Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 124 (1973)

Heft: 6

Artikel: Zum winterlichen Gaswechsel unbelaubter Sprossachsen

Autor: Keller, T. / Beda-Puta, H.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-767441

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 06.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Zum winterlichen Gaswechsel unbelaubter Sprossachsen

Oxf.: 161.2 : 161.32 : 161.16

Von *Th. Keller* und *H. Beda-Puta*

Eidg. Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf

1. Einleitung

Immer wieder taucht die Frage auf, ob die Forstpflanzen auch im Winter zur Stoffproduktion befähigt seien. Es betrifft dies vor allem immergrüne Arten (Nadelbäume). Das Thema ist in der Schweiz bereits 1929 von *Gut* erstmals bearbeitet worden. In der Zwischenzeit haben sich zahlreiche Untersuchungen damit befasst (vgl. *Kozlowski* und *Keller,* 1966). Langfristige Untersuchungen über den Gewichtsverlauf von Koniferensämlingen im Winter an der norwegischen Küste (Golfstrom) liegen von *Hagem* (1947, 1962) vor, und im (relativ milden) Winter von Nordkarolina (USA) mass *Perry* (1971) an *Pinus taeda*-Sämlingen eine Gewichtszunahme um 68 % in der Periode vom 20. Dezember bis 25. März.

Das in der Rinde vorhandene Chlorophyll soll sogar unbelaubte Sprosse befähigen, im Winter photosynthetisch aktiv zu sein. *Schaedle* und *Foote* (1971) zitieren Arbeiten, wonach die Photosynthese der Rinde gar die Aspe befähigen soll, an klimatisch ungünstigen Standorten auszuharren, und nach diesen Autoren soll die Rinden-Photosynthese vor allem im Frühjahr und Herbst einen signifikanten Beitrag zum Kohlehydratstoffwechsel der Aspe leisten. Perry (1971) stellte an unbelaubten Sämlingen von *Liquidambar styraciflua* sogar eine 42prozentige Gewichtszunahme im Zeitraum vom 20. Dezember bis 1. April fest.

Aufgrund unserer Untersuchungen an Nadelbaumarten (Keller, 1965, 1970) war zu bezweifeln, dass die klimatischen Verhältnisse des schweizerischen Mittellandes eine derartige Stoffproduktion erlauben würden. Da jedoch keinerlei Untersuchungsergebnisse für winterkahle Arten aus klimatisch gleichartigen Verhältnissen vorlagen, entschlossen wir uns zur vorliegenden Arbeit. Insbesondere galt es, allfällige Stoffgewinne durch Photosynthese in Beziehung zu setzen zur Atmung von Spross und Wurzelwerk. Ausserdem sollte der winterliche Wasserverlust (Rindentranspiration) verfolgt werden, der zur Vertrocknung der Triebe führen kann. Diese Rindentranspiration war mit der Transpiration immergrüner Koniferen zu vergleichen.

2. Material und Methodik

Im November 1971 wurden die Versuchspflanzen im Verschulgarten ausgehoben. Nachdem das Wurzelwerk sauber gewaschen worden war, wurden die Pflanzen in mit reinem Quarzsand gefüllte PVC-Töpfe (Wurzelküvetten; vgl. Keller, 1968) vertopft. Es wurden folgende Pflanzen verwendet:

20 3jährige (1/2) Sudetenlärchen (die Endtriebe mussten um etwa 25 cm gekürzt werden),

40 1jährige Aspenpfropflinge (je 2 Pflanzen/Topf), auf etwa 80 cm Länge gekürzt,

80 1jährige Sämlinge der amerikanischen Esche *(Fraxinus americana)* (je 4 Pflanzen/Topf).

Tabelle 1

Art	*Spross*		*Jahrestriebe (Trockengewicht)*		*Sprossachse (Trockengewicht) ohne Rinde*	*Rinde (Trockengewicht)*
	Länge cm	*Φ cm*	*g 1970*	*g 1971*	*g*	*g*
Lärche	67,4	—	18,7	10,6	—	—
Aspe	81,3	0,69	—	37,6	23,2	14,4
Esche	31,6	0,11	—	4,9	2,6	2,3

Tabelle 1 enthält charakteristische Durchschnittszahlen der Versuchspflanzen (nach Versuchsabschluss ermittelt).

Für die vergleichenden Transpirationsmessungen wurden verwendet:

10 3jährige Sudetenlärchen (1/2), etwa 75 cm hoch,

10 8jährige Arven (2/6), etwa 25 cm hoch,

10 5jährige Bergföhren (2/3), etwa 17 cm hoch.

Die Pflanzen waren während der Versuchsperiode (Dezember 1971 bis Ende März 1972) in einem offenen, ungeheizten Glashaus untergebracht (Schutz vor Niederschlägen). Sie wurden am Vorabend vor einer Messung jeweils ins Labor verbracht, so dass sie vor der Gaswechselmessung mindestens 16 h bei + 16 °C (± 2 °C) gestanden hatten. Dies gewährleistete einigermassen einheitliche Ausgangsbedingungen (unabhängig von den Aussentemperaturen). Da die Aussentemperaturen — 8 °C nicht unterschritten, dürfte diese Verweilzeit in der Wärme genügen, um die Rindenzellen zu aktivieren. Perry (1971) vermochte an Laubbaumzweigen, welche Nachttemperaturen von —7 °C ausgesetzt gewesen waren, schon nach wenigen Stunden im Labor aktive Photosynthese zu messen. Nach *Schwarz* (1971)

benötigen Koniferen etwas längere Aktivierungszeiten (je nach Temperaturminimum).

Jeweils Mitte Dezember, Januar, Februar und März wurden von den Versuchspflanzen Wurzelatmung, Sprossatmung und «Nettoassimilation» sowie Transpiration bei 10 und 40 kLux ($\sim$ 0,1 bzw. 0,4 cal $\cdot$ cm^{-2} $\cdot$ min^{-1}) gemessen. Die vergleichenden Transpirationsmessungen an Immergrünen (Dunkelheit und 40 kLux) wurden am 29. 2. / 1. 3. durchgeführt. Bei der Märzmessung begannen die Lärchen bereits zu treiben (2 bis 3 mm lange Nadeln), wogegen Aspe und Esche äusserlich noch im Ruhezustand verharrten.

Die Gaswechselmessung erfolgte mit URAS-Gasanalysatoren nach der früher beschriebenen Methodik (Keller, 1966, 1968). Die Höhe der Sprossküvetten (Plastiksack mit 0,05 mm Wandstärke) wurde der Pflanzengrösse angepasst und schwankte zwischen 50 und 100 cm. Dementsprechend wurde der Luftdurchsatz zwischen 3 und 4 l/min variiert. Die Wurzelküvetten wurden mit befeuchteter Luft (6 l/min) durchgespült, bis die CO_2-Konzentration im Messbereich lag. Die Messung der Wurzelatmung erfolgte bei einem Luftdurchsatz von 2 bis 4 l/min und bei Temperaturen von 14,5 bis 17 °C (je nach Messdatum). Die Lufttemperatur in den Sprossküvetten betrug bei Dunkelheit 18 bis 21,5 °C, bei 40 kLux 22 bis 29 °C (Extremwerte aller Messdaten). Als Lichtquelle diente eine Osram-Xenon-Hochdrucklampe (6000 Watt). Sämtliche Transpirationswerte bei 40 kLux wurden auf ein Dampfdrucksättigungsdefizit (DDSD) von 20 mm Hg bezogen (Keller, 1968). Die Chlorophyllbestimmung erfolgte in 80 % Aceton nach *Ziegler* und *Egle* (1965).

3. Resultate

3.1 CO_2-Gaswechsel des Sprosses

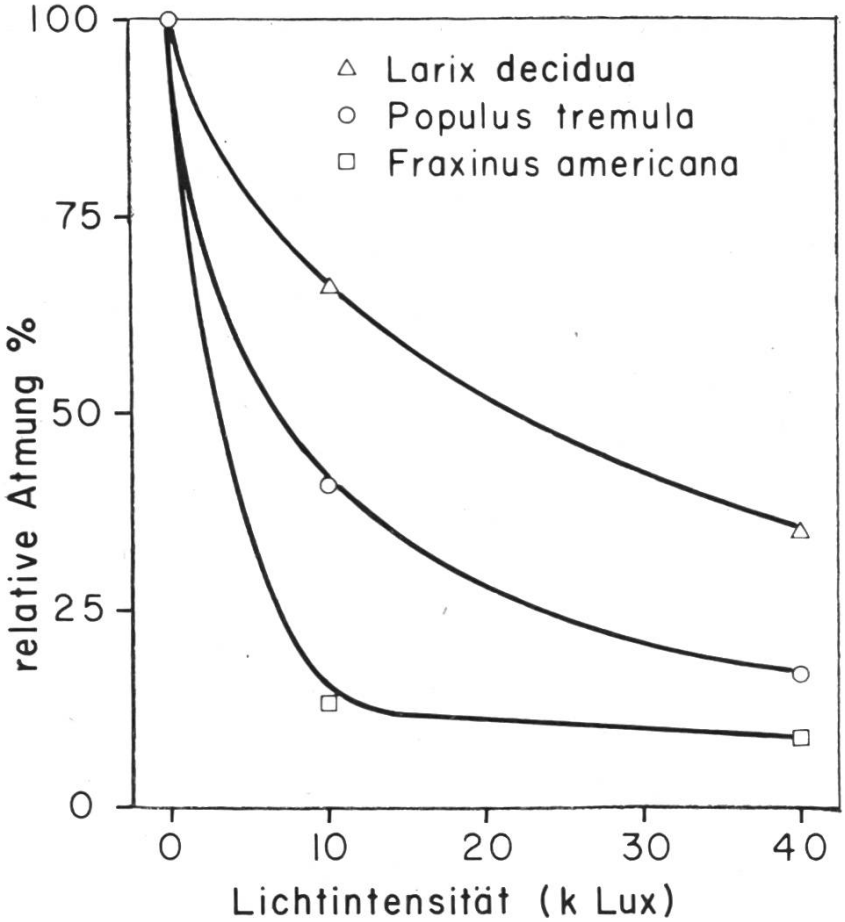
In Tabelle 2 sind die ermittelten Werte zusammengestellt, und zwar handelte es sich durchweg um CO_2-Abgabe. Die Atmung überwog stets, das heisst, der Kompensationspunkt (Assimilation = Atmung) wurde niemals überschritten, sondern nur von der Esche im Januar bei 10 kLux erreicht. Mit $\triangle$ (0/40) wird die Assimilationsleistung berechnet, unter der Annahme, die Lichtatmung entspreche der Dunkelatmung. Es kam jedoch in keinem Fall zu einer Netto-Assimilation, also zu einem CO_2-Gewinn.

Zu diesen Ergebnissen ist zu bemerken, dass sie unter günstigeren Temperaturbedingungen erzielt wurden als jeweils im Freiland herrschten. Im Freiland wären die Resultate somit vermutlich eher noch ungünstiger (bezüglich CO_2-Bilanz) ausgefallen. Allerdings ist zuzugeben, dass bei erhöhten Temperaturen auch die Atmung zunimmt (etwa Verdoppelung mit Temperaturzunahme um 10 °C). Immerhin ist zu bemerken, dass Perry (1971) unter ähnlichen Bedingungen (25 °C; 0,12 cal $\cdot$ cm^{-2} $\cdot$ min^{-1}) dennoch Nettoassimilation von Borken zu messen vermochte.

Tabelle 2. CO_2-Gaswechsel (CO_2-Abgabe) der Sprosse im Winter (mg $CO_2 \cdot h^{-1}$ pro Pflanze)

Art	*Lichtstärke*	*Dezember*		*Januar*		*Februar*		*März*	
		mg · h⁻¹	*%*	*mg · h⁻¹*	*%*	*mg · h⁻¹*	*%*	*mg · h⁻¹*	*%*
Lärche	0 kLux	5,65	100	6,15	100	3,30	100	11,00	100
	10	1,45	26	1,35	22	2,45	74	6,10	56
	40	0,90	16	1,25	20	0,45	14	6,10	56
	Δ (0/40)	4,75	84	4,90	80	2,85	86	4,90	44
Aspe	0	6,65	100	5,85	100	—		7,60	100
	10	4,15	63	3,90	67	—		5,25	69
	40	2,15	32	1,65	28	—		3,45	45
	Δ (0/40)	4,50	68	4,20	72	—		4,15	55
Esche	0	—		3,05	100	3,00	100	3,35	100
	10	—		0,00	0	0,55	18	0,75	22
	40	—		0,10	3	0,40	13	0,35	10
	Δ (0/40)	—		2,95	97	2,60	87	3,00	90

Abbildung 1. Einfluss der Lichtintensität auf die relative Atmung unbelaubter Sprossachsen im Winter. (Die Signaturen für Larix und Populus sind verwechselt worden.)



In Abbildung 1 wird für drei Wintermonate die durchschnittliche CO_2-Abgabe im Licht in Prozenten der Dunkelatmung ausgedrückt (Lärche: Dezember bis Februar, da der Märzwert bereits durch das Austreiben der Knospen beeinflusst war; Aspe: Dezember, Januar, März, weil die Februarmessung ausfiel; Esche: Januar bis März, weil die Dezembermessung ausgefallen war). Die Differenz zur Dunkelatmung gibt einen groben Anhaltspunkt, wieviel CO_2 im Licht reassimiliert wurde (wodurch der Stoffverlust vermindert wurde). Aus Abbildung 1 geht hervor, dass die Aspe von den drei untersuchten Arten die geringste Fähigkeit aufwies, die CO_2-Abgabe zu drosseln. Auch im Bereich relativ schwachen Lichtes (10 kLux), mit noch geringer Erwärmung (1 bis 4 °C) gegenüber Dunkelheit, sank die Atmung bei der Aspe nur um einen Drittel, bei der Lärche dagegen um 60 % und bei der amerikanischen Esche gar um mehr als $^4/_5$. Diese Unterschiede können übrigens nicht auf unterschiedliche Chlorophyllgehalte der Rinde zurückgeführt werden, denn die Aspe besass mit 1,24 mg/g Rinde mit Abstand am meisten Chlorophyll (Esche: 0,74 mg/g Rinde; Lärche: 0,49 mg/g Rinde + Holz). Die Ursache könnte dagegen anatomisch-histologisch bedingt sein, da ein Korkgewebe mit relativ geringer Lichtdurchlässigkeit über dem chlorophyllhaltigen Parenchym liegt. Übrigens fanden Schaedle und Foote (1971), dass auch bei der amerikanischen Aspe die Rindenatmung die Assimilation im Bereich 10 bis 35 °C und 0 bis 3000 ftc ($\sim$ 0 bis 30 kLux) stets wesentlich übertraf. Der Lärche seien Resultate von *Ludlow* und *Jarvis* (1971) gegenübergestellt. Diese Autoren stellten an entnadelten Sitkafichtensämlingen im Oktober fest, dass die Atmung bis in den Bereich mittleren Lichtes ($>$150 W · m^{-2}) überwog.

Der starke Anstieg der Lärchenatmung im März (Tabelle 2) dürfte auf den Knospenaustrieb zurückzuführen sein. An anderen Nadelbaumarten war festgestellt worden, dass im Zeitpunkt des Knospenaustriebs vorübergehend eine starke Atmungssteigerung auftritt (*Neuwirth,* 1959; Keller, 1966).

Die relativ geringe Atmungsintensität pro g Rinde bei der Aspe (0,44 mg · h^{-1} gegenüber 1,39 mg · h^{-1} bei der Esche), lässt sich damit erklären, dass die Aspenrinde durch schweres, aber physiologisch inaktives Gewebe beschwert ist. So fanden sich gut ausgebildete Sklereiden vor*.

Im Gegensatz zu den winterkahlen Arten vermochten die immergrünen Arten Arve und Bergföhre bei der Vergleichsmessung Anfang März (40 kLux, $\sim$ 0,4 cal · cm^{-2} · min^{-1}) beachtliche CO_2-Mengen zu assimilieren:

Lärche	— 0,14 mg CO_2 · g^{-1} · h^{-1}	
Arve	+ 1,77 mg CO_2 · g^{-1} · h^{-1}	auf Nadelgewicht bezogen.
Bergföhre	+ 1,50 mg CO_2 · g^{-1} · h^{-1}	

* Wir danken Herrn Dr. F. Schweingruber für die mikroskopischen Präparate.

Die höhere Assimilationsleistung der Arve hängt möglicherweise mit ihrem höheren (im Vergleich zur Bergföhre) Chlorophyllgehalt der Nadeln zusammen:

Arve 2,40 mg Chlorophyll · g^{-1} (Trockensubstanz)
Bergföhre 2,21 mg Chlorophyll · g^{-1} (Trockensubstanz)

Die Koniferennadeln besassen somit pro g Trockensubstanz gerade etwa doppelt soviel Chlorophyll wie Aspenrinde, etwa dreimal soviel wie Eschenrinde und etwa 4- bis 5mal soviel wie Lärchentriebe.

3.2 Wurzelatmung

Aus Tabelle 3 geht hervor, dass sich die drei Arten in ihrer Wurzelatmung wesentlich unterschieden. Bei Lärche (und Aspe) fiel die Wurzelatmung vom Dezember zum Februar stark ab und nahm dann wieder etwas zu. Die Zunahme dürfte mit der Neubildung von Wurzelspitzen kurz vor dem Austreiben zusammenhängen. Demgegenüber blieb die Wurzelatmung der Esche ziemlich konstant, treibt diese Art doch im Vergleich zu den beiden anderen Arten recht spät aus.

Tabelle 3. Wurzelatmung (mg CO_2) pro Pflanze im Dunkeln (Stundendurchschnitt)

Art	*Dezember*	*Januar*	*Februar*	*März*
Lärche	9,05	8,15	5,05	6,45
Aspe	16,15	15,50	—	12,45
Esche	—	2,05	1,80	1,85

Bei der Esche war die Wurzelatmung durchweg etwas geringer als die Sprossatmung (Tabelle 2), im Gegensatz zur Aspe mit etwa doppelter Wurzelatmung (im Vergleich zur Sprossatmung). Auch bei der Lärche übertraf die Wurzelatmung die Sprossatmung, ausgenommen im März, dem Zeitpunkt des Knospenaustriebs.

Soll die Rindenassimilation zu einem Stoffgewinn führen, wie er von Perry (1971) festgestellt wurde, so muss sie einen tüchtigen Überschuss über die eigene Atmung erarbeiten. Es ist ja zu berücksichtigen, dass die Wurzelatmung tags *und* nachts Reservestoffe verbraucht. Allerdings ist zuzugeben, dass die Wurzelatmung durch die relativ hohe Bodentemperatur (14,5 bis 17 °C) stimuliert wurde.

3.3 Transpiration

In Tabelle 4 sind die Transpirationswerte pro g Trockensubstanz bei 40 kLux zusammengestellt. Daraus geht hervor, dass die Esche relativ trans-

pirationsfreudig war, wogegen die Aspe eine sehr geringe Transpiration aufwies. Dies dürfte mit der Rindenanatomie und einer gutausgebildeten Wachsschicht zusammenhängen. Die Lärche verhielt sich intermediär, bis mit dem Knospenaustrieb die Transpiration sprunghaft anstieg.

Tabelle 4. Transpiration bei 40 kLux (mg $H_2O \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$), DDSD 20 mm Hg

Art	*Januar*	*Februar*	*Vergleichs-messung*	*März*	*h*
Lärche	4,0	4,6	—	10,1	89
Aspe	1,8	2,8	—	2,7	230
Esche	6,3	8,2	—	15,1	56
Lärche	—	—	6,0	—	96
Arve	—	—	101,0	—	5,5
Bergföhre	—	—	135,0	—	4,0

Die Vergleichsmessung zeigt, dass die immergrünen Arten erwartungsgemäss ein Vielfaches der winterkahlen Arten transpirieren. Die Kolonne h von Tabelle 4 gibt an, wie viele Stunden die Transpiration mit der gemessenen Intensität aufrechterhalten werden könnte, bis der gesamte im Spross (Holz, Rinde und Nadeln) vorhandene Wasservorrat völlig erschöpft wäre. Diese theoretische Zahl zeigt den Unterschied zwischen Immergrünen und unbelaubten Sprossen sehr drastisch.

4. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

1. Vertopfte Lärchen, Aspen und amerikanische Eschen wurden im winterkahlen Zustand (Dezember bis März) wiederholt im Labor auf ihren Gaswechsel (Assimilation, Transpiration, Wurzel- und Sprossatmung) untersucht und Ende Februar mit vertopften Arven und Bergföhren verglichen. Zwischen den Messungen waren die Pflanzen in einem offenen Gewächshaus Freilandtemperaturen ausgesetzt.

2. Zu keinem Messzeitpunkt konnte weder in Stark- noch in Schwachlicht eine Nettoassimilation der winterkahlen Pflanzen gemessen werden (Tabelle 2). Nur bei der Esche wurde der Kompensationspunkt (Assimilation = Atmung) beinahe erreicht, das heisst bei 40 kLux sank die Sprossatmung auf etwa 10 % der Dunkelatmung (bei Lärche auf etwa 15 %, bei Aspe auf etwa 35 %) (Abbildung 1).

3. Bei Lärche und Aspe ist die Wurzelatmung grösser als die Sprossatmung, bei Esche etwas kleiner, so dass die CO_2-Bilanz mit einem weiteren Negativposten belastet wird.

4. Aufgrund dieser Resultate ist nicht anzunehmen, dass unter den klimatischen Bedingungen des schweizerischen Mittellandes diese winterkahlen Baumarten (im Gegensatz zu Immergrünen) an günstigen Tagen während der Vegetationsruhe eine positive CO_2-Bilanz erreichen können. Ein Gewichtszuwachs während der unbelaubten Zeit liegt vollends ausser Betracht.

5. Die Transpirationsverluste der winterkahlen Arten sind ebenfalls sehr bescheiden, ganz besonders im Vergleich zu immergrünen Koniferen (Tabelle 4).

Abschliessend danken wir allen, die uns bei dieser Arbeit unterstützt haben, insbesondere Herrn *S. Marjanovic,* für die Betreuung der Gaswechselmessungen.

Résumé

L'échange gazeux hivernal des pousses nues

L'échange gazeux (assimilation, transpiration, respiration des racines et des pousses) de mélèzes, de trembles et de frênes américains en pots à l'état hivernal nu (décembre—mars) a été mesuré en laboratoire à plusieurs reprises et, à fin février, comparé avec celui d'aroles et de pins de montagne. Entre les mesurages, les plantes se trouvaient en serre froide ouverte aux températures extérieures.

A aucun moment, au cours de ces mesurages, une assimilation nette des plantes nues n'a pu être enregistrée, soit sous un fort éclairage, soit sous une lumière faible (tabl. 2). Seul le frêne atteignit presque le point de compensation (assimilation = respiration), c'est-à-dire que sous 40 k-lux la respiration des pousses baissa jusqu'à près de 10 % de la respiration nocturne (mélèze environ 15 %, tremble environ 35 %) (fig. 1).

La respiration des racines du mélèze et du tremble est plus forte que celle des pousses, chez le frêne légèrement moindre; par conséquent, le bilan CO_2 est grevé d'un poste négatif de plus.

En raison de ces résultats, il n'est pas probable que dans les conditions climatiques du plateau suisse, ces espèces dénudées en hiver (au contraire des plantes à feuilles persistantes) puissent atteindre par temps favorable un bilan CO_2 positif pendant la période de repos hivernal. Une augmentation de poids alors que les plantes sont dénudées est tout à fait hors de considération.

Les pertes d'eau, par transpiration, des espèces dépouillées de feuilles en hiver sont également très modestes, tout particulièrement en comparaison des conifères à verdure persistante. *Traduction: S. Kobert*

Gut, C. R., 1929: Le gaz carbonique dans l'atmosphère forestière. Büchler, Bern, 112 pp.

Hagem, O., 1947: The dry matter increase of coniferous seedlings in winter. Meddel. Vestlandets Forstl. Forsøksstasjon *26:* 7—275

Hagem, O., 1962: Additional observations on the dry matter increase of coniferous seedlings in winter. Meddel. Vestlandets Forstl. Forsøksstasjon *37* (5)

Keller, Th., 1965: Über den winterlichen Gaswechsel der Koniferen im schweizerischen Mittelland. Schweiz. Z. Forstwesen *116:* 719—729

Keller, Th., 1966: Über den Einfluss von transpirationshemmenden Chemikalien (Antitranspirantien) auf Transpiration, CO_2-Aufnahme und Wurzelwachstum von Jungfichten. Forstwiss. Cbl. *85:* 65—79

Keller, Th., 1968: Die Wirkung einer Bodenabdeckung (Mulchung) im Forstpflanzgarten auf den Gaswechsel junger Fichten. Forstwiss. Cbl. *87:* 1—8

Keller, Th., 1970: Über die Assimilation einer jungen Arve im Winterhalbjahr. Bündnerwald *23:* 49—54

Kozlowski, Th. T., Keller, Th., 1966: Food relations of woody plants. Botan. Review *32:* 293—382

Ludlow, M. M., Jarvis, P. G., 1971: Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* [Bong.] Carr.). J. appl. Ecol. *8:* 925—953

Neuwirth, G., 1959: Der CO_2-Stoffwechsel einiger Koniferen während des Knospenaustriebes. Biol. Zbl. *78:* 559—584

Perry, Th. O., 1971: Winter-season photosynthesis and respiration by twigs and seedlings of deciduous and evergreen trees. Forest Sci. *17:* 41—43

Schaedle, M., Foote, K. C., 1971: Seasonal changes in the photosynthetic capacity of Populus tremuloides bark. Forest Sci. *17:* 308—313

Schwarz, W., 1971: Das Photosynthesevermögen einiger Immergrüner während des Winters und seine Reaktivierungsgeschwindigkeit nach scharfen Frösten. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *84:* 585—594

Ziegler, R., Egle, K., 1965: Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. I. Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyll-Bestimmung. Beiträge Biol. Pflanzen *41:* 11—37