

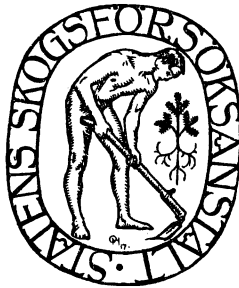
Medföljer Skogsvårdsföreningens Tidskrift 1921, h. 11—12.

TILL KÄNNEDOMEN OM FÖRHÅLLET MELLAN SOLBLADENS OCH SKUGG- BLADENS KOLHYDRATSPRODUKTION

ZUR KENNTNIS DER KOLHYDRATSPRODUKTION VON SONNEN- UND SCHATTENBLÄTTERN

AV

M. G. STÅLFELT



MEDELANDEN FRÅN STATENS SKOGSFÖRSÖKSANSTALT
HÄFTE 18 · Nr 5

CENTRALTRYCKERIET, STOCKHOLM 1921

MEDDELANDEN

FRÅN

STATENS
SKOGSFÖRSÖKSANSTALT

HÄFTE 18. 1921

MITTEILUNGEN AUS DER
FORSTLICHEN VERSUCHS-
ANSTALT SCHWEDENS

18. HEFT

REPORTS OF THE SWEDISH
INSTITUTE OF EXPERIMENTAL
FORESTRY

No 18

RAPPORTS DE LA STATION DE RECHERCHES
DES FORÊTS DE LA SUÈDE

No 18



REDAKTÖR:
PROFESSOR GUNNAR SCHOTTE

INNEHÅLL.

	Sid.
TRÄGÅRDH, IVAR: Undersökningar över den större mörghorren, dess skadegörelse och bekämpande	1
Untersuchungen über den grossen Waldgärtner (<i>Myclophilus piniperda</i>).....	75
MATTSSON MÅRN, L.: Mörghorrens kronoskadegörelse och dess inverkan på tallens tillväxt	81
Die Kronenbeschädigung des grossen Waldgärtners und deren Einfluss auf Zuwachs der Kiefer.....	99
TAMM, O.: Om berggrundens inverkan på skogsmarken. Med specialstudier inom Värmlands hyperittrakter	105
Über die Einwirkung der festen Gesteine auf den Waldboden. Mit Spezialstudien in den Hyperitgegenden Värmlands.....	159
PETRINI, SVEN: Stamformsundersökningar. En sammanfattande analys av norrländskt tallmaterial med avseende på de faktorer, som bestämma noggrannheten vid aptering på rot	165
Stem form investigations. Accuracy of yield estimation of standing trees.....	214
STÅLFELT, M. G.: Till kännedomen om förhållandet mellan solbladens och skuggbladens kolhydratsproduktion	221
Zur Kenntnis der Kohlehydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern ...	276
TRÄGÅRDH, IVAR: Skogsinsekternas skadegörelse 1918	281
Das Auftreten der schädlichen Forstinsekten in Schweden im Jahre 1918.....	311
SPESSIVTSEFF, PAUL: Bidrag till kännedomen om splintborrnas näringsnag	318
Beitrag zu Kenntnis des Ernährungsfrasses bei den europäischen Splintkäfern (<i>Eccoptogastrini</i>)	325
Redogörelse för verksamheten vid Statens Skogsförsöksanstalt under år 1920. (Bericht über die Tätigkeit der Forstlichen Versuchsanstalt Schwedens im Jahre 1920. Report about the work of the Swedish Institute of Experimental Forestry.)	
I. Skogsavdelningen (Forstliche Abteilung; Forestry division) av GUNNAR SCHOTTE	329
II. Naturvetenskapliga avdelningen (Naturwissenschaftliche Abteilung; Botanical-geological division) av HENRIK HESSELMAN	335
III. Skogsentomologiska avdelningen (Forstentomologische Abteilung; Entomological division) av IVAR TRÄGÅRDH.....	337

IV. Avdelningen för föryngringsförsök i Norrland (Abteilung für die Verjüngungsversuche in Norrland; Division for afforestation problems in Norrland) av EDVARD WIBECK	339
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

Redogörelse för verksamheten vid Statens Skogsförsöksanstalt under år 1921. (Bericht über die Tätigkeit der Forstlichen Versuchsanstalt Schwedens im Jahre 1921; Report about the work of the Swedish Institute of Experimental Forestry.)

I. Skogsavdelningen (Forstliche Abteilung; Forestry division) av GUNNAR SCHOTTE	341
II. Naturvetenskapliga avdelningen (Naturwissenschaftliche Abteilung; Botanical-geological division) av HENRIK HESSELMAN	347
III. Skogsentomologiska avdelningen (Forstentomologische Abteilung; Entomological division) av IVAR TRÄGÄRDH	348
IV. Avdelning för föryngringsförsök i Norrland (Abteilung für die Verjüngungsversuche in Norrland; Division for afforestation problems in Norrland) av EDVARD WIBECK	350



TILL KÄNNEDOMEN OM FÖRHÅLLANDET MELLAN SOLBLADENS OCH SKUGGBLADENS KOLHYDRATSPRODUKTION.

De inre och yttre bladen i en trädkrona visa ofta betydande olikheter i sin anatomiska byggnad, ytstorlek, pigmenthalt o. s. v., avvikelser som sammanhånga med de olika ljusmängder och ljuskvaliteter, som träffa bladen i kronans periferi och centrala delar. Med kännedom om sambandet mellan assimilationen och ljusets styrka och sammansättning, kan man fråga sig om skuggställda blad äga samma assimilationsintensitet som solställda, eller om eventuellt en nedsättning blir följderna av den minskade ljustillgång och den ändring i ljuskvalitet, temperatur och övriga förhållanden, som betingas av bladens läge i kronan.

Varje blad bildar under sitt liv vissa mängder näringsämnen och fyller härvid i första rummet sitt eget behov. Det överskott, som uppstår och som kommer trädet i dess helhet till godo, bestäms av den intensitet med vilken andnings- och assimilationsreaktionerna fortgå under vegetationsperioden, och det är ej otänkbart, att förhållandet mellan produktion och förbrukning i mångt fall är sådant att assimilationsöverskottet blir lika med o, och att bladet eller bladen ifråga äro utan gagn för tillväxten. Detta måste t. ex. inträffa, om ljuset inne i en trädkrona redan från början är så svagt eller av yttre omständigheter sänkes till en så ringa styrka att minimifordringarna för ett överskott underskridas. Det ligger nära till hands att söka en förklaring i dylika förhållanden, då det gäller att komma underfund med orsakerna till träd-kronornas och beståndens naturliga rensning, varvid beskuggade grenar och individ dö efter att ha fört ett liv i tynande tillvaro.

Ändamålet med denna avhandling är att närmare skärskåda dessa frågor på grundval av de undersökningar, som jag utfört somrarna 1919,

1920 och 1921 över solbladens och skuggbladens kolhydratsproduktion. Vid arbetet ha tvenne olika undersökningsmetoder kommit till användning, beroende huvudsakligen därpå att den först prövade metoden — kvantitativ analys av bildade assimilat i form av glykos — visade sig oanvändbar för sådana objekt som tall och gran och därför måste ersättas av en gasanalytisk. Den förra metoden användes sommaren och hösten 1919 vid en undersökning som utfördes dels å Statens Skogsförsöksanstalts kemiska laboratorium dels å Stockholms Högskolas botaniska institut, varvid blad av *Acer platanoïdes* utgjorde objekten. Medelst den senare metoden fortsattes sedermera undersökningen sommarna 1920 och 1921 å Ekologiska Stationen, Hallands Väderö. Under sommarmånaderna 1920 ägnades arbetet åt sol- och skuggbladen av *Pyrus malus* och under 1921 åt *Pinus silvestris* och *Picea excelsa*. För försöken med *Pyrus* har jag redan redogjort i annat sammanhang (1920).

Då undersökningen sålunda gäller skilda objekt och resultaten vunnits med olika metoder och beräkningsgrunder så skall i det följande redogörelsen fördelas på tvenne avdelningar, behandlande kolhydratsproduktionen dels hos lönn, dels hos tall och gran.

* * *

Till Professor HENRIK HESSELMAN och Docenten HENRIK LUNDEGÅRDH, som lämnat mig värdefulla råd vid denna undersökning, och välvilligt upplåtit laboratorium, den förre å Statens Skogsförsöksanstalt, den senare å Ekologiska Stationen på Hallands Väderö, ävensom till Styrelsen för Fonden för skogsvetenskaplig forskning, som ekonomiskt understött arbetet, framföres härmed ett vördsamt tack.

I. Assimilationen hos sol- och skuggblad av *Acer platanoïdes*.

För en jämförelse av assimilationen hos olika objekt behöves en användbar bas på vilken jämförelsen kan göras, d. v. s. i vårt fall en faktor, mot vilken assimilationen hos en och samma bladsort är proportionell. Den lättast tillgängliga är väl bladens torrsvikt och yta och dessa komma även att användas som beräkningsgrund vid mina jämförelser, liksom fallet varit vid andra assimilationsundersökningar av olika slag. Likväl är ej assimilationsintensiteten hos en viss bladsort fullt proportionell vare sig mot yta eller torrsvikt. Detta förklaras lätt av variationerna i den anatomiska byggnaden och särskilt bladens tjocklek, ty dylika växlingar finnas naturligtvis hos bladen i trädskronans såväl periferi

som centrum. De jämförelsefel, som kunna uppstå genom dessa olikheter, torde likväl vara rätt obetydliga. En bättre jämförelsegrund vore ej att vänta av klorofyllhalten efter den ingående kännedom som WILLSTÄTTERS (1918) undersökningar bragt oss om dess variationer och om sambandet mellan klorofyllmängd och assimilation.

Då de undersökningar över klorofyllets sammansättning och funktion, som WILLSTÄTTER och hans medarbetare utfört, äro av utomordentlig betydelse för vår kännedom om assimilationsprocessen och grundläggande för allt arbete på detta område, är det nödvändigt att anföra ett och annat av hans resultat, i den mån dessa beröra mitt arbete.

Vid de direkta försök, som anställdes av WILLSTÄTTER och STOLL (1918) användes KREUSLERS gasmetod ehuru i en mera fulländad form än den uppfinnaren själv och åtskilliga andra forskare tillämpat. Vid studiet av en faktors förhållande till fotosyntesen sökte WILLSTÄTTER och STOLL utesluta ett störande inflytande av de övriga genom att hålla dem vid konstant styrka eller tillföra dem i överskott. I t. ex. det fall då temperaturens inflytande på assimilationen undersöktes tillfördes ljus och kolsyra i överskott, i andra fall, då dessa båda faktorer varierade, hölls temperaturen konstant. Ljuset tillfördes genom en metalltrådslampa vars avstånd från objekten reglerades efter önskad ljusstyrka. Överskottet på kolsyra erhöles på det sättet att en känd kolsyremängd tillfördes objekten under ökat tryck. I samtliga försök användes nyss avskurna blad av diverse växter.

Ett synnerligen viktigt resultat av de försök, som WILLSTÄTTER och STOLL anställde för jämförelse av assimilationsintensiteten hos å ena sidan normalt gröna blad och å den andra aurea- och albinoformer, var fastställandet av ett särskilt enzyms förekomst, vars betydelse för assimilationsprocessen torde vara lika stor och avgörande som klorofyllets. Enzymet är bundet vid kloroplasternas plasma eller möjligen en beståndsdel av denna. Försök att isolera det ha hittills misslyckats.

Vid assimilationsförsök med gröna blad kunde en ljusintensitet av solljusets styrka sänkas till $\frac{3}{8}$ utan att assimilationen ändrades. Hos gröna blad finnes nämligen mera klorofyll än som funktionellt motsvaras av enzymet. Redan vid $\frac{3}{8}$ solljus förmår således klorofyllmängden upptaga den energimängd som behövs för att hålla hela enzymförrådet i arbete.

Ökas däremot temperaturen vid ett dylikt försök, stiger också kolsyreförbrukningen. Reaktionshastighetens förskjutning är i detta fall den för enzymreaktioner vanliga, inom vissa gränser i det närmaste följande VAN'T HOFFS regel. Genom temperaturökningen blir sålunda enzymet i stånd att bättre utnyttja den energi, som, tack vare överskottet på pigment, finns i överskott.

Motsatta förhållandet påträffades hos aureaformerna. Deras assimilationstal (antalet gr CO_2 , som på en timme omsättes av 1 gr klorofyll) var alltid avsevärt högre än hos de gröna bladen, och redan en obetydlig minskning i ljustillgången (= solljusets styrka) försvagade assimilationen. Hos dessa klorofyllfattiga bladformer förekommer nämligen enzymet i överskott gentemot pigmentet. All energi som av detta bindes förbrukas av enzymet, och en ökning av ljuset framkallar därför hos de gula bladen en stegring av assimilationstalet.

Då det vid mitt arbete var fråga om att undersöka den »specifika assimilationsenergien» (en för övrigt tvetydig och olämplig term) hos blad i sol- och skuggställning, gällde det att skaffa en metod, som lämpade sig för terrängarbete. Den SACHS'ska bladhälftsmetoden fyller visserligen detta krav men saknar tyvärr nödig känslighet för att giva tillräckligt säkra värden. Känsligast är naturligtvis gasmetoden, som första gången användes av KREUSLER, men vid det tillfälle, då jag påbörjade detta arbete, fanns ännu ingen fältmässig form utexperimenterad.

Jag valde därför utvägen att kemiskt bestämma de bildade kolhydraten. Härigenom förenklas terrängarbetet till samma manipulationer som vid SACHS' bladhälftsmetod men förändringarna i kolhydratshalten avgöras ej med vägningar utan genom en följande analys, varvid stärkelse, disaccarider och hexoser tillsammans bestämmas som glykos. Även denna metod har naturligtvis sina olägenheter. Det gäller att bestämma den totala assimilationen hos objektet under en viss tid, men härunder sker en ständig bortledning av produkterna. Man får därför ingen verklig föreställning om den absoluta kolhydratsproduktionen genom att enbart undersöka bladprov före och efter en viss assimilationsperiod. För att bestämma assimilatens bortledning anställde jag särskilda försök, varvid kolhydratsmättade blad inneslötos i mörker (svarta tygpåsar). De prov, som togos från dessa blad före och efter mörktiden, visade en under densamma inträffad minskning i kolhydratshalten. Ett exakt värde för de sockermängder, som under assimilationen under vanliga förhållanden bortföras, erhålles väl ej heller härigenom, eftersom sockertransporten kan tänkas vara beroende av koncentrationen och denna möjligen ändrar sig under »evakuerings» gång. Emellertid torde de kolhydratsmängder, som under en viss tids assimilation anhopas i bladen tillsammans med de kvantiteter, som under samma tidsperiod bortledas från förmörkade blad, komma så nära det absoluta assimilationsvärdet, att de bli användbara för undersökningar av detta slag. Det är nämligen för den föreliggande frågan tillräckligt att ha relativa värden, då det blott gäller att avgöra förhållandet mellan de olika bladsorternas produktion av kolhydrat.

För erhållande av säkra värden på assimilationen vore det även nödvändigt att känna respirationens storlek i de olika fallen. Att skaffa noggranna siffror för denna är ytterst svårt även med gasetoden och de uppgifter som redan finnas gå därför starkt isär. De flesta bestämmningar äro gjorda på avskurna blad. Med kännedom om den ökning i andningsintensiteten, som följer på sårskador, har man emellertid skäl att antaga att de funna värdena äro för höga. Enligt en äldre uppgift av BROWN och ESCOMBE (1903) skulle respirationen i avskurna *Tropæolum*-blad under 24 timmar uppgå till 5—7 % av torrvikten. Genom att bestämma den bildade koldioxiden fann MATTHAEI (1904), att andningen hos avskurna blad av *Prunus laurocerasus* var obetydlig vid temperaturer under $+ 5^{\circ}$, och att den sedermera steg med stigande temperatur. Nedanför 20° voro värdena låga i förhållande till assimilationens men nådde vid 35° upp till hälften av den senares. Genom förbränningsförsök, som WILLSTÄTTER och STOLL anställde, framgick ett tydligt samband mellan bladens ålder och andningsintensiteten. Den 1 maj visade blad av *Acer negundo* en respiration av 41 mg CO_2 per timme och 10 gr frisksubstans. 8 dagar senare var värdet 25 och efter en månad 13. Omräknade till motsvarande tal för de förbrukade kolhydraten skulle värdena bli resp. 13, 7 och 4 mg hexos per 1 gr torrviikt och timme. Jämförda med de höga andningsvärden som BROWN och ESCOMBE funno äro sålunda WILLSTÄTTERS ännu högre. Men om också bladens avskärande medfört en retning till ökad andning måste vi räkna med att betydande mängder assimilat förbrännas i bladcellerna även under normala förhållanden i synnerhet vid högre lufttemperatur.

Man har vid åtskilliga försök då det gällt att bestämma assimilationens storlek sökt eliminera bortledningen av produkterna genom att mäta assimilationen i avskurna blad. Man måste emellertid hysa starka betänkligheter mot denna metod, åtminstone vid försök som utsträckas över en tid av timmar, ty avskärandet rubbar vattenbilansen i bladet och återverkar på klyvöppningställningen och därmed på assimilationen. MATTHAEI (1904) anger att försöksbladen tiden närmast efter plockandet visa oregelbundenheter i både andning och assimilation och att de därför lämpligast böra avplockas minst 24 timmar före försökets början för att hinna »vänja sig» vid de nya förhållandena. WILLSTÄTTER, som tog bladen omedelbart efter deras avskärande från individet, fann inga växlingar i assimilationen under första delen av försökstiden, men intensiteten nedsattes betydligt efter 6 timmar. Vid försök med *Heliantus* och *Catalpa bignonioides* funno BROWN och ESCOMBE en påfallande hög assimilation hos avskurna blad jämförda med sådana, som fingo sitta kvar på stammen. Anledningen till denna förändring antogs

ligga däri, att klyvöppningarna skulle stå mera vidöppna på de avplockade bladen. Själv har jag utfört ett flertal försök med avplockade blad av *Acer platanoides*, men assimilationsvärdena ha i allmänhet visat sig mera fluktuerande och i genomsnitt lägre än de som erhållits från blad på trädet. (Se nedan).

Vid assimilationsjämförelser är det av vikt, att blad av ungefär samma ålder komma till användning, ty liksom respirationen förändras med bladets ålder så inträda även i assimilationsstyrkan förskjutningar, som kunna vara rätt betydliga. Enligt WILLSTÄTTERS försök (1918) inträda dessa förskjutningar huvudsakligen i början av bladets liv, innan ännu dess fulla utveckling blivit uppnådd samt vid slutet av vegetationsperioden.

För de assimilationsförsök, jag anställt, ha proven insamlats på samma sätt, som tillämpats vid mätningar med bladhälfmetoden: bladets yta har bestämts, varefter det så fort som möjligt dödats vid en temperatur av ungefär 95° och därpå torkats. Den senare proceduren utfördes i ett torkskåp som inrättades på följande sätt: I en mindre termostat med dubbla väggar (vattenbehållare) insattes en glasskål med tillhörande inslipat lock. I denna placerades materialet i vågflaskor och genom glasskålen sögs medelst vattenpump en luftström, som torkades i en inuti torkskåpet ställd tvättflaska med svavelsyra. Under torkningen hölls vattnet i behållaren kokande, så att torkluften hade en temperatur av 95°. Efter 12 à 15 timmars upphettning på detta sätt uppnåddes konstant vikt hos materialet.

Kolhydratmängden bestämdes genom stärkelsens inversion samt hydrolys av disaccariderna, reduktion av FEHLINGS lösning med glykosen och den uppkomna kopparoxidulens bestämning enligt BERTRAND (1906).

Stärkelsens inversion till maltos utfördes med saliv, en metod som GAST använt för liknande försök (1917). Denna modifikation av stärkelseanalysen visade sig särdeles förmånlig på grund av arbetets förenkling och salivens stora inversionsförmåga. Utbytet av socker är för försökens vidkommande fullt tillfredsställande. GAST fick vid inversion av stärkelse med saliv en glykosmängd som motsvarade 97 % av stärkelsen. En inversion med detta agens måste därför på grund av sin enkelhet föredragas framför diastasetoden, som är mera omständlig och som dessutom enligt DAVIS, DAISH och SAWYER (1916) medför betydande fel genom förlusten av dextrin.

Analysgången var följande:

De torkade bladen krossades i mortel och revos med sand och vatten till en välling, som nedspolades i en erlenmeyerkolv på 300 kbcm. För 0,5 till 1 gr substans användes härvid ungefär 50 kbcm vatten.

Blandningen upphettades på vattenbad $\frac{1}{2}$ timme för stärkelsekornens förklustring, avkyldes till 40° och försattes med 5 kbcm saliv och 5 kbcm 2-procentig alkoholisk thymollösning som antiseptikum.

Kolven hölls i termostat vid $37-40$ graders temperatur under cirka 2 dygn. Ehuru bladens stärkelsekorn redan efter några timmars påverkan av saliv omvandlades så långt att blåfärgning med jod ej längre kunde påvisas, hölls proven under salivens inverkan den ovannämnda tiden för att nedbrytningen till maltos skulle bli så fullständig som möjligt. (GAST valde vid sina försök 1—2 dygn).

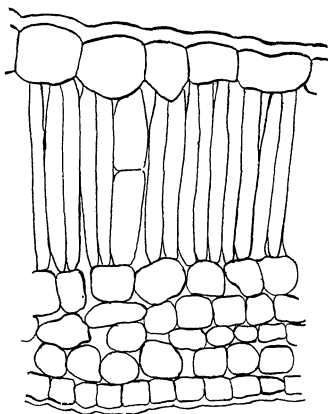


Fig. 1.

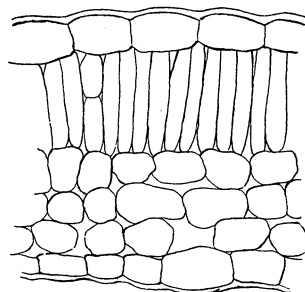
Acer platanoides.

Fig. 2.

Fig. 1. Tvärsnitt av solbad. — Querschnitt eines Sonnenblattes.

Fig. 2. Tvärsnitt av skuggblad. — Querschnitt eines Schattenblattes.

Efter inversionen tillsattes blyättika för hartsers, äggviteämnens och andra kolloiders utfällande, blandningen upphettades, filterades och tvättades med varmt vatten. Lösningen fälldes med svavelsyra och filterades på nytt, neutraliserades med fast soda samt indunstades på vattenbad, utspäddes till en viss volym, vanligen 50 kbcm, och upphettades under kylrör på vattenbad $3\frac{1}{2}$ timmar med 7 volymsprocent svavelsyra. Att för stärkelseanalyser av hithörande slag begagna sig av svavelsyra för blyets fällning och disaccaridernas hydrolys är förut tillämpat av KYLIN (1918).

Efter hydrolysen utspäddes lösningen till 50 kbcm, av vilka 25 användes för vidare analys och återstoden hölls som reserv.

Övriga praktiska förfaringssätt stå anförda i ABDERHALDENS »Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden», CZAPEKS »Biochemie» och andra handböcker.

Vid mitt arbete användes huvudsakligen *Acer platanoides* som försöks-

objekt. Då undersökningen gällde förhållandet mellan sol- och skuggbladens assimilation, har jag medtagit ett par tvärsnittsbilder av dessa blad för att visa skillnaden i deras struktur (fig. 1 och 2). Solbladen äro genomgående tjockare än skuggbladen, huvudsakligen beroende på högre pallisadceller. Svampparenkymet utgöres av 2—3 cellskikt, hos solbladen oftast 4. Sådana skillnader mellan solblad och skuggblad ha ingående studerats av HESSELMAN (1904 a).

Som en annan skillnad mellan sol- och skuggblad kan påpekas förhållandet mellan de olika pigmenten. Hos de senare finnes i regel en relativt högre klorofyllmängd, om den beräknas på bladets torrviikt. WILLSTÄTTER och STOLL (1913) ange, att solbladens klorofyllhalt rör sig mellan 0,6 och 1,2 % av torrsbstansen och att den i regel utgör 0,8 %, nämligen 0,6 % klorofyll a och 0,2 % klorofyll b. Skuggbladen ha något högre värden, då klorofyllhalten beräknas på torrviikt, men däremot ej om den beräknas på yta, enär skuggbladen i allmänhet äro tunnare och lättare. Enligt samma forskare är karotinoidhalten olika hos sol- och skuggblad och större per ytenhet hos solbladen. Häri ligger förklaringen till att skuggbladen ofta förefalla mera intensivt gröna än solbladen.

Försöksserie 1.

Bladen togos från en fritt stående, ganska lummig lönn vid Statens Skogsförsöksanstalt. Såväl assimilations- som bortledningsförsöken omfattade en tid av 12 timmar. De blad, som voro avsedda för assimilationsmätning, inneslötos först i mörker under 12 timmar och böra således vid assimilationens början ha varit relativt fattiga på kolhydrat. Den ljusstyrka, som råder en sommarnatt, åtminstone på Stockholms breddgrad, är antagligen tillräcklig för att hålla assimilationen i gång sent på aftonen och tidigt på morgonen. När fotosyntesen avbrytes torde detta mera bero på att klyvöppningarna slutas än på bristande ljustillgång. Då klyvöppningarna, som jag på annat ställe visat (1916), öppnas ungefär med solens uppgång, kan assimilationen för ett fall som det ifrågasvarande (den 7—9 juli solens uppg. kl. 2,47 fm.) vara i gång redan kl. 3 på morgonen. Ett bladprov som tages kl. 7 fm. är därför rikligt försett med assimilat (jfr HESSELMAN 1904a s. 394).

De mängder kolhydrat, som bortledas från produktionsställena, bestämmas delvis av den rådande temperaturen (NEGER 1915). Med dess höjning ökas bortledningshastigheten. Likväl är det blott en del av de i bladen befintliga kolhydraten, som hinna bortledas under 12 mörk-timmar. I regel stannar mer än hälften kvar, vilket framgår av de bifogade ta-

bellerna. Enligt anställda bortledningsförsök minskades kolhydratsmängderna under 12 dagtimmar (kl. 7 fm.—7 em.) till ungefär hälften, medan nattserierna visade en nedsättning till blott $\frac{2}{3}$ — ett förhållande som väl sammanhänger med temperaturskillnaderna för de olika försökstiderna. I proven medtogos hela blad, sedan bladskäften bortskurits tätt vid skivan. Ytan mättes genom bladkonturens utritande på papper och dettas vägning.

Följande tabell (nr 1) utgör en sammanfattning av bortlednings- och anhopningsvärdena för 12 dagtimmar och 12 nattimmar hos sol- och skuggblad.

Tab. 1. Anhopning och bortledning av assimilat under 1 dygn. Blad på trädet.
-Angehäufte und weggeführte Assimilate während 24 Stunden. Blätter am Baume.

Prov n:o Probe	Tid Zeit	Försök Versuch	Glykos mg pr		Resultatet i %
			kvdm	gr T.V.	
59 o. 63 solbl.	9.VII. kl. 7 f.m.—7 e.m.	Tillkomna ass.	10,0	10,4	31,0
65 o. 67 »	»	Bortl. + förbr. »	14,6	22,0	47,0
		Ass. 12 Dt.	24,6	32,4	
60 o. 64 skuggbl.	9.VII. kl. 7 f.m.—7 e.m.	Tillkomna ass.	1,8	6,9	22,3
66 o. 68 »	»	Bortl. + förbr. »	7,1	17,0	51,2
		Ass. 12 Dt.	8,9	23,9	
67 o. 73 solbl.	9.VII. kl. 7 e.m.—10.VII. kl. 7 f.m.	Tillkomna ass.	8,5	16,2	40,0
57 o. 59 »	8.VII. kl. 7 e.m.—9.VII. kl. 7 f.m.	Bortl. + förbr. »	7,9	9,2	28,5
		Ass. 12 Nt.	16,4	25,4	
68 o. 74 skuggbl.	9.VII. kl. 7 e.m.—10.VII. kl. 7 f.m.	Tillkomna ass.	1,3	4,8	23,0
58 o. 60 »	8.VII. kl. 7 e.m.—9.VII. kl. 7 f.m.	Bortl. + förbr. »	2,6	5,1	17,5
		Ass. 12 Nt.	3,9	9,9	

Datum 7 8 9 10 11
 Medeltemperatur 16,5 17,7 18,3 20,2 21,0
 Solbladens ass. under dygnet = pr kvdm 41,0; pr gr T.V. 57,8 mg.
 Skuggblad. » » » » 12,8; » » 33,8 »
 Skuggbladens ass. : Solbladens ass. = pr kvdm 0,31; pr gr T.V. 0,58 mg.

Tillkomna ass. = Anhäufte Assimilate; bortledda och förbrända ass. = Weggeführte und veratmete Ass.; solblad = Sonnenblatt; skuggblad = Schattenblatt; f. m. = Vm; e. m. = Nm.; Dt. = dagtimmar = Tagesstunden; Nt. = Nattimmar = Nachtstunden; T. V. = Trockengewicht.

För tabellens förklaring tar jag ett exempel:

De båda första proven — 59 och 63 — härröra från blad, som evakuerats på kolhydrat genom inneslutning i mörker kl. 7 em.—7 fm. Kl. 7 fm.

togs provet 59. De övriga bladen i grenen assimilerade till kl. 7 em. och togos vid denna tidpunkt som prov 63. De anhopade assimilaten utgöra 10 mg pr kvdm bladyta och 10,4 mg pr gr torrvtikt (T. V.) samt 31,0 % av de kolhydrat, som provet kl. 7 em. innehöll. Procenttalet 47,0 för bortledning + förbränning är naturligtvis beräknat på den kolhydratshalt, som bladen ägde vid försökets början.

Efter de värden som erhållits utgör skuggbladens assimilation under ett dygn 58 % av solbladens, beräknad pr torrvtikt, och 31 % beräknad pr ytenhet. Skuggbladens kolhydratproduktion är alltså betydligt underlägsen solbladens, dock mera på natten än på dagen. Nedsättningen framgår både av de absoluta värdena och av procenttalen. Medan solbladen producera 32,4 mg om dagen och 25,4 om natten, ha skuggbladen som motsvarande tal att uppvisa 23,9 och 9,9. Sättes solbladens assimilation lika med 100 % beräknad pr torrvtikt, så är skuggbladens under dagen 73 % och under natten 39 %.

Denna relativt större nedsättning i skuggbladens assimilationsintensitet under natten kan väl med ganska stor säkerhet hänföras till deras mera ogynnsamma ljusställning under denna tid av dygnet. Den nedre gränsen för de optimala ljusvärdena måste naturligtvis på morgonen uppnås och passeras tidigare av solbladen än av skuggbladen, medan solbladen också senare uppnå den på aftonen. Solbladen erhålla alltså optimalt ljus längre än skuggbladen.

I den nu beskrivna försöksserien hade olika blad kommit till användning för de prov som jämföras. De blad som togos afton och morgon voro visserligen från samma gren, men man har ingen garanti för att de båda proven äro fullt likvärdiga i avseende på möjligheterna för kolhydratsbildningen. Jag fann snart att bladens tjocklek växlade betydligt i såväl sol- som skuggläge, och att sålunda den använda metoden att till varje prov taga hela blad kunde äga en felkälla i dessa olikheter. För att undvika eventuella anatomiska och andra differenser mellan objekten började jag därför tillämpa bladhälftsmetoden för provens insamling. För bestämmande av bortledningen och assimilationshopningen togs hälften av bladet före och andra hälften efter försöket. Jag leddes till antagandet, att denna metod även borde ha förtjänster däri att man genom densamma erhöle ett noggrannare värde på förändringen av kolhydratshalten i bladparenkymet, då det vore

möjligt, att med metoden ifråga utesluta de större nervstammarna. Dessa äga nämligen en avsevärd kapacitet för lagring av kolhydrat och komma sålunda att inverka på provens absoluta och möjligen även relativa assimilathalt.

Strängt taget gäller ju undersökningen bladparenkymets kolhydratsleverans hos båda bladsorterna och värdena borde därför vinna i säkerhet om nervernas kolhydratmängder uteslötos ur proven.

Det enklaste förfaringssättet vid bladhälftmetoden är bladpartiernas uthuggning medelst en ramkniv. Mera noggranna ytor erhållas om man som THODAY (1910) på förhand genom en kautschukstämpel utmärker de rektanglar och kvadrater som äro ämnade att medtagas och sedan utklipper dessa. Bladytorna äro nämligen underkastade ganska stora förskjutningar beroende på förändringar i cellernas turgor. Enligt THODAYS mätningar utgöra dessa ytändringar ibland ända till 5 % under dygnets lopp.

I följande försök äro samtliga prov insamlade på det av THODAY angivna sättet.

Försöksserierna 2 och 3.

Följande tvenne försöksserier äro utförda i Bergianska trädgården å en äldre lönn av ungefär samma storlek och lummighet som den i första serien använda. Bladen voro emellertid av mindre yta och dessutom tunnare. Några mätningar av tjockleken gjordes icke, men nedanstående värden på vikten av en kvdm bladskiva torde kunna tjäna som uttryck för bladtjockleken i allmänhet.

	Torrsvikt av 1 kvdm
Lönnen i ser. 1	För solbl. 705 mg; för skuggbl. 343 mg.
» » » 2 och 3.	» » 533 mg; » » 337 mg.

Dessa tal äro beräknade som medelvärden av vardera 8 prov och visa som synes en lägre relativ vikt för de båda senare seriernas objekt.

Av de båda serierna gäller n:o 2 ett försök med blad, vilka under tiden fingo sitta kvar på trädet och som sålunda blivit behandlade liksom motsvarande objekt i ser. 1. Den tredje serien är utförd med avskurna blad, som under försökstiden ställdes i näringslösning.

Att försöken med avskurna blad ej ge en mera tillförlitlig uppfattning om mängden av de bildade produkterna framgår av resultaten, ehuru jag ursprungligen hoppats att genom de nämnda anordningarna kringgå den felkälla som ämnesbortledningen utgör.

Först må serien 2 anföras.

Tab. 2. Anhopning och bortledning av assimilat under 1 dygn. Blad på trädet.

Angehäuften und weggeführte Assimilate während 24 Stunden. Blätter am Baume.

Prov n:o Probe	Tid Zeit	Försök Versuch	Glykos mg pr		Resultatet i %
			kvdm	gr T.V.	
91 o. 95 solbl.	26.VII. kl. 9 f.m.—7 ³⁰ e.m.	Tillkomna ass.	8,1	13,5	32,3
85 o. 89 »	25.VII. kl. 8,45 f.m.—7 ³⁰ e.m.	Bortl.+förbr. »	12,6	22,5	48,3
		Ass. 12 Dt.	20,7	36,0	
92 o. 96 skuggbl.	26.VII. kl. 9,15 f.m.—7 e.m.	Tillkomna ass.	9,6	27,4	53,9
86 o. 90 »	25.VII. kl. 8,30 f.m.—8 e.m.	Bortl.+förbr. »	2,7	7,1	28,8
		Ass. 12 Dt.	12,3	34,5	
111 o. 113 solbl.	5.VIII. kl. 7,30 e.m.—6.VIII. kl. 8,20 f.m.	Tillkomna ass.	6,8	12,5	24,8
103 o. 105 »	31.VII. kl. 7,30 e.m.—1.VIII. kl. 8,45 f.m.	Bortl.+förbr. »	12,7	24,7	41,9
		Ass. 12 Nt.	19,5	37,2	
112 o. 114 skuggbl.	5.VIII. kl. 7 e.m.—6.VIII. kl. 8,20 f.m.	Tillkomna ass.	1,5	1,1	2,8
104 o. 106 »	31.VII. kl. 8 e.m.—1.VIII. kl. 8,30 f.m.	Bortl.+förbr. »	3,5	9,8	18,1
		Ass. 12 Nt.	5,0	10,9	

Datum..... Juli 24 25 26 30 31 Aug. 1 5 6
 Medeltemperatur... 21,5 15,5 15,0 16,2 19,3 15,5 15,2 15,3
 Solbladens ass. under dygnet = pr kvdm 40,2; pr gr T.V. 73,2 mg.
 Skuggblad. » » » » 17,3; » » » 45,4 »
 Skuggbladens ass.: Solbladens ass. = pr kvdm 0,43; pr gr T.V. 0,62.

Deutsche Erklärung, s. Tab. 1.

Tyvårr visade det sig omöjligt för en ensam person att samtidigt utföra både bortlednings- och assimilationsförsöken, varför dessa äro anställda på olika tider. Detta kan emellertid föga inverka på jämförelsen mellan sol- och skuggbladen eftersom blott relativa värden krävas. Att de absoluta värdena bli lidande på förfaringssättet är av mindre betydelse. En jämförelse mellan dem i tvenne serier blir även otillförlitlig redan av det skälet, att serierna utförts vid olika tider och under olika förhållanden.

Vid en jämförelse mellan sol- och skuggbladens kolhydratsekonomi i detta försök (tab. 2) framgår ungefär samma förhållanden som i serie 1. Särskilt är överensstämmelsen god, då jämförelsen göres pr viktsenhet torrs substans. Det visar sig, att skuggbladen lämna ungefär 40 % mindre kolhydrat till stammen än solbladen. Om de senares produktion sättes som 100 % pr viktsenhet blir skuggbladens 62 %. I ser. 1 var motsvarande värde 58 %. Beräknad pr bladyta är skuggbladens assimilationsintensitet större i ser. 2 (43 %) än i ser. 1 (31 %) otvi-

velaktigt beroende på bladens olika tjocklek i de båda fallen. De sid. 231 anförda siffrorna härför visa, att skuggbladen i serie 2 varit av en tjocklek som utgjort 63 % av solbladens, medan motsvarande värde i ser. 1 endast når till upp 49 %. Man har härav skäl att vänta en relativt större assimilationskapacitet hos skuggbladen i ser. 2.

Tabellernas sista kolumn omfattar procenttal för kolhydrathaltens förändringar. De tillkomna assimilaten äro beräknade som procent av det kvantum kolhydrat, som en viktsmängd blads substans innehåller efter assimilationstidens slut, och procenttalen för bortledda och förbrända kolhydrat beräknas av halten vid evakueringens början. Dessa tal visa, som synes, ingen överensstämmelse. En sådan kunde väl ej heller väntas. Vid provens analys har nämligen den olösta stärkelsen medtagits, medan såväl assimilation som bortledning torde vara bestämda av i första hand de lösta ämnenas koncentration. Man bör därför kunna påstå att både assimilation och bortledning åtminstone inom vida gränser äro oberoende av totala mängden magasinerade assimilater.

Tab. 3. Anhopning och bortledning av assimilater under 1 dygn. Avskurna blad i näringslösning.
Angehäuften und weggeführte Assimilate während 24 Stunden. Abgeschnittene Blätter in Nährlösung.

Prov n:o Probe	Tid Zeit	Försök Versuch	Glykos mg pr		Resultatet i %
			kvdm	gr T.V.	
93 o. 97 solbl.	26.VII. kl. 8.40 f.m.—7.10 e.m.	Tillkomna ass.	2,9	4,1	13,1
83 o. 87 »	25.VII. kl. 8 f.m.—7.15 e.m.	Bortl. + förbr. »	11,1	21,4	51,1
		Ass. 12 Dt.	14,0	25,3	
94 o. 98 skuggbl.	26.VII. kl. 8.30 f.m.—7 e.m.	Tillkomna ass.	7,7	22,3	53,2
84 o. 88 »	25.VII. kl. 8.15 f.m.—7.45 e.m.	Bortl. + förbr. »	1,5	4,7	19,8
		Ass. 12 Dt.	9,2	27,0	
107 o. 109 solbl.	5.VIII. kl. 7.10 e.m.—6.VIII. kl. 8.20 f.m.	Tillkomna ass.	0,0	0,6	1,3
99 o. 101 »	31.VII. kl. 7.15 e.m.—1.VIII. kl. 9 f.m.	Bortl. + förbr. »	10,7	28,9	32,9
		Ass. 12 Nt.	10,7	29,5	
108 o. 110 skuggbl.	5.VIII. kl. 7 e.m.—6.VIII. kl. 8.20 f.m.	Tillkomna ass.	— 2,6	— 6,8	— 17,3
100 o. 102 »	31.VII. kl. 7.45 e.m.—1.VIII. kl. 8.15 f.m.	Bortl. + förbr. »	4,1	11,1	18,0
		Ass. 12 Nt.	1,5	4,3	

Temperaturen: Se tab. 2.

Solbladens ass. under dygnet = pr kvdm 24,7; pr gr T.V. 55,1 mg.

Skuggblad. » » » » » 10,7; » » » 31,3 »

Skuggbladens ass. : solbladens ass. = pr kvdm 0,43; pr gr T.V. 0,57.

Deutsche Erklärung, s. Tab. 1.

De försök, vars resultat finnas sammanfattade i tab. 3, äro som nämnt utförda med avskurna blad och samtidigt med dem i tab. 2. Båda serierna löpa parallellt och bladen härstamma från samma träd. Enda skillnaden mellan dem består däri att i ser. 3 alla bladen under försökstiden hållits i näringslösning. Man kan således jämföra ej blott de relativa värdena utan även delvis de absoluta. Den faktor som mest inverkar på en jämförelse av senare slaget är skillnaden i försöksbladens tjocklek, vilken icke kunnat undvikas.

Bladen avskuros under vatten och ställdes med skaften i näringslösning. Var det fråga om att skaffa värden för kolhydratens anhopning i cellerna, höllos bladen först i mörker under 12 timmar, medan de ännu sutto på trädet. Efter avskärandet ställdes de i porslinskålar eller provrör i omedelbar närhet av den plats, där de vuxit, så att ljusförhållandena förblevo oförändrade. Vid bortledningsförsöken inneslötos objekten i mörker på förut nämnt sätt.

Den ursprungliga planen att söka eliminera bortledningen genom att avbryta bladens förbindelse med stammen lyckades ej, då parenkymet allt fortfarande uttömdes på kolhydrat och i ungefär samma utsträckning som förut. De stora nervstammarna och bladskafet ha naturligtvis varit uppstaplingsplatserna i detta fall. Jämför man bortledningsvärdena i tab. 2 och 3, ser man blott obetydliga skillnader. Tänka vi t. ex. på det första fallet d. v. s. bortledning + förbränning den 25.VII hos de avskurna bladen, så äro talen 11,1 och 21,4, medan bladen på trädet (tab. 2) samtidigt förlorade i mg kolhydrat 12,6 och 22,5. En dylik överensstämmelse visar tydligt, att kolhydratstransporten fortgått i oförminskad grad trots bladets avlägsnande från modergrenen.

Men försöket visar å andra sidan, att anhopningen av assimilat avsevärt reducerats genom bladskafets avskärande, ty resultatet har i detta fall givit värden, som i allmänhet äro betydligt lägre än motsvarande tal i tab. 2. På grund av den förminskade assimilationsintensiteten ha de summerade värdena av såväl solbladens som skuggbladens produktion per dygn blivit lägre än i ser. 2. Däremot ha proportionerna mellan skuggbladens och solbladens kolhydratsleverans bibehållits.

Försöksserierna 4 och 5.

Vid de föregående försöken kommo äldre enstaka träd till användning. Serierna 4 och 5 äro utförda på ett ungt lönnbestånd i Bergianska Trädgården. Lönnarna voro 2—3 meter höga och i tät plantering, så att en betydligt djupare skugga rådde inuti beståndet än i kronorna av

föregående seriers försöksträd. Skuggbladens ringa ljustillgång i lönnbeståndet hade bl. a. medfört att bladytan blivit relativt större och skivan tunnare än hos de föregående försöksträden. Bladen voro eljest av samma typ som de i första serien använda.

Det var naturligtvis min avsikt att även för dessa båda seriers vidkommande skaffa värden för assimilation och bortledning även under natten, men olyckligtvis hindrades jag därifrån av åtskilliga omständigheter, bl. a. vädret, som vid flera tillfällen försvårade arbetet. Det hade ofta under försöken inträffat, att serier blivit förstörda på grund av inträffade omkastningar av väderleken. I tabellerna har jag endast antecknat temperaturen, då vädret i övrigt i samtliga fall varit detsamma — klart eller möjligen tunna, lätta molnfläckar samt lugnt eller svagare blåst. Försök som voro i gång, då större och ihållande regn inträffade, avbrötos. För serierna 4 och 5 igångsattes vid tvenne olika tillfällen försök för utrönande av bladens kolhydratsförskjutningar under natten, men båda gångerna måste arbetet avbrytas på grund av regn. Tyvärr var jag sedermera av andra omständigheter förhindrad att upprepa dem. I tab. 4 och 5 kan jag därför uppvisa värden blott för dagsförsöken.

Jämförda med varandra, visa tabellerna en god överensstämmelse mellan de procenttal, som beräknats för kolhydratutbytet pr yta, medan motsvarande tal för torrvikterna gå starkt isär. Anledningen härtill ligger åtminstone delvis däri att proportionen mellan torrvikt och yta är underkastad betydande variationer. Bortsett från dessa växlingar äro likväl resultaten av de båda sista försöksserierna blott delvis belysande för förhållandet mellan skugg- och solbladens kolhydratsproduktion, eftersom dennas storlek under natten ej kommit med vid beräkningen. Som föregående tabeller visat, är proportionen mellan de båda bladsorternas assimilation under dagen en helt annan än under natten. Man kan emellertid göra en jämförelse mellan utslagen av ser. 4 och 5 genom att jämföra dem med föregående seriers dagsförsök.

Proportionerna mellan de båda bladsorternas assimilation under dagen framgår av följande sammanställning:

Serie	1.	Skuggbl:s	ass	:	solbl:	ass.	pr	kvdm	0,36;	pr	gr	T. V.	0,74
	»	2.	»	:	»	»	»	»	0,59;	»	»	»	0,96
	»	4.	»	:	»	»	»	»	0,37;	»	»	»	0,55
	»	5.	»	:	»	»	»	»	0,39;	»	»	»	0,71

Resultaten förete variationer inom vida gränser men visa likväl i allmänhet, att skuggbladen inom det undersökta lönnbeståndet lämnat relativt mindre assimilat än skuggbladen inom de förut undersökta träd-

Tab 4. Anhopning och bortledning av assimilat under 12 dagtimmar. Blad på trädet.
 Angehäufte und weggeführte Assimilate während 12 Tagesstunden. Blätter am Baume.

Prov n:o Probe	Tid Zeit	Försök Versuch	Glykosim g pr	
			kvd m	gr T.V.
127 o. 129 solbl.	7.VIII. kl. 8 f.m.—7.20 e.m.	Tillkomna ass.	9,0	14,1
119 o. 121 »	8.VIII. kl. 8.30 f.m.—8.20 e.m.	Bortl. + förbr. »	11,0	18,1
		Ass. 12 Dt.	20,0	32,2
128 o. 130 skuggbl.	7.VIII. kl. 8.30 f.m.—7.30 e.m.	Tillkomna ass.	1,1	3,2
120 o. 122 »	8.VIII. kl. 8.50 f.m.—8.20 e.m.	Bortl. + förbr. »	6,3	14,5
		Ass. 12 Dt.	7,4	17,7

Datum Aug. 6 7 8
 Medeltemperatur 15,3 13,5 11,7
 Solbladens ass. under 12 dagtimmar = pr kvdm 20,0; pr gr T.V. 32,2 mg.
 Skuggblad. » » 12 » » » 7,4; » » » 17,7 »
 Skuggbladens ass.: Solbladens under 12 dagt. = pr kvdm 0,37; pr gr. T.V. 0,55 mg.
 Deutsche Erklärung, s. Tab. 1.

Tab. 5. Anhopning och bortledning av assimilat under 12 dagtimmar. Blad på trädet.
 Angehäufte und weggeführte Assimilate während 12 Tagesstunden. Blätter am Baume.

Prov n:o Probe	Tid Zeit	Försök Versuch	Glykosim g pr	
			kvd m	gr T.V.
151 o. 153 solbl.	14.VIII. kl. 8.15 f.m.—7.15 e.m.	Tillkomna ass.	9,3	14,9
159 o. 161 »	15.VIII. kl. 8.15 f.m.—8.15 e.m.	Bortl. + förbr. »	17,0	26,3
		Ass. 12 Dt.	26,3	41,2
152 o. 154 skuggbl.	14.VIII. kl. 8.35 f.m.—7.15 e.m.	Tillkomna ass.	5,8	14,5
160 o. 162 »	15.VIII. kl. 8.25 f.m.—8.25 e.m.	Bortl. + förbr. »	4,5	14,8
		Ass. 12 Dt.	10,3	29,3

Datum Aug. 13 14 15
 Medeltemperatur 14,8 12,5 12,3
 Solbladens ass. under 12 dagtimmar = pr kvdm 26,3; pr gr T.V. 41,2 mg.
 Skuggblad. » » 12 » » » 10,3; » » » 29,3 »
 Skuggbladens ass.: Solbladens ass. under 12 dagt. = pr kvdm 0,39; pr T.V. 0,71 mg.
 Deutsche Erklärung, s. Tab. 1.

kronorna — ett förhållande som otvivelaktigt är föranlett av den olika ljusställgången, då skuggan inom lönnbeståndet var betydligt djupare än inom lönnkronorna.

Som ett allmänt slutomdöme om försöksresultaten kan sägas, att hos lönnen skuggbladens assimilation och kolhydratsleverans betydligt understiger solbladens både i avseende på

yta och torrsvikt. Beräknat på ytenhet når den ej upp till hälften av solbladens (de undersökta fallen gåvo 30—40 %) medan den något överstiger hälften om den beräknas på torrsvikt (de undersökta fallen gåvo ungefär 60 %).

* * *

Om förhållandet mellan bladens tjocklek och kolhydratshalten.

Det har i det föregående framhållits, att bladen hos *Acer platanoides* erbjuda påfallande olikheter i avseende på tjocklek och ytvidd, och att det som bekant är ljusförhållandena som i första hand äro orsaken till dessa växlingar. (LAMARLIÈRE 1892, COMBES 1910, ROSÉ 1913.) Men vi finna dessutom variationer t. ex. i pigmentens mängd och proportioner, i cellväggarnas och kutikulans tjocklek och möjligen även i andra förhållanden. Att ljuset spelar huvudrollen vid sådana olikheter uppkomst är sannolikt. Växlingarna i bladens tjocklek kunna angivas med tal som uttrycka t. ex. torrsvikten i mg hos en kvdm bladmassa och som således ange ett slags relativ vikt. Relativa vikten växlar hos bladen inom en och samma trädkrona och bildar en jämn serie, vilket framgår vid undersökning av olika delar av kronan. Gränserna för dessa variationer äro att vänta hos de mest och minst ljusexponerade, d. v. s. de former, som utgöra de egentliga sol- och skuggbladen och som bildat materialet för denna undersökning. För att lämna ett exempel på variationernas bredd kan jag anföra följande värden på torrsvikten av lika stora bladstycken, tagna ur blad på ungefär samma höjd och av samma utvecklingsstadium men från olika ljuslägen. Proven äro utstämplade och utklippta och hade vart och ett en yta av 6,95 kvcm. Torrsvikterna voro i mg: 24 26 30 31 32 33 34 35 36 43 46 54.

Sålunda har å ena sidan en ringa ljustillgång, å andra ett överskott på ljus varit huvudanledningen till bladens variationer mellan låga och höga relativa vikter, d. v. s. till deras uppbyggande i ena fallet med den minsta i andra med den största materialförbrukningen (ROSÉ 1913 p. 16). Hur assimilationsförmågan, pr torrsvikt beräknad, förhåller sig vid uppkomsten av dessa växlingar i relativa vikten kan ej avgöras genom undersökningar av det slag, det här varit fråga om. Men då vissa av bladens karaktärsförändringar t. ex. i cellväggarnas och kutikulans tjocklek och även palisadernas höjd kunna tänkas inverka på den relativa vikten utan att förändra assimilationskapaciteten eller i varje fall utan att ändra denna i samma riktning och i samma grad, så måste man vid en jämförelse av de olika bladens kolhydratsproduktion ej blott räkna med de yttre betingelserna utan även behålla de av dessa framkallade

sekundära bladkaraktärerna i minne. Dessa kunna i ytterlighetsfall tänkas vara av en sådan beskaffenhet, att t. ex. för solbladens vidkommande assimilationen pr yta blivit oförändrad, medan relativa vikten ökats till den grad, att bladen ej längre producera de största kolhydratmängderna, pr torrsvikt räknade, utan häri överträffas av andra, för det direkta solljuset mera skyddade blad. Några assimilationsförsök för jämförelse mellan de egentliga solbladen och blad i full diffus belysning har jag ej utfört men påpekar här dessa olikheter hos försöksbladen, då

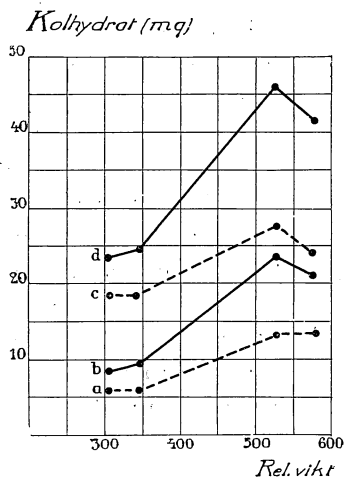


Fig. 3.

Acer platanoides. Förhållandet mellan bladens cellmassa och kolhydratshalt. —
Verhältnis zwischen Zellenmasse und Kohlehydrategehalt der Blätter.

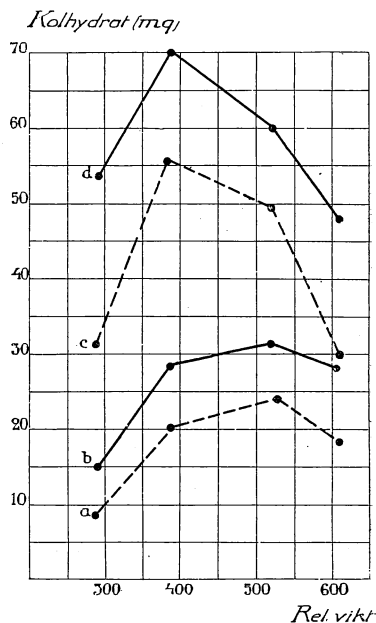


Fig. 4.

de måste ihågkommas vid valet av objekt och vid resultatens jämförande. Man kan knappast kringgå en sådan heterogenitet hos materialet vid försök ute i naturen. Min uppmärksamhet kom att fästas på de sekundära bladkaraktärernas betydelse för assimilationsresultatens jämförelse pr yta och torrsvikt därigenom att kolhydratshalten visade betydande olikheter hos bladprov, som kunde väntas vara mättade med assimilat. De få sammanställningar jag kunnat göra ur analysresultaten för denna frågas belysning visa ett bestämt förhållande mellan bladens assimilathalt och relativa vikt, om jämförelsen utföres på blad som rönt samma behandling. Figurerna 3 och 4 åskådliggöra detta.

Värdena i kurvorna a och b äro beräknade pr kvdm bladyta, c och d pr gr torrsubstans. De heldragna b och d ha erhållits för prov tagna på morgonen kl. 8—9. Bladen inneslötos därpå i mörker ungefär 10 timmar. Under dagens lopp sjönk kolhydratshalten, så att nya prov, tagna från samma blad under aftonen, gävo kurvorna a och c.

De båda första punkterna i varje kurva härröra från skuggblad och visa låg relativ vikt och låg kolhydrathalt såväl på torrsvikt som yta. De följande två proven äro från solblad. Avsikten med dessa och föl-

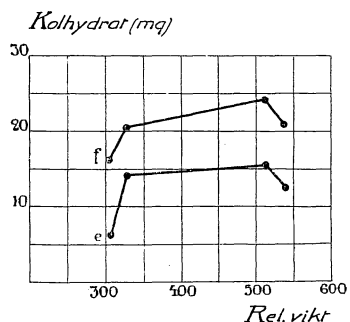


Fig. 5.

Acer platanoides. Förhållandet mellan bladens cellmassa och kolhydratshalt. —
Verhältnis zwischen Zellenmasse und Kohlehydratgehalt der Blätter.

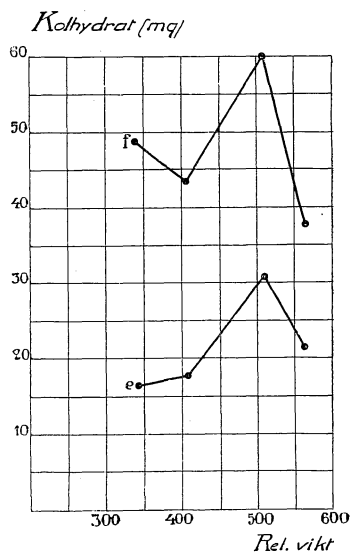


Fig. 6.

jande kurvor är att visa, hurusom kolhydrathalten till en början stiger med relativa vikten men sedermera faller vid dennas högre värden, att sålunda de relativa viktstalen så att säga ha ett optimum för kolhydratskapaciteten. Önskvärt hade varit, att man haft ett större antal likvärdiga prov för en kurvas konstruktion samt att provens relativa vikter varit mera jämt fördelade, men det var först under analysarbetet och efter vegetationsperiodens slut, som jag fick uppmärksamheten fäst på dessa förhållanden. I fig. 4 ha de fyra provens relativa vikter jämnare differenser, varför kolhydratskurvan kommit att framträda bättre.

En jämförelse mellan bladens relativa vikter och de under försökstiden bortledda assimilaten (skillnaderna mellan de heldragna och de streckade kurvorna) kan ej med någon säkerhet göras, ty två av värdena i a och c

ha erhållits från blad, som under försökstiden (kl. 8—9 fm.—ungefär kl. 8 em.) varit avskurna och ställda i näringslösning. En dylik jämförelse vore eljest av ett särskilt intresse. Nu äro emellertid proven alltför fåtaliga och ehuru ingen påtaglig skillnad kunde påvisas mellan bortledningen hos avskurna och på trädet kvarsittande blad, bör dock vid en jämförelse av här åsyftat slag varje olikhet i provens behandling undvikas.

Man kan i stort sett säga att kurvornas karaktär i fig. 5 och 6 är densamma som i föregående figurer med ett kapacitetsmaximum vid en relativ vikt av ungefär 440.

Den högsta kolhydrathalten finnes sålunda i allmänhet varken hos extremt tjocka eller tunna blad utan hos bladformer, som häri intaga en mellanställning. Anledningen till detta maximums uppkomst torde vara att söka i de sekundära ljuskaraktärernas framträdande. Med deras utbildning stiger den relativa vikten $\left(\frac{\text{vikt}}{\text{yta}}\right)$ hastigare än den relativa assimilatkapaciteten och sjunker sedermera på den senares högre värden.

II. Assimilationen hos sol- och skuggblad av *Pinus silvestris* och *Picea excelsa*.

I. Barrträdens ljusfråga i allmänhet.

Vad som särskilt måste intressera i den föreliggande undersökningens problemställning vore en jämförelse över solbarrens och skuggbarrens kolhydratsekonomi hos våra två viktigaste skogsträd, tallen och granen. Dessa växer här i landet under de mest olikartade ekologiska betingelser och förete därför också en mängd olika typer såväl individuellt som ifråga om de av dem bildade samhällena. I kampen om växtplatsen är ljusekonomien hos den kolsyreassimilerande växten en av de viktigaste faktorerna. Den avgör helt eller delvis konkurrensen, så att den som bäst är i stånd att utnyttja en förekommande ljustillgång också har de största utsikterna att ta lokalen i besittning. Förutsättningar för framgång i denna konkurrens utgöras ifråga om ljuset dels i överlägsenhet i assimilation vid särskilda ljusstyrkor, dels i förmågan att uthärda ljus av olika styrkegrader överhuvudtaget. I dessa förutsättningar uppvisa växterna som bekant talrika variationer mellan extrema anpassningar för å ena sidan ljus å andra skugga. Varje arts och individs anpassning är sedermera i sin tur mer eller mindre plastisk. Individer och blad utbildas lämpade för de olika till buds stående ljus-

styrkorna — i ytterlighetsfall såväl anatomiskt som fysiologiskt starkt specialiserade ljus- och skuggtyper, ljus- och skuggblad. Så snart ljus-tillgången av förhållandena bringas utanför ramen av växtens tillpassning komma störningar att uppstå i de assimilerande organen och till slut hos hela individet ifråga. Så t. ex. vissna i en tätare grandunge massor av äldre grenar, sedan skott- och barrbildning upphört. Grenfällandet skri-der högre och högre upp mot kronan, till dess slutligen de sista res-terna av denna duka under och hela trädet dör, emedan de kringstå-ende medtävlarna fått för stort försprång och bringa ljuset under minimi-gränsen.

Då, som sagt, både tallen och granen växa och bilda bestånd under så olikartade yttre förhållanden ej minst med hänsyn till ljuset, så vore det från skogsbotanisk synpunkt av särskilt intresse att närmare analy-sera dessa trädets ljusbehov och deras anpassningsförmåga gentemot brist eller överskott på ljus. Ett studium av deras kolhydratsekonomi i detta hänseende bör kunna frambringa viktiga fakta för förståelsen av deras ekologi ävensom för dennas praktiska tillämpning vid plantering och skogsvård. Särskilt träder härvid gallringsfrågan i förgrunden både vad beträffar den naturliga gallringen och grenfällningen och i vad mån den gäller uthuggningen. Att en ljusmängd, som faller över en grandunge och som i det närmaste helt upptages av barren i kronorna, kan för-brukas med olika resultat för assimilation och tillväxt är ju utan vidare klart. Man behöver blott tänka på tvenne ytterligheter där i ena fallet trädkronorna sluta samman högt uppe vid topparna, medan i andra träden stå på sådana avstånd, att de pyramidformiga kronorna blott nedtill tangera varandra, och det är genast klart, att den assimi-latoriska effekten och kolhydratutbytet bör bli högst olika. I förra fallet uppfångas ljuset på en relativt liten Barryta men i stark intensitet för de enskilda barren, medan i andra fallet samma ljusmängd i svagare styrka fördelas över en betydligt större yta. Kolhydratutbytet och trädens tillväxt komma härvid att bero på barrrens assimilationsförmåga vid olika ljusstyrkor och på förbrukningen av näringsämnen för förbränning, för barr- och grenavfall etc. Tillväxten bestämmes alltså av överskottet på assimilat. De i glest förband stående träden utnyttja ljuset mera ekonomiskt än träden i ett tätare bestånd, vilket också tyd-ligt framgår av de förras överlägsna växtlighet. Att den praktiska värde-sättningen även måste räkna med andra faktorer som t. ex. virkeskvali-teten är ju självklart.

En undersökning över våra skogsträdets ljushushållning måste alltså äga ett särskilt värde för förståelsen av orsakerna till virkesutbytet väx-lingar. Det var också min mening att söka bestämma mängden bildade

kolhydrat pr dygn hos tallens och granens sol- och skuggbarr enligt den metod, som i föregående kapitel beskrivits och som jag använt för lönnbladen. Metoden hade provats på blad av björk och lönn och härvid visat sig fungera väl. Däremot befanns den oanvändbar för sådana objekt som barrträden. Från ett antal försöksserier med tall och gran insamlades en mängd prov, som också analyserades på halten av stärkelse och sockerarter. Utslagen gingo emellertid i en riktning, som antydde, att de assimilationsprodukter, som bildas och hopas i barren, ej utgöras enbart av fria kolhydrat utan möjligen också av föreningar, i vilka dessa ingå och som ej komma med vid analysen. Vid 12 bestämningar av kolhydratsförlusten genom andning enbart samt genom andning och bortledning tillsammans visade 9 ett avsevärt tilltagande av halten stärkelse och socker. Under den tid (10 dagtimmar), som proven hållits i mörker, hade alltså dessa kolhydrat ökat i mängd, vilket blott kan förklaras på så sätt att under assimilationen och under ljusets inflytande en produkt bildats, som sedermera i mörker avspjälkat socker. Någon närmare undersökning av denna produkt och dess omsättningar har jag ännu ej varit i tillfälle att företaga.

Då sålunda metoden ifråga ej kunde tillämpas på koniferbarren, övergick jag till den av LUNDEGÅRDH (1921) utarbetade gasanalytiska metoden. Medelst denna bestämmas assimilationsgraden vid olika ljusstyrkor. Den medgiver således en jämförelse mellan de olika objektens förmåga att utnyttja och uthärda ljus men lämnar ej direkta värden på mängden assimilerat som bildas under exempelvis loppet av ett dygn. Varje prov gäller nämligen en assimilationstid av blott omkring 30 minuter. För att medelst denna metod bestämma den ekologiska kolhydratsleveransen pr dygn eller år behövde man kvantitativa värden på assimilation och andning vid olika ljusstyrkor och temperaturer, samt på bladens naturliga kolsyre tillgång under samma tid. Härför skulle alltså fordras omfattande undersökningar och det är ej min mening att i denna uppsats söka giva ett svar i berörda hänseende. Skogsträdens ljushushållning är emellertid en tillräckligt omfattande och viktig fråga för att berättiga en redogörelse för de försök, jag anställt över densamma.

För att giva undersökningen en uteslutande ekologisk karaktär har jag sökt tillämpa de naturliga betingelserna så vitt möjligt. Då blott avskurna kvistar kunnat komma till användning, ha dessa tagits omedelbart före försökets igångsättande, och försökstiden inskränkts till 15 à 30 minuter. Det är nämligen nödvändigt att i möjligaste mån undvika det hämmande inflytande, som mer eller mindre bekanta tidsfaktorer (BLACKMAN och MATTHÆI 1905, p. 443, BLACKMAN och SMITH 1910, p. 400,

WILLSTÄTTER 1918, p. 52 och 156) åstadkomma. Vidare har för försöken luftens egen kolsyrehalt kommit till användning. Vid högre ljusvärden är luftens kolsyrekoncentration i regel för låg gentemot bladets assimilationskapacitet, så att assimilationsintensiteten begränsas av kolsyran (BOYSEN JENSEN 1918, p. 238—238, 248, HENRICI 1919, p. 105, 1921, p. 118—121, LUNDEGÅRDH 1921, p. 89—94.) Vid lägre ljusvärden begränsas assimilationen av ljuset självt. Begränsningen synes likväl ej ske efter minimumlagen som BLACKMAN (1905, p. 289) och BLACKMAN och SMITH (1910, p. 411) tänkte sig den, då enligt LUNDEGÅRDH (1921, p. 62) assimilationen vid lägre ljusvärden och låg CO_2 -koncentration begränsas samtidigt av både ljuset och kolsyran. Det vore sålunda omöjligt att av assimilationskurvor, erhållna vid försök med t. ex. stegrad CO_2 -tillförsel, bilda sig en uppfattning om det ekologiska ljusbehovet hos en växt. I all synnerhet gäller detta, då man betänker, att optimum-begreppet i allmänhet och särskilt för assimilationsbetingelserna är ytterst relativt (BLACKMAN 1905, p. 290, 291, BLACKMAN och SMITH 1910, p. 403—412, SIERP 1920, p. 453.)

Denna del av undersökningen, som gäller tallens och granens ljusekonomi och ljushårdighet utfördes vid Ekologiska Stationen på Hallands Väderö sommaren 1921.

2. Metodiken.

En närmare beskrivning av assimilationsapparat och analysmetod finnes hos LUNDEGÅRDH (1921, p. 48), till vilken hänvisas. Principen är i korthet följande: Objektet ställes till assimilation i en sluten kammare vars CO_2 -mängd efter försökets slut bestämmes medelst absorption i $\text{Ba}(\text{OH})_2$ och titrering med oxalsyra.

Vid varje försök utfördes 3 à 4 assimilationsmätningar samt en bestämning av luftens kolsyrehalt. Samtliga apparater utställdes vid försökets början på något blåsigt ställe i stationens närhet för genomluftning. Under tiden hämtades materialet från granar och tallar i närheten. Sista årets skott avskuros och ställdes i apparaterna, varvid den naturliga ljusorienteringen i största möjliga grad bibehölls. Glasskivorna, som bildade assimilationskamrarnas tak, påskruvades och apparaterna utställdes vid en viss ljusintensitet, som mättes med »imperial-exposuremeter. Nr 1». Efter 15—30 minuter (tiden valdes längre eller kortare, allteftersom man kunde vänta en svagare eller starkare assimilation) avstängdes objekten från luften i assimilationskammaren och 20 kbcm $\text{Ba}(\text{OH})_2$ med en styrkegrad av ungefär $\frac{n}{20}$ tillfördes. Absorptionstiden var 1 timme. Lösningen utsögs i en kolv på 100 kbcm och titrerades i denna

med $\frac{n}{20}$ oxalsyra och fenolftalein. Kolven hölls härvid i det närmaste tillsluten med en kautschukpropp, genom vilken byretten satt instucken.

De för försöken behövlige ljusgraderna erhöles i mer eller mindre skuggiga lägen samt på öppna platser i direkt solljus från klar eller mulen himmel. Skuggljuset avbländades efter behov medelst zinkplåtar, ur vilka springor av bestämda dimensioner blivit utskurna (förut använd metod av BLACKMAN och MATTHÆI 1905, p. 435.) Apparaterna höllos i regel i horisontalläge, i vilket även ljusmätningarna utfördes. Vid tillfällena då ljuset på grund av molnighet varierade, gjordes mätningar varannan eller var tredje minut och ett medeltal uträknades. Samtliga ljusgrader beräknades i direkt proportion till papperets svärtningstid och uttrycktes i % av den ljusstyrka, som bestämdes medelst ljusmätaren i horisontalläge mitt på dagen en julidag med molnfri, klar, blå himmel. Tyvärr kan man ej med denna metod taga hänsyn till en del svängningar i ljusets sammansättning och energiförråd, vars inverkan undgår ljusmätaren. (URSPRUNG 1917, p. 63 och 67.)

Temperaturen avlästes på en i assimilationskammaren liggande termometer vid försökets början och slut och om en förskjutning under tiden inträtt, togs medeltemperaturen såsom gällande för hela tiden. Nu kan emellertid temperaturen i objektets vävnader höjas mer eller mindre över den omgivande lufttemperaturen. Ofta är skillnaden flera grader (BLACKMAN och MATTHÆI 1905, p. 426, WILLSTÄTTER 1918, p. 65, HENRICI 1921, p. 115) beroende på objektets beskaffenhet och ljusstyrka. Härav påverkas assimilationen avsevärt. Vid en rent fysiologisk undersökning måste naturligtvis dessa temperaturvärden bestämmas men i vårt fall finnes ingen särskild anledning därtill. Det gäller nämligen här att skaffa ekologiska värden, sålunda uppgifter som representera det naturliga tillståndet och förloppet och som för ljusets vidkommande angiva belysningens effekt på assimilationen. Vi kunna därför bortse ifrån om denna effekt är enbart fotosyntetisk eller även termisk. Att lufttemperaturen däremot måste hållas konstant eller värdena eventuellt omräknas för en medeltemperatur är självklart, eftersom ljusstyrkan skall vara ensam variabel.

För temperatursvängningarnas utjämnande är varje apparat omgiven av en vattenmantel, som vid kallare väderlek kan uppvärmas. I direkt solljus ställdes apparatens glastak under ett skikt rinnande vatten av ungefär 0,5 cm djup. Emellertid steg temperaturen i kammaren under 15 försöksminuter 4—6° och det blev alltså nödvändigt att korrigera de flesta assimilationsvärdena med hänsyn till temperaturen. Då denna i

allmänhet rörde sig omkring 20° (se tab. 7—10), har detta värde lagts till grund för omräkningarna. De nödiga temperaturkoefficienterna har jag beräknat med hjälp av tillgängliga uppgifter. LUBIMENKO (1908 a p. 291) anför temperaturkoefficienter för tall och gran, men de gälla blott temperaturerna 20° — 30° och härleda sig från försök, vid vilka objektens innetemperatur ej blivit bestämd. För temperaturintervallen 20° — 25° anges sålunda för *Pinus silvestris* 1,70 och för *Picea excelsa* 1,23, för temperaturerna 20° — 30° resp. 1,90 och 1,40. Han kommer också till resultatet, att koefficienterna växla med den vid försöken använda ljusstyrkan (p. 291). För *Robinia* har han tre experimentella koefficienter: 1,14, 1,65 och 1,20. Det är sålunda svårt att ur dessa uppgifter bestämma en koefficient för det temperaturområde, som mina försök omfatta ($17,5^\circ$ — $22,5^\circ$) och ännu svårare att bestämma koefficienten för alla de använda ljusintensiteterna. I allmänhet råder dock en viss likhet mellan de koefficienter, som man ur litteraturuppgifter för en del växter kan beräkna för temperaturerna närmast omkring 20.

Eftersom koefficientvärdena ändras med temperaturen (LUBIMENKO l. c. WILLSTÄTTER 1918, p. 156) så böra desamma, som WARBURG (1919, p. 258) påpekar beräknas på kortare intervaller än 10° . Då mina assimilationsförsök falla huvudsakligen på sträckan $17,5^\circ$ — $22,5^\circ$, har jag blott använt assimilationsvärden motsvarande dessa temperaturer vid koefficientens beräkning. Sålunda har erhållits följande värden: Ur MATHÆIS kurva för *Prunus Laurocerasus* (1905, p. 79), 1,38 och (p. 84) 1,35; ur BLACKMAN och MATTHÆIS för samma växt (1905, p. 414, kurva c) 1,59; ur WILLSTÄTTERS (1918, p. 155) för fläder 1,38 och för alm 1,45.

Värdena röra sig omkring 1,40 och denna koefficient torde passa väl in på *Pinus silvestris* för området $17,5^\circ$ — $22,5^\circ$. Den sänkes nämligen enligt LUBIMENKOS värden från 1,90 för 20° — 30° till 1,70 för 20° — 25° och kan sålunda väntas sjunka ytterligare för $17,5^\circ$ — $22,5^\circ$. Jag har därför använt koefficienten 1,40 vid korrektionerna för *Pinus silvestris*. Ehuru koefficienten 1,23 ej kan motiveras lika starkt för *Picea excelsa* vid samma temperaturer, så har jag dock i brist på bättre nödgats begagna mig av densamma. Korrektionerna bli i varje fall ej så betydande att kurvornas typ och läge märkbart ändras.

En annan korrektion som måste införas, gäller luftens CO_2 -mängd i assimilationskammaren. Dels växlar atmosfärens kolsyrehalt, dels sjunker CO_2 -trycket i kammaren under försökets gång och denna sänkning är av växlande värden för de olika försöken, alltefter assimilationens livlighet och försökstidens längd. Den senare inskränktes efter behov — så att kolsyretrycket i kammarlufte i regel ej understeg $\frac{2}{3}$ av det normala. Att omräkna samtliga assimilationsvärden på samma kolsyrehalt är

fullt berättigat, då assimilationen vid lägre CO_2 -koncentration i det närmaste är direkt proportionell mot denna (jfr sid. 259). Först vid högre kolsyretillgång (ungefär 4 ggr luftens normala) motsvarar en ökning av kolsyrehalten en ständigt förminskad stegring av assimilationsintensiteten.

Vid varje försök utfördes en bestämning av luftens kolsyrehalt. De erhållna värdena fördela sig omkring 0,57 mg CO_2 pr l. Högsta och lägsta talen voro 0,49 och 0,64.

Av de värden, som erhållits på kammarluftens CO_2 -halt före och efter assimilationen, togs medeltalet och den ifrågakvarande assimilationsintensiteten omräknades för värdet 0,57.

Ifråga om klorofyllhalten torde man knappast ha anledning vänta några störande växlingar. För samtliga assimilationsförsök med såväl tall som gran användes i vartdera fallet samma träd under hela tiden. Under loppet av en dag ändras ej klorofyllhalten (WILLSTÄTTER och STOLL 1918, p. 8, HENRICI 1919, p. 53 och 54), däremot kan under en tid av några veckor en mindre förskjutning inträda. (WILLSTÄTTER och STOLL 1918, p. 96), som dock i många fall är rätt obetydlig (HENRICI 1919, p. 57). Mellan solblad och skuggblad finnes å andra sidan avsevärda skillnader (LUBIMENKO 1905, p. 412, STÅLFELT 1920, p. 129) och jag har därför bemödat mig om att välja såväl solbarrs- som skuggbarrsmaterialet från så begränsade delar av trädkronan, att några större variationer i ljusstillgången och därmed klorofyllhalten i vartdera fallet ej behövde befaras. Härigenom kunde även sådana olikheter i bladens anatomi undvikas, som stå i samband med ljusstillgången (HESSSELMAN 1904a, p. 402; Mc LEAN 1919, p. 37).

Då den utandade kolsyran åter assimileras under försökets gång och det erhållna assimilationsvärdet kommer att utgöra skillnaden mellan den totala assimilationen och respirationen, så måste ojämnheter och rubbningar i respirationen förorsaka fel vid jämförelsen. Ett sådant fel uppstår t. ex. på grund av förhållandet att solbladen andas mera intensivt än skuggbladen (HESSSELMAN 1904a, p. 400 och 401). Emellertid torde dessa svängningar komma att ligga inom försöksfelens gränser särskilt om man tar i betraktande de avsevärda fel, som äro föranledda av förskjutningar i klyvöppningsarean (jfr sid. 248). Enligt GABRIELLE MATTHÆI (1905, p. 61) uppstå rubbningar i andningsförloppet hos skott och blad som avskurits från växten. Hon sökte förhindra detta fel genom att låta objekten stå i vatten 24 timmar och sålunda använda dem först sedan reaktionerna hunnit stabiliseras. Gentemot detta förfaringsätt hyser emellertid WILLSTÄTTER (1918, p. 73) betänkligheter, då avsikten bör vara att bestämma de egendomligheter, som bladet äger, just då det skiljes från plantan. »Eine ausgleichende Vorbehandlung würde die Besonderheiten

des Verhaltens verwischen und die Einflüsse innerer Faktoren auf die Assimilation abzuschwächen drohen. In der Tat sind wir gerade dadurch, dass die Blätter möglichst frisch zur Untersuchung gelangen, keinen andren Störungen beegnet als solchen, die zu den physiologischen Eigentümlichkeiten der undersuchten Pflanzen gehörten.»

Av mina egna försök har jag kommit till den åsikten, att man åtminstone ifråga om sådana objekt som tall och gran är nödsakad att använda kvistarna omedelbart efter avskärandet, emedan detta återverkar på klyvöppningarnas ställning och härigenom avsevärt nedsätter assimilationen, Luftens normala CO_2 -halt är nämligen, som förut nämnts (sid. 0), en begränsande faktor särskilt vid högre ljusstyrkor. På grund av hartsavsöndringen täckas sårytorna snart med harts och vattentillförseln försvåras. Det gäller således att låta försöket omfatta blott den tid omedelbart efter skottets avskärande, under vilken gasutbytet försiggår normalt eller i det närmaste normalt.

Följderna av objektets avskärande för transpirationen och klyvöppningarnas ställning inträda förr eller senare alltefter skottets vattenhalt. Är denna relativt hög fortgår väl transpirationen en god stund (30—50 minuter) med full intensitet (fig. 7), medan däremot vid tillfällena av vattenbrist skottens vattenhalt är så nedsatt, att transpirationen redan från första början visar ett ständigt sjunkande (fig. 8). För att erhålla jämförbara värden måste man således inskränka försökstiden till den minsta möjliga samt utföra försöken vid tillfällena, då växterna ha full vattentillgång i marken och då inga yttre faktorer såsom vind och lufttorrhet förorsaka en minskning i kolsyreutbytet.

Jag hade under mitt arbete på Hallands Väderö sommaren 1921 ett utmärkt tillfälle att studera assimilationens beroende av yttre faktorer, särskilt vattentillgången i marken, som under en längre tid av sommaren var starkt nedsatt. Till denna del av undersökningen återkommer jag längre fram. Här vill jag blott anföra nederbördsförhållandena och de transpirationsförsök, som gjordes vid skilda tillfällena.

Regnmätningarna ha utförts vid Hallands Väderö fyr och godhetsfullt ställts till mitt förfogande av fyrmästaren därstädes.

Under en tid av 4 veckor (23 juni—22 juli) rådde alltså oavbruten torka. En transpirationsmätning som under denna period företogs finnes i fig. 7 (A) jämförd med en annan som gäller en tidpunkt strax efter rik nederbörd (B). Mätningarna ha utförts å analysvåg på vilken i vartdera fallet ett 1921-års skott upphängdes och vägdes med viss tids mellanrum. Om transpirationen den 25.VIII anses som den normala, så är den vid tillfället den 6.VII nedsatt av torkan till ungefär 12 %. Dessa värden gälla gran. I fig. 8 finnas tre kurvor för tall från olika

Tab. 6. Nederbörd i mm på Väderön månaderna juni—augusti 1921.
(Die Niederschläge in mm auf Väderön für die Monate Juni—Aug. 1921.)

Juni.		Juli.		Aug.		Aug.	
4	1 mm	22	14,7 mm	3	19,4 mm	14	30,7 mm
9	9,3 »	23	5,9 »	5	9,6 »	15	18,0 »
10	4,7 »	24	0,2 »	6	2,7 »	16	5,0 »
11	5,9 »	26	0,6 »	7	0,7 »	25	13,5 »
15	3,2 »	29	1,0 »	8	0,7 »	26	0,6 »
18	1,5 »			11	0,8 »	27	2,2 »
19	0,2 »			12	4,4 »	28	1,1 »
20	11,2 »			13	1,8 »	29	12,0 »
23	0,2 »					30	0,2 »

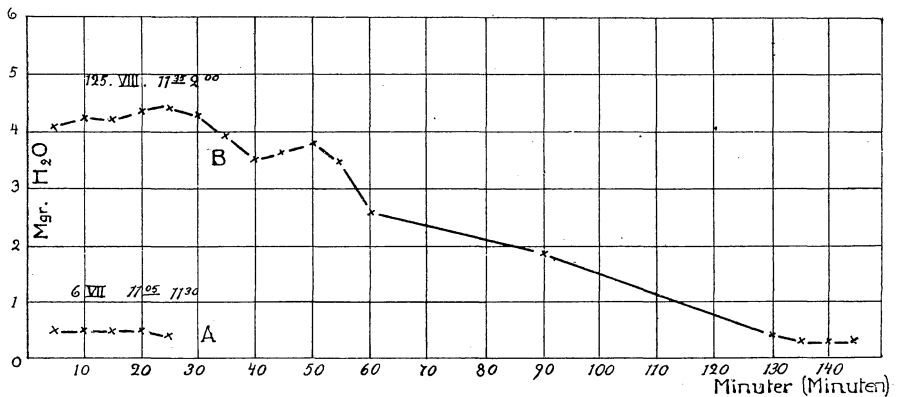


Fig. 7. *Picea excelsa*. Transpirationen under torka och efter regn. — Die Transpiration während einer Dürre und nach Regen.

tider av dagen. Vägningarna vilka härröra från samma tidpunkt som kurvan A fig. 7, började här som i förra fallet ungefär 5 minuter efter det skottet avskurits från trädet. Transpirationen sjunker redan från början. Tallen hade vid nämnda tillfälle en mångdubbelt starkare transpiration än granen, vilket antagligen beror på dess mera djupgående rotsystem.

Tyvärre existerar ännu ingen kvantitativ metod för bestämmandet av klyvöppningsarean. En sådan hade eljest vid en undersökning som den föreliggande varit av största vikt. Genom transpirationsmätningen erhåller man ett indirekt ehuru alltid mer eller mindre osäkert värde på klyvöppningsställningen. Infiltrationsmetoden (MOLISCH 1912) ger också utslag, som blott kunna bestämmas genom uppskattning. Dessutom är denna metod användbar för konifer-barren blott efter föregående luft-

evakuering. Genom detta förfaringssätt kunde emellertid NEGER (1912 p. 187) visa att koniféernas klyvöppningar liksom klyvöppningar i allmänhet hos andra växter reagera mot turgescensförändringar och sålunda slutas vid minskad vattentillgång. På grund av denna deras känslighet är en jämförande undersökning över assimilationsförhållanden under normal kolsyretillförsel endast möjlig i det fall att man använder objekt med full turgescens och för övrigt utför försöken vid tillfällen, då man med hänsyn till yttre faktorer har anledning att vänta största möjliga öppningsarea för gasutbytet. Av denna anledning har jag anställt mina jämförelser mellan värden, som erhållits vid försök under middagstimmarna (9,30—2,30) och vid relativt hög luftfuktighet och

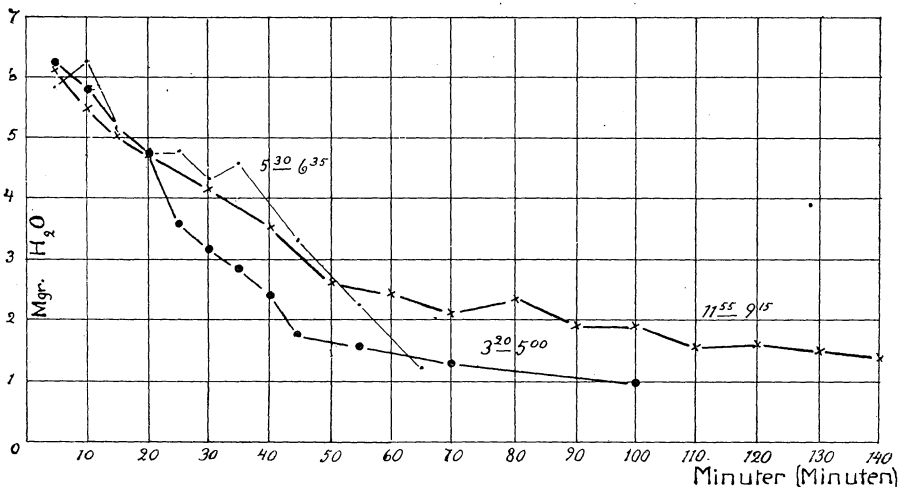


Fig. 8. *Pimus silvestris*. Transpirationsvärden hos avskurna kvistar under en torrperiod. — Transpirationswerte abgeschnittener Zweige während einer Dürre.

vindstilla eller svag blåst samt vid tillfällen, då marken dagarna förut blivit genomdränkt av regn. Det var egentligen blott vid ett par tillfällen föregående sommar, som alla dessa krav voro fyllda, men tack vare försöksmetodens snabbhet medhans dock åtminstone för tallens vidkommande ett tillräckligt antal analyser för bestämmandet av assimilationens ljuskurvor hos sol- och skuggbarr.

Då det faller sig svårt eller omöjligt att exakt angiva barrens yta har jag i likhet med HENRICI (1919 p. 21 och 73) använt friskvikten som enhet. Enligt HENRICI (p. 71) är torrvikten på grund av assimilation och bortledning underkastad alltför stora variationer för att kunna användas som underlag för dessa jämförelser.

3. CO₂-assimilationen hos *Pinus silvestris* och *Picea excelsa*.

Efter den svåra torkan under senare delen av juni och första hälften av juli månader föll äntligen den 22 och 23 juli kraftiga regn (tab. 6).

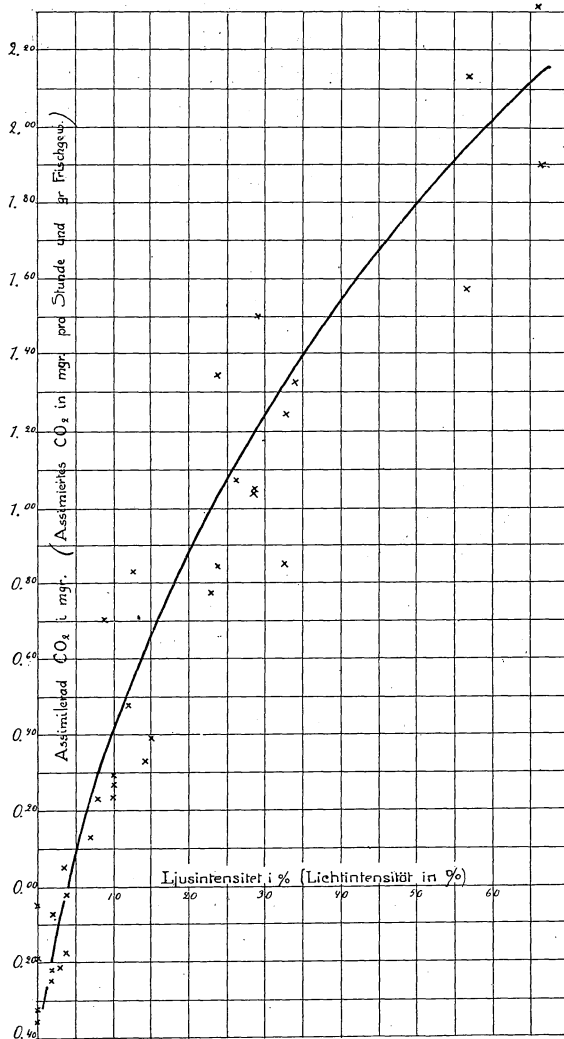


Fig. 9. (Tab. 7.) Solbarr av *Pinus silvestris*. — Sonnen-
nadeln von *Pinus silvestris*.

Under dessa ävensom en del av de följande dagarna särskilt den 3 och 5 aug., som också voro regndagar, voro betingelserna för försöken gynnsamma, så att assimilationsintensiteten kunde stegras vida utöver de

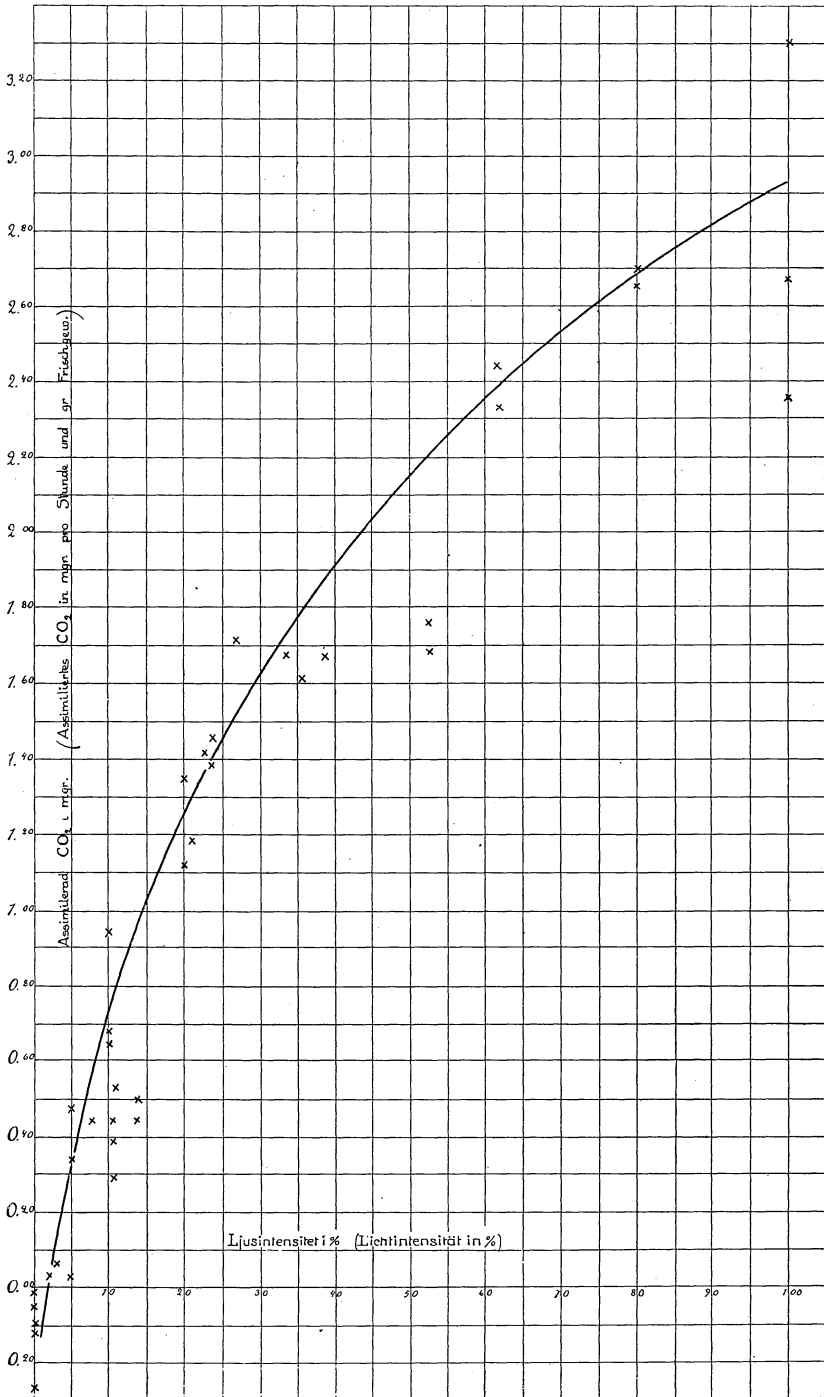


Fig. 10. (Tab. 8.) Skuggbarr av *Pinus silvestris*. — Schattennadeln von *Pinus silvestris*.

värden, som förut erhållits under torrperioden (se vidare sid. 267). Av försök som anställdes under och närmast efter nämnda regndagar ha kurvorna fig. 9 och 10 erhållits (tab. 7 och 9.) Ljusstyrkan är avsatt på abscissan i % av direkt zenithljus vid klart blå himmel mitt på dagen. På ordinatan är kolsyran, assimilerad av 1 gr. frisksubstans pr timme, angiven i mg. I tabellerna angivas assimilationsvärdena efter korrektion för CO₂ och temperatur.

För tallens solbarr (fig. 9) har kurvan ej kunnat följas längre än till ljusstyrkan 65 %. Som jag redan framhållit, beror värdenas jämförbarhet på de yttre betingelsernas konstans men också på deras kombination, emedan kolsyretillförseln är en begränsande faktor och beroende av yttre omständigheter. Kurvan vore exakt, om ljusstyrkan ensam vore variabel. På grund av klyvöppningsareans förändringar gentemot yttre betingelser kommer emellertid kolsyretillgången att underkastas växlingar, som äro svåra att kontrollera. Då nu assimilationsintensiteten vid så låga kolsyrekoncentrationer, som det här är fråga om, under alla omständigheter åtminstone delvis beror på kolsyretillgången, så måste varje förändring i den senare medföra en motsvarande förskjutning i assimilationsvärdet. Dessa förskjutningar bli naturligtvis allt större, i samma mån som assimilationen stegras med ökad ljusstyrka, och det vill med all sannolikhet förefalla, som om förskjutningarna i assimilationsintensiteten ökades proportionellt hastigare.

En sådan minskning i klyvöppningsytan, som vid låg assimilationsintensitet förorsakar en viss sänkning i denna, skulle alltså vid högre assimilationsstyrka ge upphov till en proportionellt större nedsättning. Huru härmed verkligen förhåller sig är svårt att bestämt avgöra.

Vid försöken med tallens solbarr ha visserligen även högre ljusstyrkor prövats, men de värden jag erhållit äro så växlande i förhållande till varandra och ljusstyrkorna, att kurvan ej kunnat bestämt fastställas. Värdena finnas angivna i slutet på tab. 7, men ha ej inlagts i fig. 9. Vid tre olika tillfällen (se tab. 7) utfördes försök vid ljusstyrkan 80 % men med mycket växlande resultat. Särskilt gäller detta de fyra proven den 11.VIII som utfördes samtidigt och under samma betingelser men som lämnade ytterst skilda värden. Härtill har med all sannolikhet den låga relativa fuktigheten (40) bidragit.

Assimilationskurvorna för granens sol- och skuggbarr angivas av fig. 11 och 12. Det hade varit önskvärt, att man haft ett större antal försök att bygga på i dessa båda serier, då värdena i förhållande till varandra förete större växlingar än hos tallen. Granen visade sig i allmänhet mera känslig gentemot sådana inflytelser, som kunde störa assimilationen. Detta gällde särskilt ifråga om vattentillgången i mar-

ken. Härför redogöres utförligare längre fram (sid. 267). En lämplig tidpunkt för assimilationsförsök med granen inträdde först under augusti månad. Vid tiden 14—16 föll rikligt med regn, så att marken blöttes upp grundligare än vid något föregående tillfälle under sommaren. Försöken med gran härleda sig från tiden strax därefter.

De anförda kurvorna för tall och gran äro i stort sett av samma

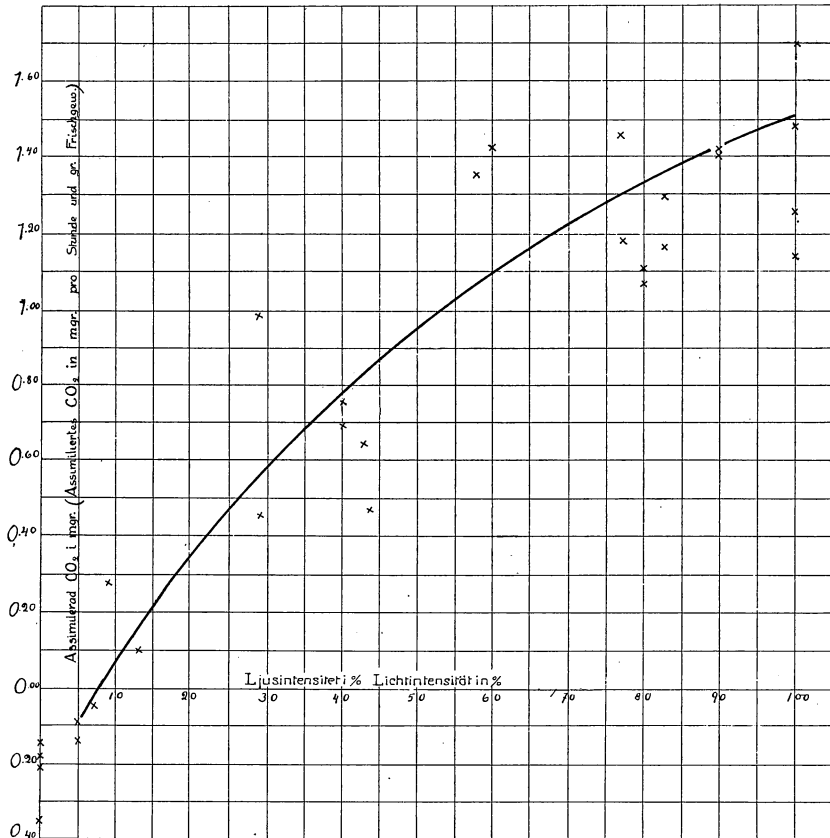


Fig. 11. (Tab. 9.) Solbarr av *Picea excelsa*. — Sonnennadeln von *Picea excelsa*.

form, och påminna om dem, som LUBIMENKO erhöi vid assimilationsförsök med bl. a. tall och gran, då kolsyra tillfördes i överskott. Hos *Pinus silvestris* liksom hos *Betula alba* ökades assimilationsintensiteten med stigande ljusstyrka ända till direkt, rätvinkligt infallande solljus utan att någon vändning i kurvorna syntes inträda (1905). Samma resultat erhöi han 1908a (p. 259) utom för *Pinus silvestris* även för *Picea excelsa*.

Vad som i mina försök är av särskilt intresse är förhållandet, att assimilationsintensiteten vid luftens normala CO_2 -halt stiger med stigande

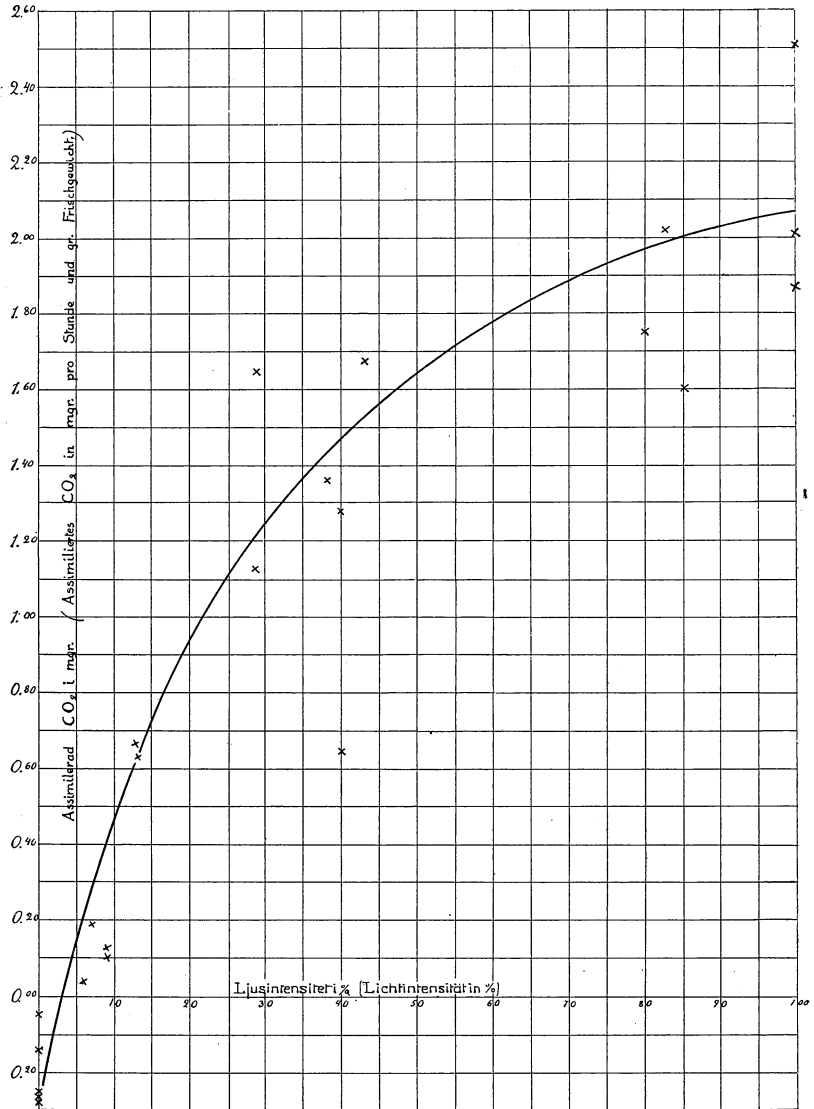


Fig. 12. (Tab. 10.) Skuggbarr av *Picea excelsa*. — Schattennadeln von *Picea excelsa*.

ljusstyrka utan att ens vid fullt middagsljus uppnå sitt högsta värde. Detta gäller dock, som jag förut framhållit, blott från rent ekologisk synpunkt, emedan assimilationsvärdena vid de högre ljusgraderna till-

kommit under en större eller mindre medverkan av den temperaturförhöjning, som det direkta solljuset framkallat i objektens vävnader. Men vare sig abscissans värden omfatta ljuset ensamt eller ljuset + en temperaturförhöjning, så visa kurvorna, att luftens normala kolsyrehalt för tallens och granens assimilation ej utgör en definitivt begränsande faktor, såsom visat sig vara fallet hos ett flertal andra undersökta växter. Vid sådana assimilationsförsök, som förut anställts med luftens normala kolsyrekoncentration, har assimilationsintensiteten vid stegrad ljusstyrka hastigt stigit till ett värde, som sedan hållit sig konstant eller visat ett långsamt sjunkande (BROWN och ESCOMBE 1905 p. 55; BOYSEN JENSEN 1918 p. 238, 239; 248; HENRICI 1919, p. 104, 1921 p. 118.; STÅLFELT 1920 p. 132; LUNDEGÅRDH 1921 p. 55 och 56). Ofta äro tabeller och kurvor ej tillräckligt detaljerade för att möjliggöra bestämmandet av den ljusstyrka, vid vilken assimilationen först uppnår sitt högsta belopp. Denna punkt synes emellertid ligga vid vitt skilda ljusstyrkor. Hos skuggplantor och skuggblad infaller den vid svagare ljus än hos solplantor och solblad. (BOYSEN JENSEN l. c.; STÅLFELT l. c.; LUNDEGÅRDH l. c). En solväxt som t. ex. *Sinapis alba* (BOYSEN JENSEN l. c.) uppnår sin livligaste assimilation först vid en relativt hög ljusstyrka och närmar sig häri tallen och granen.

För att underlätta översikten och jämförelsen ges i fig. 13 en sammanställning av tallens och granens sol- och skuggbladskurvor. Som synes har tallen större assimilationskapacitet än granen och skuggbarren större än solbarren, allt beräknat på friskvikt. Dessa förhållanden torde sammanhänga bl. a. med klorofyllhalten. Så har det nämligen visats av LUBIMENKO (1905 p. 413, 1908a p. 260 och 261) och PLESTER (1912 p. 296), att assimilationskapaciteten oftast stiger och sjunker med klorofyllhalten, men att å andra sidan proportionalitet ej förekommer.

Av WILLSTÄTTERS talrika tabeller (t. ex. 1918 p. 90—96) framgår likaledes att assimilationstalet är underkastat vittgående växlingar. Detta är ju också att vänta, då yttre faktorer inverkan på assimilationen förmedlas ej blott av klorofyllet utan även av en enzymatisk faktor, som till mängd och funktion har lika stora möjligheter att begränsa assimilationen som klorofyllet (jfr sid. 223). Hos det material, som jag råkat använda för assimilationsförsöken med tall och gran, vill det emellertid synas, som om just klorofyllhalten vore dominerande vid assimilationens begränsning.

Som förut påpekats valde jag kvistarna från 4 starkt begränsade partier av trädkronorna i avsikt att därigenom undvika större svängningar i klorofyllhalten. Tyvärr hann jag blott utföra en enda serie klorofyllbestämningar för dessa 4 områden. Då avsikten härmed var att skaffa

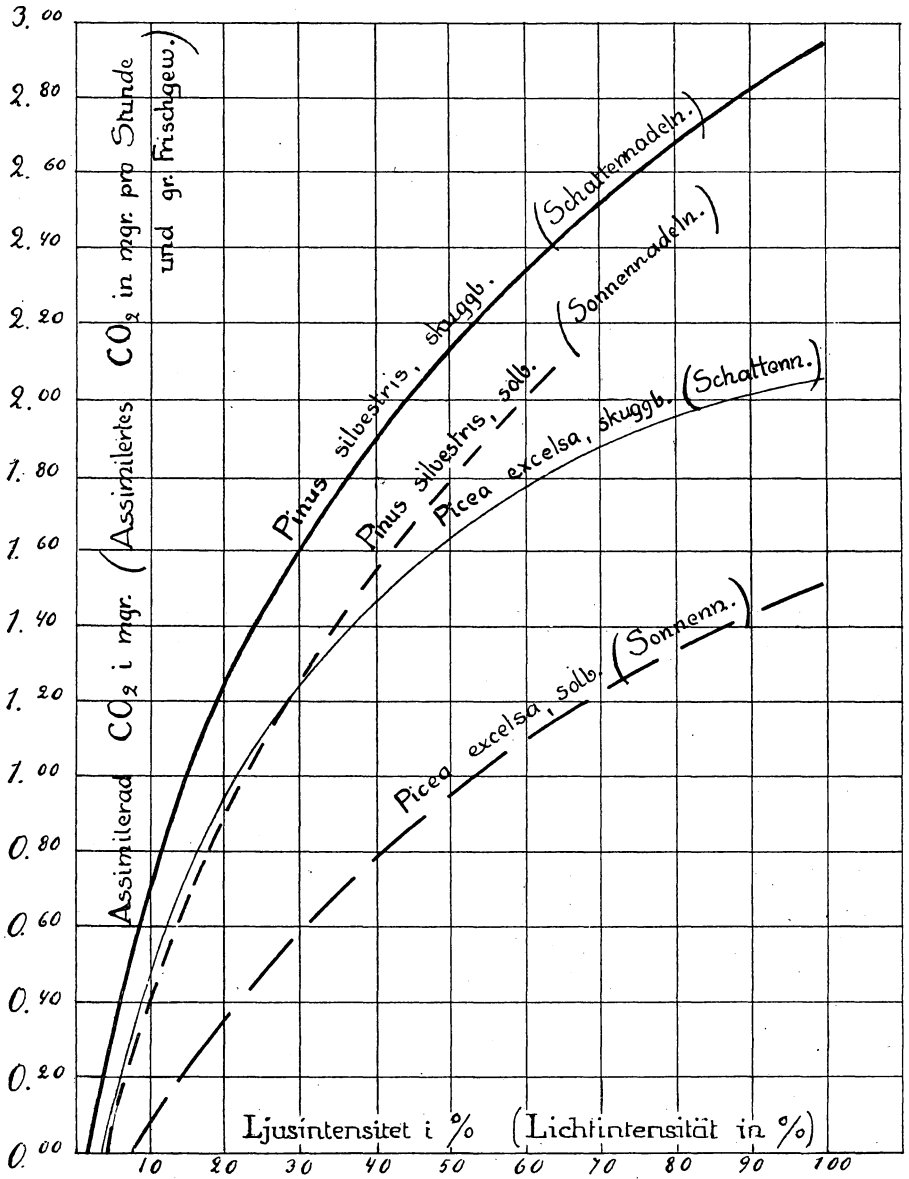


Fig. 13. Sammanställning av tallens och granens sol- och skuggbarrscurvor. — Zusammenstellung der Kurven.

värden på klorofylltillgången i allmänhet hos mitt material, hopsamlades barr från ett flertal grenar inom varje område, så att detta i sin helhet blev representerat. Analyserna utfördes kolorimetriskt efter WILLSTÄTTERS metod (1918 p. 12) Karotinoïderna ha således avskilts, och be-

stämningarna gälla blott klorofyll a+b. För vardera av proven extraherades 1 gr. frisksubstans. Vid jämförelsen erhöles följande relativa värden:

Klorofyllbestämning den 29. VIII.

Gran, solbarr	1,0
» skuggbarr	1,5
Tall, solbarr	1,8
» skuggbarr.....	2,0

Assimilationskurvornas läge i förhållande till varandra motsvarar sålunda i det närmaste klorofyllhalten, om man jämför solbarr med skuggbarr.

Såsom jag redan påpekat ligga de ljusstyrkor, vid vilka tallens och granens livligaste assimilation inträda, högre upp på skalan än i något förut känt fall. Det vore av största ekologiska intresse att utreda orsaken till detta förhållande.

Man måste i första hand klarlägga orsaken till det förhållandet, att luftens låga kolsyrehalt förmår hålla assimilationsstegringen stängden utan att, som eljest i regel är fallet, begränsa kurvan till en horisontell linje. Antingen äro de båda trädens assimilationskapacitet så låg, att luftens kolsyrehalt ej kan spela sin vanliga roll som begränsande faktor vid högre ljusstyrkor eller också äga tall- och granbarren en mer än vanligt hög förmåga att absorbera CO₂-gasen. Den senare möjligheten förefaller mindre sannolik. För det första alternativet tala däremot vissa resultat av LUBIMENKOS undersökningar över koniférers och bladväxters assimilationsstyrka och dess förhållande till klorofyllhalten (1908a). Dessa resultat visa en god överensstämmelse med mina egna kurvor. Vid en jämförelse mellan assimilationsförmågan och klorofyllhalten påvisar han en parallellism, som särskilt för barrträden är påfallande (1908 p. 260—267). Men ännu viktigare för vår föreliggande fråga är den jämförelse, som man med ledning av hans siffror (p. 260) kan göra mellan koniférernas klorofyllhalt och bladväxternas. Jämförelserna gälla relativa tal beräknade på friskvikt. Märkas bör att det här är fråga om bladets samtliga färgämnen i alkohol- eller benzinlösning (p. 236). LUBIMENKO visar att fullt utvecklade barr hos *Abies nobilis*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris* och *Taxus baccata* ha en klorofyllhalt som faller inom den relativa gränserna 30,5 och 35,0 medan talen för *Robinia Pseudacacia*, *Betula alba*, *Tilia parvifolia* och *Fagus silvatica* äro 51,8, 62,2, 82,4 och 100,0. Av dessa fåtaliga uppgifter kan man naturligtvis ej draga några bestämda slutsatser, men det förefaller ej osannolikt, att koniférerna utmärkas av lägre klorofyllhalt än bladväxter i allmänhet. Är detta riktigt, då bör man också närmast söka förklaringen till tallens och granens sär-

egna assimilationskurvor i en bristande klorofylltillgång, som ej medger luftkolsyrans fulla utnyttjande annat än vid mycket höga ljusintensiteter. Assimilationsvärdena vid full solbelysning äro också betydligt lägre hos koniférerna än hos bladväxterna (LUBIMENKO 1908 a p. 259.)

Enligt WILLSTÄTTER och STOLL (1918 p. 143—161) är ljusets och temperaturens inflytande på assimilationen beroende på balansen mellan klorofyllhalten och den protoplasmatiske enzymfaktorn. Om assimilationen begränsas av klorofyllet, som fallet är t. ex. hos de av WILLSTÄTTER och STOLL undersökta chlorinaformerna, så kommer den att stegras med ljuset. I detta förhållande kunde man söka förklaringen till den proportionalitet mellan klorofyllmängd och assimilationsförmåga som framträder hos de båda barrträdens solbarr och skuggbarr.

Om nu klorofyllhalten hos barrträden skulle utgöra en begränsande faktor för assimilationen, så kan detta ej anses som ett hinder för luftens normala kolsyrehalt att spela samma roll, då såsom jag redan nämnt, BLACKMANS hypotes (1905 p. 89) om minimumfaktorns förmåga att ensamt begränsa assimilationen enligt LUNDEGÅRDH (1921, p. 62) ej längre kan upprätthållas. Det framgår också av LUBIMENKOS uppgifter (1908 a p. 259), att assimilationen hos tall och gran vid stegrad kolsyretillförsel uppnår betydligt högre värden än dem jag erhållit vid mina försök med luftens kolsyrehalt. LUBIMENKOS försök äro utförda med en kolsyrekoncentration av 8 volymprocent (1908 a p. 166). Vid vanligt direkt solljus och temperaturen 20° erhåller han för *Picea excelsa* assimilationsvärdet 5,0 mg CO₂ pr gr friskvikt och timme och för *Pinus silvestris* 4,0. Motsvarande tal ur mina kurvor skulle utgöra resp. 1,5—2 och 3 mg. Av hänsyn till individuella växlingar särskilt i klorofyllhalten samt övriga olikheter mellan våra försöksbetingelser få dessa jämförelser ej dragas alltför skarpt. Dock är skillnaden mellan våra värden, särskilt vad angår *Picea excelsa*, så avsevärda, att huvudorsaken utan tvivel måste sökas i de kolsyremängder som använts vid försöken. Talen tyda även på en stor olikhet mellan tallen och granen ifråga om känslighet mot kolsyrestegring, då granens assimilation ökats betydligt mera än tallens.

Man kan f. n. ej bestämt avgöra, i vad mån de båda barrträdens assimilation är beroende av kolsyretillgången i allmänhet och den naturliga tillförselns växlingar. Härutinnan lämna LUBIMENKOS undersökningar intet besked, då de utförts vid rikligt kolsyreöverskott. Det vore därför av stort värde att utarbeta assimilationskurvor för tallen och granen vid mindre stegringar i kolsyretillförseln, särskilt sådana, som ligga inom gränserna för luftkolsyrans lokala och temporära växlingar. Dessa spela givetvis en stor roll, då assimilationen just vid de lägre kol-

syrekoncentrationerna växer nästan proportionellt med dessa. (BROWN och ESCOMBE 1902 p. 397, 1905 p. 48; DEMOUSSY 1903 p. 325; WARBURG 1919 p. 252—255; HENRICI 1919 p. 90; MC CLEAN 1919 p. 156 och 157.) Vikten av dylika undersökningar ligger i öppen dag ej minst då det gäller att bedöma den ekologisk-assimilatoriska effekten av olika jordslags kolsyreproduktion.

Såsom BOYSEN JENSEN framhåller, karaktäriseras assimilationskurvan av tre punkter: 1) respirationsvärdet, 2) den ljusstyrka, vid vilken respiration och assimilation hålla varandra i jämvikt, och 3) assimilationens maximala styrka. Den sista punktens värden ligga för tall och gran vid ljusstyrkor ovanför den, som jag i tabellerna betecknat med 100 %, och finnas följaktligen ej i mina kurvor. Andningsintensiteten i mg pr timme och jämviktspunkterna, ställa sig på följande sätt:

<i>Pinus silv.</i> , skuggbarr	0,10 mg	1,8 %
» » solbarr	0,23 »	4,0 %
<i>Picea excelsa</i> , skuggbarr	0,23 »	3,0 %
» » solbarr	0,22 »	7,5 %

Som synes av dessa tal och kurvorna i fig. 13 stå jämviktsvärdena i ett förhållande till varandra, som motsvarar kurvornas i allmänhet och klorofyllhalten, alltså en analog företeelse till den korrelation, som LUBIMENKO påvisar mellan klorofyllhalten och assimilationskapaciteten. (Jfr sid. 257, 258).

I BOYSEN JENSENS (1918) och LUNDEGÅRDHS (1921) arbeten finnas jämviktsvärden för ett flertal växter, med vilka man kan jämföra tallens och granens. Tyvärr är det ej möjligt att samtidigt medtaga respirationen, då de nämnda forskarna beräknat sina värden på bladyta, medan mina egna uppgifter gälla friskvikten. Överhuvudtaget torde en jämförelse mellan andningsintensiteten vara säkrare baserad på objektens vikt än på deras yta. För ett assimilerande blad bestämmes energimängden bl. a. av bladytan och sambandet mellan yta och assimilation är därför utan vidare klart. Däremot kan man knappast förutsätta en lika vittgående korrelation mellan yta och andning. Snarare är den senare bestämd av cellmassans volym och vikt.

I följande förteckning ha växterna ordnats efter stigande värden på den ljusstyrka vid vilken andning och assimilation äro i jämvikt.

Skuggplantors och skuggblads anpassning för en assimilation vid lägre ljusstyrkor framgår av ovanstående sammanställning och är förut fastställd, senast av HENRICI 1921 (p. 145). I denna serie, som på sitt sätt framhäver objektens olika ljuskänslighet och ljusbehov, komma de båda barrträden sist och visa därjämte påfallande höga värden. Deras stora

Tab. II. Ljusstyrkor vid vilka andning och assimilation äro i jämvikt hos olika hittills undersökta växter.

Lichtintensitäten in % bei welchen Respiration und Assimilation verschiedener Pflanzen Gleichgewicht zeigen.

V ä x t	Ljusstyrka i % vid vilken andn. och ass. äro i jämvikt	Temp.	Auktor
<i>Ajuga reptans</i> , skuggplanta, Schattenpfl.	0,3	20°	Boysen Jensen p. 244.
<i>Oxalis acetosella</i> , » » »	0,5	20°	»
<i>Sambucus nigra</i> , skuggblad, Schattenbl.	0,8	20°	»
<i>Oxalis acetosella</i>	0,7—0,8	18°	Lundegårdh p. 55, 76.
<i>Melandrium rubrum</i> , skuggpl. Schattenpfl.			
<i>Stellaria nemorum</i>			
<i>Rumex acetosella</i> , solplanta, Sonnenpfl....	1,3	20°	B.J. p. 240.
<i>Senecio silvaticus</i> , » » » ...	1,6	20°	»
<i>Nasturtium palustre</i> , » » » ...	1,7	18°	L. p. 56, 84.
<i>Sambucus nigra</i> , solblad, Sonnenbl.....	1,8	20°	B.J. p. 240.
<i>Pinus silvestris</i> , skuggbarr, Schattenn....	1,8	20°	Förf.
<i>Pyrus malus</i>	2,2	18°	» 1920 p. 130—132.
<i>Atriplex hastatum</i> , solplanta, Sonnenpfl.	2,5	18°	L. p. 85.
<i>Sinapis alba</i> , » » »	2,6	20°	B.J. p. 249.
<i>Picea excelsa</i> , skuggbarr, Schattenn.....	3,0	20°	Förf.
<i>Pinus silvestris</i> , solbarr, Sonnenn.....	4,0	20°	»
<i>Picea excelsa</i> , » » »	7,5	20°	»

ljuskrav ha vi förut lärt känna genom assimilationskurvorna, som ej ens vid fullt solljus nådde det maximum, som i övriga kända fall inträffar vid betydligt lägre ljusvärden.

Ehuru förhållandet mellan klorofyllhalten och assimilationsgraden är underkastat stora växlingar, till och med för den enskilda arten (jfr sid. 264), så ledes man dock av de anförda jämviktsvärdena till slutsatsen, att klorofyllhalten utgör en huvudorsak till dessas inbördes ordning och att tallens och granens höga ljusbehov är en följd av dessa trädets relativt låga klorofyllhalt. Härför tala följande fakta, då de jämföras med ovanstående serie jämviktsvärden: 1) Skuggplantor och skuggblad äga högre klorofyllhalt än solplantor och solblad (LUBIMENKO 1905 p. 412—414; ROSÉ 1913 p. 34—36; STÅLFELT 1920 p. 129; jfr sid. 228). 2) Koniferernas klorofyllhalt är relativt lägre än bladväxternas (LUBIMENKO 1908 p. 260).

4. Sol- och skuggbarrens kolhydratsekonomi.

Med hjälp av ett objekts assimilationskurva vid olika ljusintensiteter och med kännedom om den naturliga ljustillgången bör man kunna utföra vissa kalkyler över storleken av det eventuella kolhydratsöverskott som finnes, sedan en del av assimilaten förbrukats vid andningen. Om man härvid bortser från ämnesomsättningens intermediära produkter, kan man inskränka sig till att räkna blott med kolsyrebilansen.

Att solväxter och solblad uppnå högre assimilationsvärden på sina lokaler än skuggväxter och skuggblad är ju bekant (HESSELMAN 1904 a p. 382—389, BOYSEN JENSEN 1918 p. 237, STÅLFELT 1920 p. 134), men skuggväxterna äga å andra sidan särskilda anpassningar för det svagare ljuset och ha därför möjlighet att konkurrera med solväxterna. BOYSEN JENSEN (p. 242 och 249.) och LUNDEGÅRDH (p. 84) anföra fall, som visa, att de förras respiration pr yta räknat är mindre än de senares. Dessutom äga skuggväxterna en relativt högre assimilationskapacitet vid lägre ljusintensiteter (BOYSEN JENSEN p. 237, STÅLFELT 1920 p. 132), ett förhållande som säkert med rätta kan sättas i orsakssammanhang med klorofyllhalten.

De värden jag i det föregående anført för tall- och granbarrens respiration (sid. 259) visa, att solbarren av tall andas intensivare än skuggbarren, medan någon sådan skillnad ej förekommer hos granen. (Jämförelsen gäller friskvikt och temp. 20°). Att närmare lära känna förhållandet mellan sol- och skuggbarrens assimilatatutbyte hos dessa extrema ljusträd vore av särskilt intresse, men uppgiften fordrar, som jag förut framhållit, betydligt mera omfattande undersökningar än de som här föreligga. Blott begränsade kalkyler äro f. n. möjliga.

I avsikt att erhålla särskilda värden för förhållandet mellan belysningsstyrkorna i de delar av trädkronorna, varifrån jag hämtade materialet till undersökningen, utfördes några mätningar den 20—26 aug. vid klar och molnfri himmel. Då ljuset är ytterst ojämnt fördelat över ett beskuggat parti av trädkronan på grund av de förekommande ljusfläckarna, sökte jag erhålla ett medelvärde på styrkan i allmänhet genom att under exponeringen föra mätaren omkring över hela det ifrågavarande området.

Tabell 12. Den naturliga ljusstillgången hos försöksträdens sol- och skuggbarr vid klar, molnfri himmel.

Lichtintensiteten, gemessen an den Versuchsbäumen an einem Tage mit klarem Himmel.

	Pinus silvestris		Picea excelsa	
	Solbarr (Sonnennadeln)	Skuggbarr (Schattenn.)	Solbarr (Sonnenn.)	Skuggbarr (Schattenn.)
D. 23 aug. kl. 9 f. m.	—	—	75 %	4 %
» 25 » » 10 »	75 %	11 %	90 %	9 %
» » » » 11 »	90 %	25 %	90 %	24 %
» 23 » » 12 »	100 %	33 %	100 %	27 %
» 24 » » 1 e. m.	100 %	28 %	100 %	59 %
» 26 » » 2 »	62 %	22 %	14 %	8 %
» 20 » » 6 »	16 %	3 %	—	—
Medelstyrka (Durchschnittl. Intensität.)	74 %	20 %	78 %	22 %

Tabellens värden åskådliggöras av fig. 14 och 15. Som synes är det fråga om högst avsevärda skillnader i ljustillgången. Effekten härav bör bli särdeles betydande, då assimilationen hos tall och gran begränsas av ljuset även vid dess högre värden. I övriga kända fall begränsas assimilationen av någon annan faktor vid ljusintensiteter av halv solstyrka eller därunder.

I nedanstående tabell sammanläggas de pr gr friskvikt vid temp. 20° assimilerade CO₂-mängder som motsvaras av ovannämnda ljusstyrkor och

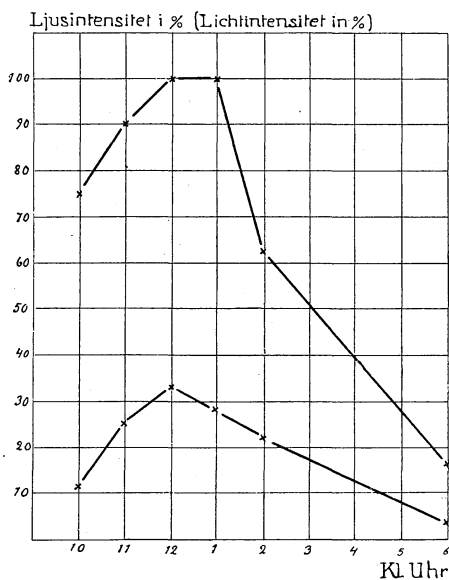


Fig. 14. *Pinus silvestris*.

Ljustillgången hos försöksträdens sol- och skuggbarr. — Lichtgenuss der Sonnen- und Schattennadeln der Versuchsbäume.

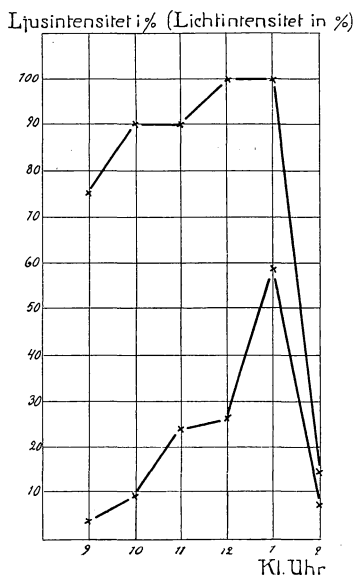


Fig. 15. *Picea excelsa*.

som finnas angivna i kurvorna, fig. 13. Talen betyda i själva verket den totala assimilationen, minskad med den andning, som samtidigt ägt rum. För dygnets övriga timmar har respirationen beräknats vid temp. 20° och tillfogats för jämförelses skull.

Då jag saknar nödiga ljusmätningar för solbarren, är det ej möjligt att bestämma assimilationsvärdena under dagens samtliga timmar. Detta hade f. ö. ej kunnat utföras ifråga om tallens solbarr redan av det skälet, att deras assimilationskurva är ofullständigt utexperimenterad. Till de anförda värdena på assimilationsöverskottet måste sålunda fogas de mängder av assimilat, som kunna tänkas bildade under loppet av förmiddag och middag. Resultatet kan endast bliva en grov uppskattning:

Tab. 13. Assimilations- och respirationsvärden, motsvarande den naturliga ljusstillingen.
 Werte von Assimilation und Respiration, dem natürlichen Lichtgenuss entsprechend.

	Pinus silvestris		Picea excelsa	
	Solbarr (Sonnennad.)	Skuggbarr (Schattenn.)	Solbarr (Sonnennad.)	Skuggbarr (Schattenn.)
Kl. 9.....	—	—	1,30	0,0
» 10.....	—	0,75	1,45	0,40
» 11.....	—	1,45	1,45	1,10
» 12.....	—	1,65	1,50	1,15
» 1.....	—	1,55	1,50	1,15
» 2.....	2,05	1,30	0,20	0,40
» 3.....	1,80	1,15	—	—
» 4.....	1,55	0,90	—	—
» 5.....	1,15	0,50	—	—
» 6.....	0,75	0,20	—	—
Summa ass. CO ₂ i mg	7,30	9,45	7,40	4,80
Summe				
Resp. vid 20° under dygnets övriga del i mg	4,37	1,60	4,18	4,37
Resp. in mg während der übrigen Stunden des Tages				
Assimilationsöverskott pr dygn.....	2,93 + för-	7,85	3,22 + för-	0,43
Überschuss an Assimilaten pro 24 Stunden	middagens och middagens värden. (+die Werte des Vormittags und des Mittags.)		middagens värden. (+ die Werte des Mittags.)	

Däremot är skuggbarrens totala assimilation per dygn i det närmaste fullständigt återgiven i tabellen, då dess värden representera hela den del av ljuskurvan, vid vilken ett assimilationsöverskott uppstår.

Att exakt jämföra solbarrens ekonomiska betydelse pr viksenhet barrsubstans hos tall och gran är naturligtvis omöjligt, av skäl som anförts. Tar man emellertid i betraktande, att tallens solbarr assimilerat 7,30 mg CO₂ under 5 relativt ljussvaga timmar, medan granens solbarr uppnått föga mera vid de högsta till buds stående ljusstyrkorna (se kurvorna, fig. 14 & 15) så kan man med säkerhet draga slutsatsen att tallens solbarr leverera betydligt mera assimilatat pr vikts- och tidsenhet än granens vid samma ljusstyrkor. Till liknande resultat kommer man vid jämförelse av skuggbarren. Assimilatöverskottet hos tallens skuggbarr är mångdubbelt större än hos granens vid ungefär samma ljusstilling.

Tallens barr äro sålunda i allmänhet mera effektiva assimilationsorgan än granens.

Jämför man barrens sammanlagda yta och vikt hos tallar och granar, så visa sig de senare utan tvivel överlägsna. I sin stora barrmassa har alltså granen en kompensation för sin svaga assimilationsapparat. Granen utbildar grenar och barr så tätt, att allt direkt ljus och starkare skuggljus tillvaratages. Tallen däremot inskränker sin barr-

bildning till de högre ljusvärdena, utan att dock utnyttja det direkta ljuset i dess helhet. Det är därför i regel svårt, att i kronan av en äldre tall finna ett område, där barren under hela dagen eller blott en del därav beskuggas mot direkt solljus. HESSELMAN (1904 a p. 369, 370) utförde mätningar över ljustillgången inuti kronorna av ett flertal skogsträd och visar, att ljuset i granens krona en klar sommardag är ungefär tre gånger svagare än i tallens. Det är också helt obetydliga ljusmängder som förmå tränga igenom ett tätt granbestånd. »Den mörkaste granskog» säger WARMING (1919 p. 580) »är så mörk, att där ej växer en enda grön planta på marken, inte ens en mossa; man ser blott ett tätt täcke av bruna barr med nedfallna grenar och kottar och på de mera nakna ställena träda granens ytligt liggande rötter fram och flätas om varandra».

Överhuvudtaget går ju granens arkitektonik ut på att bilda en så stor barmassa som möjligt och så anordnad att allt diffust ljus och direkt solljus absorberas: Pyramidformen, de talrika, relativt små och starkt förgrenade grenarna, de tättsittande, små barren. Till dessa karaktärer utgöra tallens en bestämd motsats.

I fråga om ljusbehov och ljusekonomi gör sig alltså en skillnad gällande mellan de båda barrträden. På grund av barrrens underlägsna assimilationsförmåga nödgas granen utnyttja alla resurser för förstoring av assimilationsytan samt absorbera diffust och direkt solljus i full utsträckning. Tallen behöver ej tillgripa en så sträng hushållning tack vare sina barrs större assimilationsförmåga.

Vid den gjorda jämförelsen måste ihågkommas, att assimilationsuppgifterna blott representera tvänne trädindivid och att de individuella växlingarna i klorofyllhalt och därmed också ljusbehov kunna tänkas vara högst betydande. En undersökning i denna fråga vore särdeles önskvärd och absolut nödvändig för en allmänare jämförelse. Att klorofyllmängden växlar med belysningen framgår av de gjorda analyserna och av LUBIMENKOS försök (1908 b. p. 379), men den torde också växla mellan olika trädraser och eventuellt mellan de enskilda individerna inom en och samma ras. Sådana olikheter ha nyligen fastställts för klorofylltillgången hos olika vetesorter och visat viktiga samband med organutbildning och fruktens beskaffenhet (WESTERMEIER 1921). Endast en orienterande undersökning kan därför avgöra förhållandet mellan tallens och granens klorofyllrikedom i allmänhet. Vore mina egna och LUBIMENKOS (1908 a) klorofyllbestämningar utförda med samma metod och likvärdiga, så kunde man ur de föreliggande resultaten draga slutsatsen att de individuella eller rasegna växlingarna i klorofyllhalten äro högst

avsevärda. Hos mina objekt är granens klorofyllkoncentration underlägsen tallens, i LUBIMENKOS undersökningar är förhållandet tvärtom. I bådadera fallen framgår det emellertid att assimilationskapaciteten ändras hand i hand med klorofylltillgången. Denna samstämmighet i korrelationen mellan klorofyllmängd och assimilationskapacitet utgör ett sannolikhetskäl för antagandet, att våra klorofyllanalyser äro jämförbara och att sålunda också de nämnda klorofyllvariationerna äro särdeles betydande.

Det kunde vara av ett visst intresse att granska barrträdens kolhydratsproduktion i förhållande till andra växters under naturliga förhållanden, men en dylik jämförelse är f. n. utförbar, då de litteraturuppgifter som finnas antingen angiva resultaten beräknade pr yta utan uppgift om friskvikt eller också gälla assimilationsförsök vid överskott på CO_2 .

5. Granens ljusbehov.

I fråga om granens assimilationskapacitet och ljusekonomi har undersökningen visat:

1) Att assimilationsintensiteten stiger med stigande ljus ända till direkt solljus.

2) Att den ljusstyrka vid vilken assimilation och andning hålla varandra i jämvikt ligger högre upp på ljusskalan än i något förut känt fall.

3) Att skuggbarrens förmåga att leverera assimilat är rätt obetydlig.

4) Att klorofyllhalten i det undersökta fallet är lägre än hos en tall med ungefär samma insolation och enligt LUBIMENKO lägre än hos en del lövträd av både ljus- och skuggtyp.

Hur förhålla sig nu dessa resultat till vår uppfattning om granens ljusbehov, om granen som skuggträd? Av de anförda punkterna att döma borde granen vara ett utpräglat ljusträd.

Att granen kan växa i djup skugga är emellertid bekant. Den kan i detta hänseende t. o. m. jämföras med boken. De forskare som undersökt ljusförhållandena, under vilka träden växa, ha också inordnat granen i bokgruppen, den minst ljusbehövande av trädgrupperna (t. ex BOYSEN JENSEN 1910 p. 29, 80—83, 97). Man kan då konstatera, att dessa fakta ej stå i strid med mina anförda resultat; ty om skugggranarnas assimilationskurva och klorofyllhalt vet man ännu intet. De extrema skuggträden måste äga en assimilationsapparat, som ifråga om effekt betydligt överträffar den, som granen i mina försök visat. En av förutsättningarna för ökad kapacitet torde klorofyllhaltens ökning utgöra, då klorofyllet är beroende av ljuset men i sin tur bestämmande för assimilationsintensiteten.

På denna punkt lämna LUBIMENKOS undersökningar (1907 och 1908 b) över förhållandet mellan klorofyllbildning och ljustillgång en särdeles viktig upplysning. Nämnade forskare jämförde klorofyllproduktionen hos unga plantor vid olika ljusintensiteter och visar att den maximala klorofyllbildningen, pr friskvikt räknad, i regel inträffar vid medelstarkt avbländat solljus. Passeras ljusskalan uppifrån och nedåt från direkt, icke avbländat solljus till svagt solljus, så stiger alltså klorofyllhalten till en början och relativt hastigt för att sedan hålla sig konstant eller ännu vanligare långsamt falla. Sådana klorofyllkurvor fann han hos *Helianthus annuus*, *Avena sativa*, *Triticum vulgare* (1907 och 1908 b) samt *Cannabis sativa* och *Lupinus albus* (1908 b). Hos plantor av *Pinus Pinea*, *P. silvestris*, *Larix europæa* och *Picea excelsa* uppnådde klorofyllproduktionen intet maximum utan ökades nästan oavbrutet med ljusets avtagande. Ökningen var relativt obetydlig hos de tre förstnämnda barrträden men däremot högst avsevärd hos granen. (1908b p. 373—380).

Granklorofylllets kvantitativa anpassningsförmåga för olika ljuslägen är sålunda överlägsen de andra barrträdens.

BOYSEN JENSEN anför en del mätningar, som han utfört över sambandet mellan den naturliga ljustillgången och årsskottens längd hos ett flertal träd bl. a. granen (1910 p. 49). Förhållandet mellan dessa båda variabler anger han medelst kurvor, som sålunda på sitt sätt visa trädens ljusbehov. Tyvärr äro hans mätningar för granens vidkommande ej så talrika, att han vågar konstruera en kurva för detta träd. Ljuset anges i % och årsskottens längd i cm. För granen har han 4 bestämningar.

Ljus	1,45	16	30—40	100
Årsskottens längd.....	3	16	23	52

Dessa värden på årsskotten visa ett förhållande till ljuset, som osökt påminner om samma träds assimilationskurva. Inläggas de 4 värdena i BOYSEN JENSENS figur, p. 54, så bilda de en kurva, vars ställning till lövträdens tillväxtkurvor är fullt analog med den, som jag påvisat hos de båda barrträdens assimilationskurvor, jämförda med lövträdens: Lövträdskurvorna uppnå relativt snart sitt högsta värde och övergå därpå till horisontella linjer, medan granens oavbrutet stiger. Granen kan alltså leva vid en ytterst ringa ljustillgång; men ju mera ljus den får, desto bättre växer den.

Av det anförda framgår, att granen är ett extremt både skuggträd och ljustråd. Dess minimumbehov av ljus ligger så lågt, att den måste jämnställas med boken. Men för att uppnå sin maximala assimilationsstyrka behöver den liksom tallen mer ljus

än de mest ljusälskande lövträd, som hittills blivit undersökta i detta hänseende.

6. Assimilationens beroende av nederbörd och vattentillgång.

Jag har i det föregående påpekat, hurusom assimilationsförsök vid luftens normala kolsyrehalt äro till ytterlighet beroende av de rådande väderleksförhållandena, och att man kan räkna på framgång, endast försåvitt man utför experimenten vid de för assimilationen mest gynnsamma betingelserna. I första hand synes detta gälla de yttre förhållanden, som kunna inverka på vattentillgång och transpiration och som därför genom klyvöppningarnas reaktioner framkalla förskjutningar i kolsyretillförseln och därmed också i assimilationen.

Under den torrperiod, som rådde tiden 23 juni—22 juli, var assimilationen hos tallen reducerad till ett minimum och ofta helt inställd. Samliga värden, som jag erhöi vid mina försök den 12—21 juli, äro ytterst låga och oregelbundna och visa intet bestämt samband med de använda ljusintensiteterna. Fig. 16 återger värdena från försök med tallens solbarr under denna tid, jämförda med den assimilationskurva, jag erhöi sedan regn fallit. Vid de ljusstyrkor, som motsvara 50—70 % har CO_2 -absorbtionen nedgått till bråkdelar av den normala. Så snart regn fallit, den 22 och 23 juli, steg assimilationen till mångdubbelt högre värden och visade nu också ett bestämt förhållande till de använda ljusmängderna. Under de närmast följande dagarna kunde försöken fortgå och lämna med varandra harmonierande resultat, utan att några särskilt störande inflytelser gjorde sig gällande.

Samma erfarenhet gjordes vid försöken med gran. Vid ett par tillfällen under juli månad tog jag stickprov av grankvistar för att göra mig underrättad om möjligheten att använda detta material vid försöken.

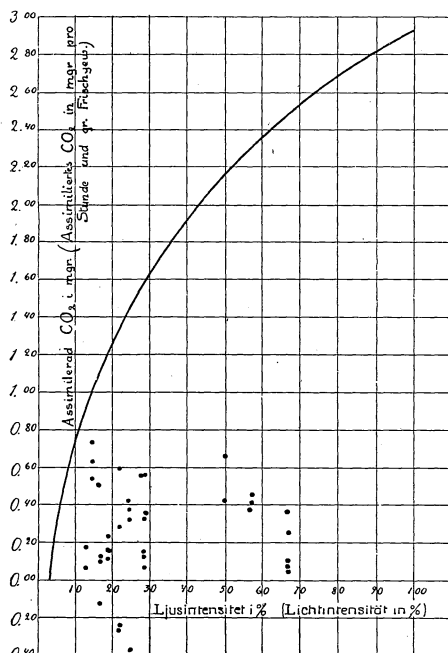


Fig. 16. *Pinus silvestris*. Assimilationsvärden hos solbarr under torrperioden den 12.VII—21.VII jämförda med normalkurvan. — Assimilationswerte der Sonnennadeln während der Dürre am 12.VII—21.VII mit der Normalkurve verglichen.

Varje gång var emellertid CO_2 -absorptionen så obetydlig, att jag måste avstå från vidare experimenterande med detta objekt. Först efter regndagarna 3 och 5 aug. men framför allt den 13—16 aug. steg assimilationen till värden, som visade, att vattenbristen ej längre var en absolut begränsande faktor. Ehuru de försök med gran, som sedan utfördes, inföll vid den tidpunkt, då jorden måste ha ägt en hög fuktighetshalt (tab. 6), så framträdde betydligt större variationer mellan värdena än i tallserierna. En lika omfattande variation fann jag året förut vid en undersökning av assimilationen hos *Pyrus malus* (l. c.). Det är naturligtvis vanskligt att yttra sig om orsaken till detta förhållande. Emellertid har tallen mestadels mera djupgående rötter än granen, ett pårotsystem, som tränger nedåt i motsats till granens horisontellt utbredda, ytligt förlöpande rötter, och som därför tillförsäkra tallen en högre och jämnare vattentillförsel. Granbarrens större känslighet vid försöken kunde ju tolkas på så sätt att turgescensen varit svag, så att kvistens avskärande och den därmed avbrutna vattentillförseln snabbare framkallat ett slutande av klyvöppningarna än hos tallen. Det rikliga regn, som föll under senare hälften av augusti, torde å andra sidan ha varit tillräckligt för att ge växterna full turgescens. Snarare bör man tänka sig, att orsaken till granbarrens större oregelbundenheter gentemot tallbarren skulle kunna ligga i en mera utpräglad känslighet och en snabbare reaktionsförmåga hos granbarrens klyvöppningar — utan tvivel en viktig anordning på grund av granens flacka rotsystem och den väldiga transpirerande ytan. I jämförelse härmed är väl tallen mera oberoende av den regulator, som klyvöppningarna utgöra för transpirationen. För studiet av tallens och granens ekologi skulle en undersökning över klyvöppningarnas känslighet och funktion säkert vara givande. Det vore i detta samband också värt att undersöka de båda barrträdens assimilationskapacitet vid en bestämd ljusstyrka och en bestämd temperatur under olika förhållanden av vegetationsperioden, i fuktighet och torra, i bläst och vid lugnare väderlek etc.

Av det sagda framgår, i vilken hög grad växternas assimilationsarbete nedsättes av en ihållande torra. Påverkade av vattenbristen slutas klyvöppningarna, varigenom kolsyreupptagandet minskas eller helt inställes, och hand i hand härmed avtar assimilationen. En dylik nedsättning torde Väderö-växterna i allmänhet ha varit utsatta för under den nämnda torrperioden.

Jag utförde vid ett tillfälle under denna tid — 14 dagar innan nästa regn föll — några bestämningar av klyvöppningarnas öppningsgrad hos en del träd, buskar och örter och anför dem härnedan. MOLISCH'S infiltrationsmetod, som jag härvid begagnade och som jag förut prövat i

en liknande undersökning (1916), medger inga exakt kvantitativa mått. Man måste nämligen uppskatta ytan av de infiltrerade delarna av ett blad i förhållande till de icke infiltrerade. I nedanstående förteckning anges de förra i tiondedelar av hela bladytan. Tall och gran ha ej kunnat medtagas i dessa mätningar av skäl som förut blivit angivna (sid. 249).

Tab. 14. Klyvöppningarnas öppningsarea den 5 juli uttryckt i den infiltrerade bladytan i tiondedelar av hela.

(Die Öffnungsarea der Spaltöffnungen am 5. Juli, als infiltrierte Blattfläche in Zehnteln der totalen ausgedrückt)

	Klockan Uhr	7.30 f. m. V. M.	11 f. m. N. M.
<i>Corylus avellana</i>		0	0
<i>Fagus silvatica</i>		0	0
<i>Quercus robur</i>		0	0
<i>Betula alba</i>		1	1
<i>Rubus fruticosus</i>		2	8
<i>Rosa canina</i>		—	1
<i>Sedum telephium</i>		—	0
<i>Plantago lanceolata</i>		9	2
<i>Rumex acetosella</i>		8	2
<i>Hypericum perforatum</i>		0	0
<i>Viola silvatica</i>		10	10
<i>Melampyrum silvaticum</i>		4	6
<i>Cynanchum vincetoxicum</i>		8	1
<i>Fragaria vesca</i>		2	1
<i>Rumex sp.</i>		9	10
<i>Veronica chamædryis</i>		6	6

Medan man vet, att klyvöppningarna under normalt gynnsamma förhållanden öppnas en stund efter solens uppgång för att sedan slutas någon gång på eftermiddagen, visa de anförda siffrorna, att öppnandet blivit reducerat eller helt inställt hos växterna genom torkan. Följaktligen måste även assimilationen ha rönt ett liknande inflytande.

Den olika starkt utpräglade känsligheten för torka, som vi påträffat vid jämförelsen mellan tall och gran, framgår också tydligt av tabell 14. Särskilt synas träden vara svårt utsatta i det föreliggande fallet, om nu orsaken är kronans höjd över marken och därmed följande olikheter i transpirationen eller någon annan.

Det är klart att en längre tids nedsättning av assimilationsmöjligheterna måste få menliga följder för växten, särskilt då det gäller nyanläggning av blad och skott och de upplagsförråd av näringsämnen som

under vegetationsperioden samlas och som skola tjäna nämnda organs utveckling ett följande år. HESSELMAN (1904b och c), som undersökt utvecklingen av barr, skott och årsringar hos tallen i samband med väderleksförhållanden, lämnar ett exempel som är rätt belysande för vad torkan kan åstadkomma i detta hänseende t. o. m. för ett så motståndskraftigt träd som tallen. Han visar, att den kraftiga längdtillväxt och de talrika kortskott, som kunde konstateras hos nämnda träd år 1902, huvudsakligen berodde på väderleksförhållandena sommaren 1901. Denna utmärktes visserligen av en utpräglad nederbördsbrist, dock ej större i allmänhet än att tallen förmådde utnyttja nämnda sommars ovanligt höga medeltemperatur och rika ljusflöde. I Stockholmstrakten synes emellertid torkan ha överskridit gränserna för även vad tallen kan tåla. Nederbörden var här mindre än på andra platser i landet sommaren 1901 och tallens längdtillväxt år 1902 var också betydligt svagare. »Här har således den intensiva torkan i förening med ogynnsamma lokala betingelser åstadkommit ett stillestånd i vegetationen, som bland annat yttrat sig i en förkortning av det följande årets skott» (1904b p. 33). Tallen är emellertid genom sitt djupa rotsystem och sin relativt ringa transpirerande yta särskilt rustad för att uthärda torka. Andra växter som t. ex. granen skulle därför otvivelaktigt ha reagerat tidigare och ännu mera kraftigt i ovannämnda fall.

Tab. 7. (Fig. 9.) Solbarr av *Pinus silvestris*. Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.Sonnennadeln von *Pinus silvestris*. Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid (Versuchszeit)	Luftens CO ₂ -halt (CO ₂ -Gehalt der Luft)	Provets friskvikt (Frisch- gewicht der Probe) Gr.	Temp.	Rel. fuk- tighet (Rel. Feuchtig- keit)	Väder- leksför- hållanden (Witterung)	Ljus i % (Licht in %)	CO ₂ -ab- sorption pr gr. och timma (und Stunde)
6 aug.	2.14—2.44	0,59	2,95	20	84	Mulet	0	— 0,36
»	2.12—2.42	0,59	2,08	20	84	»	0	— 0,33
»	10.52—11.22	0,55	3,80	18	88	Regn	2	— 0,25
»	10.48—11.48	0,55	3,20	18	88	»	2	— 0,22
»	10.50—11.20	0,55	2,90	18	88	»	3	— 0,21
11 »	9.18—9.48	0,55	2,40	17	52	Mulet	0	— 0,19
23 juli	9.02—9.45	0,54	2,23	19	83	—	4	— 0,18
6 aug.	10.54—11.24	0,55	2,18	18	88	Regn	2	— 0,08
11 »	9.16—9.46	0,55	2,25	17	52	Mulet	0	— 0,05
23 juli	8.56—9.41	0,54	2,25	19	83	—	4	— 0,02
»	8.58—9.44	0,54	2,00	19	83	—	4	+ 0,05
22 »	11.47—12.17	0,53	2,05	18	79	Regn	7	+ 0,13
»	11.44—12.14	0,53	2,05	18	79	»	8	+ 0,23
»	1.52—2.22	0,53	2,50	18	82	»	10	0,23
»	1.46—2.20	0,53	2,60	18	82	»	10	0,26
»	1.49—2.21	0,53	2,45	18	82	»	10	0,29
24 »	11.46—12.18	—	1,95	18	80	—	14	0,33
23 »	1.45—2.16	—	1,90	19	70	—	15	0,39
24 »	11.44—12.18	—	2,15	18	80	—	12	0,49
»	11.42—12.12	—	2,25	18	80	—	11	0,70
25 »	11.24—11.54	0,52	1,88	20	68	—	25	0,77
23 »	1.48—2.18	—	2,16	19	70	—	15	0,83
25 »	11.26—11.56	0,52	1,72	20	68	—	24	0,83
23 »	11.25—11.55	0,60	2,40	19	80	—	35	0,85
22 »	9.22—9.52	0,59	2,20	17,5	77	Regn	29	1,05
»	9.20—9.52	0,59	2,25	17,5	77	»	29	1,05
25 »	1.41—2.11	0,49	1,55	20	—	Mulet	26	1,07
23 »	11.22—11.52	0,60	2,30	19	80	—	35	1,24
»	11.19—11.49	0,60	2,15	19	80	—	34	1,32
25 »	1.39—2.09	0,49	1,05	20	—	Mulet	24	1,34
»	1.37—2.07	0,49	1,52	20	—	»	29	1,50
27 »	9.06—9.22	0,55	1,77	21,5	79	—	57	1,57
25 »	9.24—9.43	0,57	1,90	19	73	—	67	1,90
27 »	9.09—9.25	0,55	1,20	21,5	79	—	57	2,13
25 »	9.26—9.43	0,57	1,50	19	73	—	67	2,26
10 aug.	11.07—11.22	0,56	1,85	19	—	Klart	73	2,92
»	11.13—11.28	0,56	2,30	19	—	»	75	2,51
»	11.16—11.31	0,56	1,80	19	—	»	77	1,38
26 juli	11.41—11.56	0,53	3,00	22	77	»	80	0,98
»	11.43—11.58	0,53	2,20	22	77	»	80	0,98
»	11.46—12.01	0,53	2,24	22	77	»	80	0,73
10 aug.	1.21—1.36	0,54	2,60	22	—	»	80	1,73
»	1.24—1.40	0,54	1,78	22	—	»	80	1,27
11 »	11.34—11.49	0,51	2,05	21	40	»	80	1,93
»	11.37—11.52	0,51	2,70	21	40	»	80	1,78
»	11.40—11.55	0,51	2,25	21	40	»	80	1,32
»	11.43—11.58	0,51	2,25	21	40	»	80	0,59
25 juli	9.26—9.43	0,57	1,50	19	73	—	82	2,09

Erklärung der Witterung-Termini siehe Tab. 9. S. 274.

Tab. 8 (Fig. 10). Skuggbarr av *Pinus silvestris*. Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.
Schattennadeln von *Pinus silvestris*. Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschied. Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid (Versuchszeit)	Luftens CO ₂ -halt (CO ₂ Gehalt der Luft)	Provets friskvikt (Frischgewicht der Probe) Gr.	Temp.	Rel. fuktighet (Rel. Feuchtig- keit)	Väder- leksför- hållanden (Witterung)	Ljus i % (Licht in %)	CO ₂ -ab- sorption pr gr. och timme (und Stunde)
11 aug.	9.22—9.52	0,55	1,88	17	52	Mulet, Lugnt	0,0	— 0,27
»	9.20—9.50	0,55	1,90	17	52	»	0,0	— 0,12
6 »	2.24—2.54	0,59	2,30	20	84	Mulet	0,0	— 0,09
5 »	2.29—2.59	0,57	1,95	21	—	»	0,0	— 0,05
»	2.32—3.02	0,57	1,65	21	—	»	0,0	— 0,05
6 »	2.18—2.48	0,59	2,65	20	84	»	0,0	— 0,01
5 »	2.33—3.03	0,57	1,58	21	—	»	2	+ 0,03
30 juli	2.02—2.32	0,47	1,90	19,5	72	»	5	+ 0,03
5 aug.	2.35—3.05	0,57	1,78	21	—	»	3	0,07
29 juli	1.39—2.09	0,57	1,35	24	71	—	11	0,29
4 aug.	9.43—10.13	0,55	1,85	19	84	Regn	5	0,34
»	9.39—10.09	0,55	1,94	19	84	»	5	0,34
3 »	1.54—2.24	0,53	1,58	21	83	Mulet	9	0,39
»	1.48—2.19	0,53	2,05	21	83	»	9	0,44
»	1.51—2.21	0,53	1,70	21	83	»	8	0,44
29 juli	11.43—12.13	0,57	1,35	24	73	—	14	0,44
4 aug.	9.36—10.06	0,55	2,13	19	84	Regn	5	0,48
29 juli	11.40—12.10	0,57	1,35	24	73	—	14	0,50
»	1.39—2.09	0,57	1,19	24	71	—	11	0,53
3 aug.	11.41—12.14	0,53	1,45	22	84	Mulet	10	0,64
»	11.45—12.15	0,53	1,02	22	84	»	10	0,68
»	11.37—12.17	0,53	1,30	22	84	»	10	0,94
28 juli	9.06—9.41	0,53	2,10	18	81	»	20	1,12
»	9.12—9.47	0,53	1,65	18	81	»	21	1,19
»	9.09—9.44	0,53	1,47	18	81	»	20	1,35
30 »	11.42—12.14	0,50	1,17	21,5	—	—	24	1,39
»	11.39—12.10	0,50	1,27	21,5	—	—	23	1,41
»	11.36—12.06	0,50	1,85	21,5	—	—	24	1,45
»	9.33—9.55	0,53	1,55	21	87	—	36	1,61
»	9.30—9.52	0,53	1,70	21	87	—	34	1,67
»	9.36—9.57	0,53	1,40	21	87	—	39	1,67
29 »	9.17—9.47	0,57	1,35	22	78	Lätta moln	27	1,71
28 »	1.12—1.27	0,51	1,68	23	—	Mulet	53	1,76
»	1.14—1.29	0,51	1,02	23	—	»	53	1,68
»	11.18—11.33	0,51	1,75	20,5	—	»	62	2,33
»	11.20—11.35	0,51	1,44	20,5	—	»	62	2,44
5 aug.	9.30—9.47	0,55	1,56	20	—	»	80	2,65
»	9.27—2.43	0,55	1,65	20	—	Klart	80	2,70
4 »	11.56—12.11	0,50	1,40	21	82	»	100	2,36
»	11.59—12.14	0,50	1,57	21	82	»	100	2,67
»	11.53—12.08	0,50	1,80	21	82	»	100	3,30
»	1.58—2.13	0,57	1,75	21,5	78	»	89	1,52
»	1.55—2.10	0,57	1,90	21,5	78	»	89	1,65
»	2.01—2.17	0,57	2,00	21,5	78	»	89	2,10
»	2.04—2.19	0,57	1,45	21,5	78	»	89	2,36

Erklärung der Witterung-Termini siehe Tab. 9. S. 274.

Tab. 9 (Fig. 11). Solblad av *Picea excelsa*. Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Sonnennadeln von *Picea excelsa*. Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschied. Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid (Versuchszeit)	Luftens CO ₂ -halt (CO ₂ -Ge- halt der Luft)	Provets friskvikt (Frisch- gewicht der Probe) Gr.	Temp.	Rel. fuktig- het (Rel. Feuch- tigkeit)	Väderleks- förhållanden (Witterung)	Temp i skugg- (Schattentemp.)	Ljus i % (Licht in %)	CO ₂ -ab- sorption pr gr. och timme (und Stunde)
24 aug.	11.43—12.13	0,57	2,85	22	53	Lugnt. Klart	23	0	— 0,35
»	11.39—12.09	0,57	4,42	22,5	53	»	23	0	— 0,21
30 »	11.21—11.51	0,59	4,42	20	60	Frisk bris	16	0	— 0,18
»	11.18—11.48	0,59	4,40	20	60	»	16	0	— 0,15
22 »	2.37—3.17	0,63	4,05	23,5	33	Frisk bris. Klart	23,5	5	— 0,14
»	2.34—3.04	0,63	3,85	23,5	33	»	23,5	5	— 0,09
19 »	1.53—2.23	0,60	3,40	21	—	Klart	—	7	— 0,05
»	9.18—9.48	0,55	4,30	19	82	»	18	13	+ 0,10
»	1.51—2.31	0,60	4,28	21	—	»	—	9	+ 0,28
20 »	9.19—9.51	0,54	3,57	19,5	83	Lugnt. Klart	17	29	+ 0,45
10 »	2.04—2.24	0,57	2,25	23	50	»	—	44	+ 0,47
»	2.02—2.22	0,57	2,60	23	50	»	—	43	+ 0,64
20 »	2.15—2.45	0,55	2,72	21,5	70	»	21,5	40	+ 0,69
»	2.17—2.47	0,55	2,78	21,5	70	»	21,5	40	+ 0,75
21 »	9.21—9.52	0,54	3,16	19,5	83	»	17	29	+ 0,99
24 »	9.26—9.41	0,57	2,24	22	55	»	21	80	+ 1,07
»	9.22—9.37	0,57	2,42	22	55	»	21	80	+ 1,11
20 »	12.03—12.18	0,54	2,92	22	73	»	20	100	+ 1,14
23 »	9.28—9.43	0,64	2,37	22	63	»	20,5	83	+ 1,17
26 »	9.25—9.40	0,55	2,98	21	55	—	15	77	+ 1,19
19 »	11.45—12.00	0,61	2,63	22	—	Klart	—	100	+ 1,26
23 »	9.23—9.40	0,64	2,37	22	64	Lugnt. Klart	20,5	83	+ 1,30
29 »	12.24—12.37	0,59	2,35	21	73	Lätt bris	—	58	+ 1,36
»	12.24—12.39	0,59	2,90	21	73	»	—	60	+ 1,42
22 »	9.25—9.40	0,51	3,27	23	52	Frisk bris. Klart	21	90	+ 1,41
»	9.34—9.49	0,51	1,80	23	52	»	21	90	+ 1,42
26 »	9.23—9.38	0,55	3,70	21	55	—	15	77	+ 1,46
19 »	11.40—11.55	0,61	2,86	22	—	Klart	—	100	+ 1,49
20 »	12.00—12.15	0,54	4,08	22	73	»	73	100	+ 1,70

Lugnt = ruhig; klart = klarer Himmel; frisk bris = frische Brise; lätt bris = leichte Brise; styv bris = steife Brise; mulet = Nebel; regn = Regen; lätta moln = leichte Nebel.

LITTERATUR.

BERTRAND, Bull. de la soc. chim. (3), 35, 1906.
 BLACKMAN, F. F., Optima and limiting Factors. Ann. of. Bot. 19 p. 281, 1905.
 BLACKMAN and MATTHÆI, GABRIELLE, Quantitative Study of Carbon-Dioxide Assimilation and Leaf-Temperature in natural Illumination. Proc. Roy. Soc. of London Vol 76. 402, 1905.
 BLACKMAN and SMITH, A. H., Experimental Researches on vegetable Assimilation and Respiration. Proc. Roy. Soc. of London Ser. 83. p. 389, 1910.
 BOYSEN-JENSEN, P., Studier over Skovtræernes Forhold till Lyset. Tidskr. for Skovvæsen, Köpenhamn 22 p. 1, 1910.
 —, Studies on the Production of Matter in Light- and Shadow-Plants. Bot. Tidskr. Köpenhamn 36 p. 219, 1918.

Tab. 10 (Fig. 12). Skuggblad av *Picea excelsa*. Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Schattennadeln von *Picea excelsa*. Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschied. Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid (Versuchszeit)	Luftens CO ₂ -halt (CO ₂ -Ge- halt der Luft)	Provets friskvikt (Frisch- gewicht der Probe) Gr.	Temp.	Rel. fuktig- het (Rel. Feuch- tighet)	Väderleks- förhållanden (Witterung)	Temp. i skugg- (Schattentemp.)	Ljus i % (Licht in %)	CO ₂ -ab- sorption pr gr. och timme (und Stunde)
24 aug.	11.51—12.21	0,57	2,34	22	53	Lugnt. Klart	23	0	— 0,27
»	11.47—12.17	0,57	1,98	22	53	»	23	0	— 0,26
30 »	11.27—11.57	0,59	1,80	20	60	Styv bris	16	0	— 0,26
»	11.24—11.54	0,59	1,88	20	60	»	16	0	— 0,14
22 »	2.39—3.09	0,63	2,10	23,5	33	Styv bris. Klart	23,5	6	+ 0,04
»	2.41—3.11	0,63	1,68	23,5	33	»	23,5	9	+ 0,10
19 »	1.56—2.26	0,60	1,75	21	—	Klart	—	9	+ 0,12
»	1.58—2.28	0,60	1,75	21	—	»	—	7	+ 0,19
»	9.24—9.54	0,55	1,72	19	—	»	—	13	+ 0,63
»	9.21—9.51	0,55	1,65	19	—	»	—	13	+ 0,67
20 »	2.19—2.49	0,55	1,95	21,5	70	Lugnt. Klart	21,5	40	+ 0,65
29 »	12.49—1.04	0,59	1,30	21	73	»	—	60	+ 0,88
»	12.27—12.42	0,59	1,38	21	73	»	—	62	+ 1,11
20 »	9.26—9.56	0,54	2,45	19,5	83	»	17	29	+ 1,13
»	2.21—2.52	0,55	1,65	21,5	70	»	21,5	40	+ 1,28
10 »	2.08—2.28	0,57	1,36	23	50	»	—	38	+ 1,36
20 »	9.23—9.53	0,54	1,46	19,5	83	»	17	29	+ 1,64
10 »	2.06—2.26	0,57	1,15	23	50	»	—	43	+ 1,68
22 »	9.37—9.51	0,51	1,53	23	52	Styv bris. Klart	21	90	+ 1,60
19 »	11.51—12.08	0,61	1,25	22	—	Lugnt. Klart	—	100	+ 1,87
24 »	9.30—9.45	0,57	1,00	22	55	»	21	80	+ 1,75
19 »	11.48—12.03	0,61	1,45	22	—	»	—	100	+ 2,01
23 »	9.34—9.49	0,64	1,45	22	63	»	29,5	83	+ 2,02
20 »	12.08—1.23	0,54	1,48	22	73	»	20	100	+ 2,51

Erklärung der Witterung-Termini siehe Tab. 9.

- BROWN, H. T. and ESCOMBE, F., Researches on some of the physiological Processes of green Leaves. Proc. Roy. Soc. of London 76 p. 29, 1905.
- COMBES, RAOUL, Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement. Ann. des Sci. Nat. Bot. 9me sér. 11. p. 77, 1910.
- DAVIS, W. A., DAISH, A. J. and SAWYER, G. C. Studies of the Formation and Translocation of Carbohydrates in Plants. I. The Carbohydrates of the Mangold Leaf. Journal of Agric. Sci. VII, p. 255.
- DEMOUSSY, M. G., Influence sur la végétation de l'acide carbonique émis par le sol. Comptes rendus de l'Acad. d. Sci. Paris 138. p. 293, 1904.
- GAST, W., Quantitative Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel im Laubblatt. Zeitschr. f. Physiologische Chemie 99. p. 1, 1917.
- HENRICI, MARGUERITE, Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenen-Pflanzen. Verh. d. Naturforsch. Ges. in Basel 30 p. 41, 1919.
- , Zweigipfelige Assimilations-Kurven. Verh. d. Naturforsch. Ges. in Basel 32. p. 107. 1921.
- HESSELMAN, HENRIK, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. Bot. Centralbl. 17. p. 311, 1904 a.
- , Om tallens höjdtillväxt och skottbildning somrarna 1900—03. Medd. fr. Statens Skogs-försöksanstalt. Skogsvårdsföreningens tidskr. p. 25, 1904 b.
- , Om tallens diametertillväxt under de sista tio åren. D:o p. 45, 1904 c.

- KYLIN, HARALD, Zur Kenntnis der wasserlöslichen Kohlenhydrate der Laubblätter. Zeitschr. f. physiolog. Chemie 101, p. 77, 1918.
- LAMARLIÈRE L. GÉNEAU DE, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. Rev. gén. de Bot. 1892.
- LUBIMENKO, W., Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes. Rev. gén. de Bot. 17. p. 381, 1905.
- , Observations sur la production de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses. Comptes rendus Acad. d. Sci. Paris 145. p. 1347, 1907.
- , La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne. Rev. gén. d. Bot. 20 pp. 162, 217, 253, 285, 1908 a.
- , Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs, aux différentes intensités lumineuses. Ann. des Sci. Nat. 9me série 7. p. 321, 1908 b.
- , Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes. Rev. gén. d. Bot. 20. p. 381, 1908 c.
- LUNDEGÅRDH, H., Ecological Studies in the Assimilation of Certain Forest-Plants and Shore-Plants. Svensk Bot. Tidskr. 15. p. 45, 1921.
- MC LEAN R. S., Studies in the Ecology of tropical Rainforest. The Journ. of Ecology 7. p. 5 och 121, 1919.
- MATTHÆI, GABRIELLE, Experimental Researches on Vegetable Assimilation and Respiration. Philosoph. Trans. of the Roy. Soc. of London 197, p. 47, 1905.
- MOLISCH, HANS, Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Zeitschrift f. Bot. 4. p. 106, 1912.
- NEGER, T. W., Spaltöffnungsverschluss und künstliche Turgorsteigerung. Ber. d. d. bot. Ges. 30. p. 179. 1912.
- PLESTER, WILHELM, Kohlensäureassimilation und Atmung bei Varietäten derselben Art, die sich durch ihre Blattfärbung unterscheiden. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 11. p. 249, 1912.
- ROSÉ, EDMOND, Energie assimilatrice chez les plantes. Ann. des Sci. nat. 9:e sér. 17, p. 1, 1913.
- SIERP, HERMANN, Untersuchungen über die grosse Wachstumsperiode. Biol. Zentralbl. 40 p. 433, 1920.
- STÅLFELT, M. G., Ueber die Wirkungsweise der Infiltrationsmethode von Molisch und einige Versuche mit derselben. Svensk Bot. Tidskr. 10 p. 37, 1916.
- , Ljuset i fruktträdkronorna. Sveriges Pomol. Förenings Årsskr. 1920 p. 125.
- THODAY, D., Experimental Researches on vegetable Assimilation and Respiration. Proc. of the Royal Soc. of London 82. p. 1, 1910.
- URSPRUNG, A., Ueber die Stärkebildung im Spektrum. Ber. d. d. bot. Ges. 35. p. 44, 1917.
- WARBURG, OTTO, Ueber die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen. Biochem. Zeitschr. Berlin 100, p. 230, 1919.
- WARMING, EUG., Skovene. Dansk Bot. Tidskr. 35, 1916—1919.
- WESTERMEIER, KURT, Das Blattgrün als neuer Faktor in der Pflanzenzüchtung an der Hand von Untersuchungen an Weizensorten. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung 7, p. 14, 1921.
- WILLSTÄTTER, RICHARD und STOLL, ARTHUR, Untersuchungen über Chlorophyll. Verl. Springer, Berlin 1913.
- , Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure; Verl. Springer, Berlin 1918.

RESÜMÉE.

Zur Kenntnis der Kohlehydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern.

Vorliegende Untersuchung will die Frage über das Verhältnis der Kohlehydratproduktion bei Licht- und Schattenblättern beleuchten. Als Versuchsobjekt dienen Blätter von *Acer platanoides* und zwar teils von älteren Bäumen, teils aus jüngeren Beständen, und ausserdem Nadeln von *Pinus silvestris* und *Picea excelsa*.

Versuche mit *Acer platanoides*.

Der Gehalt der Blätter an Disacchariden und Stärke wurde bestimmt durch Überführung dieser Kohlehydrate in Glykose und nachherige Reduktion von Fehling'scher Lösung. Die Stärke wurde durch Speichel invertiert und mit Schwefelsäure hydrolysiert.

Bei den Versuchen wurde teils die Menge Kohlehydrate festgestellt, die innerhalb einer gewissen Zeit aus dem Blatt abgeleitet wurde, teils der Überschuss an während der Assimilation in den Blattzellen aufgespeicherten Assimilaten. Im ersten Fall wurden die Blätter 10—12 Stunden in Säckchen aus schwarzem Stoff eingeschlossen. Die Menge der abgeleiteten und veratmeten Produkte habe ich an vor und nach der Verdunkelung entnommenen Proben bestimmt. Im zweiten Fall, wo es galt die während der Assimilation gespeicherten Kohlehydrate zu bestimmen, wurden Proben vor und nach einer Assimilationsperiode von ungefähr 10 Stunden entnommen. Vor Ausführung solcher Versuche wurden die Objekte zwecks Ableitung der Kohlehydrate 12 Stunden dunkel gestellt. Als Proben wurden anfangs ganze Blätter verwendet, späterhin aber nur Rechtecke, die vor den Versuchen auf dem Blatt abgegrenzt und nachträglich herausgeschnitten wurden. Durch dieses Verfahren konnten die grösseren Blattnerven umgangen werden.

Die Versuche sind meist mit am Baum sitzenden Blättern ausgeführt, daneben aber auch mit abgeschnittenen. Es wurde darauf geachtet, dass die Blätter möglichst ihre natürliche Lichtlage hatten.

Sowohl für die Assimilation wie für die Ableitung der Assimilate wurden auch während der Nacht Versuche angestellt, um die Umsetzung der Kohlehydrate für den ganzen Tag berechnen zu können.

Die Resultate können folgendermassen zusammengefasst werden:

1. Beim Ahorn ist die Kohlehydratproduktion der Schattenblätter an 1 Tage (24 Stunden) bedeutend geringer als die der Sonnenblätter, aus der Fläche sowie aus dem Trockengewicht berechnet. Setzen wir die Kohlehydratbildung des Sonnenblattes gleich 100 %, so ergibt sich für das Schattenblatt 30—40 % auf die Blattfläche bezogen und etwa 60 % auf das Trockengewicht. Die Differenz in der Kohlehydratproduktion zwischen Sonnen- und Schattenblatt ist in der Nacht grösser als am Tage.

2. Sowohl die Assimilations- wie die Ableitungsgeschwindigkeit ist innerhalb weiter Grenzen unabhängig von der Menge der im Blatte abgelagerten Assimilate.

3. Bei abgeschnittenen Blättern nahm der Gehalt an Kohlehydraten innerhalb einer Versuchsperiode von ungefähr 12 Stunden mit gleicher Geschwindigkeit ab. Dies muss so gedeutet werden, dass der Zucker vom Parenchym aus nach dem Blattstiel und den grossen Blattnerven abgeleitet wird.

Die Assimilationsversuche mit abgeschnittenen Blättern ergaben mehr fluktuierende und auch im Allgemeinen niedrigere Werte als die Versuche mit an Bäumen sitzenden Blättern.

4. Bei derartigen Versuchen und Vergleichen muss auch die Dicke des Blattes in Rechnung gezogen werden, weil Schwankungen hierin als eine Fehlerquelle in Betracht kommen. Bei den Lichtblättern des Ahorns ist die Dicke (ausgedrückt durch das Verhältnis zwischen Trockengewicht und Fläche) im Extremfall mehr als doppelt so gross als bei den Schattenblättern. Da es mir nicht zu bestimmen gelang, in wie weit die Dicke des Blattes von Einfluss auf das Assimilationsvermögen ist, begnügte ich mich mit dem Vergleich des relativen Kohlehydratgehaltes bei Blättern verschiedener Lichtlagen, die zur gleichen Zeit eingesammelt waren. Den höchsten relativen Kohlehydratgehalt zeigten Blätter, die in Beziehung auf Lichtzufuhr eine Mittelstellung zwischen Licht- und Schattenblättern einnahmen.

Versuche mit *Pinus silvestris* und *Picea excelsa*.

Im Sommer 1921 wurde die Assimilationskapazität bei Sonnen- und Schattennadeln von *Pinus silvestris*, Kiefer und *Picea excelsa*, Fichte untersucht. Bekanntlich kennzeichnet sich die Fichte durch grosse Anpassungsfähigkeit im Kampfe um Standorte und verdrängt hierdurch die meisten anderen waldbildenden Bäume Schwedens. Sie bedient sich hierbei zweifelsohne spezieller Hilfsquellen, deren Erforschung sowohl wissenschaftlich als praktisch von grosser Bedeutung wäre. Bei einer Untersuchung der Ökologie der Fichte und der Kiefer sowie auch anderer Bäume steht die Frage vom Lichtbedarf und der Lichtökonomie im Vordergrund. Da die beiden Nadelbäume in Bezug auf u. a. die Form der Krone und das Wurzelsystem verschiedene Pflanzentypen repräsentieren, muss ein Vergleich zwischen der Assimilationsfähigkeit und der Kohlehydratökonomie derselben von besonderem Interesse sein bei der Beurteilung der Voraussetzungen im Wettbewerb untereinander und mit anderen Baumarten.

Die Wahl des Objektes wurde aus praktischen Gründen getroffen, da die Fichte und die Kiefer die wichtigsten Waldbäume des Landes sind. Eine eingehende Kenntnis der Kohlehydratproduktion und ihres Verhältnisses zum Licht von verschiedenem Stärkegrad muss daher für Fragen, welche Waldanpflanzung und Waldpflege, vor allem aber die Lichtung von Beständen und die Zweigsäuberung der Kronen betreffen, einen gewissen Wert besitzen.

Für die Untersuchung der beiden Baumarten konnte leider die Methode, die ich bei der Arbeit mit *Acer platanoides* benutzt habe, nicht angewendet werden. Ein umfangreicher Versuch, der in dieser Hinsicht im Sommer und Herbst 1919 ausgeführt wurde, zeigte, dass die Assimilate bei Kiefernadeln in grossem Umfang nicht als Stärke und Disaccharide, sondern in anderer

Form abgelagert werden und daher nicht durch die angewendete Analyse-methode bestimmt werden können. Ich habe mich aus diesem Grunde bei der Untersuchung der Assimilation der Fichte und der Kiefer der gasanalytischen Methode LUNDEGÅRDHS (1921) bedient. Dieser Teil der Arbeit wurde an der Ökologischen Station von Hallands Väderö ausgeführt. Das Prinzip der Methode ist kurz folgendes: Das Objekt wird zur Assimilation in eine geschlossene Kammer gestellt, deren CO_2 nach Abschluss des Versuches durch Absorption in $\text{Ba}(\text{OH})_2$ und Titrierung mit Oxalsäure bestimmt wird. Drei bis vier Assimilationsmessungen werden in getrennten Apparaten gleichzeitig ausgeführt, wobei auch der CO_2 -Gehalt der Luft bestimmt wird.

Von zwei Bäumen, einer Kiefer und einer Fichte, wurden unmittelbar vor jedem Versuch die Zweige, welche angewendet werden sollten, von Trieben des Jahres 1921 entnommen. Hierbei wurde sowohl das Sonnennadel- als auch das Schattennadelmaterial von so begrenzten Teilen der Baumkronen gewählt, dass eine grössere Variation der Belichtung und damit des Chlorophyllgehaltes in keinem der Fälle befürchtet zu werden brauchte.

Das Licht wurde mit einem Imperial-exposure-meter No 1 gemessen und wird in den Figuren und Tabellen in Prozenten des direkten Sonnenlichtes an einem klaren, wolkenlosen Julitag zur Mittagszeit angegeben. Lichtmesser und Apparate wurden in Horizontallage gehalten. Die nötigen Lichtgrade gewährten schattige Lagen von verschiedener Tiefe und offene Plätze bei wolkenlosem oder gleichmässig bewölktem Himmel. Das Schattennicht konnte ausserdem mit Zinkplatten, aus welchen Streifen herausgeschnitten waren, nach Bedarf abgeblendet werden.

Der Assimilationsversuch dauerte 15—30 Minuten, je nach dem Grade der Kohlensäureabsorption, die man erwarten konnte.

Die erhaltenen Werte sind mit Rücksicht auf Kohlensäurekonzentration und Temperatur korrigiert. Im Verlauf des Versuches sank der CO_2 -Gehalt in der Assimilationskammer von dem CO_2 -Gehalt der Luft auf einen Wert, der nach Beendigung des Versuches bestimmt wurde. Ich habe angenommen, dass die Durchschnittszahl dieser beiden Werte den Kohlensäurevorrat während des ganzen Versuches repräsentierte. Das Resultat wurde darauf für den normalen Kohlensäuregehalt der Luft auf Hallands Väderö — 0,57 mg pr l — umgerechnet.

Im Verlauf des Versuches konnte die Temperatur 4—6 Grade steigen, trotz Wasserkühlung. Ich habe die Durchschnittstemperatur notiert und die Temperaturkorrekturen nach den Koeffizienten 1,40 für Kiefer und 1,23 für Fichte, erhalten durch Kalkulation nach zu Gebote stehenden Literaturangaben (vergl. S. 245), ausgeführt. Von der grösseren oder geringeren Temperatursteigerung, welche die Beleuchtung in den Geweben des Objektes hervorruft, wird hier abgesehen, da die Untersuchung bezweckt den rein ökologischen Charakter der Assimilation zu studieren. Es ist demnach gleichgültig, ob der bei einer gewissen Lufttemperatur und einer gewissen Lichtstärke erhaltene Assimilationswert ausschliesslich photosynthetisch oder auch thermisch ist.

Die sämtlichen Werte in Tabellen und Figuren sind pro Stunde Versuchszeit und gr. Frischgewicht berechnet.

Tab. 6 Seite 248 zeigt den Niederschlag während der Monate Juni, Juli und August. Während der Zeit vom 23 Juni bis 22 Juli herrschte ununterbrochene Trockenheit. Hierbei wurde die Transpiration bei der Fichte, laut

mittels Analysenwage gemachter Messungen, auf ungefähr 12 % herabgesetzt (Fig. 7 S. 248). Die Kiefer transpirierte verhältnismässig bedeutend mehr, was vermutlich auf ihrem tiefgehenden Wurzelsystem beruht (Fig. 8 S. 249).

Während der Trockenperiode wurden für die Kiefer nur niedrige und äusserst unregelmässige Assimilationswerte erhalten, während die Fichte so gut wie gar nicht assimilierte. Erst nachdem am 22 und 23 Juli Regen gefallen war, stieg die Assimilationskapazität bei der Kiefer und gewährte Versuchsergebnisse, die ein bestimmtes Verhältnis zum Licht zeigten (Fig. 9 und 10 S. 250, 251).

Die Fichte zeigte sich im allgemeinen empfindlicher als die Kiefer gegenüber solchen Einflüssen, die die Assimilation stören konnten. Besonders galt dies von dem Wasservorrat des Bodens, der erst nach kräftigen Regengüssen den 14.—16. August so gross wurde, dass die Assimilation der Fichte höhere Werte erreichte. Die Versuche der Fichtenreihen stammen auch aus der Zeit gleich nach diesen Regengüssen. Die Anzahl derselben ist für eine sichere Konstruktion der Kurven nicht ausreichend (Fig. 11 und 12 S. 253, 254).

Fig. 13, S. 256 gibt eine Zusammenfassung des Verhältnisses zwischen der Assimilationsfähigkeit der Sonnennadeln und derjenigen der Schattennadeln bei Fichte und Kiefer.

Der durchschnittliche Chlorophyllgehalt des Materials wird durch folgende Werte angegeben, wobei die Chlorophyllmenge den Sonnennadeln der Fichte = 1 angesetzt wird.

<i>Picea excelsa</i>		<i>Pinus silvestris</i>	
Sonnennadeln	Schattennadeln	Sonnennadeln	Schattennadeln
1	1,5	1,8	2,0

Die Kurven zeigen, dass die Assimilationsintensität bei den beiden Coniferen mit zunehmender Lichtstärke steigt, ohne selbst bei vollem, schräg einfallendem Mittagslicht ihren höchsten, möglichen Wert zu erreichen. (Für die Sonnennadeln der Kiefer wechselten die Werte bei höheren Lichtstärken so beträchtlich, dass die Kurve oberhalb 65 % nicht ausgezogen werden konnte.) Hieraus geht hervor, dass die normale Kohlensäurekonzentration der Luft kein definitiv begrenzender Faktor für die Assimilation der Fichte und der Kiefer ist, wie es sich sonst bei allen bis jetzt untersuchten Pflanzen als Regel gezeigt hat (Literatur siehe S. 255).

Wenn man die für die Assimilationskapazität und den Chlorophyllgehalt bei den Sonnen- und Schattennadeln der beiden Nadelbäume erhaltenen Werte mit den Werten vergleicht, die Lubimenko (1905, 1907 und 1908) in einer ähnlichen Frage anführt, und wenn man ferner die Tatsache, dass Schattenblätter einen bedeutend höheren Chlorophyllgehalt als Sonnenblätter besitzen (Literatur S. 260), mit den Angaben zusammenhält, welche Tab. 11 aufweist, und welche ein Verzeichnis von den Lichtwerten bilden, bei denen Atmung und Assimilation bei normaler Kohlensäurezufuhr im Gleichgewicht sind, so kommt man zu der Schlussfolgerung, dass die Ursachen des eigenartigen Verlaufes der gefundenen Assimilationskurven, d. h. die ununterbrochene Lichtbegrenzung darin bestehen muss, dass die Fichte und die Kiefer relativ

weniger Chlorophyll in ihren Assimilationsorganen besitzen als die Blattpflanzen.

Aus Tabelle 11 (S. 260) geht hervor, dass die Lichtstärke, bei welcher zwischen Assimilation und Atmung der Fichten- und Kiefernadeln bei normaler Kohlensäurezufuhr Gleichgewicht herrscht, auf der Skala höher hinauf liegt als für andere bisher untersuchte Pflanzen.

Die Belichtung an den natürlichen Standorten der Versuchsnadeln geht aus Fig. 14 und 15 sowie aus Tab. 12 hervor. Für die Morgenstunden sind keine Werte vorhanden. Die diesen Lichtwerten entsprechenden Assimilationsintensitäten sind aus den Kurven in Fig. 13 interpoliert und in Tabelle 13 (S. 263), zusammengestellt worden. Hier werden die Respirationswerte von den Assimilationswerten subtrahiert, wobei hervorgeht, dass die Schattennadeln der Kiefer pro 24 Stunden einen Überschuss an Assimilaten liefern, der vielfach höher ist, als derjenige, der aus derselben Menge Fichtennadeln bei denselben Lichtstärken resultiert. Die Sonnennadeln der Kiefer dürften sich auch durch höhere Produktionsfähigkeit als die der Fichte kennzeichnen.

In den ausgeführten Versuchen bilden die Nadeln der Kiefer einen effektiveren Assimilationsapparat als die der Fichte.

Als Kompensation für ihr schwächeres Assimilationssystem kann man die grosse Krone und Nadelmasse der Fichte und die strengere Lichthaushaltung derselben ansehen.

Die Fichte muss als ein ausgeprägter sowohl Schattenbaum als Lichtbaum bezeichnet werden. Einerseits ist sie im Stande bei so geringem Lichtzutritt zu wachsen, dass sie mit der Buche wetteifern kann, andererseits bedarf sie ebenso wie die Kiefer der stärksten Lichtwerte des Tages um ihre lebhafteste Assimilation zu erreichen. Sie besitzt demnach eine Anpassungsfähigkeit von grösster Breite.

Eine anhaltende Trockenheit setzt die Assimilationsintensität sehr bedeutend herab, weil die Spaltöffnungen sich schliessen oder nur eine Weile am Vormittag offen stehen. Während der Trockenperiode vom 23. Juni—22. Juli (Tab. 6 S. 248) war die Assimilation der Kiefernadeln auf einen Bruchteil des normalen Wertes herabgesetzt. Fig. 16 (S. 267) gibt die hierbei gefundenen Werte an, verglichen mit der Kurve, die erhalten wurde, sobald Regen gefallen war. Aber auch andere Pflanzen müssen grosse Kohlehydratverluste während dieser Zeit gehabt haben, besonders solche, die weniger Widerstandsfähigkeit gegen Wassermangel besitzen als die Kiefer. Hierauf deuten die Messungen der Öffnungsarea der Spaltöffnungen, die ich bei einer Gelegenheit während der Dürre, 14 Tage bevor der nächste Regen fiel, vorgenommen habe. Die Untersuchung wurde durch Infiltration der Blätter mit Xylol um 7.30 und 11 Uhr Vorm. den 5. Juli bewerkstelligt. Die Werte sind in Tab. 14 (S. 269), in abgeschätzten Zehnteln der ganzen Spaltöffnungsfläche des Blattes ausgedrückt, wiedergegeben. Bei gewissen Pflanzen, vorzugsweise Baumarten, waren die Spaltöffnungen sowohl am Morgen als am Vormittag geschlossen, bei anderen standen sie nur eine kürzere oder längere Weile offen.