

# Untersuchungen zum Einfluß des Wetters auf die Photosynthese von Efeublättern im Winter

Ein Versuch im F-Praktikum Ökophysiologie  
an der FU-Berlin im WS 02/03  
von Katharina Stech und Jessica Schulze

## **Zusammenfassung**

Wir untersuchten im Rahmen des ökophysiologischen Praktikums den Einfluss verschiedener abiotischer Faktoren auf die Photosyntheseaktivität von Sonnen- und Schattenblättern einer *Hedera helix* Population. Mit Hilfe des PAM-Fluorometers bestimmten wir in definierten Zeitabständen die Elektronentransportrate und die Quantenausbeute, um eventuelle Reaktionen der unterschiedlich adaptierten Blätter auf die schwankenden Umweltbedingungen feststellen zu können. Es konnte hierbei gezeigt werden, dass Sonnenblätter sensibler auf Schwankungen reagieren und bei niedrigen Temperaturen sowie hohen Lichtintensitäten mehr Stress ausgesetzt sind als die Schattenblätter.

## **Einleitung**

Anders als zum Beispiel in den Tropen ist die Flora in unseren Breiten extrem schwankenden Umweltbedingungen ausgesetzt, welche durch die jahreszeitliche Periodik verursacht werden. Dieses stellt die Pflanzen vor besondere Anforderungen und setzt gewisse Anpassungen voraus, ohne die das Überleben der Pflanzen nicht möglich wäre.

Sinken die Temperaturen im Winter unter den Gefrierpunkt, können Pflanzen unter der sogenannten Frosttrocknis leiden. Es bilden sich zunächst Eiskristalle in den Interzellularen und Leitbündeln, da hier die Ionenkonzentration niedriger ist als in der Zelle. Die Eiskristalle setzen das Wasserpotential herab, was einen Ausstrom von Wasser aus der Zelle in die Interzellularen bewirkt. Durch das ausströmende Wasser erhöht sich die Ionenkonzentration in der Zelle weiter, was eine Gefrierpunktserniedrigung zur Folge hat. So bilden sich in der Pflanzenzelle auch bei Temperaturen weit unter 0° C keine Eiskristalle, welche das Absterben der Zelle durch stark eingeschränkten Stoffwechsel (aussetzende Enzymaktivität) zur Folge hätten. Bei Sonneneinstrahlung im Winter verstärkt sich der Wassermangel zusätzlich, da bei der Kälte der hydroaktive Stomataverschluß stark verzögert ist und somit viel Wasser über die Blätter verdunstet. Dieses kann nur ungenügend über die Wurzeln wiederaufgenommen werden, da zum einen der Boden gefroren und zum anderen der Transpirationsstrom durch Eiskristalle in den Leitbündeln gestört ist.

Zusätzlich zum Stress durch Wassermangel können hohe Lichtintensitäten die Aktivität der Photosynthese direkt einschränken (Lichtstress). Wenn die Energie des eingestrahlt Lichtes höher ist als der NADH- und ATP- Bedarf des Photosynthesestoffwechsels kann es zu einer vollständigen Reduktion der Komponenten des photosynthetischen Elektronentransportes kommen. Treffen zu viele Elektronen ein findet eine übermäßige Anregung von Photosystem 2 (PS II) statt. Dieses führt zu einer Anstauung von Plastohydrochinon und somit zu einer Schädigung des Photosyntheseapparates (Photoinhibition). Auch der Calvin-Zyklus kann sich limitierend auf die Photosynthese auswirken.

Die morphologischen Anpassungen an Sonnen- bzw. Schattenstandorte von Blättern machen sich in der Quantenausbeute bei unterschiedlichen Lichtintensitäten bemerkbar. Es vermögen nur solche Pflanzen zu überdauern, deren Photosynthese an die jeweils herrschenden Lichtverhältnisse angepasst ist. Im Schwachlicht sind die Schattenblätter überlegen. Sie besitzen Palisadenparenchym, welches ausreicht um die eingestrahlenen Lichtquanten zu absorbieren. Pro Granum finden sich bei den Schattenblättern wesentlich mehr Thylakoide und auch die Pigmentkollektive sind reichhaltiger mit Antennenpigmenten ausgestattet als bei Sonnenblättern. So kann ein Schattenblatt ein geringeres Angebot von Lichtquanten effektiver ausnutzen.

Manche Sonnenblätter besitzen ein mehrschichtiges Palisadenparenchym um das einfallende Starklicht zu absorbieren. Dank hoher  $\text{CO}_2$ - Assimilation können Sonnenblätter auch eine verstärkte Anlieferung von  $\text{NADH} + \text{H}^+$  und ATP aus den photochemischen Reaktionen in Kohlenstoff- Gewinn umsetzen.

Mithilfe eines PAM-Fluorometers kann man die Photosynthese anhand verschiedener Parameter, wie der relativen (Yield) und maximalen ( $F_v/F_m$ ) Quantenausbeute des Lichtes (PAR), sowie der photochemischen ( $q_P$ ) und nicht-photochemischen ( $q_N$ ) Fluoreszenzlöschungs-Koeffizienten im Photosystem 2 beobachten und analysieren werden. Die maximale Quantenausbeute beschreibt die Wahrscheinlichkeit, mit welcher ein absorbiertes Lichtquant photochemisch umgesetzt und ein Elektron in die Transportkette befördert wird.

## Material und Methoden

Als Versuchsobjekt wählten wir eine Efeu (*Hedera helix*) Population. *Hedera helix* ist eine nichtblühende, immergrüne mit Haftwurzeln kletternde Holzpflanze. Sie gehört zur Familie der *Araliaceae* und zur Ordnung der *Umbelliflorae*. Die untersuchte Population befindet sich neben dem Pflanzenphysiologischen Institut der FU. Es handelt sich zum größten Teil um Bodenbedecker. Wenige Triebe ranken an einigen Rhododendronbüschen hinauf. Durch diese wird die *Hedera helix* Population zum Teil von der Sonne abgeschirmt (Schattenblätter). Der andere Teil ist bei klarem Wetter der Sonne ausgesetzt (Sonnenblätter).

Wir untersuchten mit Hilfe eines PAM-Fluorometers an fünf aufeinanderfolgenden Tagen (13.01.2003-18.01.2003) die maximale Quantenausbeute von PS 2 ( $F_v/F_m$ ). Das Teaching-Pam Fluorometer arbeitet im „Saturation Pulse Modus“ und ist an einem Notebook zur Datenaufnahme- und Speicherung angeschlossen.

Um umfassende Informationen über die Lichtnutzungskapazität von Sonnen- und Schattenblättern in ihrem natürlichem Lebensraum bei unterschiedlichen Wetterbedingungen im Winter zu erhalten werden jeweils Vor- (ca.10.00 Uhr) und Nachmittags (ca. 13.00 Uhr) vier Sonnenblätter und vier Schattenblätter aus der Population entnommen. Bei jeder Blattentnahme werden die relative Luftfeuchtigkeit, sowie die Lichtintensität und die Temperatur mit Hilfe des Environment Meter von Peak Tech gemessen und dokumentiert. Um ein signifikantes Ergebnis zu erhalten wird bei jedem Blatt an drei unterschiedlichen Punkten die maximale Quantenausbeute bestimmt. Diese beschreibt die Wahrscheinlichkeit, mit welcher ein absorbiertes Lichtquant photochemisch umgesetzt und ein Elektron in die Transportkette befördert wird. Dazu wird das Blatt nach 10 min Dunkeladaptation mit der Oberseite nach unten durch einen Magneten auf dem Messkopf fixiert und mit Hilfe eines Sättigungspulses (M-Taste) der Fluoreszenzparameter  $F_v/F_m$  bestimmt. Bei normalen, ungestressten Kontrollblättern findet man  $F_v/F_m$  Werte von 0,75-0,85. Pro Messreihe wurden 8 Messungen durchgeführt: nach 10 min. Verdunklungszeit die erste Messung ( $t = 0$ ), anschließend nach 2, 5, 10, 30, 60, und 180 Minuten. In den Messpausen wurden die Blätter zwischen feuchtem Filterpapier im Dunkeln aufbewahrt.

Weiterhin wurde untersucht, ob sich jeweils die Ober- und Unterseite der Sonnen- und Schattenblätter in den Fluoreszenzparametern ( $F_v/F_m$ ) unterscheiden. Es wurden an einem sonnigen Tag je acht Sonnen- und Schattenblätter von der Population entnommen. Bei jeweils vier Sonnen- und Schattenblättern wurden die Blattoberseiten gemessen (mit der Oberseite auf den Messkopf gelegt), bei den anderen Blättern jeweils die Blattunterseite. Die erste Messung erfolgte, wie bei den vorhergehenden Versuchen, nach 10 Minuten Dunkeladaption (Messung zum Zeitpunkt  $t = 0$ ). Daraufhin folgten vier weitere Messungen, und zwar nach 10, 20, 30 und 60 Minuten, wobei die Blätter zwischen den Messungen in feuchtem Filterpapier im Dunkeln aufbewahrt wurden.

Ein weiterer Versuch untersucht, inwieweit sich die Belichtung von Blättern mit einer Lampe auf die Fluoreszenzparameter auswirkt. An einem sonnigen Tag wurden zwei Schatten- und zwei Sonnenblätter zwei Stunden mit einer Lampe bestrahlt. Nach dieser Beleuchtungszeit begannen die Messungen ebenfalls mit dem ersten Messwert nach 10 Minuten Dunkeladaption (mit  $t = 0$ ); die folgenden Messungen wurden nach weiteren 5, 10, 30, 60 und 180 Minuten durchgeführt. Die Aufbewahrung der Blätter zwischen den Messungen erfolgte wie bei den anderen Versuchen. Neben den beleuchteten Blättern wurden als Kontrolle (zum Vergleich) zum selben Zeitpunkt je zwei Sonnen- und Schattenblätter entnommen und entsprechend den belichteten Blättern gemessen.

Zusätzlich fertigten wir mit Hilfe des PAM-Fluorometers eine Lichtsättigungskurve von einem Sonnen- und einem Schattenblatt an. Dazu wird zunächst der „Saturation Pulse Mode“ installiert, um anschließend ein frisch geerntetes Efeublatt mit der Oberseite nach unten auf dem Messkopf zu fixieren. Durch Betätigen der R-Taste wird eine vorprogrammierte Reihe von Befehlen gestartet und die Messung läuft automatisch ab. Nach 30 min. Messdauer können in der „Report-Datei“ die graphisch dargestellte Lichtsättigungskurve sowie die dazugehörenden Messdaten abgerufen werden.

## Ergebnisse

Abbildung 1 zeigt den typischen unterschiedlichen Verlauf der Quantenausbeute von Sonnen- und Schattenblättern bei Sonnenschein (Nachmittags-Messung). Beide Blattarten zeigen eine Erholung während der Messreihe, vor allem im Anfangsbereich (Innerhalb der ersten 30 Minuten). Deutlich sind die Unterschiede im Wert der Quantenausbeute. Die Sonnenblätter haben eine Quantenausbeute zwischen 0,5 und 0,55, die Schattenblätter zeigen höhere Werte. Hier liegt die Ausbeute zwischen 0,7 und 0,75.

In Abbildung 2 ist der Verlauf der Quantenausbeute während einer Nachmittags-Messreihe von Sonnen- und Schattenblättern bei bewölktem Wetter zu sehen. Es findet ebenfalls eine Erholung statt, aber nicht so deutlich (besonders im Anfangsbereich) wie bei den Blättern bei sonnigem Wetter. Die Quantenausbeuten bewegen sich hier zwischen 0,7 bei den Sonnenblättern und 0,75 bei den Schattenblättern. Hier ist also der Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern minimal.

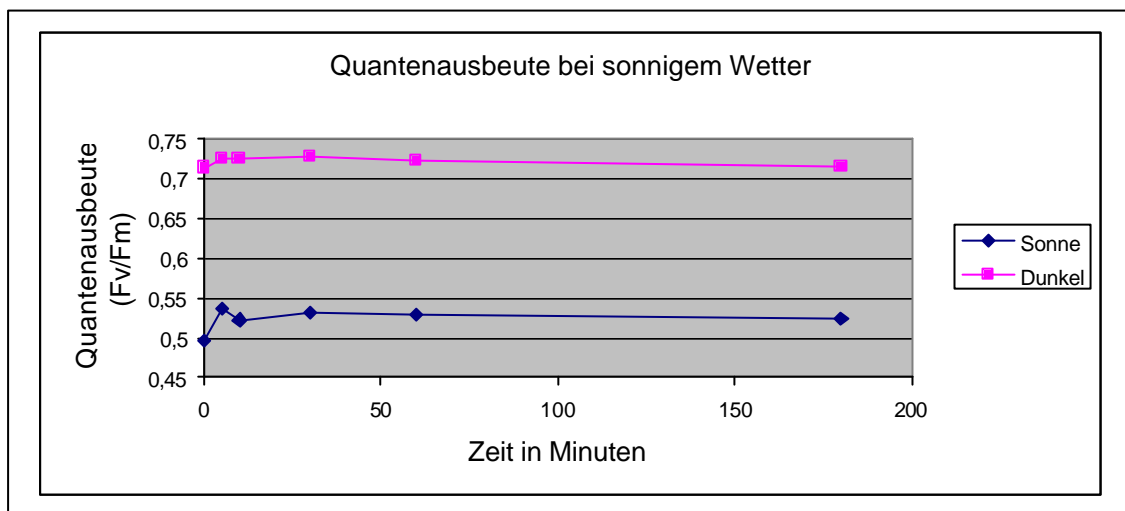


Abb. 1: typischer Verlauf der Quantenausbeute während Verdunklungs- und Erholungszeit der Messreihe bei Sonnen- und Schattenblatt bei sonnigem Wetter.

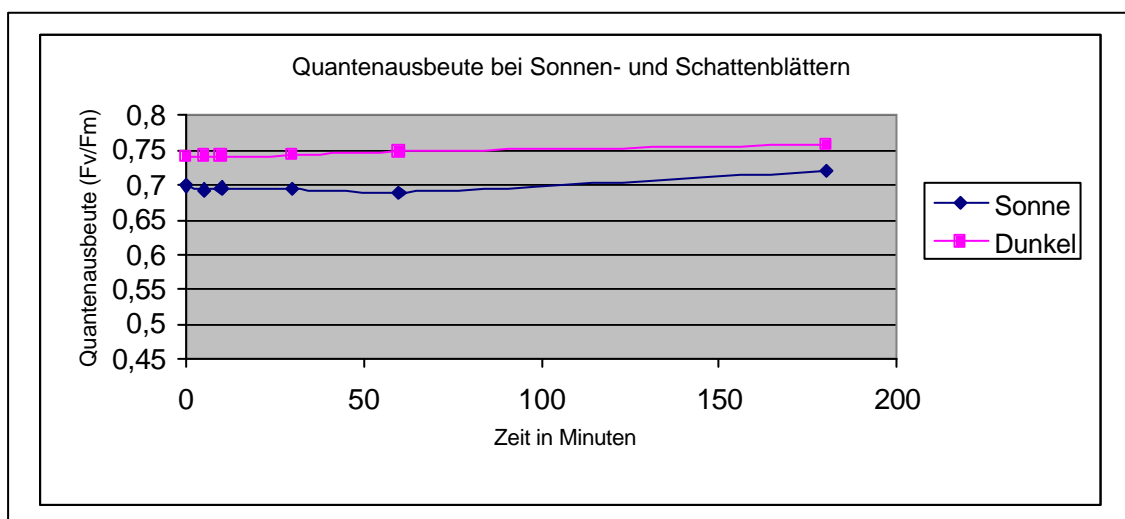


Abb. 2: typischer Verlauf der Quantenausbeute während Verdunklungs- und Erholungszeit der Messreihe bei Sonnen- und Schattenblatt bei bewölktem Wetter.

Im Verlauf der acht Tage der Messreihe ist unterschiedliches Wetter aufgetreten, das in der Tabelle 1 zusammengefasst ist. Die Abbildungen 3 bis 6 zeigen Sonnen- und Schattenblätter in ihrem Verlauf während der Tage der Messreihen. Dargestellt sind jeweils Anfangswert der Messung, also zum Zeitpunkt 0 des Messtages, und der Endwert, also der Messwert zum Zeitpunkt 180 Minute.

Tab.1: Verlauf der Wetterbedingungen während der Messreihe.

Messtag	Wetter Vormittags	Wetter Nachmittags
1		komplett bewölkt, 5-10 cm Schnee, Wind 1,7 °C; 83,6 % RH
2	komplett bewölkt, Nieselregen 5,7 °C; 69,1 % RH	komplett bewölkt, Wind 6,2 °C; 79,2 % RH
3	komplett bewölkt, Wind 6,5 °C; 54 % RH	komplett bewölkt, Wind 6,0 °C; 52 % RH
4	Sonne, bewölkt, Wind 5,5 °C im Schatten, 6,0 in der Sonne; 59,1 % RH	Komplett bewölkt, leichter Niesel- regen 6,4 °C; 54,8 % RH
5	Sonne, keine Wolken, leichter Wind 2,9 °C im Schatten, 5,0 °C in der Sonne; 48,8 % RH	Sonne, keine Wolken, leichter Wind 5,6 °C im Schatten, 6,3 °C in der Sonne; 38 % RH
6	keine Messtage, Wochenende	
7		
8	Wolken, Sonne 5,0 °C im Schatten, 7,3 °C in der Sonne; 58,7 % RH	Wolken, Sonne 8,8 °C im Schatten, 9,5 °C in der Sonne; 46,8 % RH

Bei den Sonnenblättern, die Vormittags gemessen wurden, ist am zweiten Tag ein enormer Unterschied zwischen Anfangs- und Endwert zu sehen (Abb. 3). Es kommt zu einer Änderung der Quantenausbeute um ca. 0,35. An den Messtagen vier und fünf sind die höchsten Werte zu sehen (um 0,7). Zum Messtag acht fallen die Werte auf 0,6.

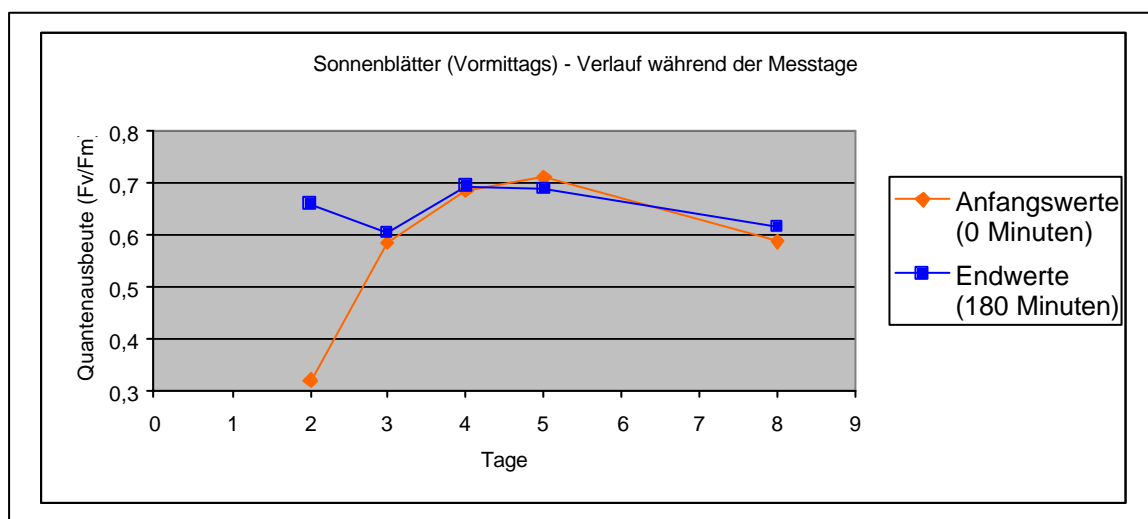


Abb. 3: die Änderungen der Quantenausbeute von Sonnenblättern im Verlauf der Versuchsreihe (8 Tage, Vormittags gemessen) durch unterschiedliche Wetterbedingungen.

Die am Nachmittags gemessenen Sonnenblätter zeigen stärkere Schwankungen in den Messwerten als die Vormittags-Messungen (Abb. 4). Zu Beginn der Messreihe fällt die Quantenausbeute. An den Tagen drei bis fünf ist eine recht hohe Quantenausbeute zu beobachten, am höchsten am dritten Tag mit 0,7. Zum Ende der Messreihe erhalten wir am achten Tag eine Quantenausbeute von 0,5. Die Anfangswerte liegen immer deutlich unter den Endwerten, es ist also jedes Mal eine Verbesserung der Quantenausbeute zu sehen.

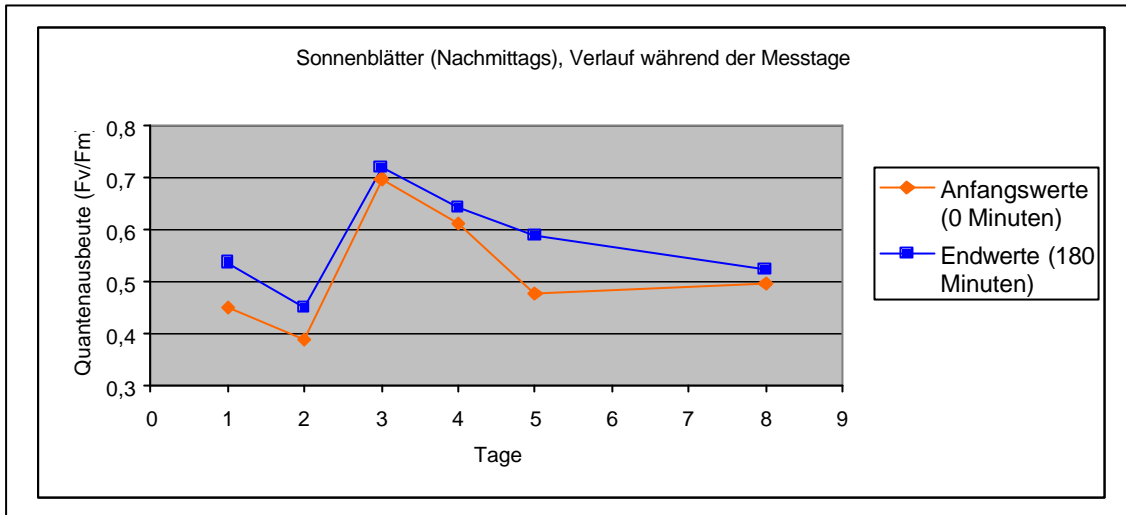


Abb. 4: die Änderungen der Quantenausbeute von Sonnenblättern im Verlauf der Versuchsreihe (8 Tage, Nachmittags gemessen) durch unterschiedliche Wetterbedingungen.

Die am Vormittag gemessenen Schattenblätter (Abb. 5) zeigen kaum Schwankungen. Insgesamt kommt es in der Messreihe zu einer leichten Steigerung der Quantenausbeute (von 0,65 am zweiten Messtag auf 0,68 am achten Messtag). Eine stärkere Erhöhung des Anfangswertes im am vierten Messtag zu sehen. Die Quantenausbeute steigt von 0,63 am dritten Tag auf 0,69 am vierten Tag und fällt wieder auf 0,65 am fünften Messtag.

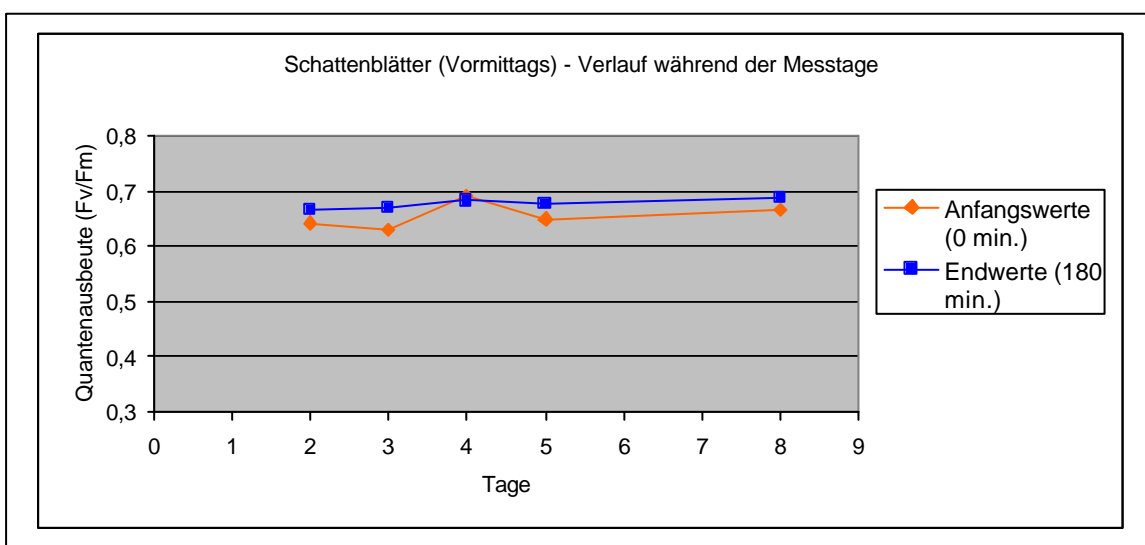


Abb. 5: die Änderungen der Quantenausbeute von Schattenblättern im Verlauf der Versuchsreihe (8 Tage, Vormittags gemessen) durch unterschiedliche Wetterbedingungen.

Die Messreihe der am Nachmittag gemessenen Schattenblätter zeigt starke Schwankungen (Abb. 6). Die Werte liegen zwischen 0,65 und 0,75.

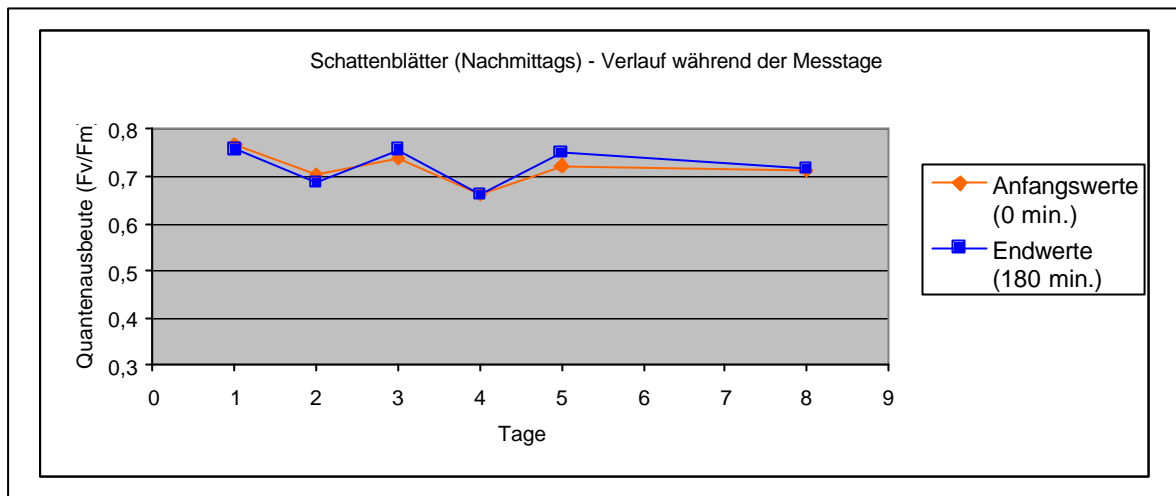


Abb. 6: die Änderungen der Quantenausbeute von Schattenblättern im Verlauf der Versuchsreihe (8 Tage, Nachmittags gemessen) durch unterschiedliche Wetterbedingungen.

Die Sonnenblätter zeigen bei den Messungen der Blattober- und Unterseite stark unterschiedliche Anfangswerte in der Quantenausbeute (Abb. 7). Die Blattoberseite zeigt Werte von 0,35, die Blattunterseite liegt mit 0,6 viel höher. Nach 60 Minuten haben sowohl Ober- als auch Unterseite eine Quantenausbeute von 0,64.

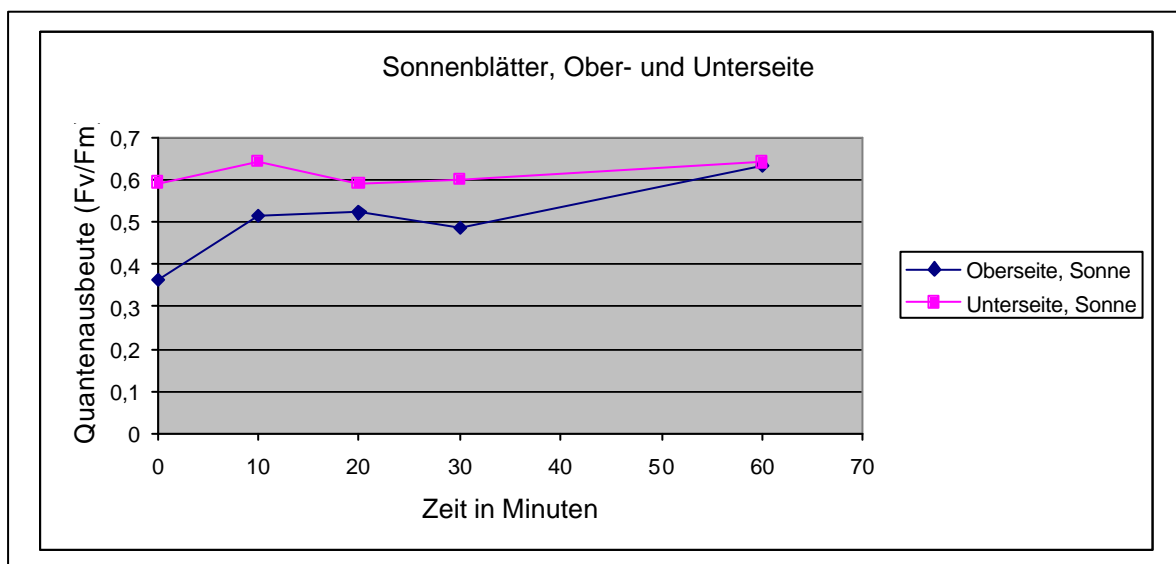


Abb. 7: gemessen wurden im Vergleich Blattober- und Unterseite von Sonnenblättern während der Verdunklungs- und Erholungszeit

Die Schattenblätter zeigen keine starken Unterschiede zwischen Blattober- und Unterseite (Abb. 8). Die Werte liegen während der Messreihe um 0,65. Zu Beginn liegen die

Blattunterseiten unter den Werten der Blattoberseiten, nach 30 Minuten zeigen die Blattoberseite leicht höhere Werte.

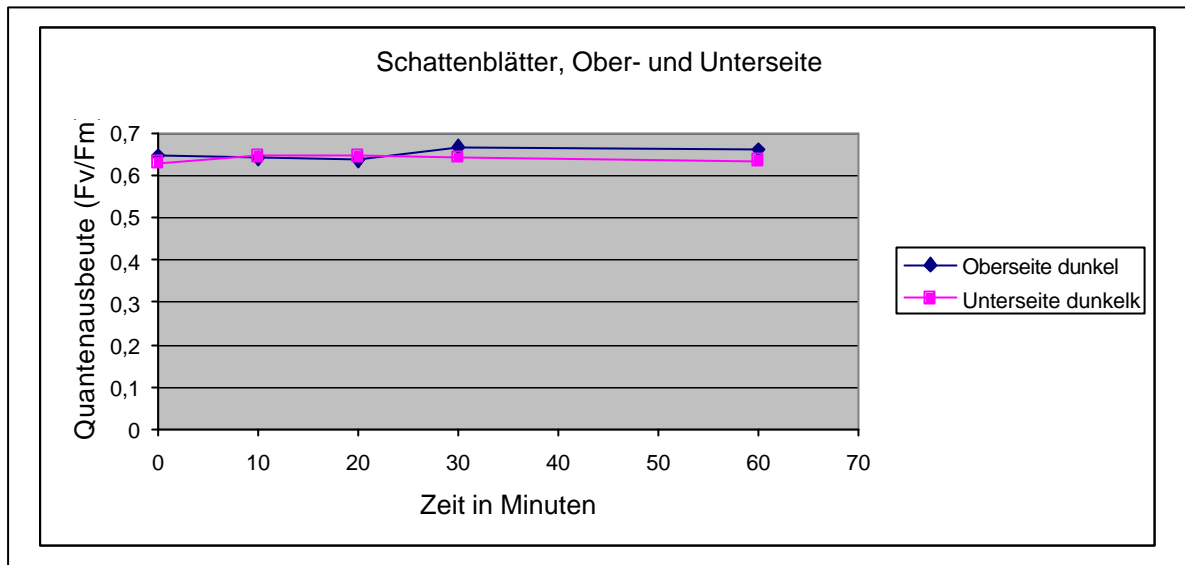


Abb. 8: Vergleich der Blattober- und Unterseite bei Schattenblättern während der Verdunklungs- und Erholungszeit.

Bei der Lichtsättigungskurve sieht man deutlich die Abnahme der Quantenausbeute bei Erhöhung der Lichtintensität (Abb. 11). Zu sehen ist auch die Zunahme der Elektronentransportrate und das Erreichen des Sättigungswertes (Abb. 12). Bei Erhöhung der Lichtenergie nach Erreichen des Sättigungswertes kommt es zur Abnahme der Elektronentransportrate.

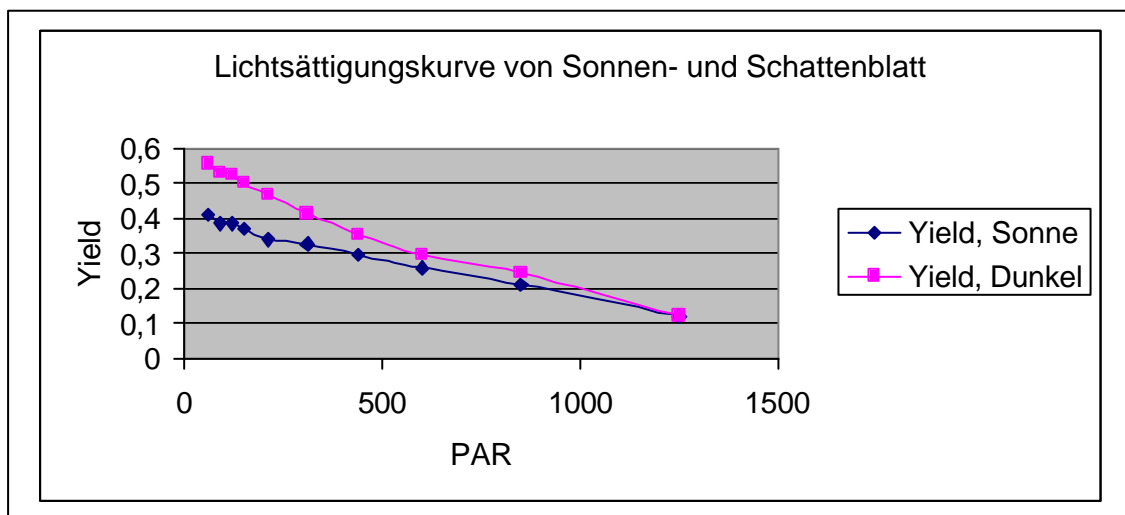


Abb. 9: Lichtsättigungskurve von Sonnen- und Schattenblatt, dargestellt ist die Quantenausbeute (Yield) über der Lichtintensität (PAR).



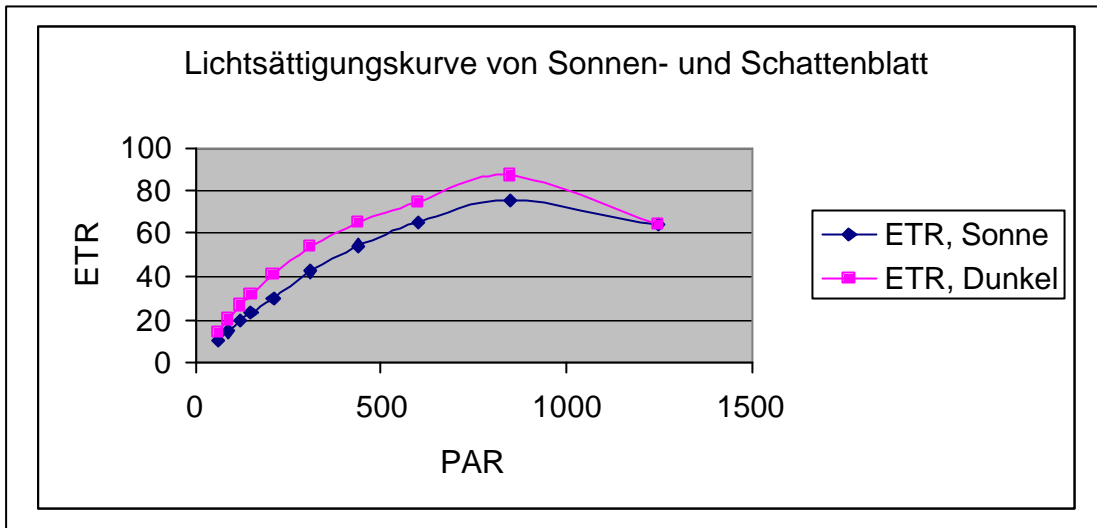


Abb. 10: Lichtsättigungskurve von Sonnen- und Schattenblatt, dargestellt ist die Elektronentransportrate (ETR) über der Lichtintensität (PAR).

## Diskussion

### Sonnen- und Schattenblätter:

Die Sonnenblätter sind bei entsprechenden Wetterbedingungen der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt. Daher sind an Tagen mit Sonneneinstrahlung die Sonnenblätter gestresster als die Schattenblätter, was sich in der niedrigeren Quantenausbeute (der Sonnenblätter) widerspiegelt. Bei bewölktem Wetter sind die Lichtbedingungen für Sonnen- und Schattenblätter annähernd gleich, daher zeigt auch die Quantenausbeute nicht so starke Unterschiede (Abb. 1 und 2).

Bei der Betrachtung der Quantenausbeute über den Messzeitraum zeigen die Schattenblätter insgesamt höhere Werte und weniger Unterschiede zwischen Anfangs- und Endwerten als die Sonnenblätter. Diese Erholung, also die Erhöhung der Quantenausbeute vom Anfangs- zum Endwert (0 bis 180 Minuten), wird während der Messreihe durch die Aufbewahrung der Blätter im Dunkeln erreicht.

Die starken Differenzen an den Tagen eins und zwei der Sonnenblätter, sowohl Vor- als auch Nachmittags, zeigen Stress an (Abb. 3 und 4). An diesen beiden Tagen war jedoch keine Sonnenstrahlung zu verzeichnen. Daher sind die niedrigen Anfangswerte auf vorausgegangenen Stress zurückzuführen. Wir gehen davon aus, dass an den vorherigen Tagen starke Sonneneinstrahlung zu starkem Stress, deren Nachwirkungen an den ersten

Tagen unserer Messreihe noch zu sehen waren, geführt hat. Zusätzlich kann aber auch die Temperatur eine Rolle spielen. Vor Beginn der Untersuchung waren die Temperaturen deutlich unter 0° C. Am ersten Messtag waren die Temperaturen nur knapp über dem Gefrierpunkt. Erst am zweiten Tag stieg die Temperatur an und pendelte sich dann für den Rest des Messzeitraumes auf durchschnittlich 6° C ein. Die niedrige Temperatur zu Beginn der Messungen kann noch Auswirkungen von Frosttrocknis mit sich gezogen haben, die sich dann an den ersten beiden Tagen der Messungen mit niedrigen Quantenausbeuten bemerkbar machen.

Die durchgehende Bewölkung der ersten drei Tage der Messreihe führt zu einer Erholung der Sonnenblätter, was durch die erhöhte Quantenausbeute an Tag drei und vier sichtbar wird. Durch Sonnenstrahlung am Tag fünf kommt es wieder zum Stress und zu einer Verschlechterung der Quantenausbeute. Vor allem ist das auch an dem niedrigen Anfangswert der Nachmittagsmessung zu sehen. Bei den Sonnenblättern am Vormittag ist diese Verschlechterung noch nicht zu sehen. Das deutet darauf hin, dass zum Zeitpunkt der Blattentnahme keine, bzw. nur sehr wenig Licht auf die Sonnenblätter gefallen ist. Dadurch ist noch kein Wasserstress aufgetreten. Leichte Bewölkung am Tag acht führt wieder zu einem Anstieg der Quantenausbeute, was wiederum weniger Stress anzeigt.

Bei den Schattenblättern, die vormittags gemessen wurden, ist kaum ein Unterschied zu sehen (Abb. 5). Die leichten Unterschiede in der Quantenausbeute während der Messreihe sind nicht auf unterschiedliche Wetterbedingungen sondern eher auf individuenabhängige Schwankungen zurückzuführen. Diese Annahme wird dadurch gestützt, dass selbst die drei Messwerte, die jeweils pro Blatt genommen wurden, größeren Schwankungen unterlagen. Auch bei den stärkeren Schwankungen der am Nachmittag gemessenen Schattenblätter (Abb. 6) gehen wir von individuenabhängigen Schwankungen aus, die nicht mit dem Wetter korrelieren.

#### Messungen der Blattober- und Blattunterseite:

Bei den Sonnenblättern gibt es starke Unterschiede in der Quantenausbeute zwischen Blattober- und Blattunterseite (Abb. 7 und 8). Die durch die direkte Sonneneinstrahlung gestressten Blattoberseiten zeigen eine viel geringere Quantenausbeute. Die Blattunterseiten der Sonnenblätter sind nicht der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt und sind dadurch nicht so stark gestresst, was durch die höhere Quantenausbeute angezeigt wird. Die Angleichung beider Werte aneinander zeigt die Erholung durch die Abdunklung während der Messreihe.

Bei den Schattenblättern findet weder auf der Blattober- noch auf der Blattunterseite eine direkte Sonneneinstrahlung statt, also ist auch weniger Stress vorhanden. Das wird durch die, im Gegensatz zum Sonnenblatt, höheren Quantenausbeuten deutlich. Insgesamt ist der Unterschied zwischen beiden Blattseiten aber sehr gering. Die Ausbeute liegt jedoch bei der Blattoberseite deshalb geringfügig höher, weil die Oberseite im Gegensatz zur Unterseite etwas mehr Licht erhält und somit „mehr“ Photosynthese betreiben kann.

#### Lichtsättigungskurve:

Je höher die Lichtintensität ist, desto mehr Elektronen können transportiert werden. Diese Zunahme der Elektronentransportrate (ETR) ist deutlich in Abb. 12 zu sehen. Allerdings kommt es zur Lichtsättigung, wenn alle Photosynthesekomponenten reduziert vorliegen. Hier ist die maximale Elektronentransportrate erreicht. Der Sättigungswert zeigt die Kapazität des

photosynthetischen Elektronentransportes an. Mehr Licht kann dann nicht genutzt werden. Bei Erhöhung der Lichtenergie kommt es vielmehr zur Photoinhibition, d.h. die Elektronentransportrate nimmt wieder ab. Die überschüssige Anregungsenergie wird durch einen Schutzvorgang (strahlungslose Dissipation von Abregungsenergie) unschädlich gemacht. Die Abnahme der Elektronentransportrate kann aber auch durch Lichtschädigung (unter Beteiligung von Sauerstoffradikalen) hervorgerufen werden.

Yield nimmt steigender Lichtintensität ab, da mit zunehmenden Maße Elektronen in der Transportketten angestaut werden und auch die strahlungslose Energiedissipation zunimmt (Abb. 11).

#### Literatur:

**Lüttge**, U.; Kluge, M.; Bauer, G.; Botanik; 1988, VCH-Verlagsgesellschaft, Weinheim.

**Schreiber**, U.; „Chlorophyllfluoreszenz und photosynthetische Energieumwandlung – einfache einführende Experimente mit dem Teaching Pam Chlorophyll-Fluorometer“, 1997, Eifeltrich.

**Straßburger**, Lehrbuch der Botanik; 34. Auflage; P. Sitte, H. Ziegler, F. Ehrendorfer, A. Bresinsky; Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.