

FID Biodiversitätsforschung

Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Die Leistungsfähigkeit der CO₂-Assimilation höherer Pflanzen unter
Laboratoriumsbedingungen und am natürlichen Standort

Larcher, Walter

1963

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im
Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten
Identifikator:

urn:nbn:de:hebis:30:4-92883

Die Leistungsfähigkeit der CO_2 -Assimilation höherer Pflanzen unter Laboratoriumsbedingungen und am natürlichen Standort

VON

WALTER LARCHER, Innsbruck

Damit eine Pflanze im Überschuß Kohlenstoff binden kann, genügen schon wenig Licht, Wasser und CO_2 . Hohe und höchste Kohlenstoffausbeute dagegen ist nur bei günstigster Dosierung aller Außenfaktoren möglich, und auch dann nur, wenn die inneren Voraussetzungen wie Entwicklungs- und Aktivitätszustand, Vorleben, Ausprägung und Chlorophyllgehalt der Pflanze und ihrer Assimilationsorgane diese begünstigen. Denn erst das richtige Maß und das harmonische Zusammenspiel aller äußeren und inneren Assimilationsbedingungen sichern die maximale Leistung. Unterschwelligkeit oder Überangebot schon eines einzelnen Faktors setzen den Assimilationsertrag herab.

1. Maximale Assimilation unter Laboratoriums-Bedingungen

Um das Äußerste an photosynthetischer Leistung aus einer Pflanze herauszuholen, müssen alle Umweltsfaktoren, *insbesondere auch der CO_2 -Gehalt der Luft*, optimal bemessen sein. Praktisch ist das nur unter Laboratoriumsbedingungen möglich.

Bei überhöhtem CO_2 -Gehalt der Atmosphäre (bei 0,1 bis 0,15 Volumprozent) und auch sonst optimalen Assimilationsbedingungen sind Krautpflanzen sonniger Standorte imstande bis 25 bis 40 mg CO_2 pro dm^2 (doppelt) und Stunde oder rund 120 bis 160 mg CO_2 pro Gramm Trockengewicht und Stunde zu binden (Übersicht bei RABINOWITCH 1951, S. 990 und 991; neuere Literatur: PONOMAREVA 1960, NAABER und ZAKHARIANTZ 1961, GLAGOLEVA 1962, GAASTRA 1962). Davon gehen allerdings 1 bis 3 % durch gleichzeitige Atmung wieder verloren.

2. Die CO_2 -Assimilation unter Optimalbedingungen und bei natürlichem CO_2 -Gehalt der Luft

In der Natur ist CO_2 -Mangel der regelmäßig begrenzende Faktor. Unter natürlichen Verhältnissen erreichen die leistungsfähigsten Pflanzen nur mehr Brutto-Assimilationsraten um höchstens 15 bis 16 mg CO_2 pro dm^2 (doppelt) und Stunde oder 55 bis 61 mg CO_2 pro Gramm Trockengewicht und Stunde, also die Hälfte bis ein Drittel der Ausbeute bei reichlicher CO_2 -Zufuhr.

Im einzelnen liefern die verschiedenen Pflanzenarten und ökologischen Gruppen sehr unterschiedliche Assimilationserträge. Dank vierzigjähriger gezielter Assimilationsforschung im Laboratorium seit LUNDEGÄRDH, BOYSEN-JENSEN, MÜLLER, HARDER, und im Freiland seit STÄLFELT, STOCKER und

KOSTYTSCHEW besitzen wir heute eine solide Grundlage an Erfahrung auf diesem Gebiet und reiches Zahlenmaterial über maximale Assimilation unter natürlichen Bedingungen.

Die älteren Ergebnisse hat STOCKER 1929 für die *Tabulae Biologicae* gesammelt und später in den umfangreichen Tabellen seiner Tropenarbeit (1935) in Übersicht gebracht. Bis heute stützen sich ähnliche tabellarische Zusammenstellungen (z. B. RABINOWITCH 1951, VERDUIN 1953 u. 1956) weitgehend auf diese fundamentale Arbeit. Andere Übersichten finden sich bei ZALENSKIJ (1954) und im Band V des Handbuchs der Pflanzenphysiologie in den Beiträgen von GABRIELSEN und PISEK. Das letzte Jahrzehnt hat wieder viel neues gebracht und so mag es an der Zeit sein, aufbauend auf ältere Befunde, die Fülle des Erarbeiteten zu sichten und zusammenzufassen.

Assimilation unter optimalen Bedingungen ist am leichtesten im *Laboratorium* zu messen, wo die Außenfaktoren, denen die Pflanze unterworfen ist, systematisch variiert und kombiniert werden können. Der Fortschritt in Beleuchtungstechnik und Versuchsraumklimatisierung und nicht zuletzt in der Gasanalyse selbst wirkt sich dahin aus, daß heutzutage fast nur mehr ganze Temperatur- oder Lichtabhängigkeitskurven der Assimilation aufgenommen und kaum noch stichprobenartige Einzelbestimmungen durchgeführt werden. Ich konnte daher die maximale Assimilation der meisten in den Tabellen genannten Arten auf Grund solcher Kurven angeben und als „maximale Assimilation unter natürlichen Bedingungen“ ist im allgemeinen das Mittel aus einer größeren Zahl von Bestimmungen der Assimilationsintensität bei Sättigungslicht, optimaler Temperatur und reichlicher Wasserversorgung aufzufassen. Extreme Spitzenwerte können je nach Uneinheitlichkeit des Materials um 10 bis 15 % darüber hinausragen. Meist verzichtete ich auf Ergebnisse von Stichproben; wo solche doch herangezogen wurden, sind sie durch mehrfache Wiederholung gesichert und in den Tabellen durch ein S gekennzeichnet.

Gaswechsellmessungen im Freiland blieben schwierig durchführbar und wurden daher seltener ausgeübt. Um auf Grund von Freilanduntersuchungen den Betrag der maximalen Assimilation einer Art und den Faktorenspielraum, in dem die Photosynthese Höchstes leistet, zu erfahren, benötigt man sehr viele Meßdaten des CO₂-Gaswechsels unter verschiedensten Witterungsverhältnissen bei gleichzeitiger Kontrolle mikrometeorologischer Größen (wenigstens Beleuchtungsstärke und Blatt-Temperatur der in der Meßkammer befindlichen Probe) und des Wasserzustandes. Auch aus Freilandergebnissen wurden durchschnittliche Maximalleistungen und nicht Extremwerte übernommen.

Alle erreichbaren Daten habe ich zunächst kritisch gesichtet. Dabei waren mir die Tabellen von STOCKER (1935) und die Übersichten bei VERDUIN (1953), GABRIELSEN (1960) und PISEK (1960a) eine wertvolle Hilfe. Offensichtlich zu hohe Werte [wie z. B. die berühmten Angaben von HENRICI (1918), BLAGOWESTSCHENSKI (1935) und MÖNCH (1937) über Gebirgspflanzenassimilation] und zu niedrige, die an schlecht wasserversorgten Pflanzen oder aber nicht einwandfrei (mangelhafter Luftdurchsatz, Überhitzung der Blätter im Rezipienten) gewonnen worden sind, habe ich ausgeschieden. Nach eudiometrischem oder nicht genau feststellbarem Verfahren ermittelte Werte wurden ebenfalls in der Regel nicht berücksichtigt.

Die in den Tabellen 1 bis 5 angeführten Assimilationsraten sind *durchschnittliche obere Grenzen der Netto-Assimilation*, Werte also, die von den verschiedenen Vertretern der jeweiligen Pflanzengruppe selten und dann nur geringfügig überschritten, wohl aber regelmäßig erreicht werden können,

wenn — mit Ausnahme des CO_2 -Angebotes von ca. 0,03 Vol.-% — optimale Assimilationsbedingungen herrschen. Alle Angaben gelten für voll entwickelte, gut wasserversorgte und ausreichend ernährte Blätter oder Sprosse zur Zeit ihrer größten Assimilationsbereitschaft. Ältere Blätter und Nadeln nehmen bedeutend weniger CO_2 auf, ebenso Immergrüne im Winter (referierende Bearbeitung bei PISEK 1960 b und KRAMER und KOZLOWSKI 1960; vgl. außerdem: KUSOMOTO 1961 und LARCHER 1961) und mangelhaft ernährte Pflanzen (PIRSON 1960, FRIEDRICH 1962, TRANQUILLINI 1962, KELLER und KOCH 1962, dort auch Literaturübersicht).

Die stündliche CO_2 -Aufnahme ist überall auf die *doppelte* Blattfläche¹⁾, in Tabelle 1 und 5 außerdem auf das Trockengewicht der Blätter bezogen. Im Original auf andere Basis bezogene Angaben wurden umgerechnet.

Der *Bezug auf das Trockengewicht* gibt ein Maß für die Produktionsleistung an die Hand, aus welchem man z. B. ableiten kann, in welcher Zeit ein Blatt den Kohlenstoff für die Ausbildung eines Blattes von gleichem Kohlenstoffgehalt erwirbt. Diese Bezugsgröße ist vor allem wichtig für Bilanzberechnungen, denen die Trockensubstanzmenge zugrunde liegt. Wenn auf das Trockengewicht bezogen wird, verhält sich die Netto-Assimilation von Lichtblättern der photosynthetisch leistungsfähigsten Pflanzen zu jener von Lichtblättern der leistungsschwächsten im Extrem wie 15 : 1, im Mittel wie 8 : 1 (siehe Tab. 1).

Will man Blätter mit stark verschiedener Oberflächenentwicklung, also solche von verschiedenen Arten, oder Licht- und Schattenblätter derselben Art miteinander vergleichen, dann muß die CO_2 -Aufnahme *auf die Blattoberfläche bezogen* werden. Man erhält auf diese Weise ein Maß für die Lichtausnützung. So betrachtet ist es nicht verwunderlich, daß Arten mit Roll- und Rinnenblättern und die Coniferen viel schwächer assimilieren als Sonnenkräuter und Lichtblätter von Laubbäumen. Extrem schmale Blätter und Nadeln können eben das Licht schlechter ausnützen als Laub mit breiter Spreite! Erstens wird nur ein kleiner Teil der Nadeloberfläche vom Licht direkt getroffen und die Flanken sind schwächer beleuchtet (vgl. auch GAASTRA 1962). Überdies beschatten sich, besonders bei *Pinus*, dicht stehende Nadeln gegenseitig (STÄLFELT 1924, UHL 1937, KRAMER und CLARK 1947). Schließlich ist das Assimilationsparenchym der Nadeln tief gestaffelt und der Anteil an photosynthetisch unproduktivem, atmendem Gewebe groß. Die schmalblättrigen Immergrünen erreichen daher im Mittel nur die Hälfte der Assimilationsleistung der breitlaubigen Immergrünen.

Ein ähnlicher Unterschied besteht zwischen Licht- und Schattenblättern derselben Pflanze.

Innerhalb der gesamten Reihe verhalten sich die maximalen Netto-Assimilationsraten der leistungsfähigsten Gruppe zu jenen der leistungsschwächsten bei Bezug auf gleiche Oberfläche im Extrem wie 7 : 1, im Mittel wie 4 : 1.

Tabelle 1 bringt eine grobe Rahmenübersicht über die Grenzen der photosynthetischen Leistungsfähigkeit verschiedener Pflanzengruppen. Die

¹⁾ Leider geben die wenigsten Autoren auffällig genug an, ob sie auf einseitige oder doppelseitige Oberfläche bezogen haben. Ein derartiger Hinweis — dm^2 , oder dm^2 , könnte genügen — sollte in keiner Tabelle und Figur fehlen. Sehr den Vergleich mit Ergebnissen anderer Autoren erleichtern würde auch die Mitteilung von Dimensionsquotienten wie Oberfläche/Trockengewicht, Wassergehalt/Trockengewicht, Blatt/Achsen-Verhältnis am Zweig usw.

Tab.1. Maximale CO₂-Aufnahme von Samenpflanzen bei Lichtsättigung, etwa optimaler Temperatur, guter Wasserversorgung und normalem CO₂-Gehalt der Luft

Pflanzengruppe	Netto-Assimilation in mg CO ₂ und Stunde pro dm ² doppel-seitige Oberfläche	pro g Blatt-Trockengewicht
A) KRAUTPFLANZEN		
1. Krautige Nutzpflanzen:	10-14 (15)	30-50 (60)④
2. Sonnenkräuter:	7-12	30-40
3. Schattenkräuter:	2-8	um 20
4. Succulente⑤:	4-6	7-8
5. Höhere submerse Süßwasserpflanzen⑥:	2-3	-
B) HOLEPFLANZEN		
1. Sommergrüne Laubbäume:		
Lichtblätter	5-10 (12)	15-20 (30)⑥
Schattenblätter	um 3	-
2. Breitblättrige immergrüne Laubholz-pflanzen:		
Lichtblätter	5-8	6-10
Schattenblätter	2-4	-
3. Immergrüne Holzpflanzen mit Roll- und Rinnenblättern⑦:	2-6	4-6
4. Immergrüne Coniferen:	2-4	4-6

③ Angaben nur über Bryophyllum (2 Arten) greifbar (NUERNBERGK 1961).

④ Nach VERDUIN (1953) und GESSNER (1960 b).

⑤ Ericaceenzwergsträucher und mediterrane Halbsträucher.

⑥ Helianthus annuus: 55-60 mg/g.h nach PISEK und WINKLER (1959).

⑦ Populus euramericana, versch. Klone: 26-38 mg/g.h nach KELLER und KOCH (1962).

einzelnen Gruppen sind ungleich gut belegt. Am besten orientiert sind wir über krautige Nutzpflanzen und Bäume. Allerdings wären noch besonders Laboratoriumsanalysen an sommergrünen Bäumen und Messungen unter Standortsbedingungen an Nutzpflanzen und immergrünen Laubbäumen dringend nötig. Am schlechtesten sind wir über die Assimilation von wildwachsenden Krautpflanzen, vor allem solchen aus dem Hochgebirge, aus Trockengebieten und aus den Tropen, und über die Assimilation von Sumpf- und Wasserpflanzen unterrichtet.

Krautige Nutzpflanzen und Kräuter sonniger Standorte erzielen im großen ganzen bessere Assimilatausbeuten als die übrigen Pflanzen. Nahe an den Bereich maximaler Krautpflanzen-Assimilation — rund 12 bis 14 mg CO₂/dm².h — rücken unter günstigen Umständen auch die Assimilationsraten der leistungsfähigsten sommergrünen Laubbäume (Pappel bei Masternahrung bis 12 mg CO₂/dm².h; KELLER und KOCH 1962), ja sogar einzelner immergrüner breitblättriger Bäume (*Eucalyptus globulus*: um 8,5 mg CO₂/dm².h; LARCHER unveröff.) heran. Im Durchschnitt jedoch bleiben die Lichtblätter von Laubbäumen auf halber bis zwei Drittel der Höhe der Krautpflanzen-Assimilation stehen und Schattenblätter leisten, wie gesagt, etwa halbsoviel wie Lichtblätter.

Überraschend wenig CO₂ binden höhere submerse Wasserpflanzen. Als wesentlichen Grund nimmt GESSNER (1937) an, daß festsitzende Wasser-

pflanzen stehender Gewässer schlechter mit CO_2 versorgt seien als Landpflanzen. Zwar enthält Süßwasser rund 160mal so viel CO_2 (größtenteils in Form von Bicarbonat) wie die Luft, aber das CO_2 wird im Wasser um 10^4 mal langsamer an die Blätter herangeschafft als das CO_2 der Luft an die Sprosse der Landpflanzen.

Im folgenden wurden aus der Tabelle 1 einige Typen herausgegriffen und eingehender aufgegliedert, nämlich die krautigen Nutzpflanzen, die sommergrünen Laubbäume, die immergrünen Laubbäume und Sträucher und die Coniferen. Die Listen enthalten, *ohne Anspruch auf Vollständigkeit*, eine Auswahl von Assimilationsdaten vor allem aus der neueren, bisher noch nicht in Übersichten verarbeiteten Literatur. Wichtige frühere Ergebnisse wurden übernommen, wenn neue Befunde über diese Pflanzen zu spärlich oder gar nicht vorliegen. Bestimmungen an schattig gezogenen Pflanzen oder Schattenblättern von Bäumen wurden nicht in die Tabellen 2 bis 5 aufgenommen, an Gewächshausexemplaren ausgeführte nur ausnahmsweise.

a) Krautige Nutzpflanzen (Tab. 2)

Hinsichtlich ihrer photosynthetischen Leistungsfähigkeit stehen die Kulturpflanzen eindeutig an der Spitze. Es besteht kein Anhaltspunkt dafür, daß Gebirgspflanzen *wesentlich* höhere Assimilationsüberschüsse erbrächten (CARTELLIERI 1940, PHILIPPOVA 1959, DECKER 1959, BILLINGS, CLEBSCH und MOONEY 1961, MOONEY und BILLINGS 1961; Referate: PISEK 1960 a, BLISS 1962).

Unter den Getreidearten scheinen, wie in Anbetracht ihrer ansehnlichen Trockensubstanzproduktion (ref. WALTER 1960, S. 416 und LIETH 1962, S. 121) nicht anders zu erwarten ist, Reis²⁾ und Mais zu besonders ausgiebigem Kohlenstoffgewinn (13 bis 15 mg $\text{CO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$) befähigt zu sein. Die meisten übrigen krautigen Kulturpflanzen kommen auf 11 bis 13 mg $\text{CO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$. Die Angaben verschiedener Autoren über die gleiche Pflanzenart variieren mindestens ebenso stark wie die spezifischen maximalen Assimilationsbeträge verschiedener Arten. Sortenunterschiede sind unter Optimumbedingungen überhaupt gering (RÜSCH 1959, WINKLER 1961). Desgleichen fällt der Unterschied zwischen Diploiden und Polyploiden, soweit bisher bekannt, nicht sehr ins Gewicht (Krautpflanzen: LARSEN 1943, BEYSEL 1957; Holzpflanzen: BOURDEAU und MERGEN 1959, GEISLER 1961, dort weitere Literaturhinweise). Viel stärker wirkt sich der modifizierende Einfluß von Düngung, Wasserversorgung und Lichtgenuß aus.

b) Holzpflanzen (Tab. 3 auf S. 26, 4 und 5 im Anhang)

Über die Kohlenstoffassimilation von Holzpflanzen wissen wir ziemlich gut Bescheid. Viele der erfolgreichsten Stoffwechselökologen haben sich ausschließlich oder hauptsächlich mit Bäumen beschäftigt und heute geschieht ein großer Teil der ökologischen Assimilationsforschung, auch der Grundlagenforschung, an forstlichen Versuchsanstalten.

Lichtblätter *sommergrüner Laubbäume* erbringen Assimilationserträge zwischen 5 und 10 mg $\text{CO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$. Wiederum sind es hochgezüchtete Nutzpflanzen, die sich durch höchstes Assimilationsvermögen auszeichnen, nämlich Pappeln ausgewählter Klone, von denen einzelne Blätter nach KELLER und KOCH (1962) stündlich bis 12 mg, nach RÜSCH (1959) sogar

²⁾ Der Wert ist revisionsbedürftig.

Tab.2. Krautige Nutzpflanzen

Maximale Netto-Assimilationsraten bei natürlichem CO₂-Gehalt der Luft

Spezies	mg CO ₂ pro dm ² (doppelt) und Stunde	Methode	Autor
<i>Oryza sativa</i>	15	?; GM	DASTUR u. CHINOY 1932
<i>Zea mays</i>	13	F; IR	MUSGRAVE u. MOSS 1961, MOSS, MUSGRAVE u. LEMON 1961
<i>Triticum sativum</i>	10,7	F; TM	KOSTYTSCHEW u. KARDO-SYSSOIEVA 1930
	10	L; TM	GASSNER u. GOEZE 1932
	6-7	L; TM	ANDERSSON 1944
<i>Avena sativa</i>	12	L; TM	STÄLFELT 1935
	8,5	F; CM	STOCKER, REHM u. SCHMIDT 1943a
<i>Spinacia oleracea</i>	9,8	L; TM	LUNDEGÅRDH 1928
	7,4	L; TM	BOYSEN-JENSEN u. MÜLLER 1929
	13,9	L; IR	HAMDORF 1959
	8	L; IR	GAASTRA 1959
<i>Beta vulgaris</i>	8,5	L; TM	LUNDEGÅRDH 1927
	8	FL; CM	STOCKER, REHM u. SCHMIDT 1943
	11,5	L; IR	GAASTRA 1959
<i>Brassica oleracea</i> Rotkraut	9	F; CM	STOCKER, LEYERER u. VIEWEG 1954
Kohlrabi	13	L; IR	HAMDORF 1959
<i>Sinapis alba</i>	8	L; TM	BOYSEN-JENSEN 1932
	10	L; TM	GABRIELSEN 1940
	12-14	F; TM	LARSEN 1943
<i>Vicia faba</i>	6	SL; Ra	PONOMAREVA 1960
<i>Phaseolus vulgaris</i>	10,8	L; TM	YOSHII 1928
	9	L; IR	BÖHNING u. BURNSIDE 1956
	7,9	L; IR	HAMDORF 1959
<i>Glycine max.</i>	9	L; IR	BÖHNING u. BURNSIDE 1956
<i>Ricinus communis</i>	10	L; IR	BÖHNING u. BURNSIDE 1956
<i>Gossypium hirsutum</i>	9-10	?; ?	SAAD 1954
<i>Solanum tuberosum</i>	9,8	L; TM	LUNDEGÅRDH 1927
	9,5	F; CM	STOCKER, LEYERER u. VIEWEG 1954
	10,6	L; IR	WINKLER 1961
<i>Lycopersicon esculentum</i>	8,5	L; TM	LUNDEGÅRDH 1927
	11	L; IR	BÖHNING u. BURNSIDE 1956
	11,3	L; IR	HAMDORF 1959
	11	SL; Ra	PONOMAREVA 1960
	9,8	L; IR	FEINDT 1960
<i>Nicotiana tabacum</i>	8	L; IR	BÖHNING u. BURNSIDE 1956
	9	L; IR	DECKER 1959
<i>Cucumis sativa</i>	10,2	L; IR	FEINDT 1960
<i>Helianthus annuus</i>	10	L; IR	BÖHNING u. BURNSIDE 1956
	11	L; IR	PISEK u. WINKLER 1959

Abkürzungen zur Methode: F = Messung im Freiland, L = Laboratoriumsbestimmung, S = Stichproben.

Art der CO₂-Bestimmung: GM = gravimetrisch, TM = titrimetrisch, CM = conductometrisch, IR = mittels Infrarot-Gasanalysator, Ra = C¹⁴-Methode.

bis 15 mg CO₂ pro dm² (doppelseitig!) aufnehmen können, und Edelsorten des Apfelbaumes mit 9 bis 10 mg CO₂/dm² . h als häufig beobachtete Obergrenze. Überraschend niedrig erscheint dagegen die Netto-Assimilationsrate für *Ailanthus*-Sämlinge (0,072 mg CO₂/dm² . min = 4,3 mg CO₂/dm² . h. BOURDEAU und LAVERICK 1958). Die maximale Lichtblatt-Assimilation der meisten laubabwerfenden Bäume fällt in die Spanne zwischen 5,5 und 8 mg CO₂/dm² . h. Im übrigen bestimmen Ausprägung, Lichtposition und Insertion der Blätter bei Bäumen noch mehr als bei Krautpflanzen die Ergiebigkeit der CO₂-Assimilation.

Innerhalb der *breitlaubigen Immergrünen* schneiden die immergrünen Tropenbäume eher schlechter ab als die Immergrünen aus warmtemperierten

und wechsellrockenen Gebieten. Keinesfalls beruht die gewaltige Produktionsleistung der tropischen Regenwälder (durchschnittlich 12,6 bis 13,1 Tonnen Derbholtzrockensubstanz pro ha und Jahr gegenüber 5,1 bis 5,3 Tonnen pro ha und Jahr in der gemäßigten Zone; BECKING 1962) auf erhöhter photosynthetischer Leistungsfähigkeit der Tropenbäume. Ausschlaggebend dürfte sein, daß die immergrünen Tropenbäume im Gegensatz zu den Immergrünen selbst der warmgemäßigten Zone, die alle eine winterliche Depression ihres Assimilationsvermögens erleiden (vgl. KUSOMOTO 1957 a, b und LARCHER 1961 a, b), das ganze Jahr hindurch ohne Unterbrechung photosynthetisch voll tätig sind (GESSNER 1960 a, S. 502, WALTER 1962, S. 94).

Tab. 3. Sommergrüne Laubbäume

Spezies	Wuchsort	mg CO ₂ pro dm ² (doppelt) und Stunde	Methode	Autor
<i>Populus euramericana</i> (Stoockauschläge)	Süddeutschland	6-7 (15) ③	L; IR	RUSCH 1959
"	"	5,8	L; IR	KOCH u. KELLER 1961
"	"	9-12	L; IR	KELLER u. KOCH 1962
<i>Populus tremuloides</i>	Ostliche USA	10,5	L; IR	BOURDEAU 1958
<i>Betula verrucosa</i>	Mittelddeutschland Alpen, Talsohle 600 m	8,3	F; CM	POJSTER 1950
<i>Betula pubescens</i>	Alpen, Waldgrenze (1900 m)	8	L; IR	LINGL unveröff.
<i>Betula kumischoeffii</i>	Alpen, Waldgrenze	7,5	L; IR	LINGL unveröff.
<i>Fagus sylvatica</i>	Dänemark	7	F; TM	DANILOV u. MITLIANAN 1948
"	Mittelddeutschland	5,3	L; TM	BOYSEN-JENSEN 1932
"	Alpen, Hang, bel. 650 m	5,5	F; CM	POJSTER 1950
"	Alpen, Talsohle	5	F; CM	PISEK u. TRANQUILLINI 1954
<i>Quercus robur</i>	Mittelddeutschland Ungarn	6,3	L; IR	REUTER unveröff.
"	Gartaseegebiet	5,6	F; CM	POJSTER 1950
<i>Quercus pubescens</i>	Ostliche USA	3,8	F; IR	POJSTER, WEIßE u. NEUMIRER 1960
<i>Quercus alba</i> (Sämlinge)	Ostliche USA	6,5	L; IR	LARCHER 1961 a
<i>Quercus borealis-maxima</i> (Sämlinge)	Ostliche USA	[2,9] ③	L; CM	KRAMER u. DECKER 1944
"	"	[3,0] ③	L; CM	KRAMER u. DECKER 1944
<i>Morus alba</i>	Norddeutschland	5,3	S; IR	STRUGGER u. BAUMEISTER 1951
<i>Zelkova serrata</i>	Japan	6	L; TM	SAEKI u. NOMOTO 1958
<i>Tamarix gallica</i>	Salzsumpft in N-Afrika	2,4	F; CM	STOCKER 1954
<i>Pyrus malus</i>	Nordliche USA	9	F; TM	HEINICKE u. HOFFMAN 1933
"	"	10	L; CM	BOHNING 1949
<i>Cassia fistula</i>	Java	5,5	L; TM	SMOCKER 1935
<i>Acer rubrum</i> (Jungfl.)	Ostliche USA	[4-7] ③	L; CM	KOZLOWSKI 1949
<i>Acer tataricum</i>	Norddeutschland	3,6	S; IR	BAUMEISTER 1952
<i>Ailanthus glandulosa</i>	Nördliche USA	4,3	L; IR	BOURDEAU u. LAVERICK 1958
<i>Fraxinus excelsior</i>	Dänemark	5,7	L; TM	BOYSEN-JENSEN 1932
"	Dänemark	9	L; TM	GABRIELSEN 1940
"	Leiningrad	5,5	S; IR	PONOMAREVA 1960

③ = Extremwert

④ = Messung bei 30° C

Übrige Abkürzungen zur Methode siehe bei Tab. 2.

Am gründlichsten sind die *Coniferen* untersucht — und zwar sowohl im Laboratorium als auf dem natürlichen Standort. Hier ist es die sommergrüne Lärche, die mit einer Maximalassimilation von 18 mg CO₂ pro Gramm Nadelrockengewicht und Stunde die immergrünen Nadelbäume (Obergrenze der Assimilation: 5 bis 6 mg CO₂/g Nadelrockengewicht und Stunde) erheblich übertrifft. Lärchennadeln sind weniger durch unproduktives Gewebe belastet als die Nadeln und Schuppentriebe der immergrünen Coniferen (TRANQUILLINI 1962): Wird auf gleiche Oberfläche bezogen, dann fügt sich die Lärche durchaus in den von den übrigen Coniferen erstellten Rahmen. Im einzelnen spricht die Tabelle für sich.

3. Die assimilatorische Leistungsfähigkeit der Pflanzen in ökologischer Sicht

Es ist klar, daß ausgesprochene Leistungsspitzen, von denen bisher die Rede war, im Freien nur selten erzielt und auch dann nur kurzzeitig aufrecht erhalten werden können. Für die Ökologie und die angewandte Botanik steht somit die Frage im Vordergrund, welche Kohlenstoffausbeuten unter den natürlichen Faktorenkombinationen im Durchschnitt günstigstenfalls zu erwarten seien.

Zu einer groben Abschätzung kommt man schon durch *Konstruktion von Modellfällen*, denen Klimadaten und physiologische Faktorenabhängigkeitskurven der CO₂-Aufnahme zugrunde liegen (LARSEN 1941, KUSUMOTO 1961,

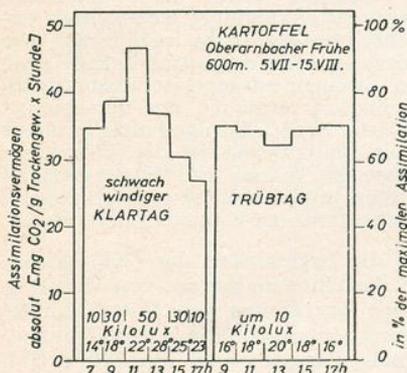


Abb. 1. Modell-Tagesgänge der Netto-Assimilation von *Solanum tuberosum*, berechnet mit Hilfe von Temperatur- und Lichtabhängigkeitskurven des Assimilationsvermögens. An der Basis der Blöcke: Beleuchtungsstärken und Temperaturen, die der Berechnung zugrunde liegen. Nach WINKLER 1961, S. 638, Abb. 8 (verändert).

Jungpflanzen von Bäumen auf regelmäßig wasserversorgten Standorten beschränkt, sind sie bei vorsichtiger Ausdeutung wohl zulässig. Sie ersetzen aber keinesfalls die bei dieser Zielsetzung zeitlich und arbeitstechnisch aufwendige Freilandarbeit. Diese erst gibt sichere Auskunft über die mittlere maximale CO₂-Aufnahme unter ökologischen Bedingungen und über die durchschnittlichen Assimilationserträge während der gesamten Vegetationsperiode.

LARCHER 1961 b, WINKLER 1961). So rechnet z. B. WINKLER damit, daß Kartoffelpflanzen — beste Wasserversorgung vorausgesetzt — an einem typischen Klartag im Sommer etwa eine halbe Stunde lang 90 bis 92 % der maximal möglichen Assimilationsintensität, im Tagesdurchschnitt aber nur 70 % davon erreichen. An einem Regentag im Sommer überschreitet die CO₂-Aufnahme der Kartoffelstauden theoretisch überhaupt nie 70 % der maximal möglichen, dafür verweilt sie dank der ausgeglicheneren Temperatur und Helligkeit den ganzen Tag über auf annähernd gleichem Niveau (siehe Abb. 1).

Solche Überlegungen mögen als Notbehelf recht nützlich sein und solange man sich auf Kräuter und

Durchgehende Gaswechselfmessungen zur *unmittelbaren Bestimmung von Tagessummen* der Netto-Assimilation während der ganzen Vegetationsperiode oder wenigstens eines wesentlichen Teiles davon sind von wenigen Ökologen vorgenommen worden: von THOMAS und HILL (1937) in einem Weizen- und in einem Luzernenfeld, von HEINICKE und CHILDERS (1937) an einem jungen Apfelbäumchen, von POLSTER (1950) an 7- bis 8jährigen Laub- und Nadelbäumen, von POLSTER und NEUWIRTH (1958) in einer 5jährigen Zitterpappelpflanzung³⁾, von MILLER (1959) in einem Tannen- und Fichtenbestand und von TRANQUILLINI (1959 und 1962) an 5- bis 8jährigen kleinen Zirben und an Lärchen an der Waldgrenze.

Vergleicht man die von diesen Autoren gemessenen Durchschnittswerte — eine Auswahl bringt die Tab. 6 — mit den höchsten beobachteten Assimilationsintensitäten der gleichen Pflanzen, dann zeigt sich, daß unter Freiland-Bedingungen *bestenfalls* 70 bis 80 % und *im Mittel über die Vegetationsperiode* nicht ganz 50 % des maximalen CO₂-Bindungsvermögens ausgenützt werden. Mit anderen Worten: Krautpflanzen und jüngere Holzpflanzen mit noch offener Krone dürften in *humiden Gebieten* auf ihrem Standort auch unter günstigsten Verhältnissen selten mehr als $\frac{3}{4}$, im Durchschnitt aber nur halb so viel assimilieren wie unter Optimalbedingungen im Laboratorium.

Erheblich schwieriger ist es, die Assimilationsleistung *erwachsener Bäume mit dichter Krone* und von Bäumen im Bestand zu beurteilen. Einer direkten integralen Bestimmung der Assimilation ganzer großer Bäume stellen sich rein technisch bedeutende Hindernisse entgegen. Schon die Aufstellung, Durchlüftung und Klimatisierung entsprechend geräumiger Rezipienten bedarf umfangreicher und kostspieliger Einrichtungen, etwa in der Art, wie sie MUSGRAVE und MOSS (1961) für andere Zwecke eingesetzt haben. Eine Berechnung, die von Meßergebnissen an Zweigen ausgeht, ist umständlich, weil sie nicht nur das spezifische Assimilationsvermögen der verschieden exponierten und u. U. verschieden alten Blätter berücksichtigen muß, sondern ebenso den mengenmäßigen Anteil dieser Blatt-Typen an der Blattmasse der gesamten Krone. Ferner müßten Lichtgenuß, Wärme und Wasserhaushalt der Blätter in den einzelnen Kronenbezirken im Jahresgang und Tagesgang bekannt sein. In der Literatur habe ich keine derartige Kalkulation gefunden.

In erster Linie begrenzt *Lichtmangel* die Ergiebigkeit der CO₂-Assimilation. Das bewiesen schon sehr deutlich die Untersuchungen von HEINICKE und CHILDERS (1937). Die beiden Autoren bestimmten von Mitte Mai bis Ende Oktober täglich den Gaswechsel eines ganzen 8jährigen Apfelbaumes. Als absolute Maxima maßen sie mehrmals Tagessummen um 240 g CO₂ pro Baum. In der Regel pendeln die Tagessummen an Klartagen zwischen 150 und 200 g (65 bis 85 % vom absoluten Maximum), an Trübtagen jedoch zwischen 50 und 100 g CO₂ pro Baum (20 bis 40 % des absoluten Maximum). Auch die auffallend niedrige Durchschnittsleistung der von MILLER (1959) untersuchten Zweige von 5- bis 20jährigen Tannen und Fichten *im Bestand* weist in diese Richtung (siehe Tab. 6). Von bioklimatologischer Seite hat TURNER (1961) das Problem behandelt. TURNER konnte zweijährige Dauerregistrierungen der Globalstrahlung in 2070 m Meereshöhe bei Obergurgl in den Zentralalpen auswerten und stellt fest: Nur 52 % aller hellen Stunden während der gesamten Vegetationsperiode von Mitte Mai bis Ende Oktober bieten der Pflanzendecke die für hohen und höchsten Stoffwerb nötige

³⁾ Während der Untersuchungszeit hatten die Bäume zeitweise unter Trockenheit zu leiden. Deshalb fehlen die Ergebnisse von POLSTER und NEUWIRTH in der Tabelle 6.

Tab. 6. Netto-Assimilation unter Standardbedingungen

Pflanze	Versuchsort	Beobach- tungs- zeitraum	Höchste kurzzeitig Gemessene CO ₂ -Aufnahme	Höchste Tages- summe d. Netto- Assimi- lation	Höchste Tages- summe d. Netto- Assimi- lation	Durchschn. stündliche CO ₂ -Auf- nahme an einem Tag mit maxi- maler Tages- ausbeute ^x	Durchschn. stündliche CO ₂ -Aufnahme während des gesamten Be- obachtungs- zeitraumes ^x	Autoren
<i>Triticum sativum</i>	Nördl. USA	Juni/Juli	15mg/Std 100%	71mg/Std [ⓐ]	56mg/Std	-	THOMAS u. HILL 1957	
<i>Medicago sativa</i>	"	Sept./Okt.	15mg/Std [ⓐ] 100%	117mg/Std	106mg/Std	10,2mg/Std 71%		
<i>Betula verrucosa</i>	Mitteldeutschl.	Juni/Sept.	9,3mg/Std [ⓐ] 100%	67mg/Std [ⓐ]	43mg/Std	4,3mg/Std 46%	POLSTER 1950	
<i>Quercus robur</i>	"	"	6,7mg 100%	50mg	27mg	2,7mg 40%		
<i>Fagus sylvatica</i>	"	"	8,5 mg 100%	71mg	42mg	4,2mg 50%		
<i>Larix europaea</i>	"	"	3,8mg 100%	28mg	17mg	1,7mg 45%		
<i>Picea abies</i>	"	"	2,1mg 100%	13mg	9mg	0,9mg 43%		
<i>Pinus silvestris</i>	"	"	2,0mg 100%	13mg	8mg	0,8mg 40%		
<i>Pinus cembra</i> (Jungpflanzen)	Alpen, Wald- grenze bei 2070 m MH	Mai/Okt.	3,4mg/Std [ⓐ] 100%	27mg/Std [ⓐ]	15,2mg/Std	1,5mg/Std 44%	TRANQUILLINI 1959	
<i>Larix europaea</i> (Jungpflanzen)	"	Juni/Sept.	18mg/Std [ⓐ] 100%	143mg/Std [ⓐ]	86mg/Std	8,6mg/Std 48%	TRANQUILLINI 1962	
<i>Abies alba</i>	Bayrischer Wald (Bestand)	Mai/Okt.	4,8mg/Std [ⓐ] 100%	24mg/Std [ⓐ]	16mg/Std	1,6mg/Std 33%	MILLER 1959	
<i>Picea abies</i>	"	"	4,5mg 100%	16mg	12mg	1,2mg 27%		

x) Überschlagsweise berechnet unter der Voraussetzung von 10 Stunden Assimilationsdauer pro Tag.

ⓐ mg CO₂/Gramm Trockengewicht und Tag, ⓑ mg CO₂ pro Gramm Trockengewicht und Stunde.

ⓒ mg CO₂ pro Gramm Frischgewicht und Stunde, ⓓ mg CO₂ pro Gramm Frischgewicht und Tag.

ⓔ Maximalwert aus Tab. 5.

Helligkeit (über $0,3 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{min}$, d. s. ungefähr 25 000 Lux). Allein schon der Lichtmangel in den übrigen 48 % aller hellen Stunden könnte die Stoffproduktion auf einen Bruchteil der maximal möglichen herabdrücken.

Doch in den seltensten Fällen ist Lichtmangel der einzige assimilationsbegrenzende Faktor. Tiefe Temperaturen und Frostnachwirkung oder aber Erwärmung bestrahlter Blätter weit über die für die Photosynthese optimale Temperatur und Wassermangel kommen noch dazu.

Weitaus der entscheidendste Produktionsfaktor ist das *Wasser*. Unter den Experimentalökologen haben sich vornehmlich STOCKER, KOSTYTSCHEW, KRAMER und neuerdings POLSTER mit ihren Mitarbeitern um die Kenntnis der von Art zu Art stark variablen Empfindlichkeit der Photosynthese gegen Wassermangel bemüht. Die wesentlichen Ergebnisse hat STOCKER 1960 besprochen.

Eine wichtige Zukunftsaufgabe der experimentellen Ökologie wird sein, das Vorhandene durch noch mehr Unterlagenmaterial, vor allem über die durchschnittliche Assimilatausbeute ganzer Baumkronen und über die spezifische photosynthetische Leistungsfähigkeit der Pflanzen bei erschwelter Wasserversorgung zu bereichern.

Literatur

- Andersson, G.: Gas change and frost hardening studies in winter cereals. — Lund 1944.
- Baumeister, W.: Ber. dtsch. bot. Ges. **65**: 361—368 (1952).
- Becking, J. H.: Ein Vergleich der Holzproduktion im gemäßigten und im tropischen Klima. In: Lieth, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. S. 128—130. — Stuttgart 1962.
- Beysel, D.: Der Züchter **27**: 261—272 (1957).
- Billings, W. D., Clebsch, E. C. u. Mooney, H. A.: Science **133**: 1834 (1961).
- Blagowestschenski, W. A.: Planta **24**: 276—287 (1935).
- Bliss, L. C.: Arctic **15**: 117—143 (1962).
- Böhning, H. R.: Abstr. of Diss. Nr. **57**, Ohio State Univ. Press 1949.
- u. Burnside, Ch.: Amer. J. Bot. **43**: 557—561 (1956).
- Bourdeau, Ph. F.: Forest Sci. **4**: 331—334 (1958).
- u. Laverick, M. L.: Forest Sci. **4**: 196—207 (1958).
- u. Mergen, F.: J. For. **57**: 191—193 (1959).
- Boysen-Jensen, P.: Die Stoffproduktion der Pflanzen. — Jena 1932.
- u. Müller, D.: J. wiss. Bot. **70**: 493—502 (1929).
- Brun, W. A.: Plant Physiol. **36**: 399—405 (1961).
- Cartellieri, E.: J. wiss. Bot. **82**: 460—506 (1935).
- S. B. Akad. Wiss. Wien, Abt. 1, **149**: 95—143 (1940).
- Clark, J.: Photosynthesis and respiration in white spruce and balsam fir. — State Univ. Coll. For. Syracuse N. Y. 1961.
- Danilov, A. N. u. Mirimanjan, V. A.: Bot. Exp. **6**: 20—28 (1948).
- Dastur, R. H. u. Chinoy, J. J.: Indian J. Agr. Sci. **2**: 431—454 (1932), zit. Verduin 1953.
- Decker, J. P.: Plant Physiol. **34**: 100—102 (1959 a).
- Plant Physiol. **34**: 103—106 (1959 b).
- Eckardt, F.: Physiol. Plant. **5**: 52—69 (1952).
- Feindt, F.: Diss. Hamburg 1960, zit. Nuernbergk 1961.

- Friedrich, G.: Tagungsber. **35** d. Dtsch. Akad. Landw. Wiss. Berlin **1962**: 217—227 (1962).
- Gaastra, P.: Medd. Landbouwhoges. Wageningen **59**: 1—68 (1959).
- — Netherl. J. Agr. Sci. **10**: 311—324 (1962).
- Gabrielsen, E. K.: Dansk bot. Ark. **10**: 1—189 (1940), zit. Gabrielsen 1960.
- — Beleuchtungsstärke und Photosynthese. In: Ruhland, W., Handbuch d. Pflanzenphysiol., Bd. V/2, S. 27—48. — Berlin, Göttingen, Heidelberg 1960.
- Gassner, G. u. Goeze, G.: Ber. dtsch. bot. Ges. **50 a**: 412—482 (1932).
- Geisler, G.: Der Züchter **31**: 98—106 (1961).
- Gessner, F.: J. wiss. Bot. **85**: 267—328 (1937).
- — Die Assimilationsbedingungen im tropischen Regenwald. In: Ruhland, W.: Handb. d. Pflanzenphysiol., Bd. V/2, S. 492—505. — Berlin Göttingen, Heidelberg 1960 (a).
- — Höhere Wasserpflanzen. — Ibid. S. 506—520 (1960 b).
- Glagoleva, T. A.: Botan. J. **47**: 1567—1581 (1962).
- Guttenberg, H. u. Buhr, H.: Planta **24**: 163—265 (1935).
- Hamdorf, G.: Flora **147**: 521—552 (1959).
- Handbook of Biological Data. Herausg.: W. S. Spector. W. A. D. C. Techn. Rep. No. **56—273** (1956).
- Harder, R., Filzer, P. u. Lorenz, A.: J. wiss. Bot. **75**: 45—194 (1931).
- Heinicke, A. J. u. Childers, N. F.: Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Mem. **201** (1937), zit. Kramer u. Kozłowski 1960.
- — u. Hoffman, M. B.: Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Bull. **577**: 1—32 (1933).
- Henrici, M.: Diss. Basel, 1918.
- Keller, Th. u. Koch, W.: Mitt. Schweizer Anst. forstl. VersWes. **38**: 255—318 (1962).
- Killian, Ch.: C. R. Acad. Sci. Paris **196**: 408—411 (1933).
- Koch, W. u. Keller, Th.: Ber. dtsch. bot. Ges. **74**: 64—74 (1961).
- Kostytschew, S. u. Kardo-Sysoieva, H.: Planta **11**: 117—143 (1930).
- Kozłowski, Th. T.: Ecol. Monogr. **19**: 207—231 (1949).
- Kramer, P. J. u. Clark, W. S.: Plant Physiol. **22**: 51—57 (1947).
- — u. Decker, J. R.: Plant Physiol. **19**: 350—358 (1944).
- — u. Kozłowski, Th. T.: Physiology of forst trees. — New York 1960.
- Kusumoto, T.: Jap. J. Ecol. **7**: 126—130 (1957 a).
- — Bot. Mag. Tokyo **70**: 299—304 (1957 b).
- — Bull. Educ. Res. Inst. Univ. Kagoshima **9**: 21—25 (1957 c).
- — Jap. J. Bot. **17**: 307—331 (1961).
- Larcher, W.: Planta **56**: 575—606 (1961 a).
- — Planta **56**: 607—617 (1961 b).
- Larsen, P.: Planta **32**: 343—363 (1941).
- — Biol. Medd. kgl. danske Vidensk. Selsk. **18**: 3—52 (1943).
- Lemée, G.: Rev. gen. Bot. **63**: 41—94 (1956).
- Lieth, H.: Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. — Stuttgart 1962.
- Lundegårdh, H.: Flora **121**: 273—300 (1927).
- — Centralanst. Försöksv. Jordbruksomr. Medd. **331**: 3—100 (1928), zit. Lundegårdh 1954.
- — Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 4. Aufl. — Jena 1954.
- Miller, R.: Forstw. Cbl. **78**: 297—317 (1959).

- Mönch, I.: J. wiss. Bot. **85**: 506—553 (1937).
- Mooney, H. A. u. Billings, W. D.: Ecol. Monogr. **31**: 1—29 (1961).
- Moss, D. N., Musgrave, R. B. u. Lemon, E. R.: Crop Sci. **1**: 83—87 (1961).
- Musgrave, R. B. u. Moss, D. N.: Crop Sci. **1**: 37—41 (1961).
- Naaber, L. H. u. Zakhariantz, I. L.: Bot. J. **46**: 1116—1124 (1961).
- Negisi, K. u. Satoo, T.: J. Jap. For. Soc. **43**: 336—343 (1961).
- Nuernbergk, E. L.: Planta **56**: 28—71 (1961).
- Nutman, F. J.: Ann. Bot. N. S. **1**: 353—367 (1937).
- Philippova, L. A.: Bot. Exp. **13**: 64—90 (1959).
- Pirson, A.: Photosynthese und mineralische Faktoren. In: W. Ruhland, Handb. d. Pflanzenphysiol., Bd. V/2, S. 123—151. — Springer: Berlin, Göttingen, Heidelberg 1960.
- Pisek, A.: Pflanzen der Arktis und des Hochgebirges. In: W. Ruhland, Handb. d. Pflanzenphysiol., Bd. V/2, S. 376—414. — Berlin, Göttingen, Heidelberg 1960 (a).
- — Immergrüne Pflanzen. — Ibid. S. 415—453. (1960 b).
- — u. Tranquillini, W.: Flora **141**: 237—270 (1954).
- — u. Winkler, E.: Planta **53**: 532—550 (1959).
- Polster, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stoffherzeugung im Walde. — München 1950.
- — u. Neuwirth, G.: Arch. Forstw. **7**: 749—785 (1958).
- — Weise, G. u. Neuwirth, G.: Arch. Forstw. **9**: 947—1014 (1960).
- Ponomareva, M. M.: Bot. Exp. **14**: 54—72 (1960).
- Rabinowitch, E. I.: Photosynthesis and related processes. Bd. II/1. — New York u. London 1951.
- Rüsch, J. D.: Der Züchter **29**: 348—354 (1959).
- Saad, S. I.: Proc. Egypt. Acad. Sci. **10**: 94—106 (1954), zit. Stocker 1960.
- Saeki, T. u. Nomoto, N.: Bot. Mag. Tokyo **71**: 235—241 (1958).
- Stälfelt, M. G.: Medd. Stat. Skogsförsöksanst. Stockholm **21**: 181—158 (1924).
- — Angew. Bot. **17**: 157—190 (1935).
- Stocker, O.: Experimentelle Ökologie der Pflanzen. In: Tabulae Biologicae, Bd. V, S. 510—687. — Berlin 1929.
- — Planta **24**: 402—445 (1935).
- — Ber. dtsh. bot. Ges. **67**: 289—299 (1954).
- — Ber. dtsh. bot. Ges. **70**: 411—423 (1957).
- — Die photosynthetischen Leistungen der Steppen- und Wüstenpflanzen. In: W. Ruhland, Handb. d. Pflanzenphysiol., Bd. V/2, S. 460—491. — Berlin, Göttingen, Heidelberg 1960.
- — Leyerer, G. u. Vieweg, G.: Probl. d. Berechnung, H. 3, Abschn. V: 45—77 (1954).
- — , Rehm, S. u. Schmidt, H.: J. wiss. Bot. **91**: 1—53 (1943 a).
- — , — — u. — —: J. wiss. Bot. **91**: 278—331 (1943 b).
- Strugger, S. u. Baumeister, W.: Ber. dtsh. bot. Ges. **64**: 5—22 (1951).
- Takahara, S.: Bull. Tokyo Univ. For. **46**: 1—95 (1954).
- Thomas, M. D. u. Hill, G. R.: Plant Physiol. **12**: 285—307 (1937).
- Tranquillini, W.: Planta **40**: 612—661 (1957).
- — Planta **54**: 107—129 (1959).
- — Ber. dtsh. bot. Ges. **75**: 353—364 (1962).
- Turner, H.: Wetter u. Leben **13**: 93—113 (1961).
- Uhl, A.: J. wiss. Bot. **85**: 368—412 (1937).

- Verduin, J.: Amer. J. Bot. **40**: 675—679 (1953).
— — Photosynthesis, Rates. In: Handbook of Biological Data, p. 250 (1956).
Walter, H.: Einführung in die Phytologie III/1, 2. Aufl. — Stuttgart 1960.
— — Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. Bd. 1: Die tropischen und subtropischen Zonen. — Jena 1962.
Winkler, E.: Flora **151**: 621—662 (1961).
Yoshii, Y.: Planta **5**: 681—695 (1928).
Zalenskij, O. V.: Essais de Botanique **I**: 74—87 (1954).

Manuskript eingeg. am 16. 4. 1963.

Anschrift des Verfassers: Univ. Doz. Dr. Walter Larcher, Institut für Botanik der Universität, Sternwartestraße 15, Innsbruck (Österreich).

Zu W. LARCHER: CO₂-Assimilation.

Tab.4. Immergrüne Laubbäume und Sträucher
Maximale Netto-Assimilationsraten bei natürlichem CO₂-Gehalt der Luft

Spezies	Wuchsort	mg CO ₂ pro dm ² (doppelt) und Stunde	Methode	Autor
A) Sträucher und Zwergsträucher der Arktis und des Hochgebirges:				
<i>Empetrum nigrum</i>	Kola, Waldgrenze	um 5	F; TM	DANILOV u. MIRIMANJAN 1948
<i>Phyllococe taxifolia</i>	"	um 3	F; TM	DANILOV u. MIRIMANJAN 1948
<i>Loiseleuria procumbens</i>	Alpen, Waldgrenze bei 1900 m	um 2	F; CM	CARTELLIERI 1935
<i>Rhododendron ferrugineum</i>	"	5,5	F; CM	CARTELLIERI 1935
B) Mediterrane Hartlaubgewächse und breitblättrige Immergrüne der warügemäßigten Zone:				
<i>Quercus ilex</i>	Istrien Gardaseegebiet	3 7	F; TM L; IR	GUTTENBERG u. BUHR 1935 LARCHER 1961 a
<i>Quercus glauca</i>	Südjapan, Niederung bei 200 m	6	L; TM	KUSUMOTO 1961
<i>Quercus acuta</i>	Südjapan, Berghang bei 900 m	6,3	L; TM	KUSUMOTO 1961
<i>Pistacia lentiscus</i>	Algerien	7-8	F; TM	KILLIAN 1933
<i>Rhamnus alaternus</i>	Istrien	5	F; TM	GUTTENBERG u. BUHR 1935
<i>Phillyrea media</i>	"	6	F; TM	GUTTENBERG u. BUHR 1935
<i>Olea europaea</i>	Istrien Gardaseegebiet	4 7-8	F; TM L; IR	GUTTENBERG u. BUHR 1935 LARCHER 1961 a
<i>Nerium oleander</i>	Nordafrika	5	F; TM	HARDER, FILZER u. LORENZ 1931
<i>Rosmarinus officinalis</i>	Südfrankreich	6	F; CM	ECKARDT 1952
<i>Symplocos lucida</i>	Südjapan	6,8	L; TM	KUSUMOTO 1961
<i>Fittosporum tobira</i>	"	7	L; TM	SAEKI u. NOMOTO 1958
<i>Shiia sieboldii</i>	"	6	L; TM	SAEKI u. NOMOTO 1958, KUSUMOTO 1957
<i>Cinnamomum camphora</i> [ⓐ]	"	6,2	L; TM	KUSUMOTO 1961
<i>Shiia sieboldii</i>	"	5,5	L; TM	KUSUMOTO 1961
<i>Illicium religiosum</i> [ⓑ]	"	4,6	L; TM	KUSUMOTO 1961
C) Immergrüne Bäume der Subtropen und Tropen:				
<i>Eucalyptus globulus</i>	Gardaseegebiet	8,5	SL; IR	LARCHER unveröff.
<i>Citrus limon</i>	"	5,5	L; IR	LEPEZ unveröff.
<i>Ficus retusa</i>	Südjapan	5,5	L; TM	KUSUMOTO 1957 c
<i>Boscia senegalensis</i>	Mauretanien	um 5	F; CM	STOCKER 1957
<i>Salvadorea persica</i>	"	um 4	F; CM	STOCKER 1957
<i>Stelechocarpus burahol</i>	Java	3,2	L; TM	STOCKER 1935
<i>Calophyllum inophyllum</i>	"	3,7	L; TM	STOCKER 1935
<i>Coffea arabica</i>	Sansibar	3	F; CM	NUTMAN 1937
<i>Theobroma cacao</i>	Elfenbeinküste	3	F; CM	LEMEE 1956
<i>Mangifera indica</i>	?	7,4	?	Handbook Biol. Data 1956
<i>Musa cavendishii</i>	Gewächshaus	5-6	L; IR	BRUN 1961
<i>Phoenix dactylifera</i>	Nordafrika	3,4	F; TM	HARDER, FILZER u. LORENZ 1931
<i>Caryota plumosa</i>	Gewächshaus	5	SL; Ra	PONOMAREVA 1960

Abkürzungen zur Methode siehe bei Tab.2.

[ⓐ] Um 6 auch: *Lithocarpus edulis*, *Distylium racemosum*, *Eurya japonica*.

[ⓑ] Zwischen 4 und 5 auch: *Machilus thunbergii*, *Rapanaea neriifolia*, *Myrica rubra*, *Camellia japonica*.

Zu W. LARCHER: CO₂-Assimilation.

Tab.5. Coniferen

Maximale Assimilationsraten bei natürlichem CO₂-Gehalt der Luft

Spezies	Wuchsort	mg CO ₂ pro dm ² (doppelt) und Stunde	mg CO ₂ pro g Trockengew. und Stunde	Methode	Autor
<i>Pinus cembra</i>	Alpen, Waldgrenze bei 1900 m	2,3		F; CM	CARTELLIERI 1935
	"	1,4	<u>2,4</u> ®	L; IR	PISEK u. WINKLER 1959
<i>Pinus cembra</i> (Jungpflanzen)	Alpen, Waldgrenze bei 2070 m	2,0-2,3	3,5-3,9	F; IR	TRANQUILLINI 1957
		3,0-3,5	5-6	F; IR	TRANQUILLINI 1959
<i>Pinus silvestris</i>	Schweden		um 7	F; TM	STÄLFELT 1924
	Mitteldeutschland	3,8		F; CM	POLSTER 1950
<i>Pinus strobus</i>	Nördliche USA		um 5	L; IR	BOURDEAU u. LAVERICK 1958
<i>Pinus resinosa</i> (Jungpfl.)	"		um 6	L; IR	BOURDEAU u. LAVERICK 1958
<i>Pinus taeda</i> (Jungpfl.)	Östliche USA	<u>3,3</u>		L; CM	KRAMER u. DECKER 1944
	"	2,3-2,7	6	L; CM	KOZLOWSKI 1949
<i>Pinus densiflora</i> (Jungpfl.)	Japan		<u>4,3</u> ®	L; IR	NEGISI u. SATOO 1961
<i>Picea abies</i>	Schweden		4,1	F; TM	STÄLFELT 1924
	Mitteldeutschland	4		F; CM	POLSTER 1950
	Alpen, Talschle bei 600 m	3,5	4	F; CM	PISEK u. TRANQUILLINI 1954
	"	2,4	<u>2,6</u> ®	L; IR	PISEK u. WINKLER 1959
	Alpen, Waldgrenze bei 1900 m	2,4	<u>2,4</u> ®	L; IR	PISEK u. WINKLER 1959
	Bayrischer Wald		4,5	F; IR	MILLER 1959
<i>Picea abies</i> (Jungpfl.)	Alpen (Forstgarten)		5,5	L; IR	TRANQUILLINI unveröff.
<i>Picea glauca</i>	Nördliche USA		3	L; IR	CLARK 1961
<i>Abies alba</i>	Bayrischer Wald		4,9	F; IR	MILLER 1959
<i>Abies balsamea</i>	Nördliche USA		2,5	L; IR	CLARK 1961
<i>Tsuga canadensis</i>	Nördliche USA		5	L; IR	BOURDEAU u. LAVERICK 1958
<i>Pseudotsuga taxifolia</i>	Mitteldeutschland	3,7		F; CM	POLSTER 1950
<i>Cedrus deodara</i>	Gewächshaus		<u>6</u> ®	SL; Ra	FONOMAREVA 1960
<i>Larix europaea</i>	Mitteldeutschland	4,2		F; CM	POLSTER 1950
	Alpen, Waldgrenze bei 1900 m		17-18	F; IR	TRANQUILLINI unveröff.
<i>Larix europaea</i> (Jungpfl.)	Alpen, Waldgrenze bei 2070 m		17-18	F; IR	TRANQUILLINI unveröff.
	Alpen (Forstgarten)		13,3	L; IR	TRANQUILLINI unveröff.
<i>Larix sibirica</i>	Leningrad		<u>10</u> ®	SL; Ra	FONOMAREVA 1960
<i>Taxus baccata</i>	Alpen, Talniederung bei 600 m		7,3	L; IR	LEPEZ unveröff.
<i>Thuja occidentalis</i>	"		<u>5,7</u> ®	L; IR	LARCHER unveröff.
<i>Chamaecyparis obtusa</i> (Sämlinge)	Japan		<u>5,6</u> ®	L; IR	NEGISI u. SATOO 1961
	"		<u>2,2</u> ®	F; CM	TAKAHARA 1954
<i>Cryptomeria japonica</i> (Sämlinge)	Japan		<u>4,6</u> ®	L; IR	NEGISI u. SATOO 1961
	"		<u>2,5</u> ®	F; CM	TAKAHARA 1954
	"		<u>4</u> ®	F; CM	TAKAHARA 1954

® Die unterstrichenen Assimilationswerte sind auf das Zweigtrockengewicht, alle anderen auf das Nadel-trocken-gewicht bezogen.

Abkürzungen zur Methode siehe bei Tab.2.

