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

Phyton (Austria)	**Vol. 29**	Fasc. 3 Sonderband „Zillertal"	(233)–(253)	21. 11. 1989

Standortabhängigkeit der Lipiddynamik von Fichtennadeln

Von

Leopold PUCHINGER und Herbert STACHELBERGER *)

Mit 8 Abbildungen

Eingelangt am 26. Mai 1989

Key words: forest decline, spruce needles, stress factors, immissions, lipid composition, seasonal changes, *Picea abies*.

Summary

PUCHINGER L. & STACHELBERGER H. 1989. Site-dependent seasonal changes of the lipid composition in spruce needles. – Phyton (Austria) 29 (3, Special issue "Zillertal"): (233)–(253), 8 figures. – German with English summary.

The main goal of our investigations was the evaluation of chemical analysis of lipid patterns as a possible tool for the assessment of the effects of environmental stress factors on spruce needles (*Picea abies* [L.] KARST.). In order to fulfil this purpose the dynamics of lipid composition within the needles of the shoots of the years 1987, 1986 and 1985 of three selected spruce trees was observed over a period of one year. The sites of the trees differed in altitude and other environmental conditions. It has to be noted, that with respect to anthropogenic stress factors the Zillertal area is considered to be affected only to a minor extent.

The dynamics of the amounts of total fatty acids, short chain and long chain saturated fatty acids as well as unsaturated fatty acids and lipid classes in general is very similar for the trees of site 1 and 3. The samples of the needles of site 2 exhibit less pronounced changes of total fatty acids as well as of individual fatty acid classes.

In most cases an inverse relationship is found between short chain saturated fatty acids and unsaturated fatty acids. The data from the sites 1 and 3 in January and August 1988 may serve as a good example.

In contrary to the opinion of other authors the steps of pre-hardening and deep hardening with respect to lipid substances should lie close together chronologically.

---

*) Dipl.-Ing. Dr. Leopold PUCHINGER und Univ.-Prof. Dipl.-Ing. Dr. Herbert STACHELBERGER, Institut für Angewandte Botanik, Technische Mikroskopie und Organische Rohstofflehre der Technischen Universität Wien, Getreidemarkt 9, A-1060 Wien, Österreich.

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

Within the group of unsaturated fatty acids high amounts of oleic acid are correlated with low amounts of linolenic acid and vice versa. The oleic acid contents of needles are strongly increasing before the beginning of the frost period in January as well as before shooting.

According to literature there should be a constant ratio between phospholipids and galactolipids over the growing season. That could not be confirmed by our findings. In February 1988 more or less equal amounts of phospholipids, galactolipids and neutral lipids were found. In April for the time present the amounts of phospholipids and galactolipids are strongly diminished. From this time on the amount of neutral lipids is decreasing continuously in favour of the amount of polar lipids, which are needed for the extension of membraneous systems. Immediately after shooting in June neutral lipids show minimal values which are also found in January.

In the course of the growing season the amounts of total phospholipids and galactolipids show distinct variations whereas the pattern of their individual components remains unaltered. Within the neutral lipids the portions of short and long chain fatty acids as well as of unsaturated fatty acids are more or less constant. Lauric acid and myristic acid contents are highest within the latter fraction. High amounts of sterol esters generally found in areas with high degrees of immissions were not found in any sample of Zillertal under investigation.

Changes in the composition of the lipoid substances are restricted mainly to needles of the shoots from 1987. Alterations in the lipid pattern of the needles of the trees of site 1, 2 and 3 are based for the most part on a dominant seasonal temperature course. Some remarkable features in the distribution of lipids could be explained to the influence of other existing stress components. Thus, the tree of site 3 suffers from wet wood rot, while the sites 1 and 2 are loaded with slight anthropogenic stress.

From our findings the conclusions can be drawn that the lipid pattern within spruce needles is specifically altered due to varying environmental influence and its assessment by chemical analysis offers great advantages in order to recognize forest damage as early as possible. For further investigations sampling could be confined to the months February and March or August and September. Lipid patterns in these two periods of time are differing from one another but as such remain constant.

Zusammenfassung

PUCHINGER L. & STACHELBERGER H. 1989. Standortabhängigkeit der Lipiddynamik von Fichtennadeln. – Phyton (Austria) 29 (3, Sonderband „Zillertal"): (233)–(253), 8 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Zentrales Ziel war die Bewertung der Bestimmung des Lipidmusters als chemische Untersuchungsmethode bezüglich seiner Aussagekraft zur Erkennung von Streßbelastungen in Fichtennadeln.

Zu diesem Zweck wurde über den Zeitraum eines Jahres das Lipidmuster in den Nadeln dreier Fichten (*Picea abies* [L.] KARST., Nadeljahrgänge 1987, 1986 und 1985) im Höhenprofil Zillertal aufgenommen. Die Standorte unterschieden sich in ihrer Höhenlage, in den Standortfaktoren sowie in dem auf sie einwirkenden Streßmuster. Hinsichtlich der anthropogenen Streßkomponente gilt das Zillertal als eher gering belastet.

Der jahresdynamische Verlauf der Fettsäuren in Summe, der kürzer- und längerkettigen gesättigten sowie ungesättigten Fettsäuren und der Lipidklassen ist

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

an den Standorten 1 und 3 sehr ähnlich. Anders bei den Nadeln der Fichte auf Standort 2, wo über die gesamte Beobachtungsperiode wesentlich geringere Unterschiede derselben Stoffwechselgrößen gegeben sind.

Häufig besteht eine inverse Beziehung von kürzerkettigen und ungesättigten Fettsäuren, wie beispielsweise in den Monaten Jänner und August bei den Probebäumen 1 und 3.

Entgegen der Meinung anderer Autoren scheinen für die Lipide Vorhärtungs- und Tiefenhärtungsschritt zur Ausbildung der Frostresistenz zeitlich wesentlich näher zusammenzuliegen.

Innerhalb der Gruppe der ungesättigten Fettsäuren korrelieren hohe Ölsäure- mit niedrigen Linolensäuremengen und vice versa. Im Jänner unmittelbar vor Beginn der winterlichen Kälteperiode und kurz vor dem Neuaustrieb der Nadeln im April sind die Ölsäuregehalte stark erhöht.

Laut Literatur liegt über das ganze Jahr ein konstantes Phospho-/Glykolipidverhältnis vor. Das konnte durch unsere Untersuchungen nicht bestätigt werden. Vielmehr wurden im Feber 1988 etwa gleiche Mengen an Phospho-, Glyko- und Neutrallipiden gefunden. Im April geht der Phospho- und Glykolipidanteil zunächst stark zurück. Der Neutrallipidanteil verringert sich von diesem Zeitpunkt an ständig zugunsten der für das Wachstum der Membransysteme benötigten polaren Lipide und erreicht unmittelbar nach dem Neuaustrieb im Juni einen Tiefpunkt vergleichbar mit jenem vom Jänner.

Phospho- und Glykolipide sind im Jahresverlauf durch eindeutige Mengenänderungen gekennzeichnet, während das Muster ihrer Fettsäureuntergruppen annähernd unverändert bleibt. Hingegen ändert sich bei den Neutrallipiden der Prozentanteil der kürzer- und längerkettigen sowie ungesättigten Fettsäuren über das Jahr kaum, wobei diese Fraktion den höchsten Laurin- und Myristensäureanteil aufweist.

Die in stark immissionsbelasteten Gebieten vorkommenden hohen Mengen an Sterolestern konnten in den Nadelproben aus dem Zillertal nicht gefunden werden.

Änderungen in der Zusammensetzung der lipoiden Substanzen zeigen sich fast ausschließlich beim Nadeljahrgang 1987.

Unterschiedliche Lipidmuster in den Nadeln der Probebäume 1, 2 und 3 haben größtenteils ihre Ursache im jahreszeitlichen Temperaturverlauf. Bestimmte Besonderheiten in der Lipidzusammensetzung der Nadeln sind möglicherweise mit dem Einwirken anderer Streßkomponenten erklärbar. So leidet Probebaum 3 an Rotfäule, während die Fichten der Standorte 1 und 2 geringfügig anthropogen belastet sind.

Für weitere Untersuchungen ist es wichtig, mit den Monaten Feber oder März beziehungsweise August oder September Probenwerbungszeitpunkte zu kennen, die zwar recht unterschiedliche, aber stabile Lipidmuster garantieren.

Das Lipidmuster, insbesondere die Bestimmung des Fettsäuremusters der Gesamtnadel zu zwei definierten Zeitpunkten im Jahr, bringt somit Wirkungen von natürlichem Streß sowie Immissionsbelastungen auf Fichtennadeln zum Vorschein und stellt daher eine erfolgversprechende Alternative in der Früherkennung krankheitsbedingter baumphysiologischer Veränderungen dar.

1. Einleitung

Neben biotischen Verursachern, wie tierischen Schädlingen, Pilzen oder Bakterien und abiotischen Schadkomponenten, wie Trockenheit, Kälte

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

und waldbaulichen Maßnahmen, zeichnen vor allem die Luftschadstoffe für Art und Ausmaß der Schäden verantwortlich (ELSTNER & OSSWALD 1984, MOHR 1984, 1986). Experimentelle Ergebnisse, vorwiegend aus ultrastrukturellen und biochemischen Studien lassen vermuten, daß die ungesättigten Fettsäuren der Membranlipide primärer Angriffsort von Luftschadstoffen sind (GUDERIAN 1985). Dabei reagieren sie mit olefinischen Doppelbindungen unter Bildung reaktiver Folgeprodukte, wie Fettsäureperoxiden, Aldehyden oder Ketonen (GUDERIAN 1985).

Aus dem Verteilungsmuster der Lipidklassen, Sättigungsgrad und Länge der Acylketten sowie Protein- und Sterolgehalt ergibt sich eine für jede Membran genau festgelegte Fluidität und Permeabilität, deren Änderung zu tiefgründigen funktionalen Auswirkungen in biologischen Systemen führt (BRENNER 1984). So stellen chemische Zusammensetzung und physikalischer Zustand der umgebenden Lipidphase eine Art Grenzflächenregulation der Membranproteine einschließlich der Photosyntheseenzyme dar. Eine vermehrte Membranpermeabilität ist verbunden mit gesteigertem Wasser- und Ionenverlust sowie einer teilweisen Auflösung der zellulären Kompartimentierung (GUDERIAN 1985). Während Sterole in den Thylakoidmembranen kaum in Erscheinung treten, zeichnet sich die Plasmamembran durch einen hohen Sterolgehalt aus (FORD & BARBER 1983). Die inverse Beziehung von Sättigungsgrad der Fettsäuren und Sterolgehalt garantiert die richtige Fluidität von Membranen (EMMELOT & HOEFEN 1975). Die allgemeine Aufgabe der Sterole besteht in der Verdichtung (condensing effect) und Stärkung der Membranen, ohne diese zu verflüssigen (DEENEN 1972, BRENNER 1984). Den Acylsterolen wird die Funktion eines Speichers oder Stoffwechselpools zugeschrieben, hingegen vermutet man bei den Sterolglykosiden ihre Aufgabe als Carrier-Verbindungen bei der Glucoseoxidation. Das Vorkommen beider beschränkt sich auf die Mikrosomenfraktion und den Tonoplasten.

Nur wenige wissenschaftliche Arbeiten beschreiben Abweichungen vom bekannten Lipidmuster der Fichtennadeln unter Einfluß von Schadfaktoren (PUCHINGER & STACHELBERGER 1988). Untersuchungen mehrerer Nadeljahrgänge der Kronenzustandsklassen 0–3 ergaben bei geschädigten und älteren Nadeln eine starke Verminderung ihres Gesamtfettsäuregehalts sowie geringere Linol- und Linolen- zugunsten erhöhter Laurin- und Myristinsäuremengen. PUCHINGER & STACHELBERGER 1988 weisen auf ein vermehrtes Vorkommen von Acylsterolen in der Neutrallipidfraktion von Extrakten geschädigter Fichtennadeln hin.

Mit dem jahreszeitlichen Verlauf der Lipide in den Blattorganen der Fichte beschäftigen sich SENSER & BECK 1977, 1982a, b, c, 1984, ÖQUIST 1982, 1985. Der Zustand der Frostresistenz wird durch einen hohen Gehalt der Nadelblätter an Zellmembran-Lipiden mit einem hohen Anteil ungesättigter Fettsäuren charakterisiert. Steigerungen der Membranelastizität und Mebranvermehrungen, teils auf dem Weg von Organellenneubildungen oder

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

in Form von Einstülpungen der Chloroplastenhülle sind wesentliche Faktoren im Frosthärteprozeß, um extrem niedrige Temperaturen zu überstehen. Dabei soll zunächst in einem kurztagabhängigen Vorhärtungsschritt der Gehalt der Mebranlipide steigen. Länger einwirkende tiefe Temperaturen haben den vermehrten Einbau ungesättigter Fettsäuren in den Membranen zur Folge. Nach Abschluß dieser Tiefenhärtungsphase ist die Entstehung membrantoxischer Konstituenten oder lytischer Enzyme aus labileren Kompartimenten ausgeschlossen. Reduzierte Photosyntheseleistung der Chloroplasten sowie verminderte Aktivität anderer Stoffwechselreaktionen sind der Preis für die Aufrechterhaltung der wesentlichen Membranfunktionen bei niedrigen Umgebungstemperaturen, eine Folge der Adaption der Membranlipide in Richtung niedrigerer Schmelzpunkte. Im Phospholipid-/Glykolipidverhältnis fielen mit Ausnahme des erhöhten Phospholipidanteils der Chloroplasten-Hüllenfraktion während des Frosthärteprozesses kaum Veränderungen auf. Die Galaktolipide stellen bei weitem die dominierende Lipidfraktion dar. In allen Lipidklassen dominieren Palmitin-, Linol- und Linolensäure. Vor allem bei den Galaktolipiden ist im Winter ein enormer Anstieg der Linolensäure, begleitet von einer relativ geringen Zunahme der Palmitin- und einer Abnahme der Linolsäure festzustellen.

Aus den vorangehenden Ausführungen geht hervor, daß bereits wertvolle, einschlägige Literatur zum gegenständlichen Problemkreis vorhanden ist. Allerdings wurde in keiner Arbeit versucht, die jahreszeitlichen Besonderheiten im Lipidmuster ganz bestimmten natürlichen und anthropogenen Streßfaktoren zuzuschreiben. Aufgrund seines gut mit ökologischen Daten dokumentierten Angebots an Streßmustern schien das Zillertal dafür besonders geeignet, wenngleich auch in diesem eher weniger immissionsbelasteten Gebiet mit einer klaren Aussage über die Wirkung anthropogener Stressoren auf das Lipidmuster nicht zu rechnen war. Die Beeinflußbarkeit des Lipidmusters in Fichtennadeln durch genau bekannte Streßbelastungen soll an drei Fichten in verschiedenen Höhenlagen geprüft werden. Neben standortbedingten Unterschieden im Streßausmaß ist auch die Abhängigkeit der Lipidzusammensetzung vom Nadelalter Gegenstand der Untersuchung.

2. Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial

Das Nadelmaterial (*Picea abies* [L.] KARST.) wurde in einem kaum immissionsbelasteten Gebiet, dem Tiroler Zillertal, im Raum Hippach geerntet. Zusätzlich zur Erhebung der Auswirkungen bestimmter Streßmuster auf die Lipidzusammensetzung der Fichtennadeln sollte mit den Probebäumen auf Standort 1 (700 m), Standort 2 (1000 m) sowie Standort 3 (1485 m) der Einfluß der Höhenlage auf die genannte chemische Substanzgruppe untersucht werden. Die Nadelproben wurden zu folgenden Terminen geworben: 26. 1. 1988, 23. 2. 1988, 15. 3. 1988, 21. 4. 1988, 11. 5. 1988, 16. 6. 1988 und 23. 8. 1988. Jeder Fichte werden zu den genannten Probenwerbungs-

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

terminen Zweige von einem nach makroskopischen Gesichtspunkten für den jeweiligen Probenbaum repräsentativ aussehenden Ast (ungefähr 5 m über dem Boden) entnommen. Die abgeschnittenen Zweige entstammen vier verschiedenen Astbereichen. Lichtmikroskopisch-histochemische Prüfungen der drei Probebäume haben drastische Unterschiede ihrer Nadeln aus dem oberen und unteren Kronenbereich erkennen lassen. Bei eventuell vergleichenden Betrachtungen ähnlicher Untersuchungen aus den oberen Baumabschnitten ist somit eine mögliche Veränderung des Lipidmusters von Fichtennadeln in Abhängigkeit von der Probeentnahmehöhe unbedingt in Erwägung zu ziehen.

Unmittelbar nach ihrer Ernte wurden die abgeschnittenen Zweige in Plastikbeutel abgepackt und in Kühlboxen an ihren Bestimmungsort gebracht. Von den Trieben wurden die Nadeljahrgänge 1987, 1986 und 1985 abgeschnitten und diese bis zu ihrer Verwendung im tiefgekühlten Zustand bei −20 °C aufbewahrt.

Zur Bestimmung der Nadeltrockenmasse werden 2 g frische Nadeln eingesetzt und ungefähr eine Woche bei 60 °C bis zu ihrer Gewichtskonstanz getrocknet.

Zu sämtlichen Sammelterminen steigt die Trockensubstanz in den Nadeln der drei Probebäume mit zunehmendem Nadelalter. Während starke Trockensubstanzzuwächse im April zunächst bei den Nadeln der Probebäume auf Standort 1 und 2 festzustellen sind, erreichen die Nadeln des Probebaumes auf Standort 3 erst im Mai gleich hohe Gehalte. Der minimale Trockensubstanzanteil der Nadeln aller Probebäume im Jänner wird auf Standort 1 bereits im Juni, auf den Standorten 2 und 3 erst im August erreicht.

Aus Gründen der einfacheren Berechnung bei gleicher Aussagekraft der ermittelten Werte wurde die Gewichtsbeziehung der bei ähnlichen Gehaltsangaben häufig verwendeten Moldarstellung vorgezogen.

2.2 Chemische Methoden

2.2.1 Extraktion der Lipide aus Fichtennadeln:

Der Lipidextrakt wird von der Gesamtnadel etwas modifiziert nach einer von CHRISTIE 1982 veröffentlichten Methode gewonnen (PUCHINGER & STACHELBERGER 1989 a).

Die tiefgekühlten Nadeln werden zunächst in gekühltem Methanol (−20 °C) mit Hilfe eines Ultra-Turrax zerkleinert. Danach wird dem Gemisch Cloroform (−20 °C) zugesetzt und die Homogenisation des Nadelmaterials fortgesetzt. Nach Trennung der Nadelrückstände vom Überstand durch Zentrifugation wird dieser dekantiert sowie der Rückstand erneut mit Chloroform-Methanol (2:1; −20 °C) mittels Ultra-Turrax homogenisiert. Durch nochmalige Zentrifugation erhält man eine weitere Extraktionslösung. Zuletzt werden die Rückstände nacheinander in Cloroform sowie in Methanol gewaschen. Sämtliche Überstände werden durch kräftiges Schütteln über Natriumsulfat entwässert, über ein Faltenfilter filtriert und in einem Meßkolben bis zur Eichmarke aufgefüllt.

2.2.2 Fraktionierung der Lipidklassen:

Die Trennung in Phospho-, Glyko- und Neutrallipide beruht auf einem neuentwickelten dünnschichtchromatographischen Zweistufenverfahren (PUCHINGER & STACHELBERGER 1989 a). Dagegen wurde infolge der teilweise überlappenden Auftrennung von Phospho- und Glykolipiden auf den Einsatz zeitsparender säulenchromatographischer Methoden verzichtet.

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

Ein aliquoter Teil des wie oben beschrieben hergestellten Nadelextrakts wird mittels eines Camag Linomat III-Auftragegerätes auf eine HPTLC-Kieselgel-Fertigplatte gesprüht. Die Beladung der Platte erfolgt unter leichtem Darüberblasen von Stickstoff strichförmig. Die Lipide werden zunächst mit dem Laufmittel Chloroform–Methanol–Wasser (65+25+4) und im Anschluß daran mit dem Fließmittel Chloroform–Methanol–Essigsäure (80+25+1) chromatographiert. Die Zonen der Phospho-, Glyko- und Neutrallipide werden markiert, mit einer Rasierklinge vorsichtig abgekratzt und das Schichtmaterial in kleinen Glasfläschchen gesammelt. Die auf dem Kieselgel anhaftenden Lipide der Einzelfraktionen werden durch Ultraschalleinwirkung in Chloroform–Methanol (2:1) gelöst.

2.2.3 Bestimmung des Fettsäuremusters der Gesamtlipide sowie der Lipidklassen (PUCHINGER & STACHELBERGER 1988):

Die Extrakte der Gesamtnadel sowie die Einzelfraktionen der Phospho-, Glyko- und Neutrallipide werden zunächst mit 1N methanolischer Kaliauge verseift. In weiterer Folge wird das Hydrolysegemisch mit 85%iger ortho-Phosphorsäure angesäuert und dreimal mit n-Hexan ausgeschüttelt. Die vereinigten mit Natriumsulfat entwässerten Hexanphasen werden mittels Rotationsverdampfung zur Trockene gebracht, der Rückstand mit den freien Fettsäuren in Petroläther gelöst und mit Bortrifluoridätherat derivatisiert. Aus den nun in Petroläther vorliegenden Methylestern werden in einem zusätzlichen Schritt mit Hilfe von Wasser die Derivatisierungsmittel entfernt, bevor die Extrakte kapillargaschromatographisch aufgetrennt werden.

2.2.4 Mengennachweis der Sterolester aus der Neutrallipidfraktion (PUCHINGER & STACHELBERGER 1989b).

Von der mittels Dünnschichtchromatographie gewonnenen Neutrallipidfraktion werden unter Darüberblasen von Stickstoff die Lösungsmittel verdampft. Der verbleibende Rückstand wird in einem Gemisch aus Pyridin–Hexamethyldisilazan–Trimethylchlorsilan (5:2:1, v/v) aufgenommen und schließlich unter hermetischem Verschluß bei 60 °C derivatisiert. Das aufkonzentrierte Mehrkomponentengemisch wird auf einer DB5-Kapillarsäule unter anderem in Sterole und Sterolester getrennt.

3. Ergebnisse und deren Dikussion

3. 1 Besonderheiten des Lipidmusters in Abhängigkeit von Standort, Jahreszeit sowie Nadelalter

Aus Abb. 1 geht ein Anstieg des Fettsäuregehalts in den Nadeln des Probebaumes 1, im verstärkten Maß aber bei Probebaum 3 mit steigendem Nadelalter hervor. Für die Nadeln der Fichte auf Standort 2 trifft dies nur für die Monate Jänner und Mai zu. Weiters fällt bei allen Probebäumen auf, daß die Tiefstwerte des Jänners im gesamten Untersuchungszeitraum nicht mehr erreicht werden. Die Zunahme des Lipidgehalts der Nadeln während der Vegetationsperiode ist höchstwahrscheinlich mit ununterbrochenen Mebranvermehrungen infolge ständigen Wachstums erklärbar.

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

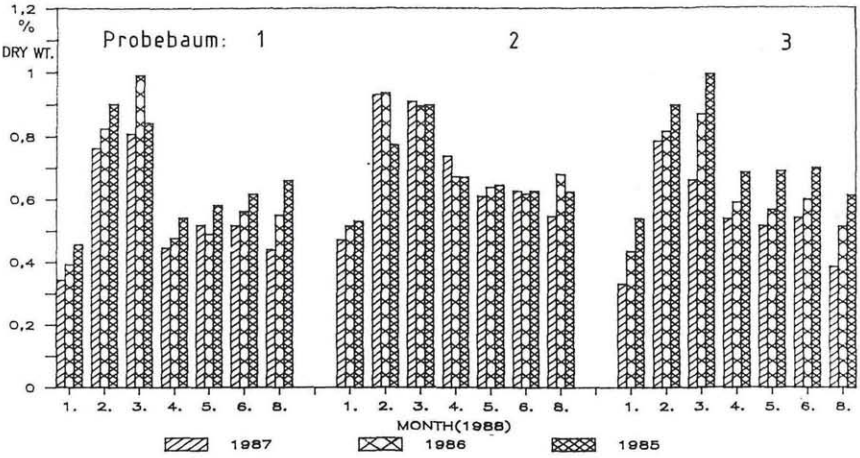


Abb. 1. Standortabhängigkeit der Lipiddynamik von Fichtennadeln – Gesamtfettsäuren in Prozent Trockensubstanz. Nadeljahrgang 1987 bis 1985 (Probebäume 1, 2, 3).

Figure 1. Site-dependent seasonal changes of the lipid composition – Total fatty acid contents in percent dry matter. Needles of the shoots of 1987 down to 1985. Trees of sites No. 1, 2, 3.

Alle drei Fichten weisen maximale, ungefähr gleich hohe Gesamtfettsäuregehalte im Feber und März auf (Abb. 1). Ihr Verhalten ab April ist allerdings sehr verschieden. So ist für den besonders starken Rückgang des Fettsäuregehalts der Nadeln des Probebaumes 1 im April im Gegensatz zu den noch immer leicht erhöhten Werten des Probebaumes 3 wahrscheinlich der klimatische Einfluß von wesentlicher Bedeutung, der sich in einer verzögerten Verminderung der Frosthärte an der höher gelegenen Fichte äußert. Dieselbe Stoffwechselgröße weist in den Blattorganen der Fichte auf Standort 2 häufig leicht erhöhte Werte und keine signifikante Abhängigkeit vom Nadelalter auf.

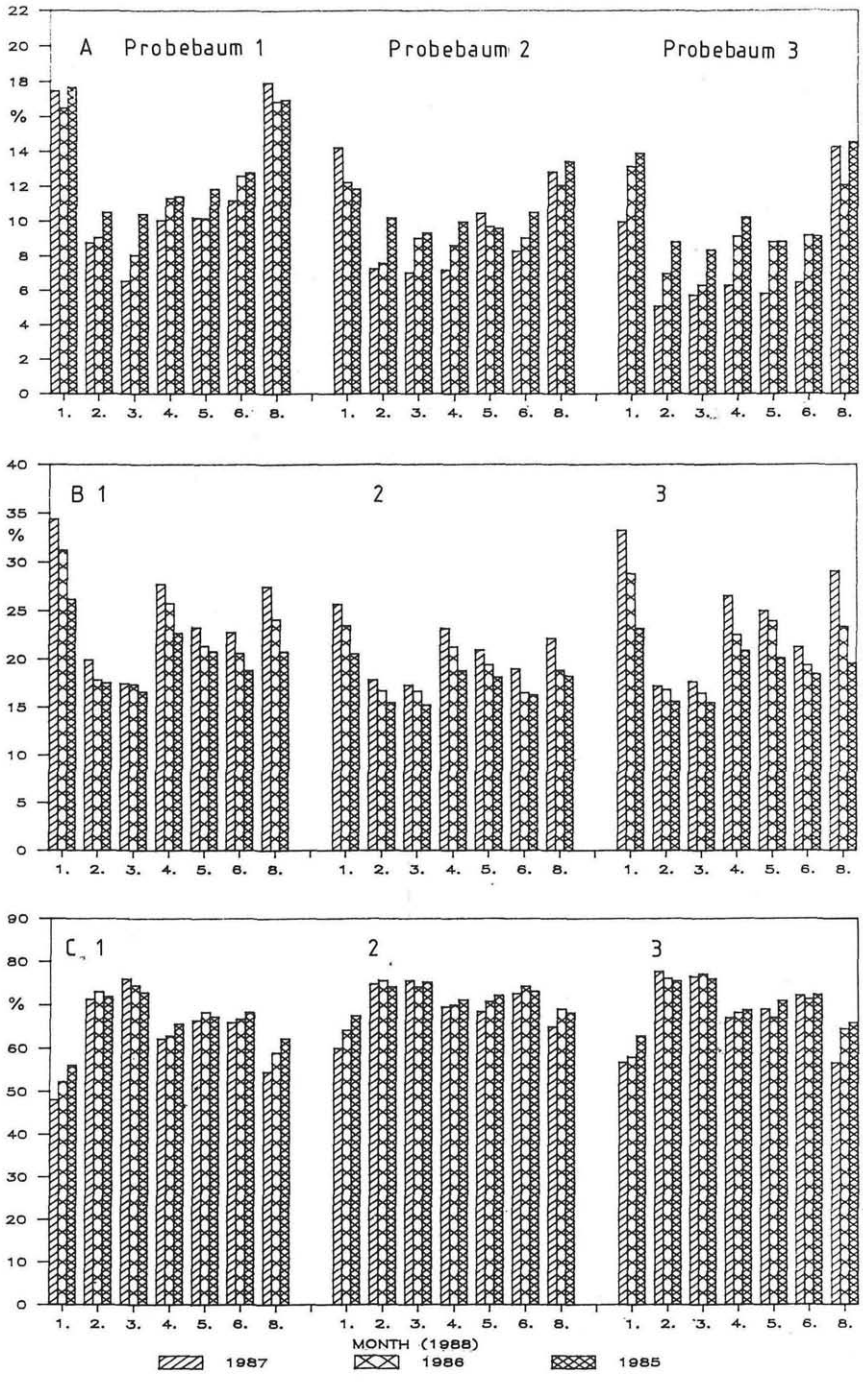
Der hohe Gehalt der Gesamtfettsäuren im Feber und März in allen Nadelproben resultiert aus einem sehr starken Mengenzuwachs der ungesättigten Fettsäuren und eher geringen Zunahmen der länger- und kürzer-

---

Abb. 2. Standortabhängigkeit der Lipiddynamik von Fichtennadeln – Prozentuales Verteilungsmuster (g%) von Laurin- und Myristensäure (A), Palmitin-, Stearin- und Arachinsäure (B) sowie Öl-, Linol- und Linolensäure (C). Nadeljahrgang 1987 bis 1985 (Probebäume 1, 2, 3).

Figure 2. Site-dependent seasonal changes of the lipid composition – Percentual distribution (g%) of lauric- and myristic acid (A), palmitic-, strearic- and arachidic acid (B), and oleic-, linoleic- and linolenic acid (C). Needles of the shoots of 1987 down to 1985. Trees of sites No. 1, 2, 3

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



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

kettigen gesättigten Fettsäuren. Der in beiden Wintermonaten nur geringfügig erhöhte Prozentgehalt der über die gesamte Meßperiode beinahe unverändert bleibenden ungesättigten Fettsäuren (Abb. 2C) wird durch einen verringerten Anteil der länger- und kürzerkettigen gesättigten Fettsäuren (Abb. 2A, 2B) kompensiert. Die nach SENSER & BECK 1982 a, b existente Vorhärtungsphase mit kontinuierlichen Mengenzuwächsen bei den Lipiden von Frühherbst bis Winter sowie im Anschluß daran die Ausbildung der Tiefenhärte durch verstärkte Bildung von Linolensäure nach länger anhaltenden niedrigen Temperaturen können aufgrund dieser Untersuchungen nicht bestätigt werden. Vielmehr fällt eine drastische Erhöhung der Gesamtfettsäuren in den Monaten Feber und März mit dem Beginn der winterlichen Kälteperiode zusammen. Ebenso lassen die in den Nadeln der drei Probebäume im Jänner gemessenen Jahrestiefstwerte der Gesamtfettsäuren vermuten, daß die beiden Schritte zur Ausbildung der Frosthärte wesentlich näher beisammenliegen.

Bekanntlich erhöhen neben den ungesättigten auch die kürzerkettigen gesättigten Fettsäuren die Fluidität von Membranen (BRENNER 1984). Es könnte angenommen werden, daß der Organismus zur Bewältigung der gleichen Aufgabe verschiedene Fettsäurespezies vorsieht, um eine optimale Membranfunktion sicherzustellen. So werden im Jänner die in den Nadeln auf Standort 1 im Vergleich zu Standort 3 hohen prozentualen Anteile der kürzerkettigen Fettsäuren (Abb. 2A) durch verringerte Anteile ungesättigter Fettsäuren ausgeglichen (Abb. 2C). Stark reduziert sind die kürzerkettigen Fettsäuren des Jahrgangs 1987 des Probebaumes 3.

Tabelle 1 / Table 1

Prozentualer Anteil (g%) der ungesättigten Fettsäuren Öl-, Linol- und Linolensäure am Verteilungsmuster der analysierten Fettsäuren der Gesamtnadel – Nadeljahrgang 1987 von Probebaum 1.

Values of individual unsaturated fatty acids within the percentual distribution pattern (g%) of all species of fatty acids analyzed – Needles of the shoots of 1987. Site No. 1.

Probenwerbung Sampling	Ölsäure Oleic acid	Linolsäure Linoleic acid	Linolensäure Linolenic acid
26. 1. 1988	15,16	10,79	12,24
23. 2. 1988	11,39	10,08	39,92
15. 3. 1988	11,62	9,64	43,88
21. 4. 1988	16,55	11,19	22,82
11. 5. 1988	10,60	11,37	34,30
16. 6. 1988	9,07	13,32	33,01
23. 8. 1988	7,73	13,18	26,36

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

Der Anteil der ungesättigten Fettsäuren am prozentualen Verteilungsmuster ändert sich zwar an allen Standorten im Verlauf des Meßzeitraumes kaum, allerdings ziehen innerhalb dieser Gruppe wechselnde Ölsäuregehalte die Aufmerksamkeit auf sich und betonen so den hohen Stellenwert dieser Fettsäure vor allem als Ausgangsverbindung für die Bildung der Linol- und Linolensäure (KINDL & WÖBER 1975; Tab. 1).

Maximalanteile der Ölsäure im Jänner und April, in den Nadeln des Probebaumes 3 auch noch im Mai sowie Tiefstwerte im August verhalten sich invers zu den Linolensäuregehalten. Die Ergebnisse zeigen recht deutlich, daß vor dem Einsetzen tiefer Temperaturen die Pflanze innerhalb der Gruppe der ungesättigten Fettsäuren vermehrt Ölsäure bildet. Infolge des wesentlich geringeren Platzbedarfs der Ölsäure in der Lipidschicht (BRENNER 1984) im Vergleich zur Linol- und Linolensäure werden voraussichtlich die Aktivitäten der membrangebundenen Enzymsysteme kaum beeinträchtigt, sodaß weiterhin gute Photosyntheseleistungen erbracht werden können. Dennoch ist bei eventuell überraschenden Kälteeinbrüchen durch Mobilisierung seiner Desaturasesysteme das Überleben des Pflanzenorgans gewährleistet. Der Zustand der maximalen Frosthärte im Feber und März ist mit einer merklichen Verminderung des Ölsäureanteils bei den ungesättigten Fettsäuren verbunden. Unmittelbar nach der Kälteperiode steigt im April der Ölsäuregehalt sehr stark, während der Linolensäuregehalt sinkt. Die signifikant anwachsenden Linolensäuregehalte in den Nadeln der Probebäume 1 und 2 im Mai und des Probebaumes 3 aufgrund der klimatischen Gegebenheiten im Juni haben mit hoher Warscheinlichkeit ihre Ursache im kurz bevorstehenden Neuaustrieb. Die Fichte am Standort 2 zeigt bezüglich dieser Verschiebungen innerhalb der ungesättigten Fettsäuren geringere Wirkungen.

Ein von SENSER & BECK 1982b über die gesamte Jahresperiode als konstant angegebenes Phospho-/Glykolipidverhältnis kann durch unsere Untersuchungen nicht bestätigt werden. Vom Jänner zum Feber verzeichnet jede Lipidklasse signifikante Zuwächse und sie liegen dann in etwa gleichem Verhältnis zueinander vor (Abb. 3). Im März folgt ein markanter Anstieg der Galaktolipide auf Kosten der Phospholipide. Dies könnte eine Folge der Anpassung an extrem niedrige Temperaturen durch vermehrten Einbau von Glykolipiden in die Chloroplastenmembranen sein. Im April fällt zunächst der Anteil der polaren Lipide stark ab, nimmt aber dann bis Juni möglicherweise wegen des kontinuierlichen Wachstums der Membransysteme stetig unter gleichzeitiger Verminderung des Neutrallipidanteils zu. Der Rückgang des Neutrallipidanteils des Nadeljahrgangs 1987 auf Jännerniveau nach dem Neuaustrieb im Juni könnte den für dieses Geschehen bereitgestellten Reservelipiden zugeschrieben werden.

Das prozentuale Verteilungsmuster der drei Fettsäuregruppen ist bei den Phospo- und Glykolipiden im Beobachtungszeitraum annähernd gleichen Schwankungen unterworfen (Abb. 4A, 4B). Zu jedem Zeitpunkt über-

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

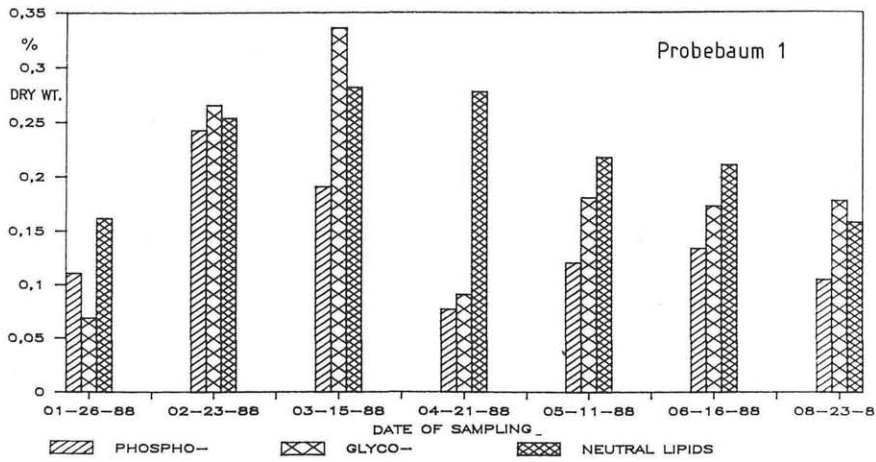


Abb. 3. Dynamik des Gehalts an Phospho-, Glyko- und Neutrallipiden (Prozent Trockensubstanz) – Nadeljahrgang 1987 auf Standort 1 (Probebaum 1, Nadeln von Trieben des Jahres 1987).

Figure 3. Seasonal fluctuations in the contents of the phospho-, glyco- and neutral lipids (percent dry matter) – Needles of the shoots of 1987. Site No. 1, needles from the shoots from 1987).

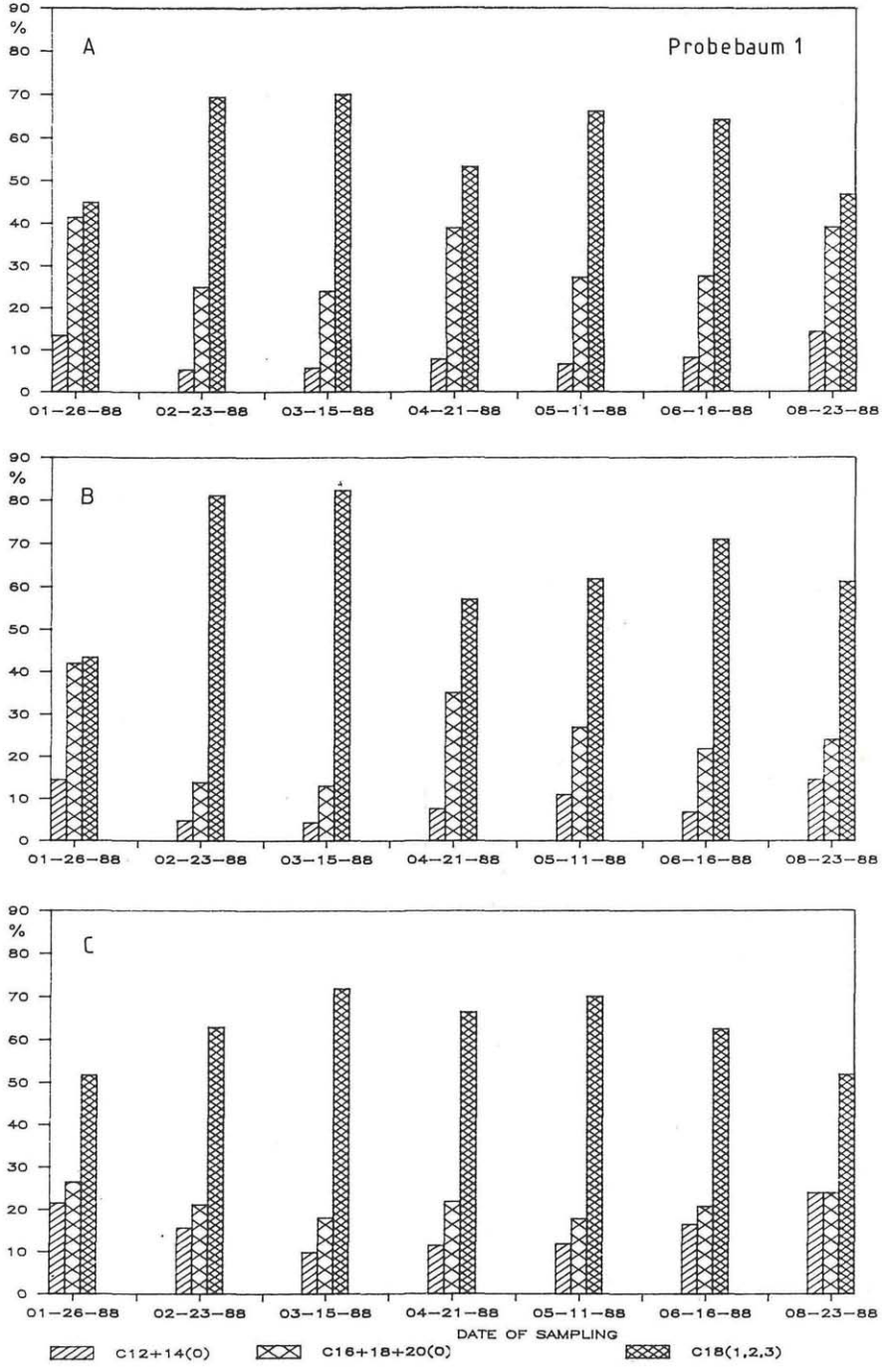
wiegen die ungesättigten Fettsäuren, gefolgt nach abnehmenden Prozentanteilen von den länger- und kürzerkettigen gesättigten Fettsäuren. Im Feber und März ist der Anteil der ungesättigten Fettsäuren in den Phospholipiden im Vergleich zu den Glykolipiden geringer, dafür aber sind die Anteile ihrer längerkettigen gesättigten Verbindungen größer. Im August weisen beide polaren Lipidgruppen gleiche Werte hinsichtlich ihrer kürzerkettigen gesättigten Fettsäuren auf; dagegen liegen zu diesem Zeitpunkt bei den Phospolipiden etwa gleiche Mengen an längerkettigen gesättigten sowie ungesättigten Fettsäuren vor, während bei den Galaktolipiden dieses Verhältnis stark zugunsten der ungesättigten Fettsäuren verschoben ist. Die kürzer- und längerkettigen gesättigten Fettsäuren der polaren Lipide weisen maximale Prozentanteile im Jänner und August sowie Tiefstwerte im

---

Abb. 4. Dynamik des prozentualen Verteilungsmusters (g%) der kürzer- und längerkettigen gesättigten sowie ungesättigten Fettsäuren in den Phospholipiden (A), Glykolipiden (B) und Neutrallipiden (C) – Nadeljahrgang 1987 auf Standort 1 (Probebaum 1). C12+14(0) . . . Laurin- und Myristinsäure, C16+18+20(0) . . . Palmitin-, Stearin- und Arachinsäure, C18(1, 2, 3) . . . Öl-, Linol- und Linolensäure.

Figure 4. Seasonal fluctuations in the percentual distribution (g%) of short and long chain saturated fatty acids in phospholipids (A), glycolipids (B), and neutral lipids (C) – Needles of the shoots of 1987. Site No. 1. C12+14(0) . . . Lauric- and Myristic acid, C16+18+20(0) . . . Palmitic-, Stearic- and Arachidic acid, C18(1, 2, 3) . . . Oleic-, Linoleic- and Linolenic acid.

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



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

Feber und März auf. Gewissermaßen gegensätzlich verlaufen die Anteile der ungesättigten Fettsäuren. Hingegen ändert sich bei den Neutrallipiden das Verteilungsmuster der drei Fettsäuregruppen nicht merklich (Abb. 4C). Die Prozentgehalte der ungesättigten Fettsäuren bei den Neutrallipiden decken sich im wesentlichen mit den bei den Phospholipiden bestimmten Anteilen.

Tabelle 2 / Table 2

Prozentualer Anteil (g%) der kürzerkettigen Fettsäuren Laurin- und Myristinsäure am Verteilungsmuster der analysierten Fettsäuren von Phospho-, Glyko- und Neutrallipiden – Nadeljahrgang 1987 von Probebaum 1.
C12:0 . . . Laurinsäure C14:0 . . . Myristinsäure
Values of the short chain fatty acids lauric- (C12:0) and myristic acid (C14:0) within the percentual distribution pattern (g%) of the analyzed fatty acids of phospho-, glyco- and neutral lipids – Needles of the shoots of 1987. Site No. 1.

Probenwerbung Sampling	Phospholipide		Glykolipide		Neutrallipide	
	C12:0	C14:0	C12:0	C14:0	C12:0	C14:0
26. 1. 1988	3,60	9,91	4,35	10,14	6,17	15,43
23. 2. 1988	2,06	3,29	1,88	3,01	6,30	9,45
15. 3. 1988	1,57	4,19	1,49	2,98	3,19	6,74
21. 4. 1988	2,60	5,19	2,20	5,49	3,60	7,91
11. 5. 1988	2,48	4,13	3,31	7,73	4,59	7,34
16. 6. 1988	2,99	5,22	2,31	4,62	5,69	10,90
23. 8. 1988	2,86	11,43	3,37	11,24	7,59	16,46

Tabelle 3 / Table 3

Prozentualer Anteil (g%) der ungesättigten Fettsäuren Öl- und Linolensäure am Verteilungsmuster der analysierten Fettsäuren von Phospho-, Glyko- und Neutrallipiden – Nadeljahrgang 1987 von Probebaum 1.
C18:1 . . . Ölsäure C18:3 . . . Linolensäure
Values of the unsaturated fatty acids oleic- (C18:1) and linolenic acid (C18:3) within the percentual distribution pattern (g%) of the analyzed fatty acids of phospho-, glyco- and neutral lipids – Needles of the shoots of 1987. Site No. 1.

Datum der Prob.-W.	Phospholipide		Glykolipide		Neutrallipide	
	C18:1	C18:3	C18:1	C18:3	C18:1	C18:3
26. 1. 1988	17,12	9,01	14,49	15,94	13,58	13,58
23. 2. 1988	12,76	37,86	6,77	64,66	14,96	16,14
15. 3. 1988	12,04	35,60	6,55	66,07	17,38	23,05
21. 4. 1988	18,18	20,78	16,48	32,97	16,19	20,14
11. 5. 1988	21,49	29,75	6,63	43,65	7,80	28,90
16. 6. 1988	12,69	26,87	8,09	49,13	7,58	23,70
23. 8. 1988	10,48	18,10	6,18	35,96	7,59	20,89

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

Der niedrige Prozentanteil an längerkettigen gesättigten Fettsäuren im Vergleich zu den polaren Lipiden wird durch höhere Gehalte kürzerkettiger Fettsäuren kompensiert. Maximalwerte der kürzerkettigen Fettsäuren im Jänner und August sind in allen Klassen vor allem einem verstärkten Myristinsäurezuwachs zuzuschreiben (Tab. 2).

Die bei der Betrachtung der Gesamtlipide ausführlich dargestellte inverse Beziehung in den Gehalten von Öl- und Linolensäure läßt sich nun klassenspezifisch zuordnen (Tab. 3). Im Öl- und Linolensäureanteil der Neutrallipide kommt es von Jänner bis April zu kaum beachtenswerten Änderungen. Jedoch sind für die polaren Lipide eine Verminderung der Ölsäurewerte im Feber und März sowie ein drastischer Anstieg des Linolensäureanteils, sogar in verstärkter Form bei den Glykolipiden charakteristisch. Ab Mai bis zum Ende der Beobachtungsperiode ist der Ölsäureanteil der Neutrallipidfraktion stark vermindert, was durch einen Linolensäureanstieg ausgeglichen wird. Der Prozentanteil der Ölsäure in den Phospholipiden sinkt ab Juni, jener in den Glykolipiden ab Mai deutlich. Auffallend sind nochmals erhöhte Linolensäureanteile im Mai und Juni in allen Lipidklassen, insbesondere jedoch bei den Glykolipiden. Somit können die bei der Bestimmung des Fettsäuremusters der Gesamtnadel beobachteten Phänomene hinsichtlich wechselnder Ölsäuregehalte hauptsächlich auf Vorgänge innerhalb der Gruppe der polaren Lipide zurückgeführt werden.

Eine ausgeprägte genetische Abhängigkeit des Lipidmusters ist aufgrund der Ergebnisse aus dieser Untersuchung zufolge der sehr ähnlichen Lipidzusammensetzung der Nadeln jeder untersuchten Fichte nicht sehr wahrscheinlich. Vielmehr wirkt der Klimafaktor Temperatur stark auf den jahresdynamischen Verlauf der Lipide. Für die Bestimmung immissionsbedingter Schäden an Nadeln mittels dieser Methode ist die Kenntnis des optimalen Probenwerbungszeitpunktes sowie das Ausmaß der Auswirkung natürlicher Standortfaktoren auf das Lipidmuster von eminenter Bedeutung. Im März und August liegt in den Nadeln des Probebaumes 1 ein relativ stabiles Lipidmuster vor, das sich bezüglich der Verteilung der Lipidklassen sowie deren Fettsäuregruppen beträchtlich unterscheidet. Abb. 5 soll den Phospho-, Glyko- und Neutrallipidanteil zu diesen beiden Zeitpunkten in Abhängigkeit vom Standort darstellen. Zu diesen beiden Zeitpunkten wurde der Phospo-, Glyko- und Neutrallipidanteil in den Blattorganen aller Probebäume bestimmt; hingegen wurden die Veränderungen innerhalb der Lipidklassen während des gesamten Beobachtungszeitraumes nur in den Nadeln des Probebaumes 1 näher untersucht. Im März zeigen alle Nadelproben in den Absolutmengen von Phospho-, Glyko- und Neutrallipiden kaum auffallende Unterschiede (Abb. 5). Etwa gleich hohe Mengen an Glyko- und Neutrallipiden liegen deutlich über dem Gehalt der Phospholipide. Auch im August ist in allen Nadelproben die prozentuale Verteilung der Lipidklassen annähernd gleich, jedoch wächst im Vergleich zum März der Phospho- und Neutrallipid- auf Kosten des Glykolipidanteils. In den Nadeln auf

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

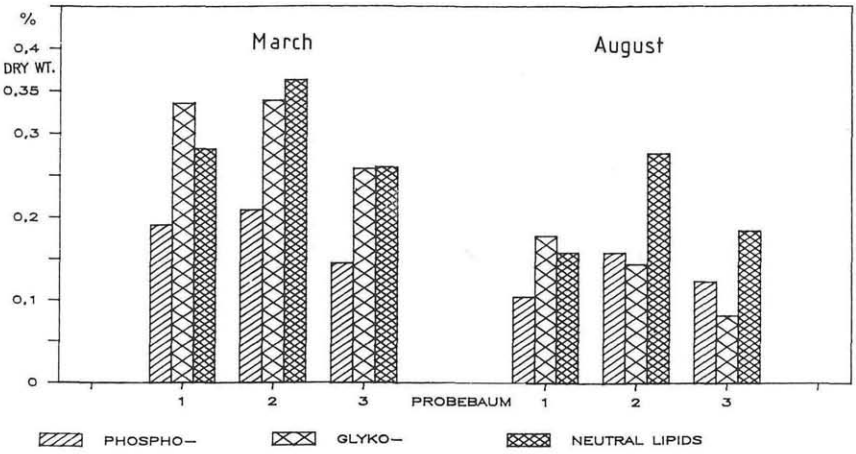


Abb. 5. Standortabhängigkeit des Gehalts von Phospho-, Glyko- und Neutrallipiden (Prozent Trockensubstanz) im März und August – Nadeljahrgang 1987 der Probebäume 1, 2 und 3.

Figure 5. Site-dependent variations in the contents of phospho-, glyco- and neutral lipids (percent dry matter) in March and August – Needles of the shoots of 1987. Sites No. 1, 2, 3.

Standort 1 weichen die Verteilungsmuster beider Monate kaum voneinander ab. Auf Standort 2 sind die hohen Neutrallipidgehalte im März, vor allem aber im August bemerkenswert. Im März existieren bei polaren und neutralen Lipiden erstaunliche Ähnlichkeiten im Verteilungsmuster der drei Fettsäuregruppen an allen Probenwerbungspunkten (Abb. 6A, 6B, 6C). Die Glykolipide weisen den höchsten Anteil an ungesättigten, die Phospholipide an gesättigten Fettsäuren auf. Die kürzerkettigen Fettsäuren sinken hinsichtlich ihres Mengenanteils in der Reihenfolge Neutral-, Phospho- und Glykolipide. Ebenso stimmen im August die Verteilungsmuster der drei Fettsäuregruppen an den untersuchten Standorten recht gut überein, wenn auch im Vergleich zum März sich der Anteil der ungesättigten zugunsten der gesättigten Fettsäuren verschiebt.

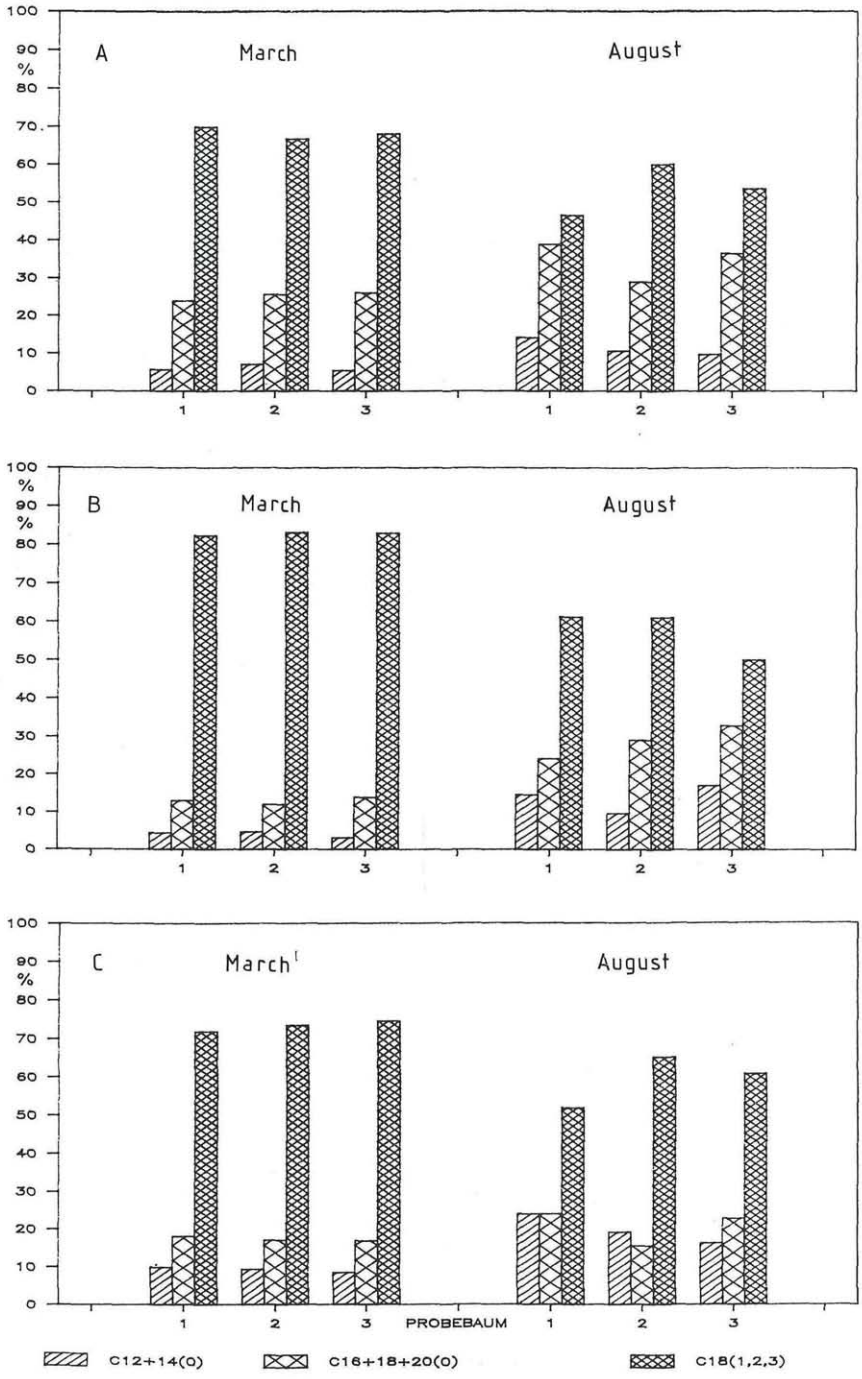
Mit höherem Nadelalter nehmen auch die Absolutmengen der einzelnen Lipidklassen zu (Abb. 7). Aus dem Verteilungsmuster der drei Fettsäure-

---

Abb. 6. Standortabhängigkeit des prozentualen Verteilungsmusters (g%) an kürzer- und längerkettigen gesättigten sowie ungesättigten Fettsäuren in den Phospolipiden (A), Glykolipiden (B) und Neutrallipiden (C) im März und August – Nadeljahrgang 1987 der Probebäume 1, 2 und 3.

Figure 6. Site-dependent variations in the percentual distribution (g%) of short and long chain saturated fatty acids and unsaturated fatty acids in phospholipids (A), glycolipids (B), and neutral lipids (C) in March and August – Needles of the shoots of 1987. Sites No. 1, 2, 3 (Probebaum 1, 2, 3).

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



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

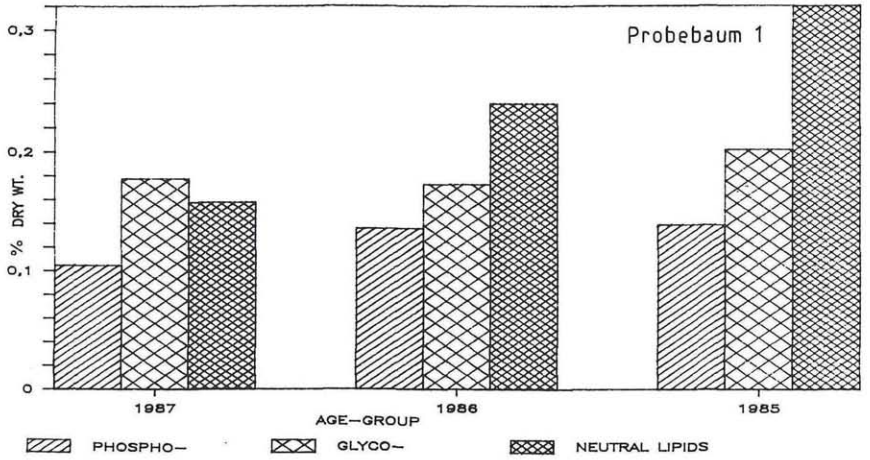


Abb. 7. Abhängigkeit des Gehalts an Phospho-, Glyko- und Neutrallipiden (Prozent Trockensubstanz) vom Nadelalter – Probenwerbungsdatum: 23. 8. 1988. Probebaum 1.

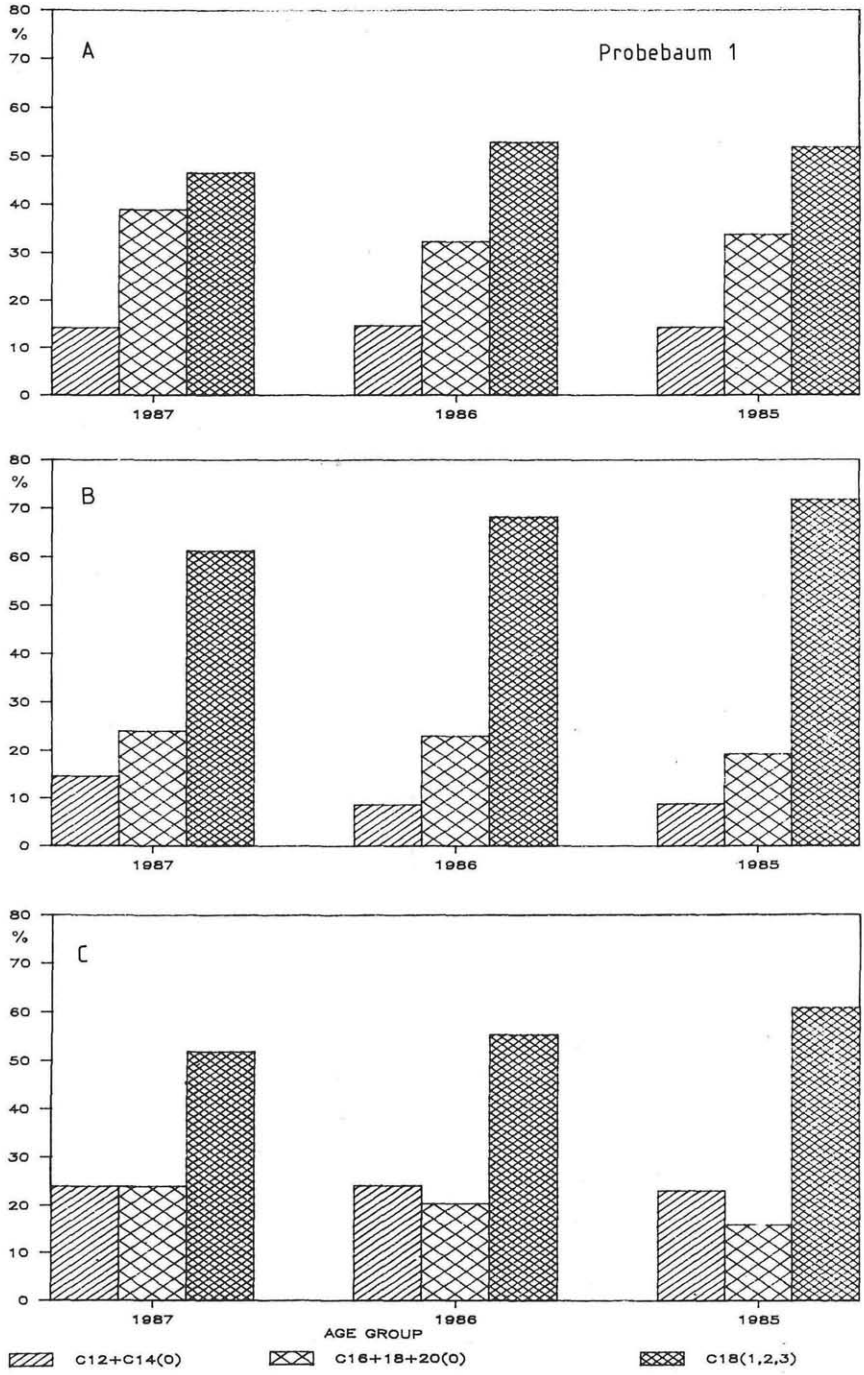
Figure 7. Age-dependence of the contents of phospho-, glyco- and neutral lipids (percent dry matter) in three successive needle generations – Date of sampling: 08-23-88. Site No. 1.

gruppen von Phospho-, Glyko- und Neutrallipiden sind keine auffallenden Abhängigkeiten vom Nadeljahrgang zu erkennen (Abb. 8). Der höchste prozentuale Anteil an ungesättigten Fettsäuren wurde in der Glykolipidfraktion gefunden, während die längerkettigen gesättigten Fettsäuren hauptsächlich an die Phospholipide und die kürzerkettigen Fettsäuren an die Neutrallipide gebunden sind. Der Einfluß des Nadelalters dokumentiert sich ganz allgemein durch typische Mengenzuwächse der Neutrallipide in älteren Nadeln, wohingegen das Verteilungsmuster der Fettsäuregruppen praktisch unbeeinflußt bleibt.

Abb. 8. Abhängigkeit des prozentualen Verteilungsmusters (g%) an kürzer- und längerkettigen gesättigten sowie ungesättigten Fettsäuren in den Phospholipiden (A), Glykolipiden (B) und Neutrallipiden (C) vom Nadelalter – Probenwerbungsdatum: 23. 8. 1988. Probebaum 1. C12+14(0) . . . Laurin- und Myristinsäure, C16+18+20(0) . . . Palmitin-, Stearin- und Arachinsäure, C18(1, 2, 3) . . . Öl-, Linol- und Linolensäure.

Figure 8. Age-dependence of the percentual distribution (g%) of short and long chain saturated fatty acids and unsaturated fatty acids in phospholipids (A), glycolipids (B), and neutral lipids (C) in three succesive needle generations – Date of sampling: 08-23-88. Site No. 1 (Probebaum 1). C12+14(0) . . . Lauric- and Myristic acid, C16+18+20(0) . . . Palmitic-, Stearic- and Arachidic acid, C18(1, 2, 3) . . . Oleic-, Linoleic- and Linolenic acid.

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



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

Aus früheren Untersuchungen stark streßbelasteter Gebiete (Braunau, Bad Ischl, Klein Pertenschlag, Judenburg) ist ein vermehrter Anstieg im Stereolestergehalt bekannt. Für das Zillertal, einem eher weniger immissionsbelasteten Gebiet, mußten daher wesentlich geringere Sterolestergehalte erwartet werden. Tatsächlich lagen jedoch die Sterolesterkonzentrationen aller Zillertaler Nadelproben an der Nachweisgrenze, sodaß bei der gewählten Bestimmungsmethode eine genauere Auswertung nicht möglich war.

3.2 Auffälligkeiten des Lipidmusters im Zusammenhang mit anthropogenen Stressoren

Eine Zusammenschau betreffend die anthropogenen Stressoren zeigt, daß im Jänner und Feber am Standort 1 eine höhere NO_x- und SO_2-Belastung als an den Meßpunkten 2 und 3 herrscht. Der Probebaum 2 ist von Feber bis April, der Probebaum 3 im August zum Teil stark ozonbelastet. Eine konkrete Bewertung der Veränderungen des Lipidmusters in den Nadeln hinsichtlich der Einwirkung bestimmter Schadstoffkomponenten der Luft kann mangels einer größeren Zahl gleichartiger Untersuchungen sowie wegen des Ausklammerns aller natürlicher Stressoren nur mit großen Einschränkungen vorgenommen werden. Der Baum auf Standort 3 gilt als am wenigsten mit Luftschadstoffen belastet, allerdings leidet er an Rotfäule. Unter der Voraussetzung, daß diese Krankheit zu keinen besonderen Auswirkungen auf das Lipidmuster führt, könnten die in den Nadeln des Probebaumes 1 im Vergleich zu denen des Probebaumes 3 verminderten prozentualen Anteile der ungesättigten Fettsäuren im Jänner und Feber den relativ hohen Werten an SO_2 und NO_x auf Standort 1 angelastet werden. Im Gegensatz zu den Probebäumen 1 und 3 leicht erhöhte Werte im Gesamtfettsäuregehalt sowie dessen nur geringe Abhängigkeit vom Nadelalter wären bei den Blattorganen des Probebaumes 2 durch eine besonders starke Ozonbelastung von Feber bis April erklärbar.

Danksagung

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

Literaturverzeichnis

Brenner R. R. 1984. Effect of unsaturated acids on membrane structure and enzyme kinetics. – Prog. Lipid Res. 23: 69–96.

Christie W. W. 1982. Lipid analysis. Handbook. 22. – Pergamon Press.

v. Deenen L. L. M. 1972. Phospholipide – Beziehungen zwischen ihrer chemischen Struktur und Biomembranen. – Naturwissenschaften. 59: 485–491.

Elstner E. F. & Osswald W. 1984. Fichtensterben in „Reinluftgebieten". – Naturwiss. Rundsch. 37: 52–61.

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

EMMELOT P. & VAN HOEFEN R. P. 1975. Phospholipid unsaturation and plasma membrane organization. – Chem. Phys. Lipids 14: 236–246.

FORD R. C. & BARBER J. 1983. Incorporation of sterol into chloroplast thylakoid membranes. – Planta 158: 35–41.

GUDERIAN R. 1985. Air pollution by photochemical oxidants. chapter 2.2. Mode of Action. – Springer Verlag.

KINDL H. & WÖBER G. 1975. Biochemie der Pflanze. – Springer Verlag.

MOHR H. 1984. „Baumsterben" als pflanzenphysiologisches Problem. – BiuZ 4: 103–110.

– , 1986. Die Erforschung der neuartigen Waldschäden. – BiuZ 3: 83–89.

OQUIST G. 1982. Seasonally induced changes in acyl lipids and fatty acids of chloroplast thylakoids of Pinus silvestris. – Plant Physiol. 69: 869–875.

PUCHINGER L. & STACHELBERGER H. 1988. Lipidmuster und Mikromorphologie von Fichtennadeln als Parameter zur Früherkennung von Waldschäden. – Fat Sci. Technol. 90: 540–545.

– & – 1989a. A new two-stage thin-layer chromatographic method for the separation of phospho-, glyko- and neutral lipids. – J. Chromatogr., im Druck.

– & – 1989b. Analysis of sterolesters for the early recognition of the effects of environmental stress factors on spruce needles. – Trees – Structure and Function, im Druck.

SELSTAM E. & ÖQUIST G. 1985. Effect of frost hardening on the composition of galactolipids and phospholipids occuring during isolation of chloroplast thylakoids from needles of scots pine. – Plant Science 42: 41–48.

SENSER M. & BECK E. 1977. On the mechanisms of frost hardening of spruce chloroplasts. – Planta 137: 195–201.

– 1982a. Frost resistance in spruce: influence of photoperiod and temperature on the membrane lipids of needles. – Z. Pflanzenphysiol. 108: 71–85.

– 1982b. Frost resistance in spruce: seasonal changes in the phospho- and galactolipids of spruce needles. – Z. Pflanzenphysiol. 105: 229–239.

– 1982c. Frost resistance in spruce: the lipid composition of frost resistant and frost sensitive spruce chloroplasts. – Z. Pflanzenphysiol. 105: 241–253.

– 1984. Correlation of chloroplast ultrastructure and membrane lipid composition to the different degrees of frost resistance achieved in leaves of spinach, ivy, and spruce. – J. Plant Physiol. 117: 41–55.

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): Puchinger Leopold, Stachelberger Herbert

Artikel/Article: Standortabhängigkeit der Lipiddynamik von Fichtennadeln. 233-253