

## Kohlenstoff-Akquisition und Wachstumsstrategien zweier konkurrierender *Eucalyptus* - Arten auf einem hochmontanen Standort in Australien

Manfred Küppers, Barbara I.L. Küppers und Carlien Godkin

### Synopsis

Carbon acquisition, discrimination and annual C-balance have been measured with gas exchange monitoring equipment for the two competing eucalypt species *E. pauciflora* ssp. *pauciflora* and *E. delegatensis* under natural field conditions in the Brindabella Ranges in Australia. Although both species co-exist at the same altitude (1100 m above sea level) their populations are separated by strict borders. Can this be explained by carbon economy? In *E. pauciflora* photosynthetic capacity is twice as high as and the resulting annual C-balance is still 20% higher than in *E. delegatensis*. But the latter outshades *E. pauciflora* utilizing its assimilates for faster height gain and larger total leaf area. *E. pauciflora* grows a much thicker bark and a lignotuber storing carbon and nitrogen and hypogeically protecting meristems from severe frosts and fires. Severe fires kill *E. delegatensis* giving advantage to *E. pauciflora* on exposed and frost endangered sites. Differential carbon allocation in different growth strategies together with strict fire borders form a base to explain the clear separation of the two species' populations.

*CO<sub>2</sub>-Assimilation, C-Diskriminierung, C-Jahresbilanz, C-Ökonomie, Eucalyptus delegatensis, Eucalyptus pauciflora, Konkurrenz, Lignotuber, Populationsgrenze, Wachstum*

### 1. Einleitung

In den ost-australischen Brindabella Ranges werden auf hochmontanen Standorten die *Eucalyptus* - Wälder von zwei Arten dominiert. Die eine Art, *E. pauciflora*, steigt mit ihrer Subspecies *niphophila* als einziger australischer Baum bis in die Wald- und Baumgrenze auf, während die andere, *E. delegatensis*, nur auf hochmontanen Standorten zu finden ist (BOLAND & al. 1984). Obwohl beide Arten potentiell miteinander konkurrieren und auf gleicher Meereshöhe unmittelbar nebeneinander zu finden sind (dann aber *E. pauciflora* ssp. *pauciflora*), durchmischen sich ihre Populationen in der Regel nicht, sondern bleiben durch erstaunlich scharfe Grenzen getrennt. Ursachen hierfür sind unbekannt. Aus diesem Grunde sollte untersucht werden, inwieweit sich über die Art der Kohlenstoff-Assimilation dieser Bäume und ihre wachstumsökonomische Nutzung der Assimilate eine Erklärung für ein gegenseitiges Ausschließen finden läßt. Da alle *Eucalypti* immergrün sind, ist eine Analyse des jahreszeitlichen (vergl. SLATYER und MORROW 1977) und blattalterabhängigen Einflusses auf die Nettophotosynthese für ein vollständiges Bild der Kohlenstoff-Akquisition Voraussetzung. Hieran schließen sich die Fragen an, wie verfügbarer Kohlenstoff für das Wachstum genutzt und welche Anpassung damit erzielt wird. Letztere ist besonders wichtig, da häufige Waldbrände und regelmäßige Fröste die Standorte kennzeichnen. Nach Bränden einsetzende Sukzession war zwar bereits Grundlage für empirische Simulationsmodelle (SHUGART 1984), Untersuchungen über mögliche Mechanismen fehlen aber auch heute noch nahezu vollständig.

### 2. Material und Methoden

#### 2.1 Standortangaben und Auswahl der Versuchspflanzen

Die untersuchten Eucalypti wachsen in den Brindabella Ranges 30 km westlich Canberra (35° 23' S und 148° 48' E) 1150 m ü. NN bei 1050 mm Jahresniederschlag, mittleren (Juli/Januar) Temperaturen von 2/15°C und einem mittleren Jahres-Wasserdampfdruck von 0,84kPa. Fröste treten regelmäßig von Juni bis September auf und mehrere Zentimeter hohe Schneedecken sind keine Seltenheit, obwohl im Untersuchungsjahr 1984 ein außergewöhnlich milder Winter mit nur wenigen leichten Frösten (bis -7°C) herrschte. Die Standorte beider Arten sind etwa 2 km voneinander entfernt. 1972 hatte ein schwerer Waldbrand den *E. delegatensis* - Hochwald vollständig vernichtet, und 1939 durchlief ein Feuer den *E. pauciflora*-Standort; deshalb sind hier jeweils nur "saplings" anzutreffen. Ähnliche Größe und leicht zu erreichende Kronen beider Arten haben die Standortwahl entschieden. Außerdem erleichtern "saplings" die Interpretierbarkeit der erhaltenen Informationen, da sich beide in der eigentlichen Wachstums- und Bestandesregenerationsphase befinden.

## 2.2 Bestimmung des Blattalters

Mittels der Eigenschaft von Internodienpaaren, gegen Ende der Vegetationsperiode deutlich langsamer zu wachsen und damit "Jahresgrenzen" zu markieren (CREMER 1975) ist es möglich, auch noch für vollentwickelte Blätter das Alter zu bestimmen. Hierzu ist bekannt, daß etwa 60% aller Blätter in den ersten 2 Monaten nach Austrieb Ende Oktober zu wachsen beginnen und die jüngsten 40% in den folgenden 4 Monaten.

## 2.3 Messung des Blattgasausstausches und der Kohlenstoffdiskriminierung

Die verwendete Gaswechselmeßanlage, mittels derer sowohl gezielte Untersuchungen unabhängig vom Standortklima ausgeführt als auch der natürliche Blattgasausstausch im Felde registriert werden konnten, ist bereits bei KÜPPERS & al. (1987) detailliert beschrieben.

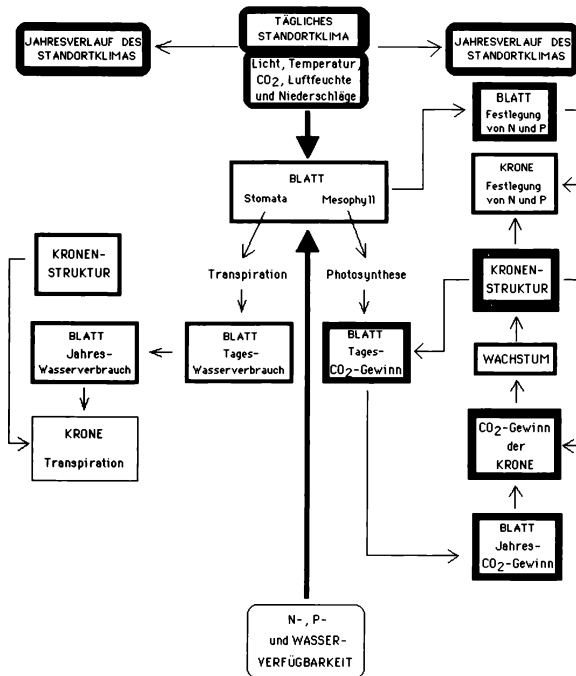
Die Kohlenstoffdiskriminierung,  $\delta^{13}\text{C}$ , ist im wesentlichen eine Folge der unterschiedlichen Affinität der Ribulosebis-Phosphat-Carboxylase-Oxygenase gegenüber  $^{12}\text{C}$  bzw.  $^{13}\text{C}$  (aber auch anderer Enzyme), so daß es in Abhängigkeit von der interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentration,  $c_i$ , bei niedrigem  $c_i$  zu einer etwas verminderten Diskriminierung von  $^{13}\text{C}$  kommt. Sie wird über das bei EHLERINGER & OSMOND (1991) angegebene Verfahren ermittelt. Da bei gegebenem Wasserdampf-Konzentrationsgradienten zwischen Blatt und Luft ( $\Delta w$ )  $c_i$  direkt die "water-use efficiency" (=WUE; Verhältnis von  $\text{CO}_2$ -Assimilation, A, zu Transpiration, E) über die Beziehung  $\text{WUE} = A/E = (c_a - c_i)/(1,6\Delta w)$  angibt, läßt sich aus  $\delta^{13}\text{C}$  bei konstantem  $\Delta w$  (was für beide Standorte sehr gut zutrifft) direkt das mittlere  $c_i$  und somit die WUE angeben (FARQUHAR & al. 1982). Je negativer  $\delta^{13}\text{C}$  umso niedriger ist die WUE.

## 2.4 Hochrechnungsschema für den C-Gewinn der Krone

In Abbildung 1 ist ein Schema wichtiger Beziehungen angegeben, die für eine Hochrechnung des C-Gewinnes von Messungen an einzelnen Blättern auf die Gesamtpflanze unverzichtbar sind. Bekanntlicherweise beeinflussen Nährelemente wie N und P und die Wasserverfügbarkeit, sofern sie limitieren oder im Überschuß vorhanden sind, die Physiologie des Blattes bezüglich Photosynthesekapazität und stomatärer Öffnungsweite. Bei beiden Arten waren N- und P-Gehalte nicht limitierend (nicht gezeigt) und die Wasserzustände ganzjährig ähnlich, so daß die im folgenden vorgestellten Ergebnisse nicht unmittelbar im Zusammenhang mit edaphischen Faktoren zu sehen sind.

Das tägliche Standortklima beeinflusst über Stomata (KÖRNER & COCHRANE 1985) und Mesophyll Transpirations- und Photosyntheserate und damit den Tageswasserverbrauch und Tages- $\text{CO}_2$ -Gewinn des Blattes; hierauf kann sich auch die Kronenstruktur auswirken. Die "Summe" aller Tagesklimata bestimmt im Jahresverlauf den Jahres-Wasserverbrauch bzw.  $\text{CO}_2$ -Gewinn, und letzterer schließlich über die Assimilatnutzung das Wachstum. Eine Festlegung von Nährstoffen interessiert in diesem Zusammenhang nicht, wir haben sie der Vollständigkeit halber eingefügt, zumal umfangreiches Datenmaterial vorliegt (bislang nicht publiziert). Es ist schwierig, an Einzelblatt-Messungen der Transpiration auf die gesamte Krone zu schließen (JARVIS & MCNAUGHTON 1986). Es ist aber möglich, aus  $\delta^{13}\text{C}$ -Analysen die Transpirationsverhältnisse der Arten relativ zueinander zu beurteilen.

Für eine Bilanzierung in der Krone wird angenommen - und durch Stichproben bestätigt - daß sich die C-Bilanzen der bei beiden Arten vertikal hängenden Blätter nicht wesentlich voneinander unterscheiden, denn zum einen sind die Kronen sehr lückig (Tab. 1), so daß sich keine Sonnen- und Schattenblätter unterscheiden lassen, zum anderen wirken sich Inklination und Azimuth nur bei hohen Einstrahlungen auf die Strahlungsabsorption aus; dann ist jedoch der 90% Lichtsättigungsbereich frühzeitig erreicht, und höhere Lichtintensitäten fördern die  $\text{CO}_2$ -Assimilation nicht mehr.

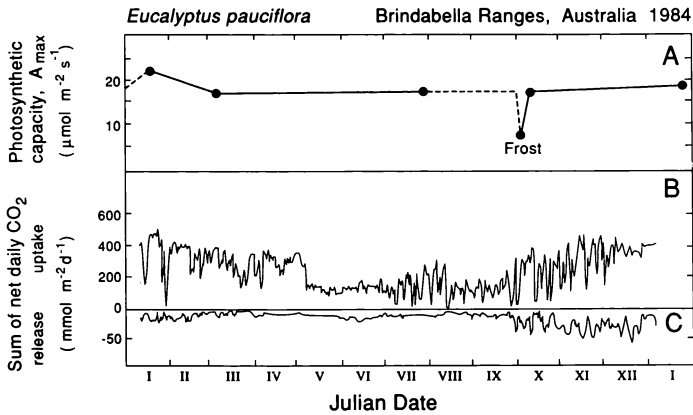


**Abb. 1:** Flow-chart for the estimation of seasonal C-gain and transpiration by an individual tree. CO<sub>2</sub> assimilation and transpiration follow diurnal variations in microclimate and may be modulated by water and nutrient availability as well as canopy architecture. Annual courses of climate and gas exchange are the integral over all daily courses. Bold faced boxes: measured but not yet evaluated, hatched boxes: evaluated. Further explanation in the text.

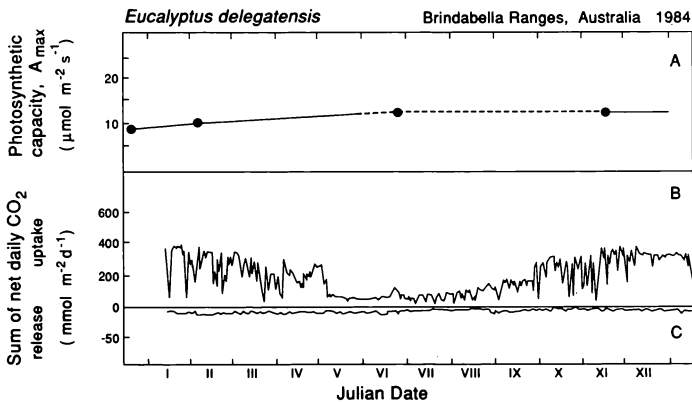
### 3. Ergebnisse und Diskussion

#### 3.1 Photosynthese-Kapazität und Jahresverlauf des täglichen CO<sub>2</sub>-Gewinns

In Abbildung 2, jeweils Graphik A, ist der Jahresverlauf der Photosynthese-Kapazität,  $A_{max}$ , zu erkennen, der unter optimalen (d.h. auch im Winter bei etwa 22°C Blattertemperatur liegenden) Bedingungen gemessen wurde. Sie kann ganzjährig nahezu gleichmäßig hoch bleiben und wird nur durch Fröste (Abb. 2.1A) vorübergehend erniedrigt, erholt sich anschließend schnell, sofern keine Frostschäden aufgetreten sind. Erkennbar ist, daß  $A_{max}$  bei *E. pauciflora* nahezu doppelt so hoch ist wie bei *E. delegatensis*, was aber nicht auf unterschiedliche Nährsalzversorgung oder Festlegung in den Blättern zurückgeführt werden kann. Als Folge unterscheiden sich auch die Jahresverläufe für CO<sub>2</sub>-Aufnahme am Tage (Abb. 2, jeweils B) und -Abgabe in der Nacht (Abb. 2, jeweils C). Die Unterschiede der C-Jahresbilanzen sind jedoch geringer als zwischen  $A_{max}$  (siehe Tab. 1), da nur selten - witterungsbedingt - volle Photosynthesekapazität erreicht wird und außerdem die Atmungs-"Verluste" mit größerem Tages-CO<sub>2</sub>-Gewinn ansteigen (Abb. 2.1B und 2.1C). Tagesschwankungen folgen überwiegend den täglichen Einstrahlungsdosen und der Tageslänge. Auch frostbedingte Einbrüche im CO<sub>2</sub>-Gewinn werden z.B. Ende September und Anfang Oktober beobachtet.



**Abb. 2.1:** Annual course of photosynthetic capacity (A), daily carbon gain in the light phase (B) and carbon losses at night (C) of *E. pauciflora*. Within a year 88,98 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> are assimilated and 5,9 mol m<sup>-2</sup> respired at night.

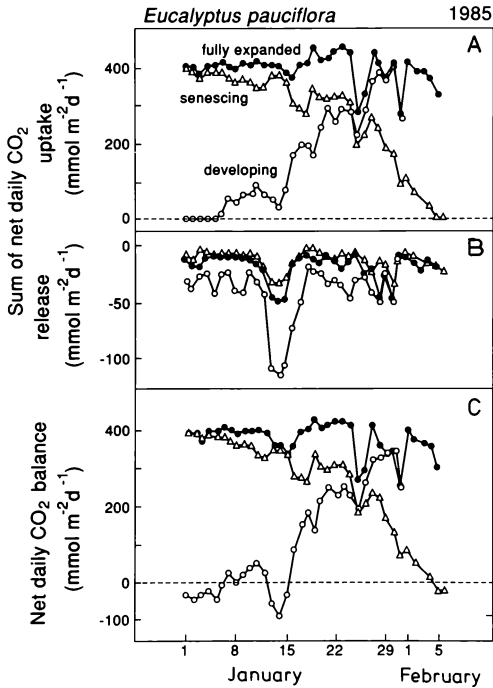


**Abb. 2.2:** As in Fig. 2.1 but for *E. delegatensis*. In one year 69,76 mol m<sup>-2</sup> are assimilated during the day and 2,75 mol m<sup>-2</sup> respired at night.

### 3.2 Der Einfluß des Blattalters auf den CO<sub>2</sub>-Gewinn und die Kohlenstoff-Diskriminierung

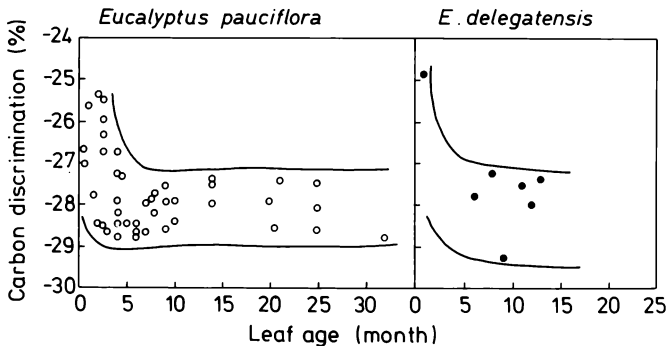
Die Blätter von *E. pauciflora* erreichen ein Blattalter von bis zu 3 Jahren und von *E. delegatensis* bis zu 2 Jahren, so daß gleichzeitig mehrere Blattkohorten unterschiedlichen Alters in den Kronen zu finden sind und ein Einfluß auf den Gasaustausch nicht ausgeschlossen werden kann. Beispielsweise waren in der Krone eines *E. pauciflora* "saplings" im Herbst 55% aller Blätter 0-jährig, 27% 1-jährig, 15% 2- und 3% 3-jährig. In der Krone eines jungen *E. delegatensis* fanden sich 68% 0-jährige, 30% 1-, 2% 2-jährige und keine älteren Blätter.

Abb. 3 zeigt gemessene und über einfache Modelle (KÜPPERS & SCHULZE 1985) ergänzte Tagessummen von CO<sub>2</sub>-Aufnahme (A) und Abgabe (B) mit den resultierenden Tagesbilanzen (C). Auf ein voll entfaltetes Blatt, das bereits überwintert hat, wirken sich hauptsächlich die täglichen Lichtschwankungen aus (z.B. um den 25. Feb.), während sowohl bei einem seneszenten wie auch austreibenden Blatt die Ontogenese über die Tagesbilanz entscheidet. Hohe Nachttemperaturen (um den 13. Feb.) verstärken zwar die CO<sub>2</sub>-Abgabe, führen aber nur bei einem austreibenden Blatt zu negativen Tagesbilanzen. Für den CO<sub>2</sub>-Gewinn im Jahr ist folglich der Zeitpunkt wichtig, zu dem ein Blatt austreibt oder seneszent wird. Demnach ist der höchste Jahres-CO<sub>2</sub>-Gewinn für vollentwickelte, überwinterte Blätter zu erwarten. Für alle Blattkohorten sind die Werte in Tab. 1 zusammengestellt. Werden diese mit der prozentualen Blatthäufigkeit in den Kohorten multipliziert, folgen die in Tab. 1 angegebenen blattaltersabhängigen Mittelwerte des Kohlenstoffgewinns von 79 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> für *E. pauciflora* bzw. 63 mol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> für *E. delegatensis*.



**Abb. 3:** Comparison of daily CO<sub>2</sub> uptake, release and daily net CO<sub>2</sub> balance of a fully expanded, a senescing and a developing leaf.

Mit zunehmendem Blattalter kann während der Entfaltungsphase ein Absinken von  $\delta^{13}\text{C}$ -Werten beobachtet werden (Abb. 4). Junge Blätter werden zunächst von der Mutterpflanze mit Kohlenhydraten versorgt; da dieser Kohlenstoff über Transportprozesse, auf- und abbauende Enzyme mehrfach C-diskriminiert worden sein kann, zeigen die Werte, weniger negativ, scheinbar höhere WUE an. Später erfolgt eine Ausdünnung dieser C-Anteile durch photosynthetisch erworbenen C. Da in älteren Blättern beider Arten keine Unterschiede in den Werten zu beobachten sind, ist eine gleichhohe WUE wahrscheinlich. Folglich dürfte *E. pauciflora* entsprechend seiner größeren CO<sub>2</sub>-Jahresbilanz im gleichen Verhältnis pro Blattflächeneinheit mehr transpirieren als *E. delegatensis*.



**Abb. 4:** Carbon discrimination,  $\delta^{13}\text{C}$ , as related to leaf age. The higher values in buds and young leaves are, most likely, a result of consecutive discriminations during build-up, break-down, storage and translocation rather than WUE.

### 3.3 Vergleich der Kohlenstoff-Akquisition und des Wachstums beider Eukalyptus-Arten

Wir haben auf beiden Standorten repräsentative, gesunde, sich normal entwickelnde "saplings" herausgegriffen, auf ihr Wuchsverhalten und die Größe ihrer Kohlenstoffbilanz hin untersucht. Ihr Wuchs und ihre produktionsbiologischen Daten sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Die hier betrachteten Individuen haben vergleichbare basale Stammdicke und Stammtrockenmasse, unterscheiden sich jedoch deutlich in der Wuchshöhe: Während *E. delegatensis* in nur 11 Jahren eine Höhe von 8,2 m erreicht, benötigt *E. pauciflora* für nur 6 m 20 Jahre, trotz höherer C-Jahresbilanz pro Blattfläche. Offensichtlich unterscheiden sich die Arten in ihrer Kohlenstoff-Allokation und damit in ihrer Wachstums-Ökonomie: *E. delegatensis* hat trotz geringeren Alters doppelt so viel Blattfläche aufgebaut. Aus mittlerer C-Jahresbilanz und der Kronen-Blattfläche folgt dann ein deutlich höherer C-Gewinn der Krone von *E. delegatensis*, trotz geringerer Photosynthesekapazität.

Bei *E. delegatensis* ist eine viel häufigere Selbstastung festzustellen, die baumförmigen Wuchs fördert. Demgegenüber hat *E. pauciflora* stärkeren Strauchcharakter, obwohl auch er als Baum wächst. Statt Höhenwuchs zu fördern, investiert er in die Ausbildung eines Lignotubers, einer hypogäischen Verdickung des Wurzelkopfes und Hypokotyls. Außerdem investiert er in eine 10-fach dickere Borke als *E. delegatensis*, die dem Kambium besseren Schutz vor extremen Temperaturen, sei es durch Feuer (GILL & ASHTON 1968) oder durch Fröste, bietet.

**Tab. 1:** Photosynthetic characteristics, annual carbon gain, canopy and growth parameters of selected mountainous eucalypts at natural growth conditions in the Brindabella Ranges.

	<i>Eucalyptus pauciflora</i> Sieb. ex Spreng. ssp. <i>pauciflora</i>	<i>E. delegatensis</i> R.T. Baker
highest observed photosynthetic capacity at ambient CO <sub>2</sub> partial pressure, A <sub>max</sub> (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	26	13
Annual carbon gain - leaves fully expanded	83	67
(mol m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )		
- 0-year-old	76	61
- senescing	80	64
- Mean depending on leaf age distribution in canopy	79	63
Basal stem diameter (cm)	11.0	9.2
Stem drymatter (kg)	4.71	4.91
Height (m)	6.01	8.20
Plant age (a)	20	11
Number of leaves in canopy	930	709
Total leaf area in canopy (m <sup>2</sup> )	1.93	4.35
Specific leaf weight (g m <sup>-2</sup> )	226	138
Mean leaf longevity (a)	2.5	1.5
Leaf area index (individual plant) (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> )	1.48	3.44
Leaf area index (stand) (m <sup>2</sup> m <sup>-2</sup> )	2	4
Insertion height of lowest branch (m)	2.8	5.3
Estimated canopy volume of individual (m <sup>3</sup> )	4.1	3.6
Leaf carbon balance in canopy (mol a <sup>-1</sup> )	152	273
Maximal shoot elongation (cm a <sup>-1</sup> )	27	70

### 3.4 Anpassungsvorteile unterschiedlicher Kohlenstoff-Allokation und -ökonomie

Wie gezeigt, unterscheiden sich die Arten in ihrer Photosyntheseleistung pro Blattfläche, hieraus läßt sich aber kein Konkurrenzvorteil ableiten. Ein ähnlich großer Abstand zwischen Blattphysiologie einerseits und ökologi-

schem Verhalten andererseits konnte bereits im Zusammenhang mit Verdrängungsphänomenen von Arten während sekundärer Waldsukzessionen nachgewiesen werden (BAZZAZ 1979; KÜPPERS 1984, 1985, KOIKE 1987). Im Gegenteil, die Art mit höherer Photosyntheseleistung verliert im Höhenwachstum. Da *E. delegatensis* sowohl eine höhere Blattfläche pro Krone als auch pro Bestandesfläche aufbaut (Tab. 1), kann er *E. pauciflora* erfolgreich beschatten. Letzterer ist nicht schattentolerant - er wirft künstlich mit Beuteln beschattete Blätter ab (nicht gezeigt) - und verschwindet normalerweise aus dem Unterwuchs eines *E. delegatensis* - Hochwaldes. Demgegenüber dienen ihm Borke und Lignotuber als Schutz vor extremen Temperaturen, so daß *E. pauciflora* auf exponierten Standorten aufkommen kann, auf denen die andere Art vollkommen ausfällt. Offensichtlich liefern unterschiedliche C-Allokationsmuster eine Erklärung für die Unfähigkeit der Arten, sich in ihren Populationen zu durchmischen. Scharfe Feurgrenzen (und auch Frostgrenzen in "frost hollows") dürften Ursachen für die scharfen Populationsgrenzen sein. Unterschiedliche C-Allokation und -Ökonomie hat in den von diesen Arten dominierten Wäldern sogar landschaftökologische Konsequenzen: Unterschiedliche Blattflächenindizes führen zu unterschiedlicher Interzeption und Laubstreubildung, was sich auf den Oberflächenabfluß von Niederschlägen und Feuerintensität und damit auch auf die Erosion auswirkt.

## Danksagung

Die Untersuchungen wurden zum einen durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglicht (M.K.), durch ein "Visiting Fellowship" der RSBS, ANU (M.K. in 1990) initiiert durch Dr. I.R. Noble, Prof. G.D. Farquhar, und ein DAAD-Doktorandenstipendium (315/901/512/0) für B.I.L. Küppers. Der größte Teil des hier dargestellten Materials wurde während eines "Postdoctoral Fellowships" (M.K.) der RSBS und CSIRO erhoben und initiiert durch Prof. I.R. Cowan, Prof. R.O. Slatyer, Dr. J.J. Landsberg (Canberra) und Prof. S. Linder (jetzt Uppsala). Karl Grigulis (Canberra) und Dr. Y. Wang (Melbourne) unterstützten uns dankenswerterweise bei den Biomasseerhebungen und Z. Rokzandic (Canberra) bei den  $\delta^{13}\text{C}$ -Analysen.

## Literatur

- BAZZAZ, F.A., 1979: The physiological ecology of plant succession. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 351-371.
- BOLAND, D.J., BROOKER, M.I.H., CHIPPENDALE, G.M., HALL, N., HYLAND, B.P.M., JOHNSTON, R.D., KLEINIG, D.A. & J.D. TURNER, 1984: Forest trees of Australia. - CSIRO, Nelson.
- CREMER, K.W., 1975: Temperature and other climatic influences on shoot development and growth of *Eucalyptus regnans*. - Aust. J. Bot. 23: 27-44.
- EHLERINGER, J.R. & C.B. OSMOND, 1991: Stable isotopes. - In: PEARCY, R.W., EHLERINGER, J., MOONEY, H.A. & P.W. RUNDEL, (eds.): Plant physiological ecology - field methods and instrumentation: 281-300. - Chapman & Hall, London.
- FARQUHAR, G.D., O'LEARY, M.H. & J.A. BERRY, 1982: On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. - Aust. J. Plant Physiol. 9: 121-137.
- GILL, A.M. & D.H. ASHTON, 1968: The role of bark type in relative tolerance to fire of three Central Victorian eucalypts. - Aust. J. Bot. 16: 491-498.
- JARVIS, P.G. & K.G. MCNAUGHTON, 1986: Stomatal control of transpiration: Scaling up from leaf to region. In: MACFADYEN, A. & E.D. FORD, (eds.): Advances in ecological research. - Academic Press, London.
- KOIKE, T., 1987: Photosynthesis and expansion in leaves of early, mid and late successional tree species, birch, ash and maple. - Photosynthetica 21: 503-508.
- KÖRNER, C. & P.M. COCHRANE, 1985: Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. - Oecologia 66: 443-455.
- KÜPPERS, M., 1984: Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. I. Photosynthetic characteristics. - Oecologia 64: 332-343.
- KÜPPERS, M., 1985: Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. IV. Growth form and partitioning. - Oecologia 66: 343-352.
- KÜPPERS, M. & E.-D. SCHULZE, 1985: An empirical model of net photosynthesis and leaf conductance for the simulation of diurnal courses of  $\text{CO}_2$  and  $\text{H}_2\text{O}$  exchange. - Aust. J. Plant Physiol. 12: 513-526.
- KÜPPERS, M., SWAN, A.G., TOMPKINS, D., GABRIEL, W.C.L., KÜPPERS, B.I.L. & S. LINDER, 1987: A field portable system for the measurement of gas exchange of leaves under natural and controlled conditions: examples with field-grown *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. ssp. *pauciflora*, *E. behriana* F. Muell. and *Pinus radiata* R. Don. - Plant Cell Environ. 10: 425-435.
- SHUGART, H.H., 1984: A theory of forest dynamics. - Springer Verlag, New York/Berlin.

SLATYER, R.O. & P.A. MORROW, 1977: Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. - I. Seasonal changes under field conditions in the snowy mountains area of south-eastern Australia. - Aust. J. Bot. 25: 1-20.

### **Adressen**

PD Dr. Manfred Küppers, Dipl.-Biol. Barbara I.L. Küppers, Institut für Botanik, THD, D-W-6100 Darmstadt  
in Kooperation mit  
Research School of Biological Sciences, The Australian National University, GPO Box 475, Canberra City,  
ACT 2601, Australia  
und  
CSIRO, Division of Forest Research, GPO Box 4008, Queen Victoria Terrace, Canberra City, ACT 2600  
Australia

Carlien Godkin, CSIRO, Division of Forest Research, GPO Box 4008, Queen Victoria Terrace, Canberra City,  
ACT 2600, Australia



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [22\\_1993](#)

Autor(en)/Author(s): Küppers Manfred, Küppers Barbara I. L., Godkin  
Carlien

Artikel/Article: [Kohlenstoff-Akquisition und Wachstumsstrategien zweier konkurrierender Eucalyptus - Arten auf einem hochmontanen Standort in Australien 423-430](#)