

*Medföljer Skogsvårdsföreningens
Tidskrift 1924, h. 6-7.*

TALLENS OCH GRANENS KOLSYRE- ASSIMILATION OCH DESS EKO- LOGISKA BETINGELSER

UNTERSUCHUNGEN ZUR ÖKOLOGIE DER KOHLENSÄUREASSIMILATION
DER NADELBÄUME

AV

M. G. STÅLFELT



MEDDELANDEN FRÅN STATENS SKOGSFÖRSÖKSANSTALT
HÄFTE 21 · Nr 5

CENTRALTRYCKERIET, STOCKHOLM 1924

MEDDELANDEN
FRÅN
STATENS
SKOGSFÖRSÖKSANSTALT

HÄFTE 21. 1924

MITTEILUNGEN AUS DER
FORSTLICHEN VERSUCHS-
ANSTALT SCHWEDENS

21. HEFT

REPORTS OF THE SWEDISH
INSTITUTE OF EXPERIMENTAL
FORESTRY

N:o 21

BULLETINS DE LA STATION DE RECHERCHES
DES FORÊTS DE LA SUÈDE

N:o 21



REDAKTÖR:
PROFESSOR GUNNAR SCHOTTE.

INNEHÅLL:

	Sid.
LUNDBLAD, KARL: Ett bidrag till kännedomen om brunjords- eller mulljordstypens egenskaper och degeneration i södra Sverige Ein Beitrag zur Kenntnis der Eigenschaften und der Degeneration der Bodenarten vom Braunerdetypus im südlichen Schweden.....	1 45
LUNDH, ERIK: Den å Böda kronopark utförda grönkvistningen å tall.....	49
Die Aufastung an Kiefer im Staatsforst Böda	97
SYLVÉN, NILS: Om våra främmande barrträds vinterhärdighet.....	101
Über die Winterfestigkeit fremder Nadelbäume in Schweden	147
SCHOTTE, GUNNAR: Några Norrländska skogsförnygringsproblem II Quelques problèmes relatifs à la régénération dans la Suède septen- trionale II	149 179
STÅLFELT, M. G.: Tallens och granens kolsyreassimilation och dess ekologiska betingelser	181
Untersuchungen zur Ökologie der Kohlensäureassimilation der Na- delbäume.....	249
TRÄGÅRDH, IVAR: Skogsinsekternas skadegörelse under 1919—1921 (Die Schädigungen der Forstinsekten in den Jahren 1919—1921)	259
SPESSIVTSEFF, PAUL: Grankottmätarna (<i>Eupithecia abietaria</i> Götze och <i>strobilata</i> Hb.) och deras skadegörelse	295
<i>Eupithecia abietaria</i> GÖTZE und <i>Eupithecia strobilata</i> HB., zwei Schädlinge der Fichtenzapfen.....	307
TRÄGÅRDH, IVAR: Trädgnagare-studier.....	311
Anobiiden-studier	334
Redogörelse för verksamheten vid Statens Skogsförsöksanstalt under år 1924. (Bericht über die Tätigkeit der Forstlichen Ver- suchsanstalt Schwedens im Jahre 1924; Report on the work of the Swedish Institute of Experimental Forestry).	
I. Skogsavdelningen (Forstliche Abteilung; Forestry division) av GUNNAR SCHOTTE	339
II. Naturvetenskapliga avdelningen (Naturwissenschaftliche Abteilung; Botanical-geological division) av HENRIK HESSELMAN.....	350
III. Skogsentomologiska avdelningen (Forstentomologische Abteilung; Entomological division) av IVAR TRÄGÅRDH	351
IV. Avdelning för förnygringsförsök i Norrland (Abteilung für die Verjüngungsversuche in Norrland; Division for afforestation problems in Norrland) av EDVARD WIBECK	352



TALLENS OCH GRANENS KOLSYRE- ASSIMILATION OCH DESS EKOLO- GISKA BETINGELSER.

Föreliggande arbete är en fortsättning på undersökningar, som jag publicerat i denna tidskrift 1921 och som i huvudsak utgöra en jämförelse mellan solbarrens och skuggbarrens kolhydratsproduktion hos tall och gran. De försök, som där behandlas, gälla uteslutande årsbarren, d. v. s. trädens sista barrårgång. Denna skiljer sig rätt betydligt från äldre barrårgångar. Barrens färg är blekare, tydande på en lägre klorofyllhalt, formen utmärkes åtminstone hos granen av större spenslighet. Cellväggarnas tjocklek och förvedning har ännu ej nått fram till det stadium, som gör de äldre barren mera voluminösa och ger strukturen en högre grad av fasthet. De hinna således ej bli fullt utväxta första året. Utvecklingen synes ta längre tid i anspråk än som behövs för blad av vinterkala träd.

Varje blad, som slår ut om våren, genomlöper en utvecklingsperiod, under vilken cellerna sträckas, väggarna tillväxa i tjocklek, klorofyllhalten ökas etc., alltsammans förändringar som skapa det färdiga, för kolsyreassimilationen danade organet. Assimilationen pågår under hela denna utvecklingsperiod och kräver således ej för sin tillkomst de anatomiska metamorfoserna. Men de senare öka bladets assimilationsförmåga därigenom att den ljusabsorberande ytan blir större och klorofyllhalten högre. De äro därjämte nödvändiga för att sätta bladet i stånd att uthärda klimatiska påfrestningar. Härvidlag ställa naturligtvis vintergröna barr och blad större anspråk på utrustningen. Det är då rätt naturligt att deras utvecklingsperiod blir mera långvarig än hos blad av vinterkala träd.

En undersökning av assimilationsbetingelserna och kolhydratproduktionen hos endast årsbarren kan under sådana omständigheter ej lämna säkra upplysningar om motsvarande förhållanden hos äldre barrårgångar. Härtill kommer frågan om en eventuell ålderssvaghet hos de äldsta barren. Om en sådan existerar, skulle den kunna taga sig uttryck i en nedsatt assimilationsförmåga. Detta kunde då i sin tur leda fram till ett orsakssamband mellan assimilation och barrfällning resp. kronrens-

ning (jfr VARGA 1911). För bedömandet av de olika barrrängarnas betydelse som kolhydratsproducenter och för vår uppfattning av trädens ljusbehov och ljusekonomi i allmänhet äro alltså mera detaljerade assimilationsundersökningar behövliga.

På grundval av mina studier och undersökningar uppställer jag därför till behandling huvudsakligen följande frågor:

- 1) Betydelsen av de klimatiska faktorernas växlingar för barrträdens kolsyreassimilation. I främsta rummet gäller utredningen de företeelser som påverka kolsyrans diffusion från luften till de i cellen arbetande klorofyllkropparna.
- 2) Assimilationens ekologiska ljuskurva, d. v. s. assimilationens beroende av ljustillgången under naturliga betingelser.
- 3) Sambandet mellan barrrens ålder och deras assimilationsförmåga och ljuskänslighet.
- 4) Ljustillgången inom trädkronorna.
- 5) Barrfällning och kronrensning.

För arbetets tillkomst står jag i tacksamhetsskuld till ett stort antal vetenskapsmän och institutioner. Först vill jag nämna styrelsen för Fonden för skogsvetenskaplig forskning, som genom flera beviljade understöd ur fonden bekostat undersökningen.

Arbetet har utförts vid följande institut:

Assimilationsförsöken — Ekologiska stationen å Hallands Väderö (somrarna 1921, 1922).

Respirationsförsöken — laboratoriet för växtfysiologi vid Kaiser Wilhelm-institutet, Berlin-Dalhem (juni 1923).

Klorofyllanalyserna — Statens skogsförsöksanstalt och Stockholms Högskolas botaniska institut (hösten 1922, vintern 1923—1924).

Utexperimenterandet av färgfiltra för klorofyllanalyserna — Tekniska Högskolans fotografiska laboratorium, Stockholm (april—maj 1922).

Transpirationsförsöken — Kulbäckslidens försöksstation, (Statens Skogsförsöksanstalt sommaren 1923).

För dessa institutioners föreståndare ber jag att här få betyga min stora tacksamhet.

Därjämte frambär jag ett varmt tack till följande personer, som vid talrika diskussioner och genom värdefull hjälp vid försökens utförande understött mitt arbete, nämligen professor OTTO WARBURG, docenterna HENRIK LUNDEGÅRDH och JOHN HERZBERG samt fil. lic. NILS JOHANSSON, vidare till professor HENRIK HESSELMAN, docenterna ARVID ODENCRANTZ, ANDERS ÅNGSTRÖM och L.-G. ROMELL, som givit mig upplysningar och råd vid skilda tillfällen.

KAP. I. KOLSYREASSIMILATIONENS EKOLOGISKA BETINGELSER.

De båda sista decenniernas undersökningar över kolsyreassimilationen ha fastställt, att denna process är en funktion av i huvudsak kolsyretillgång, ljus och temperatur, åtminstone så länge dessa variabler hållas inom de vanliga ekologiska gradationerna. Faktorernas verkan bestäms emellertid endast av förhållandena inom det assimilerande organets vävnader, alltså av kolsyretrycket i intercellularerna samt av kloroplasternas belysning och temperatur.

Dessa assimilationens tre huvudfaktorer ha ofta eller kanske i regel helt andra värden inuti vävnader och celler än uti det omgivande mediet. Tillgången på kolsyra och ljus är sålunda vanligen mindre, temperaturen däremot ofta högre i det assimilerande organet än i omgivningen. Det är därför omöjligt att exakt beräkna assimilationen, om man blott känner omgivningens kolsyretillgång, ljus och temperatur. Vill man kvantitativt bestämma kolhydratsbildningen hos en viss växt under naturliga levnadsförhållanden, har man ingen annan väg att välja än att söka leta sig fram genom särskilda försök. Använder man så långt görligt är ekologiskt realiserade betingelser och upprepas försöken så ofta, att dessa betingelsers naturliga variationer bli tillräckligt representerade, så bör till slut ett material av uppgifter erhållas, som avspeglar växtens naturliga assimilationsförhållanden. Det blir då också möjligt att avgöra, i vilken grad växten ifråga förmår utnyttja de resurser av t. ex. kolsyra och ljus, som stå till förfogande i omgivningen.

Från dessa synpunkter har jag utfört mina undersökningar över tallens och granens kolsyreassimilation och det har i första hand varit ljusets roll, som jag velat ta upp till behandling.

Emellertid erbjöds då och då tillfällen till iakttagelser över andra ekologiska faktorerers variationer, exempelvis kolsyretillgång och temperatur och de härav föranledda växlingarna i assimilationen. Jag skall därför i det följande ett ögonblick närmare skärskåda även dessa företeelser för att därmed giva en behövlig bakgrund för den kommande framställningen av sambandet mellan assimilation och ljustillgång. Resultaten av assimilationsförsöken bli nämligen till stor del obegripliga, om man ej ser dem i samband med olika ekologiska faktorerers växlingar.

1. Kolsyrehungern.

Den obetydliga mängd CO_2 , som luften innehåller (0,03 volyms procent) räcker i allmänhet ej till för att underhålla en maximal assimilation. Ett flertal forskare, som arbetat med objekt från vitt skilda växtslag,

ha visat, att assimilationen stiger, då kolsyrehalten ökas utöver luftens normala, och att stegringen åtminstone i början är proportionell mot kolsyreökningen. (Jfr STÅLFELT 1921, sid. 259.) Växterna lida sålunda normalt av ett slags kolsyrehunger, d. v. s. luften erbjuder ej på långt

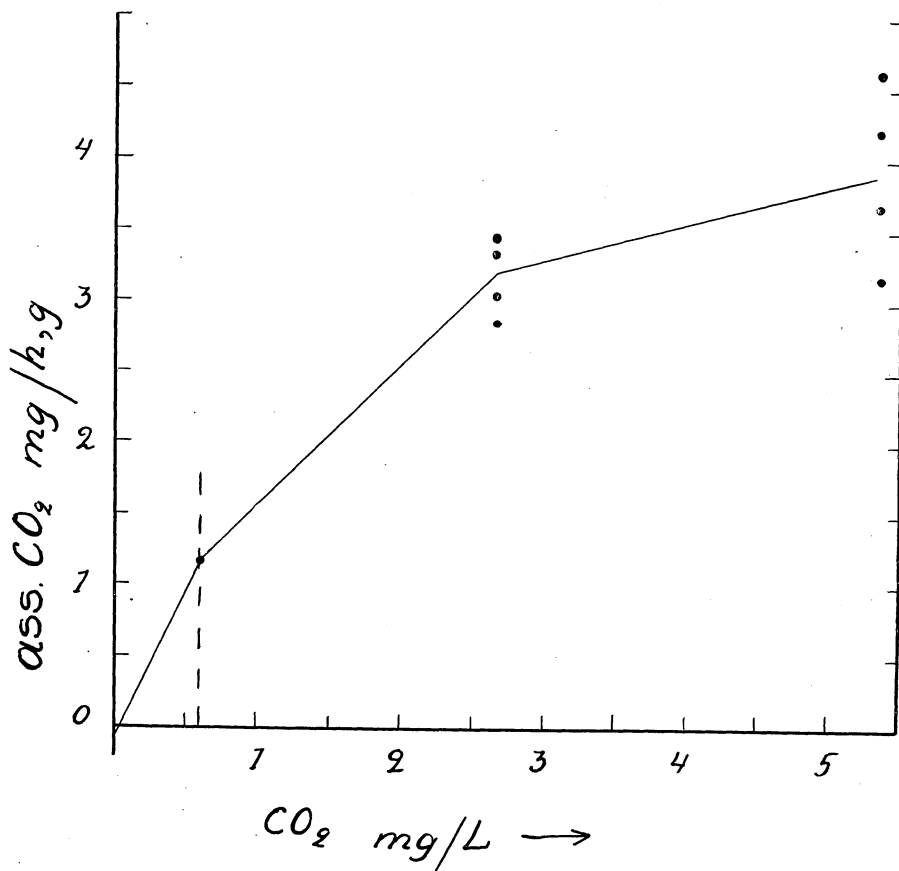


Fig. 1. CO_2 —ass.-kurva (sambandet mellan kolsyrehalten och assimilationsintensiteten vid 30 % ljus för 1-åriga barr (årg. 1921) av tall. Kolsyrehalten mätt i mg pr liter, assimilationen i mg assimilerad CO_2 pr tim. och g friskvikt.

CO_2 —Ass.-Kurve (Beziehung zwischen dem CO_2 -Gehalt und der Assimilationsintensität bei 30 % Licht für 1-jährige Kiefernnadeln (Jahrg. 1921). Der CO_2 -Gehalt ist als mg pro Liter, die Assimilationsintensität als mg assimilierte CO_2 pro Stunde und g Frischgewicht angegeben.

när den kolsyrekvantitet som assimilationsmekanismen kan förarbeta. Av en av mina försöksserier framgår att samma förhållande även gäller barrträden. Fig. 1 visar några försök vid vilka en extra portion CO_2 blivit tillsatt, så att luften kring de assimilerande objekten innehållit cirka 4,7 resp. 9,5 ggr mera CO_2 än atmosfären. Försöken

äro utförda vid en ljusstyrka lika med 30 % av klart middagsljus¹ och jämföras med det assimilationsvärde som erhålles med vanlig luft oeh vid samma ljusstyrka.

Den kolsyrehunger, som växterna lida på grund av gasens ringa förekomst i luften, försvåras emellertid högst avsevärt därigenom att bladens klyvöppningar under en större eller mindre del av dagen strypa diffusionen. Tillförseln av CO₂ till de assimilerande cellerna är helt beroende av klyvöppningarnas ställning. Förut (1921) har jag visat, huru som assimilationen hos tall och gran av denna anledning reduceras, ofta så kraftigt att kolsyreupptagandet helt upphör under flera av dagens timmar. Tyvärr ägde jag vid ifrågavarande undersökningar ingen metod för direkt bestämning av klyvöppningarnas öppningsarea. På andra vägar kom jag dock fram till en viss uppfattning av slutcellernas rörelser och deras beroende av den rådande väderleken, en uppfattning som ganska väl överensstämmer med de resultat, vilka FRIEDL WEBER (1923) framlägger från en undersökning över klyvöppningscellernas rörelser hos Aesculus. WEBERS observationer, som sträcka sig över en hel vegetationsperiod, äro av särskilt intresse, emedan de rätt väl ådagalägga sambandet mellan kolsyrans diffusionsmöjligheter och väderleken. Efter klyvöppningarnas öppningstillstånd och dess beroende av väderlekens karaktär uppställer han tvenne funktionstyper, en »vackertvädertyp» («Schönwettertypus») och en »regnvädertyp» («Schlechtwettertypus»). Dessa karaktäriserar han på följande sätt.

Vackertvädertypen. 1) Denna inträder under klara, soliga sommar dagar, då temperaturen stiger högt och torkan är i tilltagande.

2) Ju längre en oavbruten serie av sådana dagar varar, desto mera utpräglad blir typen.

3) På första vackra dagen efter en regnperiod visar den mer eller mindre starka avvikelser.

4) Vackertvädertypen gestaltar sig på följande sätt: Under högsommaren igångsättas öppningsrörelser, så snart den direkta solbestrålningen börjar (i föreliggande fall omkring kl. 6 f. m.) Före eller strax efter kl. 7 fortskrider öppnandet raskt; öppningsareans maximum uppnås senast inom en timme, ofta redan inom en halvtimme och vanligen före kl. 8. Detta maximum blir inte länge bestående. Ofta börjar omedelbart efter dess inträde eller i varje fall under de första förmiddagstimarna en förträngning av öppningsvidden att göra sig gällande och denna skrider snabbt framåt, så att klyvöppningarna redan efter en timme äro fullständigt eller nästan-fullständigt slutna; i varje fall uppnås detta under förmiddagens lopp. Under längre perioder av vackert väder förbli klyv-

¹ Mätning och beräkning av ljusstyrkan, se sid. 194 och STÅLFELT 1921, sid. 243 och 244.

öppningarna från denna tidpunkt — således ofta redan från kl. 9 fm. — slutna under dagens återstående del och öppnas åter först nästa morgon. Som särskilt karaktäristiskt för vackertvädertypen särskilt under månaderna juni—augusti gäller således:

- a) Raskt förlöpande öppningsrörelser, då insolationen börjar. Öppningsviddens maximum uppnås inom $\frac{1}{2}$ —1 timme.
- b) Därpå följer omedelbart slutandet, som förlöper ungefär lika fort.
- c) Av dygnets 24 timmar äro klyvöppningarna således öppna endast ett par (på morgonen), eljest alltid slutna.

Regnvädertypen inställer sig vid ihållande mulen himmel och mer eller mindre riklig nederbörd; den skiljer sig högst väsentligt från den ovan beskrivna. Öppningsrörelsen börjar en eller flera timmar senare men öppningsmaximet inträffar dock under förmiddagens lopp; det når ej samma höga grad som hos vackertvädertypen i all synnerhet vid längre ihållande regnväder. Detta (relativa) maximum varar ända till eftermiddagen, ja t. o. m. aftonen och håller sig ävenledes tämligen konstant. Efter kl. 5 e. m., ofta först efter 7, börjar slutandet; kl. 8 på aftonen (solnedgången) äro öppningarna i regel slutna. Som karaktäristiskt för denna typ gäller:

- a) Försenat öppnande om morgonen.
- b) Öppningsvidden uppnår ofta ej sitt absoluta maximum.
- c) Öppningstiden långvarig eller ungefär 8 timmar.»

Som nämndes stämman de WEBER'SKA resultaten bra med de erfarenheter, jag själv kunnat göra ifråga om klyvöppningsrörelserna hos gran och tall. Härvid bygger jag på antagandet, att assimilationen bestämes av klyvöppningarnas öppningsarea i den mån denna bestämmer kolsyrediffusionen. En nedsatt assimilation betyder sålunda i regel att klyvöppningarna varit mer eller mindre hopträngda. Jag gjorde nämligen ofta den iakttagelsen, att utslaget av ett assimilationsförsök i hög grad berodde på vädrets beskaffenhet under såväl försöksdagen som dagarna förut (jfr 1921, sid. 267). Anställdes assimilationsförsöken vid olika tidpunkter av dagen och med en bestämd, hög ljusstyrka (över 50 % av direkt solljus), så visade det sig, att de erhållna assimilationsvärdena i början stego till ett maximum för att senare på dagen falla. Den del av dagen, som gav de maximala utslagen, utgjordes i allmänhet av tiden omkring kl. 11 f. m. Ibland sträckte den sig över en tid av ända till 4 timmar (kl. 10—2) men detta inträffade blott vid sådana tillfällen, då det regnat föregående natt, morgonen varit mulen och himlen först framemot kl. 8—9 klarnat. Var däremot morgonen klar, förkortades den ifrågavarande perioden för maximal assimilation och efter ett par dagars uppehållsväder var den redan så kortvarig, att det i regel miss-

lyckades, om man sökte erhålla ett maximalt assimilationsutslag. Det berodde naturligtvis till stor del på slumpen, om man kunde inpassa ett försök just på den tidpunkt, då klyvöppningarna nådde sin största öppningsgrad. Fortsatte torkan några dagar, var det överhuvudtaget omöjligt att erhålla de högre assimilationsutslagen vid starkt ljus. Assimilationsvärdet sjönk för varje dag allt mer och mer. Så snart regn fallit erhöles dock omedelbart höga värden. Under svagt mulna dagar med en ljusstyrka av ungefär 50 % (100 % = maximal bestrålning kl. 12 på dagen jfr sid. 185) kunde försöken ofta utsträckas under flera timmar utan att en minskning av assimilationsvärdena inträffade.

Dessa och många andra observationer av liknande slag tyda på att klyvöppningarna hos tall- och granbarren förhålla sig som kastanjens, d. v. s. att vi även hos barrträden ha att göra med de båda beskrivna funktionstyperna. Slutsatsen stödes även i viss mån av en serie mätningar, som jag lyckades utföra sommaren 1923 över tall- och granbarrens klyvöppningsställning.

Under assimilationsundersökningarna åren 1921 och 1922 försökte jag vid ett flertal tillfällen att kvantitativt bestämma klyvöppningarnas öppningsarea. Men fastän så gott som alla kända metoder prövades, ville försöken aldrig lyckas. Först under mitt arbete på Kulbäckslidens försöksstation 1923 fann jag en brukbar metodik, nämligen en modifikation av den MOLISCH'ska infiltrationen. Den vanliga formen, att övergjuta en bladyta med en lätttrörlig vätska är nämligen obrukbar, då det gäller barren av tall och gran. Visserligen kommer en infiltration till stånd, men det visar sig omöjligt att skilja infiltrerade partier av barret från icke infiltrerade. Detta lyckas däremot åtminstone med barr av yngre årgångar, om man utför infiltrationen genom att sakta nedsticka barren i smala glasrör fyllda med eter. Betraktar man därpå barret genom eterskiktet och glasrörsväggen, så framträda de infiltrerade partierna skarpt avgränsade. Det är av vikt att barren nedsänkas långsamt, så att intercellulargaserna hinna successivt utdrivas.

Då metoden äntligen var utexperimenterad, var tiden för min vistelse på Kulbäcksliden så långt framskriden, att jag blott fick tillfälle till ett fåtal försöksserier över klyvöppningarnas dygnsrörelser. Ett par av dessa serier återgivas i fig. 2. Ordinaterns värden betyda den infiltrerade delen av barrets yta i uppskattade tiondedelar av hela ytan.

De väderleksuppgifter, som bifogats figuren visa, att vädret vid ifrågasvarande tillfälle varit i det närmaste sådant som det, vilket vid WEBERS ovan citerade undersökningar skapade klyvöppningsrörelsernas vackertvädertyp. Figurens uppgifter tyda också på att tallens och granens

klyvöppningar reagera efter samma principer som kastanjens, ty man igenkänner här vackertvädertypen. Särskilt är granens kurva starkt utpräglad i detta hänseende.

Vid ett annat tillfälle, då mera moln och regn var rådande, erhöles värdena i fig. 3. Den WEBER'ska regnvädertypen är här dominerande.

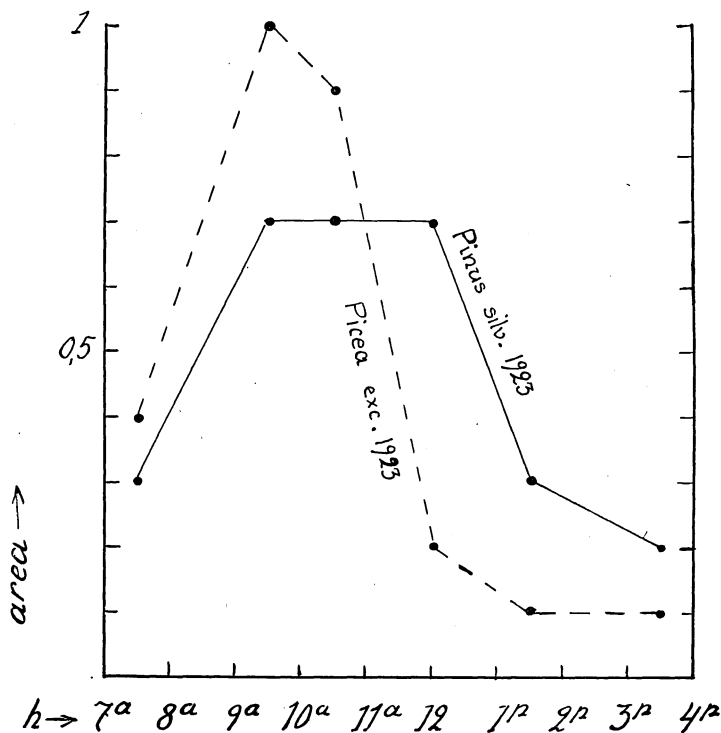


Fig. 2. Klyvöppningarnas öppningsarea, uppskattad i bråkdelar av full öppning medelst infiltration med eter vid olika tider (h) på dagen den 21. VIII. 1923. Väderleken under dagen: På morgonen regn; 8,30 klart, lugnt; på f. m. klart-halvklart; 2—4 mulet och regn. Öppningsarea der Spaltöffnungen, geschätzt in Bruchteilen der maximalen durch Infiltration mit Äther zu verschiedenen Tagesstunden (h) am 21. VIII. 1923. Witterung während des Tages: morgens Regen; 8,30 heiter, ruhig; vorm. heiter bis halb bedeckt; 2—4 bedeckt, Regen.

Öppningsareans relativt låga maximum och den långt utdragna öppningstiden peka bestämt i denna riktning.

Figurerna 2 och 3 ge också vid handen att granens klyvöppningar reagera snabbare och mera energiskt gentemot förändringar i de klimatiska faktorerna än tallens. Detta stämmer också väl med de erfarenheter jag förut kunnat göra, ifråga om sambandet mellan de klimatiska faktorerna och assimilationsutslagen (1921

sid. 252 och 268). Granbarrens assimilation visade genomgående större växlingar och starkare beroende av yttre faktorer än tallens.

Genom de senare årens undersökningar ha vi fått en ganska god inblick i mekanismen för klyvöppningarnas öppnande och slutande och de krafter som härvid verka. (LLOYD 1908, ROSING 1908, ILJIN 1915 och 1922 b, HAGEN 1916, WIGGANS 1921, STEINBERGER 1922.) Resultaten gälla ett flertal olika växter och kunna sammanfattas ungefär som följer:

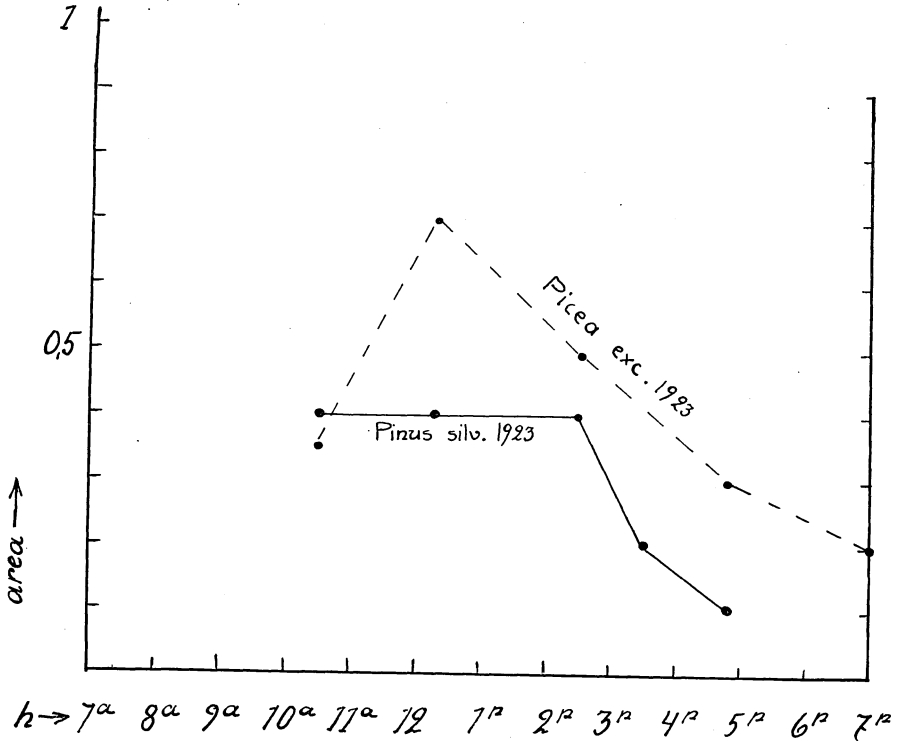


Fig. 3. Klyvöppningarnas öppningsarea den 11. VIII. 1923. Beteckningar, se fig. 2. Väderlek: mulet-regnstänk, lugnt-svag vind; kl. 2 halvkliart, kl. 7 klart. Öppningsarea der Spaltöppnungen am 11. VIII. 1923. Bezeichnungen wie Fig. 2. Witterung: bedeckt, einzelne Regentropfen, still-schwacher Wind; 2 Uhr bedeckt, 7 Uhr heiter.

Klyvöppningarnas öppnande och slutande framkallas genom ökning resp. minskning av slutcellernas turgortryck, vilket i sin tur beror på ökning och minskning av osmotiska trycket i samma celler. Dessa förskjutningar i slutcellernas osmotiska tryck ha sin grund i omlagringar av osmotiskt verksamma föreningar till osmotiskt mindre verksamma och tvärtom. Hos stärkelsebildande växter stiger därför osmotiska trycket hand i hand med att slutcellernas stärkelse försvinner, och sjunker sedermera, då stärkelsen regenereras. Omlagringarna igångsätts av föränd-

ringar i tillgången på ljus och vatten. Då klyvöppningscellerna utsätts för mörker eller då vattentillförseln börjar bli för knapp, retas slutcellernas kemiska mekanism med den påföljd att osmotiska trycket sjunker, turgortrycket avtar och cellerna slutas; så snart belysningen börjar eller då fuktigheten stigit tillräckligt högt, förlöpa processerna i motsatt riktning: osmotiska trycket stiger, turgorn ökas och slutcellerna böjas isär.

De bestämmande yttre faktorerna utgöras således bl. a. av belysningen och fuktigheten. Om vi antaga, att endast den förra spelade en sådan roll, så skulle naturligtvis klyvöppningarnas rörelser löpa i en dygnsrytmik parallell med ljusets, klyvöppningarna skulle öppnas om morgonen och slutas på kvällen. Deras rörelser borde då närmast motsvara FRIEDL WEBERS regnvädertyp. Bladens vattenavdunstning, som under dagen i regel är betydligt större än den samtida vattentillförseln från rötterna (MAXIMOW 1923, ILJIN 1923 a), blir emellertid orsak till att cellernas vattenförråd minskas med den påföljd att klyvöppningarna stängas och detta inträffar naturligtvis tidigare ju starkare transpirationen är och ju mindre vatten som finns i marken. I tider av ihållande torka, då markfuktigheten är reducerad och då en intensiv belysning och en hög lufttemperatur pressar upp transpirationen till höga värden måste följaktligen tidpunkten för klyvöppningarnas slutande infalla allt tidigare på dagen. På detta sätt uppkommer vackertvädertypen. Tiden för klyvöppningarnas maximala öppningsstadium blir vid fortsatt vattenbrist allt mera inknappad. Detta leder så småningom dithän att slutningsrörelserna börja omedelbart efter öppnandets normala maximum, således redan på förmiddagen. Om torkan fortsätter ännu en tid komma slutningsrörelserna att igångsättas ännu tidigare, d. v. s. redan innan klyvöppningarna hunnit fullt öppnas. I ytterlighetsfall måste till slut klyvöppningarna förbli stängda dygnet om, på vilket jag också funnit exempel hos barrträden (1921 sid. 269).

Betingelserna för klyvöppningarnas rörelser kan man alltså i korthet fatta så att rörelsernas dygnsperiod framkallas av och följer dagsljuset och att periodens längd och de maximala öppningsvärdena reduceras alltefter vattenekonomin — balansen mellan transpiration och vattentillgång. Dessa båda sista faktorer måste således ha ett avgörande inflytande på klyvöppningsarean och därmed på kolsyrans diffusionsmöjligheter, som i sin tur bestämma assimilationen.

Det torde nu vara lämpligt att ett ögonblick ta transpirationen och dess lagar i ett närmare skärskådande för att såmedelst vidga vår överblick över den orsakskedja som bestämmer kloroplasternas kolsyretilförsel.

2. Transpirationen.

Genom talrika undersökningar, som blivit utförda över sambandet mellan växternas transpiration och klimatiska faktorer, har fastställts en mer eller mindre skarp parallellism mellan transpirationen å ena sidan samt temperatur, ljus, luftens rel. fuktighet och evaporationen å den andra. Ett av de bästa arbetena över denna fråga är BRIGGS och SHANTZ 1916. (Jfr även CRIBBS 1919 och 1921.) Dessa forskare funno att transpirationen beror av solstrålningen till två tredjedelar eller tre fjärdedelar. Korrelationskoefficienten för deras objekt var närmare bestämt 0,67—0,77. Antogs temperaturen som transpirationens bestämmande faktor blev koefficienten också hög, nämligen 0,62—0,74. Emellertid är temperaturen fysikaliskt bestämd av solstrålningen. Solstrålningen är alltså i varje fall den primära orsaken och temperaturens förhållande till transpirationen liksom rel. fuktighetens är att fatta mera som associerat än betingande.

Transpirationen följer sålunda i övervägande grad solstrålning och temperatur. För blad och barr medför detta vittgående växlingar i vattenavgivandet, dels emedan solstrålningen under dagens lopp växlar avsevärt, dels emedan lufttemperaturen och kanske framför allt organens innertemperatur också varierar. Bladens innertemperatur höjes nämligen över lufttemperaturen, åtminstone då ljusstyrkan stiger till mera betydliga värden. Förhöjningen når hastigt upp till flera grader, om bladet utsättes för direkt solbestrålning. (BLACKMAN och MATTHÆI 1905). Härvid stegras transpirationen hastigt såsom framgår av figurerna 4 och 5. Dessa framställa resultaten av en del transpirationsmätningar utförda sommaren 1923 å Kulbäcksliden och illustrera i sin mån sambandet mellan transpiration och temperatur.

Under den tid transpirationsförsöken anställdes rådde då och då regnväder, varför man måste antaga att vattentillgången i marken varit god. Värdena i fig. 4 och 5 gälla transpirationen hos avskurna kvistar de närmaste minuterna efter avskärandet. Försökstiden utgjorde i regel fem minuter.

Metodiken bestod för övrigt däri att den kvist som skulle undersökas, instacks i en glaskammare, vars fuktighetsmängd beräknades efter daggpunktsbestämningar före och efter transpirationstiden. Kammaren innehöll även en elektrisk omrörare för luftens blandning före daggpunktsavläsningarna. Temperaturen bestämdes medelst en i kammaren liggande termometer, och reglerades med hjälp av ljustillgången.

Försöken visa en påfallande häftig stegring av transpirationen, då temperaturen överskrider 10—12°. Granens och tallens transpirationsvärden måste följaktligen lida vittgående för-

skjutningar genom de starka ljus- och temperaturväxlingar som dagligen äga rum under vegetationstiden, framför allt genom växlingarna mellan det diffusa himmelsljuset och den direkta solbestrålningen. Mot bakgrunden av dessa växlingar och deras inverkan på transpirationen blir det i någon mån möjligt

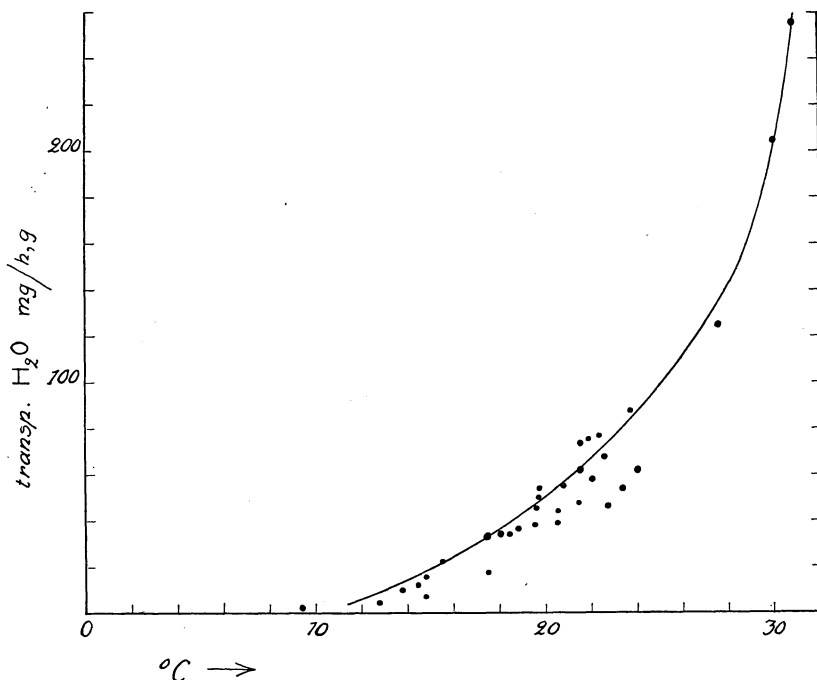


Fig. 4. Temp.-transp.-kurva (samband mellan temperatur och transpirationsintensitet) ur transpirationsvärden vid olika försökstillfällen. 1-åriga tallbarr (årg. 1922). Transpirationen mätt i mg avdunstat vatten pr tim. och g friskvikt.

Temp.-Transp.-Kurve (Beziehung zwischen Temperatur und Transpirationsintensität) aus den Transpirationswerten aller zu verschiedenen Zeiten ausgeführter Versuche. 1-jährige Kiefernnadeln (Jahrg. 1922). Transpiration in mg verdunstetes Wasser pro Stunde und g Frischgewicht ausgedrückt.

att förstå de starka fluktuationer, som utmärka klyvöppningsrörelserna och öppningsperiodernas längd. Häri har man därför också att söka en orsak till de skarpt framträdande svängningarna i barrens fotosyntetiska verksamhet.

Den plötsliga transpirationsökning som inträder hos barren, då temperaturen stiger till värdena 25—30° eller högre, kan naturligtvis ej länge fortfa. Som jag förut framhållit, är vattentillförseln från rötter och stam betydligt mindre än som motsvarar barrens dagstranspiration. Ju högre den senare stiger, desto fortare bli barren tömda på sina vatten-

reserver, som de skaffat föregående natt, och desto tidigare måste klyvöppningarna slutas. Härigenom regleras snart transpirationen till ett lägre och mot vattentillförseln mera avpassat värde.

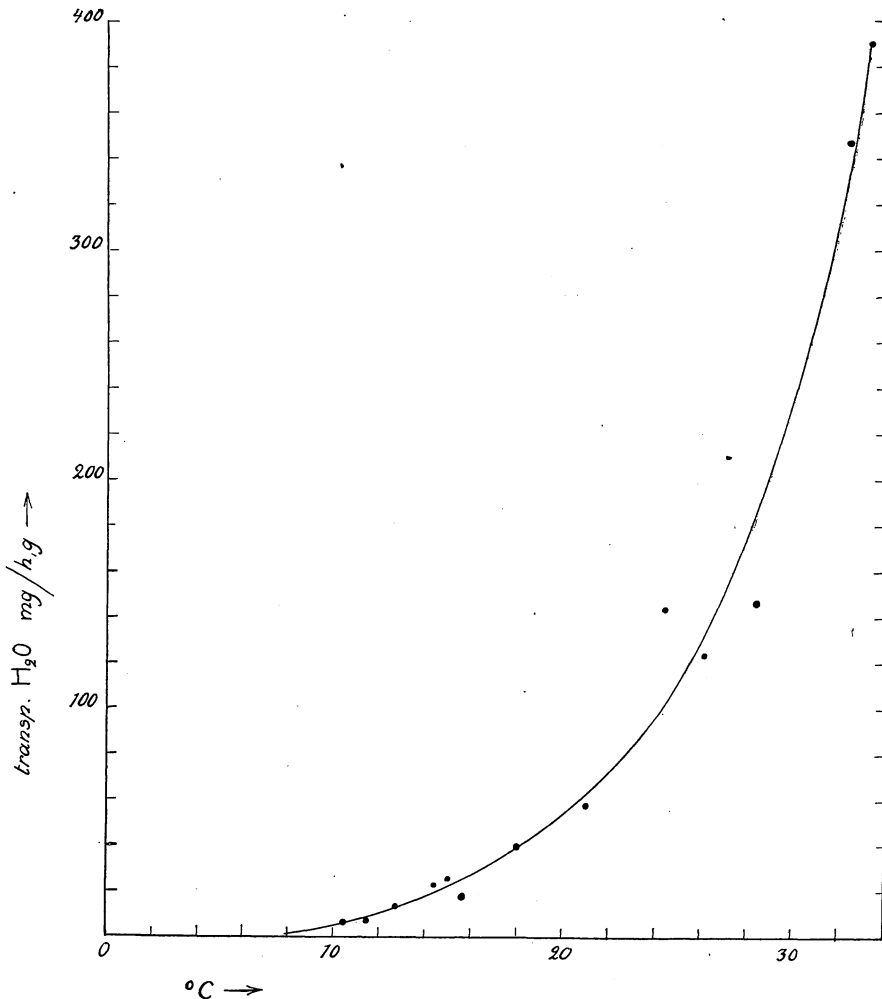


Fig. 5. Temp.-transp.-kurva för ettåriga granbarr (årg. 1922) enligt försök den 14. VIII. 1923. Beteckningar se fig. 4.

Temp.-Transp.-Kurve einjähriger Fichtennadeln (Jahrg. 1922) nach Versuchen am 14. VIII. 1923. Bezeichnungen wie Fig. 4.

3. Markfuktigheten.

Utgör bladens vattenhalt och vattentillgång en betingelse för jämviktssystemet transpiration-klyvöppningsarea-assimilation, så måste naturligtvis även markens vattenresurser spela en liknande roll. Detta torde emellertid blott gälla från och med det ögonblick, då markfuktigheten

underskrider den gräns, vid vilken rotsystemet nätt och jämnt förmår upptaga den vattenmängd, som stammen maximalt befordrar. Är gränsen underskriden, så kan stammens transportkapacitet i och med det samma icke längre helt utnyttjas, jämviktssystemet ifråga blir då beroende av nederbörden. Däremot spelar nederbörden ingen dylik roll om markens vattenhalt är högre än som motsvarar detta gränsvärde. (Jfr CRIBBS 1919 och 1921, STOCKER 1923.)

Detta stämmer också väl med praktiska iakttagelser. En nederbörds- mängd intill ett visst maximum är nödvändig för en god skörd; vad som sedan faller därutöver är värdelöst eller skadligt. Här finns alltså ett lagom, som varken bör under- eller överskridas — en erfarenhet som särskilt en lantbrukare får göra. Samma orsaksförhållande gäller väl även skogen, ehuru utslagen här äro betydligt svårare att avläsa. Vissa forskare ha också kommit denna lagbundenhet på spåren, så t. ex. KOLMODIN i hans 1923 publicerade tillväxtundersökningar. Efter att ha sökt korrelation mellan stamtillväxten och ett flertal klimatiska faktorer utan att dock lyckas påvisa en sådan, gör han följande uttalande om nederbörden: »Nederbörden under (maj) juni och juli synes dock utöva ett gynnsamt inflytande, liksom brist på nederbörd kan i vissa fall bli va av avgörande betydelse.» (Sid. 16.) Just under månaderna juni och juli, som utmärkas av relativt hög temperatur och ringa nederbörd måste faran för vattenbrist bli särskilt framträdande. Då vi emellertid varken känna storleken på de vattenkvantiteter, som träden förbruka eller de kvantiteter, som skulle kunna förbrukas vid optimal vattentillgång, är det omöjligt att avgöra, i vilken utsträckning en vattenbrist kommer till stånd. Naturligtvis lida torrare skogsmarker, åtminstone ofta, kanhända i allmänhet av vattenbrist under vegetationsperioden. I sådana fall bör korrelationen mellan nederbörd och exempelvis tillväxt visa tydligare utslag. WALLÉN (1917) fastställer också ett sådant samband, en positiv korrelation mellan massatillväxten under året och nederbörden under samma års vinter, vår och sommar samt föregående höst. (Jmfr MISCHKE 1890, FRIEDRICH 1897, HESSELMAN 1904 och 1904 a, 397.)

4. Markfuktighetens elektrolyter.

Finnes ett samband mellan assimilationsgraden och tillgången på salter? Man skulle a priori kunna svara att ett sådant bör göra sig gällande, eftersom elektrolyter medverka om ej direkt vid fotosyntesen så dock vid de bildade assimilaternas omsättning till äggviteämnen och vid växtkroppens uppbyggande. Om exempelvis brist på kväve skulle medföra, att förbrukningen av kolhydrat går långsammare än bildandet, så måste så småningom ett överskott på kolhydrat i ledningsbanor och

bladceller uppstå, vilket i sin tur kan medföra retardation av kolsyreassimilationen.

Att särskilt kvävetillgången bör tillmätas en sådan betydelse har också visats genom direkta försök av KOSTYTSCHEW (1922). Han fann nämligen att växter från nitrathaltig mark assimilera betydligt kraftigare än samma arter från nitratfri och att i överensstämmelse härmed leguminoser utmärkas av en högre assimilation än andra växter i allmänhet.

Dessa KOSTYTSCHEWs undersökningar stämma också bra med resultat från den svenska skogsforskningen. Vid undersökningar av vegetationen i Hamra kronopark fastställa GUNNAR ANDERSSON och HENRIK HESSELMAN (1907), att i ett fall den dåliga föryngringen av tall och gran i en äldre tallskog av normal slutenhet icke kunde vara förorsakad av brist på ljus eller av för låg assimilation, då ljustillgången varierade mellan $\frac{1}{12}$ — $\frac{1}{45}$ av solljuset och plantorna hade rikligt med stärkelse i assimilationsparenkymets celler. Senare undersökningar av HESSELMAN (1917) visa ett genomgående samband mellan skogsträdens föryngring och humuskvävets nitrifikation: »Där humustäckets kväve omföres till salpetersyra, där försiggår föryngringen lätt och utveckla sig de unga tall- och granplantorna väl, såvida de ej ha att konkurrera med en synnerligen frodig gräs- och örtvegetation. Där humustäckets kväve ej intrifieras, där är den naturliga föryngringen försvärad, gran- och tallplantorna växa långsamt.» (Sid. 987.)

Dessa undersökningar och de av KOSTYTSCHEW utförda peka sålunda i den riktningen, att tillgången på nitrat i hög grad bestämmer assimilationsutnyttjande för plantans tillväxt och därmed sekundärt påverkar assimilationsintensiteten.

Förklaringen kan tänkas ligga däri att en anhopning av assimilat i bladens parenkymceller för eller senare leder till en retardering av fotosyntesen.

5. Temperaturen.

Det vore särskilt önskvärt, om man vid assimilationsundersökningar, av det slag det här gäller, hade möjlighet att bestämma temperaturkoefficienterna för assimilation och andning. Dessa koefficienter äro emellertid komplicerade storheter isynnerhet de ekologiskt realiserade och kräva därför ganska vittomfattande försök (jfr t. ex. MATTHAEI 1905 och BLACKMAN 1905). Jag påbörjade undersökningar av detta slag 1923 och bestämde också assimilationens temperaturkurvor för tall och gran men blott vid en enda ljusstyrka (cirka 10 % solljus) och vid en kolsyrekoncentration av 5 %.

Resultaten av dessa har jag förut publicerat (1923) i en uppsats om olikheter i värmekrav eller värmehärdighet mellan tall och gran. Det

senare trädets assimilationsmekanism synes nämligen fördraga högre temperatur än det förras. Från ekologisk synpunkt äro värdena blott att betrakta som relativa. Huruvida de koefficienter, som kunna beräknas ur dessa kurvor (sid. 284 och 285) stämma överens med de ekologiska kan naturligtvis blott avgöras genom att experimentellt fastställa de senare, vilket jag tyvärr ej haft tillfälle att göra.

KAP. II. EKOLOGISKA VÄRDEN PÅ SAMBANDET LJUS-ASSIMILATION.

1. Försöksmetodiken.

För kolsyreassimilationens kvantitativa mätning har jag begagnat samma metodik, för vilken jag förut redogjort i denna tidskrift (1921, sid. 243). För övrigt hänvisas till LUNDEGÅRDHS beskrivning av densamma 1922. Enligt LUNDEGÅRDHS kontrollförsök med denna metod utgöra analysfelen för luftens kolsyra i maximum $\pm 4,1$ %.

Att man vid försöken nödgas använda avskurna skott är naturligtvis en metodisk svaghet. Avskärandets följder för assimilationsutslaget bestå förträdesvis däruti att vattentillförseln rubbas, vilket kan återverka på transpirationen och därmed på klyvöppningsarean och assimilationen. Härvid synas emellertid olika växter förhålla sig högst olika. BROWN och ESCOMBE (1905, sid. 52) konstaterade t. ex., att avskurna blad av *Catalpa Bignonioides* assimilerade livligare än blad å plantan och MATTHAEI avskar sina försöksobjekt 24 timmar före användandet. Detta oaktat synas de ha fungerat regelbundet. (1905, sid. 61.)

Tall och granbarren äro i detta hänseende betydligt mera svårhanterliga. Efter kvistens avskärande börja klyvöppningarna stängas, men detta inträffar dessbättre i regel först efter en halv timmes förlopp, åtminstone om vattentillgången är god (jfr STÅLFELT 1921, sid. 247).

Assimilationsvärdena ha liksom förut (1921, sid. 245) korrigerats med avseende på de förskjutningar i kolsyretillgången som uppstått under försöket.

Ifråga om temperaturförändringar, som inträda under försöken, har jag avstått ifrån korrektioner denna gång. Om assimilationens temperaturkoefficienter hos tall och gran vet man nämligen ingenting med säkerhet, och de försök jag anställt på denna punkt (1923) tyda på att koefficienterna hos de båda träden sannolikt avvika rätt betydligt från dem man hittills lärt känna för andra växter. Assimilationskurvornas läge och form torde emellertid ej nämnvärt ändras av dessa korrektioner (1921, sid. 245).

En annan faktor som på tal om metodiken och dess felkällor för tjänar omnämnas är andningen. Det kan likväl starkt ifrågasättas om man vid detta slags assimilationsförsök har anledning att betrakta den som en felkälla. De assimilerande parenkymcellerna lida ju en permanent kolsyrehunger och kunna av denna anledning stegra fotosyntesen proportionellt med kolsyreökningen ända till dess den senare når värden, som motsvara 2 à 3 ggr luftens normala kolsyrehalt. (Jfr HENRICI 1918, sid. 90, LUNDEGÅRDH 1922 a, sid. 124, WARBURG 1919, sid. 252). Om dylika stegringar också äro varaktiga må lämnas osagt.

Då sålunda en betydande kolsyrebrist normalt gör sig gällande, måste de kvantiteter andningskolsyra som bildas åter assimileras. Åtminstone gäller detta vid temperaturer som ligga under cirka + 27°. Över denna temperatur kan andningen tänkas antaga alltför höga värden samtidigt som assimilationsförmågan börjar reduceras (STÅLFELT 1923). Man torde därför kunna bortse ifrån andningen och dess variationer, då det gäller att jämföra och bedöma assimilationsförsökens resultat.

Om även annan andningskolsyra, än den som bildas i bladen, på detta sätt kan utnyttjas för assimilationen kan f. n. ej avgöras, men frågan är av stor vikt.

2. Vilka kurvor böra försöken avse?

Vi ha av den föregående framställningen sett, hurusom klyvöppningarnas öppningsarea genomlöper en dagskurva, som snabbt växlar både ifråga om amplitud och maximala utslag samt att växlingarna bero på väderleksförhållandena, emedan dessa bestämman transpiration och vattentillgång.

Klyvöppningsareans variationer medföra motsvarande förskjutningar i den diffusion av kolsyra som äger rum, från atmosfären till det assimilerande bladparenkymet. Kolsyretillförseln varierar alltså mellan å ena sidan den största möjliga, som luftens ringa kolsyrehalt medgiver, och å andra så gott som fullständig kolsyrebrist. Hand i hand härmed växlar assimilationstyrkan (i det närmaste proportionellt: jfr STÅLFELT 1921, sid. 243, 259 och 267).

Om man under loppet av en dag kunde utexperimentera ljuskurvor för assimilationen hos en växt vid olika tidpunkter av dagen, så skulle man därför med all sannolikhet erhålla olika assimilationskurvor för de skilda fallen, varje kurva avspäglade assimilationsbetingelserna för sin tidpunkt.

Den försöksserie, som utfördes exempelvis tidigt på morgonen strax efter det ögonblick, då klyvöppningarna börjat öppnas, skulle kanhända

giva till resultat en kurva av exempelvis värdena *a* i fig. 6, ett par timmar senare, då slutcellerna gått mera i sär, skulle *b* erhållas och som representant för assimilationsstyrkan, då klyvöppningsarean nått sitt maximum, kan antas kurvan *c*. Den assimilationsökning, som klyvöppningarnas öppnande medför vid olika ljusstyrkor, motsvaras alltså av en oändlig mängd kurvor liggande under *c*. Samma kurvor passeras sedermera åter av assimilationen, då klyvöppningarna slutas.

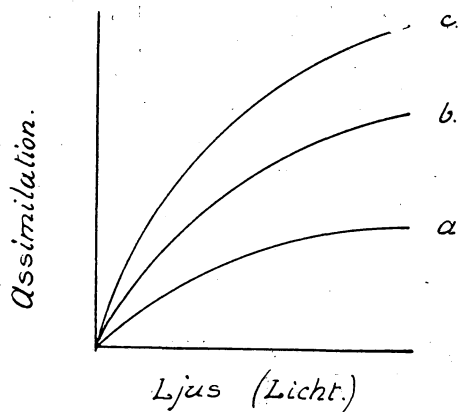


Fig. 6. Schematiska ljus-ass.-kurvor (sambandet mellan ljus och assimilationsintensitet) vid tre olika öppningstillstånd hos klyvöppningarna, jfr texten.

Schematische Licht-Ass.-Kurven (Beziehung zwischen Licht und Assimilationsintensität) bei drei verschiedenen Öffnungszuständen der Spaltöffnungen. Vgl. Text. S. 252.

Om där i planen ingår, att försöken skola utföras med objekt vars klyvöppningars öppningsarea är den normalt maximala, så måste försöken förläggas till just de tidpunkter, då denna öppningsarea är realiserad. Att exakt bestämma och utvälja dessa har, som jag redan framhållit, hittills varit omöjligt ifråga om tall och gran (sid. 187). Då klyvöppningarna dessutom blott för en kort stund intaga sin maximala öppningsställning kommer det vanligtvis helt att bero på slumpen, om man råkar anställa försöket just vid ett dylikt tillfälle.

Man måste av denna anledning låta försöken omfatta även objekt, vars klyvöppningsarea närmar sig den maximala. Så småningom lär man härvid känna objektet så ingående, att man på förhand något så när kan avgöra, i vilket tillstånd det befinner sig, om man räknar med de yttre förhållanden, som under de närmast föregående timmarna varit rådande. Efter dylika kalkyler måste försöken anställas. Man eftersträvar alltså dagens högre och högsta assimilationsvärden, d. v. s. dem som uti fig. 6 anges av de högre kurvorna. Under en följd av dagar utföras ett eller ett par försök dagligen. Då betingelserna vid dessa tillfällen naturligtvis äro olika, komma resultaten att avvika från varandra. En och samma ljusintensitet ger därför vid olika tillfällen från varandra avvikande värden. Deras växlingar bli betydande i samma mån som det varit svårt att välja lämpliga tidpunkter och i samma mån som objekten varit känsliga vid försökstillfällena (jfr sid. 186). Värdena i följande figurer

(7—16) representera därför icke en utan flera utav de ljuskurvor som utmärka assimilationsstyrkan under loppet av en dag.

Om nu dessa värden det oaktat sammanföras och ordnas efter ljuskalan, såsom skett i denna redogörelse, så måste givetvis följdén bli den att vid varje ljusstyrka assimilationsutslagen spridas och divergera. Deras växlingar äro alltså föranledda av objektens olika tillstånd i de olika försöken, d. v. s. ekologiskt betingade och få ej tolkas som en följd av analys- eller andra mätningsfel. I ett dylikt kurvsystem (t. ex. fig. 7) betyda de högst liggande värdena att assimilationen vid särdeles gynnsamma omständigheter når en sådan höjd. En medelkurva gnnom samtliga värden är däremot att uppfatta som ett mått på assimilationsstyrkan i allmänhet under de valda förutsättningarna. Sådana medelkurvor har jag *ej* lagt in i de nämnda figurerna. Jag har inskränkt mig till att helt uppskattningsvis ange medelvärden för assimilationen vid ljusstyrkorna 30 och 100 % samt förbinda dessa punkter med varandra och med o-punkten genom streckade linjer. De senare utgöra således *ej* medelkurvor utan avse blott att giva en föreställning om stegringsförloppet karaktär inom de båda olika ljusområdena och att i detta hänseende möjliggöra en jämförelse mellan barrårgångarna.

De försök för vilka här skall redogöras äro utförda mellan kl. 9 f. m. och 2 e. m. Tidigare och senare försök ha strukits ur protokollen, såvida de *ej* gällt andningen. Denna tid av 5 timmar kan kanske förefalla alltför lång, emedan resultaten kunde tänkas representera ett alltför stort antal av assimilationsstyrkans utvecklingsfaser under dagen. Emellertid bör besinnas, att försöken gälla flera dagar och att dessa varit olika ifråga om gynnsamhet för assimilationen. I ett fall äro morgontimmarna bäst, i ett annat middagstimmarna. Ibland äro fuktighet och belysning så avstämda att assimilationen kan fortgå med hög styrka under 2 eller 3 timmar, kanhända mera.

3. Kurvornas karaktärer.

a. Värdenas växlingar.

Till de ovannämnda i försökshänseende oundvikliga assimilationsväxlingarna, som förorsakas av periodiska och tillfälliga förskjutningar i klyvöppningsarean, kan man även räkna sådana, som bero på *lufttemperaturen* eller närmare bestämt skuggtemperaturen under tiden närmast före försöket. Det visade sig nämligen som regel, att assimilationsutslagen utföllo lägre de dagar då skuggtemperaturen var hög och att å andra sidan dagar med låg skuggtemperatur gävo de högsta värdena. Detta åskådliggöres av fig. 8, i vilken skugg-

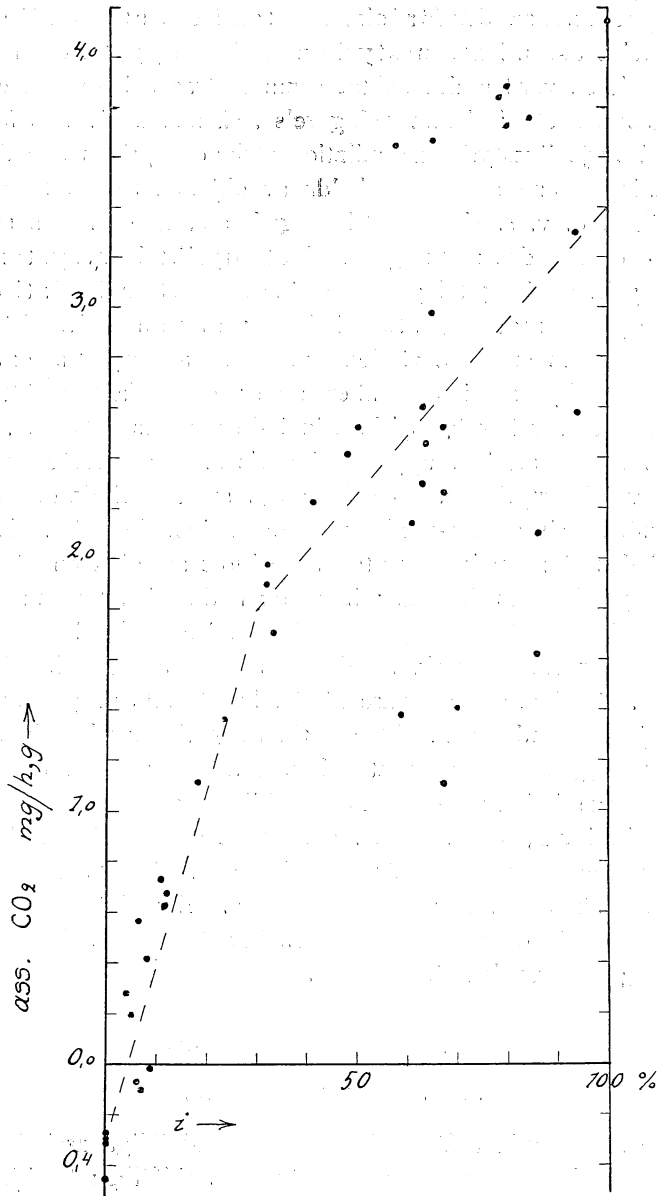


Fig. 7. Ljus-ass.-samband för ettåriga tallbarr (årg. 1921). Ljusets styrka (z) uttryckt i % av maximal bestrålning i Skåne kl. 12 midd. i juli. Assimilationen mätt i mg assimilerat CO_2 pr timme och g friskvikt.

Licht-Ass.-Beziehung für einjährige Kiefernadeln. (Jahrg. 1921.) Lichtstärke (z) in % von Maximaler Bestrahlung bei klarem Himmel auf der Breite Schonens um 12 Uhr Mittags im Juli, Assimilationsintensität ausgedrückt in mg assimilierte CO_2 pro Stunde und g Frischgewicht.

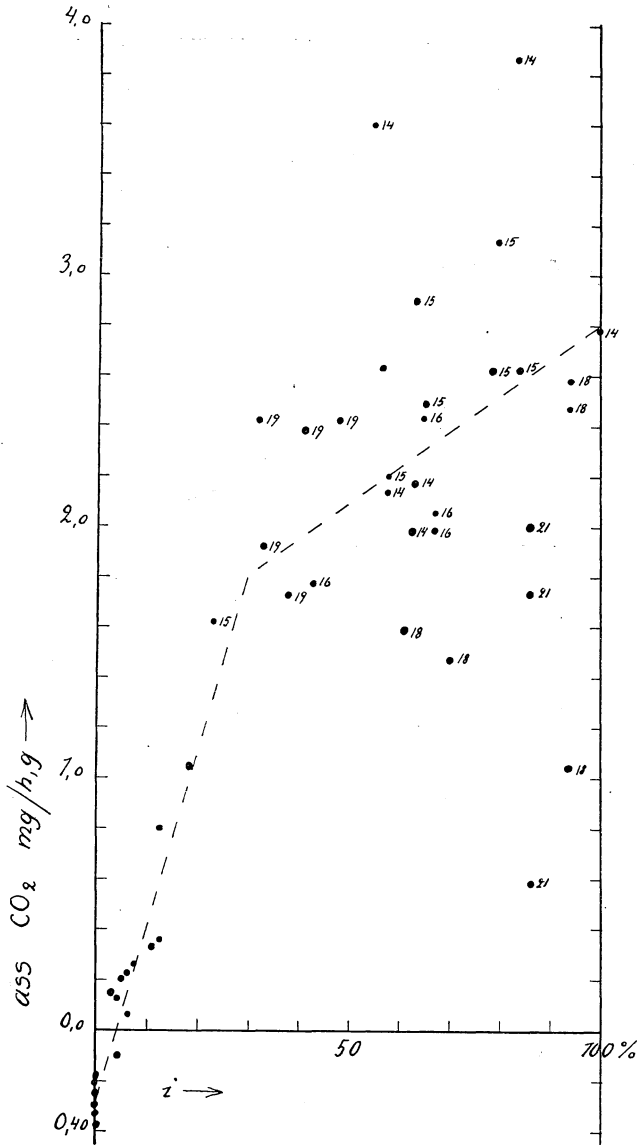


Fig. 8. Ljus-ass.-samband för tvååriga tallbarr (årg. 1920).
Beteckningar, se fig. 7.

Licht-Ass.-Beziehung für zweijährige Kiefernadeln (Jahrg. 1920).
Bezeichnungen wie Fig. 7.

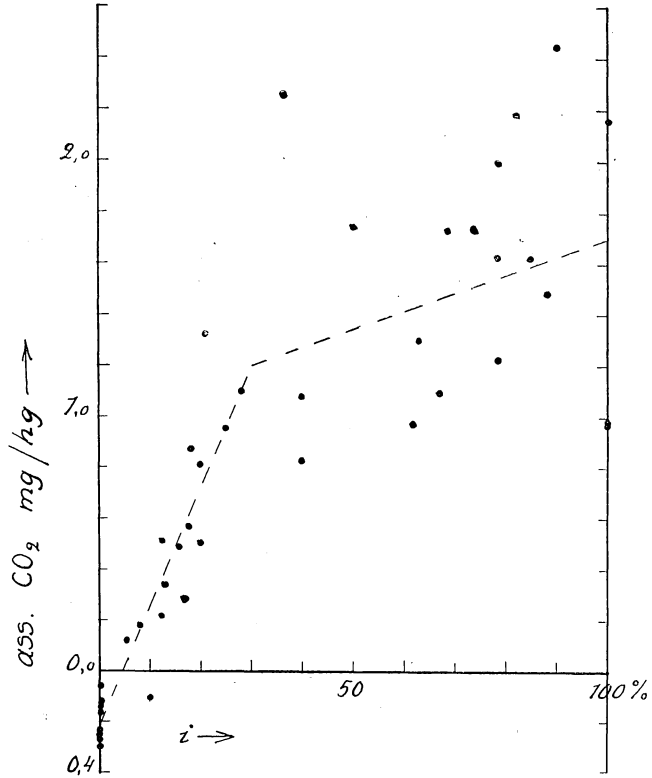


Fig. 9. Ljus-ass.-samband för ettåriga granbarr (årg. 1920).
Beteckningar, se fig. 7.
Licht-Ass.-Beziehung für einjährige Fichtennadeln (Jahrg.
1920). Bezeichnungen wie Fig. 7.

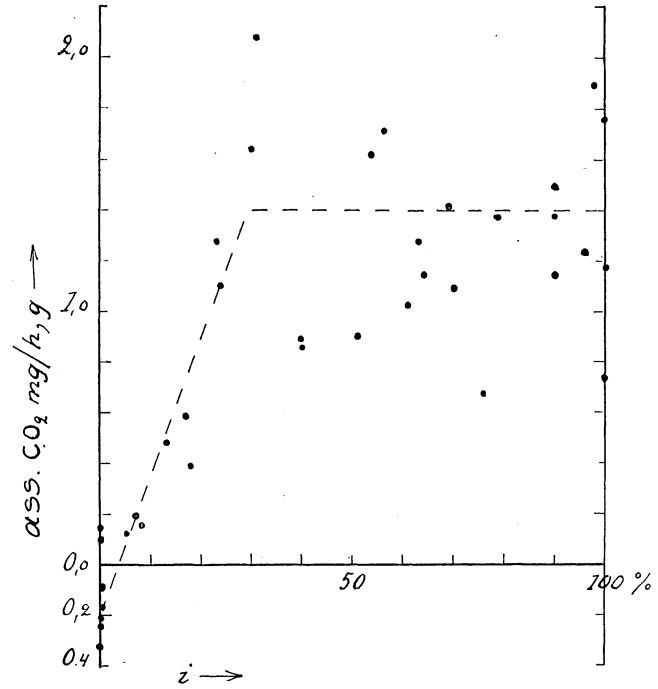


Fig. 10. Ljus-ass.-samband för tvååriga granbarr (årg. 1920).
Beteckningar, se fig. 7.
Licht-Ass.-Beziehung für zweijährige Fichtennadeln (Jahrg.
1920). Bezeichnungen wie Fig. 7.

temperaturens gradtal angivits vid resp. assimilationsvärden. Om detta samband också skall tolkas som följd av en klyvöppningsreaktion kan ej avgöras. Den förklaringsmöjligheten står nämligen eljest till buds, att temperaturen påverkar transpirationen och därmed diffusionsöpp-

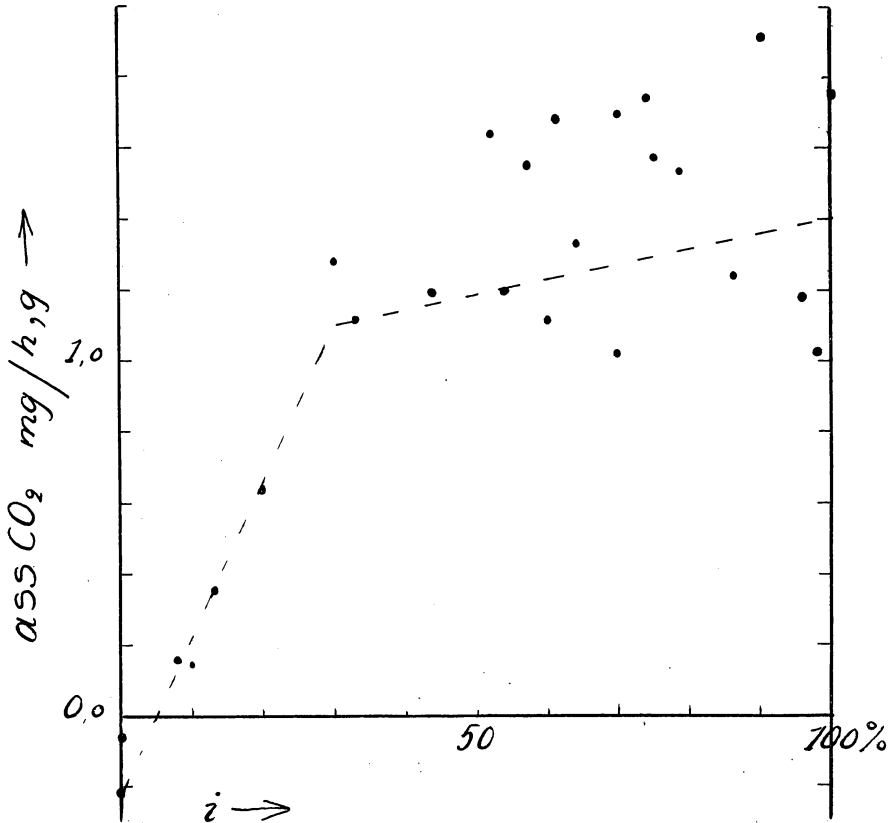


Fig. 11. Ljus ass.-samband för treåriga granbarr (årg. 1919). Beteckningar, se fig. 7.

Licht-Ass.-Beziehung für dreijährige Fichtennadeln (Jahrg. 1919). Bezeichnungen wie Fig. 7.

ningarna. Termokemiskt påskyndas assimilationsprocessen liksom andra kemiska reaktioner av en temperaturstegring, men den ekologiska faktorskomplexen kan tydligen vara sådan att i naturen resultatet blir det motsatta. Ett liknande samband mellan temperaturstegring och assimilation har förut konstaterats. (Jfr HENRICI 1918, sid. 87, 1921, sid. 14).

Som av de bifogade försöksprotokollen framgå växlade skuggtemperaturen under försöksdagarna ganska starkt (14° — 21°). Objekten måste alltså även av denna anledning ha varit rätt olika disponerade för fotosyntesen.

De fotosyntetiska variationer, som ovan blivit beskrivna, ha hänförs dels till sådana ekologiska betingelser som påverka kolsyrediffusionen dels till temperaturvariationerna och kunna följaktligen förutsättas vara av samma relativa storlek vid alla värden på ljusskalan, med andra ord variabiliteten hos värdena sinsemellan bör vara densamma. Vid de höga

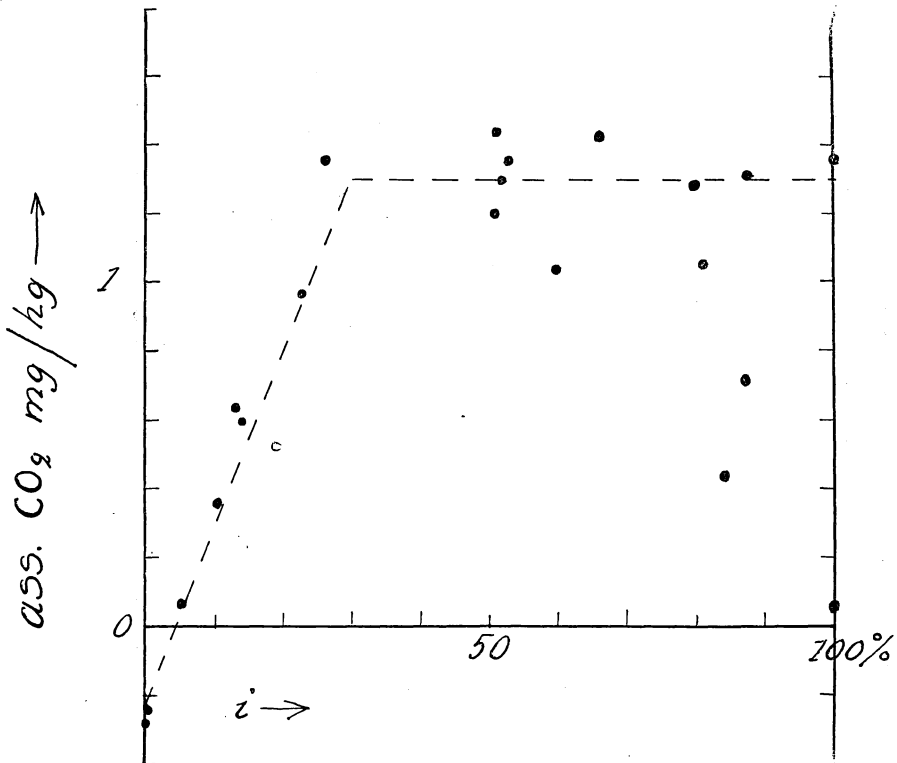


Fig. 12. Ljus-ass.-samband för fyraåriga granbarr (årg. 1918). Beteckningar, se fig. 7.

Licht-Ass.-Beziehung für vierjährige Fichtennadeln (Jahrg. 1918). Bezeichnungen wie Fig. 7.

Ljusstyrkorna visa därför assimilationsutslagen de största absoluta växlingarna. Det framgår emellertid av de här anförda figurerna att assimilationsutslagens växlingar åtminstone i vissa fall äro relativt större vid högre ljusstyrkor än vid lägre.

Värdena stiga mer eller mindre regelbundet (hos yngre barrårgångar) upp till 30—50 % solljus men spridas sedermera relativt starkare än förut. Vid ljusstyrkor ovan dessa intensiteter gör sig alltså en annan faktor starkt gällande. Dess verkan är av hämmande art, ty med stigande ljusintensitet spridas värdena längre i negativ riktning. Särskilt

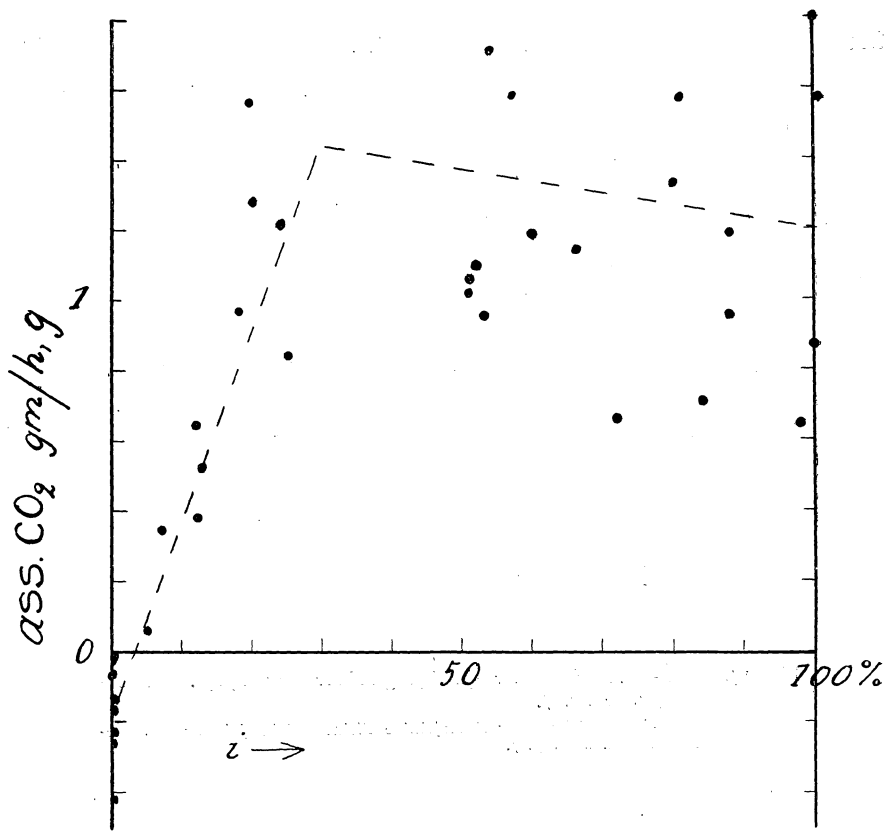


Fig. 13. Ljus-ass.-samband för femåriga granbarr (årg. 1917). Beteckningar, se fig. 7.
Licht-Ass.-Beziehung für fünfjährige Fichtennadeln (Jahrg. 1917). Bezeichnungen wie Fig. 7.

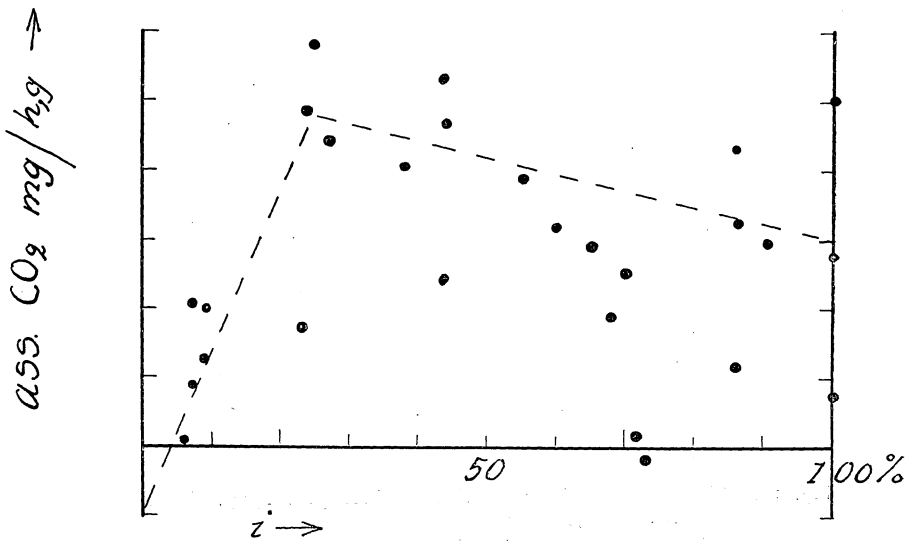


Fig. 14. Ljus-ass.-samband för sexåriga granbarr (årg. 1916). Beteckningar, se fig. 7.
Licht-Ass.-Beziehung für sechsjährige Fichtennadeln (Jahrg. 1916). Bezeichnungen wie Fig. 7.

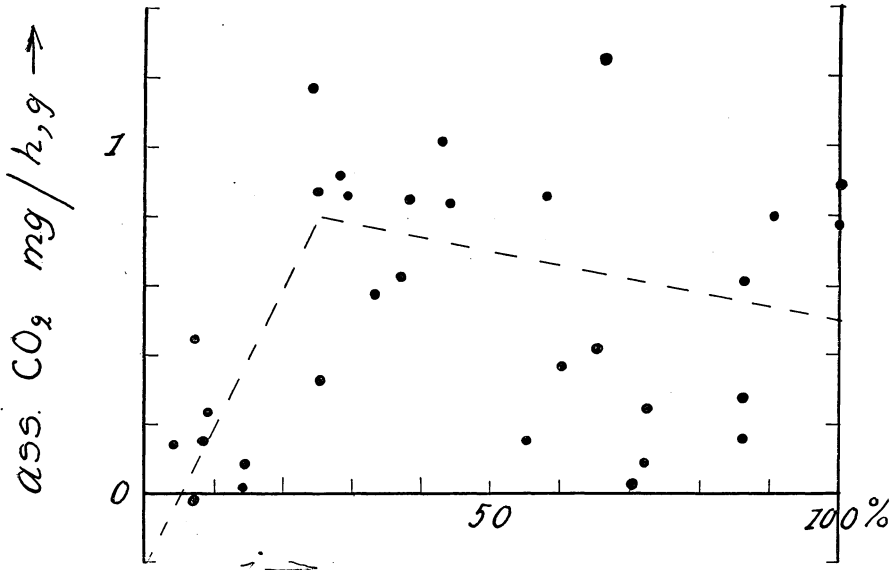


Fig. 15. Ljus-ass.-samband för sjuåriga granbarr (årg. 1915). Beteckningar, se fig. 7.

Licht-Ass.-Beziehung für siebenjährige Fichtennadeln (Jahrg. 1915). Bezeichnungen wie Fig. 7.

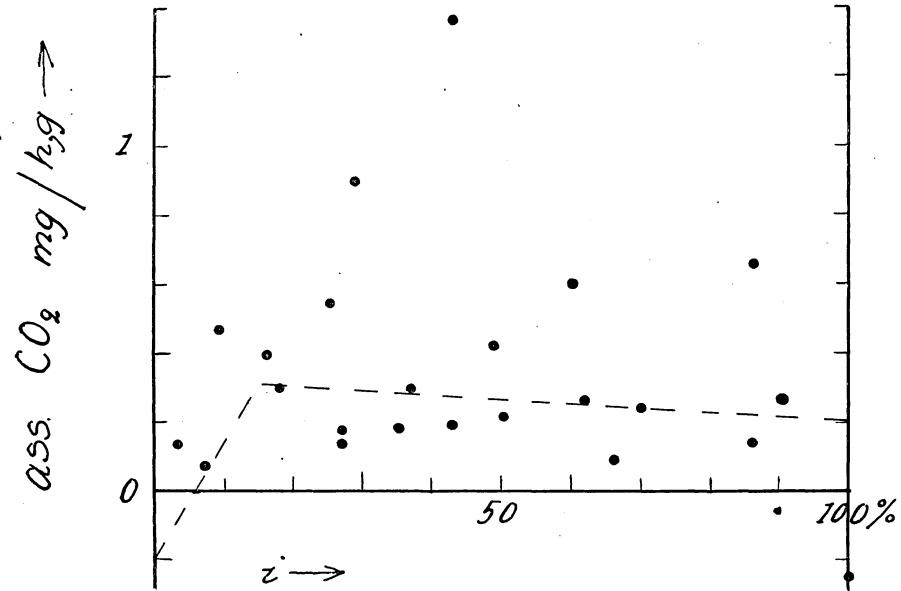


Fig. 16. Ljus-ass.-samband för åttaåriga granbarr (årg. 1914). Beteckningar, se fig. 7.

Licht-Ass.-Beziehung für achtjährige Fichtennadeln (Jahrg. 1914). Bezeichnungen wie Fig. 7.

hos äldre barr ändras assimilationskurvan mer och mer i riktningen nedåt. Fenomenet är ingalunda nytt. Man har förut gjort liknande observationer. BLACKMAN och MATTHAEI tala t. ex. i detta sammanhang om en hypotetisk »tidsfaktor» (1905, sid. 412, 440 jfr även HENRICI 1918, 1921). URSPRUNG kallar företeelser av sådant slag »solarisation» (1917, sid. 57). Samma retardation av assimilationens ljuskurva vid högre ljusstyrkor har senast fastställts för en del ormbunkar (JOHANSSON 1923). Om företeelsens natur kan fortfarande ingenting med bestämdhet sägas. Vissa undersökningar synas giva stöd för antagandet, att orsaken skulle vara att söka i assimilationsprodukternas mängd och art framför allt i bildandet av stärkelsen (t. ex. HENRICI 1921, WILLSTAETTER och STOLL 1918, s. 145).

b. Kurvornas allmänna förlopp.

Till det förut fastställda förhållandet mellan fotosyntes och ljustillgång hos årsbarr av tall och gran (STÅLFELT 1921) ansluta sig även assimilationskurvorna för yngre barrårgångar (fig. 7—9). Hos ettåriga granbarr och ett- och tvååriga tallbarr stegras assimilationen med stigande ljusstyrka och uppnår knappast i fullt solljus sina maximala värden. Hos de äldre barrnen upphör stegringen redan vid 30 % ljus och håller sig sedermera konstant eller sjunker. Detta gäller för medelkurvor, som kunna dragas genom de utsatta värdena. Eftersom samtliga försök blivit utförda under de för assimilationen gynnsammaste dagarna och gynnsammaste timmarna representera sådana medelkurvor den mest leveranskraftiga assimilationen, som träden under någon lägre tid uppnå. De avbildade däremot ej den största assimilationsintensitet som överhuvudtaget förekommer hos de ifrågakvarande objekten. Om denna kan man få en föreställning ifall man inom varje kurvsystem söker förbinda de högst liggande varianterna med varandra.

Det kan förefalla egendomligt att barrträden ställa så höga anspråk på ljustillgången eller att de med andra ord förmå utnyttja ljusstegringar även vid de högsta ljusstyrkorna och att de häri avvika från andra kända fall bland växterna (STÅLFELT 1921, sid. 253). Orsaken härtill är ej slutgiltigt utredd. Man kan emellertid i någon mån förstå stegringsförloppet och kanske även det höga ljusbehovet genom att närmare skärskåda barrns anatomi (den »anatomiska faktorn») och klorofyllhalten (sid. 188).

c. Den anatomiska faktorn.

Under sin utveckling röna bladen ett gestaltande inflytande av ljuset både anatomiskt och fysiologiskt. Efter deras inre byggnad skiljer man som bekant mellan solblad och skuggblad.

Utförda undersökningar av de båda bladtypernas assimilationsförmåga ha visat, att skuggbladen assimilera relativt starkare än solbladen vid lägre ljusstyrkor, medan förhållandet är motsatt vid högre. Då ligger den tanken nära, att olikheten i assimilation kan vara betingad av bladens anatomi. Men även klorofyllhalten kan antagas spela en sådan roll, då den är högre hos skuggbladen än hos solbladen. (Jfr STÅLFELT 1921, s. 259.)

Särskilt i bladens anatomiska olikheter har LUNDEGÅRDH (1922, s. 346) velat se en orsak till skuggbladens relativt svagare assimilation vid högre ljusstyrkor. Han jämför cellernas ytstorlek (f) och klorofyllkropparnas massa (m) hos tre undersökta arter bland vilka en representerar solplantor (*Nasturtium palustre*) och en skuggplantor (*Oxalis acetosella*). Genom att hos dessa jämföra förhållandet mellan de assimilerande cel-

lernas yta och kloroplastmassa eller kvoten $\frac{f}{m}$ finner han en betydlig skillnad mellan solformen och skuggformen. Hos den förra är kvoten cirka 5 ggr större än hos den senare, med andra ord skuggplantans celler ha relativt mindre yta i förhållande till kloroplastmassan och följaktligen svårare att förse kloroplasterna med nödig kolsyra. Detta skulle göra sig gällande framför allt vid högre ljusstyrkor, då cellernas livligare assimilation ställer särskilt höga krav på kolsyretillgången. LUNDEGÅRDH anser det därför sannolikt »att kurvans påfallande depression vid höga

assimilationsintensiteter beror på en begränsande verkan av kvoten $\frac{f}{m}$ ».

(s. 347; jfr även s. 341), och han räknar även med en liknande betydelse av förhållandet mellan klorofyllkropparnas yta och massa. Å andra sidan kompenseras denna nackdel i viss mån av bladens större yta och högre klorofyllhalt (s. 347).

Den anatomiska faktorn måste av allt att döma tillmätas en viss betydelse för assimilationskurvans gestaltning. Man kan emellertid ej härmed helt förklara skillnaden mellan skuggbladskurva och solbladskurva. Genom HARDERS undersökningar (1923, s. 344) har nämligen visats, att samma skillnad framträder även hos arter, vars sol- och skuggformer ej visa någon morfologisk olikhet. (*Phormidium foveolarum*) (jfr ROSÉ 1913). Dessutom ger hypotesen ingen förklaring för det förhållandet att skuggformerna assimilera mindre vid högre ljusstyrkor än solformerna.

Som ett komplement till LUNDEGÅRDHS hypotes om den anatomiska faktorns betydelse skulle kunna anföras ljusets avsläckning vid pas-sagen genom bladets alla cellskikt och dess samband med den anatomiska strukturen. En sådan utsläckning måste naturligtvis

komma till stånd och bli mer eller mindre fullständig alltefter bladets tjocklek, cellskiktens antal, klorofyllhalt etc. De olika cellskikten i bladet erhålla härigenom ljus av skilda styrkegrader. Bäst belyst är yttersta cellskiktet, de följande skikten få i tur och ordning allt mindre ljus. Detsamma gäller då också kloroplasterna. Skillnaderna bli härvid rätt stora, emedan ljusabsorptionen i bladet är avsevärd. Till och med i fullt solljus förbrukar ett blad ljuset i så stor utsträckning, att vad som passerar igenom, blott räcker till för att underhålla en högst obetydlig assimilation. (WILLSTÄTTER och STOLL 1918 s. 125.) Fullt solljus står dessutom relativt sällan till bladens förfogande (se sid. 227).

På vad sätt kan nu denna ljusavsläckning i bladet inverka på assimilationskurvans form? Man kan tänka sig exempelvis två gränfall:

1) Samtliga kloroplaster i bladet äro stämnda i samma ljusbehov. Då måste vid svagare ljus assimilationen vara störst hos de yttre och starkast belysta och sedermera lägre hos de längre in liggande kloroplasterna, allteftersom ljuset avtar mot bladets djup. Stegras belysningen, så fylles ljusbehovet först hos de yttre kloroplasterna och sedermera så småningom även hos dem, som ligga längre in, och då de djupast liggande erhållit optimalt ljus, upphör assimilationskurvan att stiga vidare. Det är också klart, att kurvans stegring redan av denna anledning måste bli långsammare och långsammare från det ögonblick, då de starkast belysta kloroplasterna fått sitt ljusbehov fyllt, ty de kloroplaster som därefter reagera mot ljusökningen bli till antalet allt färre. Något skarpt hörn på kurvan är naturligtvis otänkbart, men krökningen bör ske hastigare ju färre celler som finnas, d. v. s. ju tunnare bladet är. Denna egenskap utmärker också skuggbladens assimilationskurva i jämförelse med solbladens (t. ex. BOYSEN-JENSEN 1918 och 1921, LUNDEGÅRDH 1921, s. 55).

2) Om man å andra sidan utgår ifrån, att kloroplasterna äro stämnda för olika ljusbehov, de yttersta och starkast belysta för ett högre och de djupare liggande för ett allt lägre, så kan man tänka sig den möjligheten, att denna ljusstämning på så sätt kompenserar ljus-tillgången att samtliga kloroplaster i bladet assimilera ungefär lika effektivt. Assimilationskurvan kommer då att förlöpa oberoende av den anatomiska strukturen.

De båda skisserade möjligheterna äro, som redan nämnts, tänkta som ytterligheter. Att den första av dem skulle vara strängt realiserad är väl föga troligt. Snarare kan man vänta att kloroplasterna i bladet under sin utveckling verkligen röna inflytande av ljuset i så måtto, att de mest belysta bli mindre ljuskänsliga än de andra. — För skuggbladstypens utveckling är ju ljuset den avgörande faktoren. —

Om en sådan olikhet i ljusstämning verkligen existerar, så vet man likväl ingenting om graden av densamma och dess betydelse. Skulle den ej nå så långt att ljusreduktionens inverkan på assimilationen i de inre cellerna helt kompenseras, såsom antages i det andra av de båda tänkta fallen, så blir följden den att de djupast liggande kloroplasterna mera komma att lida av en förefintlig ljusbrist än de starkast belysta och assimilationskurvan måste då också röna ett inflytande av det slag som antagits i fall 1.

Det eventuella sambandet mellan å ena sidan assimilationskurvans utseende och å andra ljusförhållandena inuti bladet och kloroplasternas ljusstämning är i varje fall en faktor att räkna med vid undersökningar av detta slag. Förhållandena bli mera komplicerade än vid arbete med sådana organismer som blott äga en enda kloroplast eller en enda rad dylika.

Om det sålunda ännu är för tidigt att avgöra, i vad mån bladets anatomi påverkar assimilationskurvans förlopp, så kan man åtminstone för barrträdens kvistar konstatera, att kurvan förskjutes av liknande orsaker, d. v. s. genom en successivt avtagande ljustillgång, nämligen genom den beskuggning, som barren utöva på varandra.

På en kvist av tall eller gran sitta barraderna så tätt, att barren beskugga varandra, från vilket håll ljuset än faller. Hela barr eller delar av dem bli därigenom utsatta för betydligt svagare ljus än det som faller på kvisten i dess helhet. Någon anpassning för svagare ljus hos dessa barrdelar kan det naturligtvis ej bli tal om, då skugga och ljus i detta fall omväxla med varandra alltefter det infallande ljusets riktning. Objektet utsättes under dagens lopp och vid grenarnas rörelser för en växlande belysning. De olika barren komma härigenom att vid varje ljusintensitet assimilera med skilda styrkegrader. Stegras ljuset, så uppnå först de bäst belysta barren och barrdelarna sin maximala produktion, medan de beskuggade alltjämt lida av en viss ljusbrist. Av denna anledning måste assimilationens ljuskurva hos sådana objekt fortsätta att stiga längre men också långsammare än hos objekt, där dylik beskuggning ej förekommer. De förra kräva mera ljus för maximal assimilation än de senare. Att barrträdens kvistar verkligen förhålla sig på detta sätt framgår ur följande försök.

Medelst WARBURGS assimilationsapparat bestämdes assimilationskurvan dels hos grankvistar, på vilka så många barr bortplockats, att endast en barrad satt kvar på var sida av kvisten, dels hos kvistar med alla barr kvarsittande. Försöken utfördes samtidigt och under samma betingelser nämligen 5 vol. % kolsyra, 20° temp. och ljusstyrkor (metalltrådslampa) motsvarande ungefär 0—cirka 15 % solljus. Resultatet återfinnes i tab. 17 och fig. 17.

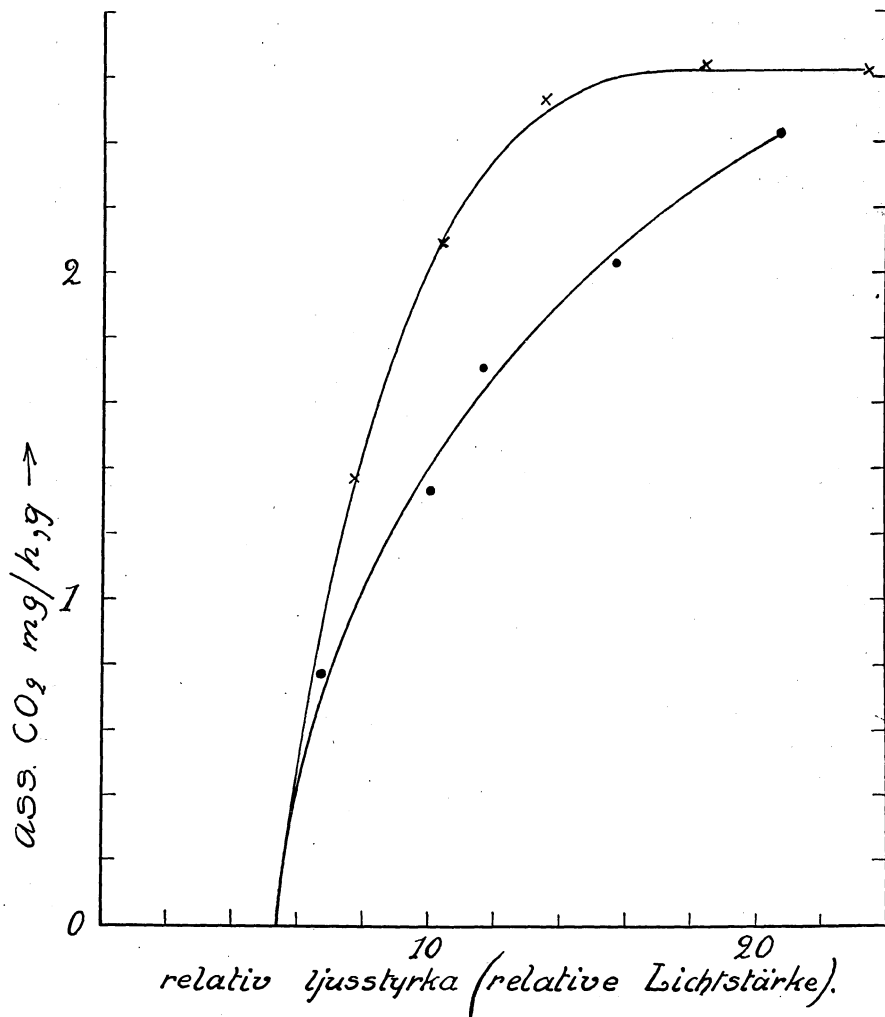


Fig. 17. Jämförelse mellan assimilationsintensiteten (pr g frisktvikt) hos en grankvist med alla barrn kvar (= punkterna) resp. med endast 2 rader barr (= kryssen). Kolsyrehalt i luften under försöket i bägge fallen 5 %, temp. = 20° C. Rel. ljusstyrkan 16 motsvarar omkring 10 % av maximal bestrålning i Berlin kl. 12 midd. Kurvorna illustrera inverkan av barrns ömsesidiga beskuggning.

Vergleich der Assimilationsintensität eines unentblättrerten Fichtenzweiges (die Punkte) mit der eines bis auf zwei einfache Reihen von Nadeln entblättrerten (die Kreuze). CO₂-Gehalt in beiden Fällen 5 %, Temp. 20° C. Die relative Lichtstärke 16 entspricht etwa 10 % der maximalen Strahlung auf der Breite Berlins 12 Uhr Mittags. Die Kurven beleuchten den Einfluss der gegenseitigen Beschattung der Nadeln.

Assimilationskurvan stiger snabbare hos objekt med blott tvenne barrader än hos sådana, där alla barr sitta kvar beskuggande varandra.

Den effekt som barrns ömsesidiga beskuggning utövar på assimilationskurvans förlopp torde därför åtminstone delvis

vara orsak till förhållandet, att kolsyreassimilationen hos tall och gran stegras med ökad ljusstillförsel även vid de höga ljusstyrkor, där andra växters assimilationskurvor i regel ej längre påverkas.

d. Alderns inverkan på barrens assimilationsförmåga och ljuskänslighet.

Granen.

Jämför man de olika barrårgångarnas assimilationsförmåga, så har man att skilja mellan ljuskurvornas typ och de kvantitativa värdena. Tar man en överblick över granbarrrens assimilationsförmåga, sådan den kommer till synes i fig. 9—16, så får man det intrycket att assimilationsdugligheten sjunker med tilltagande ålder.¹ Förhållandet är emellertid till stor del skenbart, emedan värdena beräknats pr gram friskvikt. Därigenom ha de äldre och relativt tyngre barren kommit att giva lägre värden än de yngre. En jämförelse kommer alltid i ett fall som detta att bli mer eller mindre haltande beroende därpå, att objekten, som skola jämföras, avvika från varandra i fråga om förhållandet mellan sådana storheter som friskvikt, torrsvikt och yta.

Bäst vore därför att lägga samtliga dessa faktorer till grund för jämförelsen, framför allt borde värdena ställas i relation till ytan, eftersom denna är en huvudfaktor vid ljusabsorptionen. Tyvärr har det ej varit möjligt att exakt bestämma den Barryta som en kvist exponerar mot ljuset. Alla värden ha därför beräknats pr friskvikt.

Man bör emellertid i viss mån kunna ersätta en jämförelse av assimilationen pr yta med en dylik grundad på värden för exempelvis 100 barr. Då kan jämförelsen mellan de enskilda barrrens prestationer utan vidare också tillämpas på kvistarnas. På detta sätt blir det möjligt att beräkna värden för olika årgångar av kvistar och skott och såmedelst fastställa assimilationsförmågans förändringar hos dessa. Härför fordras blott att man känner förhållandet mellan barrrens vikt och antal. Mätningar av detta slag har jag också utfört.

Från de granar, som lämnade material till mina assimilationsmätningar, insamlades en del grenar, vars huvudaxlar voro klädda med barr av årgångarna 1—7. Då sidoskottens barr äro klenare byggda, medtogos ej dessa. Barr från huvudaxelns olika årsskott avplockades, räknades och vägdes: friskvikten bestämdes omedelbart efter det barren avplockats,

¹ En sådan inbördes ordning kurvorna emellan har också kommit till uttryck i min kortfattade redogörelse 1923 för sambandet mellan assimilation och ljusstyrka. (De värden, på vilka kurvorna i fig. 3 och 4 i nämnda uppsats grundats, äro icke korrigerade för förändringar i luftens kolsyrehalt.)

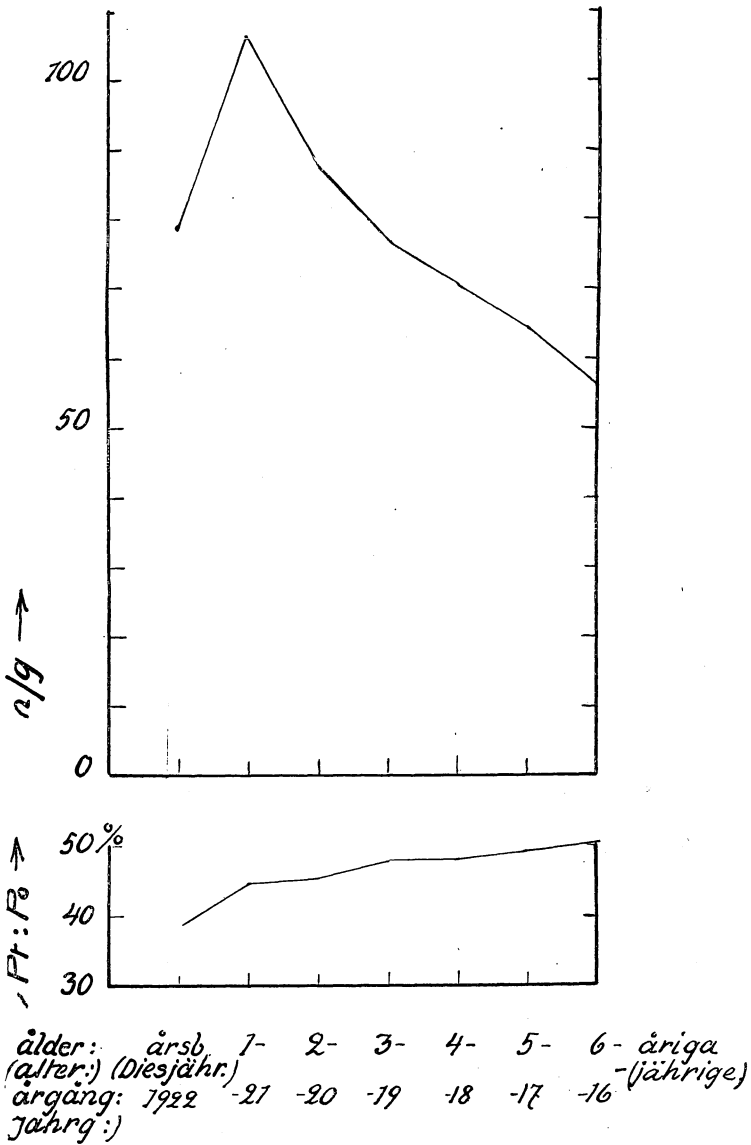


Fig. 18. Upptill: antal barr n pr g friskvikt. Nedtill: torrsvikt p_t i % av friskvikten p_0 . Bäggedera för granbarr av angivna åldrar. Medeltal för tre grenar.

Oben: Anzahl n von Nadeln pro g Frischgewicht. Unten: Trockengewicht p_t in % des Frischgewichts p_0 . Beides bezieht sich auf Fichtennadeln von angegebenem Alter. Mittel der Bestimmungen an drei Ästen.

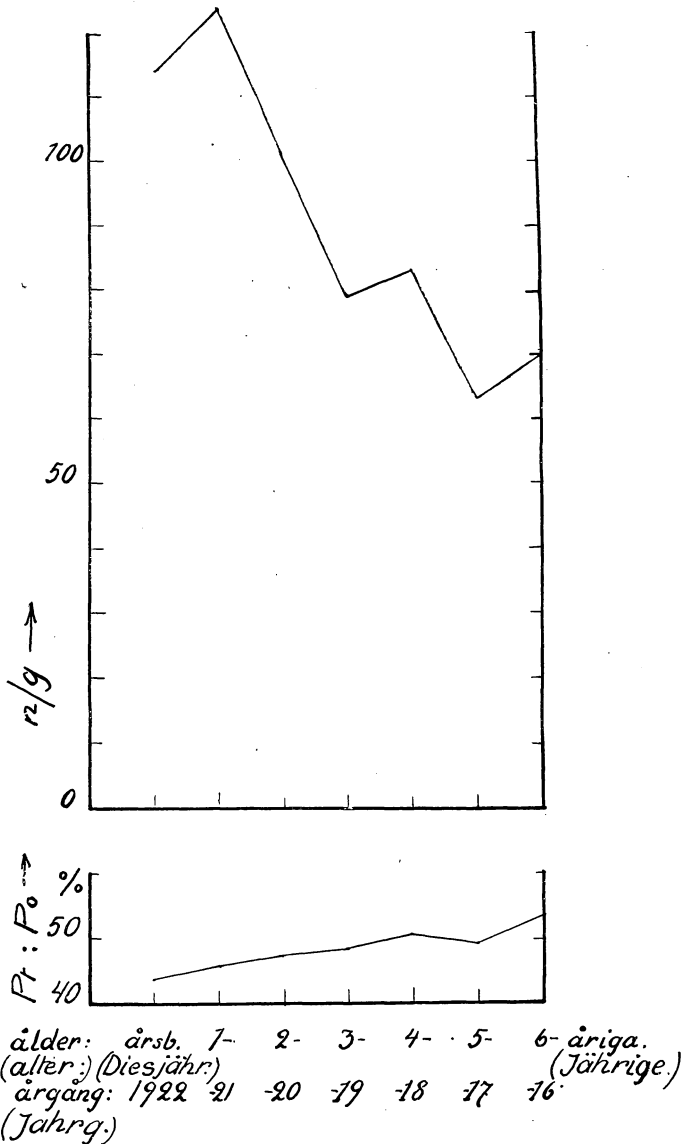


Fig. 19. Förklaring, se fig. 18. Medeltal av 5 grenar.

Erklärung, siehe Fig. 18. Mittel der Bestimmungen an fünf Ästen.

och sedermera, då barren torkat vid rumstemperatur ett par månader, bestämdes även torrvikten. Dylika mätningar utfördes å tvenne träd. Av det ena användes 3 grenar och av det andra 5. De erhållna värdena finnas framställda i fig. 18 och 19 och utgöra alltså medelvärden för resp. 3 och 5 årsskott.

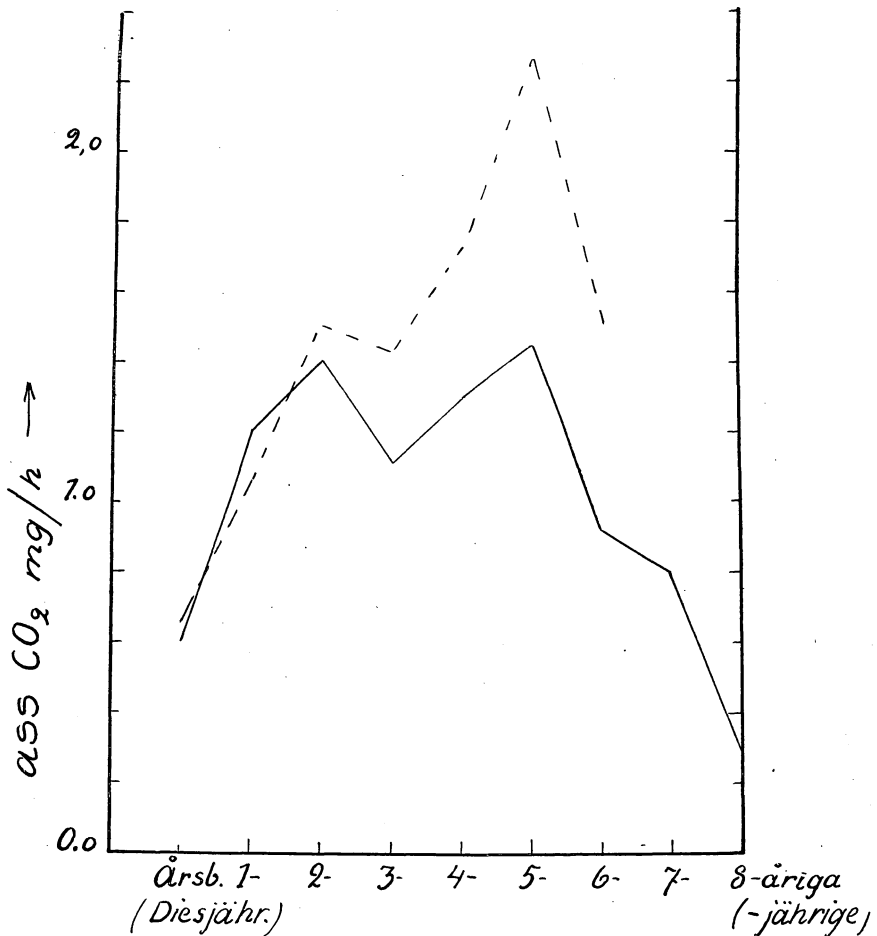


Fig. 20. Assimilationsintensitet hos olika gamla granbarr vid 30 % ljus, räknat pr 100 barr (den streckade kurvan) resp. pr g friskvikt (den heldragna kurvan).

Assimilationsintensität verschieden alter Fichtennadeln, bei 30 % Licht, gerechnet pro 100 Nadeln (die gestrichelte Kurve) bezw. pro g Frischgewicht (die ausgezogene Kurve).

Man konstaterar genast, att de enskilda barrrens torrsvikt ökas med åren i en ganska regelbunden skala. Torrsvikten utgör c:a 50 % av frisksvikten och talet stiger under de första 6 åren med ungefär 3 pr år. Torrsubstansen hos 6-åriga barr blir därigenom 20 % högre än årsbarrrens.

Samtidigt med torrsviktens relativa ökning ökas även barrrens absoluta frisksvikt, såsom figurerna visa. De 6-åriga barrrens frisksvikt är nästan dubbelt så stor som de 1-åriga barrrens. En jämförelse av

årgångarnas assimilationsförmåga räknad på antalet barr resp. kvist utfaller därför med andra värden än en sådan räknad på gr friskvikt.

I fig. 20 ha båda jämförelsemetoderna prövats och värdena förts samman. De använda assimilationsutslagen utgöras av dem, som å kurvorna (fig. 9—16) kunna utläsas vid ljusstyrkan 30 %. Att just nämnda ljusstyrka valts beror därpå att det diffusa dagsljuset vanligen är av denna eller lägre storleksordning. (Jfr sid. 226). Årsbarrens assimilationsvärden äro hämtade ur min förra undersökning (1921).

Assimilationen pr 100 barr har beräknats enligt följande tablå.

Tab. 1.

Barrens ålder. År	Årsb.	1	2	3	4	5	6
100 barr väga i medeltal enligt fig. 18 och 19.....	1,08	0,88	1,07	1,29	1,32	1,57	1,61
100 barr assimilera vid ljusstyrkan 30 % mg	0,65	1,06	1,50	1,42	1,73	2,27	1,50

De 3- och 4-åriga barren (årg. 1919 och 1918) visa vid ljusstyrkan 30 % en relativ sänkning av assimilationsförmågan. Bortser man från denna, så utmärkas kurvorna i fig. 20 av ett i övrigt tämligen regelbundet förlopp. Assimilationsförmågan stiger under de första åren och börjar sedermera avtaga.

Stegringen når sin höjdpunkt redan efter 2 år, om värdena beräknas på barrens vikt men däremot först efter 5 år, om beräkningen sker pr barr. Den senare beräkningsmetoden ger oss en uppfattning om barrets och årsskottets produktionsförmåga.

Om vi antaga att de olika årsskotten på en grangren äro klädda med 100 barr vardera, så assimilerar det 5-åriga skottet vid den vanliga dagsljusstyrkan 30 % nästan dubbelt så kraftigt som det ett-åriga. De enskilda barrens assimilationsförmåga ökas oavbrutet under de 5 första åren och avtar sedermera.

På samma sätt framställs i fig. 21 en jämförelse av barrens produktionsförmåga vid ljusstyrkan 100 %. Den heldragna kurvan visar assimilationens genomsnittssyrka pr gr räknad, sådan den kan uppskattas i fig. 9—16.

Vid ljusstyrkan 100 % är sambandet mellan barrens ålder och assimilationsgrad i viss mån ett annat än vid ljusstyrkan 30 %. Assimilationen pr barr och kvist stiger långsammare under de 5 första åren och faller sedermera snabbare. Men det är å andra sidan viktigt att konstatera den likheten mellan kurvtyperna, att i bådaddera fallen assimilationen når sin höjdpunkt hos de 5-åriga barren.

Ålderns inverkan på barrens assimilationsduglighet framträder således på ett ganska överraskande sätt. Man vore a priori böjd för antagandet, att den högsta produktionsdugligheten skulle påträffas medan barrnen ännu äro unga och att den sedermera skulle visa en successiv reduktion.

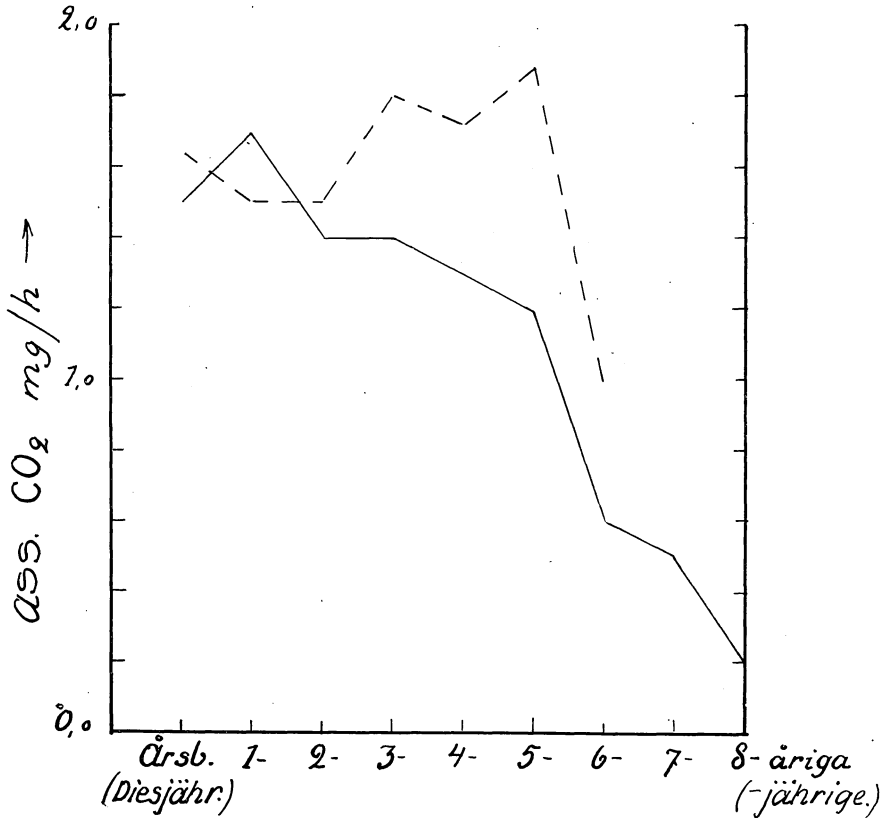


Fig. 21. Förklaring, se fig. 20. Jämförelsen avser här en ljusstyrka av 100 %.

Derselbe Vergleich wie Fig. 20 bei einer Lichtstärke von 100 %.

I stället synes assimilationsförmågan genomlöpa ett slags »stor period» med maximal prestation ungefär vid 5-års åldern.

Sättet att beräkna assimilationen på ett bestämt antal barr ger oss också en möjlighet att bestämma barrålderns inverkan på assimilationens ljuskänslighet.

En uppfattning av detta förhållande kan man erhålla genom att sammanföra assimilationsvärdena vid ljusstyrkorna 30 % och 100 % för 100 stycken barr (fig. 22). De så erhållna värdena visa åtminstone i stora drag förskjutningarna i det assimilerade organets ljuskänslighet.

Hos årsbarren, ettåriga och treåriga barr är assimilationen högre vid ljusstyrkan 100 % än vid 30 %. De tvååriga barren bildar ett undantag, men detta beror antagligen på att bestämningarna av assimilationen vid

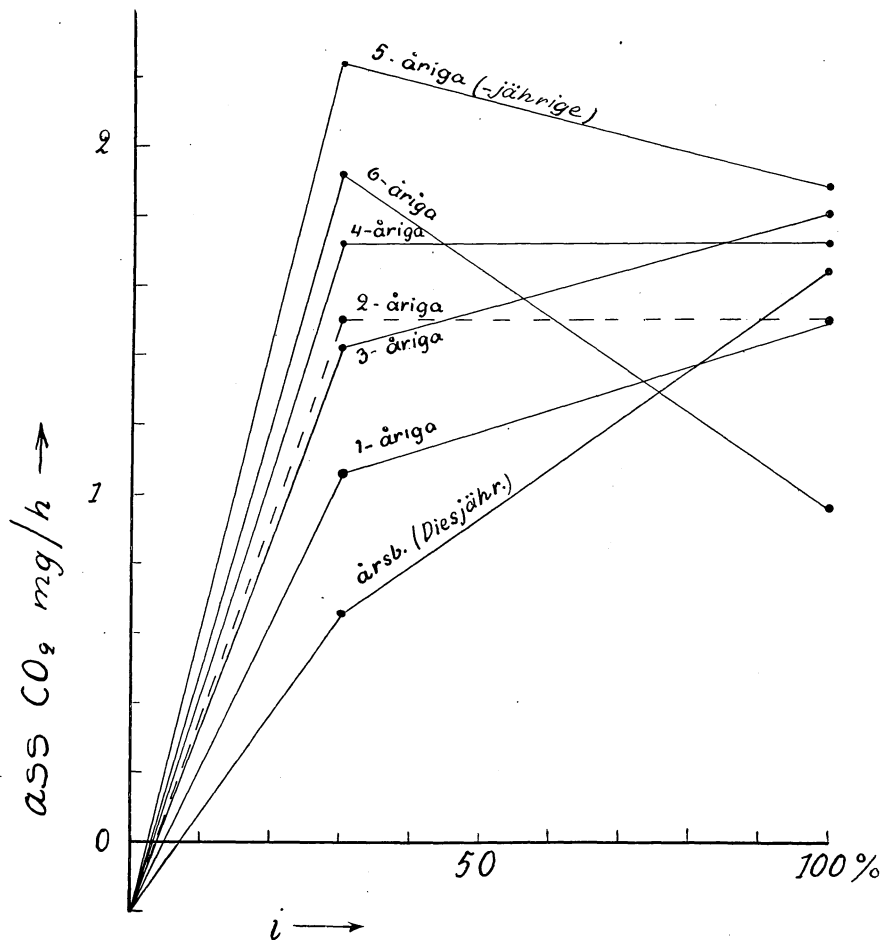


Fig. 22. Ljus-ass.-kurvor för olika gamla granbarr, om assimilationen beräknas pr 100 barr i stället för pr g friskvikt. F. ö. samma beteckningar och konstruktion som i figg. 7—16.

Licht-Ass.-Kurven verschieden alter Fichtennadeln, wenn die Assimilation pro 100 Nadeln statt pro g Frischgewicht berechnet wird. Im übrigen dieselbe Konstruktion und dieselben Bezeichnungen wie Figg. 7—16.

ljusstyrkan 30 % äro för fåtaliga och att de blivit utförda under mer än normalt gynnsamma betingelser för att lämna ett gott genomsnittsvärde. Värdenas allmänna fördelning över ljusskalan å fig. 10 tyda på att assimilationen vid ljusstyrkan 30 % under vanliga betingelser snarare torde karakteriseras av 1,2 än av 1,4. Värdet 1,2 pr g friskvikt skulle mot-

svaras av 1,28 pr 100 barr och med detta kommer kurvan för tvååriga barr i fig. 22 att inordnas mellan kurvorna för ett- och treåriga.

Om vi emellertid bortse ifrån de tvååriga barrrens avvikande förhållande, så visar fig. 22 i övrigt en tämligen regelbunden förskjutning i de enskilda barrrens eller årsskottens ljuskänslighet. Vinkeln mellan de båda skänklar som uppbygga kurvorna blir med barrrens ålder allt mindre. Vid ljusstyrkorna 0—30 % ökas ljuskänsligheten för varje år intill dess barret uppnått 5-års-åldern, då ett avtagande inträder. Vid de högre ljusstyrkorna 30—100 % avtar den positiva ljuskänsligheten redan hos det ett-åriga barret och ersättes hos det 5-åriga av en tilltagande negativ.

Ljuskänslighet och assimilationsförmåga förändras således med åren i sådan riktning att barrren alltmera antaga skuggbladstypens karaktärer. För skuggbladen var det nämligen utmärkande, att den positiva ljuskänsligheten i jämförelse med solbladens var relativt större vid lägre ljusstyrkor och mindre vid högre och att assimilationen var relativt livligare i förra fallet än i senare (jfr sid. 208 och HESSELMAN 1904a sid. 396 och 398).

Tallen.

Även ifråga om tallen bestämdes friskvikten pr barr å grenarnas huvudaxlar. På 4 grenar av försökstallen avplockades och vägdes 100 barr från varje skott. Medelvärdena finnas sammanställda i tab. 2. Denna innehåller även assimilationsvärden beräknade på 10 barr vid ljusstyrkorna 30 % och 100 %.

(Årsbarrrens assimilation pr gr och timme har erhållits ur mitt arbete 1921 fig. 9 och 13, varvid värdet för 100 % extrapolerats ur kurvan 13 för *Pinus silvestris* solbarr.)

Tabell 2.

Barrens ålder	Årsb.	1 år	2 år
10 st. barr väga gr.....	0,389	0,294	0,361
1 gr. barr friskv. ass. pr tim. i mg vid ljus 30 %	1,25	1,8	1,8
» 100 %	2,6	3,4	2,8
10 st. barr friskv. ass. pr tim. i mg vid ljus 30 %	0,49	0,53	0,65
» 100 %	1,01	1,00	1,01

Tabellens innehåll illustreras av fig. 23.

I analogi med vad som sagts om granen kan man nu för tallens vidkommande draga följande slutsatser ifråga om förändringarna i barrrens assimilationsförmåga och ljuskänslighet under årens lopp:

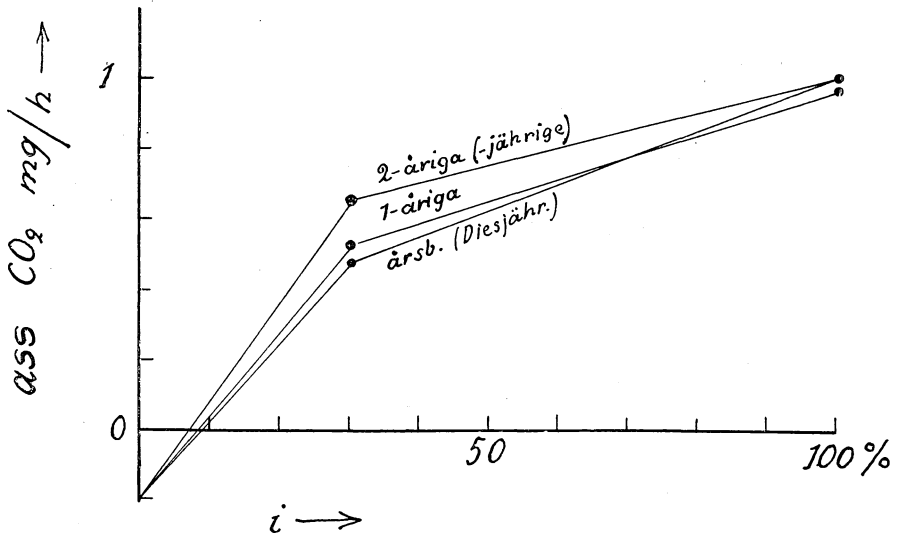


Fig. 23. Ljus-ass.-kurvor för olika gamla tallbarr, om assimilationen beräknas pr 10 barr. Jfr figg. 7—16 och fig. 22.

Licht-Ass.-Kurven verschieden alter Kiefernadeln, die Assimilation pro 10 Nadeln berechnet. Vgl. Figg. 7—16 und 22.

- 1) Hos samtliga tre barrårgångar är assimilationsförmågan pr barr ungefär densamma vid högre ljusvärden. Vid lägre ljusstyrkor tilltar assimilationsförmågan i någon mån med stigande ålder. Den är högst hos de äldsta barren, d. v. s. de två-åriga.
- 2) Liksom hos granbarren inträder en om ock ringa ökning i ljuskänsligheten även hos tallbarren vid tilltagande ålder.
- 3) Även tallbarrens karaktär förskjutes med åren i riktning mot skuggbladstypen.

KAP. III. KLOROFYLLHALTEN.

Tillgången på ljus utnyttjas av den CO_2 -assimilerande växten mer eller mindre fullständigt alltefter tillgången på klorofyll. I sin förmåga att variera klorofyllhalten efter ljusstillgången har växten därför ett medel att anpassa sig för olika ljuslägen. Detta är av synnerlig vikt, emedan växtlokalerna i ytterlighetsfall antingen äro så ljusfattiga, att assimilationsprocessen lider brist på energi eller ock så starkt exponerade, att de gröna växtdelarna skadas av för hög ljusabsorption. Den största klorofyllrikedomen påträffas man därför också hos de skuggiga lokalernas växter. (LUBIMENKO 1907, 1908, ROSÉ 1913, HENRICI 1918.)

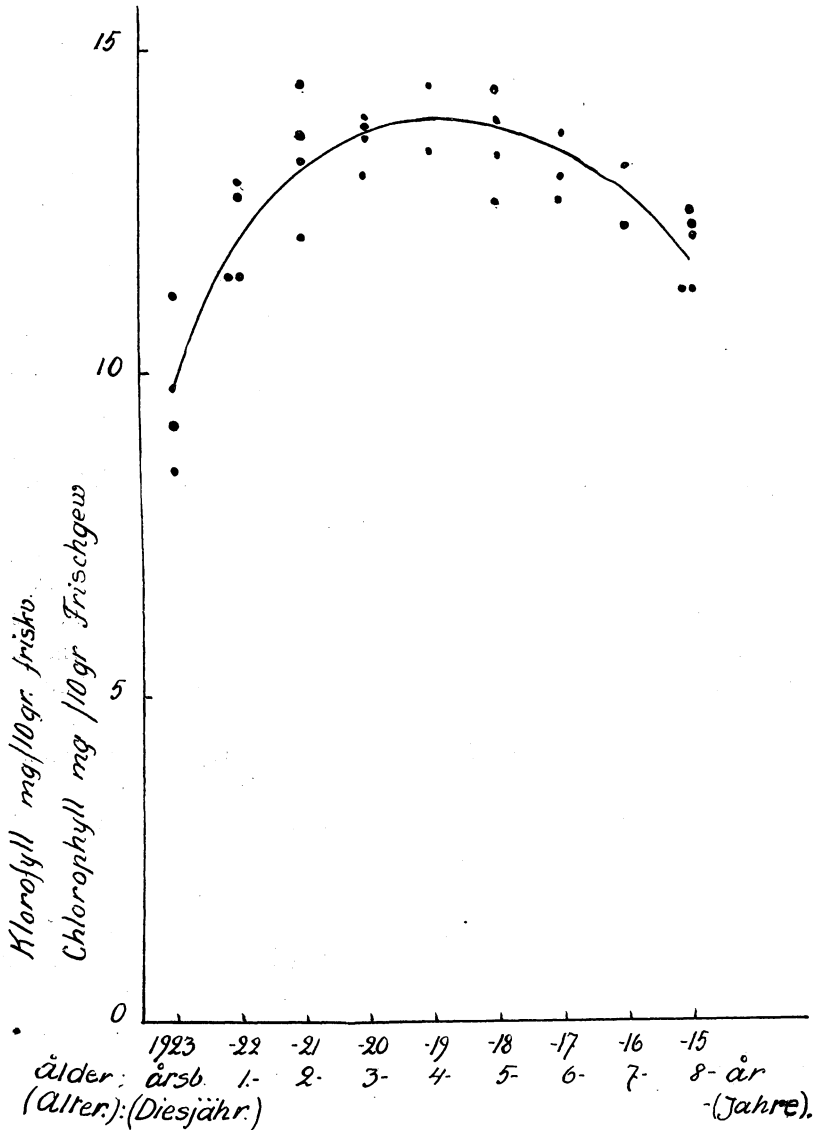


Fig. 24. *Picea excelsa*. Skuggbarr december 1923. Sambandet barrålder-klorofyllhalt beräknat på friskvikt.

(Schattennadeln, Dezember 1923. Die Beziehung Nadelalter-Chlorophyllgehalt auf Frischgewicht berechnet.)

Då således det assimilerande organets klorofyllhalt utgör en av de komponenter, som betinga det ekologiska assimilationsresultatet, så måste man, om man vill analysera det senare, även bestämma bladens klorofylltillgång. Har man påträffat påtagliga olikheter i assimilationsförmåga och ljuskänslighet hos växtindivider från skilda lokaler eller hos olika blad

från samma individ, som fallet var hos barrträden, så ligger det närmast till hands att söka förklaringen hos de ifrågavarande objektens klorofyllresurser. Att man härvid även måste ihågkomma de anatomiska och morfologiska karaktärsskillnader, som en olika ljustillgång framkallar, är ju självklart (sid. 207).

I fråga om barrträdens klorofyllförhållanden är det genom LUBIMENKOS (1907, 1908) undersökningar bekant, dels att klorofyllhalten pr torr-vikt räknad är lägre än hos björk, lind och bok, dels att klorofylltillväxten hos gran mera plastiskt anpassar sig efter ljusförhållandena än hos sådana växter som *Helianthus annuus*, *Avena sativa* och *Triticum repens*. Vidare fann STEIN 1909 att klorofyllhalten hos *Taxus baccata* och *Abies alba* var större hos tvååriga barr än hos samma friskvikt ettåriga.

Det är f. ö. lätt att konstatera, att klorofyllhalten åtminstone hos granen är rätt växlande. Yngre barrårgångar äro t. ex. betydligt ljusare till färgen än äldre. Liksom andra nyutslagna blad äro också barren i början ljusgula-ljusgröna, mörkna sedan alltmera i grönt men uppnå ej under första året den färgton, som utmärker äldre barrårgångar.

Bestämmer man kvantitativt halten av de gröna klorofyllkomponenterna a + b, så framträder också en regelbunden förskjutning med barrrens tilltagande ålder. Fig. 24 illustrerar en serie sådana analyser utförda på material, som insamlats från en gran i Stockholmstrakten den 2 december 1923. Metodiken var den av WILLSTÄTTER och STOLL (1918) beskrivna.¹

Då de enskilda barrrens vikt, efter vad som förut visats (jfr sid. 213) med åren tillväxer kan man av kurvan i fig. 24 blott draga slutsatsen att klorofyllhalten under de första åren ökas relativt snabbare än barrvikterna, medan under de följande åren förhållandet är omvänt.

De enskilda barrrens klorofyllresurser framgå därför tydligare, om man i detta fall i likhet med vad som förut skett (sid. 212), beräknar färghalten pr barr eller som i fig. 25 pr 1000 barr. Då visar det sig nämligen, att barrets klorofyllhalt ständigt stegras under de sex första åren. Den torde sedermera hålla sig i det närmaste konstant.

En analys av tallbarr, insamlade den 18 maj 1924 från en tall nära Stockholm, gav liknande resultat.

Tallbarrrens ålder i år.	Mg klorofyll pr 10 gr friskv.
1	12,7
2	16,7
3	17,8

¹ I stället för jämförelselösning användes ett färgfiltrum så kombinerat, att dess spektrum i huvudsak överensstämde med det, som klorofyllinkalium ger. Sammansättningen av detta filtrum framgår av följande färgmängder pr m²: Kinoblau 0,370 g; Rapidfiltergelb 2,778 g; erytrosin 0,093 g. Kalibreringen utfördes med klorofyllinkalium urkristalliserat klorofyll.

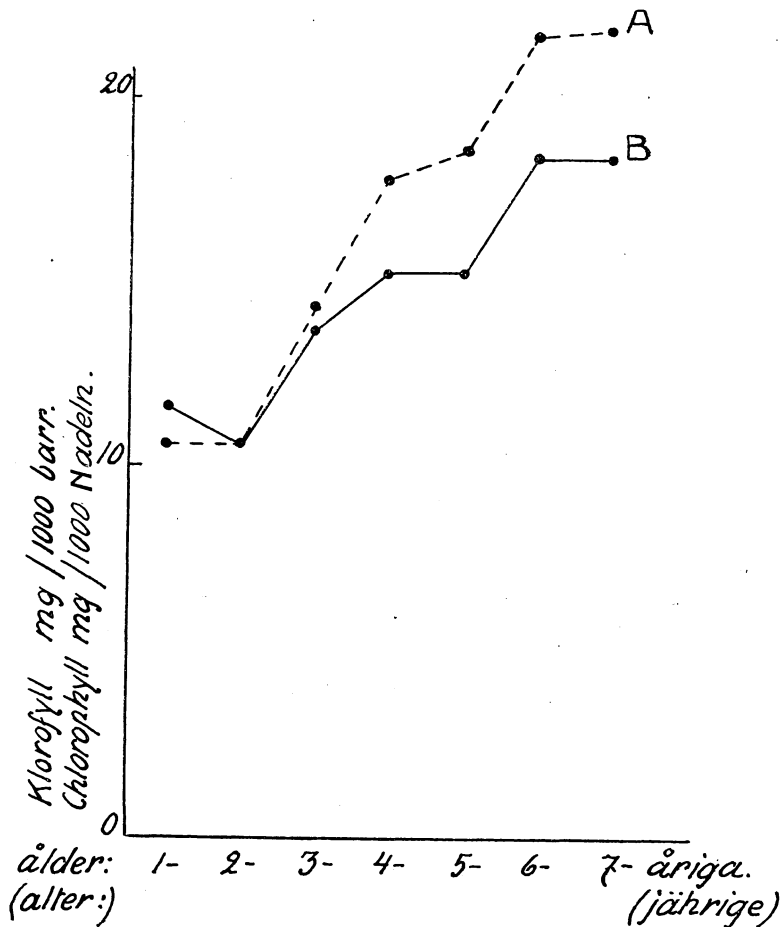


Fig. 25. *Picea excelsa*, december 1923. Sambandet barrålder-klorofyllhalt beräknat på 1 000 barr.

(Die Beziehung Nadelalter-Chlorophyllgehalt auf 1 000 Nadeln berechnet)

A. Barr från skuggsidan av ett träd (Nadeln von der Schattenseite eines Baumes).
B. Från solsida (Sonnenseite).

Barrens klorofyllhalt visar sålunda med åren samma slags förskjutningar som dem vi påträffat hos assimilationen. Den ökade assimilationsförmågan beror därför av allt att döma bl. a. på ökad klorofyllhalt. Någon proportionalitet dem emellan kan man likväl ej tala om.

Även i fråga om klorofyllhalten antaga barren under årens lopp skuggbladskaraktär, d. v. s. den minskning i ljustillgång som blir en följd av kronans radiära tillväxt kompenseras av en ökad klorofyllhalt, varigenom tillgängligt ljus bättre tillvaratages.

Jag har vid föregående tillfälle (1921, s. 260) uttalat den hypotesen, att de avvikelser, som tallens och granens assimilationskurvor (assimilation-

Tab. 3. Klorofyllhalten hos tall och gran jämförd med andra växters. (Jämförelsevärdena hämtade ur WILLSTÄTTER och STOLL 1918 Tab. 16, 18, 22, 24, 27.)

Växt Pflanzenart	Datum	Klorofyll i 10 g blad friskv. Chloroph. in 10 g frischen Blättern mg	Växt Pflanzenart	Datum	Klorofyll i 10 g blad friskv. Chloroph. in 10 g frischen Blättern mg
<i>Acer Pseudoplatanus</i> tief- grün, dünn	30 VII	49,3	<i>Cucurbita Pepo</i>	22 VII	17,5
<i>Acer Pseudoplatanus</i>	24 VI	40,0	<i>Helianthus annuus</i>	2 VII	16,5
<i>Rubus</i>	25 IX	32,4	<i>Ulmus</i>	20 VII	16,2
<i>Ampelopsis quinquefolia</i>	8 VI	28,8	<i>Chlerodendron trichoto- mum</i> Thumb.	27 X	15
<i>Tilia cordata</i>	25 VI	28,1	<i>Pinus silv.</i> 1920—1923	18 V	17,8—10,9
<i>Quercus Robur</i>	20 VI	25	—»— Medeltal (Durch- schnitt)		15
<i>Acer Negundo</i>	4 VI	24,8	<i>Taxus baccata</i>	27 VI	13,8
<i>Aesculus Hippocastanum</i>	3 VI	24,7	<i>Laurus nobilis</i>	1 VII	12,7
<i>Taxus baccata</i> dunkel- grüne Zweige	28 VI	23,7	<i>Picea exc.</i> 1916—1923	22 V	12—8,9
<i>Sambucus nigra</i>	13 VII	22,7	—»— Medeltal (Durch- schnitt)		10,6
<i>Populus pyramidalis</i>	2 XI	19,0			
<i>Fragaria vesca</i>	10 XI	17,7			

ljus) visa i förhållande till andra växter, skulle vara betingade av bl. a. en låg klorofyllhalt. Efter de klorofyllanalyser, jag utfört är det nu möjligt, att mera exakt jämföra klorofyllmängden hos tall och gran med värden från andra objekt (tab. 3). Ordnas arterna efter sjunkande klorofyllmängd pr friskvikt, komma som synes de båda barrträden i slutet av serien.

Man får naturligtvis ej härav draga slutsatsen att denna klorofyllfattigdom och dess följder för assimilationen skulle för de båda träden innebära en underlägsenhet i konkurrensen med andra växter. Klorofyllfrågan måste nämligen ses i samband med storleken av de assimilerande organens massa och yta hos de med varandra jämförda individerna. (Jfr. sid. 199.)

KAP. IV. TRÄDENS LJUSTILLGÅNG.

Känner man de olika barrårgångarnas assimilationskurvor, d. v. s. assimilationsutslagen vid dagens alla ljusstyrkor, så frågar man sig: Vilka av dessa assimilationsvärden göra sig i praktiskt och ekologiskt hänseende gällande, d. v. s. vid vilka ljusstyrkor arbeta de olika barrårgångarna i allmänhet under naturliga förhållanden? För att bl. a. besvara denna fråga har jag i mitten av juni månad 1924 utfört en del ljusmätningar inom granbestånd i Osby socken i norra Skåne. Då dessa undersökningar ej äro avslutade, kan jag ej ingå på en närmare redogörelse för dem utan inskränker mig till att meddela endast vad som kan tjäna som svar på den uppställda frågan.

De använda granarna stodo till största delen i ett öppet, självsått bestånd av god växtlighet, innehållande alla åldrar från årsplantor upp till 35-åriga träd. Krontyperna växlade också mellan de glesaste och tätaste, som man överhuvud taget påträffar i trakten. Till jämförelse togs även träd från ett slutet bestånd av cirka 40-åriga träd. De grenar, vars ljusförhållanden mättes, lågo $1\frac{1}{2}$ m över marken eller lägre.

Mätningarna utfördes med imperial-exposure-metern, således enligt samma metod som begagnades vid assimilationsförsöken. Mätaren fastsattes på grenen medelst en klämmare på så sätt, att ytan av det ljuskänsliga papperet kom vinkelrätt mot huvudriktningen för det infallande diffusa ljuset.

På varje träd mättes ljuset å fyra grenar och på varje gren dels vid toppskottet, dels vid gränsen mellan den barrklädda och den barrlösa zonen och slutligen också på ett ställe mitt emellan dessa båda punkter.

Mätningarna företogs ungefär en gång i timmen under tiden kl. 8 f. m.—5 e. m., dock endast under dagar, då himlen var molnfri eller i det närmaste molnfri.

Jag sökte på detta sätt skaffa upplysningar om den maximala ljustillgången för grenarnas olika barråldrar. Känner man denna, så har man också möjlighet att åtminstone tillnärmelsevis beräkna motsvarande värden för sommarens mulna dagar tack vare HAMBERGS (1908) och ÅNGSTRÖMS (1924) undersökningar över ljustillflödet under årets olika månader, och över förhållandet mellan den diffusa och den direkta strålningen.

Ljustillgången undersöktes i såväl glesa som täta och medelmåttigt täta grankronor. Yttre karaktären och åldern för fyra täta och två glesa kronor från det öppna och i fråga om dylika större träd glest vuxna beståndet anges i bifogade tablå.

Sammanlagda antalet ljusmätningar, som företogs i dessa grankronor, utgjorde för de täta 299 och för de glesa 108. Vid jämförelsen i tab.

Tab. 4. Gran. Yttre karaktärer hos träden i vars kronor ljuset mättes.
Fichte. Äussere Eigenschaften der Bäume, deren Licht gemessen wurde.

	Trädets n:r Baum N:o	Höjd Höhe m	Kron- diameter Kronendiam. Brusthöhe. m	Stam- diameter Stamm diam. Brusthöhe. m	Ålder Alter
Täta kronor	3	8	3,3	13	23
	4	13	4	23	30
	5	12	4	18	25
	8	12	5	20	27
Glesa kronor.....	1	4,3	1,9	4,5	17
	9	6	2,6	8	20

Tab. 5. Gran. Ljusstyrkan i trädkronorna 1,5 över marken eller lägre.
Fichte. Lichtverhältnisse der Baumkronen von Tab. 4 1,5 m über dem Boden
oder darunter.

Gran Fichte	Toppen Gipfel des Zweiges			Mitten Mitte			Basen Base			Hela grenen Der ganze Zweig		
	Procentklasser av maximalbestrålning Prozentklassen von maximaler Bestrahlung											
	31-100	0-30	0-10	31-100	0-30	0-10	31-100	0-30	0-10	31-100	0-30	0-10
De erhållna värdenas procentuella fördelning inom ljusklasserna Die prozentuelle Verteilung der Werte in den Lichtklassen.												
Täta kronor..... Dichte Kronen	43	57	9	10	90	68	2	97	93	18	82	57
Glesa kronor ... Lichte Kronen	77	23	2	48	52	19	27	73	16	51	49	11

5 indelas värdena i tre kategorier: sådana som ligga på sträckan 31—100 % av den vid mätningstillfället rådande maximala bestrålning¹ (klar himmel), som samtidigt uppmättes i närheten av resp. träd; vidare dem som falla inom 0—30 % och 0—10 % av samma bestrålningsstyrka.

Av de 299 mätningar som utfördes inom de täta grankronorna ha, som tab. 5 visar, endast 18 % givit värden, som ligga över 30 % maximalljus.

Om man antar att dessa ljusmätningar i toppen, på mitten och vid basen av grenarnas gröna del representera hela barrmassans ljustillgång på den ifrågavarande kronhöjden, så erhålla av de täta kronornas barr endast 18 % mera än 30 % av den största möjliga ljusmängd, som vid tillfället i fråga skulle kunna erhållas. Den övriga barrmassans ljustillgång ligger under samma värde. För de glesa kronorna ha 51 % av samtliga mätningar givit värden, som överstiga 30 %. Ungefär halva barrmassan åtnjuter alltså denna belysning.

Resultatet kan sammanfattas så: Vid klart solljus och molnfri himmel erhålla de båda kronkategorierna och sådana typer som ligga dem emellan en ljusstyrka som för 18—51 % av barren utgör 31—100 % av maximalbestrålning. Då emellertid den verkliga solskentiden under tiden maj—september enligt ÅNGSTRÖM (1924) blott utgör omkring hälften av den största möjliga, nödgas även

¹ Med *maximal bestrålning* avses här den sammanlagda styrkan av det diffusa ljuset och den direkta solstrålningen, då mätningen sker vid fullständigt molnfri himmel och ljusmätaren inställes så att det ljuskänsliga papperet ligger horisontellt.

de ifrågavarande barren under halva vegetationsperioden assimilera vid betydligt lägre ljusstyrkor. Dessa utgöra under mulna dagar i allmänhet 20—30 % av de klara solskensdagarnas ljus. Trädskronornas samtliga barr måste sålunda i huvudsak arbeta vid ljusstyrkor som ligga under 30 % av det maximala ljuset.

De inskränkningar, som det reducerade solljuset och barrrens otillräckliga exponering medföra i fråga om det direkta solskenet betydelse för assimilationen, ökas ytterligare därigenom att solskentiden relativt mindre utnyttjas än den del av vegetationsperioden, då molnighet råder. Som jag i det föregående framhållit, avkortas nämligen under solskensdagarna den effektiva assimilationstiden pr dag i den mån trädets vattenreserver ansträngas, och dessa reduktioner bli i allmänhet avsevärda.

För granbarrens assimilatoriska verksamhet är därför utan tvivel det diffusa ljuset den viktigaste energikällan. De ekologiskt realiserade assimilationsvärdena motsvara alltså huvudsakligen dem som i assimilationskurvorna (fig. 7—16) ligga på ljussträckan 0—30 %.

KAP. V. BARRTRÄDENS XEROMORFI.

Undersökningen har bl. a. givit som resultat, att assimilationen hos yngre barr ökas med tilltagande ljusstyrka även vid dagsljusets högsta värden, att de enskilda barrrens assimilationsförmåga stiger med åren hand i hand med en tilltagande klorofyllhalt, och att såväl assimilationsförmåga som klorofyllhalt är lägre än hos andra fanerogamer i allmänhet, vare sig beräkningen grundas på assimilationsorganens vikt eller yta. Dessa egendomligheter finna en ganska enkel förklaring i barrrens xeromorfa byggnad, såsom nedan skall visas. Starka skäl tala för antagandet att ett orsaks-sammanhang måste finnas mellan de nämnda karaktärerna och trädens xeromorfi. Den xeromorfa typen framträder i barrets form och mekaniska fasthet samt i en kraftigt utvecklad epidermis. (Jfr MAHLERT 1885.)

Åsikterna om xeromorfiens ekologiska tillkomst och betydelse ha under de senaste åren i stor utsträckning reviderats, varvid man alltmera nödgats frångå den från SCHIMPER (1898) härstammande uppfattningen, att växtens vattenbilans skulle vara avgörande för den xeromorfa strukturens uppkomst och att den senares betydelse skulle ligga däri att transpirationen nedsattes. En sådan tolkning av xeromorfi och xerofili är rätt bestickande inte minst på grund av dess enkelhet. Senare undersökningar ha emellertid kommit till resultat, som till stor del gå i annan

riktning och som visa, att frågan är mera komplicerad än man tidigare antagit. Endast ett par av dessa undersökningar skola här beröras.

MAXIMOW (1923) jämförde transpirationen på bladyta räknad hos mesofyter och xerofyter och fann att de senare transpirerade lika mycket som de förra, en del xerofyter transpirerade t. o. m. betydligt mera, i somliga fall. 3 ggr mera än mesofyterna. Blott en succulent, som medtagits, visade lägre transpiration. MAXIMOW drar härav slutsatsen, att xerofyterna nedsätta sin transpiration endast genom reduktion av bladytan däremot aldrig genom minskning av transpiration pr ytenhet, och han påpekar, att detta väl stämmer med ZALENSKYS undersökningar, som visa, att antalet klyvöppningar pr ytenhet är större hos mera utpräglade xerofyter än hos andra former av denna typ. I och med den xeromorfa strukturens uppkomst har alltså en reform genomförts för ökning av växtens transpirationsmöjligheter.

Vilken blir då den ekologiska skillnaden mellan mesofyter och xerofyter? MAXIMOW svarar: »Nicht Trockenheitsliebe, sondern Dürresistenz». Och denna resistens uppstår bl. a. genom en ökning av de mekaniska elementen, varigenom bladen undgå att sloka, då cellerna förlora tungescensen. Tydligare än hos MAXIMOW framhålles de mekaniska elementens roll av STOCKER (1923) i en diskussion över samma tema, varvid särskilt vindens roll avhandlas (sid. 33).

STOCKER undersökte transpirationsförhållandena hos en del Ericaceer från hedar och mossar i nordvästra Tyskland. Enligt Schimpers hypotes vore dessa växter att fatta som xerofyter, vars xeromorfa byggnad skulle vara betingad av växtlokalens »fysiologiska torrhet». STOCKER erinrar om MONTFORTS undersökningar 1918, som visat, att de xeromorfa ericaceerna utgöras av vintergröna former och att de sommargröna icke utmärkts av xeromorfi. MONTFORT hade härvid kommit till slutsatsen att den xeromorfa strukturen hos de vintergröna arterna måste äga samband med bladens karaktär av överintrande. SCHIMPERS hypotes om lokalens fysiologiska torrhet var ej längre tillfyllest som förklaring.

STOCKER jämför nu transpirationsvärden från hed- och mossväxter och växter från andra lokaler. Några speciella egendomligheter hos de förra kan han emellertid ej påvisa, vare sig jämförelserna baseras på objektens yta eller vikt. »Aus diesen Zahlen geht hervor, dass man ihrer Transpiration nach die Heide- und Moorpflanzen in ihrer Gesamtheit als meso- bis hygrophytisch bezeichnen muss und auch die Ericaceen nicht als Xerophyten betrachten kann.» (Sid. 26.) När han därpå jämför försöksplantornas transpiration på dygn i förhållande till deras rotsystems friskvikt, så erhålles upplysningen, att de småbladiga *Calluna*, *Empetrum* och *Erica* transpirera 2—3 ggr mera

än de övriga. Detta tyder han så (sid. 31): »Diese Transpirationssteigerung ist verursacht durch die ausserordentliche Oberflächenvergrößerung, die durch die ausserordentlich grosse Anzahl, wenn auch kleiner, Einzelblättchen entsteht. Die Transpirationssteigerung wäre noch grösser wenn sie nicht eingeschränkt würde durch den xeromorphen Bau des Blattes. Die Xeromorphie dieser Pflanzen ist nicht verursacht durch eine Erschwerung der Wasseraufnahme und auch nicht durch stark transpirationsfördernde atmosphärische Einflüsse, sondern ist eine Folge der Vergrößerung der Blattfläche.»

Då ytförstoringen och xerofytismen hos de ifrågavarande vintergröna växterna icke kan sättas i samband med någon lokalens fysiologiska torrhet, söker STOCKER ett orsakssamband med de vintervindar för vilka dessa växter äro utsatta. Härvid följer han och utvecklar närmare den tanke, som vi funno hos MONTFORT och MAXIMOW. Vinden stegrar ju i allmänhet transpirationen, men »für die Pflanze katastrophal wird erst Wind von über 2—3 m/sek., und zwar dadurch, dass er die Blätter zu biegen vermag, dabei die Interzellularluft bei jedem Windstoss trotz Spaltenverschluss nach aussen presst und so eine ausserordentliche Steigerung der Transpiration bewirkt, die sich bei weiterer Verstärkung des Windes durch Wasserauspressung aus den Gefässen, durch Rissen in der Epidermisaussenwand, Quetschung der Stängel und das beginnende Schlaffwerden der Blätter noch vermehrt. Diese Wirkung tritt um so eher ein, je weniger mechanische Elemente das Blatt enthält, oder was damit meist verbunden ist, je hygromorpher es gebaut ist. Nun ist es klar, dass ein Blatt um so leichter biegungsfest zu versteifen ist, je kleiner es ist. Nach den Prinzipien der Mechanik wächst der Materialaufwand zur Erziehung einer gleichen Festigkeit viel rascher als die Grösse und das Gewicht des Gegenstandes. Wenn es sich daher um die Erreichung einer gewissen Festigkeit, die in unserem Falle den normalen Maximalstärke der Winterstürme widerstehen muss, handelt, so wird sich diese beim Vorhandensein vieler kleiner Einzelblättchen mit viel geringerem Materialaufwand erreichen lassen, als bei wenigen grossen Blättern» (sid. 35).

STOCKER fortsätter tankegängen sid. 36: »Für unsere Problemstellung wichtig ist dabei, dass nach den Prinzipien der Mechanik die Verstärkung der Epidermisaussenwand eine besonders wirkungsvolle Versteifung bedeutet. Dadurch wird aber eine Verminderung der Transpiration verursacht, welche die Pflanze durch eine Vermehrung der Blatzzahl wieder wettzumachen sucht. Die so erreichte Vergrößerung der Oberfläche ist vermutlich auch zur Aufrechterhaltung der ässimilatorischen Leistung unbedingt notwendig, da bei *Calluna*, um nur ein Beispiel zu nehmen, die

drekantige Form der Blätter, ihre Anpressung an den Spross und ihre dachziegelartige Uebereinanderlagerung an den zum grossen Teil senkrechtstehenden Zweigen eine ausserordentliche Verminderung der durchschnittlich von der Flächeneinheit aufgefangener Strahlungsenergie verursachen muss. Daraus mag es sich erklären, dass die durch die Verkleinerung des Einzelblattes notwendig gewordenene Erhöhung der Blattzahl nicht bei der Erreichung der normalen Blattfläche, bezogen auf die Einheit des Wurzelwerks, stehen bleibt, sondern weit darüber hinaus-schiesst, um so mehr je kleiner die Blätter werden» (sid. 36). »So würde nach dieser Ansicht die sogenannte Xeromorphie der Ericaceen, und Eriophorum und Sarothamnus schliessen sich ihnen zwanglos an, primär gar keine Herabsetzung der Transpiration bezwecken, sondern die »ungewollte» Folge der mechanischen Versteifung der Blätter gegen die Winterstürme sein». (Sid. 37. Jfr KRASNOSSELSKY-MAXIMOW 1924.)

Ovan refererade åsikter om xeromorfin kunna i huvudsak tillämpas även på barrträden, varigenom deras xeromorfa barrstruktur och dess återverkan på trädens assimilation, transpiration och barrfällning åtminstone i viss mån blir begriplig.

De undersökningar, som HÖHNEL (1879) utförde över transpirationen hos ett flertal barrträd och lövträd, gävo vid handen, att transpirationen är betydligt lägre hos barrträden än hos lövträden, om den nämligen beräknas på barrrens vikt. En sådan jämförelse ger emellertid ingen uppfattning om vattnekonomin hos trädet i dess helhet såsom GROOM (1910) påpekar, eftersom barrträdens bladmassa både i fråga om vikt och yta vida överstiger lövträdens. Med hjälp av HÖHNELS värden och sina egna mätningar gjorde GROOM en jämförelse mellan de ifrågasvarande trädens transpiration och visade, att barrträden pr individ räknat transpirera med en styrkegrad, som icke skiljer sig från lövträdens. Jämförelsen sammanfattas här i tab. 6 vars värden hämtats ur HÖHNELS och GROOMS arbeten.

Tab. 6. Jämförelse mellan transpirationsvärden för lövträd och barrträd i ålder 5—6 år med en genomsnittshöjd av 70 cm (efter HÖHNEL 1876 och GROOM 1910).

	Bladantal per individ	Bladens torr-vikt gr.	Total bladyta cm	Transp. per 100 gr. torr-vikt	Rel. transp.-värden per träd-individ
Lövträd	26—465	0,75—12,54	365—4,435	48,476	858—4,857
Picea exc.	32,000	40	12,256	5,848	2,315
Pinus silv.	3,416	18,5	5,323	5,802	1,074

Vi återfinna således här mellan de xeromorfa barrträden och de mesofytiska lövträden samma likheter och skillnader, som förut konstaterats (av MAXIMOW, MONTFORT och STOCKER o. a.) hos andra representanter för de båda ekologiska typerna i minskning av transpirationen på barrens yta och vikt och samtidig ökning av barrmassan, så att individets hela transpiration motsvarar mesofyternas samt vidare, att xeromorfien utmärker vintergröna träd. Man står således även här inför de båda alternativen: Skall man som SCHIMPER söka xeromorfien orsak i bristfällig vattenförsörjning eller ligger den i de övervintrande och vindpinade objektens behov av mekanisk hållfasthet.

Den första tolkningen synes utesluten av det förhållandet, att hos barrträden den xeromorfa och transpirationsnedsättande strukturen kompenseras genom en lika stark ökning av den transpirerande barrmassan. Vattenbehovet förblir således oförändrat. STOCKERS hypotes ger däremot en mera tillfredsställande förklaring. Med dess tillhjälp kan man föreställa sig barrträdens xeromorfa karaktärer utvecklade på följande sätt:

Trädens egenskap av vintergröna har nödvändiggjort barrrens mekaniska förstärkning som skydd mot en del klimatiska faktorer, i främsta rummet de starka vindarna. Härigenom undgå barren faran av slokning och sönderslitning. De mekaniska förändringarna och särskilt epidermislagrets förstärkning förorsakar nedsatt transpiration. Detta har i sin tur möjliggjort för träden att alltefter vattentillgången utöka barrmassan med flera årgångar, vilket kunnat ske helt automatiskt om man antar att de äldsta barrrens avfallande bestämmes av rotsystemets och stammens förmåga att leverera vatten (jfr sid. 235).

Om man sålunda enligt denna hypotes betraktar nedsättningen av barrrens relativa transpiration samt ökningen av barrmassans vikt, yta och genomsnittsålder såsom följd av den mekaniska förstärkningen, så blir konsekvensen den att även assimilationsprocessen måste anses ha genomgått liknande förskjutningar. I den mån transpirationen minskas kommer även kolsyreupptagandet att reduceras, eftersom båda bero på diffusionsmöjligheterna i barret. Emellertid avtar i ett fall som detta kolsyreupptagandet relativt mindre än transpirationen (RENNER 1910, GRAD-MANN 1923). Hos ett barrträd och ett lövträd av samma ålder och med samma transpiration måste alltså kolsyreupptagandet vara störst hos barrträdet. Det borde då också assimilera mera än lövträdet. Att exakt pröva detta förhållande vore naturligtvis av stort intresse men ännu saknar man tyvärr nödiga uppgifter härför.¹

¹ De siffror som anföras i tab. 6 ge en möjlighet till vissa kalkyler över den assimilation, som HÖHNELS försökssträd ägt i förhållande till varandra. Barrrens torrsvikt kan med hjälp

Vi utgå emellertid ifrån den tämligen säkra slutsatsen, att ett barrträd med hänsyn till gasernas diffusionsmöjligheter har förmåga att ta upp kolsyra i minst samma utsträckning som ett lika gammalt lövträd. De båda trädkategoriernas assimilationsresurser måste då utfalla olika, emedan barrträdens bladmassa är avsevärt större både ifråga om vikt och yta (tab. 6), och den indiffunderade kolsyran därigenom kommer att bearbetas av ett betydligt större antal celler och kloroplaster i barren än i lövträdsbladen. Barrens kloroplaster erhålla var och en relativt mindre kolsyra. Anspråken på deras assimilationsförmåga bli då lägre än hos lövträden. I detta förhållande har man sannolikt att söka en huvudanledning till barrträdens avvikande klorofyllhalt. Någon hög klorofyllhalt behöves ej, den kompenseras av kloroplasternas stora antal.

Den ringa klorofyllhalten blir i sin tur delvis orsak till att assimilationens ljuskurva stegras även vid de högre ljusstyrkorna. Fotosyntesens omsättnings hastighet beror nämligen bl. a. på den energi som absorberas i bladet och energiabsorptionen bestämmes av ljustillgång och klorofyllmängd. Vid låg klorofyllhalt kräves sålunda rel. mera ljus för att produktionen skall nå ett visst värde. Klorofyllrika växter uppnå därför assimilationens optimum vid en rätt låg ljusstyrka, såsom assimilationsförsök med bladväxter och örter visa, men är klorofyllhalten ringa som hos barrträden, så fordras relativt mera ljus och assimilationskurvan kommer då att stiga även vid de högre styrkegraderna hos dagsljuset.

Orsaken till de avvikelser, som barrträden i fråga om sin assimilationsapparat visa gentemot andra växter i allmänhet, nämligen den relativt låga klorofyllhalten och den därav föranledda stegringen hos assimilationens ljuskurva även vid höga

av fig. 18 och 19 omräknas till friskvikt och assimilationen sedermera beräknas för träden. Värre är att avgöra lövträdens assimilation, då så få uppgifter finnas tillgängliga för dessa objekt. Använder man det värde som blivit fastställt för *Pyrus malus* (STÅLFELT 1920) vid exempelvis ljusstyrkan 30 %, nämligen 4,7 mgr CO₂ per timme och 100 cm² bladyta (ena bladsidan), så skulle detta överfört på HÖHNELS lövträd giva följande värden:

För träden med högsta bladytan 4,435 cm² 104 mgr CO₂ per timme och träd.

För träden med minsta bladytan (365 cm²) 9 mgr CO₂ per timme och träd.

För granen 93 mgr CO₂ per timme och träd.

För tallen 103 » » » » » » .

Det maximala värde, som erhålles för lövträden, når således endast obetydligt över barrträdens, vilket tyder på att barrträden per individ verkligen assimilera större mängder CO₂ än lika gamla lövträd i allmänhet.

Beräkningar av virkesproduktionen ha också visat, att barrträdens produktivitet ej är mindre än lövträdens. För de tre träden silvergran, gran och bok är massatillväxten hos de två förra betydligt större än hos den senare. (Jfr av HESSELMAN ref. undersökningar 1913 sid. 315.)

ljusstyrkor, torde sålunda ligga däruti att den för trädets utveckling nödiga kolsyreassimilationen fördelas på ett relativt större antal kloroplaster, i sin tur föranlett av den utökning av barrmassan som den xeromorfa strukturen medfört. (Jfr sid. 207).

KAP. VI. OM BARRFÄLLNING OCH KRONRENSNING.

Till de vunna upplysningarna om de olika barrårgångarnas assimilationsduglighet kan man anknyta frågan: Finnes något samband mellan assimilation och barrfällning? Det kunde nämligen tänkas, att barrfällningen vore betingad av nedsatt assimilation, beroende på reducerad assimilationsförmåga, minskad ljustillgång, stängda klyvöppningar etc., som alltsammans skulle kunna åstadkomma ett slags svält-död. Hand i hand med barrrens bortdöende dör också grenen. Ett svar på frågan berör alltså på det intimaste även kronrensningens problemet.

Barrfällningen liksom lövfällningen i allmänhet bestämmes av processer, som vi allt fortfarande blott obetydligt äro underrättade om. Problemet är ett av den botaniska forskningens äldsta. Men trots det storartade arbete som under årens lopp blivit nedlagt på att finna en lösning, stå vi i fråga om sakens kärna alltjämt på samma punkt. Om de egentliga orsakerna till bladfällningen vet man ingenting med bestämdhet. De cytologiska och fysiologiska processer, som åtfölja fenomenet, äro ganska väl kända. Så t. ex. avgränsningsskiktets tillkomst, och funktion, förändringar hos bladfärgämnenas egenskaper och i cellinnehållets kemiska beståndsdelar. Man känner också en hel rad av yttre faktorer som påskynda bladfällningen eller framkalla den i förtid. Men om de orsaker, som normalt betinga den, äga vi som sagt ännu blott svagt grundade hypoteser.

Talrika undersökningar ha visat, att bladfällningen kan påskyndas eller i förtid framkallas av sådana faktorer som ihållande fuktighet, regn, torka, hög temperatur och ändrade ljusförhållanden, parasitangrepp etc. (jfr t. ex. WIESNER 1906). Att söka inordna alla uppgifter och observationer över bladfällningen under någon eller några av dessa faktorer för att såmedelst finna en gemensam orsak för dem alla är såsom VOLKENS visat (1912) icke möjligt. Denne forskare ansluter sig på grundval av omfattande undersökningar till den redan förut existerande åsikten, att bladfällningen skulle vara en karaktär hos växten liksom de många andra och följaktligen bunden till cellens plasma och ärftligt beständ. Att bladfällningen sedermera röner inflytande av yttre faktorer är då

rätt begripligt, i varje fall knappast märkvärdigare än att ett träd i skogen faller vid storm. Hypotesen bringar åtminstone tillsvidare en viss reda i den invecklade frågan.

Om jag sålunda i det följande söker ett orsakssamband mellan barrrens assimilation och barrfällningen, så tillmäter jag orsaken värde endast såsom påskyndande processen. Barrfällningen inträffar förr eller senare av anledningar, som vi måste avstå ifrån att försöka utreda. Frågan är blott om en nedsatt assimilation kan med ett eller annat år påskynda fällningen. Att barrfällningen liksom övrig bladfällning verkligen påverkas av yttre faktorer torde kunna anses såsom säkert. Man tänke t. ex. på barrfällningens och kronrensningens beroende av trädens slutenhetsgrad eller på barrålderns samband med växtlokalen. Barrrens genomsnittsålder är t. ex. högre hos träd på nordliga breddgrader och det vill även synas av observationer som jag kunnat göra, som om barråldern vore högre hos träd i skuggigt läge än i ett för direkt solljus utsatt. Kanträden i ett slutet trädbestånd, som jag i detta hänseende undersökte, visade nämligen den skillnaden i barrårgångarnas antal på skugg- och solsida, att barråldern på den förra var 20 % högre än på den senare. (Jfr NEGER och FUCHS 1915 sid. 611).

Påverkas nu barrfällningen av assimilationen, så torde detta bero antingen därpå att assimilationsförmågan avtar med åren eller ock därpå att barren av en eller annan anledning förhindras ifrån att göra bruk av sin assimilationsförmåga. Det första fallet kan emellertid utan vidare uteslutas, sedan undersökningen visat, att barrrens assimilationsduglighet vid rådande ljusstyrkor är särdeles hög även hos de äldsta barren så ock hos dem som i största utsträckning falla, nämligen i södra Sverige de 6—7-åriga granbarren och de 3-åriga tallbarren. Det återstår således blott att räkna med den möjligheten, att barren med årens lopp råka under sådana omständigheter, att deras assimilation förhindras.

Det vore då tänkbart, att den tilltagande beskuggning, som följer med trädkronans tillväxt, skulle bringa de inre och äldre barren nedanför minimibehovet av ljus. Om detta vore orsak till barrfällning i allmänhet, så skulle barren uppnå högre ålder på trädens sydsida än på nordsidan och likaledes hos träd i insolerat läge i jämförelse med mera beskuggade. Nu förhåller sig barråldern, som redan nämnts, snarare motsatt i detta fall. Hos tallen växa dessutom de äldsta barren under i det närmaste samma ljusförhållanden som de övriga. De ljusmätningar, jag företagit inom grankronorna på gränsen mellan grenarnas barrbärande och barrlösa zoner, alltså på de punkter där barrfällningen huvudsakligen äger rum, ha ej heller ådagalagt något samband mellan barrfällning och tillgången på för assimilationen brukbart ljus. Barrfällningen sker vid

synnerligen växlande ljusresurser både sådana som ligga under minimi-behovet och sådana som överstiga detsamma. (Jfr kap. IV.)

En annan möjlighet låge däri, att de inre barrens klyvöppningar av en eller annan anledning hölle sig slutna och därmed satte barret ur stånd att assimilera. Ett sådant förhållande var det som WEBER (1923) fann realiserat hos kastanjen. Förklaringen kan emellertid ej användas för tallens vidkommande, eftersom dess sista barrårgång utmärkes av den livligaste assimilationen. Ej heller torde barren i det inre av grankronorna lida av en sådan brist, då försöken visat, att de förmått assimilera normalt vid ljusstyrkor, som ungefär motsvara deras naturliga förhållanden.

Något samband mellan assimilation och barrfällning har således ej kunnat påvisas.

Hos vilken yttre faktor har man då att söka den förmodade orsaken till en barrfällning i förtid? Av dem som ovan påpekats och som vid tidigare undersökningar visat sig påverka lövfällningen är trädets vattenekonomi sannolikt den, som i detta fall först bör komma ifråga. Sedan länge känner man exempel på torkans följder för lövfällningen. Det »Hitzelaubfall», som WIESNER beskriver (1904 s. 501) och som han tolkar som följd av uppvärmning, har antagligen sin orsak just i transpirationen. Att barrfällningen även hos konifererna påverkas av vattentillgång och transpiration visade NEGER och FUCHS 1915, ehuru deras försök gåvo i viss mån varandra motsägande resultat.

Man har också i grund och botten starka skäl för antagandet, att lövfällningen bör stå i ett intimt samband med trädets vattenekonomi. Den transpirerande bladmassans storlek och vattenavgivande måste nämligen bero av en viss korrelation till rotsystemets och stammens förmåga att leverera vatten.

Detta jämviktsförhållande mellan vattenavgivande och vattentillgång regleras av bladens klyvöppningsapparat och cellsaftkoncentration allt efter de yttre faktorernas växlingar. Såsom vi sett av det föregående (sid. 183) leder detta ofta dithän, att bladen nödgas hålla sina klyvöppningar stängda under en stor del av dagen, ibland under hela dagen, nämligen vid tillfällen, då torkan gör sig särskilt svårt gällande. Hur fint denna regulator än må vara inrättad, blir likväl följden normalt den att trädet eller växten förlorar betydligt större mängder vatten under dagen, än som stammen förmår tillföra. MAXIMOW (1923) anför som exempel härpå en del xerofyter, hos vilka bladens vattenhalt sjönk med 22—28 % under dagen. Ännu högre vattenförluster påvisade ILJIN (1922 b s. 674) hos ett flertal växter från olika växtlokaler. Under dagens lopp sänktes hos dem vattenhalten med 25—50 % och vattenabsorptio-

nen under den följande natten förmådde dessutom ej utjämna förlusten. Vid ihållande torka lida alltså växterna av vattenbrist både dag och natt. En vattenbrist av detta slag medför ej blott att assimilationen omöjliggöres, utan bladen taga snart sådana skada därav, att patologiska förändringar inträda (ILJIN 1922 b s. 670). Vid sådana kritiska tillfällen under vegetationsperioden sättes korrelationen mellan bladmassan och stammens förmåga att leverera vatten på prov. Ju större bladmassan är i förhållande till vattenleveransen, desto längre måste klyvöppningarna hållas stängda och desto större blir bladcellernas brist på vatten. Faran för sjukliga förändringar rycker alltså närmare. Träden torde vid dylika tillfällen reducera sin bladmassa genom en partiell lövfällning (WIESNERS »Hitzelaubfall«?).

Utgår man ifrån antagandet att vattenbalansen spelar en huvudroll vid barrfällningen, så ställer sig orsakssammanhanget f. ö. relativt enkelt enligt följande *hypotes*: I och med uppkomsten av barrens xeromorfa byggnad har transpirationen pr g och yta minskats, vilket haft till följd en ökning av totala barrmassan, intill dess denna ökning kompen-serat transpirationsnedsättningen, så att stammens förmåga att leverera vatten åter blivit fullt utnyttjad.

Barrmassans ökning har kommit till stånd därigenom att barrårgångarna fått sitta kvar längre. Deras livslängd är alltså bestämd av korrelationen mellan barrmassan och vattenkapaciteten hos systemet rot-stam. Så snart vattenbalansen störes genom för stark transpiration, måste därför barrmassan reduceras, och att just de äldsta barren härvid i första hand offras kan tänkas vara en följd av vattenfördelningen mellan äldre och yngre blad.

Hypotesen kan tillämpas även på en annan företeelse. I tätare bestånd bli trädstammarna långa och smala, man skulle kunna säga i viss mån etiolerade. Det material som bildas förbrukas i relativt stor utsträckning på längdtillväxten. Dessa smala stamformer äga lägre vattenkapacitet än de tjocka stammarna hos träd i mera öppna lägen. (Jämförelsen gäller naturligtvis träd av samma höjd.) De båda stamtypernas olika förmåga att leverera vatten måste nu få till följd, att barrmassan hos de smalstammiga konstant hålles vid lägre värden än hos de tjockstammiga. Detta uppnås kanske i första hand därigenom att barr och skott utbildas i mindre antal på lägre sittande grenar — otvivelaktigt en följd av ljusretningar — men det uppnås också medelst en mera genomgripande barrfällning och kronrensning i trädets nedre delar. En sådan kronrensning observerar man nämligen hos de längsta träden inom bestånd, där ljustillgången dock ej är mindre, än att de lägre kronskikten och t. o. m. unga plantor förmå assimilera och växa.

Tab. 8. (Fig. 8.) 2-åriga tallbarr (1920). Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor. 2-åriga Kiefernnadeln (1920). Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid Versuchszeit	Luftens CO ₂ - halt CO ₂ -Ge- halt der Luft mg/l	Provets frisk- vikt Frisch- gewicht der Probe g	Temp. i app. °C.	Rel. fuktighet Rel. Feuchtigkei t %	Väderleksförh. och vindstyrka i sek.m. Witterung und Windstärke in m/sec	Temp. i skuggan Schattentemp. °C.	Ljusstyrka Lichtstärke %	CO ₂ -ab- sorption pr timme CO ₂ -Ver- brauch pro Stunde mg/g	
30/8	1058—1125	0,50	2,12	22	65	Klart	2,5	21	86	2,00
30/8	1103—1118	0,50	2,83	22	65	Klart	2,5	21	86	1,74
30/8	1106—1122	0,50	2,03	22	65	Klart	2,5	21	86	0,58
31/8	917—947	0,57	1,57	20	75	Mulet	0,2	19	18	1,04
31/8	923—953	0,57	2,40	20	75	Mulet	0,2	19	11	0,33
31/8	1150—1210	0,62	2,17	19	76	Mulet	1,0	19	33	1,92
31/8	1157—1218	0,62	2,22	19	76	Mulet	1,0	19	32	2,42
31/8	242—254	0,54	1,92	19	90	Mulet	1,0	17	12	0,35
31/8	220—300	0,54	2,30	19	90	Mulet	1,0	17	7	0,26
1/9	910—935	0,55	1,35	20	78	Klart	0,5	18	61	1,59
1/9	926—941	0,55	1,43	20	78	Klart	0,5	18	70	1,47
1/9	1142—1157	0,55	2,56	20	75	Mulet	0,5	19	48	2,42
1/9	1148—1203	0,55	1,58	20	75	Mulet	0,5	19	41	2,38
1/9	1152—1207	0,55	1,32	20	75	Mulet	0,5	19	38	1,66
3/9	1157—1228	0,50	1,30	17	75	Mulet	2,5	17	6	0,23
3/9	1204—1236	0,50	1,60	17	75	Mulet	2,5	17	12	0,80
3/9	1208—1238	0,50	1,53	17	75	Mulet	2,5	17	4	— 0,10
4/9	917—933	0,48	1,42	18	81	Klart	1,5	16	67	1,99
4/9	922—938	0,48	1,20	18	81	Klart	1,5	16	67	2,05
4/9	1134—1149	0,51	1,45	22	70	Klart	1,0	18	94	2,48
4/9	1138—1153	0,51	1,70	22	70	Klart	1,0	18	94	2,58
4/9	1140—1155	0,51	1,38	22	70	Klart	1,0	18	94	1,05
4/9	206—237	0,52	2,95	20	50	Klart	0,6	19	6	0,06
5/9	1042—1102	0,56	1,55	17	61	Klart	2,0	16	43	1,78
5/9	1040—1055	0,56	1,82	17	65	Klart	2,0	16	65	2,44
5/9	110—140	0,58	2,70	17	47	Mulet	1,5	17	3	0,15
5/9	117—147	0,58	2,50	17	47	Mulet	1,5	17	4	0,13
5/9	118—152	0,58	3,25	17	47	Mulet	1,5	17	5	0,20
6/9	1125—1140	0,56	1,25	16	62	Halvkl.	0,9	15	65	2,50
6/9	1130—1145	0,56	1,80	16	62	Halvkl.	0,9	15	58	2,20
7/9	935—950	0,59	1,89	18	72	Klart	1,1	14	63	2,18
7/9	944—959	0,59	2,28	18	72	Klart	1,1	14	55	3,60
7/9	942—957	0,59	1,70	18	72	Klart	1,1	14	58	2,14
7/9	1231—103	0,50	4,70	16	64	Halvkl.	0,5	15	0	— 0,25
7/9	1237—107	0,50	3,30	16	64	Halvkl.	0,5	15	0	— 0,39
7/9	1239—109	0,50	3,50	16	64	Halvkl.	0,5	15	0	— 0,31
8/9	1055—1115	0,60	2,00	17	64	Nästan kl.	0,5	15	23	1,61
8/9	1136—1152	0,60	1,62	19	64	Nästan kl.	0,5	15	64	2,90
8/9	146—216	0,53	3,50	18	72	Nästan kl.	0,8	16	0	— 0,19
8/9	150—220	0,53	3,27	16	72	Nästan kl.	0,8	16	0	— 0,21
8/9	152—222	0,53	3,35	17	72	Nästan kl.	0,8	16	0	— 0,30
10/9	1127—1139	0,67	1,58	20	84	Klart	0,7	14	100	2,78
10/9	1132—1145	0,67	1,84	20	84	Klart	0,7	14	84	3,87
11/9	1233—1248	0,54	1,56	20	84	Klart	0,5	15	79	2,62
11/9	1237—1252	0,54	0,79	20	84	Klart	0,5	15	80	3,14
11/9	1246—101	0,54	1,25	20	84	Klart	0,5	15	84	2,62

Tab. 9. (Fig. 9.) Gran. 1-åriga barr (1921). Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Fichte. 1-jährige Nadeln (1921). Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid Versuchszeit	Luftens CO ₂ - halt CO ₂ -Ge- halt der Luft mg/l	Provets frisk- vikt Frisch- gewicht der Probe g	Temp. i app. °C.	Rel. fuktighet Rel. Feuchthgkeit %	Väderleksförh. och vindstyrka i sek.m. Witterung und Windstärke in m/sec	Temp. i skuggan Schattentemp. °C.	Ljusstyrka Lichtstärke %	CO ₂ -ab- sorption pr timme CO ₂ -Ver- brauch pro Stunde mg/g	
3/7	1117—1147	0,54	1,75	20	79	Näst. kl. Svagvind	21	40	1,08	
3/7	1110—1145	0,54	1,60	20	79	Näst. kl. Svagvind	21	40	0,83	
4/7	1134—1204	0,42	2,10	20	72	Näst. kl. Svagvind	21	18	0,57	
4/7	1140—1212	0,42	1,80	20	72	Näst. kl. Svagvind	21	18	0,87	
4/7	1152—1222	0,42	2,30	20	72	Näst. kl. Svagvind	21	17	0,29	
5/7	1105—1135	0,57	1,84	19	—	Mulet	20	21	1,32	
5/7	1114—1144	0,57	2,40	19	—	Mulet	20	28	1,10	
5/7	1123—1153	0,57	3,29	19	—	Mulet	20	25	0,95	
6/7	1101—1131	0,53	2,59	22	—	Klart	21	16	0,49	
6/7	1114—1144	0,53	2,62	22	—	Klart	21	12	0,51	
6/7	1120—1150	0,53	2,67	22	—	Klart	21	13	0,34	
7/7	1207—1237	0,53	2,90	18,5	—	—	2,3	18	0,12	
8/7	947—1004	0,59	1,94	22	—	Klart	0,6	17	90	2,45
8/7	140—156	0,53	2,57	20	—	Klart	0,0	17	100	0,96
8/7	149—227	0,53	2,29	19	—	Klart	—	17	8	0,18
8/7	200—232	0,53	2,26	19	—	Klart	—	17	10	0,10
10/7	1117—1147	0,41	2,62	16	70	Regn	7,6	15	5	0,12
11/7	1125—1141	0,51	2,38	19	74	Halvkl.	1,7	16	69	1,74
13/7	953—1009	0,55	1,74	19	72	Mulet	0,5	19	37	2,26
15/7	915—930	0,52	2,90	18	77	Klart	1,9	15	62	0,98
15/7	1156—1211	0,52	3,42	18	—	—	—	100	0,89	
18/7	931—951	0,52	2,19	19	67	—	—	16	50	1,74
18/7	1149—1204	0,50	2,93	20	91	—	—	17	67	1,10
19/7	840—855	0,47	2,60	19	84	Klart	0,6	16	85	1,62
19/7	1115—1132	0,51	2,83	21	82	—	0,8	19	88	1,49
19/7	219—249	0,48	2,62	18	81	—	1,3	18	0	0,16
21/7	1118—1134	0,48	2,30	20	69	Klart	1,0	18	100	2,16
22/7	901—921	0,44	2,01	20	72	Klart	—	20	79	2,00
23/7	912—927	0,51	2,02	20	61	Klart	0,8	16	82	2,18
26/7	100—115	0,47	2,05	22	67	Klart	2,5	19	79	1,63
27/7	123—138	0,53	2,42	21	79	Klart	0,5	18	79	1,23
31/7	1125—1141	0,51	3,05	22	68	Klart	0,5	19	74	1,73
1/8	839—854	0,57	1,85	20	68	Nästan kl.	4,0	18	63	1,30
1/8	323—404	0,54	2,21	20	53	Klart	4,0	20	0	0,14
2/8	211—251	—	2,80	20	49	Klart	0,2	20	0	0,25
2/8	215—255	—	3,08	22	49	Klart	0,2	20	0	0,27
3/8	249—324	—	3,77	17	57	Klart	1,0	19	0	0,06
3/8	253—330	—	2,79	18	57	Klart	1,0	19	0	0,30
3/8	258—336	—	3,30	18	57	Klart	1,0	19	0	0,24

Tab. 10. (Fig. 10.) Gran. 2-åriga barr (1920). Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Fichte. 2-jährige Nadeln (1920). Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försöksstid Versuchszeit	Luftens CO ₂ - halt CO ₂ -Ge- halt der Luft mg/l	Provets frisk- vikt Frisch- gewicht der Probe g	Temp. i app. °C.	Rel. fuktighet Rel. Feuchtheit %	Väderleksförh. och vindstyrka i sek.m. Witterung und Windstärke in m/sec	Temp.iskuggan Schattentemp. °C.	Ljusstyrka Lichtstärke %	CO ₂ -ab- sorption pr timme CO ₂ -Ver- brauch pro Stunde mg/g
3/7	1122—1155	0,54	1,85	20	79	Näst. kl. Svag vind	21	40	0,86
3/7	1129—1159	0,54	2,65	20	79	Näst. kl. Svag vind	21	40	0,89
4/7	1144—1215	0,42	2,58	20	72	Näst. kl. Svag vind	21	18	0,39
5/7	1108—1138	0,57	2,32	19	—	Mulet	20	24	1,10
5/7	1126—1156	0,57	2,10	19	—	Mulet	20	23	1,28
6/7	1109—1139	0,53	4,96	22	—	Klart	3,0 21	17	0,59
6/7	1122—1152	0,53	2,90	22	—	Klart	3,0 21	13	0,48
7/7	1204—1234	0,53	2,45	18,5	—		2,3 18	0	— 0,09
7/7	1210—1241	0,53	2,70	18,5	—		2,3 18	0	— 0,34
8/7	944—1000	0,59	3,99	22	—	Klart	0,6 17	90	1,49
8/7	950—1020	0,59	2,48	17	—	Klart	0,6 17	7	0,19
8/7	137—152	0,53	3,28	20	—	Klart	0,0 17	100	1,17
10/7	1103—1133	0,41	1,95	16	70	Regn	7,6 15	8	0,16
10/7	1115—1145	0,41	2,62	16	70	Regn	7,6 15	5	0,12
11/7	1121—1140	0,51	2,62	19	74	Halvkl.	1,7 16	69	1,41
11/7	1136—1151	0,51	2,24	22	74	Halvkl.	1,7 16	98	1,90
12/7	1052—1112	0,56	2,81	19	68	Lätta moln	0,7 17	51	0,90
13/7	950—1005	0,55	2,12	19	72	Mulet	0,5 19	31	2,08
14/7	118—152	0,52	3,44	17	76		1,0 17	0	0,10
14/7	120—154	0,52	4,20	17	76		1,0 17	0	0,14
15/7	917—932	0,52	3,25	18	77	Klart	1,9 15	61	1,22
18/7	928—949	0,52	2,95	19	67	—	1,6	54	1,62
18/7	1146—1201	0,50	3,35	20	91	—	1,7	76	0,67
19/7	1120—1135	0,51	2,35	21	82		0,8 19	90	1,14
19/7	213—244	0,48	3,07	18	81		1,3 18	0	— 0,17
19/7	216—246	0,48	2,69	18	81		1,3 18	0	— 0,24
21/7	1115—1130	0,48	2,99	21	69	Klart	1,0 18	100	0,74
22/7	858—917	0,44	1,92	20	72	Klart	20	79	1,38
23/7	908—923	0,51	2,23	20	61	Klart	0,8 16	90	1,38
25/7	903—935	0,54	2,09	19	67	Mulet	0,5 17	30	1,64
31/7	1122—1137	0,51	3,60	22	63	Klart	0,5 19	70	1,09
31/7	207—224	0,46	2,93	22	66		0,8 21	96	1,24
1/8	832—847	0,57	2,15	19	68	Nästan kl.	4,0 18	56	1,71
1/8	839—854	0,57	1,85	20	68	Nästan kl.	4,0 18	63	1,28
1/8	318—402	0,54	2,60	20	53	Klart	4,0 20	0	— 0,21
2/8	1136—1156	0,50	1,93	22	57	Klart	0,5 20	64	1,14
7/8	1203—1228	0,55	1,46	20	69	Klart	0,8 17	100	1,76

Tab. II. (Fig. II.) Gran. 3-åriga barr (1919). Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Fichte. 3-jährige Nadeln (1919). Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid Versuchszeit	Luftens CO ₂ - halt CO ₂ -Ge- halt der Luft mg/l	Provets frisk- vikt Frisch- gewicht der Probe g	Temp. i app. °C.	Rel. fuktighet Rel. Feuchtheit %	Väderleksförh. och vindstyrka i sek.m. Witterung und Windstärke in m/sec	Temp. i skuggan Schattentemp. °C.	Ljusstyrka Lichtstärke %	CO ₂ -ab- sorption pr timme CO ₂ -Ver- brauch pro Stunde mg/g	
8/7	940—956	0,59	3,90	22	—	Klart	0,6	17	75	1,57
10/7	1056—1131	0,41	2,49	16	70	Regn	7,6	15	8	0,16
10/7	1110—1140	0,41	3,52	16	70	Regn	7,6	15	13	0,36
11/7	1115—1132	0,51	2,65	19	74	Mulet	1,7	16	64	1,33
12/7	1049—1109	0,56	3,47	19	68	Lätta moln	0,7	17	54	1,20
13/7	948—1005	0,55	2,84	19	72	Mulet	0,5	19	44	1,20
15/7	922—937	0,52	3,68	18	77	Klart	1,9	15	60	1,12
15/7	1202—1217	0,52	4,10	18	—	—	—	—	96	1,18
18/7	927—948	0,52	2,95	19	67	—	—	16	52	1,64
18/7	1143—1158	0,50	3,95	20	91	—	—	17	86	1,24
19/7	1129—1144	0,51	2,82	21	82	—	0,8	19	70	1,02
19/7	210—240	0,48	3,20	18	81	—	1,3	18	0	— 0,21
21/7	842—912	0,45	2,77	17	63	Nästan kl.	1,0	16	10	0,15
21/7	847—918	0,45	2,50	17	63	Nästan kl.	1,0	16	20	0,64
21/7	847—918	0,45	2,05	17	63	Nästan kl.	1,0	16	33	1,12
21/7	150—205	0,45	3,40	22	66	Klart	0,5	19	98	1,03
22/7	858—917	0,44	2,69	20	72	Klart	—	20	79	1,54
2/7	1206—1236	0,44	2,54	20	68	—	—	20	30	1,28
22/7	908—923	0,51	2,44	20	61	Klart	0,8	16	90	1,91
26/7	1257—1112	0,47	3,15	22	67	Klart	2,5	19	74	1,74
27/7	118—135	0,53	1,96	21	59	Klart	0,5	18	61	1,68
31/7	1122—1137	0,51	3,06	22	63	Klart	0,5	19	70	1,70
1/8	318—302	0,54	2,72	20	53	Klart	4,0	20	0	— 0,06
2/8	1136—1156	0,50	1,65	22	57	Klart	0,5	20	57	1,55
7/8	1213—1228	0,55	1,72	20	69	Klart	0,8	17	100	1,75

Tab. 12. (Fig. 12.) Gran. 4-åriga barr (1918). Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Fichte. 4-jährige Nadeln (1918). Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid Versuchszeit	Luftens CO ₂ - halt CO ₂ -Ge- halt der Luft mg/l	Provets frisk- vikt Frisch- gewicht der Probe g	Temp. i app. °C.	Rel. fuktighet Rel. Feuchthet %	Väderleksförh. och vindstyrka i sek.m. Witterung und Windstärke in m/sec	Temp. i skuggan Schattentemp. °C.	Ljusstyrka Lichtstärke %	CO ₂ -ab- sorption pr timme CO ₂ -Ver- brauch pro Stunde mg/g	
11/7	1130—1145	0,51	3,27	21	74	Halvkl.	1,7	16	84	0,43
12/7	1044—1104	0,56	2,65	19	68	Lätta moln	0,7	17	51	1,20
12/7	153—208	0,50	1,83	20	—	Klart	0,5	17	100	0,06
13/7	946—1001	0,55	1,62	19	72	Mulet	0,5	19	51	1,44
13/7	116—146	0,46	4,53	18	73	Mulet. Regn		18	14	0,60
13/7	118—148	0,46	2,71	18	73	Mulet. Regn		18	5	0,07
13/7	114—144	0,52	3,49	17	76		1,0	17	0	— 0,24
15/7	924—939	0,52	4,15	18	77	Klart	1,9	15	60	1,04
18/7	925—945	0,52	3,22	19	67	—		16	53	1,36
18/7	1139—1154	0,50	3,32	20	91	—		17	87	0,71
21/7	855—906	0,45	2,34	17	63	Nästan kl.	1,0	16	10	0,36
21/7	839—909	0,45	2,55	17	63	Nästan kl.	1,0	16	26	1,35
21/7	1115—1130	0,48	1,25	21	69	Klart	1,0	18	100	1,80
22/7	852—912	0,44	2,60	20	72	Klart		20	80	1,28
22/7	1150—1220	0,44	1,79	20	68	—		20	13	0,63
22/7	1200—1230	0,44	2,99	20	68	—		20	19	0,53
23/7	902—917	0,51	1,44	21	61	Klart	0,8	16	88	1,31
25/7	1211—1241	0,59	2,21	19	67	Mulet	0,5	17	23	0,97
26/7	1251—107	0,47	1,72	22	67	Klart	2,5	19	66	1,42
27/7	112—127	0,53	1,72	21	59	Klart	0,5	18	52	1,30
31/7	1115—1130	0,51	3,05	22	63	Klart	0,5	19	81	1,05
7/8	313—356	0,54	2,00	20	53	Klart	4,0	20	0	— 0,28
7/8	1209—1244	0,55	1,73	21	69	Klart	0,8	17	100	1,36

Tab. 13. (Fig. 13.) Gran. 5-åriga barr (1917). Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Fichte. 5-jährige Nadeln (1917). Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid Versuchszeit	Luftens CO ₂ - halt CO ₂ -Ge- halt der Luft mg/l	Provets frisk- vikt Frisch- gewicht der Probe g	Temp. i app. °C.	Rel. fuktighet Rel. Feuchtigkei %	Väderleksförh. och vindstyrka i sek.m. Witterung und Windstärke in m/sec	Temp. i skuggan Sc. tennemp. °C.	Ljusstyrka Lichtstärke %	CO ₂ -ab- sorption pr timme CO ₂ -Ver- brauch pro Stunde mg/g	
11/7	24 ⁰ —3 ¹⁰	0,49	2,57	17	—	Mulet	1,0	17	25	0,84
12/7	1043—11 ⁰³	0,56	4,47	19	68	Lätta moln	0,7	17	51	1,03
13/7	94 ⁰ —957	0,55	5,25	19	72	Mulet	0,5	19	51	1,05
13/7	106—136	0,46	5,00	18	73	Mulet. Regn	18	5	0,06	
13/7	116—146	0,46	4,15	18	73	Mulet. Regn	18	12	0,39	
14/7	1033—11 ⁰³	0,49	2,02	17	79	Mulet	1,3	15	7	0,35
14/7	1038—11 ⁰⁸	0,49	2,23	17	79	Mulet	1,3	15	13	0,53
14/7	1041—11 ¹¹	0,49	2,45	17	79	Mulet	1,3	15	20	1,28
14/7	111—141	0,52	4,38	17	76	—	1,0	17	0	— 0,14
15/7	927—942	0,52	3,34	18	77	Klart	1,9	15	60	1,19
15/7	1206—1221	0,52	3,70	18	—	—	—	84	0,71	
18/7	921—941	0,52	3,87	19	67	—	—	16	53	0,95
19/7	836—851	0,47	3,00	19	84	Klart	0,6	16	88	0,96
19/7	1127—1144	0,51	2,37	21	82	—	0,8	19	72	0,66
19/7	207—237	0,48	3,43	18	81	—	1,3	18	0	— 0,16
21/7	1111—1126	0,48	2,36	21	69	Klart	1,0	18	100	1,80
21/7	150—205	0,45	2,52	22	66	Klart	0,5	19	98	0,65
22/7	852—912	0,44	2,27	20	72	Klart	—	20	80	1,33
22/7	1150—1220	0,44	2,19	20	68	—	—	20	12	0,64
22/7	1200—1230	0,44	1,94	20	68	—	—	20	18	0,97
23/7	907—917	0,51	3,09	22	61	Klart	0,8	16	88	1,19
24/7	904—934	0,61	1,37	17	68	—	0,5	16	24	1,21
26/7	1251—107	0,47	1,00	22	67	Klart	2,5	19	66	1,14
27/7	1212—127	0,53	2,54	21	59	Klart	0,5	18	52	1,10
31/7	1110—1130	0,51	1,65	22	63	Klart	0,5	19	81	1,57
1/8	828—844	0,57	1,43	20	68	Nästan kl.	4,0	18	54	1,71
1/8	312—356	0,54	2,25	20	53	Klart	4,0	20	0	— 0,07
2/8	1130—1150	0,50	1,55	23	57	Klart	0,5	20	57	1,58
2/8	211—251	—	2,44	20	49	Klart	0,2	20	0	— 0,02
2/8	215—255	—	2,60	20	49	Klart	0,2	20	0	— 0,23
3/8	249—324	—	2,40	17	57	Klart	1,0	19	0	— 0,41
3/8	253—330	—	2,60	18	57	Klart	1,0	19	0	— 0,25
7/8	1209—1234	0,55	1,74	20	69	Klart	0,8	17	100	1,58
7/8	1216—1231	0,55	1,35	20	69	Klart	0,8	17	100	0,87

Tab. 14. (Fig. 14.) Gran. 6-åriga barr (1916). Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Fichte. 6-jährige Nadeln (1916). Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid Versuchszeit	Luftens CO ₂ - halt CO ₂ -Ge- halt der Luft mg/l	Provets frisk- vikt Frisch- gewicht der Probe g	Temp. i app. °C.	Rel. fuktighet Rel. Feuchtigkei- t %	Väderleksförh. och vindstyrka i sek.m. Witterung und Windstärke in m/sec	Temp. i skuggan Schattentemp. °C.	Ljusstyrka Lichtstärke %	CO ₂ -ab- sorption pr timme CO ₂ -Ver- brauch pro Stunde mg/g	
14/7	1047—1119	0,49	2,07	17	79	Mulet	1,3	15	25	1,17
15/7	1204—1219	0,52	3,87	18	—	—	—	—	90	0,60
19/7	1123—1138	0,51	3,05	21	82		0,8	19	68	0,39
21/7	1111—1126	0,48	1,37	21	69	Klart	1,0	18	100	0,56
24/7	859—930	0,61	1,40	17	68		0,5	16	24	0,88
25/7	1206—1236	0,59	3,18	19	67	Mulet	0,5	17	7	0,41
26/7	941—1011	0,45	2,44	20	71	Mulet	0,7	17	9	0,26
26/7	949—1031	0,45	2,03	19	71	Mulet	0,7	17	7	0,19
27/7	1053—1123	0,48	1,85	18	65	Mulet	1,0	16	9	0,40
28/7	1057—1128	0,49	4,22	17	87	Mulet	4,5	14	6	0,01
1/8	1200—1215	0,52	2,32	20	60	Klart	4,0	19	86	0,23
1/8	1203—1218	0,52	2,15	22	60	Klart	4,0	19	86	0,65
2/8	902—917	0,52	1,42	21	68	Klart	1,0	18	66	0,65
3/8	900—932	0,51	1,92	19	59	Klart	1,0	17	44	0,93
3/8	912—932	0,51	1,80	19	59	Klart	1,0	17	44	1,07
3/8	1157—1211	0,49	1,50	19	59	Klart	1,0	19	73	—0,03
3/8	1159—1229	0,49	1,59	19	59	Klart	1,0	19	23	0,35
4/8	932—952	0,52	1,44	19	73	Klart	3,0	16	60	0,64
4/8	939—959	0,52	2,82	19	73	Klart	3,0	16	27	0,89
4/8	1254—109	0,49	1,87	18	66	Klart	3,0	18	72	0,02
5/8	935—955	0,61	1,97	19	70	Kl.(föreg.n.regn)1		16	55	0,78
6/8	921—937	0,55	2,07	20	78	Kl.(föreg.n.regn)1		16	65	0,59
6/8	925—940	0,55	2,67	20	70	Kl.(föreg.n.regn)1		16	70	0,51
6/8	1235—1251	0,6	2,57	21	74	Klart	2,0	18	100	1,00
6/8	1242—1258	0,56	2,30	20	74	Kl.(föreg.n.regn)2		18	100	0,16
8/8	926—946	0,54	2,19	18	65	Nästan kl.	0,1	16	38	0,81
8/8	933—953	0,54	3,75	18	65	Nästan kl.	0,1	16	44	0,49
8/8	1221—1236	0,52	2,12	20	66	Klart	0,3	19	86	0,86

Tab. 15. (Fig. 15.) Gran. 7-åriga barr (1915). Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Fichte. 7-jährige Nadeln (1915). Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid Versuchszeit	Luftens CO ₂ - halt CO ₂ -Ge- halt der Luft mg/l	Provets frisk- vikt Frisch- gewicht der Probe g	Temp. i app. °C.	Rel. fuktighet Rel. Feuchtigkei %	Väderleksförh. och vindstyrka i sek.m. Witterung und Windstärke in m/sec	Temp. i skuggan Schattentemp. °C.	Ljusstyrka Lichtstärke %	CO ₂ -ab- sorption pr timme CO ₂ -Ver- brauch pro Stunde mg/g
14/7	1047—1119	0,49	1,67	17	79	Mulet	1,3	15	0,87
24/7	859—930	0,61	1,50	17	68		0,5	16	1,16
25/7	852—922	0,54	1,83	19	67	Mulet	0,5	17	0,58
25/7	1201—1231	0,59	3,00	19	67	Mulet	0,5	17	0,86
25/7	1206—1236	0,59	1,85	19	67	Mulet	0,5	17	0,44
26/7	937—1000	0,45	2,25	20	71	Mulet	2,7	17	1,01
27/7	1047—1117	0,48	1,89	18	65	Mulet	1,0	16	0,91
28/7	1048—1119	0,49	1,84	17	87	Mulet	4,5	14	0,14
28/7	1054—1127	0,49	2,65	17	87	Mulet	4,5	14	— 0,02
1/8	1156—1211	0,52	1,83	20	60	Klart	4,0	19	0,16
1/8	1201—1215	0,52	1,85	20	60	Klart	4,0	19	0,28
2/8	902—917	0,52	1,85	21	68	Klart	1,0	18	1,24
3/8	905—925	0,51	1,21	19	59	Klart	1,0	17	0,62
3/8	1152—1207	0,49	1,52	20	57	Klart	1,0	19	0,02
3/8	1159—1229	0,49	2,02	20	57	Klart	1,0	19	0,33
4/8	932—952	0,52	2,20	19	73	Klart	3,0	16	0,37
4/8	1249—106	0,49	2,75	18	66	Klart	3,0	18	0,24
4/8	1254—109	0,49	1,87	18	66	Klart	3,0	18	0,09
5/8	935—955	0,61	2,00	19	70	Kl.(föreg.n.regn)1	16	55	0,15
5/8	937—959	0,61	1,55	19	70	Kl.(föreg.n.regn)1	16	58	0,85
6/8	921—937	0,55	2,02	20	78	Kl.(föreg.n.regn)1	16	65	0,42
6/8	1235—1251	0,56	2,37	21	74	Kl.(föreg.n.regn)2	18	100	0,78
6/8	1240—1255	0,56	1,70	21	74	Kl.(föreg.n.regn)2	18	100	0,89
7/8	925—1000	0,55	2,38	18	69	Klart	0,8	17	0,15
7/8	925—1000	0,55	2,75	18	69	Klart	0,8	17	0,23
7/8	931—1001	0,55	2,55	18	69	Klart	0,8	17	0,09
7/8	935—1007	0,55	1,67	18	69	Klart	0,8	17	0,01
8/8	926—946	0,54	1,25	18	65	Nästan kl.	0,1	16	0,84
8/8	933—953	0,54	1,55	18	65	Nästan kl.	0,1	16	0,83
8/8	1216—1231	0,52	2,00	20	66	Klart	0,3	19	0,80
8/8	1223—1238	0,52	1,33	20	66	Klart	0,3	19	0,61

Tab. 16. (Fig. 16.) Gran. 8-åriga barr (1914). Luftkolsyrans assimilation vid olika ljusstyrkor.

Fichte. 8-jährige Nadeln (1914). Assimilation der atmosphärischen CO₂ bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Dat.	Försökstid Versuchszeit	Luftens	Provets	Temp. i app.	Rel. fuktighet Rel. Feuchtheit	Väderleksförh. och vindstyrka i sek.m. Witterung und Windstärke in m/sec	°Temp. i skuggan Schattentemp.	Ljusstyrka Lichtstärke	CO ₂ -absorption pr timme CO ₂ -Verbrauch pro Stunde	
		CO ₂ -halt der Luft mg/l	frisk- vikt Frischgewicht der Probe g							°C.
24/7	853—923	0,61	1,82	17	68		0,5	16	25	0,54
25/7	852—922	0,54	2,99	19	67	Mulet	0,5	17	33	0,18
25/7	859—929	0,54	2,56	19	67	Mulet	0,5	17	16	0,40
26/7	943—1003	0,45	0,98	20	71	Mulet	2,7	17	43	1,36
27/7	1040—1112	0,48	2,09	18	65	Mulet	1,0	16	9	0,47
27/7	1047—1117	0,48	2,77	18	65	Mulet	1,0	16	28	0,90
28/7	1048—1118	0,49	3,35	17	87	Mulet	4,3	14	3	0,13
28/7	1054—1127	0,49	3,02	17	87	Mulet	4,3	14	7	0,07
1/8	1156—1211	0,52	1,75	20	60	Klart	4,0	19	86	0,13
2/8	856—911	0,52	1,85	21	68	Klart	1,0	18	66	0,9
3/8	905—925	0,51	1,90	19	59	Klart	1,0	17	37	0,30
3/8	916—937	0,51	1,15	19	59	Klart	1,0	17	49	0,41
3/8	1152—1257	0,49	1,52	20	57	Klart	1,0	19	70	0,23
4/8	927—947	0,52	2,20	19	73	Klart	3,0	16	60	0,60
4/8	939—1009	0,52	2,25	19	73	Klart	3,0	16	27	0,14
4/8	1249—1119	0,49	1,47	18	66	Klart	3,0	18	27	0,17
5/8	930—950	0,61	2,17	19	70	Kl.(föreg.n.regn)1	16	50	50	0,21
6/8	915—930	0,55	1,24	18	78	Kl.(föreg.n.regn)1	16	62	62	0,26
6/8	1240—1255	0,56	1,77	21	74	Kl.(föreg.n.regn)2	18	100	—	0,25
7/8	931—1001	0,55	2,50	18	69	Klart	0,8	17	18	0,30
8/8	938—959	0,54	1,37	18	65	Nästan kl.	0,1	16	43	0,20
8/8	1216—1231	0,52	1,27	20	66	Klart	0,3	19	90	0,26
8/8	1221—1236	0,52	1,65	20	66	Klart	0,3	19	86	0,63

Tab. 17. (Fig. 17.) Hur barrns ömsesidiga beskuggning återverkar på assimilationen och ljuskravet. Gran. 5 vol.-% CO₂; temp. 20°. Ljusstyrkan 16 (metalltrådslampa) = omkring 10 % solljus.

Vergleich der Assimilationsintensität eines nicht entblätterten und eines bis auf zwei einfache Reihen von Nadeln entblätterten Fichtenzweiges. CO₂-Gehalt 5 %, Temperatur 20° C. Die relative Lichtstärke 16 entspricht etwa 10 % Sonnenlicht.

Relativ ljusstyrka Relative Lichtstärke	Ass. CO ₂ pr tim. och gr. friskv. CO ₂ -Verbrauch pro Stunde mg/g		Relativ ljusstyrka Relative Lichtstärke	Ass. CO ₂ pr tim. och gr. friskv. CO ₂ -Verbrauch pro Stunde mg/g	
	Kvist med alla barr nicht entblättert	Kvist med 1 barrad på var sida entblättert bis auf eine Nadelreihe auf jeder Seite		Kvist med alla barr nicht entblättert	Kvist med 1 barrad på var sida entblättert bis auf eine Nadelreihe auf jeder Seite
7,7	—	1,37	11,7	1,71	—
6,8	0,77	—	18,5	—	2,63
10,4	—	2,19	15,8	2,03	—
10,1	1,33	—	23,4	—	2,61
13,6	—	2,53	20,8	2,42	—

LITTERATURFÖRTECKNING.

- ANDERSSON, GUNNAR & HESSELMAN, HENRIK, 1907, Vegetation och flora i Hamra kronopark. — Medd. fr. Stat. Skogsförs. anst. s. 35.
- BLACKMAN, F. F., 1905, Optima and limiting factors. — Ann. of Bot. 19. s. 281.
- , and MATTHAEI, GABRIELLE, 1905, A Quantitative study of Carbon-dioxide assimilation and leaf-temperature in natural illumination. — Proc. Roy. Soc. of London. 76, s. 402.
- BOYSEN JENSEN, P., 1918, Studies on the production of matter in light and shadow-plants. — Bot. Tidskrift, Köpenhamn. 36, s. 219.
- , 1921 Studier over stofproduktion i skov. — Dansk Skovforenings Tidsskrift s. 305.
- BRIGGS AND SHANTZ, 1916, Hourly transp. rate etc. — Journ. of Agric. Res. 5. s. 583.
- BROWN, H. T. and ESCOMBE, F., 1905, Researches on some of the physiological processes of green leaves. — Proc. Roy. Soc. London 76, s. 29.
- CRIBBS, J. E., 1919, Ecology of *Tilia americana*. — Bot. Gaz. 68, s. 262.
- , 1921. Ecology of *Tilia americana*. II. Comparative studies of the foliar transpiring power. — Bot. Gaz. 71., s. 289.
- FRIEDRICH, JOSEF, 1897, Über den Einfluss der Witterung auf den Baumzuwachs. — Mitt. aus d. forstliche Versuchswesen Österreichs XXII.
- GRADMAN, HANS, 1923, Die Windschutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen. — Jahrb. f. wiss. Bot. 62. 449.
- GROOM, 1910, Remarks on the oecology of *Coniferae*. — Ann. of Bot. 24, s. 241.
- HAGEN, FRITZ, 1916, Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. — Diss. Berlin, Verl. Borntraeger.
- HAMBERG, H. E., 1908, Molnighet och solsken på den skandinaviska halvön. — Bih. I till Meteor. iakt. i Sverige. 50.
- HARDER, RICHARD, 1923, Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes beim Gaswechsel der Pflanzen. — Ber. d. d. Bot. Ges. 41. s. 194.
- HESSELMAN, HENRIK, 1904, a, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. — Beih. Bot. Centralbl. 17 s. 311.
- , 1904 b, Om tallens höjdtillväxt och skottbildning sommarne 1900—1903. — Medd. fr. Stat. Skogsförs.anst.Skogsvårdsf. tidskr. Häft. 2, s. 25.
- , 1904 c, Om tallens diametertillväxt under de sista tio åren. — Medd. fr. Stat. Skogsförs. anst.Skogsvårdsf. tidskr. Häft. 1, s. 45.
- , 1913, Referat av GUNNAR ANDERSSON och SELIM BIRGER: Den Norrländska florans geografiska fördelning etc. — Svensk. bot. tidskr. 7. s. 313.
- , 1917, Om skogsbeståndens roll vid moränlidernas försumpning — Skogsvårdsf. tidskr. 15. Bil. s. 28.
- HENRICI, MARGUERITE, 1918, Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. — Diss. Basel 1918.
- , 1921, Zweigipfelige Assimilationskurven. — Verhandl. d. Nat. forsch. Ges. in Basel 32, s. 107.
- HOEHNEL, v., 1879, Über d. Wasserverbrauchsmengen unserer Forstbäume. — Forsch. aus d. Gebiet d. Agriculturphysik. 2, 3. 398.
- , 1881, Über d. Wasserverbrauch d. Holzgewächse. — Dito 4. s. 435.
- ILJIN, W. S., 1915, Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhange mit der Veränderung des Osmotischen Druckes. — Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. 32.
- , 1922, Über den Einfluss des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. — Jahrb. f. wiss. Bot. 61, 3. 670.
- , 1923, Der Einfluss des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen. — Flora, 16, (NF) 360.
- JOHANSSON, NILS, 1924, Zur Kenntnis der Kohlensäureassimilation einiger Farne. — Sv. Bot. Tidskr. 17 s. 215.
- KOSTYTSCHEW, S., 1922, Studien über Photosynthese. IV. Die CO₂-Ass. der Leguminosen. — Ber. d. d. Bot. Ges. 40. 3. 112.

- MAXIMOW, U. A. and KRASNOSSELSKY-MAXIMOW T. A., 1924, Wilting of Plants in its Connection with drought resistance. — *The Journal of Ecology*. Vol. XII s. 95.
- KRAUS, G. Über die Wasserverteilung in der Pflanze: III. Die tägliche Schwellungsperiode der Pflanzen. *Abhandlungen d. Natforsch. Ges. zu Halle Bd XV. Ref. av FRIEDRICH 1897* Über den Einfluss der Witterung auf den Baumzuwachs. — *Mitt. aus d. forstl. Versuchswesen Österreichs*.
- LLOYD, F. E., 1908., *Physiology of stomata*. — *Carnegie Inst. of Washington. Publ.* 82, s. 142.
- LUNDEGÅRDH, HENRIK, 1922 a, Beiträge zur Kenntnis der theoretischen und praktischen Grundlagen der Kohlensäuredüngung 1. — *Angew. Bot.* IV s. 120.
- , 1922 b, Neue Apparate zur Analyse des Kohlensäuregehalts der Luft. — *Biochem. Zeitschr.* 131, s. 109.
- MAHLERT, ADOLF, 1885, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie des Laubblattes der Coniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. — *Bot. Centralbl.* 24, s. 54.
- MATTHAEI, GABRIELLE, 1905, Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. — *Philosoph. transactions of the Roy. Soc. of London* 197, s. 47.
- MAXIMOW, N. A., 1923, Physiologisch-Ökologische Untersuchungen über die Dürreerestigung der Xerophyten. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* 72, s. 128—144.
- MISCHKE, KARL, 1890, Beobachtungen über das Dickenwachstum der *Coniferen*. — *Bot. Centralbl.* 44, s. 39.
- MONTFORT, D., 1918, Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. — *Zeitschr. f. Bot.* 10, s. 257.
- NEGER, F. W. und FUCHS, J., 1915, Untersuchungen über den Nadelfall der Coniferen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.* 55 s. 608.
- RENNER, O., 1910, Beiträge zur Physik der Transpiration. — *Flora* 100, s. 451.
- ROSING, M., 1908, Der Zucker- und Stärkegehalt in den Schliesszellen offener und geschlossener Spaltöffnungen. — *Ber. d. d. Bot. Ges.* 26.
- SCHIMPER, A. F., 1898, *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Jena.
- STEINBERGER, ANNA LUISE, 1922, Über Regulation des osmotischen Wertes in den Schliesszellen von Luft und Vasserspalten. — *Biol. Centralbl.* 42, 3. 405—419.
- STOCKER, OTTO, 1923, Die Transpiration und Wasserökologie Nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. — *Zeitschr. f. Bot.* 15, s. 1—41.
- STÅLFELT, M. G., 1920, Ljuset i fruktträdkronorna. — *Sverg. Pomol. För. Årsskrift* s. 125.
- , 1921, Till kändedom om förhållandet mellan solbladens och skuggbladens kolhydratsproduktion. — *Medd. f. Stat. Skogsförs.anst.* 5, s. 221.
- , 1923, Om skogsträdens kolsyreassimilation och dess betydelse för produktionen. — *Skogsvårdsf. Tidskr.* s. 282.
- URSPRUNG, A., 1917, Über die Stärkebildung im Spektrum. — *Ber. d. d. bot. Ges.* 35. s. 44.
- VOLKENS, G., 1912, *Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen*. — Berlin 1912.
- WALLÉN, AXEL, 1917, Om temperatursens och nederbördens inverkan på granens och tallens höjd- och radietillväxt å Stammnäs kronopark 1890—1914. — *Festskriften för Skogshögsk.* 1917.
- WARBURG, OTTO, 1919, Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen. — *Biochem. Zeitschr.* 100, s. 230—270.
- VARGA, OSCAR, 1911, Beiträge zur Kenntnis der Beziehungen des Lichtes und der Temperatur zum Laubfall. — *Österr. bot. Zeitschr.* 61. s. 74.
- WEBER, FRIEDL., 1923, Zur Pysiologie der Spaltöffnungsbewegung. — *Österr. Bot. Zeitschr.* 72, s. 43.
- WIGGANS, R. G., 1921, Variations in the osmotic concentrations in the guard cells during the opening and closing of stomata. — *Amer. Journ. of Bot.* 8, s. 30.
- WILLSTÄTTER, R. und STOLL, A. 1918, *Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure*. — Berlin.
- ANGSTRÖM, ANDERS, 1924, *Studier av Sveriges strålningsklimat*. — *Ymer.* s. 1.

RESÜMEE.

Untersuchungen zur Ökologie der Kohlensäureassimilation der Nadelbäume.

In einer früheren Arbeit (1921) habe ich in diesen Mitteilungen eine Untersuchung veröffentlicht unter anderem über die Lichtkurve der Kohlensäureassimilation von Kiefer und Fichte sowie über den Einfluss gewisser ökologischer Faktoren auf die Gestalt dieser Kurven d. h. auf die Werte der ökologischen Assimilationsgrösse. Zu den genannten Versuchen wurden ausschliesslich diesjährige Nadeln oder solche des letzten Jahres verwendet; da diese sich in gewisser Hinsicht anders verhalten als die älteren Nadeln, so habe ich auch letztere bei der weiteren Fortsetzung der Arbeit untersucht. Im Zusammenhang damit habe ich auch einige ökologische Faktoren und Erscheinungen studiert, von denen man erwarten könnte, dass sie in einer Beziehung zum Kohlenhydrathaushalt der beiden Baumarten stehen oder ihn beeinflussen.

KAP. I. Die ökologischen Bedingungen der Kohlensäureassimilation.

1. **Der Kohlensäurebedarf.** Fig. 1. zeigt, dass Nadelbäume ebenso wie andere in dieser Hinsicht geprüfte Pflanzen bedeutend grössere Kohlensäuregehalte auszubeuten vermögen als die normal in der Atmosphäre vorkommenden.

Die Deckung des Kohlensäurebedarfs wird jedoch sehr dadurch erschwert, dass die Spaltöffnungen eine längere oder kürzere Zeit während des Tages geschlossen sind, und die Diffusion somit verhindert ist. Während des regenreichen Sommers 1923 wurden einige Messungen der Öffnungsweite und deren Variation während des Tages ausgeführt. Derartige Messungen an Koniferennadeln sind mit vielen experimentellen Schwierigkeiten verbunden. Nachdem ich eine passende Modifikation der Infiltrationsmethode MOLISCHS gefunden hatte, gelang es mir jedoch schätzungsweise den Grad der Öffnung festzustellen. Die gewöhnliche Methode — Benetzung einer Blattfläche mit einer leichtbeweglichen und leichteindringenden Flüssigkeit — ist unbrauchbar für Koniferen. Es kann natürlich eine Infiltration zustande kommen, aber es ist unmöglich den infiltrierten Teil der Nadel von dem nicht infiltrierten zu unterscheiden. Dies gelingt aber, wenn man Nadeln der jüngeren Jahrgänge verwendet und die Infiltration so ausführt, dass man die Nadeln langsam in eine enge mit Äther gefüllte Glasröhre einführt. Betrachtet man dann die Nadel durch die Ätherschicht und die Glaswand hindurch, so erscheinen die infiltrierten

Partien scharf abgegrenzt. Es ist sehr wichtig, die Nadeln langsam in die Flüssigkeit zu senken, so dass die Interzellulargase herausdringen können (STÄLFELT 1916).

Die Versuchsserien wurden an der Versuchsstation Kulbäcksliden in Västerbotten ausgeführt. Sie sind eigentlich nur als Stichproben zu betrachten, da ich keine Gelegenheit hatte, eine umfassende Untersuchung mittels der besprochenen Methode zu machen.

In Figur 2 sind Messungen wiedergegeben, ausgeführt an einem sonnigen Tag. Es herrschte kein Wassermangel im Boden, da einige Regentage vorausgegangen waren. Wegen der grossen Öffnungsweite und der relativ kurzen Öffnungszeit gehört die Kurve zu dem »Schönwettertypus« wie ihn FRIEDL WEBER definiert (1923). Ein Beispiel für seinen »Schlechtwettertypus« zeigt Fig. 3; diese Werte wurden an einem bewölkten Tag erhalten.

Ich habe schon früher (1921 Seite 267) auf die starken Variationen der Öffnungsweite und der Öffnungszeit der Spaltöffnungen hingewiesen, die sich normalerweise bei den Koniferennadeln geltend machen und die wechselnde Assimilationsgrösse verursachen. Dieses Verhältnis habe ich während des weiteren Verlaufs der Arbeit studiert. Die starken Schwankungen der Spaltöffnungsweite sind es hauptsächlich, die direkt die weitgehenden Veränderungen der Assimilationstätigkeit veranlassen. Die Spaltöffnungsweite selbst wird durch die schwankende Wasserabgabe und die Wasserzufuhr bestimmt.

Macht man Assimilationsversuche zu verschiedenen Tageszeiten und bei einer bestimmten hohen Lichtstärke (über 50 % Sonnenlicht, bei normalem Kohlensäuregehalt der Luft!), so steigen die Werte bis zu einem Maximum, um dann zu fallen. Die Assimilation ist am stärksten ungefähr 11 Uhr vormittags. Bisweilen erhält man eine bis 4 Stunden dauernde maximale Assimilation (von 10—2 Uhr); dies tritt jedoch nur dann ein, wenn die vorhergegangene Nacht regenreich und der Himmel am Morgen bedeckt war und erst zwischen 8—9 Uhr heiter wurde. Ist dagegen morgens das Wetter heiter, so wird die Periode der maximalen Assimilation kürzer und nach einigen Tagen ohne Regen ist sie schon so kurz, dass es nicht mehr gelingt, eine maximale Assimilation zu erhalten. Bei fortgesetzter Trockenheit sinken die Assimilationswerte von Tag zu Tag und die Assimilationszeit pro Tag wird kürzer.

2. Die Transpiration. Die Transpiration folgt in der Hauptsache der Intensität der Sonnenstrahlung und der Temperatur (vergl. BRIGGS und SCHANTZ 1916).

Die Figg. 4 und 5 illustrieren einige Versuche, die im Sommer 1923 in Kulbäcksliden, Västerbotten, angestellt wurden und die Abhängigkeit der Transpiration von der Sonnenstrahlung und der Temperatur bei den gewählten Versuchsbedingungen veranschaulichen.

Während der Zeit, in der die Versuche ausgeführt wurden, regnete es ab und zu; es ist also anzunehmen, dass der Wassergehalt des Bodens ausreichend war. Als Material dienten abgeschnittene Zweige. Jeder Versuch dauerte etwa 5 Minuten.

Die Methodik bestand im übrigen darin, dass der zu untersuchende Zweig in eine Glaskammer gesteckt wurde, deren Feuchtigkeitsgehalt nach Taupunktbestimmungen vor und nach der Transpirationszeit berechnet wurde. In der Kammer fand sich auch ein kleiner elektrischer Ventilator zur Mischung der Luft

vor der Bestimmung des Taupunkts. Die Temperatur wurde mittels eines in der Kammer liegenden Thermometers bestimmt und mit Hilfe der Lichtzufuhr geregelt.

Die Versuche zeigen eine auffallend kräftige Transpirationssteigerung wenn die Temperatur 10° — 12° überschreitet. Die Transpirationswerte der Fichte und Kiefer müssen also weitgehende Veränderungen erleiden infolge der starken Licht- und Temperaturvariationen, die täglich während der Vegetationsperiode stattfinden, vor allem durch den Wechsel zwischen diffusem Himmelslicht und direkter Sonnenbestrahlung. In Anbetracht dieses Wechsels und dessen Einfluss auf die Transpiration kann man gewissermassen die starken Schwankungen verstehen, die die Bewegungen der Spaltöffnungen und die Länge der Öffnungsperioden kennzeichnen. Hierin hat man auch die Erklärung zu suchen zu den scharf hervortretenden Schwankungen in der photosynthetischen Tätigkeit der Nadeln.

Die plötzliche Transpirationserhöhung, die die Nadeln zeigen, wenn die Temperatur bis zu 25° — 30° und darüber steigt, kann natürlich nicht lange anhalten. Die Wasserzufuhr von den Wurzeln und vom Stamm her ist wahrscheinlich weit geringer als der durch die Tagestranspiration der Nadeln verursachte Wasserverlust (MAXIMOW 1923, LJUN 1923). Je stärker die Tagestranspiration ist, desto schneller geben die Nadeln ihren in der vorhergegangenen Nacht angesammelten Wasservorrat ab, und desto früher müssen sich die Spaltöffnungen schliessen.

3. **Die Temperatur.** Ich habe in einer früheren Arbeit (schwedisch) Temperaturkoeffizienten für die Assimilation und Atmung der Kiefer und der Fichte veröffentlicht (STÄLFELT 1923 Seite 284, 285). Die Assimilationskoeffizienten gelten jedoch nur für Versuchsserien mit einer Lichtstärke von etwa 10 % Sonnenlicht (Metalldrahtlampe) und 5 Volumprozent CO_2 .

KAP. II. Ökologische Werte der Beziehung Licht-Assimilation.

I. Versuchsmethodik.

Zur quantitativen Bestimmung der Kohlensäureassimilation habe ich mich derselben Methode bedient wie die in diesen Mitteilungen 1921 Seite 243 beschriebene. Für das Weitere sei auf die Beschreibung LUNDEGÅRDHS verwiesen (1922).

Die Assimilationswerte sind korrigiert mit Hinsicht auf die während des Versuches entstehenden Veränderungen im Kohlensäuregehalt; für die Temperaturvariationen sind jedoch jetzt keine Korrekturen eingeführt. Fürs erste kennt man nicht die erforderlichen Temperaturkoeffizienten der Assimilation bei Fichte und Kiefer, fürs andere dürfte Lage und Form der Kurven durch diese Korrekturen wahrscheinlich nicht erwähnenswert geändert werden (STÄLFELT 1921 S. 245).

Was die Atmung des Versuchsobjekts und ihre eventuellen Veränderungen während des Versuches angeht, bin ich zu dem Schluss gekommen, dass weiterhin kaum ein Grund, vorhanden ist in ihr eine Fehlerquelle zu sehen. Die

assimilierenden Parenchymzellen leiden ja an einem dauernden Kohlensäuremangel und können aus diesem Grund die Photosynthese nahezu proportional dem Kohlensäuregehalt steigern, bis dieser Werte erreicht, die den normalen Kohlensäuregehalt der Luft bedeutend übersteigen (vergl. HENRICI 1918, S. 90, LUNDEGÄRDH 1922, S. 124, WARBURG 1919, S. 252). Da also normalerweise ein bedeutender Kohlensäuremangel herrscht, müssen die durch die Atmung gebildeten geringen Mengen Kohlensäure wieder assimiliert werden. Dies gilt wenigstens für Temperaturen unter etwa $+27^{\circ}$. Wird diese Temperatur überschritten, so kann vielleicht die Atmung allzu hohe Werte erreichen, während gleichzeitig das Assimilationsvermögen verringert wird (STÄLFELT 1923).

2. Die zu bestimmenden Werte.

Könnte man im Lauf eines Tages zu verschiedenen Zeitpunkten die Lichtkurven für die Assimilation bei einer Pflanze untersuchen, würde man nach aller Wahrscheinlichkeit für die verschiedenen Fälle verschiedene Assimilationskurven erhalten, von denen eine jede die Assimilationsbedingungen des entsprechenden Zeitpunktes widerspiegelte. So würde die Versuchsserie, ausgeführt am frühen Morgen gleich nachdem die Spaltöffnungen sich zu öffnen beginnen, vielleicht als Resultat eine Kurve ergeben wie beispielsweise a in Fig. 6; einige Stunden später, wenn die Schliesszellen sich weiter von einander getrennt haben, würde man die Kurve b erhalten und schliesslich, wenn die Spaltöffnungsweite ihr Maximum erreicht hat, die Kurve c. Die Assimilationssteigerung, die das Öffnen der Spaltöffnungen mit sich führt, entspricht deshalb einer unendlichen Menge von Kurven, die unter c liegen.

Von allen diesen Kurven interessieren uns jedoch hauptsächlich die oberen, d. h. die Werte, die das höchste Leistungsvermögen der Pflanze angeben. Die Feststellung der oberen Grenze der Assimilationsgrösse sollte also das Ziel der Untersuchungen sein.

3. Die Gestalt der Kurven.

a. *Die Variationen der Werte.*

Will man die ökologische Lichtkurve der Assimilation während der höchsten natürlichen Kohlensäurezufuhr bestimmen, d. h. wenn die Spaltöffnungsweite ihr Maximum erreicht hat, so zeigt sich, dass dies praktisch unausführbar ist. Die Öffnungsweite kann nämlich nicht genau bestimmt werden, und ihr Maximum wird nur selten erreicht.

Bei meinen Versuchen habe ich mich aus diesem Grund auf solche Zeitpunkte beschränkt, bei welchen man mit Kenntnis der periodischen Bewegungen der Schliesszellen und ihrer Abhängigkeit von der Wasserbilanz die höchste Assimilationsintensität im Lauf des Tages erwarten durfte. Die Versuche sind frühestens um 9 Uhr vormittags, spätestens um 2 Uhr nachmittags ausgeführt worden, je nach der Witterung, und nur an solchen Tagen, wo die Wasserzufuhr einigermassen gut war. Dass dennoch die Bedingungen für die Dif-

fusion der Kohlensäure unter diesen Voraussetzungen sehr bedeutend variieren, versteht sich von selbst, da, wie ich vorhin erwähnt habe, die Öffnungsweite und die Öffnungszeit der Spaltöffnungen von einem Tag zum andern und während ein und desselben Tages schwankt.

Die Werte, die man erhält, entsprechen deshalb verschiedenen Öffnungsflächen und müssen aus diesem Grund eine grosse Streuung zeigen, wenn man sie graphisch zusammenführt. Zusammen geben sie jedoch eine Vorstellung von der Grösse der Photosynthese unter den günstigsten Bedingungen des Tages. Der günstigsten Konstellation der zufällig schwankenden Bedingungen entsprechen die höchsten Werte. Diese geben demnach die obere Grenze der Assimilation bei den betreffenden Lichtstärken an. Ihre Anzahl in den Figuren ist aber zu gering, als dass man sie durch eine Kurve ausgleichen könnte.

Zu diesen Variationen der Assimilationsintensität infolge Änderungen der Diffusionsverhältnisse der Kohlensäure gesellen sich ausserdem andere, deren Mechanismus man noch nicht durchschauen kann. Derartige Variationen erzeugt die Lufttemperatur. Tage mit hoher Schattentemperatur zeigten in der Regel niedrigere Assimilationswerte, während andererseits Tage mit niedriger Schattentemperatur die höchsten Werte ergaben. Dies soll Fig. 8 veranschaulichen, wo die Schattentemperatur in Graden neben den Assimilationswerten angegeben ist. Möglicherweise ist der Zusammenhang nur ein sekundärer, durch Veränderungen in der Transpiration und der Spaltöffnungsweite vermittelt (vergl. HENRICI 1918 Seite 87 und 1921 S. 14).

Hierher gehört auch derjenige Faktor, der bei höheren Lichtstärken die Assimilation herabsetzt. Dieser kann in den Figg. 7—16 beobachtet werden bei Lichtintensitäten, die über den Stärkegraden 30—50 % liegen (100 % = maximale Bestrahlung von wolkenfreiem Himmel 12 Uhr Mittags im Juli). Die Erscheinung gehört wohl zusammen mit vorher bekannten ähnlichen Fällen (BLACKMAN und MATTHAEI 1905 S. 412, 440; URSPRUNG 1917 S. 57; HENRICI 1921; JOHANSSON 1923).

b. *Der allgemeine Verlauf der Kurven.*

Eine ähnliche Beziehung zwischen Photosynthese und Lichtgenuss wie das früher für die jüngsten Nadeln der Kiefer und Fichte festgestellte (STÄLFELT 1921), gilt auch für die Assimilationskurven der etwas älteren Nadeln (Fig. 7—9). Bei einjährigen Fichtennadeln (Fig. 9) und ein- bis zweijährigen Kiefernadeln (Fig. 7, 8) steigt die Assimilation mit steigender Lichtstärke und erreicht kaum ihre maximalen Werte in vollem Sonnenlicht. Bei noch älteren Nadeln hört die Steigerung schon bei 30 % Licht auf, und die Assimilation hält sich weiterhin konstant oder sinkt (Fig. 10—16). Dies gilt für Mittelkurven,¹ die durch die angegebenen Werte gezogen werden können. Da alle Versuche an den für die Assimilation günstigsten Tagen und während der günstigsten Stunden ausgeführt wurden, stellen solche Mittelkurven die kräftigste Assimilation dar, die die Bäume für einige Zeit erreichen können. Sie geben jedoch kein Bild von der grössten Assimilationstätigkeit, die überhaupt bei den in Frage stehenden Objekten vorkommt, wie ich oben hervorgehoben habe.

¹ In der Figur nicht gezeichnet.

c. *Über den hohen Lichtbedarf der Nadeln.*

Die Abweichung von anderen bekannten Fällen, die die Assimilationskurve der Nadeln zeigt, dadurch dass auch die höheren Werte des Tageslichtes positiv auf sie einwirken, dürfte ihren Grund teils in dem geringen Chlorophyllgehalt haben, teils in der gegenseitigen Beschattung der Nadeln während der Exposition.

Von mir ausgeführte Chlorophyllanalysen zeigen nämlich, dass der Chlorophyllgehalt, auf das Frischgewicht der Nadeln bezogen, nur ungefähr die Hälfte desjenigen der Laubbäume ausmacht (Fig. 24, Tab. 3). Die Folge der Chlorophyllarmut ist ein erhöhter Lichtbedarf. Es kann nämlich eine gewisse Energiemenge in der gleichen Zeiteinheit absorbiert werden entweder durch eine grössere Chlorophyllmenge bei schwächerer Belichtung oder durch eine kleinere Menge bei reichlicher Belichtung.

Die gegenseitige Beschattung der Nadeln erhöht auch ihren Lichtbedarf. Bei zunehmender Lichtstärke erreichen natürlich zuerst die am stärksten belichteten Nadelpartien ihr Assimilationsmaximum, bei weiterer Steigerung der Belichtung auch die beschatteten Nadelteile. Dass dies wirklich der Fall ist, habe ich festgestellt durch einen Vergleich zwischen Assimilationskurven von mit Nadeln vollbesetzten Zweigen und solchen, an denen die Nadeln bis auf zwei Reihen — auf jeder Seite eine — abgepflückt waren.

Die Versuche sind mit WARBURGS (1919) Assimilationsapparat ausgeführt worden bei einer Lichtstärke (Metalldrahtlampe) etwa 0—15 % Sonnenlicht entsprechend, bei 20° C und mit 5 Volumprozent Kohlensäure. (Fig. 17, Tab. 17.)

d. *Einfluss des Alters auf das Assimilationsvermögen und die Lichtempfindlichkeit der Nadeln.*

Die Fichte. Bei einem Vergleich zwischen dem Assimilationsvermögen der verschiedenen alten Nadeln muss man den Typus der Lichtkurve von den quantitativen Werten unterscheiden. Überblickt man das in den Figg. 9—16 zum Ausdruck kommende Assimilationsvermögen der Fichtennadeln, so erhält man den Eindruck, dass dieses mit zunehmendem Alter sinkt. Dies ist jedoch zum grossen Teil nur scheinbar der Fall, da die Werte pro g Frischgewicht berechnet sind. Infolgedessen ergaben die älteren und relativ schwereren Nadeln niedrigere Werte als die jüngeren. Berechnet man die Werte pro Nadel, so wird die Reihenfolge eine andere. Dazu ist erforderlich, dass man das Verhältnis zwischen Gewicht und Anzahl Nadeln kennt. Ich habe auch derartige Messungen ausgeführt.

Es wurden Zweige von den Versuchsfichten eingesammelt, deren Hauptachse mit ein- bis siebenjährigen Nadeln besetzt war. Diese wurden abgepflückt, gerechnet und gewogen: das Frischgewicht wurde sogleich nach dem Abpflücken bestimmt, und, nachdem die Nadeln bei Zimmertemperatur einige Monate getrocknet waren, wurde auch ihr Trockengewicht festgestellt. Solche Messungen wurden an zwei Bäumen ausgeführt, von dem einen 3 und von dem anderen 5 Zweige. Die erhaltenen Werte finden sich in den Figg. 18 und 19 und sind also Mittelwerte für bezw. 3 und 5 Internodien.

Man kann sogleich feststellen, dass das Trockengewicht der Nadeln mit dem Alter ganz regelmässig zunimmt. Das Trockengewicht macht etwa 50 % des Frischgewichtes aus, und sein Wert steigt während der 6 ersten Jahre

um ungefähr 3 pro Jahr. Die Trockensubstanz der 6-jährigen Nadeln ist infolgedessen 20 % höher als die der jüngsten Nadeln.

Gleichzeitig mit der relativen Zunahme des Trockengewichts steigt das absolute Frischgewicht, wie aus den Figuren ersichtlich ist. Das Frischgewicht der 6-jährigen Nadeln ist beinahe doppelt so hoch wie das der 1-jährigen.

In Figur 20 sind die beiden Vergleichsmethoden geprüft und die Werte zusammengeführt. Die verwendeten Assimilationswerte sind diejenigen, die aus den Kurven (Figg. 9—16) bei einer Lichtstärke von 30 % herausgelesen werden können. Diese Lichtstärke wurde gewählt, weil das diffuse Tageslicht ihr gewöhnlich entspricht oder etwas schwächer ist (vergl. S. 194). Die Assimilationswerte der jüngsten Nadeln stammen aus meiner früheren Untersuchung.

Die Assimilation pro 100 Nadeln ist in Tabelle 1 (S. 216) berechnet.

Die 3- und 4-jährigen Nadeln (vom Jahr 1919 und 1918) zeigen bei einer Lichtstärke von 30 % eine relative Abnahme des Assimilationsvermögens. Sieht man von dieser Senkung ab, so zeichnen sich die Kurven in Fig. 20 durch einen im allgemeinen ziemlich regelmässigen Verlauf aus. Das Assimilationsvermögen steigt während der ersten Jahre um späterhin zu sinken. Die Steigerung erreicht ihren Höhepunkt schon nach 2 Jahren, wenn die Werte auf das Gewicht der Nadeln, jedoch erst nach 5 Jahren wenn sie auf die Anzahl bezogen werden. Die letztere Berechnungsweise gibt uns eine Auffassung des Produktionsvermögens der Nadel und des Jahrestriebes. Auf gleiche Weise ist in Fig. 21 ein Vergleich des Produktionsvermögens der Nadeln bei einer Lichtstärke von 100 % dargestellt. Die ausgezogene Linie zeigt die durchschnittliche Grösse der Assimilation, berechnet pro g, nach den Figg. 9—16 geschätzt.

Bei einer Lichtstärke von 100 % ist der Zusammenhang zwischen Alter der Nadeln und Assimilationsintensität in gewisser Hinsicht ein anderer als bei einer Lichtstärke von 30 %. Die Assimilation pro Nadel steigt langsamer während der 5 ersten Jahre und sinkt nachher schneller. Es ist aber andererseits wichtig festzustellen, dass die Kurventypen darin übereinstimmen, dass in beiden Fällen die Assimilation ihren Höhepunkt bei den 5-jährigen Nadeln erreicht.

Wird das Assimilationsvermögen auf eine bestimmte Anzahl Nadeln berechnet, so hat man auch die Möglichkeit, den Einfluss des Alters der Nadeln auf die Lichtempfindlichkeit der Assimilation zu bestimmen.

Ein Bild dieser Beziehung kann man erhalten, wenn man die Assimilationswerte für 100 Nadeln bei den Lichtstärken 30 % und 100 % zusammenstellt (Fig. 22). Die so erhaltenen Werte zeigen wenigstens in grossen Zügen die Veränderungen in der Lichtempfindlichkeit mit dem Alter des assimilierenden Organs.

Scheiden wir die sich etwas abweichend verhaltenden zweijährigen Nadeln aus, so zeigt Fig. 22 im übrigen eine ziemlich regelmässige Verschiebung der Lichtempfindlichkeit der einzelnen Nadeln oder Jahrestriebe. Der Winkel zwischen den beiden Schenkeln, die die Kurve bilden, wird mit dem Alter der Nadeln kleiner und kleiner. Bei den Lichtstärken von 0—30 % nimmt die Lichtempfindlichkeit von Jahr zu Jahr zu, bis die Nadel das fünfte Lebensjahr erreicht hat, dann setzt ein Sinken ein. Bei den höheren Lichtstärken von 30—100 % nimmt die positive Lichtempfindlichkeit schon bei der einjährigen

Nadel ab und wird bei der fünfjährigen durch eine zunehmende negative ersetzt.

Die Lichtempfindlichkeit und das Assimilationsvermögen verändern sich also im Lauf der Jahre derart, dass die Nadeln mehr und mehr den Charakter von Schattenblättern annehmen.

Die Kiefer. Auch für die Kiefer wurde das Frischgewicht pro Nadel an den Hauptsprossen der Zweige bestimmt. An 4 Zweigen der Versuchskiefer wurden 100 Nadeln von einem jeden Spross abgepflückt und gewogen. Die Mittelwerte sind in Tabelle 2 (S. 219) zusammengestellt. Diese Tabelle enthält auch die Assimilationswerte bei den Lichtstärken 30 % und 100 % auf 10 Nadeln berechnet.

Figur 23 illustriert den Inhalt der Tabelle.

Übereinstimmend mit dem über die Fichte Gesagten, kann man für die Kiefer folgende Schlüsse betreffs der Veränderungen des Assimilationsvermögens und der Lichtempfindlichkeit der Nadeln im Lauf der Jahre ziehen.

1) Bei allen drei Jahrgängen von Nadeln ist das Assimilationsvermögen bei höheren Lichtstärken ungefähr gleich. Bei schwächeren Lichtstärken nimmt das Assimilationsvermögen mit steigendem Alter etwas zu. Es ist am grössten bei den ältesten Nadeln, d. h. den zweijährigen.

2) Wie bei den Fichtennadeln tritt bei den Kiefernadeln mit zunehmendem Alter eine wenn auch geringe Steigerung der Lichtempfindlichkeit ein.

3) Auch die Kiefernadeln nähern sich im Lauf der Jahre dem Schattenblatttypus.

KAP. V. Die Xeromorphie der Nadelbäume.

Die Untersuchungen haben unter anderem gezeigt,

dass die Assimilation bei den jüngeren Kiefern- und Fichtennadeln bei zunehmender Lichtstärke auch bei dem stärksten Tageslicht zunimmt;

dass das Assimilationsvermögen der einzelnen Nadeln im Lauf der Jahre zunimmt gleichzeitig mit dem Chlorophyllgehalt;

dass die fallenden Nadeln sich durch hohe Produktivität auszeichnen, das Fallen der Nadeln also nicht durch herabgesetztes Assimilationsvermögen verursacht wird und

dass sowohl Assimilationsvermögen als Chlorophyllgehalt geringer ist als im allgemeinen bei anderen Phanerogamen, gleichgültig ob die Assimilation auf das Gewicht oder die Fläche der assimilierenden Organe bezogen wird.

Diese Eigentümlichkeiten können in ursächlichen Zusammenhang gebracht werden mit dem xeromorphen Bau der Nadeln.

Die Frage nach der Entstehung und Bedeutung der Xeromorphie der Pflanzen erscheint seit den Untersuchungen der letzten Jahre in einem neuen Licht (vergl. MONTFORT 1918, MAXIMOW 1923, STOCKER 1923). Die Xeromorphie vieler Pflanzen scheint in der Hauptsache nicht mehr ihren Grund und ihre Bedeutung in der Transpiration und der Wasserzufuhr zu haben, sondern in dem Bedarf mechanischer Biegefestigkeit. Dies gilt besonders von wintergrünen Formen, die in dieser Hinsicht besonders hohe Anforderungen an den mechanischen Bau der Pflanze stellen. Die mechanische Stärke wird z. B. bei den Ericaceen

teils durch den kräftigeren Bau der Zellen, vor allem der Epidermis, teils durch die Nadelform der Blätter erreicht. Werden diese Erscheinungen als primäre angesehen, so ist die Herabsetzung der Transpiration pro g Frischgewicht und die Vergrößerung der Blattfläche eine Folge der Strukturveränderung (STOCKER 1923).

Nach Untersuchungen von HÖHNEL (1879) und GROOM (1910) erreicht die Transpiration der Nadelbäume trotz ihres xeromorphen Baues Werte, die von denen gleichaltriger Laubbäume nicht abweichen (Tab. 6). Die xeromorphe Struktur der Nadeln hat somit keine bemerkenswerte Herabsetzung des totalen Wasserverbrauchs des Baumes zur Folge.

Analog der von STOCKER 1923 näher ausgeführten Hypothese über die Xeromorphie der Ericaceen und gewisser anderer wintergrünen Pflanzen kann man sich die Ausbildung der Xeromorphie bei den Nadelbäumen wie folgt vorstellen: Ihre Eigenschaft als wintergrüne Bäume hat eine mechanische Verstärkung der Nadeln erfordert als Schutz gegen einige klimatische Faktoren, vor allem gegen die starken Winde. Dadurch wird ein Welken und Zerreißen der Blätter verhindert. Die mechanischen Veränderungen und besonders die Verstärkung der Epidermisschicht setzt die Transpiration (jedenfalls die kutikuläre) herab. Dies hat seinerseits die Bäume in den Stand gesetzt die Nadelmasse je nach der Wasserzufuhr zu vermehren. Dies konnte ganz automatisch geschehen, wenn man annimmt, dass das Fallen der ältesten Nadeln durch das Vermögen der Wurzel und des Stammes Wasser zu liefern bestimmt wird (vergl. S. 250).

Wenn die relative Transpiration der Nadeln sowie ihr Gesamtgewicht, Gesamtfläche und durchschnittliches Alter Veränderungen erlitten infolge der mechanischen Verstärkung, so musste auch der Assimilationsprozess davon betroffen werden. In dem Masse wie die Transpiration pro g Nadeln sinkt, wird auch die Aufnahme von Kohlensäure herabgesetzt, da ja beide von den Diffusionsmöglichkeiten in den Nadeln abhängen. In Fällen wie dem hier vorliegenden nimmt jedoch die Kohlensäureaufnahme relativ weniger ab als die Transpiration (RENNER 1910, GRADMANN 1923). Die Kohlensäureaufnahme eines Nadelbaumes wäre also grösser als die eines Laubbaumes vom selben Alter und mit derselben Transpiration. Eine genaue Prüfung dieses Verhältnisses wäre natürlich von grossem Interesse, es fehlen jedoch noch die nötigen Angaben dazu.

Wenn wir von dem ziemlich sicheren Schluss ausgehen, dass, mit Hinsicht auf die Diffusionsmöglichkeiten der Gase, ein Nadelbaum etwa ebenso viel Kohlensäure aufzunehmen vermag wie ein gleichaltriger Laubbaum, so sind die Assimilationsbedingungen bei den beiden Baumarten verschieden, indem sowohl Gewicht wie Fläche der Blattmasse bei dem Nadelbaume beträchtlich grösser ist (Tab. 6). Die in das Blatt hineindiffundierende Kohlensäure wird in der gesamten Nadelmasse eines Baumes von einer bedeutend grösseren Menge Zellen und Chloroplasten verarbeitet als in den Blättern des Laubbaumes. Die Chloroplasten der Nadeln erhalten ein jeder für sich relativ weniger Kohlensäure. Es wird dadurch ein geringerer Anspruch an ihr Assimilationsvermögen gestellt als bei den Laubbäumen. Wahrscheinlich müssen wir hierin die Hauptursache sehen dazu, dass Chlorophyllgehalt und Assimilationskurven der Nadelbäume von denen der Laubbäume abweichen: ein hoher Chlorophyllgehalt ist unnötig, da er durch die grosse Anzahl der Chloroplasten ersetzt wird. Die Armut an Pigment

ist ihrerseits teilweise Ursache, dass die Assimilations-Lichtkurve auch bei den höheren Lichtstärken eine Steigerung erfährt. Die Geschwindigkeit der Umsetzung bei der Photosynthese beruht nämlich u. a. auf der absorbierten Energie, und diese wird durch Lichtzufuhr und Chlorophyllgehalt bestimmt. Bei niedrigem Chlorophyllgehalt ist also relativ mehr Licht erforderlich zur Erreichung eines gewissen Produktionswertes.
