

Phyton (Austria)	Vol. 29	Fasc. 3 Sonderband „Zillertal“	(187)–(206)	21. 11. 1989
------------------	---------	--------------------------------------	-------------	--------------

Saisonale und streßbedingte Modifikationen der photosynthetischen Kapazität von Fichten im Höhenprofil „Zillertal“

A. Induktionscharakteristika der Chlorophyllfluoreszenz

Von

Elisabeth G. LECHNER und Harald R. BOLHÄR-NORDENKAMPF*)

Mit 6 Abbildungen

Eingelangt am 25. Mai 1989

Key words: chlorophyll fluorescence induction, winter stress, stress interaction, practical application; *Picea abies*.

Abstract

LECHNER E. G. & BOLHÄR-NORDENKAMPF H. R. 1989. Seasonal and stress-induced modifications of the photosynthetic capacity of Norway spruce at the altitude profile "Zillertal"/Tyrol. A. Characteristics of chlorophyll fluorescence induction. – *Phyton* (Austria) 29 (3, Special issue "Zillertal"): (187)–(206), with 6 figures. – German with English summary.

During winter the evergreen coniferous trees are subjected to a high natural stress level. In the alpine region during this period there also occur elevated concentrations of air pollutants. It seems likely that the interaction of anthropogenic and natural stress factors causes modifications of the plants' responses to winter stress. It was the aim of the investigation to prove the variety of physiological reactions affecting the photosynthetic apparatus of plants which are subjected to different patterns of stress factors, i.e. temperature and light as well as dissimilar patterns of air pollution impact.

Thus, for the study three spruce trees (*Picea abies* [L.], KARST.) which are located at distinct altitudes (2297, 3281 and 4987 ft. above sea level) were selected for the measurements which were performed monthly between January and August 1988.

The photochemical capacity of Photosystem II ($F_v/F_{max} = F_{max} - F_o/F_{max}$) and the half maximal rise (T/2) in situ or briefly after sampling of branches were measured by means of a portable fluorimeter (PSM, BioMonitor, S.). Additionally, the induction curve of fluorescence was measured after 24–48 hours of adaption under constant

*) Prof. Dr. H. R. BOLHÄR-NORDENKAMPF, Dr. E. G. LECHNER, Institut für Pflanzenphysiologie, Universität Wien, Althanstraße 14–18, Postfach 285, A-1091 Wien (Austria).

conditions in a climatic cabinet using a microscopic spectrophotometer (MPV I, Leitz, FRG) for determination of F_v/F_{max} , F_{dr} ($F_{max}-F_T/F_{max}$) and the "complementary area" = $CA_{relative}$ ($A_{total}-CA/A_{total}$).

During winter a decline of the photochemical capacity is detectable which is restored to a large extent after 24–48 hours of adaption. Thus, significant differences of F_v/F_{max} between the trees are only observable from the measurements without adaption. The reduction of F_v/F_{max} and T/2 seems to be largely dependent on the climatic pre-history. T/2 and $CA_{relative}$ -values are corresponding with values of F_v/F_{max} in all cases.

Between January and May the tree 2 (3281 ft.) exhibits elevated F_o -values without a parallel decline of F_v/F_{max} . This phenomenon seems to occur as a result of the high impact of ozone at this site. Independently of that, elevated F_o -values of the newly developed needle sets are observable during ontogenesis of all three trees. However, in August no more differences appeared comparing the F_o -values of both the needles of the three trees and the needle sets 1987 and 1988.

Evidently during a period with a minimum natural stress level the effect of an additional stress, i.e. air pollution, can be compensated by the plant much more easier than during a period when a high natural stress level occurs, i. e. during winter.

Chlorophyll fluorescence induction is sensitive to any stress affecting the photosynthetic metabolism. Therefore, a detailed knowledge about the possible patterns of interactions considering natural and anthropogenic stress factors is required for a causal-analytical stress detection.

Zusammenfassung

LECHNER E. G. & BOLHÄR-NORDENKAMPF H. R. 1989. Saisonale und streßbedingte Modifikationen der photosynthetischen Kapazität von Fichten im Höhenprofil „Zillertal“. A. Induktionscharakteristika der Chlorophyllfluoreszenz. – *Phyton* (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (187)–(206), mit 6 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Das Ziel dieser Untersuchung war es, die Reaktionen der Baumphysiologie auf variierende Stressorenmuster im Laufe eines Jahres über Chlorophyllfluoreszenzmessung an immergrünen Nadelbäumen (*Picea abies* [L.], KARST.) zu erfassen. Die ausgewählten Probestämme befanden sich in verschiedener Höhenlage (700, 1000 und 1520 m ü. NN.) und waren dadurch entsprechend den verschiedenen Standortfaktoren der Einwirkung unterschiedlicher Stressorenmuster ausgesetzt.

Die Messungen erfolgten zwischen Januar und August 1988 monatlich unmittelbar nach Probeentnahme oder *in situ* mit einem tragbaren Fluorimeter (PSM, BioMonitor, S.). Die variable Fluoreszenz F_v/F_{max} ($=F_{max}-F_o/F_{max}$) diente der Erfassung der photochemischen Kapazität des Photosystems II. Die Halbwertszeit der maximalen Fluoreszenz = T/2 lieferte die Information über die Aktivität der Elektronentransportkette. Nach 24–48stündiger Lagerung im Klimaschrank unter konstanten Bedingungen wurde die Induktionskurve mit dem Mikrospektralphotometer (MPV I, Leitz, BRD) gemessen und zusätzlich die „fluorescence decrease ratio“ – F_{dr} ($F_{max}-F_T/F_{max}$) sowie die „complementary area“ = $CA_{relativ}$ ($A_{total}-CA/A_{total}$) bestimmt.

Signifikante Unterschiede der photochemischen Kapazität der Nadeln der drei Probestämme sind nur mittels Messung nach kurzer Lagerung nachweisbar. Dabei zeigen die Nadeln im wesentlichen entsprechend der klimatischen Vorgeschichte Unterschiede des F_v/F_{max} - und der T/2-Werte, wobei der am höchsten gelegene Baum

die stärkste Belastung durch die klimatischen Stressoren erkennen läßt. Die 24–48stündige Lagerung bewirkt eine Erholung der photochemischen Kapazität, sodaß die F_v/F_{\max} -Werte aller drei Probebäume vergleichbar hohe Werte erreichen. Die Werte der $T/2$ und CA_{relativ} korrespondieren in allen Fällen mit jenen der F_v/F_{\max} -Werte.

Während der Wintermonate zeigen die Nadeln des sich in 1000 m befindlichen Probebaumes gegenüber den beiden anderen Probebäumen erhöhte F_o -Werte. Dieses Phänomen dürfte in Zusammenhang mit der höheren Ozonbelastung an diesem Standort stehen. Diese Erhöhung des F_o ist deutlich von den erhöhten F_o -Werten der neuausgetriebenen Nadeljahrgänge 1988 zu unterscheiden.

Die Messung der Induktionskurve der Chlorophyllfluoreszenz ist somit für eine Streßdetektion im photosynthetischen Apparat für eine praxisorientierte Anwendung geeignet, da die meisten Stressoren direkt oder indirekt den photosynthetischen Apparat beeinflussen und die Messung und Datengewinnung rasch und meßmethodisch relativ problemlos durchführbar ist. Ein Rückschluß auf die Ursachen der baumphysiologischen Störungen ist ohne Ergebnisse aus anderen Untersuchungen aber nur bedingt möglich.

1. Einleitung

In Mitteleuropa führen jahreszeitliche Änderungen der klimatischen Bedingungen zu Veränderungen der Wachstumsbedingungen von überwinternden Pflanzenarten, welche durch streßbedingte Limitierungen der physiologischen Kapazität verursacht werden. Besonders während des Winters sind die immergrünen Nadelbäume der Einwirkung eines besonders hohen natürlichen Streßniveaus ausgesetzt. Dies wird in erster Linie durch das Auftreten niedriger Temperaturen bedingt, welche nicht nur *per se* eine Verminderung der photosynthetischen Kapazität hervorrufen, sondern darüberhinaus die Empfindlichkeit des photosynthetischen Apparates gegenüber der Einwirkung von anderen Stressoren erhöhen (ÖQUIST & al. 1987). Die jahreszeitlich bedingte Veränderung der photosynthetischen Kapazität ist damit nicht allein temperaturabhängig, sondern wird durch die Interaktion verschiedener Stressoren hervorgerufen (ÖQUIST 1983, BOLHÄR-NORDENKAMPF & LECHNER 1988a).

Während des Winters ist *in situ* eine Bestimmung der photosynthetischen Kapazität mittels Gasstoffwechselfmessungen aufgrund der niederen Temperaturen, meßmethodisch und gerätetechnisch bedingt, kaum möglich. Davon relativ unabhängig ist die Erfassung der Fluoreszenzinduktion, sodaß eine Messung über 5°C *in situ* prinzipiell möglich ist. Darüberhinaus können geworbene Zweige bei fachgerechter Lagerung bis mehrere Stunden nach Probenwerbung fluoreszenzoptisch leicht vermessen werden (vgl. BOLHÄR-NORDENKAMPF & al. 1989).

Das Verhältnis der variablen Fluoreszenz ($F_v = F_{\max} - F_o$) zur maximalen Fluoreszenz (F_{\max}) gibt grundsätzlich Auskunft über die photochemische Kapazität des Photosystems II (BUTLER & KITAJIMA 1975) und korreliert eng mit dem Quantum yield der Sauerstoffentwicklung (BJÖRKMAN & DEMMIG,

1987; ÖGREN & ÖQUIST 1988). Als T/2 wird die Zeit (in ms) bis zum Erreichen der halben Maximalfluoreszenz bezeichnet. Sowohl die Angabe des T/2-Wertes als auch der „complementary area“ (= Fläche über der schnellen Kinetik der Induktionskurve) liefern eine Zusatzinformation über die Kapazität der Elektronentransportkette zwischen dem primären Quencher Q_A und dem Plastochinon-Pool bzw. dem Photosystem I (vgl. LAVOREL & ETIENNE 1977, LAVOREL & al. 1986).

Für die Erfassung der Variationsbreite der photosynthetischen Kapazität während des Winters wurde die Chlorophyllfluoreszenz an Bäumen, die unterschiedlicher Stressoreinwirkung ausgesetzt sind, in monatlichen Abständen gemessen. Die verschiedenen Stressorenmuster, welche im wesentlichen durch die Art der Zusammensetzung und dem variierenden Anteil verschiedener Einzelstressoren bedingt werden, sind durch die unterschiedliche Höhenlage, in der sich die Fichten befinden, bestimmt. Durch eine genaue Erfassung der jeweiligen Stressorenmuster in Beziehung zu den Modulationen der photosynthetischen Kapazität soll die Möglichkeit einer kausalanalytischen Streßdetektion im photosynthetischen Apparat von Fichtennadeln untersucht werden.

2. Material und Methodik

Die Untersuchungen wurden an Probebäumen (*Picea abies* [L.], KARST.) im Höhenprofil „Zillertal“ der forstlichen Bundesversuchsanstalt durchgeführt. „Probebaum 1“ (45 Jahre) befindet sich in 700 m ü. NN über dem Talboden und ist damit unterhalb von Inversionen situiert. „Probebaum 2“ (84 Jahre) liegt in 1000 m Seehöhe und damit im Bereich oder knapp unterhalb von häufig auftretenden Inversionen. „Probebaum 3“ (144 Jahre) ist ein kernfauler Baum, der sich in 1520 m Höhe befindet und dadurch den stärksten Klimabelastungen ausgesetzt ist. Im Nahbereich der drei Probebäume befinden sich Meßstationen zur kontinuierlichen Erfassung der Klima- und Luftschadstoffdaten.

Mittels eines tragbaren Fluorimeters („Plant Stress Meter“, PSM, BioMonitor, S.) wurde die schnelle Induktionskinetik der Chlorophyllfluoreszenz nach einer Probewerbung an den drei Standorten bzw. an den Standorten *in situ* gemessen.

Zwischen Januar und März 1988 wurden an zwei aufeinanderfolgenden Tagen Astproben der drei Probebäume während der Vormittagsstunden gewonnen und in einem Probenbehälter verwahrt. Die Zweige wurden bei Außenbedingungen oder im Falle von Außentemperaturen unter 0°C bei einer Maximaltemperatur von +10°C gelagert und eine halbe Stunde vor Meßbeginn bei Raumtemperatur (18 bis 22°C) mittels der zum Gerät zugehörigen Blatthalter dunkeladaptiert. Danach wurde an Nadeln des Nadeljahrganges 1986 und 1987 (bzw. 1987 und 1988) die Fluoreszenzinduktion gemessen (Meßdauer: 5 s, Erregerlichtintensität (Grünlicht): $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Das PSM ermöglicht die automatische Erfassung folgender Werte: F_0 (absolut), F_{max} (absolut), F_v/F_{max} und T/2 (ÖQUIST & WASS 1988, BOLHÄR-NORDENKAMPF & al. 1989).

Ab April wurden an den drei Probebäumen zusätzlich jeweils fünf Äste markiert, wobei die Fluoreszenzinduktion *in situ* an den Zweigabschnitten des

Nadeljahrganges 1986 und 1987 (nach dem Neuaustrieb an Zweigen des Nadeljahrganges 1987 und 1988) nach einer halbstündigen Dunkeladaptation gemessen wurde.

In allen Monaten wurden Äste der drei Probenbäume geworben und in einer Kühltasche verwahrt nach Wien transportiert. Die Zweige wurden 24 Stunden unter konstanten Bedingungen in einem Klimaschrank vorkonditioniert (70% R. H., 5°/15°C, $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Die schnelle und die langsame Induktionskinetik der Fluoreszenz wurde, wie bereits bei BOLHÄR-NORDENKAMPF & LECHNER 1988 a beschrieben, an einzelnen Nadeln am Mikrospektralphotometer (MPV I, Leitz, BRD) vermessen. Die Auswertung der Induktionskurven erfolgte mit einem eigens entwickelten Computerprogramm. Als zusätzliches Charakteristikum der schnellen Kinetik wurde die Größe der „complementary area“ = CA errechnet. Diese wird vom Beginn der Fluoreszenz bis zum Erreichen von F_{max} (bis max. 600 ms) berechnet und in Beziehung zur Gesamtfläche dargestellt. $A_{\text{total}} - CA/A_{\text{total}} = CA_{\text{relativ}}$. Die langsame Kinetik der Fluoreszenzinduktion wird als $F_{\text{dr}} =$ „fluorescence decrease ratio“ errechnet = $F_{\text{max}} - F_{\text{T}}/F_{\text{max}}$ (vgl. LICHTENTHALER & RINDERLE 1988) und in Beziehung zur photochemischen Kapazität dargestellt: $F_{\text{v}}/F_{\text{max}} - F_{\text{dr}}$ (Nomenklatur nach PAPAGEORGIOU 1975).

Aus den Einzelmessungen wurden die Mittelwerte und das Konfidenzintervall errechnet ($p=0,1$ für zweiseitige Fragestellung). Bei den durchgeführten t-Tests sind hochsignifikante Unterschiede ($p=0,02$) und signifikante Unterschiede ($p=0,1$) ausgewiesen (vgl. BOLHÄR-NORDENKAMPF 1975).

$F_{\text{v}}/F_{\text{max}}$ -Werte unter 0,72 weisen auf eine deutliche Verminderung der photochemischen Kapazität des PS II hin und liegen somit unterhalb des „Störungsschwellenwertes“ (BOLHÄR-NORDENKAMPF & LECHNER 1988 a), als „Normalwerte“ angegeben sind $F_{\text{v}}/F_{\text{max}}$ -Werte über 0,72 (vgl. BJÖRKMÄN 1987).

Für die Berechnung der „Erholung“ von $F_{\text{v}}/F_{\text{max}}$ nach 24–48stündiger Lagerung wurde die Differenz von $F_{\text{v}}/F_{\text{max}}$ (mit dem PSM bis 6 h nach Probeentnahme gemessen) zu $F_{\text{v}}/F_{\text{max}}$ (mit dem MPV 24–48 h nach Probeentnahme gemessen) gebildet. Der Δ -Wert $F_{\text{v}}/F_{\text{max}}$ (MPV) – $F_{\text{v}}/F_{\text{max}}$ (PSM) = $\Delta F_{\text{v}}/F_{\text{max}}$ gibt Auskunft über das Ausmaß der Erholung der photochemischen Kapazität und kann somit als Unterschied zwischen „aktueller“ und „potentieller“ photochemischer Kapazität zu einem bestimmten Zeitpunkt betrachtet werden.

In Vergleichsmessungen mit DCMU-behandelten Nadeln (3-(3,4-Dichlorphenyl) 1,1-Dimethylurea) wurde ein „Normalwert“ der T/2 mit 100 (+/- 30) festgestellt.

Für eine Abschätzung der klimatischen Belastung sind folgende Nachtminimumtemperaturen (°C) angegeben: Der Mittelwert der Nachtminimumwerte (Halbstundenmittelwert) berechnet für den Zeitraum a) drei Tage vor der ersten Messung und des ersten Meßtages, b) 21 bis 35 Tage vor der Messung (siehe Tab. 1). Zur Ergänzung sind der niedrigste und der höchste Einzelwert der Nachtminimumtemperatur für den entsprechenden Zeitraum von b) angegeben.

Die Einstrahlungssummen ($\text{KJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot 4\text{d}^{-1}$) sind aus den Summen der Halbstundenmittel ($\text{J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) a) der drei Tage vor der ersten Messung und des ersten Meßtages errechnet und b) aus den Summen 21 bis 35 Tage vor der Messung dividiert durch die Anzahl der Tage ($\text{KJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) (siehe Tab. 1).

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Saisonale Schwankungen von F_v/F_{max} und $T/2$ als Maß für die photosynthetische Kapazität

3.1.1 Messungen mit dem tragbaren Fluorimeter (PSM)

Im Januar 1988 sind die F_v/F_{max} -Werte der Nadeln der Probebäume 1 und 2 noch relativ hoch, wobei F_v/F_{max} der Nadeln des Baumes 2 sogar noch über dem „Störungsschwellenwert“ liegt. Demgegenüber ist der Wert der Nadeln des Baumes 3 hochsignifikant niedriger, obwohl auch aus diesem Wert noch nicht die maximale Winterstreßbelastung ablesbar ist (Abb. 1A, 2A, 3A), vgl. (BOLHÄR-NORDENKAMPF & LECHNER 1988 a). Bei allen Bäumen ist F_v/F_{max} des Nadeljahrganges 1987 niedriger als beim Nadeljahrgang 1986. Der $T/2$ -Wert der Nadeln liegt an allen drei Standorten im Normalbereich (Abb. 4A, Daten von Standort 1 und 2 nicht graphisch dargestellt).

Erst im Februar kommt es an den Standorten 1 und 2 zu einer hochsignifikanten Verringerung von F_v/F_{max} . Die variable Fluoreszenz der Nadeln des Baumes 3 weist einen weiteren Abfall auf und ist mit einer hochsignifikanten Verringerung der Halbmaximalzeit $T/2$ gekoppelt (Abb. 4A). Die $T/2$ -Werte der Nadeln der Bäume 1 und 2 weisen hingegen keinen signifikanten Unterschied gegenüber den Januarwerten auf.

Im März zeigen die Nadeln der Bäume 1 und 2 eine leichte Erhöhung von F_v/F_{max} , welche beim Nadeljahrgang 1987 stärker ausgeprägt ist als beim Nadeljahrgang 1986 (Abb. 1A, 2A). Demgegenüber sinken die F_v/F_{max} -Werte der Nadeln des Baumes 3 noch weiter ab (Abb. 3A).

Ab April ist bei allen drei Probebäumen eine hochsignifikante Erhöhung von F_v/F_{max} beobachtbar. Ab diesem Zeitpunkt liegen die $T/2$ -Werte der Nadeln aller Probebäume immer im Normalbereich.

Im Mai hat der Baum 1 bereits einen neuen Nadeljahrgang ausgebildet, wobei F_v/F_{max} des Neuaustriebes signifikant niedriger ist als beim Nadeljahrgang 1986 und 1987. Ein leicht verzögerter Beginn des Neuaustriebes ist am Standort 2 zu beobachten, wohingegen der Baum 3 ungefähr ein Monat später auszutreiben beginnt. Dementsprechend sind die Unterschiede von F_v/F_{max} des Nadeljahrganges 1987 und 1988 des Standortes 2 im Juni nicht signifikant, die des Baumes 3 hingegen hochsignifikant (Abb. 1A, 2A, 3A; siehe auch S. [196]).

Im August weisen alle drei Probebäume sowohl Normalwerte von F_v/F_{max} als auch der $T/2$ -Werte auf, sodaß zu diesem Zeitpunkt keine Limitierung der photosynthetischen Kapazität aufgrund einer Beeinträchtigung der Elektronentransportkapazität erwartet werden kann.

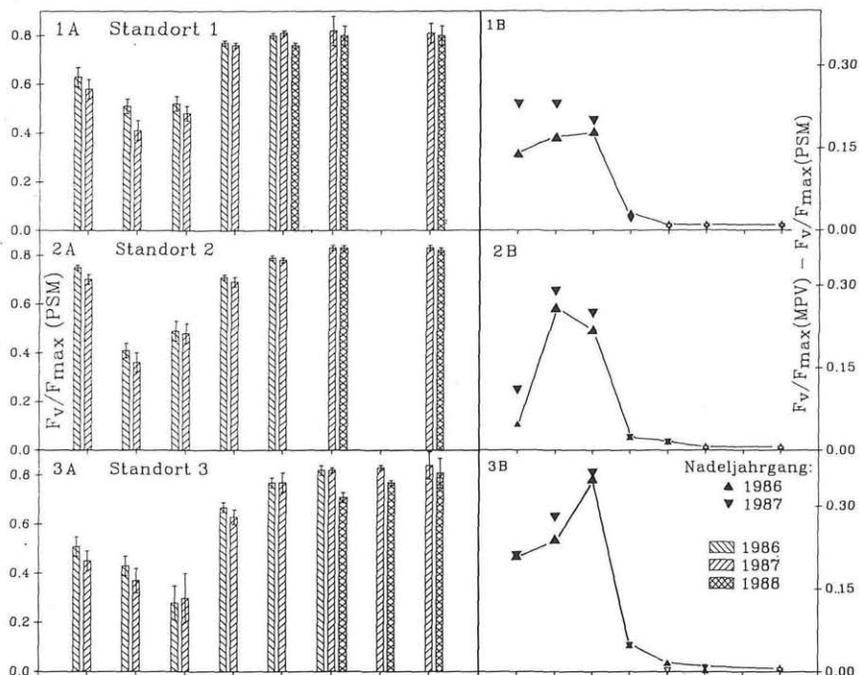


Abb. 1A, 2A, 3A: F_v/F_{max} gemessen mit dem PSM an den Nadeln der drei Probestämme von Januar (I) bis August (VIII) 1988 angegeben als Mittelwert mit Konfidenzintervall ($p=0,1$).

Fig. 1A, 2A, 3A: F_v/F_{max} measured from January (I) to August (VIII) 1988 at the three sites: 1=site 1 (2297 ft.), 2=site 2 (3281 ft.) and 3=site 3 (4872 ft.) using the PSM. The mean values are given as bars with a confidence interval ($p=0,1$) for the needle set 1986 (left diagonal), 1987 (right diagonal) and 1988 (crosshatch).

Abb. 1B, 2B, 3B: Differenz von F_v/F_{max} gemessen 2–6 h nach Probenaufsammlung (mit dem PSM) zur Messung 24–48 h nach Probenaufsammlung (mit dem MPV). T-Test: Große Symbole: hochsignifikante Unterschiede, kleine Symbole: signifikante Unterschiede, leere Symbole: kein signifikanter Unterschied.

Fig. 1B, 2B, 3B: Difference between the measurements 24–48 h after sampling, using the MPV, and the measurements 2–6 h after sampling, using the PSM. T-test ($p=0,02$) large closed triangles (needle set 1986) and large closed inverted triangles (needle set 1987), T-test ($p=0,1$) small closed symbols, no significant differences are shown as open symbols.

3.1.2 Interpretation der Ergebnisse unter besonderer Berücksichtigung der Vorgeschichte von Licht und Temperatur

Im Jänner liegen die Mittel der Nachtminimumtemperaturen an allen drei Standorten über -4°C . Parallel dazu ist die Einstrahlungssumme relativ niedrig, sodaß eine zusätzliche Erhöhung der Stressorensumme

Tabelle 1 / Table 1

Einstrahlungswerte ($\text{KJ}\cdot\text{m}^{-2}$) und Temperaturwerte ($^{\circ}\text{C}$): a) Anzahl der Tage, b) Tagesmittelwert der Einstrahlung für den unter a) angegebenen Zeitraum, c) Mittelwert der Nachtminimumtemperaturen für den unter a) angegebenen Zeitraum, d) Summe der Einstrahlung der drei Tage vor der ersten Messung und des ersten Meßtages, e) Mittelwert der Nachtminimumtemperaturen für den unter d) ausgewiesenen Zeitraum, f) niedrigster Nachtminimumwert für den unter a) angegebenen Zeitraum, g) höchster Nachtminimumwert für den unter a) angegebenen Zeitraum.

Sum of irradiation ($\text{KJ}\cdot\text{m}^{-2}$) and temperature values ($^{\circ}\text{C}$) during the measuring period: a) number of days, b) daily mean value of irradiation for period a), c) mean value of minimum night temperatures for the period a), d) sum of irradiation three days before the first measurement and the first day of measurement, e) mean value of night minimum temperature for the period d), f) lowest single value of night minimum temperature during the period a), g) highest single value of night minimum temperature during the period a).

	a) nd	b) $\text{KJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$	c) $^{\circ}\text{C}$	d) $\text{KJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot 4\text{d}^{-1}$	e) $^{\circ}\text{C}$	f) $^{\circ}\text{C}$	g) $^{\circ}\text{C}$
1. 1.-26. 1.							
St. 1	26	4698	- 1.3		- 1.8	- 6.0	+ 2.0
St. 2	26	3560	- 0.2	12750	- 1.0	- 4.0	+ 5.0
St. 3	26	5227	- 1.9	15690	- 3.3	- 9.0	0.0
27. 1.-22. 2.							
St. 1	27	6866	- 3.0	27930	- 6.0	-10.0	+ 2.0
St. 2	27	5019	- 1.6	7659	- 4.0	- 8.4	+ 3.0
St. 3	27	5656	- 4.2	28110	- 7.0	-11.0	+ 3.0
23. 2.-15. 3.							
St. 1	22	7904	- 3.2	33000	+ 0.5	-12.0	+ 2.0
St. 2	22	6773	- 4.0	28680	+ 0.6	-10.3	+ 4.1
St. 3	22	7734	- 8.2	25935	- 2.5	-12.0	+ 3.0
16. 3.-18. 4.							
St. 1	33	13181	+ 3.2	80430	+ 5.3	- 3.0	+ 9.0
St. 2	33	13219	+ 2.9	82440	+ 6.9	- 3.5	+ 8.8
St. 3	33	13469	+ 0.5	94830	+ 4.5	- 9.0	+ 5.0
19. 4.- 9. 5.							
St. 1	21	17373	+ 7.4	72360	+10.0	0.0	+14.0
St. 2	21	17547	+ 8.0	73590	+12.3	0.0	+14.7
St. 3	21	19113	+ 4.1	58260	+ 8.5	- 2.7	+10.7
10. 5.-13. 6.							
St. 1	35	17007	+ 8.9	60210	+11.3	+ 2.4	+12.9
St. 2	35	16334	+ 9.5	57690	+11.2	+ 2.9	+14.2
St. 3	35	18504	+ 5.7	57510	+ 6.9	- 0.7	+10.3
1. 8.-23. 8.							
St. 1	23	14909	+12.6	26310	+ 9.2	+ 6.2	+17.0
St. 2	23	16412	+13.5	23340	+ 8.4	+ 7.6	+18.3
St. 3	23	16295	+10.2	19800	+ 4.1	+ 3.5	+16.1

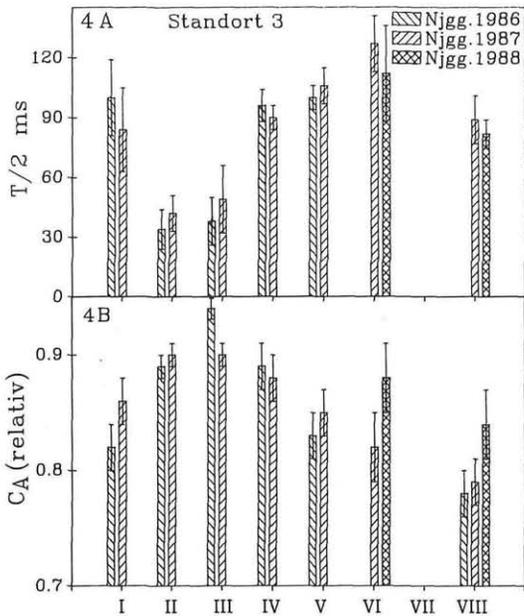


Abb. 4: Standort 3: Die Halbwertszeit $T/2$ (A) und CA_{relativ} (B) von Januar (I) bis August (VIII) 1988 angegeben als Mittelwerte mit Konfidenzintervall ($p=0,1$).

Fig. 4: The half maximal rise time $T/2$ (A) and CA_{relativ} (B) from January (I) to August (VIII) 1988, site 3 (4872 ft.). The mean values are given as bars with a confidence interval ($p=0.1$) for the needle set 1986 (left diagonal), 1987 (right diagonal) and 1988 (crosshatch).

durch Licht weitgehend ausgeschlossen werden kann. Es ist daher wahrscheinlich, daß das Auftreten der bedingt erniedrigten F_v/F_{max} -Werte nur auf den Temperaturverlauf zurückzuführen ist (siehe Tab. 1).

Im Februar liegen hingegen die Nachtminimumtemperaturen an den Standorten 1 und 3 unter -4°C . Dies bewirkt eine direkte Verminderung der photosynthetischen Kapazität aufgrund von Temperaturstreß. Die Einstrahlungssummen sind durchwegs höher als die Januarwerte. Eine zusätzliche Strahlungsbelastung wird zu diesem Zeitpunkt als wahrscheinlich angenommen (vgl. BOLHÄR-NORDENKAMPF & LECHNER 1988b).

Bei nur etwas erhöhten Einstrahlungswerten im März liegen die Nachtminimumtemperaturen vier Tage vor der Messung am Standort 1 und 2 um die Nullgradgrenze, am Standort 3 hingegen bei -2.5°C (vgl. auch Monatsmittelwerte). Möglicherweise modifiziert durch die steigende Tageslänge führt der anhaltende Temperaturstreß kombiniert mit moderaten Strahlungsintensitäten der auf den bereits stark belasteten photosynthetischen Apparat einwirkt, zu einem weiteren Absinken der photochemischen Kapazität (vgl. STRAND & LUNDMARK 1987).

Im April liegen die Mittelwerte der Nachtminimumtemperaturen generell über 0°C , obwohl einzelne Werte noch weit unter der Nullgradgrenze liegen. Die Mittelwerte der Nachtminimumtemperaturen der 4 Tage vor der Messung liegen aber an allen Standorten über $+4^{\circ}\text{C}$. Obwohl die Einstrahlungssummen an den jeweiligen Standorten gegenüber den Märzwerten ungefähr verdoppelt sind, kommt es zu diesem Zeitpunkt zu keiner lichtbedingten Verminderung der photochemischen Kapazität. Ab diesem Zeitpunkt dürfte bei normalem Witterungsverlauf eine Sensibilisierung für andere Stressoren (bedingt durch niedrigere Temperaturen) nicht mehr auftreten. Eine Beeinträchtigung der photochemischen Kapazität ist nunmehr im wesentlichen durch das Auftreten von hohen Lichtintensitäten als Einzelstressor, durch ontogenetisch bedingtem Streß oder durch das Auftreten von Stressorenkombinationen mit anderen Standortfaktoren möglich.

3.2 F_v/F_{\max} , CA_{relativ} und F_{dr} nach 24stündiger Erholung

3.2.1 Messungen mit dem MPV

In den Monaten Januar bis März zeigen die Nadeln aller drei Probebäume nach einer 24–48stündigen Lagerung eine hochsignifikante Erhöhung von F_v/F_{\max} gegenüber der Messung mit dem PSM (Abb. 1B, 2B, 3B). Mit Ausnahme des Baumes 2 im Januar beträgt der $\Delta-F_v/F_{\max}$ -Wert mindestens 0,15. Das relativ geringe $\Delta-F_v/F_{\max}$ des Baumes 2 erklärt sich daraus, daß die mit dem PSM gemessenen Werte schon relativ hoch sind und somit nur ein relativ geringes Erholungspotential vorhanden war. Vergleicht man F_v/F_{\max} (MPV) der Bäume 1 und 2 zeigt sich, daß die Werte annähernd gleich sind und daß ein dementsprechend unterschiedlich großes $\Delta-F_v/F_{\max}$ auftritt. Besonders auffällig ist das hohe $\Delta-F_v/F_{\max}$ des Baumes 3 im März mit über 0,3. Diese Erholung ist bedingt durch das Auftreten der nur temporären, reversiblen photoinhibitorischen Störung des photosynthetischen Apparates, welche bereits nach einer 24stündigen Erholungsphase repariert ist. Der mit dem MPV gemessene F_v/F_{\max} -Wert der Nadeln des Baumes 3 ist nicht signifikant unterschiedlich, verglichen mit jenen der Nadeln der Bäume 1 und 2. Die Nadeln des Baumes 3 weisen hingegen auch noch im April ein signifikantes $\Delta-F_v/F_{\max}$ auf.

Der CA_{relativ} -Wert zeigt einen mit den T/2-Werten korrespondierenden Verlauf (Abb. 4B, Daten der Standorte 1 und 2 sind graphisch nicht dargestellt). Je näher der CA_{relativ} -Wert bei 1,0 liegt, desto geringer ist die Fläche über der Kurve und desto geringer ist die Elektronentransportkapazität zwischen Q_A und PQ. Im Normalfall sinkt parallel mit der steigenden CA_{relativ} der T/2-Wert ab. Im Januar ist CA_{relativ} noch vergleichsweise niedriger und nimmt jedoch im Februar und März stark zu. Erst im Mai ist wieder eine signifikante Erniedrigung beobachtbar. Im August sind die Werte aller drei Standorte vergleichbar klein, wobei sie nur wenig unter dem im Januar erreichten Niveau liegen.

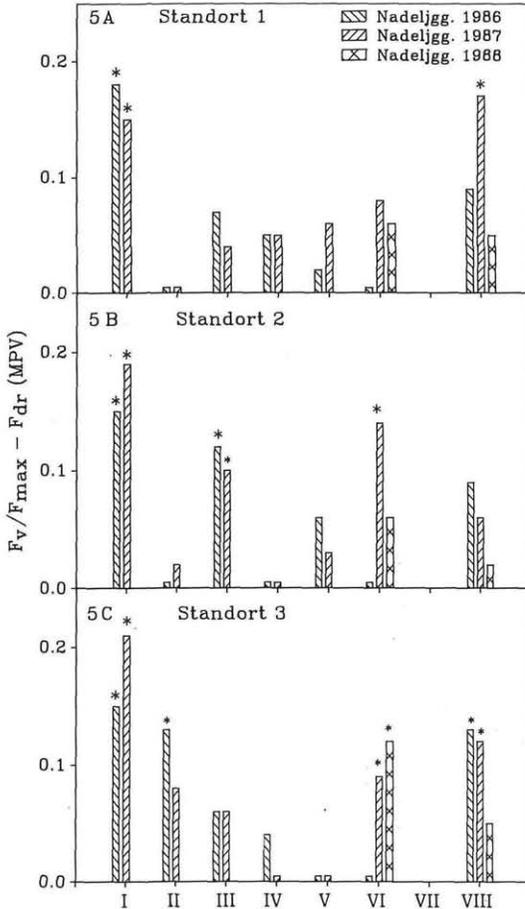


Abb. 5: „fluorescence decrease ratio“ F_{dr} dargestellt als Differenz zu F_v/F_{max} . T-Test: große Sterne ($p=0,02$), kleine Sterne ($p=0,1$).

Fig. 5: “fluorescence decrease ratio” F_{dr} shown as difference from F_v/F_{max} (both measured with the MPV) from January (I) to August (VIII) 1988. A=site 1 (2297 ft.), B=site 2 (3281 ft.), C= site 3 (4872 ft.). T-test: large stars ($p=0.02$), small stars ($p=0.1$).

Die Charakteristik der langsamen Kinetik der Fluoreszenzinduktion F_{dr} wird in Beziehung zu F_v/F_{max} gesetzt (Abb. 5A, 5B, 5C). Da die Aktivität des Calvin Zyklus immer von der Bereitstellung von ATP und NADPH⁺ (Assimilationskraft) abhängt, und somit durch die Kapazität der Elektronentransportkette limitiert wird, wurde die Differenz zwischen F_v/F_{max} und F_{dr} als charakteristischer Wert zur Abschätzung der Aktivität der „photosynthetic carbon reduction“ = PCR berechnet. Dabei zeigen die Nadeln

(198)

aller drei Probebäume deutlich, daß im Januar zwar eine relativ hohe photochemische Kapazität vorhanden ist (vgl. Abb. 1A, 2A, 3A), daß aber die Aktivität der Reduktion zu organischer Substanz im Calvin Zyklus und somit F_{dr} hochsignifikant geringer ist (Abb. 5). Im Februar weisen die Nadeln der Bäume 1 und 2 keine Differenz zwischen F_v/F_{max} und F_{dr} auf, sodaß angenommen werden kann, daß eine mögliche Limitierung des PCR die Limitierung durch die Kapazität der Elektronentransportkette nicht überschreitet. Während der übrigen Monate treten geringfügigere Unterschiede zwischen F_v/F_{max} und F_{dr} auf. Dies erklärt sich daraus, daß bei optimaler Kapazität der Elektronentransportkette dem PCR ausreichend Assimilationskraft zur Verfügung steht und eine Regulation der photosynthetischen Kapazität hauptsächlich über Steuerungen im PCR erfolgt.

3.2.2 Besonderheiten der Fluoreszenzinduktion während des Neuaustriebes

Während des Austriebes weisen die Nadeln des Nadeljahrganges 1988 aller drei Probebäume gegenüber den älteren Nadeljahrgängen ein signifikant erhöhtes F_0 auf (Abb. 6A, 6B, 6C). Ein Anstieg des F_0 zeigt grundsätzlich die Inaktivierung von PS II-Reaktionszentren an, wie sie z. B. auch unter photoinhibitorischen Bedingungen stattfindet. Bei einer Photoinhibition kommt es aber zu einem gleichzeitigen Absinken der maximalen Fluoreszenz F_{max} , wodurch eine Erniedrigung von F_v/F_{max} hervorgerufen wird (KRAUSE 1988). Während des Austriebes des neu angelegten Nadeljahrganges steigt hingegen parallel mit dem Anstieg des F_0 die maximale Fluoreszenz an, sodaß nur im sehr jungen Neuaustrieb eine Erniedrigung von F_v/F_{max} beobachtbar ist (vgl. Abb. 1A, 2A, 3A).

Die Unterschiede der Absolutwerte sind kaum auf einen Chlorophyllkonzentrationsunterschied zwischen den Nadeljahrgängen zurückzuführen, da die Größenordnung der Konzentrationsunterschiede, wie sie im Juni auftritt, auch in allen anderen Monaten zu finden ist, ohne daß ein vergleichbares Phänomen auftritt (vgl. BERMADINGER & al. 1989). Die hohen Absolutwerte der Fluoreszenz (ohne eine Veränderung der Größe der variablen Fluoreszenz) weisen auf eine Verschiebung der Deaktivierungsarten in Richtung Fluoreszenzabgabe. Dies scheint in einem noch ungeklärten Zusammenhang bei der Entwicklung der neuen Blattorgane aufzutreten (vgl. SESTAK & SIFFEL 1988).

Im Laufe der Ausdifferenzierung sinken die Absolutwerte des neu ausgetriebenen Nadeljahrganges, sodaß im August keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Nadeljahrgängen beobachtbar sind.

3.2.3 Saisonale Veränderung des Absolutwertes F_0 – Vergleich der 3 Standorte

Neben der bereits beschriebenen Änderung der Absolutwerte der Basisfluoreszenz F_0 sind zwischen Januar und Mai am Standort 2 extrem

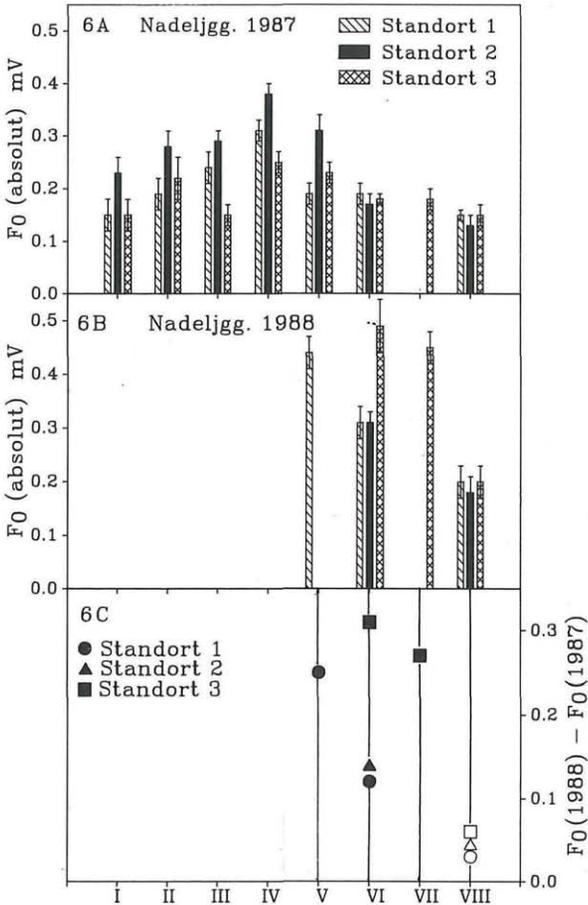


Abb. 6: F_0 (absolut)-Werte (gemessen mit dem PSM) des Nadeljahrganges 1987 (A) und 1988 (B). Die Differenz zwischen den Werten des Nadeljahrganges 1987 und 1988 ist in C dargestellt. Ausgefüllte Symbole: T-Test ($p=0,02$), leere Symbole: keine signifikanten Unterschiede.

Fig. 6: F_0 (absolute)-values of the needle set 1987 (A) and 1988 (B), measured using the PSM. Mean values are given as bars with a confidence interval ($p=0,1$) for site 1 (left diagonal), site 2 (filled) and site 3 (crosshatch). In C the difference between the two needle sets is shown: site 1 (circles), site 2 (triangles) and site 3 (squares). Filled symbols (T-test: $p=0,02$), open symbols (no significant differences).

hohe F_0 -Werte in den beiden Nadeljahrgängen 1986 und 1987 detektierbar (vgl. Abb. 6A, 6B). Die Werte liegen meist signifikant höher als die Werte der Nadeln des Baumes 1 und 3. Im weiteren Jahresverlauf verschwindet dieser Unterschied zunehmend und im August sind keine Unterschiede von F_0 an den Nadeln der drei Standorte feststellbar.

(200)

Das Auftreten der hohen Basisfluoreszenz F_0 steht in engem Zusammenhang mit dem hohen Belastungsgrad des Standortes mit Photooxidantien (Ozon). So ist aus Laboruntersuchungen bekannt, das bei Ozonbelastungen der Absolutwert F_0 ansteigt, ohne daß eine signifikante Änderung von F_v/F_{\max} beobachtbar ist (BARNES & al. 1988). Zwischen Februar und April liegen die Monatsmittelwerte der Ozonbelastung am Standort 2 mit $158-180 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ weit über den festgelegten Grenzwerten (siehe SMIDT 1989). Die Tages- und Nachtmittelwerte an den drei Tagen vor der ersten Messung liegen zwischen 116 und $233 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$. Demgegenüber liegen am Standort 3 die Monatsmittelwerte mit 80 bis $148 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ niedriger, obwohl es auch hier zu regelmäßigen Grenzwertüberschreitungen kommt. Die Monatsmittelwerte der Ozonbelastung am Standort 1 betragen zwischen 17 und $88 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$. Hier kommt es aber in den Monaten Januar und Februar zu Überschreitungen der NO_x -Tagesmittelwerte (über $80 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$).

Da es auch während des Winters regelmäßig zu einer erheblichen Schadgasaufnahme durch die Nadel kommen kann (KÖRNER & PRETTNER 1987) ist eine zumindest additive Wirkung der auf die Pflanze einwirkenden natürlichen und anthropogenen Stressoren wahrscheinlich. Es ist aber nicht ersichtlich, durch welche Faktorenänderung in der Folge die Fluoreszenzwerte normalisiert werden, da einerseits das Ausmaß der Ozonbelastung sinkt und sich andererseits auch das Belastungsniveau mit natürlichen Stressoren drastisch verringert.

3.2.4 Diurnale Änderungen der Fluoreszenzinduktion

Ab April wurden an allen drei Bäumen Zweige markiert und vergleichsweise zu verschiedenen Tageszeiten die Fluoreszenzinduktion (nach halbständiger Dunkeladaption) *in situ* vermessen. Dabei zeigte sich, daß an Tagen mit hohen Einstrahlungsraten während des Sommers eine mittägliche Depression der photosynthetischen Kapazität auftritt. Dabei kommt es zu einem Anstieg der Basisfluoreszenz F_0 und einem gleichzeitigen Absinken der maximalen Fluoreszenz F_{\max} . Die dadurch bedingte Erniedrigung von F_v/F_{\max} kann bis zum Abend desselben Tages wieder verschwunden sein, bei einer stärkeren Lichtstreßbelastung ist aber nur eine teilweise Erholung bis zum Abend zu verzeichnen (vgl. ÖGREN 1988).

3.3 Die Anwendbarkeit der Messung der Chlorophyll-Fluoreszenzinduktion in der forstlichen Praxis

Die Messung der schnellen Kinetik der Fluoreszenzinduktion ist eine rasch durchführbare und daher für zahlreiche Wiederholungen geeignete Meßmethode, welche auch statistische Auswertungen ermöglicht. Sie liefert Auskunft über die Kapazität der photosynthetischen Kapazität. Gegenüber Gasstoffwechselfmessungen ist die Messung der Chlorophyllfluoreszenz wesentlich weniger zeitaufwendig (für eine Messung 5 s gegenüber $15-30$

min für O₂- bzw. CO₂-Messungen) und auch meßmethodisch wesentlich leichter durchführbar: Das tragbare Gerät ist komplett ausgestattet und bedarf keiner Zusatzgeräte und kann auch von einer Person bedient werden. Darüberhinaus werden die gewonnenen Daten über einen Mikroprozessor verrechnet und sind sofort ablesbar bzw. speicherbar.

Das tragbare Gerät ist sowohl für Laboruntersuchungen von Probenaufsammlungen einsetzbar als auch für *in situ*-Bestimmungen direkt an der Pflanze. Möglicherweise ist der Einsatz dieser Meßmethode für Bestimmungen von markierten Probenästen und damit gleichbleibendem Probenmaterial besonders interessant. Im Gegensatz zu CO₂-Messungen (nur bedingt nicht-destruktiv einsetzbare Methode) und O₂-Messungen (destruktive Methode) kann diese Methode sehr leicht nicht-destruktiv eingesetzt werden.

Aus den gewonnenen Ergebnissen zeigt sich, daß die Messung der Chlorophyllfluoreszenz hervorragend geeignet ist, jeden sich in der photosynthetischen Reaktionskette manifestierenden Streß zu detektieren, da die Meßmethode sensibel genug ist, um auch bei einer geringen Streßeinwirkung eine Veränderung der Charakteristika der Fluoreszenzinduktion anzuzeigen. Aus den Fluoreszenzdaten direkt ablesbar ist aber nicht, ob es sich um einen temporären oder permanenten Streß handelt und welcher Stressor (oder welche Stressorenkombination) auf die Pflanze einwirkt.

3.4 Die variable Fluoreszenz in Beziehung zur maximalen Fluoreszenz = F_v/F_{max}

F_v/F_{max} charakterisiert die photochemische Kapazität des Photosystems II und ist damit ein Maß für die photosynthetische Quantennutzung. Da sich die Sauerstoffentwicklung unter „steady state“-Bedingungen zur CO₂-Fixierung in einem molaren Verhältnis von 1:1 befindet, sollte F_v/F_{max} auch eine direkte Aussage über die photosynthetische Kapazität der CO₂-Fixierung beinhalten. Die Korrelation von F_v/F_{max} zu fixiertem CO₂ ist aber nicht so gut wie die Korrelation mit der O₂-Abgabe. Dies ist leicht daraus verständlich, daß bei einem hohen F_v/F_{max} , d. h. bei einer hohen Kapazität der Elektronentransportkette ein Verbrauch der Assimilationskraft im Prozeß der Photorespiration stattfinden kann, wodurch es zu einer CO₂-Abgabe kommt und eine Vielzahl von Limitierungen im PCR wirksam werden. Diese bedingen eine niedrigere CO₂-Fixierungsrate als sie theoretisch durch das aktuelle Angebot von Assimilationskraft möglich wäre (vgl. auch BOLHÄR-NORDENKAMPF & LECHNER 1989). Die photochemische Kapazität des PS II ist also nicht unbedingt mit der photosynthetischen Kapazität identisch. Sicher ist allerdings, daß bei einer erniedrigten F_v/F_{max} -Rate der Quantum Yield der CO₂-Fixierung ebenfalls, dem Angebot an Assimilationskraft entsprechend, erniedrigt ist. Die Messung von F_v/F_{max} ist sicher ein probates Mittel zur Erfassung der theoretischen photosynthetischen Kapa-

(202)

zität unter dem Gesichtspunkt der Limitierung durch die Kapazität der Elektronentransportkette.

Die Messung von F_v/F_{\max} , den Absolutwerten F_o (und F_{\max}) mittels eines tragbaren Fluorimeters ist eine für die Praxis sicher gut geeignete Methode zur Streßdetektion im photosynthetischen Apparat. Unter Verwendung eines „Störungsschwellenwertes“ für F_v/F_{\max} ist eine rasche Unterscheidung der gemessenen Proben in „normale“ und solche mit „stark verminderte“ photochemische Kapazität (bei entsprechendem Probenumfang) möglich. Die Auswertung der Meßgröße F_o ist dahingegen etwas aufwendiger. Sie kann entweder im direkten Vergleich verschiedener Standorte und Bäume oder durch kontinuierliche Messung der Fluoreszenzcharakteristika im Laufe eines Jahres erfolgen. Die Erfassung der Absolutwerte F_o (und F_{\max}) besitzt aber in mancher Beziehung eine starke Aussagekraft, sodaß auf die zusätzliche Angabe dieser Größen nicht verzichtet werden sollte, da z. B. der Anstieg des F_o am Standort 2 nicht aus den F_v/F_{\max} -Werten ablesbar ist.

3.4.1 „Halbwertszeit“ $T/2$ und „complementary area“ CA_{relativ}

Diese beiden Kennzahlen geben Auskunft über die Kapazität der Elektronentransportkette zwischen dem primären Quencher Q_A und dem intrathylakoidalen Plastochinon-Pool bzw. dem Photosystem I. Da die Kapazität der Elektronentransportkette auch durch die Reoxidationskraft von Q_A determiniert wird, ist eine starke Reduktionskraft der Elektronenakzeptoren nach Q_A ausschlaggebend für die Gesamtkapazität. Gerade während des Winters wird eine Veränderung der Membranstruktur in Erwägung gezogen. Dadurch wäre die Mobilität des Plastochinon-Pools, welcher sich innerhalb der Thylakoidmembran befindet, behindert (MARTIN & al. 1978 a, b) was eine Verringerung der Reoxidationskraft von Q_A zur Folge hätte. Als Folge davon wäre ein Absinken des $T/2$ -Wertes bzw. ein Anstieg des CA_{relativ} -Wertes beobachtbar. Die Angabe des $T/2$ -Wertes bzw. der CA_{relativ} gibt eine gute Zusatzinformation über die Reoxidations-Reduktionskraft der Elektronentransportkette.

Die genauere Interpretation des $T/2$ -Wertes ist aber relativ schwierig und muß methodisch gut abgesichert sein, da der Wert auch sehr stark von der Erregerlichtintensität abhängig ist. Als automatische Zusatzinformation des PSM kann der $T/2$ -Wert in der Praxis aber sicher eine Orientierungshilfe über die Kapazität der Elektronentransportkette darstellen. Dasselbe gilt für die Bestimmung der CA_{relativ} , wobei diese Größen eine höhere Genauigkeit ausweist als die Angabe des $T/2$ -Wertes. Die Errechnung der CA_{relativ} kann aber nur mittels der Verwendung eines relativ umfangreichen Computerprogrammes erfolgen und scheint somit kaum praxisorientiert anwendbar zu sein.

3.4.2 „Fluorescence decrease ratio“ F_{dr}

Der F_{dr} -Wert gibt eine wertvolle Information über die Kapazität des PCR, durch die momentan verwendbare Meßmethodik ist aber nur die einfache Bestimmung des Abfalls der langsamen Kinetik möglich (vgl. LICHTENTHALER & RINDERLE 1988). Dabei ist keine Quenching-Analyse der Fluoreszenzinduktion inkludiert (SCHREIBER & al. 1986). Eine Quenching-Analyse würde eine detaillierte Analyse der beiden Quenching-Mechanismen (=Fluoreszenzlösung) erlauben, die für den Abfall F_{dr} verantwortlich sind. Dabei handelt es sich um die photochemische Löschung, welche durch die photochemische Kapazität des Q_A determiniert wird, und die nicht-photochemische Löschung, die prinzipiell unabhängig von der photochemischen ist. Bei der nicht-photochemischen Löschung findet eine verstärkte Wärmeabgabe statt, die zum größten Teil durch den Aufbau des pH-Gradienten über der Thylakoidmembran bedingt wird. Bei Experimenten mit SO_2 -Begasungen tritt der Fall ein, daß es bei gleichbleibendem F_{dr} zu einem signifikant verschobenen Verhältnis zwischen den beiden Quenching-Mechanismen kommt (SCHMIDT & al. 1988). Die Erfassung des F_{dr} bietet daher zwar eine grundsätzliche Information über die Aktivität des PCR, es wäre aber durchaus möglich, daß es während des Winters, während des Neuaustriebes oder unter einer anderen Stressorenbelastung zu einer Verschiebung des Verhältnisses der beiden Quenching-Mechanismen bei gleichbleibendem F_{dr} kommt, welche mit der bisher verwendeten Methode nicht detektierbar sind.

Die Erfassung der langsamen Kinetik der Fluoreszenzinduktion ist wesentlich zeitaufwendiger (mindestens 3 min gegenüber 5 s für eine Messung) als die alleinige Erfassung der schnellen Kinetik. Dadurch bedingt, sind bei einem sehr großen Probenumfang weniger Messungen durchführbar. Die Interpretation des einfachen Abfalls der Fluoreszenz F_{dr} ist für eine detaillierte Analyse und einen kompetenten Vergleich der langsamen Kinetik der Fluoreszenzinduktion und der CO_2 -Fixierungsrate nur bedingt geeignet, da das Verhältnis der beiden Quenching-Mechanismen unberücksichtigt bleibt. Die Anwendung der Quenching-Analyse für die Streßdetektion in der forstlichen Praxis scheint aufgrund des meßmethodischen Aufwandes und der Schwierigkeit der Interpretation nur bedingt geeignet.

3.5 Procedere

Aus den Ergebnissen der durchgeführten Untersuchungen ergibt sich weiters, daß eine einmalige Probenaufsammlung und -messung während der Periode mit der minimalsten natürlichen Stressorenbelastung, d. h. im August, wenig Aufschluß über die Streßbelastung der Bäume während eines Jahres liefert. Zu diesem Zeitpunkt ist es wahrscheinlich, daß aufgrund der weitgehenden Reduktion von natürlichen Stressoren eine gute Streßkom-

pensionsfähigkeit der Pflanzen vorliegt. Ist das Gesamtstreßniveau niedrig, kann das Auftreten eines einzigen Stressors, wie z. B. der Luftschadstoffbelastung, gut kompensiert werden und auch bei einer chronischen Schadstoffbelastung eine optimale photochemische Kapazität meßbar sein. Es scheint vielmehr sinnvoll, diesen Aufsammlungstermin als „Referenz“-Probetermin zusätzlich zu anderen Meßterminen zu wählen. Damit wäre es möglich, eine Aussage über die maximal mögliche Leistungsfähigkeit unter minimaler Stressorenbelastung zu treffen.

Grundsätzlich ist nach einer 30minütigen Vorverdunkelung die „momentane“ photochemische Kapazität meßbar, wobei eine Limitierung auch durch nur kurzfristig wirksame Stressoren gegeben ist. Um insbesondere einen durch Lichtstreß oder eine durch Einschränkungen des Wasserhaushalts hervorgerufene diurnale Depression auszuschließen, empfiehlt es sich, die zu messenden Proben am frühen Morgen zu sammeln bzw. Morgenmessungen *in situ* durchzuführen. Diese Messung würde Auskunft über die „aktuelle“ photochemische Kapazität des Tages geben. Durch mehrere aufeinanderfolgende Sonnentage kann eine so starke photoinhibitorisch bedingte Störung im photosynthetischen Apparat gesetzt werden, daß eine Nachtperiode für eine völlige Erholung nicht ausreicht und dadurch schon in den Morgenstunden eine verminderte photochemische Kapazität meßbar wird. Werden Zweigproben 1 bis 2 Tage im Klimaschrank unter optimalen Bedingungen (vgl. S. [190]) gelagert, kommt es zu einer völligen Erholung und eine „potentielle“ photochemische Kapazität, die der Jahreszeit und dem ontogenetischen Zustand entspricht, kann gemessen werden. Die Differenz zwischen „aktueller“ und „potentieller“ Kapazität spiegelt das momentane Erholungspotential des Baumes von seiner Streßbelastung wider. Die Erholungskapazität bzw. die Dauer der Erholung bis zur völligen Regeneration nach Streßbelastung könnte über das Ausmaß der Streßbelastung Auskunft geben. Auf diese Weise wäre die Erfassung der Einwirkung „versteckter“ Stressoren, wie z. B. der Belastung mit Luftschadstoffen, möglich. So könnte es durchaus sein, daß die verlangsamte Erholung nach diurnaler Photoinhibition nicht nur auf die Intensität und die Fortdauer der Lichtstreßbelastung zurückzuführen ist, sondern möglicherweise auf die zusätzliche Einwirkung von „versteckten“ Stressoren.

Da Schäden, welche durch die Einwirkung von Luftschadstoffen bedingt sind, zumeist als Folge einer Kombinationswirkung verschiedener Stressoren zu „sichtbaren“ Schädigungen werden, ist auch nicht zu erwarten, daß das beobachtete Schadbild oder die registrierte baumphysiologische Störung einen kausalanalytischen Rückschluß auf die Ursachen zuläßt. Es ist daher vielmehr wahrscheinlich, daß Schadbilder und Meßergebnisse nur unter Kenntnis des lokalen Stressorenmodells im „Ausschlußverfahren“ interpretiert werden.

Danksagung:

Die Forschungsarbeit wurde durch die finanzielle Unterstützung seitens des Bundesministeriums für Wissenschaft und Forschung ermöglicht.

Den Herren Dr. T. HRUSCHKA und Mag. rer. nat. M. GÖTZL sei an dieser Stelle für die hervorragende technische Assistenz und die zahlreichen anregenden Kommentare während der Arbeit gedankt. Besonderer Dank gilt Frau Dipl.-Ing. GLATTES von der Forstlichen Bundesversuchsanstalt, Wien-Schönbrunn, für die Bereitstellung der Klima- und Luftschadstoffdaten sowie für die Überlassung des „Plant Stress Meters“.

Literatur

- BARNES J. D., REILING K., DAVISON A. W. & RENNER C. J. 1988. Interaction between ozone and winter stress. – *Environ Pollut* 53: 235–254.
- BJÖRKMAN O. 1987. Low-temperature chlorophyll fluorescence in leaves and its relation to photon yield of photosynthesis in photoinhibition. In: KYLE D. J., OSMOND C. B. & ARTZEN C. J. (eds.), *Photoinhibition*, pp. 123–144. – Elsevier, Amsterdam.
- & DEMMIG B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vacuolar plants of diverse origins. – *Planta* 170: 489–504.
- BOLHÄR-NORDENKAMPF H. R. 1975. Die Veränderungen des Chlorophyllgehaltes in ontogenetisch verschiedenen Blättern von *Phaseolus vulgaris* var. *namus* L. nach Behandlung mit Atranzin. – *Biochem. Physiol. Pflanzen* 167: 41–64.
- & LECHNER E. G. 1988a. Temperature and light dependent modifications of chlorophyll fluorescence kinetics in Spruce needles during winter. – *Photosyn. Res.* 18: 287–298.
- & – 1988b. Winter stress and chlorophyll fluorescence in Norway spruce (*Picea abies* [L.] KARST.). In: LICHTENTHALER H. K. (ed.), *Applications of chlorophyll fluorescence*, pp. 173–180. – Kluwer Acad. Publ. Dordrecht.
- & – 1989. Saisonale und streßbedingte Modifikationen der photosynthetischen Kapazität von Fichte (*Picea abies* [L.] KARST.) im Höhenprofil „Zillertal“ B) Lichtabhängige der CO₂-Fixierung. – *Phyton (Austria)* 29 (3, Sonderband „Zillertal“): (207)–(227).
- , LONG S. P. & LECHNER E. G. 1989. Die Bestimmung der Photosynthesekapazität über die Chlorophyllfluoreszenz als Maß für die Streßbelastung von Bäumen. *Phyton (Austria)* 29: 119–135.
- BUTLER W. L. & KITAJIMA M. 1975. A tripartite model for chloroplast fluorescence. – In: AVRON M. (ed.), *Proceedings of the 3rd international congress on photosynthesis*. – Elsevier, Amsterdam.
- KÖRNER C. & PRETTNER J. 1988. Nehmen immergrüne Nadelbäume im Winter Schadgase auf? – *Ber. d. Ges. f. Strahlen- und Umweltforschung, ARGE-Alp-Tagung Garmisch-Partenkirchen*, pp. 400–414.
- KRAUSE G. H. 1988. Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. – *Physiol. Plant.* 74: 566–574.
- LAVOREL J. & ETIENNE A. L. 1977. In vivo chlorophyll fluorescence. In: BARBER J. (ed.), *Primary processes of photosynthesis*, pp. 203–268. – Elsevier, Amsterdam.

- , BRETON J. & LUTZ M. 1986: Methodological principles of measurement of light emitted by photosynthetic systems. – In: GOVINDJEE, AMESZ J. & FORK D. C. (eds.), Light emission by plants and bacteria, pp. 58–99. – Academic Press, Orlando.
- LICHTENTHALER H. K. & RINDERLE U. 1988. The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. – CRC 19/1: 29–85.
- MARTIN B., MARTENSSON O. & ÖQUIST G. 1978. Effects of frost hardening on photosynthetic electron transport and fluorescence properties in isolated chloroplasts of *Pinus silvestris*. – *Physiol. Plant.* 43: 297–305.
- , MARTENSSON O. & ÖQUIST G. 1978. Seasonal effects on photosynthetic electron transport and fluorescence properties in isolated chloroplasts in *Pinus silvestris*. – *Physiol. Plant.* 44: 102–109.
- ÖGREN E. 1988. Photoinhibition of photosynthesis in willow leaves under field conditions. – *Planta* 175: 229–236.
- & ÖQUIST G. 1988. Screening for photoinhibition of photosynthesis in the field using a portable fluorimeter. In: LICHTENTHALER H. K. (ed.), Applications of chlorophyll fluorescence, pp. 165–172. – Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- ÖQUIST G. 1983. Effects of low temperature on photosynthesis. *Plant Cell Environ* 6: 281–300.
- & WASS R. 1988. A portable, microprocessor operated instrument for measuring chlorophyll fluorescence kinetics in stress physiology. – *Physiol. Plant.* 73: 211–217.
- , GREER D. H. & ÖGREN 1987. Light stress at low temperature. – In: KYLE D. J., OSMOND C. B. & ARNTZEN C. J. (eds.), Photoinhibition, pp. 67–87. – Elsevier Amsterdam.
- PAPAGEOURGIU G. 1975. Chlorophyll fluorescence: an intrinsic probe of photosynthesis. In: GOVINDJEE (ed.), Bioenergetics of photosynthesis, pp. 320–366. – Academic Press, New York.
- SCHMIDT W., SCHREIBER U. & URBACH W. 1988. SO₂ injury in intact leaves, as detected by chlorophyll fluorescence. – *Z. Naturforsch.* 43 c: 269–274.
- SCHREIBER U., BILGER W. & SCHLIWA U. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosyn. Res.* 9: 261–272.
- SESTAK Z. & SIFFEL P. 1988. Changes in chloroplast fluorescence during leaf development. – In: LICHTENTHALER H. K. (ed.), Applications of chlorophyll fluorescence, pp. 85–91. – Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- STRAND M. & LUNDMARK T. 1987. Effects of low night temperature and light on chlorophyll fluorescence of field grown seedlings of Scots pine. – *Tree Physiol.* 3: 221–224.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: [29_3](#)

Autor(en)/Author(s): Lechner Elisabeth G., Bolhàr-Nordenkamp Harald Romuald

Artikel/Article: [Saisonale und streßbedingte Modifikationen der photosynthetischen Kapazität von Flechten im Höhenprofil "Zillertal". A. Induktionscharakteristika der Chlorophyllfluoreszenz. 187-206](#)