©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	**Vol. 29**	Fasc. 3 Sonderband „Zillertal"	(207)–(227)	21. 11. 1989

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

B. Lichtabhängige CO_2-Fixierung

Von

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

Mit 13 Abbildungen

Eingelangt am 12. Juni 1989

Key words: CO_2 fixation, quantum requirement, light utilisation capacity, stress interaction, practical application, *Picea abies*.

Abstract

BOLHÀR-NORDENKAMPF H. R. & LECHNER E. G. 1989. Seasonal and stress-induced modifications of the photosynthetic capacity of Norway spruce at the altitude profile "Zillertal", B. Light dependent CO_2 fixation. – Phyton (Austria) 29 (3, Special issue "Zillertal"): (207)–(227), 13 figures. – German with English abstract.

Three spruce trees *Picea abies* (L.) KARST. situated at the altitude profile "Zillertal" and exposed to different patterns of stress factors were selected for determination of the photosynthetic capacity between April and August 1988. Light-dependent CO_2 fixation was measured using a portable CO_2-porometer (LCA-2, ADC, U. K.) and a self-constructed light source. After measuring dark respiration CO_2 fixation was determined at increasing photon flux densities. Using a computer programm the quantum requirement and the "nominal light utilisation capacity" (WALKER & al. 1988) of photosynthesis were examined.

In April the photosynthetic capacity was still low compared with the values gained in the following months. Altough the photochemical capacity of PS II as determined by means of chlorophyll fluorescence (LECHNER & BOLHÁR-NORDENKAMPF 1989) shows no restriction, the capacity of CO_2 fixation appears to be lowered by primarily temperature-induced enzymatic limitation. During the succeeding months the values of the light utilisation capacity increase as well as the quantum requirement decreases. The newly developed needle sets exhibit matching values of photosynthetic capacity compared with the needle set 1987. In August the tree exposed

*) Prof. Dr. H. R. BOLHÁR-NORDENKAMPF, Dr. E. G. LECHNER, Institut für Pflanzenphysiologie, Universität Wien, Althanstraße 14–18, A-1090 Wien (Austria).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

to both a high natural stress level and enhanced ozone concentrations still shows an inferior capacity as indicated by quantum requirement, light utilisation capacity and A_{max}.

Zusammenfassung

BOLHÀR-NORDENKAMPF H. R. & LECHNER E. G. 1989. Saisonale und streßbedingte Modifikationen der photosynthetischen Kapazität von Fichten im Höhenprofil „Zillertal". – Phyton (Austria) 29 (3, Sonderband, „Zillertal"): (207)–(227), 13 Abbildungen. – Deutsch mit englischem Abstract.

An drei Probebäumen von *Picea abies* (L.). KARST. im Höhenprofil „Zillertal" wurden Messungen der lichtabhängigen CO_2-Fixierung zwischen April und August 1988 monatlich *in situ* mittels eines tragbaren CO_2-Porometers (LCA-2, ADC, U. K.) und eines eigens konstruierten Lichtaufsatzes durchgeführt. Nach Bestimmung der Dunkelatmung wurde die CO_2-Fixierung bei steigender Photonenflußdichte gemessen. Aus den Gasstoffwechseldaten wurde mittels eines Computerprogrammes der Quantenbedarf (hv/CO_2) als Anstieg im ersten Meßpunkt sowie die Lichtnutzungskapazität nach WALKER & al. 1988 bestimmt.

Im April ist die photosynthetische Kapazität vor allem beim am höchsten gelegenen Probebaum noch nieder, liegt aber bei allen drei Probebäumen noch unter den in späteren Monaten erreichten Werten. Dies läßt auf eine temperaturbedingte Limitierung der enzymatischen Aktivität schließen, da zu diesem Zeitpunkt bereits eine optimale photochemische Kapazität des Photosystems II meßbar ist (LECHNER & BOLHÀR-NORDENKAMPF 1989). In den folgenden Monaten ist eine Erhöhung der Lichtnutzungskapazität und eine Erniedrigung des Quantenbedarfs feststellbar. Auch der neuausgetriebene Nadeljahrgang weist eine hohe photosynthetische Kapazität auf. Der am höchsten (1520 m) gelegene Probebaum war der stärksten natürlichen Streßbelastung aber auch erhöhten Ozonkonzentrationen ausgesetzt und zeigt möglicherweise aus diesem Grund auch in der physiologisch stabilen Zeit im August eine gegenüber den beiden anderen Probebäumen verminderte photosynthetische Kapazität.

Einleitung

Die photosynthetische Leistungsfähigkeit von immergrünen Nadelbäumen ist einer saisonalen, primär temperaturbedingten Modifikation unterworfen. Diese Temperaturabhängigkeit der Photosynthese manifestiert sich in einem Absinken der Nettophotosyntheserate bei Lichtsättigung (A_{max}), welche hauptsächlich durch die Temperaturabhängigkeit der katalytischen Aktivität von löslichen und membrangebundenen Enzymen bestimmt wird (ÖQUIST & MARTIN 1986). Diese enzymatische Limitierung zeigt indirekt eine Rückkopplung auf die Primärreaktionen des photosynthetischen Prozesses, dessen Kapazität auch als Quantennutzung (CO_2/hv) angegeben werden kann. Die Quantennutzung ist weniger temperaturabhängig als A_{max}, wird jedoch durch die Einwirkung anderer Stressoren, wie insbesondere Starklicht, verändert (DEMMIG & BJÖRKMAN 1987). Eine Verminderung der Quantennutzung kann durch eine Veränderung im Reaktionszentrum des Photosystems II (CLELAND 1988) sowie durch eine Verminderung der

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Kapazität der Elektronentransportkette bedingt sein, sodaß neben Gasstoffwechselmessungen auch Messungen der Chlorophyllfluoreszenzinduktion Aussagen ermöglichen (LECHNER & BOLHÀR-NORDENKAMPF 1989).

Eine Beschreibung der photosynthetischen Aktivität eines Baumes ist *in situ* durch punktuelle Einzelmessungen der Fixierungsrate unter natürlichen Lichtbedingungen möglich, wobei aber eine große Anzahl von Messungen für die Vergleichbarkeit von Daten unerläßlich ist. Obwohl mit entsprechenden Meßgeräten die Daten praktisch im Minutenabstand gewonnen werden können, müssen die Zweige erst aufwendig aus dem oberen Kronenbereich geworben werden und im Fall von *Picea abies* binnen 15–20 min. gemessen worden sein.

Soll der minimale Quantenbedarf oder die Quantennutzung errechnet werden, muß die Lichtabhängigkeit der CO_2-Fixierung bestimmt werden. In diesem Fall kann zwar auf die hohe Anzahl von Messungen verzichtet werden, es wird aber für repräsentative Messungen notwendig sein, über eine Plattform oder mittels Leiter in den mittleren Kronenbereich vorzudringen.

In der vorliegenden Untersuchung sollte an Zweigen von drei Probebäumen, welche jeweils mit einer Plattform ausgestattet worden waren, die photosynthetische Kapazität aus der lichtabhängigen CO_2-Fixierung bestimmt werden. Das Ziel war dabei einerseits die Erfassung der saisonalen Modifikationen der photosynthetischen Aktivität, andererseits aber auch, mögliche Unterschiede zwischen den drei Probebäumen aufzuzeigen, die allein aufgrund ihrer verschiedenen Höhenlage einem unterschiedlich aus natürlichen und anthropogenen Stressoren zusammengesetzten Stressorenmuster ausgesetzt sind. Aufgrund der zu erwartenden Ergebnisse sollte es möglich sein, die Bedeutung der lichtabhängigen CO_2-Fixierung und des Quantenbedarfs für die Streßdetektion ebenso abzuschätzen wie einen Vergleich mit der Bestimmung der photochemischen Kapazität über die Messung der Chlorophyllfluoreszenz anzustellen.

Material

An drei Probebäumen (*Picea abies* [L.] KARST.) im Höhenprofil Zillertal wurden Zweigspitzen des Nadeljahrganges 1987 markiert, an welchen monatlich zwischen April und Juni 1988 *in situ*-Messungen der CO_2-Fixierung durchgeführt wurden. Probebaum 1 liegt in 700 m knapp über dem Talboden, Baum 2 befindet sich in 1000 m und Probebaum 3 liegt in 1520 m Seehöhe (vgl. GLATTES & al. 1989). Bei der Auswahl der Meßzweige wurde auf einen vergleichbaren Habitus der Äste ebenso geachtet wie auf das Vorhandensein eines Knospenansatzes für den Neuaustrieb, sodaß im Juni die beiden Nadeljahrgänge 1987 und 1988 an einem Zweig gemessen werden konnten. Nach dieser Messung wurden die Zweige zur Bestimmung der Nadeloberflächen geerntet. Für die Messungen im Juli und August wurden erneut Zweigabschnitte mit beiden Nadeljahrgängen markiert. Um einen gasdichten Abschluß der Meßkammer an den Zweigen sicherzustellen, mußten im oberen und

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

unteren Zweigabschnitt Nadeln entfernt werden, sodaß ein Eindichten der Zweige mittels dauerplastischer Dichtungsmasse (Terostat) möglich war.

Methodik

a) Flächenbestimmung

Von den Nadeln aller untersuchten Zweige wurde die projizierte Nadelfläche mittels eines Photoplanimeters (Area Meter, Delta-T-Devices, U. K.) bestimmt. Zur Bestimmung der Oberfläche wurde die jeweilige Nadellänge gemessen und von den Nadeln mittels eines Handmikrotoms Querschnitte hergestellt. Die Querschnitte erfolgten im mittleren sowie im oberen und unteren, jeweils sich verjüngenden Nadelabschnitt. Unter Verwendung eines Zeichenmikroskopes (Wild M 11 mit Zeichentubus, CH) wurden Umrißzeichnungen der gewonnenen Querschnitte hergestellt. Mittels eines Digitalisierungstablettes (Summagraphics mm1201, USA) und unter Verwendung eines am Institut entwickelten Computerprogrammes wurde der große und kleine Durchmesser und der Umfang der Schnitte bestimmt. Unter Annahme einer statistischen Verteilung von 50:50 zwischen großem und kleinem Durchmesser bei der Messung der projezierten Blattfläche konnte das Verhältnis zwischen Oberfläche und projezierter Fläche der Nadeln errechnet werden. Dabei wurde angenommen, daß jeweils 1/12 der Gesamtoberfläche den Umfang des oberen bzw. unteren Nadelbereiches aufweisen und 10/12 den mittleren Umfang der Nadeln. Aufgrund der aus den Nadelquerschnitten ableitbaren Beleuchtungsgeometrie wurde für die Berechnung der Gasstoffwechseldaten die halbe Nadeloberfläche als Bezugsgröße gewählt. Da die Verhältnisse zwischen der Gesamtoberfläche und projezierter Fläche mit 3 +/− 0,25 relativ stabil sind, können für einen orientierenden Vergleich mit Angaben aus der Literatur, welche die projezierte Fläche als Bezugsgröße verwenden, die angegebenen Werte mit 1,5 multipliziert werden.

b) Messung der CO_2-Fixierung und stomatären Leitfähigkeit

Die Gasstoffwechselmessungen wurden mittels eines tragbaren CO_2-Porometers (LCA-2, ADC, U. K.) durchgeführt. Als Blattkammer wurde eine entsprechende Parkinson-Meßkammer für Koniferen verwendet (ADC, U. K.). Für die Bestimmung der lichtabhängigen CO_2-Fixierung wurde ein eigens konstruierter Lichtaufsatz mit Neutralgraufiltern verwendet, welcher eine Lichtapplikation mit verschiedenen Lichtintensitäten auf die Zweigoberseite erlaubt. Bei dieser Applikationsmethode ist eine geringfügige Lichtreflexion von der Kammerunterseite auf die Zweigunterseite nicht ausgeschlossen (vgl. LEVERENZ 1988).

Das verwendete Meßsystem erfordert eine relativ rasche Durchführung der Messung, da die Meßkammer nicht klimatisiert ist und es bei zu langer Lichtapplikation zu einer Überhitzung der Kammer und somit zur Entstehung eines artifiziellen Küvettenklimas kommt. Nach dem Wechsel der Beleuchtungsstärke wurde daher die CO_2-Fixierungsrate 2−4 Minuten mit Erreichen eines annähernd konstanten Wertes abgelesen und abgespeichert, sodaß für die Messung eines Zweiges maximal 40 Minuten benötigt wurden.

c) Bestimmung der Lichtabsorption

Aufgrund der nicht-planen Anordnung der Nadeln am Zweig und der damit verbundenen schiefwinkeligen Exposition zum eintreffenden Licht zusammen mit

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

der gegenseitigen Beschattung von Nadeln ist das Lichtangebot im gemessenen Nadelkollektiv teilweise sehr uneinheitlich. Nachdem durch eine Erhöhung der Lichtintensität die Expositions- und Beschattungsgegebenheiten im jeweiligen Zweigabschnitt nicht geändert werden, kann bei der Messung der lichtabhängigen CO_2-Fixierung dieser Fehler vernachlässigt werden.

Um den Absorptionsgrad von Nadeln abschätzen zu können, wurde gemessen, wie hoch der Anteil des von den Nadeln absorbierten Lichtes am eintreffenden Licht ist. Dazu wurden orientierende Messungen mit einer „light-integrating Sphere" (vgl. IDLE & PROCTOR 1983) und mit dem Mikrospektralphotometer (MPV I, Leitz, BRD) durchgeführt (vgl. BOLHÀR-NORDENKAMPF & GRÜNWEIS 1987). Die Totalabsorption von grünen Einzelnadeln erreichte 98,5% des eingestrahlten Lichtes (vgl. LEVERENZ & JARVIS 1979), während die Gewebeabsorption von alkoholgebleichten Nadeln 55% (MPV) bzw. 59% („Sphere") beträgt. Vom absorbierten Gesamtlicht wurden somit 45 bzw. 41% durch Chlorophyll absorbiert. Aus diesen Messungen ergibt sich unter Annahme des theoretisch niedrigsten Bedarfes von 9 mol Quanten zur Fixierung eines mol CO_2 (Φ= 0,111; EDWARDS & WALKER 1983) für Fichtennadeln ein Mindestquantenbedarf von 22,22 mol Quanten für die Fixierung von 1 mol CO_2. Diese Angabe entspricht dem Wert einer Quantennutzung von 0,045 und wurde als minimal möglicher Wert des Quantenbedarfs der CO_2-Fixierung bei *Picea abies* angenommen (vgl. LEVERENZ & ÖQUIST 1987).

d) Bestimmung der CO_2-Fixierungsrate, der stomatären Leitfähigkeit, der Transpirationsrate sowie der internen CO_2-Konzentration.
Die Datenermittlung erfolgte mittels einer computergestützten Berechnung, Programm Version 5.1 (Data Processor for the LCA leaf chamber analyser, ADC, U. K.). Aufgrund methodischer Schwierigkeiten, die Nadeltemperatur exakt zu messen, wurde die Nadeltemperatur gleich der Lufttemperatur gesetzt.

e) Bestimmung der Lichtnutzungskapazität „nominal light utilisation capacity" nach WALKER:

Mittels eines eigens entwickelten Computerprogrammes wurde für die Daten einer Meßserie die dazugehörige Exponentialfunktion $y=b\cdot e^{(c\cdot x)}+a$ errechnet, wobei in weiterer Folge nur Kurvenanpassungen mit einem Bestimmtheitsmaß von $r^2>0,95$ verwendet wurden. Für die Bestimmung der Lichtnutzungskapazität wurde A_{max} (maximale Photosyntheserate bei Lichtsättigung und vorherrschender CO_2-Außenkonzentration) bei 600 $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ als „ceiling" der Blackman-Kurve und somit als obere begrenzende Linie verwendet. Als „roof" der idealen Blackman-Kurve für die Nadeln von *Picea abies* wurde ein Quantum Yield Φ=0,045 und 0,035 als Anstieg für die Gerade durch den Nullpunkt angenommen. Die Berechnung der Lichtnutzungskapazität geht davon aus, daß eine der Blackman-Kurve entsprechende Kurvenform einer Lichtnutzungskapazität von 100% entspricht. Der Anteil des Kurvenintegrals der gemessenen Kurve an jenem der idealen Blackman-Kurve in Prozent, gibt Auskunft über die aktuelle Lichtnutzungskapazität (WALKER & al. 1988).

Eine Schwierigkeit bei dieser Interpretationsart der Krümmung der Kurve ergibt sich aus der optischen Dichte des Nadelgewebes. Bei der Erhöhung der Lichtintensität während einer Meßreihe kommt es zu einer verstärkten Penetration des Lichtes in tiefere Gewebeschichten und somit zu einem Anstieg des Lichtangebotes im Inneren des Gewebes (vgl. CRITCHLEY 1988). Bedingt durch die Kompaktheit

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

des Nadelgewebes und dem damit verbundenen Auftreten eines Lichtgradienten nach innen zu, aber auch durch die Anordnung des Meßlichtes (LEVERENZ 1988) und durch den Chlorophyllgehalt des Gewebes (LEVERENZ 1987) verflacht die Kurve der lichtabhängigen CO_2-Fixierung immer mehr. Dadurch weicht sie verstärkt von der Idealform der Blackman-Kurve ab und nähert sich in ihrem Charakter immer mehr einer Exponentialfunktion (vgl. JARVIS & SANDFORD 1986).

f) Bestimmung des Quantenbedarfs für die CO_2-Fixierung

Die Quantennutzung (Quantum Yield) der Photosynthese wird aus dem linearen Anfangsanstieg der lichtabhängigen CO_2-Fixierung berechnet. Die genaue Bestimmung des linearen Anstiegs ist methodisch sehr aufwendig, da sie die Erfassung des „Lichtkompensationspunktes" und die Durchführung sehr vieler Einzelmessungen bei sehr niederen Photonenflußdichten (50–100 $\mu mol \cdot m^{-1} \cdot s^{-1}$) erfordert. Da solche Messungen gerade bei *in situ*-Bestimmungen der CO_2-Fixierung technisch kaum durchführbar sind, wurde für die Bestimmung des Quantenbedarfs der Anstieg der Exponentialfunktion bei den geringsten Photonenflußdichten der Meßbeleuchtung (zwischen 85 und 105 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) berechnet. Obwohl an diesem Punkt die Kurve den Bereich des steilsten Anstiegs bereits wieder verlassen hat, ist einerseits noch keine zu starke Beeinflussung durch eine Limitierung im Calvin Cyclus zu erwarten, andererseits ist auch eine Veränderung der Kurvencharakteristik durch die kontinuierliche Umstellung von Dunkelrespiration auf Photosynthese und Photorespiration nicht mehr vorhanden. Um eine Verwechslung der so errechneten Werte mit dem „Quantum Yield" zu vermeiden, wird der Quantenbedarf als mol Quanten pro mol fixiertes CO_2 ausgewiesen (BOLHÀR-NORDENKAMPF 1980).

Ergebnisse und Diskussion

a) Stomatäre Leitfähigkeit

Die stomatäre Leitfähigkeit (g_s) ist in allen Monaten mit wenigen Ausnahmen relativ nieder. Im Falle einer niederen stomatären Leitfähigkeit (maximal 100 $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) bleibt diese während des gesamten Meßvorganges nahezu unverändert, nur bei Auftreten eines relativ hohen gs-Wertes kann eine leichte Veränderung während des Meßvorganges beobachtet werden (Abb. 1–13 a).

Möglicherweise erklärt sich die geringe Änderung der g_s-Werte aus der extremen Starrheit der Spaltöffnungen von Koniferen, sodaß die relativ kurze Meßzeit nicht ausreicht, um eine Adaption der Spaltöffnungen auf geänderte Umweltbedingungen zu induzieren (vgl. LEVERENZ & JARVIS 1979). Auffälligerweise lassen diesbezüglich auch die neuausgetriebenen Nadeln des Nadeljahrganges 1988 keine wesentlichen Unterschiede zu den älteren Nadeln 1987 erkennen. Bedingt durch die generell niedrige Leitfähigkeit der Stomata liegen die Transpirationsraten zumeist unter 1,0 $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (Daten nicht graphisch dargestellt).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

b) Interne CO_2-Konzentration – C_i

Durch die niedrige stomatäre Leitfähigkeit verursacht, kommt es mit dem lichtinduzierten Steigen der Photosyntheserate zu einem Abfall der internen CO_2-Konzentration (C_i). Bei höherer stomatärer Leitfähigkeit sinkt C_i in deutlich geringerem Ausmaß. Die Verminderung der internen CO_2-Konzentration ist aber auch dann nur schwach ausgebildet, wenn die Photosynthesearten auf einem sehr niedrigen Niveau bleiben. Diese Berechnungen lassen die direkte Abhängigkeit der internen CO_2-Konzentration von der stomatären Leitfähigkeit und der photosynthetischen CO_2-Fixierungsrate erkennen, sodaß der lichtinduzierte Anstieg der Photosynthese bei sinkenden C_i-Werten erfolgt (Abb. 1–13b).

c) Photosynthetische CO_2-Fixierung

Die maximale Photosyntheserate – A_{max}

Die maximalen Photosyntheseraten liegen bei *Picea abies* zumeist unter 5,0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$. Bereits ab einer Lichtintensität von 400 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ kann eine starke Verflachung der Kurve beobachtet werden, sodaß eine Lichtintensität von 600 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ für die Lichtsaturierung der Photosynthese ausreicht. Die Werte für die halbe Maximalgeschwindigkeit der Fixierungsreaktion liegen mit einer Lichtintensität von ungefähr 140 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ entsprechend nieder.

Dennoch tritt auch mit weiterer Erhöhung der Lichtintensität eine leichte Steigerung der CO_2-Fixierungsraten auf (vgl. WILLSTÄTTER & STOLL 1918). Durch die verstärkte Lichtpenetration in die inneren Gewebeschich-

---

Abb. 1: Standort 1, 11. 5. 1988, Nadeljahrgang 1987: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.
Fig. 1: Site 1, 11. 5. 1988, needle set 1987: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

Abb. 2: Standort 2, 11. 5. 1988, Nadeljahrgang 1987: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.
Fig. 2: Site 2, 11. 5. 1988, needle set 1987: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

Abb. 3: Standort 3, 11. 5. 1988, Nadeljahrgang 1987: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.
Fig. 3: Site 3, 11. 5. 1988, needle set 1987: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

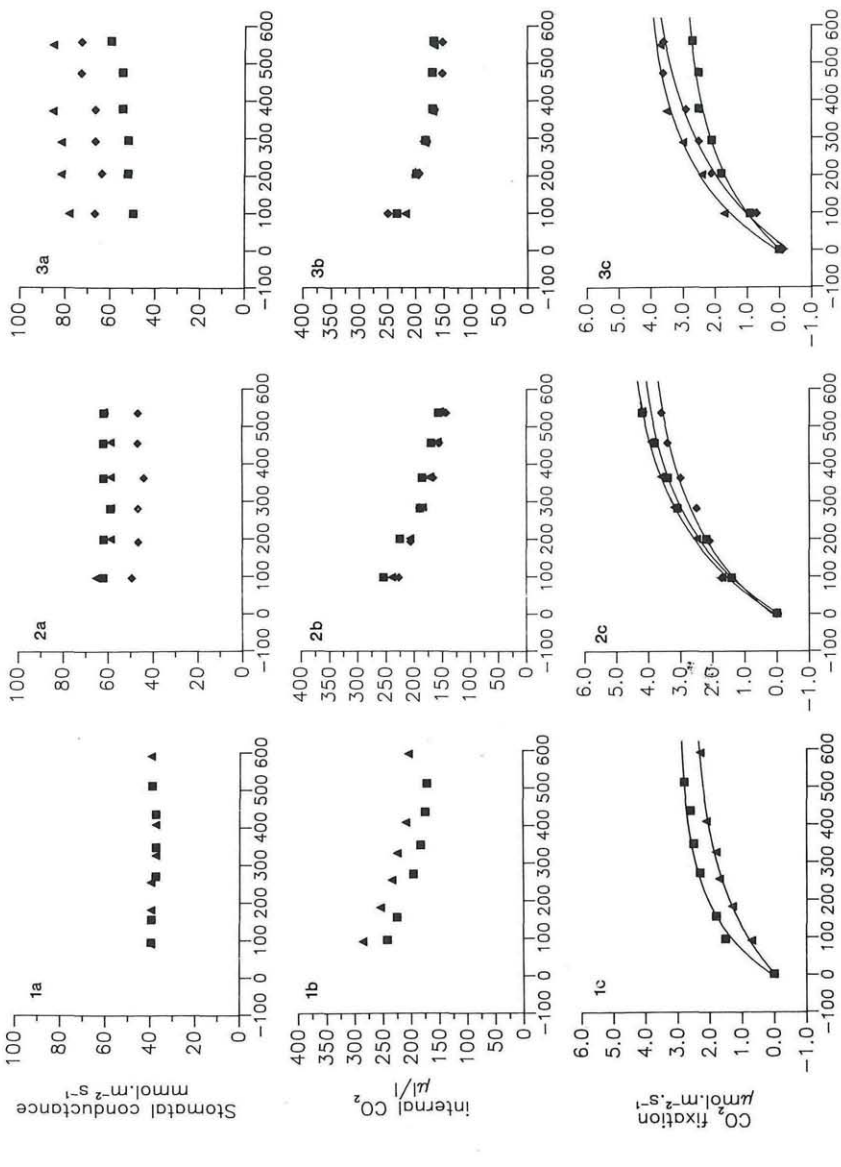

Abb. 1–3 / Figs. 1–3
Erklärung siehe vorige Seite.
Explanation see the foregoing page.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

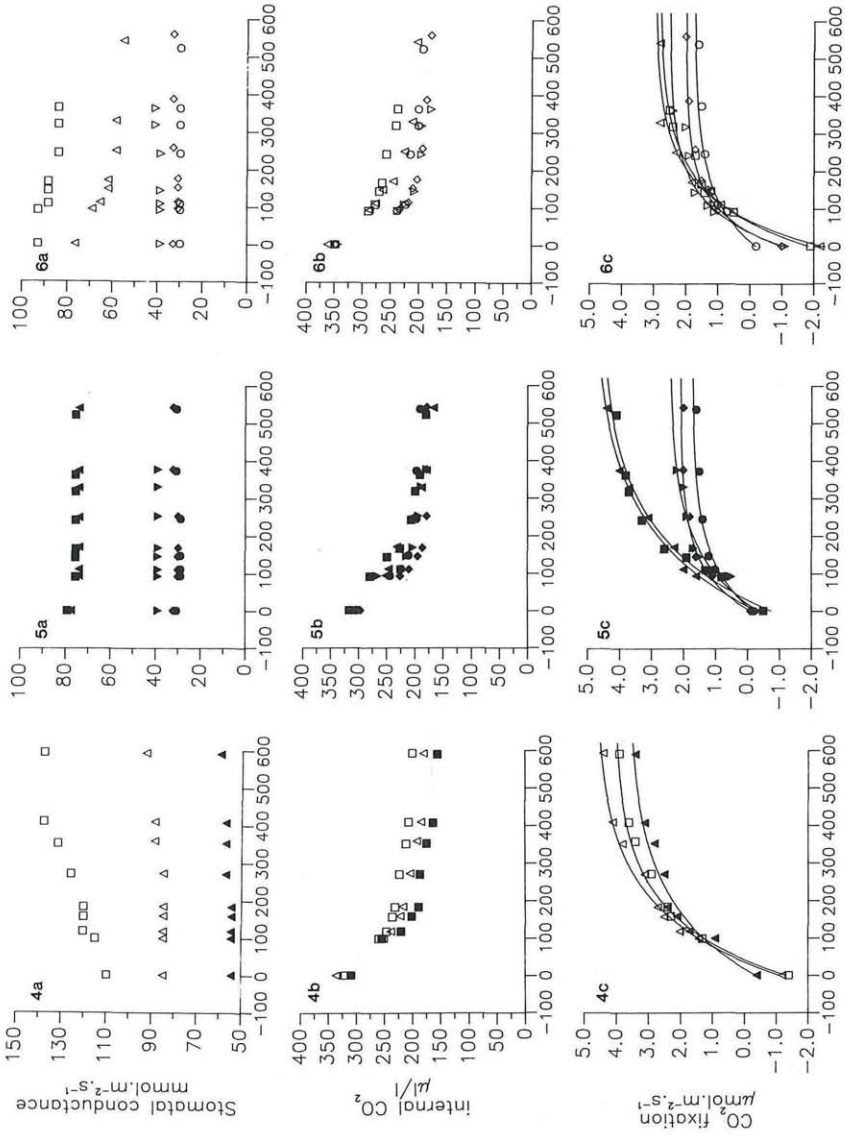

Abb. 4–6 / Figs. 4–6
Erklärung siehe folgende Seite.
Explanation see the following page.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ten nimmt das Lichtangebot im inneren Gewebe der optisch sehr dichten Nadeln zu. Es werden daher mehr Elektronentransportkettensysteme im Inneren des Nadelgewebes angeregt, wodurch die CO_2-Fixierungsrate erhöht wird. Zusätzlich ist es sehr wahrscheinlich, daß bei einer Erhöhung der Lichtintensität entsprechend der stärkeren Durchstrahlung von Chloroplasten, Elektronentransportketten, die sich im Inneren der dicht gepackten Granastapel befinden, angeregt werden können, wodurch sie zu einem schwachen, jedoch kontinuierlichen Anstieg der Photosyntheseraten mit hohen Lichtintensitäten beitragen (CRITCHLEY 1988). In den äußeren, dem vollen Licht exponierten Zellagen kann Starklicht zwar eine photoinhibitorische Senkung der photosynthetischen CO_2-Fixierung hervorrufen, da während einer Messung die Starklichtbestrahlung aber nur wenige Minuten dauert, tritt dieser Effekt kaum in Erscheinung und kann auch durch eine verstärkte CO_2-Fixierungsrate im Gewebeinneren überlagert werden.

Lichtnutzungskapazität und Quantenbedarf

Entsprechend den Ergebnissen aus der Bestimmung des Absorptionsgrades des Chlorophyllanteils wurde für die Berechnung der Lichtnutzungskapazität ein Quantum Yield von 0,045 und von 0,035 verwendet. Der Unterschied zwischen den Flächenanteilen der beiden Kurven beträgt konstant 1 bis 2%, sodaß diese Änderung im verwendeten Quantum Yield keine signifikanten Unterschiede der Werte der Lichtnutzungskapazität ergibt (siehe Tab. 1). Die Werte der Lichtnutzungskapazität korrespondieren zumeist mit den Angaben für den Quantenbedarf der CO_2-Fixierung. Ein

---

Abb. 4: Standort 1, 14. 6. 1988, Nadeljahrgang 1987 (geschlossene Symbole) und 1988 (offene Symbole): a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.

Fig. 4: Site 1, 14. 6. 1988, needle set 1987 (closed symbols) and 1988 (open symbols): a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

Abb. 5: Standort 2, 15. 6. 1988, Nadeljahrgang 1987: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.

Fig. 5: Site 2, 15. 6. 1988, needle set 1987: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

Abb. 6: Standort 2, 15. 6. 1988, Nadeljahrgang 1988: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.

Fig. 6: Site 2, 15. 6. 1988, needle set 1988: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Abweichen der beiden Werte voneinander ist prinzipiell möglich, wenn a) ein relativ steiler anfänglicher Anstieg von niedrigen maximalen Fixierungsraten gefolgt wird, oder wenn b) die Photosyntheseraten nach dem für den Anfangsanstieg verwendeten ersten Meßpunkt, also zwischen 100 und 600 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, relativ stärker ansteigen. In diesen beiden Fällen kann es dazu kommen, daß entweder bei einem niedrigen Quantenbedarf, der auf eine hohe Quantennutzung schließen läßt, der Wert der Lichtnutzungskapazität relativ nieder bleibt oder aber eine hohe Lichtnutzungskapazität mit einem relativ hohen Quantenbedarf gekoppelt ist.

Im April zeigen die Kurven der lichtabhängigen CO_2-Fixierung am Standort 1 einen schwachen Anstieg, der sich in einer relativ niedrigen Lichtnutzungskapazität und einem hohen Wert für den Quantenbedarf manifestiert (Tab. 1). Die Zweige des Standortes 2 weisen hingegen einen relativ niedrigen Quantenbedarf auf. Bedingt durch eine Linearisierung des Anstiegs der photosynthetischen Fixierungsraten über 100 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ bis zum Erreichen der A_{max} bei 3–5 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ bleibt die Lichtnutzungskapazität relativ nieder. Die Lichtkurven der CO_2-Fixierung an Zweigen des Standortes 3 zeigen einen hohen Quantenbedarf und eine geringe Lichtnutzungskapazität, wobei die zur Berechnung verwendeten Kurven aber zumeist ein zu niedriges Bestimmtheitsmaß aufwiesen $r_2 < 0{,}95$) (Tab. 1). Die Lufttemperatur am Standort 3 lag zum Zeitpunkt der Messung zwischen 13 und 15°C, und somit möglicherweise im leicht suboptimalen Temperaturbereich der Nettophotosynthese (ÖQUIST & MARTIN 1988).

Ab Mai liegen sowohl die Werte der Lichtnutzungskapazität als auch des Quantenbedarfs bei den gemessenen Zweigen aller drei Probebäume annähernd gleich, wobei aber auffälligerweise die Werte des Quantenbedarfs der Nadeln des Probebaumes 2 am niedrigsten sind (Tab. 1, Abb. 1–3).

Im Juni wurden von den Probebäumen 1 und 2 Zweige mit den beiden Nadeljahrgängen 1987 und dem neuausgetriebenen Nadeljahrgang 1988 gemessen. Verglichen mit den Nadeln des Jahrganges 1987 ist der Quantenbedarf des Nadeljahrganges 1988 deutlich niederer, obwohl die Lichtnutzungskapazität bei beiden Nadeljahrgängen ähnliche Werte aufweist. Der steile Anstieg der Kurve im ersten Meßpunkt mag durch eine höhere Kompensationsleistung der Photosynthese bedingt sein, da die Dunkelrespirationswerte des Nadeljahrganges 1988 gegenüber dem Nadeljahrgang 1987 deutlich erhöht sind (Abb. 4–6). Die höheren Atmungsraten sind ontogentisch bedingt und somit eine Folge der Ausdifferenzierung des neuausgetriebenen Nadeljahrganges, sodaß im August dieser Unterschied nicht mehr erfaßbar ist.

Da die Entwicklug des Neuaustriebes am Standort 3 um etwa einen Monat verzögert war, konnten die Zweigabschnitte 1987 und 1988 erst im Juli vermessen werden (Abb. 7) (vgl. LECHNER & BOLHÀR-NORDENKAMPF

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

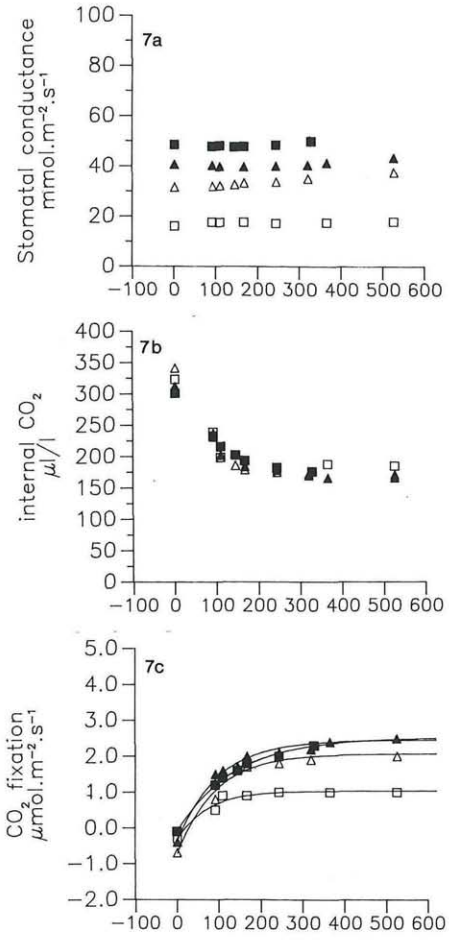

Abb. 7: Standort 3, 13. 7. 1988, Nadeljahrgang 1987 (geschlossene Symbole) und 1988 (offene Symbole): a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung. Symbole repräsentieren verschiedene Zweige.

Fig. 7: Site 3, 13. 7. 1988, needle set 1987 (closed symbols) and 1988 (open symbols): a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation. Symbols stand for different branches.

1989). Die beiden Nadeljahrgänge zeigten kaum Unterschiede in den Dunkelatmungsraten. Der Neuaustrieb 1988 war aber, verglichen mit dem Entwicklungsstadium der Probebäume 1 und 2 im Monat davor, schon wesentlich stärker ausdifferenziert.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

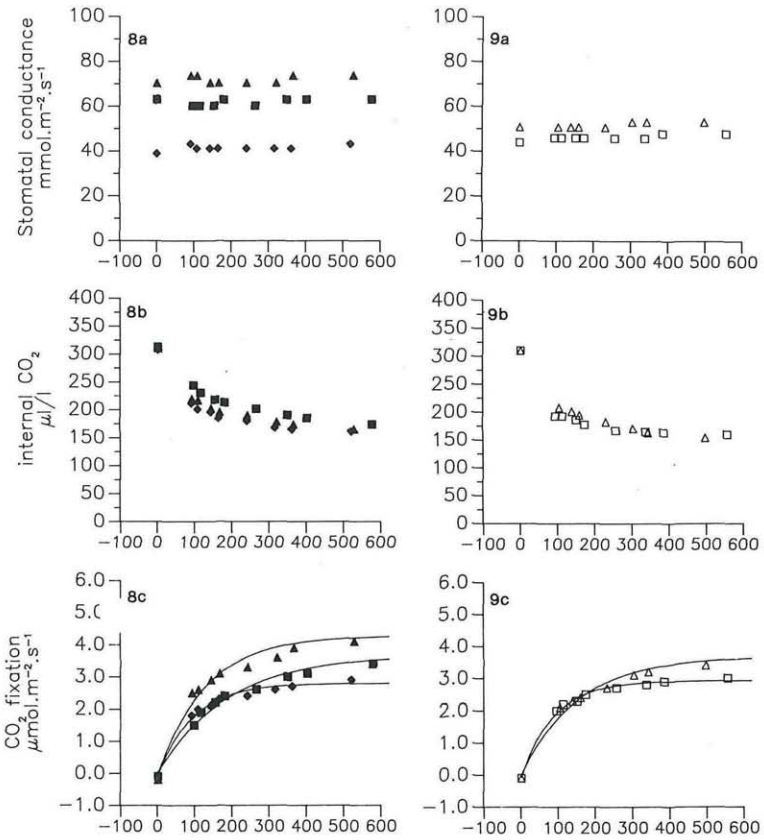

Abb. 8: Standort 2, 24. 8. 1988, Nadeljahrgang 1987: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.

Fig. 8: Site 2, 24. 8. 1988, needle set 1987: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

Abb. 9: Standort 2, 24. 8. 1988, Nadeljahrgang 1988: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.

Fig. 9: Site 2, 24. 8. 1988, needle set 1988: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

d) Vergleich der drei Probebäume

Im August wiesen die untersuchten Nadeln beider Jahrgänge der Probebäume 1 und 2 vergleichbar hohe Photosyntheseraten auf. Sowohl A_{max} als auch die Kenngrößen Quantenbedarf und Lichtnutzungskapazität liegen im selben Größenbereich (Tab. 1, Abb. 8, 9 und 12, 13). Demgegenüber weisen die Zweige des Baumes 3 eine niedrigere photosynthetische Kapazität auf, welche sich in einem erhöhten Quantenbedarf für die CO_2-Fixierung

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

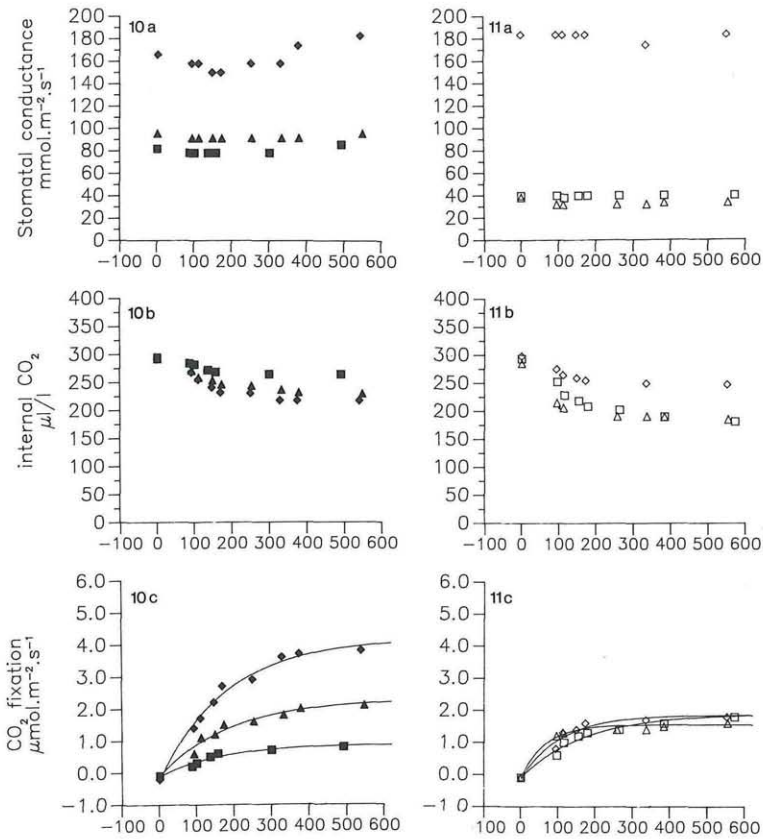

Abb. 10: Standort 3, 24. 8. 1988, Nadeljahrgang 1987: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.

Fig. 10: Site 3, 24. 8. 1988, needle set 1987: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

Abb. 11: Standort 3, 24. 8. 1988, Nadeljahrgang 1988: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.

Fig. 11: Site 3, 24. 8. 1988, needle set 1988: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

ausdrückt (Tab. 1, Abb. 10 und 11). Aber auch fast alle A_{max}-Werte liegen deutlich unter dem Niveau der Werte der beiden anderen Probebäume oder es wird die Lichtsaturierung schon bei niedrigeren Lichtintensitäten erreicht. Da die Ergebnisse aus den Fluoreszenzuntersuchungen zeigen, daß die photochemische Kapazität des Photosystems II bei allen drei Probebäu-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

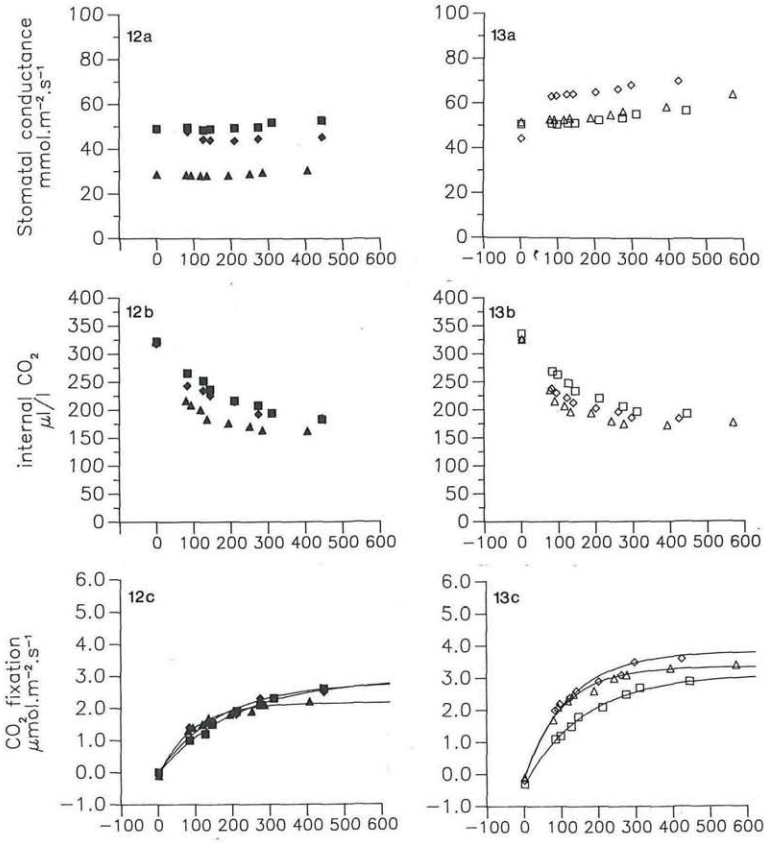

Abb. 12: Standort 1, 26. 8. 1988, Nadeljahrgang 1987: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.

Fig. 12: Site 1, 26. 8. 1988, needle set 1987: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

Abb. 13: Standort 1, 26. 8. 1988, Nadeljahrgang 1988: a) Stomatäre Leitfähigkeit, b) internes CO_2, c) lichtabhängige CO_2-Fixierung.

Fig. 13: Site 1, 26. 8. 1988, needle set 1988: a) stomatal conductance, b) internal CO_2, c) light response curve of CO_2 fixation.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1 / Table 1

Werte der Lichtnutzungskapazität für $\Phi = 0{,}045$ (a) und des Quantenbedarfes (b). In Klammern angegeben ist die Photonenflußdichte, für die der Anstieg der Kurve berechnet wurde. In *Kursivdruck* sind die auch in den Abbildungen verwendeten Werte angegeben. Die durch – gekennzeichneten Werte mit $r^2 < 0{,}95$ wurden nicht berücksichtigt.

„Nominal light utilisation capacity" for $\Phi = 0.045$ (a) and quantum requirement (b). Photon flux densities for calculation of the quantum requirement are given in brackets. Values which are also indicated in the figures are shown *in italics*. As – indicated values ($r^2 < 0.95$) were not used.

				a)	b)	
April						
21. 4.	14.00 h	St. 1	Njgg. 1987	61.49	–	(93)
				69.00	101	(93)
22. 4.	10.30 h	St. 2	Njgg. 1987	62.19	82	(93)
				54.84	119	(93)
				62.32	76	(93)
				54.40	84	(93)
22. 4.	14.40 h	St. 1	Njgg. 1987	60.19	–	(93)
				56.65	–	(93)
				60.29	227	(93)
				53.31	–	(93)
				55.69	313	(93)
22. 4.	17.20 h	St. 3	Njgg. 1987	39.86	–	(93)
				54.92	278	(93)
				56.88	–	(93)
				48.82	–	(93)
				33.67	–	(93)
Mai						
9. 5.	12.00 h	St. 1	Njgg. 1987	66.11	159	(91)
				62.62	133	(90)
				74.85	156	(90)
10. 5.	11.00 h	St. 2	Njgg. 1987	80.18	61	(92)
				75.50	79	(98)
				73.08	102	(97)
10. 5.	12.30 h	St. 3	Njgg. 1987	48.60	667	(83)
				65.64	151	(86)
				56.10	–	(85)
11. 5.	11.00 h	St. 1	Njgg. 1987	*79.50*	*103*	*(94)*
				70.87	*139*	*(90)*
	12.00 h	St. 2	Njgg. 1987	*73.52*	*82*	*(96)*
				74.02	*81*	*(96)*
				74.99	*99*	*(96)*
11. 5.	14.00 h	St. 3	Njgg. 1987	*72.08*	*119*	*(98)*
				75.80	*85*	*(97)*
				68.43	*91*	*(98)*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Juni					
14. 6.	10.00 h	St. 1	Njgg. 1987	*82.30*	*90 (99)*
				74.77	*80 (99)*
			Njgg. 1988	*75.35*	*55 (99)*
				75.10	*53 (99)*
14. 6.	14.15 h	St. 1	Njgg. 1987	28.14	435 (100)
				68.27	–
			Njgg. 1988	56.34	–
				–	–
14. 6.	18.30 h	St. 3	Njgg. 1987	66.11	108 (111)
				64.53	– (97)
15. 6.	8.00 h	St. 3	Njgg. 1987	76.99	110 (103)
				70.50	116 (97)
15. 6.	10.50 h	St. 2	Njgg. 1987	*73.49*	*59 (91)*
				74.90	*65 (93)*
				84.88	*115 (92)*
				77.05	*100 (92)*
				79.80	*139 (93)*
			Njgg. 1988	*73.01*	*56 (91)*
				73.52	*51 (93)*
				81.50	*87 (95)*
				80.53	*70 (91)*
				86.08	*109 (91)*
Juli					
13. 7.	8.50 h	St. 3	Njgg. 1987	*81.47*	*101 (91)*
				85.69	*88 (91)*
			Njgg. 1988	*86.22*	*189 (91)*
				83.59	*88 (91)*
13. 7.	14.40 h	St. 3	Njgg. 1987	72.88	110 (93)
				88.12	141 (91)
			Njgg. 1988	87.17	333 (91)
				81.55	139 (91)
August					
23. 8.	14.30 h	St. 1	Njgg. 1987	81.54	81 (92)
				87.00	76 (90)
				86.19	105 (90)
			Njgg. 1988	83.26	59 (89)
				88.19	71 (91)
				91.80	80 (100)
24. 8.	8.30 h	St. 3	Njgg. 1987	*77.85*	*68 (93)*
				74.35	*130 (94)*
				72.94	*294 (95)*
			Njgg. 1988	*84.27*	*130 (94)*
				91.16	*169 (95)*
				75.85	*149 (97)*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

24. 8.	10.30 h	St. 2	Njgg. 1987	*78.21*	*85 (97)*
				86.04	*61 (92)*
				88.79	*86 (91)*
			Njgg. 1988	*90.18*	*85 (95)*
				82.30	*82 (104)*
24. 8.	14.30 h	St. 2	Njgg. 1987	85.00	56 (96)
				88.23	100 (96)
			Njgg. 1988	92.28	69 (94)
24. 8.	16.50 h	St. 3	Njgg. 1987	59.25	– (99)
				73.01	102 (96)
			Njgg. 1988	79.17	125 (96)
				85.75	127 (94)
26. 8.	10.50 h	St. 1	Njgg. 1987	*75.31*	*118 (105)*
				88.08	*111 (92)*
				79.21	*106 (96)*
			Njgg. 1988	*77.77*	*86 (97)*
				75.31	*118 (105)*
				86.14	*67 (94)*
26. 8.	16.30 h	St. 1	Njgg. 1987	79.77	98 (98)
				80.83	– (96)
				86.26	125 (99)
			Njgg. 1988	82.64	74 (97)
				58.70	333 (92)
				69.52	270 (94)

men zu diesem Zeitpunkt im Optimalbereich liegt (siehe LECHNER & BOLHÀR-NORDENKAMPF 1989), kann angenommen werden, daß die primäre Limitierung der photosynthetischen Kapazität in diesem Fall durch die Limitierung der enzymatischen Aktivität im Calvin Cyclus bedingt ist. Der Probebaum 3 weist gegenüber den beiden anderen Probebäumen das höchste Alter mit 144 Jahren auf und ist als kernfaul zu bezeichnen (GLATTES & al. 1989). Zusätzlich könnte auch die Höhenlage des Baumes mit 1520 m sowohl über die hohe natürliche Streßbelastung als auch durch den Einfluß von Ozon (vgl. SMIDT 1989) dieses Phänomen bedingen.

In allen Monaten wurden zusätzlich zu den beschriebenen Morgenmessungen auch Photosynthesemessungen im Laufe des Tages durchgeführt. Dabei zeigte sich, wie mittels der Fluoreszenzuntersuchungen bereits ermittelt, ein Absinken der photosynthetischen Kapazität bedingt durch eine mehrstündige Exposition der Zweige im vollen Sonnenlicht (vgl. Tab. 1; Daten nicht graphisch dargestellt). Als erstes Resultat dieser Starklichteinwirkung wird ein geringerer Anstieg der Kurve im ersten Meßpunkt festgestellt, woraus höhere Werte des Quantenbedarfes resultieren. Dieses Phänomen ist im klassischen Sinn als „Photoinhibition" zu beschreiben (POWLES 1984). Danach kommt es zu einem Absinken der Photosyntheseraten und zu einem

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Absinken der stomatären Leitfähigkeit. In diesem Falle kommt es zusätzlich auch zu einer stomatären Limitierung der photosynthetischen Kapazität. Die Photosyntheseleistung kann dadurch soweit verringert werden, daß auch bei einer Lichtapplikation von 600 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ der Lichtkompensationspunkt nicht mehr erreicht wird und somit keine Netto-CO_2-Aufnahme erfolgt. In diesem Fall ist eine Anstiegsberechnung oder die Berechnung der Lichtnutzungskapazität unmöglich. Diese Ergebnisse weisen darauf hin, daß auch mittels CO_2-Messungen unter bestimmten Bedingungen diurnale Schwankungen der photosynthetischen Kapazität meßbar werden, daß jedoch für die Dateninterpretation diurnal variierende klimatische Faktoren, insbesondere der Faktor Lichtintensität, berücksichtigt werden müssen.

e) Relevanz der Messung der CO_2-Fixierung für die forstliche Praxis

Die Untersuchung der photosynthetischen Kapazität mittels Gasstoffwechselmessungen ist eine relativ zeitaufwendige Methode. Da die Messung der aktuellen Photosyntheserate unter natürlichen Lichtbedingungen *per se* kaum eine Aussage über die photosynthetische Kapazität liefert, ist zumindest die Erfassung der Lichtabhängigkeit der Photosynthese eine Mindestanforderung. Diese Methode ist zwar unter Verwendung eine tragbaren CO_2-Porometers vom eigentlichen Meßvorgang her betrachtet nicht zeitaufwendig (max. 40 min pro Messung), der methodische Aufwand der Meßvorbereitung und die nachfolgende Datengewinnung und Dateninterpretation bedarf aber einer äußerst gründlichen Auseinandersetzung mit der Theorie der Meßtechnik und des CO_2-Gasstoffwechsels. Nach entsprechenden Testserien und bei höheren Meßkapazitäten liefert diese Methode sicherlich wertvolle Information, insbesondere zur Abschätzung der aktuellen Produktivität. Ein Vergleich der gewonnenen Ergebnisse mit den Resultaten der Chlorophyllfluoreszenzuntersuchungen zeigt auch, daß eine Verminderung der photosynthetischen Kapazität, die bedingt ist durch eine Störung der enzymatischen Aktivität im Calvin Cyclus nur mit Hilfe von CO_2-Messungen detektierbar ist, solange diese Limitierung nicht auf eine Limitierung der Kapazität der Elektronentransportkette zurückgeführt werden muß (vgl. ÖQUIST & MALMBERG 1989). Eine Limitierung der photosynthetischen Kapazität aufgrund einer Verminderung der Kapazität der Elektronentransportkette ist aber sowohl mittels Chlorophyllfluoreszenzuntersuchungen als auch mittels Gasstoffwechselmessungen erfaßbar, da ein geringes Angebot an Assimilationskraft im Calvin Cyclus zu einer Verringerung der CO_2-Fixierung führen muß (vgl. LECHNER & BOLHÀR-NORDENKAMPF 1989).

CO_2-Messungen dieser Art liefern daher auch in Verbindung mit anderen Untersuchungsmethoden im Rahmen von Fallstudien zur Problematik des Waldsterbens einen äußerst wichtigen Beitrag, durch den höheren methodischen Aufwand wird die Messung der lichtabhängigen CO_2-Fixie-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

rung an Koniferen von der forstlichen Praxis als „screening"-Methode aber nur bedingt genützt werden können.

Danksagung

Herrn Dr. W. POSTL sei für die Programmierung der Berechung der Photosynthesedaten und für exzellente technische Betreuung gedankt. Herrn A. SEIDL gilt unser Dank für die Anfertigung der Programme für die Oberflächenberechnung der Nadeln und für die Berechnung des Quantenbedarfs und der Lichtnutzungskapazität. Für hervorragende technische Assistenz sei Herrn Dr. T. HRUSCHKA und Mag. T. JAKL an dieser Stelle gedankt.

Die Arbeit wurde aus den Mitteln des Bundesministeriums für Wissenschaft und Forschung gefördert.

Literatur

BOLHÀR-NORDENKAMPF H. R. 1980. Änderungen im Wirkungsgrad der Photosynthese als Basis erhöhter Produktivität. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. 93: 425–439.

– , – & GRÜNWEIS L. 1987. Determination of the total chloropyll distribution pattern in living leaves. – Photosyn. Res. 12: 13–23.

CLELAND R. E. 1988. Molecular events of photoinhibitory inactivation in the reaction centre of photosystem II. In: EVANS J. R., CAEMMERER S. & ADAMS III W. W. (eds.), Ecology of photosynthesis in sun and shade, pp. 135–151. – CSIRO, Australia.

CRITCHLEY C. 1988. The molecular mechanism of photoinhibition – facts and fiction. – In: EVANS J. R., CAEMMERER S. & Adams III W. W. (eds.), Ecology of photosynthesis in sun and shade, pp. 27–42. – CSIRO, Australia.

DEMMIG B. & BJÖRKMAN O. 1987. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77 K) and photon yield of O_2 evolution in leaves of higher plants. – Planta 171: 171–184.

EDWARDS G. & WALKER D. A. 1983. C_3, C_4: mechanisms, and cellular and environmental regulation, of photosynthesis. – Blackwell Scientific Publ, Oxford.

GLATTES F., BOLHÀR-NORDENKAMPF H. R., GABLER K., LEITNER J., MAJER CH., PLATTNER J. & ZWERGER P. 1989. Die Biotope der Probebäume im Höhenprofil „Zillertal". – Phyton (Austria) 29 (3, Sonderband Zillertal): (15)–(37).

IDLE D. B. & PROCTOR C. W. 1983. An integrating sphere leaf chamber. – Plant Cell Environ. 6: 437–439.

JARVIS P. G. & SANDFORD A. P. 1986. Temperate forests. In: BAKER N. R. & LONG S. P. (eds.), Photosynthesis in contrasting environments, pp. 199–236. – Elsevier, Amsterdam.

LECHNER E. G. & BOLHÀR-NORDENKAMPF H. R. 1989. Saisonale und streßbedingte Modifikation der photosynthetischen Kapazität von Fichten (*Picea abies* [L.] KARST.) im Höhenprofil „Zillertal": A) Induktionscharakteristika der Chloropyllfluoreszenz. – Phyton (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal"): (187)–(206).

LEVERENZ J. W. & JARVIS P. G. 1979. Photosynthesis in Sitka spruce. VIII. The effects of light flux density and direction on the rate of net photosynthesis and the stomatal conductance of needles. – Journ. Appl. Ecol. 16: 919–932.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

– , – 1987. Chlorophyll content and the light responce curve of shade-adapted conifer needles. – Physiol. Plant. 71: 20–29.

– , – & Öquist G. 1987. Quantum yields of photosynthesis at temperatures between −2 °C and 35 °C in a cold-tolerant C_3 plant *(Pinus sylvestris)* during the course of a year. – Plant Cell Environ. 10: 287–295.

– , – 1988. The effects of illumination sequence, CO_2 concentration, temperature and acclimation on the convexity of the photosynthetic light response curve. – Physiol. Plant. 74: 332–341.

Öquist G. & Malmberg G. 1989. Light and temperature dependent inhibition of photosynthesis in frost-hardened and unhardened seedlings of pine. – Photosyn. Res. 20: 261–277.

– & Martin B. 1986. Cold climates. – In: Baker N. R. & Long S. P. (eds.), Photosynthesis in contrasting environments, pp. 237–293. – Elsevier, Amsterdam.

Powles S. B. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 35: 15–44.

Smidt S. 1989. Luftschadstoffmessungen am Höhenprofil „Zillertal". – Phyton (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal"): (69)–(83).

Walker D. A., McAuly J. & Rowell J. 1988: Further improvements of automated measurement of rate as a function of photon flux density. – In: Annual Report of the Research Institute for Photosynthesis, University of Sheffield, pp. 12–14.

Willstätter R. & Stoll A. 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. – Springer, Berlin.

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): Bolhàr-Nordenkampf Harald Romuald, Lechner Elisabeth G.

Artikel/Article: Saisonale und streßbedingte Modifikationen der photosynthetischen Kapazität von Flechten im Höhenprofil "Zillertal". B. Lichtabhängige CO2-Fixierung. 207-227