

DER WINTERLICHE GASWECHSEL DER KIEFER UND SEINE BEDEUTUNG FÜR DEN STOFFHAUSHALT

Andreas Faensen-Thiebes und Reiner Cornelius

ABSTRACT

The daily amount of CO₂-uptake of *Pinus sylvestris* during winter time is positive on nearly every day for the youngest needles. Even at freezing temperatures down to -3 °C the needles were able to hold the positive CO₂-uptake. After lower temperatures and at the end of the winter the assimilation decreased sharply. But only at very low radiation values or at day temperatures higher than 7 °C the CO₂-losses during night were higher than the CO₂-uptake during the light period.

keywords: *Pinus sylvestris*, CO₂-uptake, winter time

EINLEITUNG

Untersuchungen des Gaswechsels von immergrünen Gehölzen berücksichtigen nur in seltenen Fällen die Winterzeit (TROENG und LINDER 1982), so daß über die Bedeutung der kalten und dunklen Monate für den Stoffhaushalt nur wenig bekannt ist. Maßgeblicher Grund dafür ist, daß während der Wintermonate die Licht- und Temperaturbedingungen als exogene Faktoren ohnehin für die Photosynthese in einem ungünstigen Bereich liegen, zum anderen die Assimilationsorgane durch oft nur geringe Fröste in ihrer Photosynthesekapazität drastisch gesenkt werden (ZELLER 1951; TRANQUILLINI 1957). Da somit die Größe der Winterassimilation stark von Klimafaktoren abhängig ist, sind die wenigen vorliegenden Ergebnisse entsprechend widersprüchlich (PARKER 1961; KELLER 1965; UNGERSON und SCHERDIN 1965, 1968; ZELAWSKI und KUCHARSKA 1967; TROENG und LINDER 1982; SCHULZE et al. 1977; MATYSSEK 1986).

Auch biochemische und physiologische Untersuchungen des Gaswechselapparates und seiner Leistungsfähigkeit in den Wintermonaten erbringen je nach Klimabedingungen sehr unterschiedliche Ergebnisse (ÖQUIST et al. 1980; TSEL'NIKER und CHETVERIKOV 1988; LUNDMARK et al. 1988).

Ziel der hier dargelegten Untersuchung war es nun herauszufinden, wie hoch die Assimilationsleistung der Kiefer im Winter in Berlin ist und durch welche Faktoren während dieser Zeit die Assimilationsleistung begrenzt ist. Dies hatte neben produktionsökologischen Aspekten auch das Ziel, herauszufinden, ob von den hohen SO₂-Konzentrationen, die in den Berliner Wäldern im Winter regelmäßig auftreten, eine Schädigung der Assimilationsorgane zu erwarten ist. Über diesen letzten Aspekt wird jedoch gesondert berichtet.

MATERIAL UND METHODEN

Mit Hilfe einer bereits beschriebenen Gaswechselmeßanlage (FAENSEN-THIEBES und CORNELIUS 1989) wurden kontinuierliche Messungen des Gaswechsels von *Pinus sylvestris* L. im Lichtkronbereich eines ca. 140-jährigen Bestandes durchgeführt. Die Werte wurden als 3-Minuten-Mittelwerte mit einem Rechner erfaßt und nach Beendigung einer Meßperiode ausgewertet. Dazu wurden Gewicht und Oberfläche der gemessenen Nadeln und deren Nährstoffgehalte bestimmt. Der Schädigungsgrad der Nadeln wurde von Frau Dr. Meyer bestimmt, wobei die Anzahl der sichtbar geschädigten Nadeln und deren Schadtyp registriert wurden (Näheres s. BORNKAMM und MEYER 1988).

		TEMPERATUREN:																				
		-6	-5	-4	-3	-2	-1	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
LICHT:		-----																				
< 3	0.1	-0.0	-0.2	-0.4	-0.4	-0.5	-0.6	-0.7	-0.8	-0.9	-1.0	-1.2	-1.2	-1.5	-1.5	-1.9	-2.9	-3.0	-	-	-	
4	0.1	-0.2	0.0	-0.3	-0.5	-0.5	-0.2	-0.6	-0.6	-0.5	-0.7	-1.1	-0.9	-1.0	-1.2	-1.5	-2.6	-3.0	-	-	-	
5	0.1	-	-0.3	-0.5	-0.4	-0.2	-0.2	-0.7	-0.7	-0.6	-0.9	-0.9	-1.1	-1.1	-1.2	-1.6	-2.8	-2.9	-	-	-	
6	0.0	-0.2	-0.3	-0.4	-0.5	-0.3	-0.2	-0.6	-0.5	-0.5	-0.7	-0.8	-0.7	-1.0	-1.2	-1.1	-2.6	-2.9	-	-	-	
8	-	-0.3	-0.5	-0.3	-0.4	<u>0.2</u>	-0.1	-0.8	-0.5	-0.5	-0.6	-0.6	-0.7	-1.3	-1.2	-1.1	-2.4	-2.9	-	-	-	
10	0.0	-0.3	-0.1	-0.3	-0.4	0.0	-0.1	-0.3	-0.3	-0.4	-0.5	-0.6	-0.6	-0.8	-1.1	-1.5	-2.4	-	-2.9	-2.9	-	
13	0.0	-0.3	-0.1	-0.2	-0.3	-0.0	<u>-0.0</u>	-0.3	-0.1	-0.2	-0.3	-0.5	-0.2	-0.6	-1.1	-1.7	-2.0	-	-2.8	-2.7	-	
16	0.0	-0.2	-0.5	-0.0	-0.3	0.2	0.0	<u>-0.2</u>	<u>-0.1</u>	<u>-0.2</u>	<u>-0.3</u>	-0.3	-0.3	-0.3	-0.8	-0.3	-2.1	-	-3.0	-	-	
20	0.0	-0.2	-0.2	0.0	-0.2	0.2	0.2	<u>0.3</u>	0.2	0.1	0.0	<u>-0.0</u>	<u>-0.1</u>	-0.4	-0.7	-0.7	-1.9	-	-3.2	-	-	
25	0.0	<u>-0.2</u>	<u>-0.1</u>	<u>-0.1</u>	<u>-0.1</u>	<u>0.4</u>	<u>0.5</u>	0.3	0.2	0.1	0.3	0.2	0.1	<u>-0.1</u>	-0.3	<u>-0.6</u>	-1.0	-	-	-1.3	-	
32	0.0	0.0	-0.2	0.2	0.1	0.5	<u>0.7</u>	<u>0.6</u>	0.5	<u>0.8</u>	0.4	0.4	0.6	0.2	<u>-0.1</u>	0.2	-0.9	-	-	-	-	
40	0.0	0.0	-0.1	0.5	0.3	0.6	0.8	0.7	<u>1.0</u>	0.8	0.7	<u>1.0</u>	0.8	0.5	0.5	0.2	-0.4	-	-	-	-	
50	-0.2	0.0	<u>-0.1</u>	0.0	0.6	0.9	1.1	1.1	1.2	<u>1.4</u>	1.2	<u>1.3</u>	<u>1.3</u>	1.0	0.9	1.0	<u>-0.1</u>	-	-	-0.6	-	
63	-0.1	0.3	0.0	<u>0.1</u>	0.5	1.1	1.7	1.3	1.6	1.7	<u>1.9</u>	<u>1.8</u>	1.7	1.3	1.6	1.3	0.1	-	-	0.2	-	
79	0.0	0.3	0.0	-0.0	0.6	1.3	1.9	1.8	2.2	<u>2.5</u>	2.2	<u>2.5</u>	2.2	2.2	2.2	1.8	1.1	0.4	-	0.9	-	
100	-0.1	<u>0.1</u>	0.0	-0.0	1.6	1.6	2.2	2.3	2.4	<u>3.3</u>	<u>3.2</u>	<u>3.4</u>	3.1	2.9	2.5	2.4	2.7	1.0	1.7	0.5	2.0	
126	0.0	-0.1	0.0	-0.2	1.1	2.9	3.6	3.3	3.0	<u>4.1</u>	3.8	<u>3.9</u>	<u>4.0</u>	3.7	3.5	2.5	3.5	2.1	2.3	1.4	-	
158	-	-0.2	<u>0.1</u>	-0.2	2.8	3.0	3.9	3.7	3.9	5.1	<u>5.5</u>	5.1	<u>5.4</u>	5.0	4.3	3.5	4.6	2.3	2.8	2.6	3.4	
199	-	-0.3	-0.1	-0.2	1.9	5.1	4.3	3.1	4.6	5.6	<u>6.5</u>	5.9	<u>6.3</u>	6.0	5.0	5.2	<u>6.4</u>	5.2	3.5	4.0	3.1	
251	-	-0.3	-0.1	-0.2	0.5	6.8	5.8	2.9	5.2	6.4	7.5	<u>7.8</u>	7.5	<u>7.7</u>	6.5	7.4	<u>7.7</u>	7.0	5.5	3.6	-	
316	-	-0.4	-0.4	0.1	0.6	2.4	6.1	3.9	5.8	7.8	8.4	8.8	8.6	9.1	8.4	<u>9.6</u>	<u>10.1</u>	<u>9.3</u>	6.3	4.5	-	
398	-	-	-0.4	0.0	0.5	0.4	5.8	5.0	6.3	8.2	9.0	10.5	<u>10.7</u>	10.3	9.8	10.1	<u>11.9</u>	<u>12.6</u>	7.0	-	-	
501	-	-	-0.4	-0.1	0.3	0.8	4.3	5.8	6.6	7.5	9.5	10.2	11.1	10.8	<u>11.8</u>	<u>11.8</u>	<u>13.2</u>	<u>13.1</u>	10.5	-	-	
631	-	-	-0.5	-0.5	0.0	0.9	2.3	5.7	6.8	7.8	10.6	12.8	12.2	12.5	<u>15.2</u>	<u>15.1</u>	<u>16.0</u>	13.6	13.6	-	-	
794	-	-	-	-0.3	0.0	0.4	2.5	6.7	7.4	8.7	11.0	13.7	13.2	12.3	<u>16.4</u>	<u>16.4</u>	<u>17.6</u>	<u>16.5</u>	15.6	-	-	
1000	-	-	-	-	-0.2	-0.1	1.0	3.1	6.2	8.2	11.8	13.6	14.7	13.2	13.3	16.3	<u>17.5</u>	<u>19.2</u>	17.9	-	-	
1259	-	-	-	-	-	-	2.1	2.5	3.4	5.4	9.0	12.3	13.5	14.7	14.1	17.6	<u>19.5</u>	<u>20.6</u>	<u>20.8</u>	-	-	
1584	-	-	-	-	-	-	-	7.0	7.0	8.3	11.4	11.2	13.0	16.8	<u>20.5</u>	18.9	19.6	<u>21.4</u>	<u>22.8</u>	-	-	
1995	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10.4	12.9	-	17.1	-	21.8	-	-	<u>23.5</u>	<u>24.5</u>	-	-	

Tab. 1: Mittelwerte des CO₂-Gaswechsels der Kiefer (über 3 Minuten) in Abhängigkeit von Strahlung (in $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$) und Temperatur für 1-jährige Nadeln in der Zeit vom 3.1. bis 28.2.1989.

Die Einzelwerte des CO₂-Gaswechsels wurden nach Temperatur und Logarithmus der Strahlung in Klassen sortiert. Die pro Tag während der Lichtstunden gemessenen Assimilationswerte wurden summiert; sie werden in folgenden als Tagessumme der Assimilation bezeichnet. Entsprechend wurde für die Nachtstunden die Gesamatmung des Nacht und die Summe aus Beiden als Tagesbilanz berechnet.

ERGEBNISSE

Tabelle 1 stellt die Assimilationswerte für den Hochwinter in der Zeit vom 3.1. bis 28.2.1988, in Temperatur- und Lichtklassen aufgetrennt, dar. Es wird ersichtlich, daß bis in den Frost hinein die Bruttoassimilation die Atmungsrate übertrifft.

Dieses Überwiegen der Assimilation ist jedoch gebunden an einen Lichtbereich oberhalb von ca. 25 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Bei Temperaturen $< -2\text{ }^\circ\text{C}$ führen aber offensichtlich höhere Lichtstärken zu einem Überwiegen der Atmungsintensität, so daß die Bilanz wiederum negativ wird. Der Lichtbereich in dem dieser Effekt auftritt liegt bei ca. 100 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Weiterhin ist gut erkennbar, daß der Lichtkompensationspunkt mit zunehmender Temperatur von ca. 15 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ bei 0 $^\circ\text{C}$ auf ca. 50 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ bei 10 $^\circ\text{C}$ steigt. Ebenso steigt das Temperaturoptimum mit der Strahlung von ca. 0 $^\circ\text{C}$ bei 25 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ über 11 $^\circ\text{C}$ bei 1000 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ und über 12 $^\circ\text{C}$ oberhalb von 1500 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$.

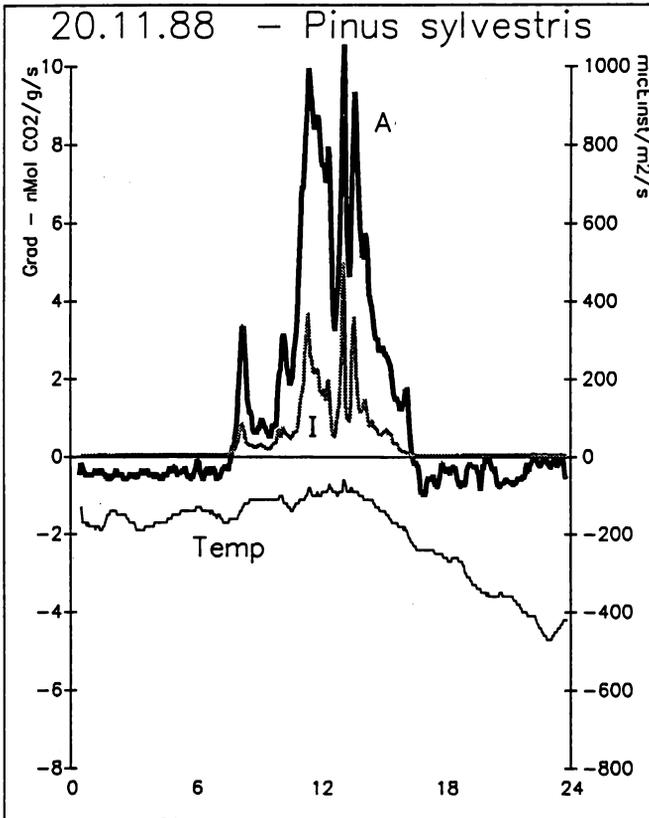


Abb. 1: Tagesgang von Strahlung (I), Temperatur (Temp) und Assimilation (A) von 1-jährigen Nadeln von *Pinus sylvestris* in Berlin.

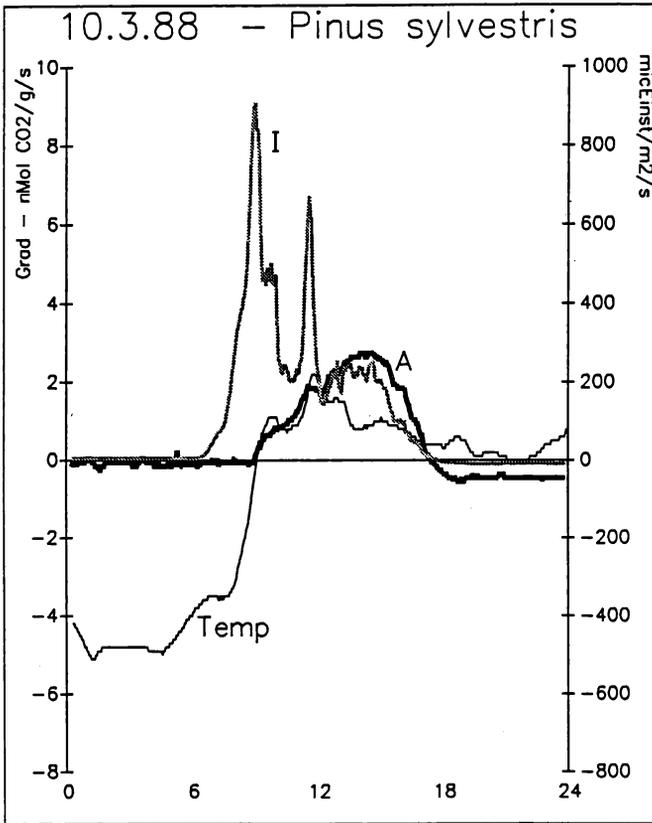


Abb. 2: Tagesgang von Strahlung (I), Temperatur (Temp) und Assimilation (A) von 1-jährigen Nadeln von *Pinus sylvestris* in Berlin.

In den Abbildung 1 und 2 sind zwei Tagesgänge der Temperatur, der Strahlung und der Assimilation für den beginnenden (20.11.88, Abb. 1) und für den ausgehenden Winter (10.3.88, Abb. 2) dargestellt. Dem 20.11.88 ging die erste Frostnacht des Winters voraus, in der die Temperatur auf $-1,9\text{ °C}$ absank. Obwohl an diesem Tag die Temperatur immer unterhalb des Gefrierpunktes lag, blieb die Assimilation vergleichsweise hoch, wenn man die insgesamt geringe Strahlung berücksichtigt.

Der 10.3.88 war ein Tag in einer Reihe von Tagen mit Nachtfrostern und regelmäßigen Tagestemperaturen über 0 °C . Die CO_2 -Aufnahme wird erst dann positiv, wenn der Gefrierpunkt überschritten wird. Auch danach werden nur geringe Assimilationsleistungen erzielt. Die Assimilation ist hier nicht nur durch die niedrige Temperatur beeinträchtigt, sondern durch die durch Frost hervorgerufen Veränderungen im Photosyntheseapparat selbst. Betrachtet man die Tagesgänge dieses Winters insgesamt, so läßt sich errechnen, daß die Tagesassimilationssumme im Mittel in 87er-Nadeln um 76, in 86er-Nadeln um $37\ \mu\text{ Mol CO}_2/\text{g/d}$ durch vorhergehende Nachtfrostern von weniger als $-3,5\text{ °C}$ gesenkt sind.

Betrachten wir die Tagessummen der Assimilation (Abb. 3), so wird deutlich, daß die Assimilationsleistung der jüngeren (87er) Nadeln gut mit dem Logarithmus der täglichen Strah-

lungssumme korreliert ($r^2 = 0.64$), wohingegen die älteren, (86er) Nadeln nur im unteren Lichtbereich eine gute Korrelation zur Strahlung aufweisen, im oberen Bereich jedoch schnell eine Sättigung, wenn nicht sogar eine Senkung erfahren ($r^2 = 0.43$). Nachfröste unter $-4\text{ }^\circ\text{C}$ üben einen negativen Einfluß auf die Assimilationsleistung des folgenden Tages aus, jedoch erreichen die Nadeln noch im Laufe dieses Tages nachmittags die "normale" Assimilationsleistung.

Die nächtlichen Atmungsverluste folgen streng der mittleren Nachttemperatur (Abb. 4). Betrachten wir die Tagesbilanzen, d.h. die Assimilationsgewinne abzüglich der Atmungsverluste, dann ist deren absolute Höhe natürlich gering und abhängig vor allem vom täglichen Strahlungsangebot und der Nachttemperatur.

In der Abb.5 ist für die jeweilige Kombination von Strahlungssumme und Nachttemperatur eingetragen, wann positive (Punkte) und wann negative Tagesbilanzen (Sterne) auftreten. Strahlungssummen über ca. $2\text{ E m}^{-2}\text{ d}^{-1}$ führen im Temperaturbereich zwischen ca. -1 und $+7\text{ }^\circ\text{C}$ zu positiven, niedrigere teilweise zu negativen CO_2 -Bilanzen. Bei Temperaturen über $7\text{ }^\circ\text{C}$ deutet sich eine mit der Nachttemperatur und der Strahlungssumme steigende Grenze zwischen positiver und negativer CO_2 -Bilanz an. Da dieser Temperaturbereich jedoch selbst in diesen milden Wintern selten auftrat, ist dieser Bereich ökologisch nicht so relevant.

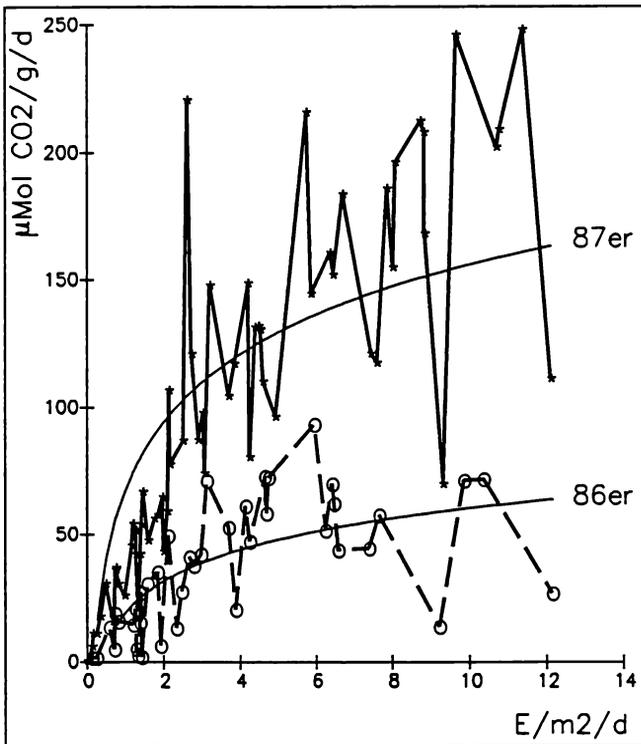


Abb. 3: Tagessummen der Assimilation von 1- und 2-jährigen Nadeln von *Pinus sylvestris* in Abhängigkeit von der Strahlungssumme des Tages

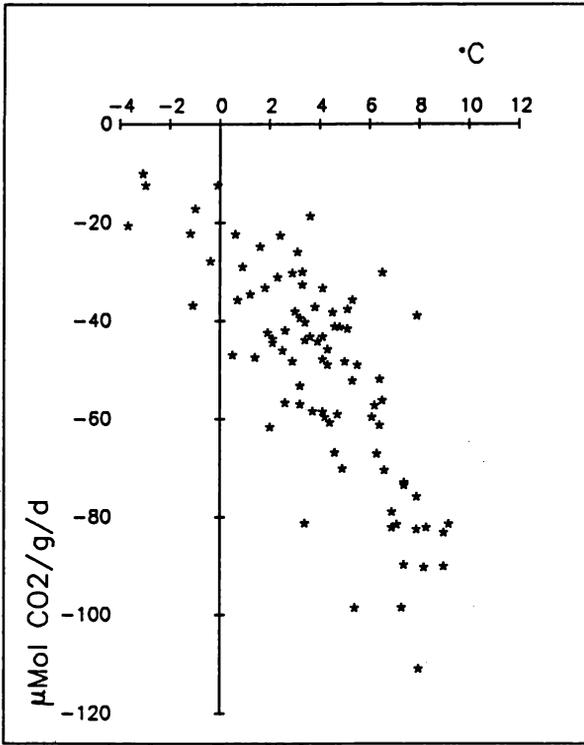


Abb. 4: Summen der nächtlichen Atmungsverluste 1-jähriger Nadeln von *Pinus sylvestris* in Abhängigkeit von der mittleren Nachttemperatur.

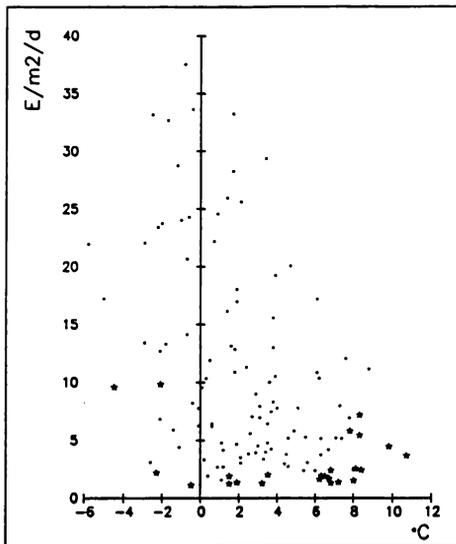


Abb. 5: Die Abhängigkeit positiver und negativer CO₂-Tagesbilanzen 1-jähriger Nadeln von *Pinus sylvestris* von der mittleren Nachttemperatur und der täglichen Strahlungssumme. Die positiven Bilanzen sind mit einem Punkt, die negativen mit einem Stern markiert.

Der Anteil des Winterhalbjahres (Oktober bis März) an der jährlichen Gesamtassimilation der Nadeln (Tabelle 2) beträgt lediglich 14,7 %. Für eine realistische Betrachtung der Bedeutung der winterlichen Assimilation ist jedoch noch der April als Monat einzubeziehen, in dem für die laubwerfenden Gehölze die Vegetationsperiode noch nicht begonnen hat. Durch diesen Monat, bei dem die Kiefer 9,2 % der Jahresassimilation erreicht, steigt der Prozentsatz auf insgesamt 23,8 % der Jahresassimilation.

Tab. 2: Anteil in Prozent der monatlichen CO₂-Gewinne von *Pinus sylvestris* (Nettoassimilation - Nachtatmung) an der Gesamt CO₂-Bilanz der Nadel vom Juli des 1. bis zum Mai des 3. Lebensjahres der Nadel.

	1. Jahr	2. Jahr	3. Jahr	Summe
Oktober	3.88	2.19		6.07
November	1.39	0.64		2.03
Dezember	0.62	- 0.05		0.57
Januar		0.77	0.03	0.80
Februar		1.41	1.35	2.76
März		1.13	1.35	2.48
April		4.78	4.32	9.10
Okt.-März				14,7
Okt.-April				23,8

DISKUSSION

Die hier dargestellten Ergebnisse zeigen die hohe Variabilität der winterlichen Assimulationsleistung, wie sie auch älteren Untersuchungen gefunden worden ist. Diese hohe Variabilität wird verursacht durch die wechselnden, aktuell wirksamen Parameter wie photosynthetisch aktive Strahlung und Temperatur, aber auch durch die kurzfristig nachwirkenden Nachtföste und die längerfristig aufgebaute Winterhärte.

KELLER (1965) fand im Schweizer Mittelland von Beginn der Messungen (1. Februar) an positive CO₂-Tagessummen, sogar dann, wenn die Nachtatmung in der Tagesbilanz abgezogen wird, was mit unseren Messungen im Wesentlichen übereinstimmt. Bei ähnlichen Temperaturen (-3 bis -10 °C) jedoch insgesamt geringeren Lichtintensitäten erhielten UNGERSON und SCHERDIN (1965) in der Nähe Uppsalas in Mittelschweden für das gesamte Winterhalbjahr einen deutlichen CO₂-Verlust, da nur an wenigen Tagen eine positive Assimilationsbilanz erzielt wurde. Noch weiter im Norden, in Finnisch-Lappland erhielten die gleichen Autoren (UNGERSON und SCHERDIN 1968) wegen der extremen Kälte und Dunkelheit bei der Kiefer vor April keine positive Assimilationsleistung. Im April war bei Temperaturen bis -2 °C eine positive Assimilation zu registrieren.

Die negative Wirkung der Winterhärte auf das Assimilationsvermögen der Kiefer, wie es bei einem Vergleich der Abb. 1 und 2 dargestellten Tagesgänge deutlich wird, bietet eine Erklärung für die Ergebnisse von PARKER (1961), der im Dezember und Januar noch sehr geringe, im Februar und März aber gar keine positive Nettoassimilation mehr bei der Kiefer registrierte, obwohl die Mitteltemperaturen um 0 °C, und die Nachtminima nicht unter -15 °C lagen. Auch ZELAWSKI und KUCHARSKA (1967) konnten durch Einholmessungen die Auswirkung der Winterabhärtung deutlich machen. Unter Bedingungen größerer Winterkälte konnte TSEL'NIKER (1988) sogar ein völliges Erliegen des Photosyntheseapparates ab Dezember nachweisen, das dazu führt, daß im zentraleuropäischen Teil der UdSSR von Dezember bis Anfang April keine positive Assimilation möglich ist. Die Erholung von dem Winterstreß geht sehr langsam, wie LUNDMARK et al. (1988) durch Messungen der Chlorophyllfluoreszenz nachweisen konnten.

ÖQUIST et al. (1980) kommen auf Grund ihrer umfangreichen Untersuchungen zu der Vorstellung, daß durch niedrige Temperaturen, noch oberhalb des Gefrierpunktes, eine Winterhärte aufgebaut wird. Diese Winterhärte senkt noch nicht die Quantenausbeute der Photosynthese, wohl aber die maximal mögliche Photosyntheserate. Durch Winter-Stress tritt eine physikalisch und chemisch induzierte Zerstörung des PS-Apparates ein, die dann auch zu verminderter Quantenausbeute führt. Dies deckt sich z.B. mit den stark abgesenkten Lichtkurven der Assimilation, die von UNGERSON und SCHERDIN (1965) nach dem Winterhalbjahr gefunden wurden.

Die altersbedingte Minderung der Assimilationsleistung (Abb. 3) wirkte sich im Winter auch in den Untersuchungen von TROENG und LINDER (1982) aus, die in Mittelschweden positive Tagessummen der Assimilation bei diesjährigen Nadeln noch im Dezember, bei einjährigen Nadeln gerade noch bis November finden.

Die Bilanz, wie sie in dem Winter für *Pinus sylvestris* aufgestellt wurde ergibt ein positiveres Bild der Winterassimilation als es von SCHULZE et al. (1977) für *Picea abies* angegeben wird. Nur 9 % der Jahresgesamtassimilation finden sie in den Monaten, die die Fichte länger als Fagus photosynthetisch aktiv ist, wobei auch die Fichte von Mitte November bis Ende Februar photosynthetisch inaktiv ist. Sie kommen, wie u.a. auch MATYSSEK (1986), zu dem Schluß, daß die Bedeutung der immergrünen Belaubung nicht wegen der winterlichen Assimilation ein Vorteil darstellt, sondern wegen der geringeren jährlich aufzubringenden Blattmasse. Für die Kiefer trifft dies nach den hier vorgelegten Werten zumindest für vergleichsweise milde Winter nicht zu.

Publikation Nr.36 aus dem Projekt "Ballungsraumnahe Waldökosysteme". Dieser Veröffentlichung zugrundeliegende Arbeiten sind Bestandteil des interdisziplinären Projekts "Ballungsraumnahe Waldökosysteme", das als gemeinsames FE-Vorhaben vom Umweltbundesamt und der Senatsverwaltung für Stadtentwicklung und Umweltschutz Berlin finanziert und in deren Auftrag durchgeführt wird.

LITERATUR

- BORNKAMM R., MEYER G., 1989: Diagnostik und Schadsymptome. - In: Umweltbundesamt und Senator für Stadtentwicklung und Umweltschutz Hrsg.): 2.Forschungsbericht über das gemeinsame FE-Vorhaben "Ballungsraumnahe Waldökosysteme (BallWÖS): 43-45.
- FAENSEN-THIEBES A., CORNELIUS R., 1989: Stoffbilanzen in ballungsraumnahen Kiefern-Eichen-Beständen. - Verh.d.Ges.f.Ökologie (Göttingen 1987) Band XVII: 457-464.
- KELLER T., 1965: Über den winterlichen Gaswechsel der Koniferen im schweizerischen Mittelland. - Schweiz.Z.f.Forstwes. 116: 719-729.
- LUNDMARK T., HÄLLGREN J.-E., HEDEN J., 1988: Recovery from winter depression of photosynthesis in pine and spruce. - Trees 2: 110-114.
- MATYSSEK R., 1986: Carbon, water and nitrogen relations in evergreen and deciduous conifers. - Tree Physiol. 2: 177-187.
- ÖQUIST G., BRÜNES L., HÄLLGREN J.E., GEZELIUS K., HALLEN M., MALMBERG G., 1980: Effects of artificial frost hardening and winter stress on net photosynthesis, photosynthetic electron transport and RuBP carboxylase activity in seedlings of *Pinus sylvestris*. - Physiologia Plantarum 48: 526-531.
- PARKER J., 1961: Seasonal trends in carbon dioxide absorption, cold resistance and transpiration in some evergreens. - Ecology 42: 372-380.
- SCHULZE E.D., FUCHS M., FUCHS M.I., 1977: Spacial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. III.The significance of the evergreen habit. - Oecologia 30: 239-248.
- TRANQUILLINI W., 1957: Standortsklima, Wasserbilanz und CO₂-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. - Planta 49: 612-661.
- TROENG E., LINDER S., 1982: Gas exchange in a 20-year-old stand of Scots pine. II. Variation in net photosynthesis and transpiration within and between trees. - Physiologia Plantarum 54: 15-23.

- TSEL'NIKER Y.L., CHETVERIKOV A.G., 1988: Dynamics of chlorophyll content and amounts of reaction centres of photosystem 1 and 2 in *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* Karst. needles during a year. - *Photosynthetica* 22: 483-490.
- UNGERSON J., SCHERDIN G., 1965: Untersuchungen über Photosynthese und Atmung unter natürlichen Bedingungen während des Winterhalbjahres bei *Pinus sylvestris* L., *Picea excelsa* Link. und *Juniperus communis* L.. - *Planta* 67: 136-167.
- UNGERSON J., SCHERDIN G., 1968: Jahresgang von Photosynthese und Atmung unter natürlichen Bedingungen bei *Pinus sylvestris* L. an ihrer Nordgrenze in der Subarktis. - *Flora* 157: 391-434.
- ZELAWSKI W., KUCHARSKA J., 1967: Winter depression of photosynthetic activity in seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). - *Photosynthetica* 1: 207-213.
- ZELLER O., 1951: Über Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen. - *Planta* 39: 500-526.

ADRESSE

PD Dr. Andreas Faensen-Thiebes
PD Dr. Reiner Cornelius
Institut für Ökologie (Botanik)
Rothenburgstraße 12
D-W-1000 BERLIN 41

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [19_3_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Cornelius Reiner, Faensen-Thiebes Andreas

Artikel/Article: [Der winterliche Gaswechsel der Kiefer und seine Bedeutung für den Stoffhaushalt 297-305](#)