozonem. U smrku vliv ozonu koreloval pouze s koncentrací škrobu v pletivech. U silnějších kořenů a v kmeni obsah škrobu se zvyšujícím se vlivem O₃ klesal, v jehličí stoupal. Obsahy sacharidů však mohou být také významně ovlivněny zvýšenými koncentracemi oxidů dusíku

GOLDBOLD et al. (1993) testovali jako biochemické ukazatele imisního poškození obsahy chlorofylu, škrobu, prolinu a aktivitu peroxidázy. Žádný z těchto faktorů se neukázal jako specifický a obecně použitelný indikátor poškození ozonem.

ZÁVĚRY

Problematika poškození lesních ekosystémů ozonem je velmi komplexní. Na rozdíl od většiny jiných škodlivin u ozonu neexistuje přímá závislost mezi jeho koncentrací v ovzduší a vznikem poškození. Řada skutečností napovídá tomu, že současné imisní limity založené na kumulativním indexu AOT40 představují pouze „potenciální možnost vzniku poškození“ a že reálný vliv ozonu na rostliny je v přírodních podmínkách často omezen dalšími faktory, které limitují jeho vstup do listů uzavřením průduchů. Na druhou stranu je velmi málo známo o významu dlouhodobého narušování energetické bilance dřevin, které ozon nesporně způsobuje, či o jeho působení na různé složky lesních ekosystémů. Viditelné poškození listů a jehlic tak zdaleka nemusí být tím nejzávažnějším problémem, který zvýšené koncentrace ozonu způsobují.

V současné době lze za jednu z priorit výzkumu považovat studium vlivu ozonu na lesní porosty v přírodních podmínkách. Jednou z možných cest jsou vysoce sofistikované vědecké systémy, které umožňují fumigaci celých porostů, jako je projekt CASIROZ (<http://www.casiroz.de>) nebo projekt FACE (<http://aspenface.mtu.edu>). Druhou možností je monitoring působení ozonu ve vhodně zvolené síti porostů. Kritickými body tohoto přístupu je výběr vhodné kombinace vizuálních, strukturálních a biochemických markerů, které mohou působení této škodliviny prokázat. Navíc je nutné zajistit sledování řady dalších faktorů s jejichž pomocí bude možné vztáhnout působení O₃ k obecným charakteristikám lesních dřevin, jako je jejich zdravotní stav, růst nebo produkce.

Poznámka:

Příspěvek byl zpracován v rámci výzkumného projektu NAZV č. 1G57045 a s podporou projektu Ministerstva zemědělství č. 0002070201.

LITERATURA

- ASHMORE, M.: Air pollution impacts on vegetation in Europe. In: Emberson, L., Ashmore, M., Murray, F. (eds.): Air pollution impacts on crops and forests. A global assessment. London, Imperial College Press 2003, s. 59-88
- ASHMORE, M. R.: Assessing the future global impacts of ozone on vegetation. *Plant, Cell and Environment*, 28, 2005, s. 949-964
- BRAUN, S., RIHM, B., SCHINDLER C., FLÜCKIGER, W.: Growth of mature beech in relation to ozone and nitrogen deposition: an epidemiological approach. *Water, Air and Soil Pollution*, 116, 1999, s. 357-364
- BRAUN, S., ZUGMAIER, U., TOMAS, V., FLÜCKIGER, W.: Carbohydrate concentrations in different plant parts of young beech and spruce along a gradient of ozone pollution. *Atmospheric Environment*, 38, 2004, s. 2399-2407
- BUSSOTTI, F., COZZI, A., FERRETTI, M.: Field surveys of ozone symptoms on spontaneous vegetation. Limitations and potentialities of the European programme. *Environmental Monitoring and Assessment*, 115, 2006, s. 335-348
- BUSSOTTI, F., SCHAUB, M., COZZI, A., GEROSA, G., NOVAK, K., HUG, C.: Sources of errors in assessing ozone visible symptoms on native vegetation. *Environmental Pollution*, 140, 2006, s. 257-268
- CAPE, J. N., PERCY, K. E.: Use of needle epicuticular wax chemical composition in the early diagnosis of Norway spruce (*Picea abies* (L.) KARST.) decline in Europe. *Chemosphere*, 36, 1998, č. 4/5, s. 895-900
- COLBECK, I., MACKENZIE, A. R.: Air Pollution by Photochemical Oxidants. Amsterdam, Elsevier 1994. 244 s.
- DITTMAR, C., ELLING, W., GÜNTHARDT-GOERG, M., MAYER, F. J., GILGE, S., WINKLER, P., FRICKE, W.: Ozonbelastung und Schadsymptome im Extremsommer 2003. *AFZ-Der Wald B*, 1089, 2004, s. 683-685
- DITTMAR, C., PFAFFELMOSER, K., RÖTZER, T., ELLING, W.: Quantifying ozone uptake and its effects on the stand level of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Southern Germany. *Environmental Pollution*, 134, 2005, s. 1-4
- DUYZER, J., WESTRATE, H., WALTON, S.: Exchange of ozone and nitrogen oxides between the atmosphere and coniferous forest. *Water Air and Soil Pollution*, 85, 1995, s. 2065-2070
- EAMUS, D., BARNES, J. D., MORTENSEN, L., RO-POULSEN, H., DAVIDSON, A. W.: Persistent stimulation of CO₂ assimilation and stomatal conductance by summer ozone fumigation in Norway spruce. *Environmental Pollution*, 63, 1990, s. 365-379
- EWALD, J.: Ecological background of crown condition, growth and nutritional status of *Picea abies* (L.) KARST. in the Bavarian Alps. *Eur. J. For. Res.*, 124, 2005, s. 9-18
- FINLAYSON-PITTS, B. J., PITTS, J. N. Jr.: Chemistry of the Upper and Lower Atmosphere. San Diego, Academic Press 2000. 969 s.
- GARDNER, M. W., DORLING, S. R.: Meteorologically adjusted trends in UK daily maximum surface ozone concentrations. *Atmospheric Environment*, 34, 2000, s. 171-176
- GLOSER, J., PRÁŠIL, I.: Fyziologie stresu. In: Procházka, S., Macháčková, I., Krekule, J., Šebánek, J. a kol.: Fyziologie rostlin. Praha, Academia 1998, s. 412-431

- GODBOLD, D. L., FEIG, R., CREMER-HERMS, A., HUTTERMANN, A.: Determination of stress bioindicators in three Norway spruce stands in northern Germany. *Water, Air and Soil Pollution*, 66, 1993, s. 231-237
- GORDON, D. C., PERCY, K. E.: Effect of UV-B dose on biosynthesis of epicuticular waxes in blue spruce (*Picea pungens* ENGELMANN.) primary needles: preliminary investigation. *Water, Air, and Soil Pollution*, 116, 1999, č. 1/2, s. 429-436
- GRAMS, T. E. E., ANEGG, S., HÄBERLE, K. H., LANGEBAEDEL, C., MATYSSEK, R.: Interactions of chronic exposure to elevated CO₂ and O₃ levels in the photosynthetic light and dark reactions of European beech (*Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 144, 1999, s. 95-107
- GÜNTHARDT-GOERG, M. S., MCQUATTIE, C. J., MAURER, S., FREY, B.: Visible and microscopic injury in leaves of five deciduous tree species related to current critical ozone levels. *Environmental Pollution*, 109, 2000, s. 89-500
- HABERER, K., JÄGER, L., RENNENBERG, H.: Seasonal patterns of ascorbate in the needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees: correlation analyses with atmospheric O₃ and NO₂ gas mixing ration and meteorological parameters. *Environmental Pollution*, 139, 2006, s. 224-231
- HARTMAN, G., NIENHAUS, F., BUTIN, H.: Farbatlas Waldschäden, Diagnose von Baumkrankheiten. Stuttgart, Ulmer 1998.
- HERBINGER, K., THEN, C., LÖW, M., HABERER, K., ALEXOUS, M., KOCH, N., REMELE, K., HEERDT, C., GRILL, D., RENNENBERG, H., HÄBERLE, K. H., MATYSSEK, R., TAUSZ, M., WIESER, G.: Tree age dependence and within-canopy variation of leaf gas exchange and antioxidative defence in *Fagus sylvatica* under experimental free-air ozone exposure. *Environmental Pollution*, 137, 2005, s. 476-482
- JONES, M. E., PAINE, T. D., FENN, M. E., POTH, M. A.: Influence of ozone and nitrogen deposition on bark beetle activity under drought conditions. *For. Ecol. and Manag.*, 200, 2004, s. 67-76
- KARLSSON, P. E., ÖRLANDER, G., LANGVALL, O., UDDLING, J., HJORTH, U., WIKLANDER, K., ARESKOU, B., GRENNFELT, P.: Negative impact of ozone on the stem basal area increment of mature Norway spruce in south Sweden. *For. Ecol. and Manag.*, 232, 2006, s. 146-151
- KARLSSON, P. E., PLEIJEL, H., BELHAJ, M., DANIELSSON, H., DAHLIN, B., ANDERSSON, M., HANSSON, M., MUNTHE, J., GRENNFELT, P.: Economic assessment of the negative impacts of ozone on crop yields and forest production. A case study of the estate Östads Säteri in Southwestern Sweden. *Ambio*, 34, 2005, č. 1, s. 32-40
- KELLER, T.: Auswirkungen von Luftverunreinigungen auf Pflanzen. *Berichte Nr. 225*, Januar 1981. Sonderdruck aus Heizung und Lüftung, 48, 1981, č. 1, s. 22-24
- KERFOURN, C., GARREC, J. P.: Modifications in the alkane composition of cuticular waxes from spruce needles (*Picea abies*) and ivy leaves (*Hedera Helix*) exposed to ozone fumigation and acid fog: comparison with needles from declining spruce trees. *Can. J. Bot.*, 1992, 70, s. 861-869
- KIVIMÄENPÄÄ, M., JÖNSSON, A. M., STJERNQUIST, I., SELLDÉN, G., SUTINEN, S.: The use of light and electron microscopy to assess the impact of ozone on Norway spruce needles. *Environmental Pollution*, 127, 2004, s. 441-453
- KIVIMÄENPÄÄ, M., SELLDÉN, G., SUTINEN, S.: Ozone-induced changes in the chloroplast structure of conifers needles, and their use in ozone diagnostics. *Environmental Pollution*, 137, 2005, s. 466-475
- KOZOVITS, A. R., MATYSSEK, R., BLASCHKE, H., GÖTTLEIN, A., GRAMS, T. E. E.: Competition increasingly dominates the responsiveness of juvenile beech and spruce to elevated CO₂ and/or O₃ concentrations throughout two subsequent growing seasons. *Global Change Biology*, 11, 2005, s. 1387-1401
- KRAPFENBAUER, A., HOLTERMANN, C.: Ozon in der Troposphäre – trotz Reduktion von Vorläufersubstanzen unvermindert oder weiter steigend. *Wien*, 1993. 26 s.
- KULL, O., TULVA, I., VAPAAVUOVORI, E.: Consequences of elevated CO₂ and O₃ on birch canopy structure: implementation of a canopy growth model. *For. Ecol. and Manag.*, 212, 2005, s. 1-13
- LIU XIPING, KOZOVITS, A. R., GRAMS, T. E. E., BLASCHKE, H., RENNENBERG, H., MATYSSEK, R.: Competition modifies effects of enhanced ozone/carbon dioxide concentrations on carbohydrate and biomass accumulation in juvenile Norway spruce and European beech. *Tree Physiology*, 24, 2004, s. 1045-1055
- LUX, D., LEONARDI, S., MÜLLER, J., WIEMKEN, A., FLÜCKIGER, W.: Effects of ambient ozone concentrations on contents of non-structural carbohydrates in young *Picea abies* and *Fagus sylvatica*. *New Phytologist*, 1997, 137, s. 399-409
- MANNING, W. J., GODZIK, B.: Bioindicator plants for ambient ozone in Central and Eastern Europe. *Environmental Pollution*, 130, 2004, s. 33-39
- MATYSSEK, R., HAVRANEK, W. M., WIESER, G., INNES, J. L.: Ozone and the forests in Austria and Switzerland. In: Sandermann, H., Wellburn, A. R., Heath, R. L.: Forest decline and ozone: a comparison of controlled chamber and field experiments. *Springer Ecological Studies*, 127, 1997, s. 95-134
- MATYSSEK, R., INNES, J. L.: Ozone – a risk factor for trees and forests in Europe. *Water, Air and Soil Pollution*, 116, 1999, s. 199-226
- MATYSSEK, R., THIEC, D., LÖW, M., DINZENGREMEL, P., NUNN, A. J., HÄBERLE, K. H.: Interactions between drought and O₃ stress in forest trees. *Plant Biology*, 8, 2006, s. 11-17
- MIKKELSEN, T. N., RO-POULSEN, H.: Exposure of Norway spruce to ozone increases the sensitivity of current year needles to photoinhibition and desiccation. *New Phytologist*, 128, 1994, s. 153-163
- MONKS, P. S.: A review of the observations and origins of the spring ozone maximum. *Atmospheric Environment*, 34, 2000, s. 3545-3561.
- MORTENSEN, L., BASTRUP-BIRK, A., RO-POULSEN, H.: Critical levels of O₃ for wood production of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Water, Air and Soil Pollution*, 85, 1996, s. 1349-1354
- NUNN, A. J., KOZOVITS, A. R., REITER, I. M., HEERDT, C., LEUCHNER, M., LÜTZ, C., LIU, X., LÖW, M., WINKLER, J. B., GRAMS, T. E. E., HÄBERLE, K. H., WERNER, H., FABIAN, P., RENNENBERG, H., MATYSSEK, R.: Comparison of ozone uptake and sensitivity between a phytotron study with young beech and a field experiment with adult beech (*Fagus sylvatica*). *Environmental Pollution*, 137, 2005, s. 494-506
- OKSANEN, E., RIIKONEN, J., KAAKINEN, S., HOLOPAINEN, T., VAPAAVUORI, E.: Structural characteristics and chemical composition of birch (*Betula pendula*) leaves are modified by increasing CO₂ and ozone. *Global Change Biology*, 11, 2005, s. 732-748
- PÄÄKKÖNEN, E., VAHALA, J., HOLOPAINEN, T., KÄRENLAMPI, L.: Physiological and ultrastructural responses of birch clones exposed to ozone and drought stress. *Chemosphere*, 36, 1998, č. 4/5, s. 679-684

- PAOLLETTI, E., GRULKE, N. E.: Does living in elevated CO₂ ameliorate tree response to ozone? A review on stomatal responses. *Environmental Pollution*, 137, 2005, s. 483-493
- PASUTHOVÁ, J., RYŠKOVÁ, L., UHLÍŘOVÁ, H.: Poškození lesních dřevin ozonem. *Práce VÚLHM*, 70, 1987, s. 181-201
- PEARSON, M., MANSFIELD, T. A.: Effects of exposure to ozone and water stress on the following season's growth of beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Phytologist*, 126, 1994, s. 511-515
- PEARSON, M., MANSFIELD, T. A.: Interacting effects of ozone and water stress on the stomatal resistance of beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Phytologist*, 123, 1993, s. 351-358
- PERCY, K., FERRETTI, M.: Air pollution and forest health: toward new monitoring concept. *Environmental Pollution*, 130, 2004, s. 113-126
- PILEGAARD, K., JENSEN, N. O., HUMMELSHØJ, P.: Seasonal and diurnal variation in the deposition velocity of ozone over a spruce forest in Denmark. *Water, Air and Soil Pollution*, 85, 1995, s. 2223-2228
- PRIWITZER, T., ČABOUN, V., PAVLENDOVÁ, H.: Depozícia ozónu a jej vplyv na lesné dreviny. In: Šír, Tesař (eds.): *Atmosférická depozice 2004*, sborník ze semináře. Praha, 2004
- SAKAKI, I., KONDO, N., SUGAHARA, K.: Breakdown of photosynthetic pigments in lipids in spinach leaves with ozone fumigation: Role of active oxygens. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud. Jpn.*, 65, 1984, s. 219-230.
- SCHAUB, M., SKELLY, J. M., ZHANG, J. W., FERDINAND, J. A., SAVAGE, J. E., STEVENSON, R. E., DAVIS, D. D., STEINER, K. C.: Physiological and foliar symptom response in the crowns of *Prunus serotina*, *Fraxinus americana* and *Acer rubrum* canopy trees to ambient ozone under forest conditions. *Environmental Pollution*, 133, 2005, s. 553-567
- SEINFELD, J. H.: *Atmospheric Chemistry and Physics of Air Pollution*. New York, John Wiley & Sons 1996.
- SKÅRBY, L., RO-POULSEN, H., WELLBURN, F. A. M., SHEPPARD, L. J.: Impact of ozone on forests: a European perspective. *New Phytol.*, 139, 1998, s. 109-122
- SKÅRBY, L., OTTOSSON, S., KARLSSON, P. E., WALLIN, G., SELLDÉN, G., MEDIN, E. L., PLEIJEL, H.: Growth of Norway spruce (*Picea abies*) in relation to different ozone exposure indices: a synthesis. *Atmospheric Environment*, 38, 2004, s. 2225-2236
- SKELLY, J. M., INNES, J. L., SNYDER, K. R., SAVAGE, J. E., HUG, C., LANDOLT, W., BLEUER, P.: Investigation of ozone induced injury in forests of southern Switzerland: field surveys and open-top chamber experiments. *Chemosphere*, 36, 1998, s. 995-1000
- STRIBLEY, G. H., ASHMORE, M. R.: Quantitative changes in twig growth pattern of young woodland beech (*Fagus sylvatica* L.) in relation to climate and ozone pollution over 10 years. *For. Ecol. Manag.*, 157, 2002, s. 191-204
- SUNDBERG, J., KARLSSON, P. E., SCHENK, L., PLEIJEL, H.: Variation in ozone concentration in relation to local climate in West Sweden. *Water, Air and Soil Pollution*, 173, 2006, s. 339-354
- ŠRÁMEK, V.: Potenciální vliv ozonu na poškození březových porostů v Krušných horách. *Zprávy lesnického výzkumu*, 44, 1999, č. 2, s. 5-10
- TEIGE, B., MC MANUS, T. T., MUDD, J. B.: Reaction of ozone with phosphatidylcholine liposomes and the lytic effect of products on RBC. *Chem. Phys. Lipids*, 12, 1974, s. 153-171
- THOMAS, V. F. D., BRAUN, S., FLÜCKIGER, W.: Effects of simultaneous ozone exposure and nitrogen loads on carbohydrate concentrations, biomass, growth, and nutrient concentrations of young beech trees (*Fagus sylvatica*). *Environmental Pollution*, 143, 2006, s. 341-354
- TOWNSEND, A. M.: Sorption of ozone by nine shade tree species. *J. Amer. Soc. for Horticultural Science*, 99, 1974, č. 3, s. 206-208
- UDDLING, J., KARLSSON, P. E., GLORVIGEN, A., SELLDÉN, G.: Ozone impairs autumnal resorption of nitrogen from birch (*Betula pendula*) leaves, causing an increase in whole-tree nitrogen loss through litter fall. *Tree Physiology*, 26, 2006, s. 113-120
- UHLÍŘOVÁ, H., HŮNOVÁ, I., NOVOTNÝ, R., LOMSKÝ, B., HORÁLEK, J.: Oxidační stres v podmínkách horských smrčín. *Zprávy lesnického výzkumu*, 48, 2003, č. 4, s. 200-205.
- UHLÍŘOVÁ, H., KAPITOLA, P. (eds): *Poškození lesních dřevin*. Lesnická práce, 2004, 288 s.
- UHLÍŘOVÁ, H., PASHUTOVÁ, J.: Hodnocení vlivu ozonu na biochemické procesy u sazenic smrku. *Práce VÚLHM*, 78, 1993, s. 51-60.
- UN-ECE: *Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests*. UNECE, CLRTAP, 2004.
- VINGARZAN, R.: A review of surface ozone background levels and trends. *Atmospheric Environment*, 38, 2004, s. 3431-3442
- VOLLENWEIDER, P., OTTINGER, M., GUNHARDT-GOERG, M. S.: Validation of leaf ozone symptoms in natural vegetation using microscopical methods. *Environmental Pollution*, 124, 2003, s. 101-118
- WARNECK, P.: *Chemistry of the Natural Atmosphere*. San Diego, Academic Press, Inc., 1988.
- WIESER, G., HÄSLER, R., GÖTZ, B., KOCH, W., HAVRANEK, W. M.: Role of climate, crown position, tree age and altitude in calculated ozone flux into needles of *Picea abies* and *Pinus cembra*: a synthesis. *Environmental Pollution*, 109, 2000, č. 3, s. 415-422
- WIESER, G., HAVRANEK, W. M.: Environmental control of ozone uptake in *Larix decidua*: a comparison between different altitudes. *Tree Physiology*, 15, 1995, s. 235-258
- WIESER, G., HAVRANEK W. M.: Evaluation of ozone impacts on mature spruce and larch in the field. *J. Plant Physiol.*, 148, 1996, s. 189-194
- WIPFLER, P., SEIFERT, T., HEERDT, C., WERNER, H., PRETZSCH, H.: Growth of adult Norway spruce (*Picea abies* [L.] KARST.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) under free-air ozone fumigation. *Plant Biology*, 7, 2005, s. 611-618

Ozone impact on forest stands – mechanism, effect on trees, damage markers

Summary

The article is a review of the current knowledge on the impact of ozone on forests. In European scale, ground-level ozone is considered to be the most important harmful gas, affecting the forest vitality and production. During the last 100 years its concentrations have increased significantly. In pre-industrial period the concentrations of ground ozone were about 20 - 30 $\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$, today they are twice or three times higher and the increasing trend is ongoing. It is supposed that in 2100 about 49% of the forest ecosystem on the Earth will be imposed to negative impact of ozone.

The problem of the ozone impact on forest stands is quite complicated for many reasons, however. This gas is not directly produced by man – its production so cannot be easily reduced. There are no ozone residua in the plant cells, making possible to distinguish the ozone impact from other oxidation stresses. Plants are in different level adapted to the “natural” oxidation stress. Thus the energy demand, necessary to develop protective, anti-oxidative reactions, is primarily effect of the increased ozone concentrations. Long-term effect of higher ozone can result in the damage of the cell parts. Structural changes in the cells which can be observed are often characteristic for the senescence. Some parameters and localization pattern, however, are different, allowing to identify the influence of ozone. Ongoing damage can result in the total disturbance of the cell structure. The epidermal cells collapse later than the mesophyll. During the decline of the upper mesophyll cells the damage is clearly visible as chloroses and necrotic spots on the leaves.

Uptake of ozone by plants is directly influenced by the ozone concentration in the air, characteristics of the laminar layer of leaves and conductance of stomata. Closing of stomata protects the plant against the ozone stress. This fact can, in certain level, disarray the results, gained during the fumigation experiments using the system of open top chambers (OTC). Besides the fact that mostly young plants are used, and the time of fumigation is relatively short, usually the optimal water and nutritional regime have been kept, under which the stomatal input of ozone is maximal. Under the real conditions, the resistance of the stand during the warm, sunny days, to high O_3 concentrations could be significantly increased, as the plants close stomata to prevent water loss. Currently also the concentrations of carbon oxide in the atmosphere is increasing. CO_2 is assumed, in certain level, reduce the impact of ozone, due to the effect on stomata density and behaviour.

Recently, for the above mentioned and other reasons, the opinions on the ozone effect on forest stands are variable. E. g. MATYSSEK et al. (1997) did not consider ozone to be dominant stress for the forest tree species in Austria and Switzerland, however, he did not rule the possibility, that increased O_3 concentrations can mean a risk for the forest development. Also WIESER and HAVRANEK (1996) did not suppose decisive effect of ozone on the forest decline. EWALD (2005) pointed, that the Norway spruce damage in Bavarian Alps, supposed to be caused by ozone, is to be considered carefully, with respect to the soil chemistry and stand age, which may be the main factors affecting here the health state of this species.

In spite of that e. g. KARLSSON et al. (2005) estimate, that in 1993 - 2003 ozone might cause decrease of the forest growth in 2.2%, lowering the economic return of the forest production in 2.6%. Extrapolating these estimates to Sweden, potential year loss in forest production could be 56 million Euro (prices of the 2004); year loss in timber production for the whole EU can be estimated as 361 million Euro per year. KARLSSON et al. (2006) exemplify that in Southern Sweden, ozone is, besides stand basal area, temperature, and soil moisture, the fourth most important factor, affecting growth of the adult spruce stands. WIPFLER et al. present, that the stress, caused by today ozone concentrations, can cause potential decrease in diameter growth of adult spruce even in 22%. SKÄRBY et al. (2004) suppose possible 6% reduction of the spruce growth under today ozone load.

Recenzenti: Ing. J. Materna, CSc.
Ing. J. Šantroch, CSc.