

Phyton (Austria)	Vol. 23	Fasc. 1	79—90	15. 2. 1983
------------------	---------	---------	-------	-------------

Chlorophyll und Chlorophyllabbau in Fichtennadeln

Von

Dieter GRILL, Iris POLZ und Wilfried PFEIFHOFER*)

Mit 4 Abbildungen

Eingegangen am 26. Januar 1982

Key words: *Picea abies*, spruce, chlorophyll, chlorophyll degradation

Summary

GRILL D., POLZ I. & PFEIFHOFER W. 1983. Chlorophyll content and chlorophyll degradation in needles of spruce. — *Phyton (Austria)* 23 (1): 79—90, with 4 Figures. German with English summary.

The green pigments of *Picea abies* (L.) KARST. were investigated by means of thin layer chromatography, and their enzymatic degradation was estimated too. The chlorophyll content of the evergreen spruce shows a distinct annual rhythm with high values during the summer and short-term maximal amounts in winter. With the exception of young leaves, during flushing the annual rhythm in principle is equal in the old and current year needles. Comparing differently aged needles, most chlorophyll content is to be found in the three years old ones. As a rule, short-term fluctuations are due to chlorophyll a, whereby the a/b ratio is altering considerably. The chlorophyll degradation of both green pigments is of an approximately similar extent, and mainly inverse to the chlorophyll amount.

Zusammenfassung

GRILL D., POLZ I. & PFEIFHOFER W. 1983. Chlorophyllgehalt und Chlorophyllabbau in Fichtennadeln. — *Phyton (Austria)* 23 (1): 79—90, mit 4 Abbildungen. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Die grünen Pigmente von *Picea abies* (L.) KARST. wurden dünnschichtchromatographisch untersucht und außerdem deren enzymatischer Abbau bestimmt. Der Chlorophyllgehalt der immergrünen Fichte zeigt einen ausgeprägten Jahresgang mit hohen Werten während des Sommers und kurzfristigen Spitzenwerten im Winter. Der Jahresgang ist bei alten und jungen Nadeln,

*) Univ.-Dozent Dr. Dieter GRILL, Dr. Iris POLZ, Wilfried PFEIFHOFER, Institut für Pflanzenphysiologie, Karl-Franzens-Universität A-8010 Graz, Schubertstraße 51 (Austria).

abgesehen vom Austrieb, prinzipiell gleich. Bei Vergleich mehrjähriger Nadeln ist im 3. Jahrgang am meisten Chlorophyll zu finden. Für diesen Baum gilt, daß kurzfristig auftretende Chlorophyllschwankungen in der Regel zu Lasten von Chlorophyll a gehen, wodurch sich der a/b Quotient oft beträchtlich ändert. Der Chlorophyllabbau für beide grüne Pigmente ist annähernd gleich groß und im wesentlichen invers zur Chlorophyllmenge.

1. Einleitung

Die Fichte ist als immergrüner Baum einem jahreszeitlichen Rhythmus in ihren Lebensvorgängen unterworfen, welcher einerseits endogenen Ursprungs ist, andererseits von Tageslänge und Temperatur gesteuert wird (SCHMIDT-VOGT 1977). Einem derartigen Jahresrhythmus sind auch die grünen Plastidenpigmente unterworfen, wobei sich Menge und Art der Zusammensetzung ändern (STÄLFELT 1927, OLLYKAINEN 1970, LINDER 1972, SENSER, SCHÖTZ & BECK 1975, KOCH 1976).

Gegenstand vorliegender Untersuchungen soll nun sein, festzustellen, wie weit Schwankungen im Chlorophyllgehalt bzw. dessen Zusammensetzung mit dem enzymatischen Abbau in Verbindung stehen. Es soll deshalb das gesamte abbauende Enzymsystem als Komplex erfaßt werden und nicht etwa ein einzelnes Enzym wie die Chlorophyllase (EC. 3.1.1.14), die ja am Chlorophyllabbau maßgeblich beteiligt ist (SCHNEIDER 1975).

2. Material und Methodik

Als Material dienten Nadeln von *Picea abies* (L.) KARST. von Bäumen aus der Umgebung von Graz; diese waren entweder freistehend oder am Waldrand in SO-Exposition. Die Proben zur Untersuchung der jahreszeitlichen Schwankungen stammten jeweils von derselben Fichte, wobei bei der Probennahme darauf geachtet wurde, daß sie immer in derselben Höhe, auf der nach SO gewandten Seite und zur gleichen Tageszeit (zwischen 8 Uhr und 9 Uhr) durchgeführt wurden. Pro Versuch wurden 3 Proben aufgearbeitet und das Ergebnis gemittelt.

2.1. Bestimmung von Chlorophyll a und b

Zur Bestimmung des Chlorophylls hat sich das dünn-schicht-chromatographische Verfahren nach HAGER & MEYER-BERTENRATH (1966) am besten bewährt. Die Methode konnte ohne größere Modifikationen auch für Koniferen übernommen werden. Der methodische Fehler bei der Pigmentbestimmung betrug $\pm 3\%$.

2.2. Enzymatischer Chlorophyllabbau

Die Methode wurde unter Einbeziehung der Angaben von HOLDEN 1961, SUDYINA *et al.* 1973 sowie McFEETERS 1975 ausgearbeitet. Aus 2 g Fichtennadeln wird unter ständiger Kühlung ein Azetontrockenpulver

(Azeton 75%) hergestellt (vgl. ESTERBAUER, GRILL & ZOTTER 1978). Dieses ist bei -20°C bis zu 4 Wochen haltbar.

Wir verwendeten für unsere Untersuchungen jedoch stets frisch hergestelltes Azetontrockenpulver, welches zur Lösung der Enzyme 10 Minuten lang mit 25 ml Phosphatpuffer (0,02 M, $\text{pH} = 7,2$) geschüttelt und anschließend bei 15.000 Umdrehungen/Minute zentrifugiert wurde. Vom klaren Überstand werden 7 ml (bzw. Kontrollansatz 7 ml Puffer) zu 13 ml ätherischer Chlorophylllösung (siehe unten) in einen mit Alufolie umgebenen und verschlossenen 50 ml-Erlenmeyerkolben pipettiert und $2\frac{1}{2}$ Stunden am Magnetrührer kräftig durchmischt.

Zur Herstellung der Chlorophylllösung werden 2 g Fichtennadeln mit Azeton und etwas CaCO_3 homogenisiert und der filtrierte Extrakt auf 60 ml mit Azeton aufgefüllt. Diese Chlorophylllösung führt man im Scheidetrichter durch dreimaliges Versetzen mit 30 ml aqua dest. in 60 ml Diäthyläther über.

Zur Bestimmung der Enzymaktivität müssen die Ansätze nach dem Rühren wieder unter Zusatz von Äther auf ihr Ausgangsvolumen gebracht werden. Nach der Phasentrennung wird mittels einer Hamilton-Spritze 1 ml der Ätherphase abgezogen und auf einer Dünnschichtplatte aufgetragen und nach HAGER & MEYER-BERTENRATH 1966 bestimmt. Die Aktivität des pigmentabbauenden Enzymkomplexes wird in % Chlorophyllabnahme gegenüber dem Kontrollansatz angegeben.

Da enzymatischer Chlorophyllabbau und angebotene Chlorophyllmenge in linearer Abhängigkeit stehen, können mittels Eichgeraden (gleichbleibender Enzymansatz und Veränderung der Chlorophyllmenge) die Ergebnisse auf eine konstante Chlorophyllkonzentration mit einer Extinktion von $E = 0,900$ bei 663 nm für Chlorophyll a und von $E = 0,160$ bei 645 nm für Chlorophyll b umgerechnet werden (vgl. POLZ 1979). Die methodisch bedingte Streubreite für die Bestimmung des Pigmentabbaus ist mit rd. $\pm 5\%$ Standardabweichung zu veranschlagen.

3. Ergebnisse

3.1. Einfluß des Blattalters auf den Chlorophyllgehalt und — Abbau in Fichtennadeln

In Fichtennadeln ist sowohl der Gehalt an Chlorophyll a als auch b altersbedingten Schwankungen unterworfen (Abb. 1). So stieg der Chlorophyll a-Gehalt von 2,5 mg/gTG in jungen Nadeln bis auf 2,9 mg/gTG im dritten Jahrgang an. Mit zunehmendem Nadelalter sank er jedoch wieder deutlich und kontinuierlich ab und erreichte im 8. Nadeljahrgang mit 2,1 mg den geringsten Wert aller untersuchten Nadeln (November).

Das altersbedingte Verhalten von Chlorophyll b ist schwerer zu beobachten, da die Schwankungen z. T. noch im Bereich des methodischen Fehlers liegen; trotzdem läßt sich eine Tendenz erkennen mit dem höchsten

Chlorophyll b-Gehalt im 3. Jahrgang (0,9 mg) und einem geringsten im 8. Jg. (0,7 mg). Mengenmäßig ist Chlorophyll b somit nur zu rund einem Drittel von Chlorophyll a vorhanden. Die Relation Chlorophyll a : b, welche ebenfalls vom Nadelalter abhängig ist, betrug im 1.—5. Jahrgang 3,2—3,3 und ist somit etwas größer als im 6.—8. Jahrgang mit rund 2,9—3,1.

Der enzymatische Chlorophyllabbau zeigt eine vom Nadelalter deutlich ausgeprägte Abhängigkeit und ist für Chlorophyll a und b mengemäßig annähernd gleich groß (Abb. 1b). Allerdings ist das Verhalten Pigmentgehalt und Abbauaktivität invers zueinander. So sind im 2.—5. Nadel-

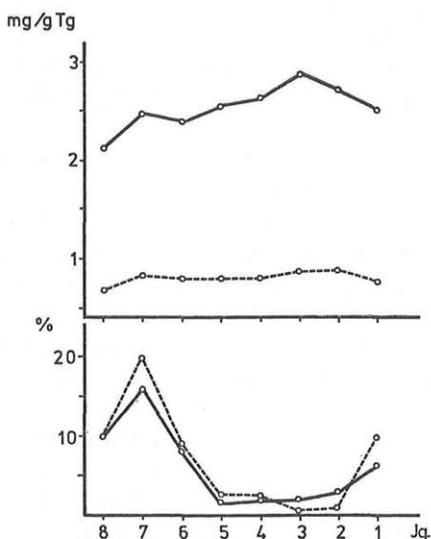


Abb. 1. Chlorophyllgehalt (mg/gTg) und Chlorophyllabbau (%) in verschiedenen alten Fichtennadeljahrgängen (November). Chlorophyll a —, Chl. a-Abbau —, Chlorophyll b — — —, Chl. b-Abbau — — —

jahrgang nur geringe (um 2%), jedoch im 1. sowie 6.—8. Nadeljahrgang sehr deutliche (bis 20%) Enzymaktivitäten nachzuweisen.

3.2. Jahresgang von Chlorophyllgehalt und enzymatischem Pigmentabbau in Fichtennadeln

Der Chlorophyllgehalt in Fichtennadeln ist einerseits von der Nadelentwicklung abhängig, andererseits zeigt er einen ausgeprägten jahreszeitlichen Verlauf, wobei dieser von mehr oder weniger großen Schwankungen begleitet ist, deren Ursache wahrscheinlich in klimatischen Faktoren liegen (Abb. 2). Gleichzeitig muß aber verwiesen werden, daß sämtliche Änderungen unter 6% noch im Bereich des methodischen Fehlers liegen.

In den jungen Nadeln war kurz nach dem Austrieb noch sehr wenig Chlorophyll a vorhanden (0,39 mg/gTG). Es stieg jedoch mit zunehmender Ausbildung der Nadeln kontinuierlich an und erreichte Mitte September mit 3,8 mg/gTG nun ähnlich hohe Werte, wie sie in überwinterten Nadeln zu finden waren. Gleichzeitig ist zu diesem Zeitpunkt in beiden untersuchten Nadeljahrgängen ein spätsommerliches Maximum für Chlorophyll a zu beobachten. Insbesondere bei jungen, weniger bei älteren Nadeln, folgte im Oktober eine deutliche Abnahme von Chlorophyll a um 42 bzw. 20%,

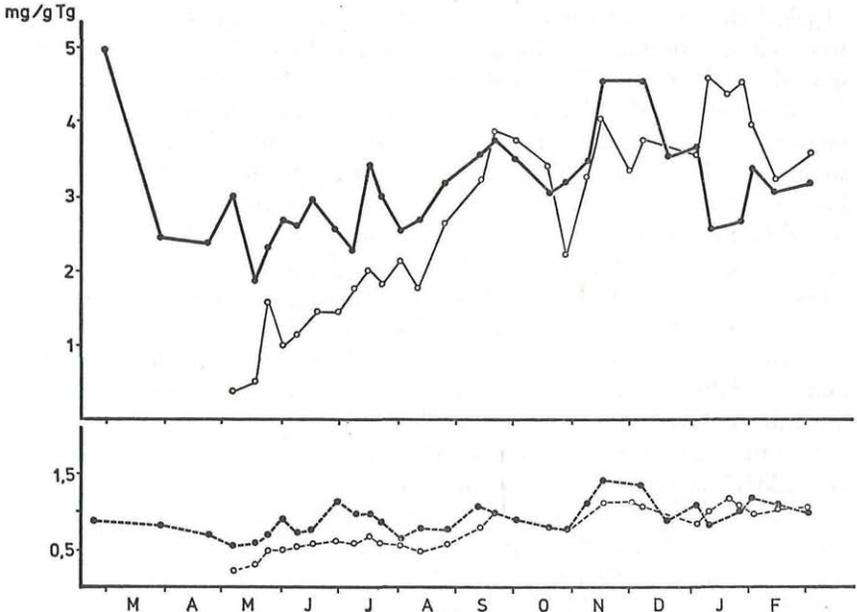


Abb. 2. Jahresgang des Chlorophyllgehalts (a —, b — —) in alten und jungen Fichtennadeln (a —, b — —)

worauf sich ein deutliches Wintermaximum anschloß. Hier wurden die höchsten Werte des ganzen Jahres gefunden, wobei Chlorophyll a-Gehalte über 4,5 mg/gTG in jungen und alten Nadeln anzutreffen waren. Allerdings unterschieden sich im vorliegenden Falle junge und überwinterte Fichtennadeln bezüglich der zeitlichen Ausbildung ihres Maximums. Dieses tritt bei älteren im November—Dezember auf, beim jungen Nadeljahrgang hingegen im Jänner—Februar. Gleiche Untersuchungen, jedoch ein bzw. zwei Jahre später, ließen keinen so deutlichen Unterschied in der zeitlichen Ausbildung erkennen, was wohl in verschiedener Witterung der Untersuchungsperioden liegen dürfte. Im Frühjahr sind wieder Chlorophyllmengen von

2,5 mg/gTG in den Nadeln zu finden, welche dann gegen den Sommer zu auf durchschnittlich 3 mg/gTG ansteigen.

Auch der Chlorophyll b-Gehalt ist von der Entwicklung der Nadeln abhängig; so besitzen die jungen Nadeln sehr wenig von diesem Pigment (unter 0,2 mg/gTG) und ähnlich wie beim Chlorophyll a erreichten diese erst im September mit rd. 1 mg/gTG die Mengen an Chlorophyll b, welche in älteren Fichtennadeln zu finden waren. Neben der Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der Nadeln war Chlorophyll b auch jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen, jedoch nie in diesem Ausmaß wie Chlorophyll a. Dies bedeutet, daß gerade die Ausbildung der Wintermaxima im Chlorophyllgehalt vor allem von einer Neubildung an Chlorophyll a bewirkt wird, wodurch sich zu diesem Zeitpunkt das Chlorophyll a/b-Verhältnis, welches über das Jahr gemittelt 3,5 beträgt, kurzfristig bis über 5 erhöhen kann. Ebenfalls nur kurzfristig, und zwar zu Beginn des Austriebes, Anfang Mai, konnte in einjährigen Nadeln ein a/b-Quotient von über 4 gefunden werden, wenn auch das Chlorophyll a zu diesem Zeitpunkt nur eine relativ geringe Zunahme im Vergleich zum Vormonat zu verzeichnen hatte und größtenteils kaum von den stets auftretenden kleineren Schwankungen zu unterscheiden war. Mit 2 war der Chlorophyll a/b-Quotient hingegen bei den frisch ausgetriebenen Nadeln besonders niedrig, erhöhte sich aber mit zunehmender Chlorophyllbildung im Laufe des Sommers.

Auch der enzymatische Chlorophyllabbau ist von Nadelentwicklung und Nadelalter abhängig (Abb. 3). Prinzipiell ähnlich verhalten sich dabei die Enzymaktivitäten im Chlorophyll a und b-Abbau, wenn auch nicht immer die Lage der Maxima und Minima zeitlich völlig übereinstimmen. Die Aktivität ist gegenüber Chlorophyll a im Gesamtdurchschnitt mit 24% etwas höher als bei b mit 14%. In den jungen Nadeln konnte vom Austrieb bis in den Herbst keine oder nur eine sehr geringe Abbaurate (um 5%) festgestellt werden. Erst im Spätherbst läßt sich eine deutliche Aktivitätssteigerung chlorophyllabbauender Enzyme feststellen. Mit einer Abbaurate zwischen 20–25% sowohl für Chlorophyll a als auch b erreichen die jungen Nadeln nun ähnlich hohe Werte wie sie in überwinterten Nadeln aufweisen. In älteren Nadeln beginnt sich im November–Dezember ein deutliches Minimum in der Abbaurate abzuzeichnen, welches sogar bis auf 0 absinkt. Die jungen Nadeln hingegen zeigen in bezug auf Chlorophyll a nach einem geringen Aktivitätsverlust ein weiteres Maximum Mitte Jänner, woran sich nun fast zwei Monate später als bei den älteren Nadeln das Winterminimum anschließt. Beim Chlorophyll b-Abbau konnte kein weiteres Wintermaximum festgestellt werden, sondern es nimmt die Enzymaktivität von Dezember bis Jänner ab. Auf die minimalen Abbauraten im Winter folgt wieder verstärkte Aktivität, wobei die Nadeln des älteren Jahrganges bereits im Februar Werte bis 43% aufweisen. Die des jüngeren Jahrganges erreichen erst Ende April–Anfang Mai derart große Aktivitäten. Während des Sommers lag der enzymatische Chlorophyllabbau mehr oder weniger

lichen Chlorophyllzuwachs, jedoch ist in dieser Zeit kaum eine Abbauprodukt zu finden. Deutlich ist dies inverse Verhalten auch zur Zeit der Wintermaxima an Chlorophyll a ausgeprägt, wo die Abbauraten bis auf 0 absinkt. Das umgekehrte Verhalten, nämlich relativ geringer Chlorophyllgehalt und erhöhte Enzymaktivität, ist weniger deutlich ausgeprägt. Jedoch lassen sich dem herbstlichen Chlorophyllminimum bzw. dem Minimum zur Zeit des Austriebs in den überwinterten Nadeln höhere Abbauraten zuordnen.

4. Besprechung

Bereits einleitend wurde hingewiesen, daß mehrere Arbeiten über periodische Schwankungen im Chlorophyllgehalt von Koniferen, insbesondere der Fichte, vorliegen; allerdings werden in ihnen u. a. sehr divergierende Angaben gemacht und stehen auch mit unseren Befunden z. T. in Widerspruch. Nach unseren Untersuchungen treten in Fichtennadeln während eines Jahres zweimal Zeiten mit hohem Chlorophyllgehalt auf.

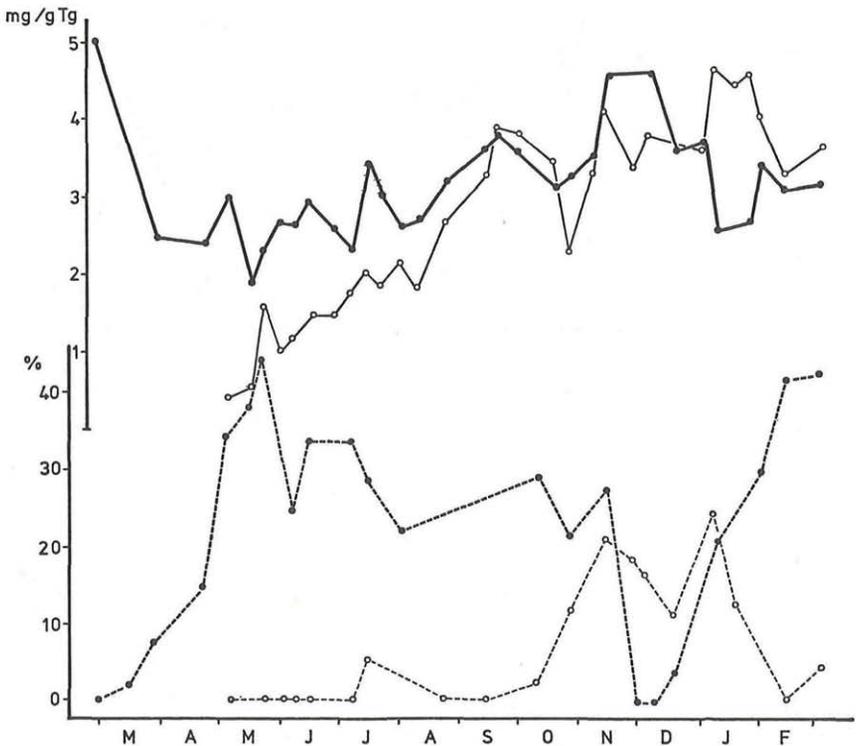


Abb. 4. Vergleich des Jahresgangs des Chlorophyllgehaltes und des enzymatischen Abbaus in alten (Chl. a —, -abbau - - -) und jungen Fichtennadeln (Chl. a —, -abbau - - -)

Zum einen Mal sind dies die Sommermonate von Juli bis September, wobei dies natürlich bei älteren Nadeln deutlich zu beobachten ist, weil ja die frisch ausgetriebenen im Laufe des Sommers den Chlorophyllgehalt steigern und den Wert der älteren Nadeln erst im Spätsommer erreichen. Zum anderen Mal ist ein Chlorophyllmaximum im Winter zu beobachten, wobei es in älteren Nadeln zeitlich unterschiedlich im Vergleich zu den jungen auftreten kann. Beide Chlorophyllmaxima werden von 2 Minima getrennt, von denen eines im Herbst und eines im Frühjahr auftritt. Sie fallen damit mit den Zeitpunkten zusammen, in denen sich die Chloroplasten strukturell und funktionell auf den Winter bzw. auf den Sommer umstellen (SOIKKELI 1978, 1980, SENSER, SCHÖTZ & BECK 1975, MARTIN & ÖQUIST 1979).

Die Befunde über das jahreszeitliche Verhalten von Chlorophyll in Fichtennadeln sind somit prinzipiell ähnlich denen von STÄLFELT 1927 und KOCH 1976. Sie widersprechen jedoch Ergebnissen von LINDNER 1972, OLLYKAINEN 1970 und ÖQUIST *et al.* 1978, welche nur von einem Sommermaximum in immergrünen Koniferen berichten. Eine Erklärung dafür kann in unterschiedlichen Fichtenrassen liegen (GERHOLD 1959), handelt es sich doch im ersten Fall um Untersuchungen an mitteleuropäischen Fichten und im zweiten an skandinavischen. Möglicherweise ist die Ursache auch in unterschiedlichen Standortbedingungen zu suchen, wobei im Winter photooxidativ bedingte Verfärbungen, verbunden mit Chlorophyllabnahme, zu beobachten sind (ÖQUIST *et al.* 1978). Derartige Verfärbungen treten auch an der alpinen Waldgrenze auf (TRANQUILLINI 1957, BENECKE 1972). Bei unserem Versuchsbaum handelt es sich jedoch um einen SO-exponierten Baum des Waldrandes, der z. T. durch angrenzende höhere Fichtenbestände gegen starke Bestrahlung zu Mittag geschützt war und im Winter kaum Verfärbungen aufwies.

Die jahreszeitlichen Schwankungen sind vor allem einem endogenen Rhythmus unterworfen. Von Außenfaktoren spielt hier das Licht die hauptsächliche Rolle und weniger die Temperatur, wie KOCH 1976 betont. Wenn auch Schattennadeln mehr Chlorophyll aufweisen als die Sonnennadeln, zeigen beide den prinzipiell gleichen jahreszeitlichen Kurvenverlauf im Chlorophyllgehalt. Allerdings können Maxima und Minima für beide Nadeltypen zu etwas unterschiedlichen Zeiten auftreten (KOCH 1976, LEWANDOWSKA & JARVIS 1977, POLZ 1979), was eventuell im verschiedenen Mikroklima zu suchen ist. Die kurzfristigen Schwankungen, insbesondere während der Sommermonate, sind wohl witterungsbedingt, denn einerseits finden BUKATSCH & RUDOLPH 1963 deutliche Änderungen in der Chlorophyllmenge an aufeinanderfolgenden Tagen, andererseits berichten POLZ 1979 und HAWKINS *et al.* 1981 auch von diurnalen Schwankungen.

Wie unsere Untersuchungen ergaben, beruhen die Schwankungen im Chlorophyllgehalt während der Maxima und Minima mengenmäßig hauptsächlich am unterschiedlichen Gehalt an Chlorophyll a, wohingegen der

Chlorophyll b-Gehalt, wenn überhaupt, nur geringen Schwankungen unterworfen ist. Auf Grund des unterschiedlichen Verhaltens von Chlorophyll a und b ändert sich auch jahreszeitlich der Quotient. Im Jahresdurchschnitt beträgt er bei der Fichte um 3,5 : 1 und sinkt zur Zeit der Minima unter 3 ab, steigt aber während des Wintermaximums kurzfristig auf über 5 an. Die frisch ausgebildeten Nadeln besitzen bis Mitte Juli einen a/b Quotienten um 2. Gerade über die Höhe des a/b Quotienten und die Ursache der Schwankungen liegen bei Koniferen widersprüchliche Ergebnisse vor. So finden SENSER, SCHÖTZ & BECK 1975 zur Zeit der Chlorophyllminima a/b Quotienten von 1,8—2,8 und im Sommer nur von 0,8—1,0, KOCH 1976 hingegen beobachtet das ganze Jahr über einen Quotienten um 3, was andeutet, daß die Chlorophyllschwankungen Chlorophyll a und b in gleichem Ausmaß betreffen. LEWANDOWSKA & JARVIS 1977 machen für die Änderungen des a/b Quotienten das Chlorophyll b verantwortlich. So deutliche Änderungen des a/b-Quotienten von 2—5, wie wir fanden, wird von keinem dieser Autoren berichtet. Sie stellten nur Schwankungen von weniger als 3 bis über 3,5 fest. Möglicherweise konnten wir auf Grund der kurzen Untersuchungsintervalle auch bloß kurzfristig auftretende Änderungen erfassen, wodurch sich derartige Divergenzen unter den vorliegenden Ergebnissen erklären lassen können.

Der enzymatische Chlorophyllabbau verläuft annähernd entgegengesetzt zum Chlorophyllgehalt; deutlich ist dies während der Chlorophyllmaxima und Minima zu sehen. Ein derartiges Verhalten Substrat und abbauendes Enzym ist nicht ungewöhnlich und wird z. B. von ESTERBAUER, GRILL & WELT 1980 vom Ascorbinsäuresystem berichtet. Auffälligerweise ist die Enzymaktivität sowie deren jahreszeitliches Verhalten gegenüber Chlorophyll a und b fast gleich groß, obwohl Chlorophyll b mengenmäßig nur rund $\frac{1}{3}$ von Chlorophyll a beträgt. Eine Interpretation dieser Ergebnisse läßt sich allerdings nur schwer durchführen, da grundlegende Untersuchungen über komplexe Enzymwirkungen in bezug auf Chlorophyllabbau noch ausstehen. Eine größere Anzahl von Untersuchungen befaßt sich wohl mit der Chlorophyllase allein, welche die Spaltung, aber auch die Synthese der Veresterung von Chlorophyllid mit Phytol katalysiert (SCHNEIDER 1975). Solche Ergebnisse lassen sich nicht für eine Interpretation unserer Ergebnisse heranziehen, da es sich hier nur um einen Schritt des Chlorophyllabbaus handelt und keine Rückschlüsse auf das ganze Enzymsystem zuläßt. Darüberhinaus bestehen auch über dieses Enzym noch viele offene Fragen, was sich in den widersprüchlichen Literaturangaben äußert, wie z. B. in der Lokalisation dieses Enzyms in der Zelle (GANOZA & McFEETERS 1976, MOLL, DEWITT & LUTTER 1978).

Von altersbedingten Schwankungen im Chlorophyllgehalt bei Fichte wird dahingehend einheitlich in der Literatur berichtet, daß mit Nadelalter auch der Chlorophyllgehalt zunimmt. Allerdings gehen die Meinungen auseinander, bis zu welchem Jahrgang dieses Verhalten zu beobachten ist.

So zeigen unsere Untersuchungen im 3. Nadeljahrgang einen maximalen Chlorophyllgehalt, diejenigen von STÄLFELT 1927 und KOCH 1976 aber in den Nadeln des 5. Jahrganges. Das jahreszeitliche Verhalten des Chlorophyllgehaltes in diesen verschiedenen alten Jahrgängen ist jedoch annähernd gleichsinnig (STÄLFELT 1927, SENSER, SCHÖTZ & BECK 1975, KOCH 1976). Mit noch größerem Alter und schließlich beginnender Vergilbung sinkt der Chlorophyllgehalt stark ab, wobei dies wieder vor allem zu Lasten von Chlorophyll a geht, wodurch sich der a : b-Quotient reduziert. Bei unserem Versuchsbaum betrug die Reduktion von 3,2 bei 5jährigen auf 2,9 bei 6jährigen Nadeln. Bei *Taxus* finden KUFNER, CZYGAN & SCHNEIDER 1978 in vergilbenden Nadeln ein ähnliches Absinken des a/b Quotienten sogar bis auf 2. Diese Autoren weisen darauf hin, daß mit einer solchen deutlichen Änderung im Chlorophyllgehalt auch eine sich ändernde Ultrastruktur der Plastiden verbunden ist. Die enzymatische Abbauaktivität in verschiedenen alten Nadeln verläuft im großen und ganzen invers zum Chlorophyllgehalt, wobei der größte Abbau in den 7jährigen Nadeln zu verzeichnen ist. Bei den 8jährigen hingegen nehmen sowohl Chlorophyll als auch Enzymaktivität wohl infolge der destruktiven Vorgänge bei der Vergilbung gleichsinnig ab.

5. Schrifttum

- BENECKE U. 1972. Wachstum, CO₂-Gaswechsel und Pigmentgehalt einiger Baumarten nach Ausbringung in verschiedene Höhenlagen. — Angew. Bot. 46: 117—135.
- BUKATSCH F. & RUDOLPH E. 1963. New facts on the diurnal rhythm of chlorophyll content in growing and adult leaves. — Photochem. Photobiol. 2: 191—198.
- ESTERBAUER H., GRILL D. & ZOTTER M. 1978. Peroxydase in Nadeln von *Picea abies* (L.) KARST. — Biochem. Physiol. Pflanzen 172: 155—159.
- ESTERBAUER H., GRILL D. & WELT R. 1980. Der jahreszeitliche Rhythmus des Ascorbinsäuresystems in Nadeln von *Picea abies*. — Z. Pflanzenphysiol. 98: 393—402.
- MCFEETERS R. F. 1975. Substrate specificity of chlorophyllase. — Plant Physiol. 55: 377—381.
- GANOZA V. G. & MCFEETERS R. F. 1976. Chlorophyllase activity during pigmentation changes in *Chlorella protothecoides*. — Photosynthetica 10: 1—6.
- GERHOLD H. D. 1959. Seasonal variation of chloroplast pigments and nutrient elements in the needles of geographic races of Scotch Pine. — Silvae Genet. 8: 113—112.
- HAGER A. & MEYER-BERTENRATH T. 1966. Die Isolierung und quantitative Bestimmung der Carotinoide und Chlorophylle von Blättern, Algen und isolierten Chloroplasten mit Hilfe dünnschichtchromatographischer Methoden. — Planta 69: 198—217.
- HAWKINS C. D. B., LISTER G. R., FINK R. P. & VIDAVER W. E. 1981. Short-

- term pigment changes in Norway spruce needles. — *Physiol. Plant.* 51: 175—180.
- HOLDEN M. 1961. The breakdown of Chlorophyll by Chlorophyllase. — *Biochem. J.* 78: 359—364.
- KOCH W. 1976. Blattfarbstoffe von Fichte (*Picea abies* [L] KARST) in Abhängigkeit vom Jahresgang, Blattalter und -typ. — *Photosynthetica* 10: 280—290.
- KUFNER R., CZYGAN F.-C. & SCHNEIDER L. 1978. Veränderungen des Pigmentgehalts und der Ultrastruktur bei den Plastiden der Nadelblätter von *Taxus baccata* (L.) während ihrer Entwicklung. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 91: 325—337.
- LEWANDOWSKA M. & JARVIS P. G. 1977. Changes in chlorophyll and carotenoid content, specific leaf area and dry weight fraction in Sitka Spruce, in response in shading and season. — *New Phytol.* 79: 247—256.
- LINDER S. 1972. Seasonal variation of pigments in needles. A study of Scots Pine and Norway Spruce seedlings grown under different nursery conditions. — *Stud. For. Suec.* 100: 1—37.
- MARTIN N. & ÖQUIST G. 1979. Seasonal and experimentally induced changes in the ultrastructure of chloroplasts of *Pinus silvestris*. — *Physiol. Plant.* 46: 42—49.
- MOLL W. A. W., de WITT B. & LUTTER R. 1978. Chlorophyllase activity in developing leaves of *Phaseolus vulgaris* L. — *Planta* 139: 79—83.
- OLLYKAINEN A. M. 1970. Plastid pigments in spruce needles. — *Izv. Vyssh. Ucheb. Zaved. Les. Zh.* 13: 151—152 (Cf. *Chem. Abstr.* 73, 127724).
- ÖQUIST G., MARTENSON O., MARTIN B. & MALMBERG G. 1978. Seasonal effects on chlorophyll-protein complexes isolated from *Pinus silvestris*. — *Physiol. Plant.* 44: 187—192.
- POLZ I. 1979. Chlorophyll und Chlorophyllabbau in Coniferen in Abhängigkeit von verschiedenen Außenbedingungen. — *Diss. Graz.*
- SCHMIDT-VOGT H. 1977. Die Fichte. Bd. I. — Paul Parey, Hamburg—Berlin.
- SCHNEIDER H. A. W. 1975. Chlorophylle: Aspekte der Biosynthese und ihrer Regulation. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 88: 83—123.
- SENSER M., SCHÖTZ F. & BECK E. 1975. Seasonal changes in structure and function of spruce chloroplasts. — *Planta* 126: 1—10.
- SOIKKELI S. 1978. Seasonal changes in mesophylls ultrastructure of needles of Norway spruce (*Picea abies*). — *Can. J. Bot.* 56: 1932—1940.
- 1980. Ultrastructure of the mesophyll in Scots Pine and Norway Spruce: Seasonal variation and molarity of the fixative buffer. — *Protoplasma* 103: 241—252.
- STÄLFELT M. G. 1927. Periodische Schwankungen im Chlorophyllgehalt wintergrüner Pflanzen. — *Planta* 4: 201—213.
- SUDYINA E. G., LOZOVAYA G. I., DOVBISH E. F., FORMISHINA R. N. & BABENKO E. I. 1973. Investigation of the role of structural organisation for chlorophyllase reaction on an example of artificial complexes. — *Chkr. Bot. Zh.* 30: 155—162.
- TRANQUILLINI W. 1957. Standortklima, Wasserbilanz und CO₂-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. — *Planta* 49: 612—661.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [23_1](#)

Autor(en)/Author(s): Grill Dieter, Polz Iris, Pfeifhofer Wilfried

Artikel/Article: [Chlorophyll und Chlorophyllabbau in Fichtennadeln. 79-90](#)