

Photosynthese-Charakteristika von *Ilex* und *Fagus* im Bergischen Land

RAINER LÖSCH, KATJA HOMBRECHER & GUIDO ASCHAN

Mit 5 Abbildungen und 1 Tabelle

Kurzfassung

Ilex aquifolium baut wesentlich die Strauchschicht in den Luzulo-Fageten des Bergischen Landes auf. Sein CO₂-Gaswechsel sowie der von *Fagus sylvatica* wurden mit porometrischen Messungen während der Frühjahrs- und Sommermonate ermittelt. Zur Untersuchung kamen frisch entfaltete, ausgereifte diesjährige sowie vorjährige Blätter von *Ilex*-Pflanzen an Schattenstandorten im Waldesinneren, an Halbschatten-Standorten sowie an voll sonnenexponierten Wuchsorten. Nur an der letztgenannten Lokalität konnten CO₂-Umsatzraten bis zu 6 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ gemessen werden; an den anderen Standorten wurden nur Werte von 3 bis 4 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ erreicht. Die Maximalraten des CO₂-Gaswechsels bei *Fagus* kamen dagegen bis auf 8,5 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ bei den Sonnen- und 7,2 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ bei den Schattenblättern. Im Waldesinneren sind es die älteren Blätter von *Ilex*, die eine positive Bilanz der Kohlenstoffumsätze erreichen. An Standorten höherer Einstrahlung erbringen dagegen die jungen Blätter die höhere Photosyntheseleistung. Aus der Frostgefährdung von *Ilex* an exponierten Offenstandort und der Produktionslimitierung im Inneren eines geschlossenen Waldbestandes resultiert so die optimale Existenznische der Art im kontinentalen Grenzbereich ihrer Verbreitung: Es sind dies aufgelockerte Waldränder und Bestandsauflichtungen, wo einerseits eine für gute Photosyntheseleistungen hinreichende Lichteinstrahlung gegeben ist, das Temperaturregime im Bestand andererseits besser gegen Frostextreme schützt.

Abstract

Ilex aquifolium (holly) forms the shrub layer of the Luzulo-Fagetum forests on western slopes of the Bergisches Land mountains (Nordrhine-Westphalia, Germany). CO₂ gas exchange of these shrubs and of *Fagus sylvatica* was measured porometrically during spring and summer. The dependency of CO₂ gain on the local light irradiation was analysed for freshly developed, current year, and previous year leaves of holly. The CO₂ uptake reached maximal rates of 3 - 4 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ in the forest and up to 6 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ in free-standing plants. Maximal net photosynthesis rates of *Fagus sylvatica* sun and shade leaves were 8.5 and 7.2 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹, respectively. Utilization also of low irradiances by old leaves enables *Ilex* shrubs in the forest understory to reach a positive carbon balance though growing with a reduced vitality. At the forest margins under half-shade and in the open under full sunlight it is the photosynthetic activity of young leaves that comes to the highest CO₂ gain. *Ilex* in an open stand may suffer, however, from low habitat temperatures. The optimal niche of holly at the continental chorological borderline, the western slopes of the Central European lower mountain ranges, is confined therefore to forest edges and small clearings of the beech high forests where light climate is just suitable for a sufficient photosynthetic carbon gain whereas the buffered stand microclimate gives protection against frost damage.

Einleitung

Die niederbergischen Buchenwälder auf saurem Wuchssubstrat (hervorgegangen vorwiegend aus Grauwackeverwitterung) sind gegenüber vergleichbaren Beständen in anderen Mittelgebirgsgegenden Deutschlands floristisch durch einen mitunter sehr dichten Unterwuchs von *Ilex aquifolium* L. ausgezeichnet (FOERSTER 1916, HEIBEL et al. 1995). Dieser Baumstrauch, die Stechpalme, kann - zusammen mit dem Efeu, *Hedera helix* - als ein letzter Überrest der im Tertiär das europäische Waldbild prägenden immergrünen Laurophyllvegetation angesehen werden. Sie ist als Vegetationstyp rezent nur noch auf den mittelatlantischen Inseln (Kanaren, Madeira und Azoren) in Form artenarmer Lorbeerwälder anzutreffen (CIFFERI 1962). Zwischen dem dortigen *Ilex perado* s.l. und dem festländischen *Ilex aquifolium* bestehen enge verwandtschaftliche Beziehungen (ANDREWS 1984, CUÉNOUD et al. 2000). Im hochatlantischen Klimabereich der britischen Inseln ist der immergrüne Buschwaldaspekt mit *Ilex*, *Hedera*, *Smilax* und *Tamus*, in Irland lokal auch mit *Arbutus* sowie dem neuerdings sich stark ausbreitendem neophytischen *Rhododendron ponticum*, in enger Durchdringung mit dem Eichen-Fallaubwald zu finden. Auf dem Kontinent ist, zumindest aufgrund der hier allerorten den Wald prägenden intensiven Forstkultur, die alle Stockwerkstrukturen verwischende Verzahnung zwischen immergrünen Unterwuchssträuchern, immer- und sommergrünen Lianen sowie den hainartige Bestände aufbauenden Eichenbäumen nicht so auffällig. Im Übergangsbereich zwischen der atlantischen und der subatlantischen Florenregion führt die Kombination von hier noch wuchsfähigen Immergrünen, insbesondere *Ilex aquifolium*, im Unterwuchs und dem zumindest in forstlicher Pflege weitgehend als Ein-Arten-Bestand ausgebildeten Rotbuchen-Hochwald zu einem besonders in der kalten Jahreszeit eigenartigen Waldaspekt mit einer immergrünen Strauchschicht unter dem winterkahlen Kronendach des Hochwaldes.

Die kontinentale Verbreitungsgrenze der Stechpalme ist durch ihre relativ geringe Frostresistenz bestimmt, welche bei -20 bis -22 °C liegt (CALLAUCH 1983). Im atlantischen Klimagebiet wiederum verliert die im zentralen bis östlichen Europa bestandsbildende Rotbuche gegenüber den Eichen an Konkurrenzkraft (ELLENBERG 1996). Der durch Wurzelbrut sehr vermehrungsfreudige *Ilex* erfährt als Waldstrauch unter dem Schirm des Buchenhochwaldes Vorteile in der standörtlichen Raumkonkurrenz im Vergleich zu den stärker von Lianen geprägten Eichen-dominierten Hainen. Vermutlich bekam die Stechpalme erst durch den Eingriff des Menschen in die vormals geschlossene Waldlandschaft des atlantischen Eichenmischwaldes und die damit ebenfalls einhergehende relative Förderung der Buche bessere Entwicklungsbedingungen (BEAULIEU et al. 1984). Die heutige Verbreitung von *Ilex aquifolium* in Buchenwäldern läßt vermuten, daß die Prägung des

Bestandsklimas durch die Baumschicht für die Vitalität des immergrünen Unterwuchses recht förderlich ist, da hierdurch unter einem bereits etwas kontinentaleren Großklima eine durch hohe Luftfeuchte und ausgeglichene Temperaturen geprägte, eher als atlantisch zu klassifizierende Kleinklimasituation gegeben ist. Andererseits ist das standörtliche Lichtklima im Unterwuchs eines belaubten Buchenhochwaldes für eine stärkere photosynthetische Produktionsleistung von Sträuchern oft deutlich ungenügend – strahlungsökologisch sollte somit für die in die Buchenwälder eindringende Stechpalme eine Verschlechterung ihrer Existenzmöglichkeiten gegeben sein im Vergleich mit den im Kronenraum stärker aufgelockerten Hainen des atlantischen Klimabereiches. Der vegetationskundliche Befund beschreibt die Stechpalme als Schatten- bis Halbschattenpflanze (OBERDORFER 1983; SEYBOLD 1990). Ihr baumförmiger Wuchs in lichten Eichenwäldern (POTT 1990) und ihre Beschränkung auf Strauchhöhe in den im Stammraum eigentlich erheblich bessere Ausdehnungsmöglichkeiten offerierenden Buchenhochwäldern lassen vermuten, daß die Vitalität von *Ilex aquifolium* an letztgenannten Standorten nicht unbedingt optimal ist. Die in vorliegender Studie durchgeführten Untersuchungen sollten das Ausmaß dieser möglichen Produktionsbeeinträchtigung der Stechpalme durch das standörtliche Lichtklima analysieren und den photosynthetischen Gaswechsel der Sträucher an Lichtstandorten des Waldrandes, im Halbschatten und im Bestandsinneren niederbergischer Buchenwälder erfassen. Vergleichend dazu wurde die entsprechende Produktionsleistung der die Baumschicht aufbauenden Rotbuche, *Fagus sylvatica* L., bestimmt. Die Differenzen in der Produktionsfähigkeit der beiden Makrophanerophyten sollten einen funktionellen Interpretationsansatz bieten für die differenzierte kleinräumige Standortbehaftung und -prägung durch den immergrünen *Ilex*-Unterwuchs in den Buchenhochwäldern im Einzugsbereich der mittleren Wupper.

Material und Methode

Der photosynthetische CO₂-Umsatz von *Ilex aquifolium* und *Fagus sylvatica* wurde in einem für den niederbergischen Raum repräsentativen Hangbuchenwald auf Grauwacke im Weinsberger Bachtal, südlich von Solingen, untersucht. Es ist dies ein Nebental der Wupper mit Waldbeständen des Luzulo-Fagetum an den Talhängen (HEIBEL et al. 1995), die auf basenarmer, reichlich 1 m mächtiger Parabraunerde stocken (LÖSCH et al. 1997/1998). Das Standortklima des Untersuchungsraumes ist ausführlich in ASCHAN & LÖSCH (2000) beschrieben. Auf die dort gemachte Detailbeschreibung der Meßsensorik und Datenerfassung wird verwiesen.

Untersuchungen zur Blattenwicklung, zum ontogenetischen Verlauf des Chlorophyll-Gehaltes sowie zum Blattgaswechsel von *Ilex aquifolium* an lichtökologisch unterschiedlichen Standorten fanden kontinuierlich im Früh-

jahr und Frñhsommer 1994 und sporadisch weiter zu anderen Zeiten des Jahres statt. Die photosynthetische Produktionsleistung der Buchenblatter wurde im Zeitraum zwischen 1994 und 1996 durch porometrische Gaswechselfmessungen an rund 40 Tagen quantifiziert, die uber die Vegetationsperiode verteilt waren. Die letztgenannten Messungen erfolgten am Bestandsrand (Sonnenblatter) und im Inneren (Schattenblatter) des untersuchten Buchenwaldes bei Solingen und zusatzlich unter nahezu identischen standortklimatischen Bedingungen im Neandertal bei Erkrath. Beprobte wurden ausdifferenzierte Blatter der Rotbuche in Hohen zwischen 1 und 2 m uber Bodenniveau.

Fur die Gaswechselanalyse kam ein CO₂-/H₂O-Porometer ADC-LCA4 (ADC/UK und Bernt/D) zum Einsatz. Es ist dies ein den CO₂- und H₂O-Austausch von Blattern in situ auf der Basis von spezifischer Infrarotabsorption messendes portables Gerat, bei welchem diese Parameter im Absolutmodus gemessen und im Zeitverlauf gespeichert werden. Der im offenen Durchsatz die – kurzzeitig in der Mekuvette eingeschlossenen – Blatter ubere streichende Luftstrom wurde bei den Messungen aus dem Bestand in der Hohe der jeweils beprobten Blatter angesaugt. Eine aktive Klimatisierung der Mekuvette erfolgte nicht, doch wurde der Aufbau eines Kuvettenklimas wahrend der Blatteinschluzeiten durch hinreichende Ventilation des Porometerraumes sowie durch Abschirmung der Mekammer mit einem fur Infrarot-Strahlung undurchlassigen Plexiglasschild verhindert. Kontrollmessungen ergaben, da ohne direktes Auftreffen starker Sonneneinstrahlung die Organtemperatur selbst eines fur eine Stunde in der Mekuvette eingeschlossenen Blattes die Temperatur von unbeeinflussten Vergleichsblattern nur um maximal 2 °C uberstieg.

Der Gaswechsel der Blatter wurde jeweils in Tagesgangen erfat, aus deren Mewerten in der folgenden Analyse die Abhangigkeit der CO₂-Aufnahme vom jeweils einwirkenden Lichtangebot bestimmt wurde. Hierbei kam z.T. die Vorgehensweise der Hullkurvenanalyse (ASCHAN 1998, BUSCH & LOSCH 1998) zum Einsatz. Auerdem wurden fur die Abhangigkeit der Photosynthese von der verfugbaren photosynthetisch aktiven Strahlung (PPFD) Lichttreppen-Messungen erstellt, indem bei annahernd konstanten Einstrahlungsbedingungen der Lichteinfall auf das beprobte Blatt mit Neutralfiltern zunehmend abgeschwacht wurde.

Da die immergrünen *Ilex*-Blatter deutlich langer als eine Vegetationsperiode am Strauch verbleiben, wurde bei den Messungen zwischen diesjahrigen sich entwickelnden, diesjahrigen voll entwickelten und vorjahrigen Blattern unterschieden. Die Unterschiede zwischen ihnen wurden auf morphometrischem Wege, insbesondere aber uber die jeweiligen Chlorophyllgehalte quantifiziert. Letztere wurden nach den Vorgaben von ARNON (1949) nach Acetonextraktion aus den Blattern spektroskopisch ermittelt.

Ergebnisse

Blattentwicklung und -reifung sowie Strahlungsverhältnisse im Waldinneren im Frühjahr

Der Laubaustrieb der Buchen setzt in der zweiten Aprilhälfte ein und ist nach einem reichlichen Monat weitgehend abgeschlossen. Der Kronenschluß reduziert die verfügbare photosynthetisch aktive Strahlung im Bestandsinneren auf nur rund 1 % der oberhalb des Waldes meßbaren Lichtverfügbarkeit (ASCHAN & LÖSCH 2000). Insbesondere wird die in der Vorfrühlingszeit oberhalb der Kronen und auf Bodenniveau des Waldes weitgehend gleichmäßige Häufigkeitsverteilung verschiedener Stufen der Photonenflußdichten während des Laubaustriebs für das Bestandsinnere sehr asymmetrisch (Abb. 1): Oberhalb der Buchenkronen finden sich auch im Sommer sowohl im niedrigen wie im hohen Einstrahlungsbereich weitgehend ähnliche Häufigkeitsverteilungen der Photonenverfügbarkeit, nicht anders, als dies auch im Februar/März der Fall ist. Photonenangebote zwischen 200 und 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sind in beiden Zeiträumen relativ häufig, entsprechend der mittleren Sonneneinstrahlung tagsüber. Die niedrigeren Einstrahlungswerte stammen von den Morgen- und Abendstunden; PPFD-Werte deutlich über 1000 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ werden an Sonnentagen erreicht. Solch hoher Lichtgenuß ist selten auf dem Niveau des Waldbodens. Mittlere bis mäßig hohe Strahlungsintensitäten stehen jedoch dem Unterwuchs des Waldes vor der Blattentfaltung im Kronenraum während mehr als der Hälfte der gesamten Lichtphasenzeiten zur Verfügung. Dies ist drastisch verändert nach Kronenbelaubung: Nunmehr herrscht während 90 % der gesamten Tageszeit ein Angebot an photosynthetisch aktiver Strahlung von unter 20 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ vor. Auch während der restlichen Zeit können hauptsächlich nur Schwachlichtsituationen unter 100 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ registriert werden; direkter Einfall von Sonnenstrahlen auf den Waldboden stellt die Ausnahme dar.

Auch beim immergrünen *Ilex* setzt die Neuanlage von Blättern im Hochfrühling ein, im Bestandsinneren etwas früher als am Bestandsrand. Gemäß Beprobungen an großen, weitgehend freistehenden *Ilex*-Büschen erhöht sich die durchschnittliche Fläche neuer Blätter von Anfang Mai bis Mitte Juli von rund 2 cm^2 auf reichlich 25 cm^2 , das Trockengewicht von 0,05 auf 0,4 g, das Sättigungsgewicht von 0,1 auf 1,4 g. Der relative Wassergehalt nimmt während dieser Blattreifung und während der weiteren Monate kontinuierlich von nahezu 4/5 des Sättigungsgewichtes auf nur noch rund die Hälfte dieses Wertes ab. Die *Ilex*-Blätter werden somit während ihrer Ausdifferenzierung, aber auch noch weiterhin während ihres ersten Lebensjahres, zunehmend skleromorpher. Ihr Hartlaubcharakter wird dabei bereits in der Zeitspanne zwischen Anfang Mai und Mitte Juli verdoppelt. Ein Parallelanstieg ist beim

Chlorophyllgehalt zu verzeichnen, welcher blattflächenbezogen in diesem Zeitraum von $0,04 \text{ mg cm}^{-2}$ auf knapp $0,1 \text{ mg cm}^{-2}$ ansteigt. Die zeitgleiche Erhöhung der Blatttrockenmasse führt dazu, daß die trockengewichtsbezogenen Chlorophyllgehalte über diesen Zeitraum wesentlich weniger variieren.

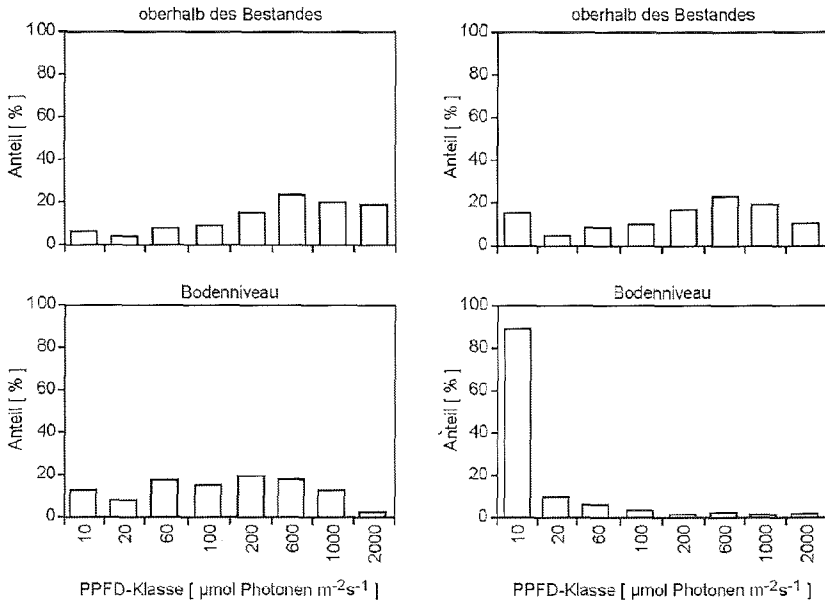


Abb 1: Prozentuale Häufigkeit des Auftretens von photosynthetisch wirksamer Sonnenstrahlung (PPFD) unterschiedlicher Intensität (Klassengruppierung 1-10, 10-20, 20-60 1000-2000 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$) oberhalb des Kronenraums (oben) und auf Bodenniveau des untersuchten Waldes (unten) vor (bis Ende April; links) und nach (ab Ende Mai, rechts) dem Laubaustrieb der Rotbuchen.

Deutliche Gruppenunterschiede ergeben sich hingegen, wenn die Chlorophyllgehalte der ausgereiften Blätter von lichtexponierten Waldrandstandorten, aus Halbschattenpositionen und von *Ilex*-Sträuchern aus dem Waldesinneren verglichen werden. Sie sinken in dieser Reihenfolge ab von Mittelwerten bei $6,8 \text{ mg Chlorophyll g}^{-1} \text{ TG}$ über Werte um $6,4 \text{ mg Chlorophyll g}^{-1} \text{ TG}$ auf einen Durchschnitt von $5,3 \text{ mg Chlorophyll g}^{-1} \text{ TG}$.

Morphologie und Anatomie der *Ilex*-Blätter sind ebenfalls in starkem Ausmaß von der Lichtgunst der jeweiligen Standorte geprägt. Generell sind Lichtblätter dicker, stärker gewellt und stärker bestachelt als Schattenblätter. Im Blattquerschnitt ist, gemäß der allgemeinen Charakteristik von Schattenblättern, bei diesen das Palisadenparenchym mit in der Regel nur zwei Zell-

schichten erheblich geringmächtiger entwickelt als bei den Lichtblättern, wo mindestens drei, meist aber vier Schichten Palisadenzellen übereinander angeordnet sind. Die Dichte der tief unter das Kutikulaniveau eingesenkten und von kräftigen Vorderhörnchen überwölbten Stomata ist dagegen bei Blättern unterschiedlicher lichtökologischer Provenienz nicht signifikant unterschieden.

CO₂-Gaswechsel von *Ilex aquifolium*

Die standörtlich verfügbare Strahlung prägt sehr wesentlich den CO₂-Umsatz der Stechpalme, wie der Vergleich dreier Tagesgänge am 13., 16. und 20.5.1994 von jungen, noch hellgrünen *Ilex*-Blättern illustriert (Abb. 2).

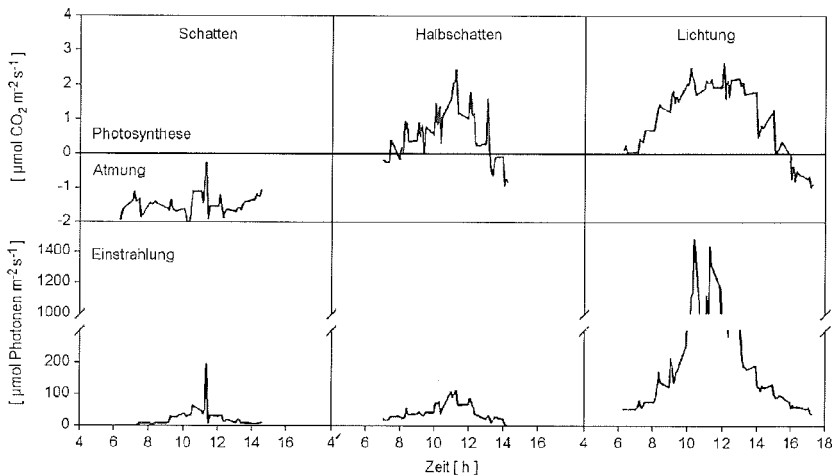


Abb. 2: Tagesgänge von Netto-Photosynthese bzw. Atmung (oben) von frisch ausdifferenzierten *Ilex*-Blättern unter den Lichtbedingungen (unten) am Schatten-, Halbschatten- und Lichtungsstandort (Messungen jeweils am 13., 20. und 16.5.1994).

Diese sind durchwegs sehr wasserreich (knapp 80 % FG) und vergleichsweise weichlaubig, mit Chlorophyll-Gehalten von 6,6 bis 8 mg g⁻¹ TG. Im Waldesinneren reicht das durchschnittliche PPFD-Angebot um 30 μmol m⁻² s⁻¹ ganztägig nicht aus, um die Blattatmung zu kompensieren. Das Lichtklima im Halbschatten, mit PPFD-Werten zwischen 50 und 150 μmol Photonen m⁻² s⁻¹ erlaubt dagegen bereits über längere Zeiträume des Tages eine Netto-CO₂-Aufnahme. Diese ist schließlich noch erheblich umfangreicher am Lichtungsstandort. Ihr Tagesdurchschnitt beläuft sich am Halbschatten-Wuchsort auf durchschnittlich 2,9 mmol CO₂ m⁻² h⁻¹, wobei der für die Assimilation verfügbare Zeitraum sich durch nachmittags einsetzenden Dauerregen verkürzte (mittlerer stündlicher Photoneneintrag: 0,23 mol m⁻² h⁻¹). Am Lichtungsstandort wurde an vergleich-

bar alten und in der Struktur ähnlichen Blättern bei längerfristigen Einstrahlungsraten von mehr als $400 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (mittlerer stündlicher Photoneintrag: $1,6 \text{ mol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) ein CO_2 -Gewinn im gleichen Zeitraum von $6 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ermittelt. Dies bedeutet durchschnittliche Lichtnutzungskoeffizienten der Photosynthese junger *Ilex*-Blätter im halbschattigen Bestandunterwuchs in der Größenordnung von $12,6 \text{ mmol CO}_2 (\text{mol Photonen})^{-1}$, am lichtreichen Waldrandstandort von $3,8 \text{ mmol CO}_2 (\text{mol Photonen})^{-1}$. Jugendblätter unter einem mäßig lichtdurchlässigen Kronenschirm können somit das dort spärlicher verfügbare Licht besser nutzen als voll besonnte gleichalte Blätter von *Ilex*-Sträuchern im Freiland.

Unter Einstrahlungsbedingungen unter den noch unbelaubten Buchenkronen, die der Waldrandsituation im Mai nahezu vergleichbar sind (21.4.94: mittlere stündliche PPFD-Summe $1 \text{ mol Photonen m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), kommen einen Monat früher die Vorjahresblätter eines im Waldesinneren wachsenden *Ilex*-Busches auf eine mittlere Rate der Nettophotosynthese von $5,6 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Der Lichtausnutzungskoeffizient der Photosynthese beträgt somit $5,6 \text{ mmol CO}_2 (\text{mol Photonen})^{-1}$. Damit zeigen die Vorjahresblätter von *Ilex* unter den noch blattlosen Buchenkronen eine Effizienz der Lichtnutzung, die höher als die der Jugendblätter im besonnten Freiland, aber geringer als die der neu ausgetriebenen Blätter im Halbschatten des Kronenraumes bei fortgeschrittenerem Laubaustrieb ist.

Ende Mai ergibt der Vergleich zwischen einem früh ausgetriebenen (Wassergehalt 79 % FG; Chlorophyll-Gehalt $6,6 \text{ mg g}^{-1} \text{ TG}$) und einem vorjährigen (Wassergehalt 52 % FG; Chlorophyll-Gehalt $4,4 \text{ mg g}^{-1} \text{ TG}$) *Ilex*-Blatt am Halbschattenstandort die etwa zweifache Assimilationsrate beim diesjährigen im Vergleich mit dem älteren Blatt (Abb. 3).

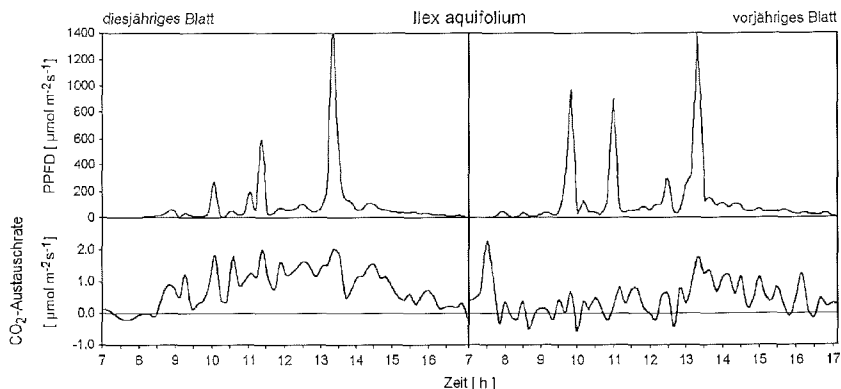


Abb. 3: CO_2 -Gaswechsel am 30.5.1994 eines diesjährigen (links) und eines vorjährigen (rechts) *Ilex*-Blattes am Halbschattenstandort.

Im schattigen Waldesinneren allerdings, bei längerfristigen PPFD-Werten zwischen 10 und 20 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$, überschreitet der CO_2 -Gaswechsel der Vorjahresblätter den Kompensationspunkt um rund 0,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$, womit ein Netto- CO_2 -Gewinn gegeben ist. Die Gaswechselraten der inzwischen knapp zwei Monate alten diesjährigen Blätter bleiben dagegen um 0,6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ unterhalb der Nulllinie, was einen Netto-Substanzverlust bedeutet (nicht abgebildete vergleichende Messungen am 1.6.1994). Der katabolische CO_2 -Umsatz der noch nicht verhärteten Blätter ist somit deutlich höher als derjenige der ausgewachsenen Vorjahresblätter, obgleich letztere ein wesentlich höheres spezifisches Blattgewicht besitzen – dies freilich hauptsächlich infolge der stark erhöhten (metabolisch weitgehend inaktiven) Zellulosemasse der Zellwände und der mächtigen Kutikula.

Das hohe Ausmaß der Reduzierung der Netto-Photosynthese durch starke katabolische CO_2 -Freisetzung in den sich noch ausdifferenzierenden *Ilex*-Blättern im ersten Frühjahr ihrer Existenz wird deutlich, wenn der Tagesumsatz an CO_2 bei Blättern mit hohem (sich noch entwickelnd) und niedrigem (ausdifferenziert) Wassergehalt gegen die pro Tag verfügbaren PPFD-Summen aufgetragen wird (Abb. 4).

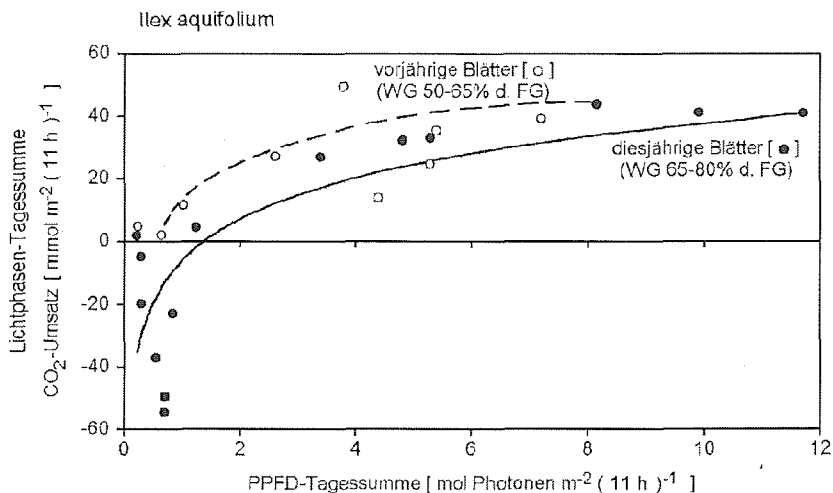
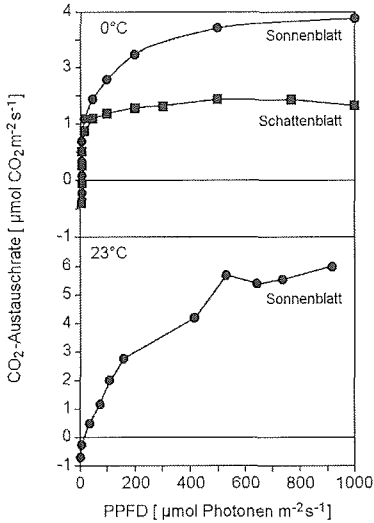


Abb. 4: Abhängigkeit der Tagessummen des CO_2 -Umsatzes von vorjährigen (Kreise, gestrichelte Ausgleichsline) und diesjährigen (Punkte, durchgezogene Ausgleichsline) *Ilex*-Blättern von den Tagessummen der photosynthetisch aktiven Einstrahlung (Messdaten aus dem Zeitraum Mai–Juli 1994).

Der CO_2 -Gewinn der jüngeren Blätter ist dabei um rund ein Drittel niedriger als derjenige der erwachsenen Blätter. In diesem Vergleich sind die Daten

von Blättern aufgenommen, welche anatomisch nicht als ausgesprochene Schattenblätter zu charakterisieren sind. Voll entwickelte Schattenblätter erreichen generell nur die Umsatzraten der jungen, noch wenig skleromorphen Sonnenblätter, wenngleich ihre Lichtausnutzungseffizienz wesentlich höher ist.



Die Abhängigkeit des CO₂-Umsatzes von der Einstrahlung wird des weiteren erheblich vom herrschenden Temperaturklima geprägt. Im Sommer werden bei einem außerhalb des Waldes stehenden hochwüchsigen *Ilex*-Baum maximale Lichtsättigungsdaten der Nettophotosynthese der Sonnenblätter von knapp 6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei Einstrahlungsdaten von mehr als 600 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ erreicht. Bei winterlichen Temperaturen um den Nullpunkt beträgt die Aufnahme rate der immergrünen *Ilex*-Blätter maximal 3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Die dafür nötige Einstrahlungsintensität ist von der im Sommer nicht wesentlich unterschieden (Abb. 5).

Abb. 5: Abhängigkeit des CO₂-Gaswechsels von *Ilex aquifolium* vom Angebot an photosynthetisch aktiver Strahlung bei winterlichen Gefrierpunktstemperaturen und sommerlich gemäßigten Temperaturen um 23 °C.

CO₂-Gaswechsel von *Fagus sylvatica* und *Ilex aquifolium* im Vergleich

Auch der CO₂-Gaswechsel von Buchenblättern wird wesentlich von den herrschenden Einstrahlungsbedingungen geprägt. Für weitgehend vergleichbare PPFD-Angebote am strahlungsexponierten Waldrand und im Bestandesinneren sind in Abb. 6 repräsentative sommerliche Tagesverläufe des CO₂-Umsatzes von *Fagus*- und *Ilex*-Blättern einander gegenübergestellt. In allen Fällen handelt es sich um den Gaswechsel voll ausdifferenzierter Blätter, deren Anatomie eine intermediäre Stellung zwischen extremen Sonnen- und extremen Schattenblättern einnimmt. Im Falle des Schattenstandortes herrscht ein nur kurzfristig durch höheren Lichteinfall unterbrochenes, langfristig aber niedriges Lichtangebot. Am Sonnenstandort überschreiten die PPFD-Ausbeuten zumindest knapp 2 Stunden um die Mittagszeit deutlich die Lichtsättigungswerte des Gaswechsels sowohl der Buchen- wie auch der Stechpalmen-Blätter. Der beprobte *Ilex*-Strauch wuchs außerhalb des ge-

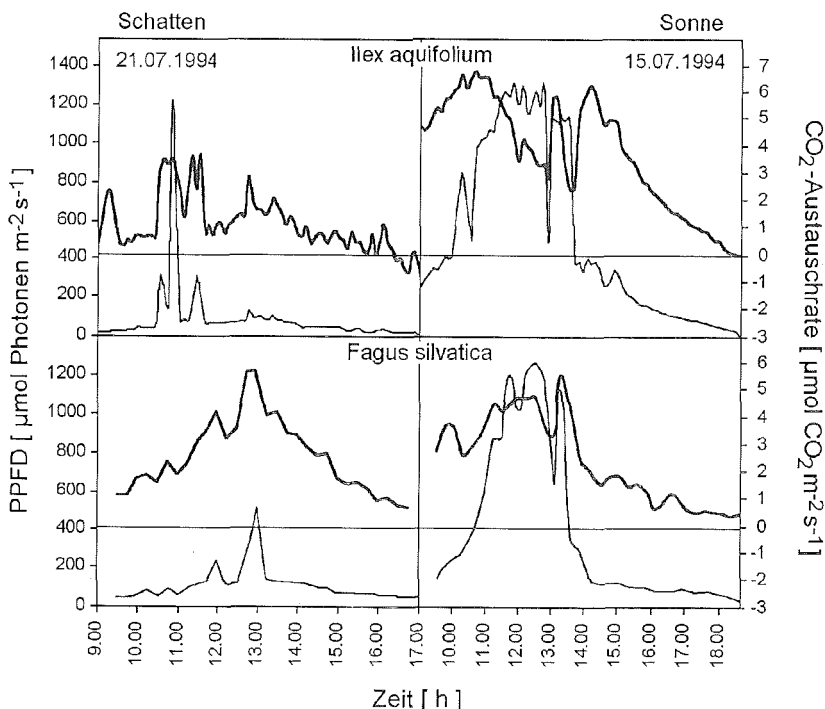


Abb. 6: Vergleich von Tagesgängen des CO₂-Gaswechsels von *Ilex aquifolium* und *Fagus sylvatica* unter hohen und geringen Einstrahlungsbedingungen.

schlossenen Waldbestandes und zeigte generell CO₂-Umsätze, die über denen der Stechpalmen-Pflanzen im Vegetationsbestand lagen (vgl. ähnlich hohe Raten der Blätter des Solitär-Exemplars bei den der Abb. 5 zugrundeliegenden Messungen). Kurzzeitige Reduzierung der Einstrahlung am Sonnenstandort ebenso wie ihre kurzzeitige Erhöhung am Schattenstandort führt bei beiden Pflanzenarten zu Verminderungen bzw. Erhöhungen des CO₂-Umsatzes der Blätter - deutliche Indizien für die generell herrschende Lichtlimitierung der Photosynthese. Deren blattflächenbezogene Maximalraten sind jedoch typischerweise im Falle der Buche um gut 1/3 höher als bei der Stechpalme, ein Hinweis auf eine höhere Effizienz des photosynthetischen Apparates der *Fagus*- im Vergleich mit dem der *Ilex*-Blätter. Dies belegen auch die während der Vegetationsperiode und bei repräsentativen Tagesgangmessungen des Gaswechsels an Sonnen- und Schattenblättern der Buche ermittelten Höchstmengen des CO₂-Umsatzes im Vergleich mit denen von voll ausdifferenzierten diesjährigen *Ilex*-Blättern im Sommer (Tab. 1). Die Maximalraten der CO₂-Aufnahme, die die Sonnenblätter der Buche kurz vor Blattfall noch erreichen können, liegen dabei in der gleichen Größenordnung wie die der

Schattenblätter der Buche zum Zeitpunkt ihrer höchsten Leistungsfähigkeit im Juli/August. Die Umsätze des letztgenannten Blatttyps sind kurz vor dem herbstlichen Blattabwurf auf weniger als die Hälfte der sommerlichen Gaswechsel-Intensität gefallen. Bei den Sonnenblättern ist dieses Alterungssymptom weniger drastisch.

Diskussion

Die gaswechselanalytisch bestimmten CO₂-Umsatzraten von *Ilex* und *Fagus* quantifizieren die photosynthetische Assimilationsleistung einzelner Blätter. Für die Rotbuche liegen aus etlichen umfangreichen Studien im mitteleuropäischen Raum Vergleichswerte vor, in die sich die eigenen Meßdaten gut einfügen. So ergaben Messungen an Sonnenkronen-Blättern von Rotbuchen im Solling Maximalwerte der Nettophotosynthese zwischen 6 und 6,5 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹, Schattenblätter wiesen Maximalraten von 4 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ auf (SCHULZE 1970). SCHULTE (1992) nennt für die gleiche Lokalität Spannen von 5,5 bis 9,4 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ im Falle der Sonnenblätter und 4,1 bis 7,2 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ im Falle der Schattenblätter, Extremwerte, die gut mit den Messungen im Bergischen Land übereinstimmen. Hier wie dort handelt es sich um 100 bis 140 Jahre alten Hochwald mit Buchen-Naturverjüngung. Die eigenen Messungen wurden allerdings im Traufbereich der Kronen durchgeführt, nicht, wie im Solling, im oberen Kronenraum des Bestandes. Offensichtlich besteht jedoch kein Unterschied zwischen der Umsatzrate von Blättern im bodennahen Raum und im Wipfelbereich, vorausgesetzt, die einwirkenden mikroklimatischen Bedingungen sind vergleichbar. So berichtet auch RINDERLE (1990) von Messungen an einer 40jährigen Solitärbuche

Datum	Sonnenblätter	Schattenblätter
	Gaswechselrate [µmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]	
12.5.95	5,7	
28.6.95		5,9
20.7.95	8,5	
29.7.95		7,2
8.8.95	8,4	
9.8.95		6,5
6.9.95	7,6	
17.9.95		4,9
2.10.95		2,8
13.10.95	6,9	
<i>Ilex</i> im Juni / Juli	3 – 4,5	

Tab. 1: Maximalraten der Nettophotosynthese von Buchenblättern an ausgewählten, repräsentativen Tagen während der Vegetationsperiode

über Maximalwerte der Sonnenblatt-Photosynthese um $9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und Schattenblatt-Umsatzraten von $4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Bei Sättigung der Umsatzraten steigt auch die Nettophotosynthese der von KÜPPERS & SCHNEIDER (1993) untersuchten Buchen-Jungpflanzen auf Werte über $8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Abgesehen von Extremwerten eines außerhalb des Waldes stehenden *Ilex*-Strauches bis zu reichlich $6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Abb. 6) erreichen die Stechpalmenblätter in der Regel Höchstwerte des CO_2 -Gaswechsels von nur 3 bis $4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Ihr flächenbezogener Chlorophyllgehalt ist dabei mit mittleren Werten von $0,06 \text{ mg cm}^{-2}$ rund dreimal höher als der der Sonnenblätter der Buchen im Solling (rund $0,02 \text{ mg cm}^{-2}$; SCHULZE 1970). Auch für die beiden die bergischen Luzulo-Fageten prägenden, einerseits sommer-, andererseits immergrünen Makrophanerophyten gilt somit die Generalisierung SCHULZES (1982), daß die Photosyntheseleistung der Fallaubpflanze stets höher ist als die der immergrünen Art. Im generellen Vergleich der Belaubungsformen gilt allerdings auch, daß die Stoffinvestition in die Blattorgane bei saisonkahlen Sippen deutlich höher ist als bei Taxa mit längerlebigen Blättern. Als Folge davon muß der langfristige Netto-Produktionsgewinn bei beiden Existenztypen somit nicht übermäßig stark divergieren (ELLENBERG et al. 1986).

Für *Ilex aquifolium* als Strauchschichtbildner im Buchenhochwald machen die lichtökologischen Befunde der Gaswechsel-Messungen im Weinsberger Bachtal deutlich, daß der gegenüber der Baumschicht-Art andere Belaubungsmodus im bedeutsamen Ausmaß die standörtliche Koexistenz der beiden Holzgewächse ermöglicht oder zumindest stabilisiert: In der winterkahlen Periode des Buchenbestandes ist den Stechpalmen-Sträuchern bei besseren Lichtverhältnissen als im Sommer trotz tiefer Temperaturen ein beträchtlicher Stoffgewinn möglich (Abb. 5). Dies mag Reserven bringen, die katabolische Verluste abpuffern, welche in der folgenden Vegetationsperiode vor allem für den Laubneuaustrieb von *Ilex* offenbar nicht vermeidbar sind. Im schattigen Unterwuchs muß diese Blattentfaltung und -reifung völlig aus den vorhandenen Kohlenhydrat-Reserven gespeist werden: In der Tagesbilanz des Gaswechsels überwiegt in der ersten Vegetationsperiode der *Ilex*-Blätter meistens die Atmung. Nur die voll entwickelten Blätter sind gegen Ende ihrer ersten Vegetationsperiode sowie durchgehend im zweiten Jahr ihrer Existenz in der Lage, die geringe Einstrahlung im Waldesinneren photosynthetisch so effizient zu nutzen, daß zumindest eine Kompensation der Atmung und mitunter sogar eine positive Gaswechselbilanz erreicht werden.

Unter dem deutlich besseren Strahlungsangebot an Halbschatten- und Lichtungsstandorten sind es dagegen gerade die jungen Blätter, die die höchste Photosyntheseleistung erzielen. Ihre relative Überlegenheit gegenüber älteren Blättern mag auch von Schädigungen herrühren, welche diese während ihrer

langen Lebenszeit an den lichtreicheren, gleichzeitig aber auch gegen abiotische Extreme exponierteren Standorten erlitten haben. So fand CALLAUCH (1983), daß ungehinderte Sonneneinstrahlung die Ausbildung von Frostschäden bei der Stechpalme fördert. LANGE (1961) betont freilich, daß es die noch wenig skleromorphen Blätter des laufenden Jahres sind, die bereits bei niedrigeren Temperaturen gegen Hitzeeinwirkung anfälliger sind als ältere *Ilex*-Blätter.

Es läßt sich so generalisieren, daß im Schattenraum des Waldbestandes die älteren Blätter von *Ilex aquifolium* eine positive Stoffbilanz ermöglichen, an Standorten höherer Einstrahlung hingegen die jungen Blätter die höhere Photosyntheseleistung erbringen.

Auch unter einem weitgehend geschlossenen Kronendach herrschen nie konstante Lichtbedingungen. Lichtflecken treten zu etwa 10 % der Zeit eines Tages auf, sie können bis zu 90 % des gesamten standörtlichen Strahlungsgewinns erbringen (CHAZDON 1988). Nach SCHULZE (1972) ist jedoch für den Krautpflanzen-Unterbuch eines Luzulo-Fagetums die Photosynthese bei schwachem durchschnittlichen Lichtgenuß bedeutsamer als das hohe Strahlungsangebot während sporadisch auftretender Lichtflecken. Denn hinreichende Stomataöffnung und vollständige photosynthetische Induktion benötigen mehr Zeit (15 bis 30 Minuten) als ein Lichtfleck andauert. Schnell aufeinanderfolgende Lichtflecken können allerdings zu einer deutlichen Aktivitäts-Steigerung des photosynthetischen Apparates führen (KÜPPERS & SCHNEIDER 1993) und eine "postilluminative Kohlenstoff-Fixierung" ermöglichen, solange noch Reduktionsäquivalente aus der Starklichtphase für die photosynthetische Dunkelreaktion vorhanden sind (CHAZDON & PEARCY 1986; SCHNEIDER et al. 1993).

Wie weit *Ilex aquifolium* aus solch kurzfristiger Lichtfleckendynamik im Waldunterwuchs existenzbedeutsame Vorteile zu ziehen vermag, können nur einschlägige Spezialversuche klären. Immerhin wird aus den normalen Tagesgang-Messungen des CO₂-Gaswechsels klar, daß die Stechpalme im Waldesinneren nicht allzu produktionskräftig ist, daß ihre Blätter im strahlungsexponierten Freiland die höchsten Gaswechselraten erreichen. Hier aber können die im subatlantischen Raum weniger milden Wintertemperaturen die Vitalität der Art beeinträchtigen (CALLAUCH 1983). Das Zusammenspiel von artspezifischen Licht- und Temperaturansprüchen engt so die Nische des optimalen Vorkommens von *Ilex aquifolium* am Westabfall der zentraleuropäischen Mittelgebirgskette ein auf die Halbschattenstandorte der Ränder und Lichtungen des dominierenden Buchen-Hochwaldes. Vegetative Ausbreitung hinein in den geschlosseneren Bestand, stärkere Schattenverträglichkeit der Photosynthese von zwei- bis dreijährigen Blättern sowie die produktionsbiologische Nutzung der Lichtverfügbarkeit in der kalten Jahreszeit unter den

dann winterkahlen Buchenkronen ermöglichen prinzipiell die *Ilex*-Existenz in Gebüschform, aber nicht als Bäume, auch im Waldesinneren. Die verminderte Vitalität dieser Stechpalmen wird allerdings am weitgehenden Fehlen von Blüten und Früchten bei diesen Pflanzen deutlich.

Literatur

- ANDREWS, S. (1984): A reappraisal of *Ilex aquifolium* and *I. perado* (Aquifoliaceae). – Kew Bulletin 39 (1): 141–155.
- ARNON, D.I. (1949): Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. – Plant Physiology 24: 1–15.
- ASCHAN, G. (1998): Mikroklima, Energiebilanz und Wasserhaushalt von tropischen und extratropischen Wäldern. – Edition Wissenschaft, Reihe Biologie, Bd. 159, Tectum-Verl., Marburg.
- ASCHAN, G. & R. LÖSCH (2000): Das Bestandesklima niederbergischer Buchenwälder. – Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal 53, Burgholz-Monographie, in Druck.
- BEAULIEU, J. L. de, A. PONS & M. REILLE (1984): Recherches pollanalytiques sur l'histoire de la végétation des monts du Velay, Massif Central, France. – Dissertationes Botanicae 72: 45–70.
- BUSCH, J. & LÖSCH, R. (1998) Stomatal behaviour and gas exchange of sedges (*Carex* spp.) under different soil moisture regimes. – Physics and Chemistry of the Earth 23: 443–448.
- CALLAUCH, R. (1983): Untersuchungen zur Biologie und Vergesellschaftung der Stechpalme (*Ilex aquifolium*). – Dissertation, Kassel.
- CHAZDON, R.L. (1988): Sunflecks and their importance to forest understorey plants. – Advances in Ecological Research 18: 1–63.
- CHAZDON, R.L. & R.W. PEARCY (1986): Photosynthetic responses to light variation in rain-forest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. – Oecologia 69: 524–531.
- CIFERRI, R. (1962): La laurisilva canaria: una paleoflora vivente. – Ricerca scientifica (Roma) 2: 111–134.
- CUÉNOUD, P., DEL PRADO MARTINEZ, M.A., LOIZEAU, P.-A., SPICHINGER, R., ANDREWS, S. & MANEN, J.-F. (2000): Molecular phylogeny and biogeography of the genus *Ilex* L. (Aquifoliaceae). – Annals of Botany 85: 111–122.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, J. (1986): Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966–1986. Ulmer, Stuttgart.
- HEIBEL, E., FLESCH, D., LÖSCH, R. & ASCHAN, G. (1995): Die Vegetation des Weinsberger Bachtals, Solingen, eines typischen Kerbtals am Westabfall des Bergischen Landes. – Acta Biologica Benrodis 7: 93–120.
- FOERSTER, H. (1916): Die Hülse oder Stechpalme, ein Naturdenkmal. – Staatl. Stelle für Naturdenkmalpflege Berlin, Vorträge und Aufsätze 23 (13): 99–145.
- KÜPPERS, M. & SCHNEIDER, H. (1993): Leaf gas exchange of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings in lightflecks: effect of fleck length and leaf temperature in leaves grown in deep and partial shade. – Trees 7: 160–168.
- LANGE, O.L. (1961): Die Hitzeresistenz einheimischer immer- und wintergrüner Pflanzen im Jahreslauf. – Planta 56: 666–683.
- LÖSCH, R., J. HAENSLER, N. LESSING & E. HEIBEL (1997/98): Nährstoffverfügbarkeit und Bodenatmung walddreicher Tälhänge im Bergischen Land auf Grauwacke- und Massenkalkuntergrund. – Acta Biologica Benrodis 9: 121–139.
- OBERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart.

- POTT, R. (1990): Die nacheiszeitliche Ausbreitung und heutige pflanzensoziologische Stellung von *Ilex aquifolium*. – *Tuexenia* 10: 497–512.
- RINDERLE, U. (1990): Chlorophyllfluoreszenz- und Gaswechseluntersuchungen an Fichten (*Picea abies* (L.)Karst.) und Buchen (*Fagus sylvatica* L.) im Jahreslauf. – *Karlsruher Beiträge zur Pflanzenphysiologie* 19: 1–188.
- SCHNEIDER, H., K. PALLWAL & M. KÜPPERS (1991): Blattgasaustausch in Lichtflecken von Jungpflanzen unterschiedlicher sukzessionaler Stellung aus dem Unterwuchs eines mitteleuropäischen Buchenwaldes – eine analytische Grundlage für die Ellenbergischen Licht-Zeigerwerte? – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 22: 439–442.
- SCHULTE, M. (1992): Saisonale und interannuelle Variabilität des CO₂-Gaswechsels von Buchen (*Fagus sylvatica* L.). Bestimmung von C-Bilanzen mit Hilfe eines empirischen Modells. – Dissertation, Göttingen.
- SCHULZE, E.-D. (1970): Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus silvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. – *Flora* 159: 177–232.
- SCHULZE, E.-D. (1972): Die Wirkung von Licht und Temperatur auf den CO₂-Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. – *Oecologia* 9: 235–258.
- SCHULZE, E.-D. (1982): Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations. – In: O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND & H. ZIEGLER (eds.): *Encyclopedia of plant physiology*, N.S. 12B: 615–676. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- SEYBOLD, S. (Hrsg.; 1990): *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs*, Bd. 4, Ulmer, Stuttgart.

Anschrift der Verfasserin und der Verfasser:

Prof. Dr. RAINER LÖSCH, Abt. Geobotanik der Universität Essen, Universitätsstr. 1, D-40 225 Düsseldorf

Dr. KATJA HOMBRECHER, Reuterstr. 4, D-42 327 Wuppertal

Dr. GUIDO ASCHAN, Angewandte Botanik, FB 9 der Universität Essen, Universitätsstr.5, D-45 117 Essen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [54](#)

Autor(en)/Author(s): Lösch Rainer, Hombrecher Katja, Aschan G.

Artikel/Article: [Photosynthese-Charakteristika von Ilex und Fagus im Bergischen Land 150-165](#)