SABINE RIEWENHERM UND HELMUT LIETH (HRSG.) 1990: VERHANDLUNGEN DER GESELLSCHAFT FÜR ÖKOLOGIE (OSNABRÜCK 1989) BAND XIX/II [POSTER]: 60-68

EIN MODELL ZUR PRODUKTIVITÄT WINTERGRÜNER KRÄUTER AM BEISPIEL VON *GALIUM APARINE* L.

Werner L. Kutsch und Ludger Kappen

ABSTRACT

The development of a simulation model describing the CO_2 exchange of the winter-annual form of *Galium aparine* depending on light, temperature, and freezing is described. The model was based on measurement and mathematical processing of photosynthesis data and a simulation using meteorological data.
Galium aparine is a therophyte with winter-annual and summer-annual cycles. A comparison shows the advantages of these two strategies: the winter cycle enables more biomass production due to a longer developmental period at the risk of freezing injury, whereas the summer cycle ensures the niche competition of the species but with lower biomass production.
Measurements showed a frost tolerance limit at -17 °C in December and a decline in the following months to -9 °C in March. Net photosynthetic response to light and temperature did not shift during the period December to March. Optimum temperature for net photosynthesis was 15 °C. Down to -3 °C no frost-induced decrease of net photosynthesis was observed. Below this temperature, ice was formed in the mesophyll and photosynthesis ceased. CO_2 uptake was apparent within a few hours after thawing; below -5 °C the rates were reduced depending on the severity of the preceding frost.
The photosynthetic production was simulated for the period December 1986 to March 1987 using a net photosynthesis simulation model and mesoclimatic data. A positive biomass balance was predicted even for winters with frequent frost periods.

keywords: *Galium aparine, winterannuals, photosynthesis, freezing*

EINLEITUNG

Galium aparine ist ein Therophyt mit winter- und sommerannuellem Zyklus (GROLL und MAHN 1986). Der winterannuelle Zyklus wird hier definiert als Keimung im Spätsommer/Herbst, Überwintern als Jungpflanze, Blühen im Juni und Absterben der Pflanze im August. Der sommerannuelle Zyklus mit Keimung im März/April, Blühen im Juli und einem Absterben der Pflanze ebenfalls im August ist dagegen erheblich verkürzt.
Ein Vergleich verdeutlicht die Vorteile dieser Teilstrategien: der winterannuelle Zyklus ermöglicht aufgrund der wesentlich längeren Entwicklungszeit eine höhere Produktion, ist allerdings mit dem Risiko der Frostschädigung verbunden, während der sommerannuelle Zyklus mit geringerer - aber weniger gefährdeter - Produktion die Etablierung der Art am Standort sichert.
Ziel dieser Ausführungen ist eine genauere Analyse des winterannuellen Zyklus'. Dabei wird überprüft, wie die Pflanzen sich mit ihrem Produktionsverhalten an die winterlichen Verhältnisse anpassen. Von besonderer Bedeutung ist dabei die Frage, ob die Pflanzen eine tiefe Winterruhe einlegen, also auch ihre Assimilationstätigkeit weitgehend einstellen, wie dies bei anderen Pflanzenarten beobachtet wurde, oder ob sie kurzfristige Warmperioden während des Winters zur Assimilation nutzen können. Um diese Frage zu beantworten, wird mit Hilfe eines Simulationsmodells der CO_2-Gaswechsel der Blätter von *Galium aparine* während der Wintermonate beschrieben.

MATERIAL UND METHODEN

Sämtliche in den Versuchen verwendeten Pflanzen entstammen einer Population vom Randbereich eines nährstoffreichen Auwaldes östlich des Ahrensees bei Kiel (UTM:32UNF643178). Hier wurden während der Herbstmonate gerade aufgelaufene Pflanzen entnommen und in Tontöpfen in den Botanischen Garten der Universität Kiel überführt.
Der Gaswechsel wurde als CO_2-Differenz im offenen System (Firma WALZ, Effeltrich) gemessen. Die Meßküvetten mit einem Volumen von 3 Litern sind temperaturgeregelt und mit einer Luftumwälzung versehen (KAPPEN et al. 1986). Als Lichtquelle wurden zwei Strahler (HQIL, Norka, 400 W) verwendet. Mit Hilfe von farbneutralen Graufiltern wurden verschiedene Lichtstufen erzeugt. Der CO_2-Gaswechsel wurde auf zweierlei Weise gemessen:

- Es wurden Lichtkurven bis zur Lichtsättigung bei verschiedenen Temperaturen gemessen, um die Licht- und die Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese bestimmen zu können.
- Weiterhin wurde der CO_2-Gaswechsel nach Frosteinwirkung bei konstanter Temperatur (10 °C) und konstanter Einstrahlung (250 μmol Phot m^{-2} s^{-1}) vom Zeitpunkt des Auftauens an über mehrere Stunden beobachtet.

Neben der Frostresistenz wurden die Gefrier- und die Unterkühlungstemperatur (KAPPEN 1964) bestimmt.

Zur Erstellung eines Simulationsmodells ist die Beschreibung der Licht- und Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese mit Hilfe von mathematischen Funktionen notwendig. Für die Lichtabhängigkeit wurde die folgende Exponentialfunktion gewählt:

$$P_M(L) = P_{ML} - \frac{P_{ML}}{e^{K*L}}$$

Dabei ist P_{ML} die maximale Photosyntheserate bei Lichtsättigung,
L die Quantenstromdichte zwischen 400 und 700 nm (= PAR),
K ein empirischer Koeffizient

Um die Temperaturabhängigkeit von Photosynthese und Dunkelatmung darzustellen, wurden die von TENHUNEN et al. (1976a, b) verwandten Gleichungen von KOFFLER und ARRHENIUS unverändert übernommen (Es handelt sich auch hier um Exponentialfunktionen bzw. bei KOFFLER um eine Kombination von Exponentialfunktionen, die eine Optimum-Kurve ergibt):

$$I = \frac{C*T_K\, e^{-\triangle H'/R*T_K}}{1 + e^{-\triangle H_1/R*T_K}*e^{\triangle S/R}}$$

Dabei ist I die Photosyntheserate bei Lichtsättigung und einer bestimmten Temperatur TK; I gibt diese Rate in Prozent des Wertes beim Temperaturoptimum an,
C eine empirische Konstante,
R die Gaskonstante,
$\triangle H'$ die Aktivierungsenergie der biochemischen Reaktionen,
$\triangle H_1$ die Aktivierungsenergie der Enzymdenaturierung
$\triangle S$ die Entropieänderung bei der Enzymdenaturierung,
TK die Blattemperatur [K]

Durch Veränderung der empirischen Konstanten wurden iterativ die Funktionen den Messwerten (auf ein Minimum der Standardabweichung) angeglichen.

ERGEBNISSE DER MESSUNGEN

Galium aparine erreicht im Dezember maximale Frostresistenz (vitale Resistenzgrenze bei - 17 °C: Abb. 1). Die Art ist damit anderen einheimischen wintergrünen Kräutern vergleichbar (TILL 1956; KAPPEN 1979; MIETH 1985).
Abb. 1 zeigt zusätzlich die Gefrier- und Unterkühlungstemperaturen des Assimilationsgewebes. Die Unterkühlungstemperatur schwankt um -3 °C. Wenn die Unterkühlungstemperatur des Blattgewebes nicht unterschritten wurde, bildete sich kein Eis im Assimilationsgewebe und die Photosynthese blieb auch unter 0 °C unbeeinflußt. Bei Temperaturen unter -3 °C kam es zu Eisbildung und die Photosynthese brach zusammen, ohne daß das Blatt geschädigt wurde (PISEK et al. 1967; PISEK 1972). Der Gefrierpunkt des Assimilationsgewebes (GPA) ist eine entscheidende Größe für die winterliche Produktionsbiologie.

Die Licht- und Temperaturabhängigkeit der Photosynthese zeigte im frostharten Zustand der Pflanze von Dezember 1986 bis zum März 1987 keine Veränderung: Das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese bei Lichtsättigung lag kontinuierlich um 15 °C; die maximale Nettophotosyntheserate betrug 8,1 mg CO_2 dm^{-2} h^{-1} (Abb. 2).

Nach Frosteinwirkung erholt sich der CO_2-Gaswechsel je nach Schärfe des Frostes unterschiedlich (Abb. 3): Pflanzen, in deren Assimilationsgewebe Eisbildung aufgetreten war, die aber nicht unter -4 °C abgekühlt worden waren, nahmen die Photosynthese schnell wieder auf. Bereits nach 90 Minuten wurde der Kompensationspunkt überschritten und nach 4 Stunden eine Nettophotosyntheserate erreicht, die der Rate der Kontrollpflanzen ohne vorhergehende Frosteinwirkung bei gleichen Randbedingungen (Photosynthesekapazität) entsprach. Wurden die Pflanzen tieferen Temperaturen (im dargestellten Fall -6 °C) ausgesetzt, so verlängerte sich die Reaktivierungszeit und die Nettophotosyntheserate blieb unter dem Niveau der Kontrollen.

Offenbar spielt die Dauer der Frosteinwirkung nur eine untergeordnete Rolle: die Pflanzen mit der geringeren Frosteinwirkung von -4 °C waren vor der Messung einer Woche Dauerfrost ausgesetzt gewesen, während die anderen nur für 10 Stunden gefroren waren.
Temperaturen, die eine solche Depression auslösen, werden hier als Depressionspunkt der Nettophotosynthese (DPP) definiert. Zusammen mit der Frostresistenzgrenze bilden GPA und DPP die zentralen pflanzlichen Parameter zur Beschreibung und Simulation der winterlichen Photosynthese.

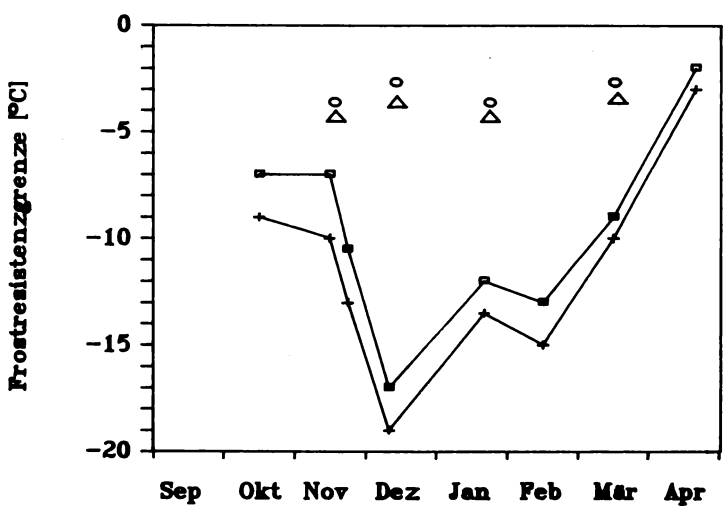

Abb. 1: Saisonaler Verlauf der Frostresistenzgrenzen (vitale = 20 % (▭), letale = 50 % (+) der Sprosse von *Galium aparine*; Gefriertemperatur (o), Unterkühlungstemperatur (△)

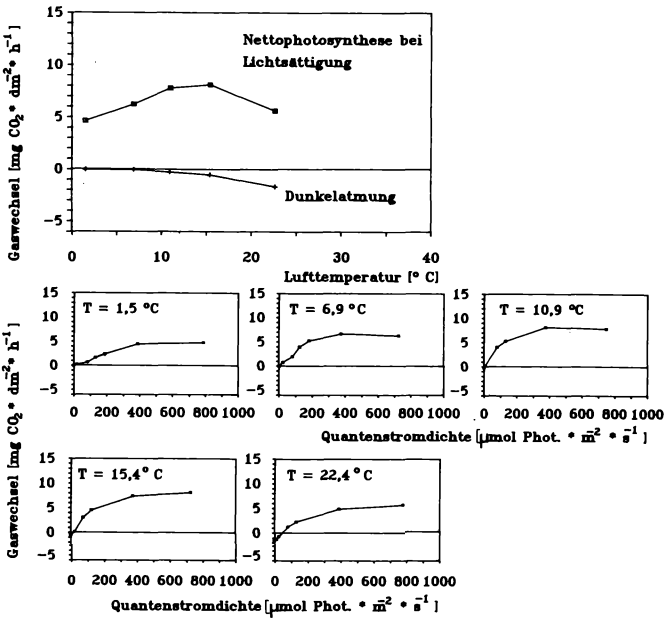

Abb. 2: Licht- und Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese von *Galium aparine* nach Messungen vom 5.-12. Dezember 1986

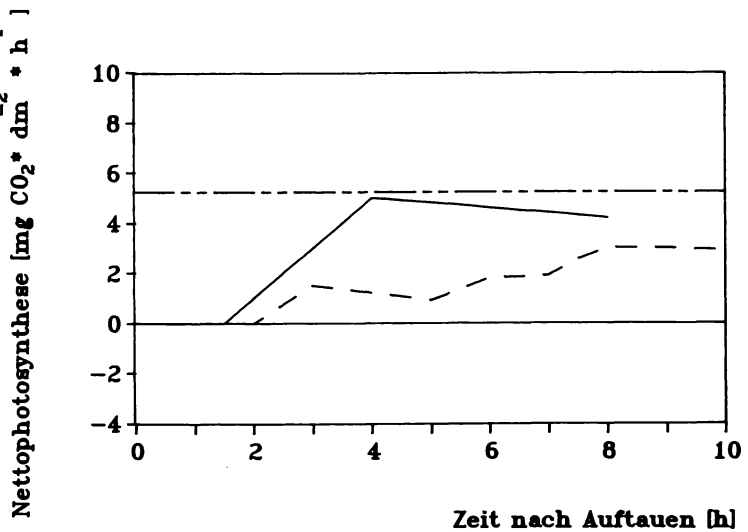

Abb. 3: Reaktivierung der Photosynthese nach Frost
—— bis -4 °C (7 Tage Dauerfrost)
- - - bis -6 °C (12 Stunden)
---- Rate der Kontrollpflanzen (ohne Frost) bei gleichen Randbedingungen

MODELLBILDUNG

Aufbauend auf den Messwerten wurde ein mathematisches Modell der Abhängigkeit des Gaswechsels von den Parametern Licht und Temperatur entwickelt. In den Abb. 4a und 4b ist ein "data response surface" der Nettophotosynthese dargestellt. Es zeigt für jede Kombination von Licht- und Temperaturdaten zwischen 0 und 950 μmol Photonen m^{-2} s^{-1} bzw. zwischen -5° und 40 °C mit diesen Modellrechnungen ermittelte Werte der Nettophotosynthese an. Dabei ist deutlich der Zusammenbruch der Photosynthese bei -3 °C zu erkennen. Frostresistenz, GPA, DPP, Reaktivierungsgeschwindigkeit nach Frost und relative Höhe der Depression wurden zur Definition verschiedener Fälle der Frosteinwirkung benutzt (Abb. 5). Die Kombination dieser Fälle mit den Temperatur- und Lichtabhängigkeiten in einem Computerprogramm macht eine Simulationsrechnung mit konkreten meteorologischen Daten möglich.

SIMULATIONSRECHNUNG

Für eine Simulationsrechnung wurden Daten des Wetteramtes Schleswig (Wetterstation Kiel-Kronshagen) für den Winter 1986/87 verwendet. Dieser Winter, in dem an 84 Tagen das Temperaturminimum unter 0 °C lag, war für hiesige Verhältnisse kalt. Das absolute Minimum lag bei -15 °C im Januar.
Zur Erstellung von ungefähren Tagesverläufen der Temperatur bestimmten wir für jeden Monat die Anzahl der Tage, die einem der in Abb. 5 definierten Fälle zuzuordnen waren (Häufigkeit), und ermittelten die durchschnittlichen Temperaturextreme für jeden Fall. Anhand der Sonnenaufgangs- und -untergangszeiten konnte ein repräsentativer Tagesgang der Quantenstromdichte gewonnen werden. Diese Tagesgänge des Licht- und Temperaturklimas dienten für jeden der definierten Fälle in jedem Monat zur Simulation des Gaswechsels und zur Aufstellung von Tagesbilanzen.
Durch Multiplikation dieser Tagesbilanzen mit der Häufigkeit der Tage, an denen die entsprechenden Klimabedingungen herrschten, wurde die Kohlenstoffbilanz der Pflanzen für einen Zeitraum von 4 Monaten bestimmt (Abb. 6). Dabei sind frostfreie Tage als "Fall 0" definiert. Schneefreie Tage, an denen das Temperaturminimum am Boden unter der Resistenzgrenze lag (Fall 5), kamen nicht vor und sind daher nicht dargestellt.

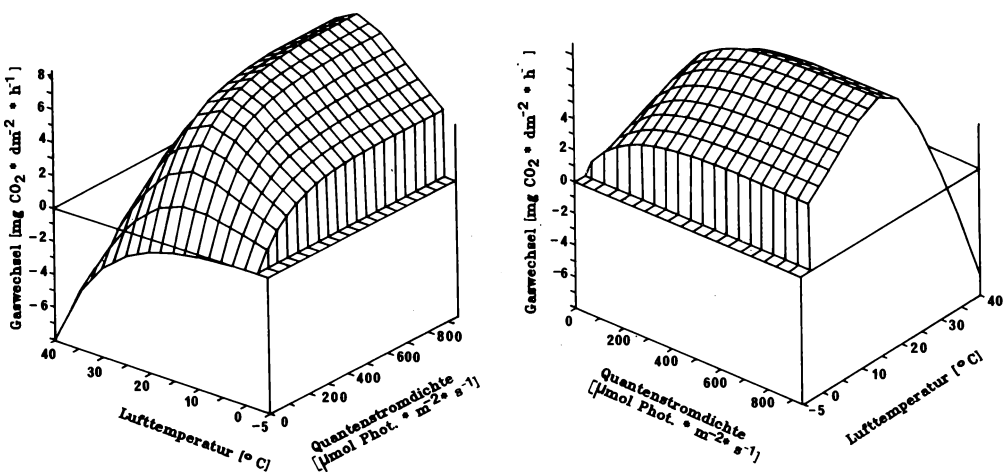

Abb. 4a und 4b: "data response surface" der Licht- und Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese von *Galium aparine* nach Daten vom Dezember 1986

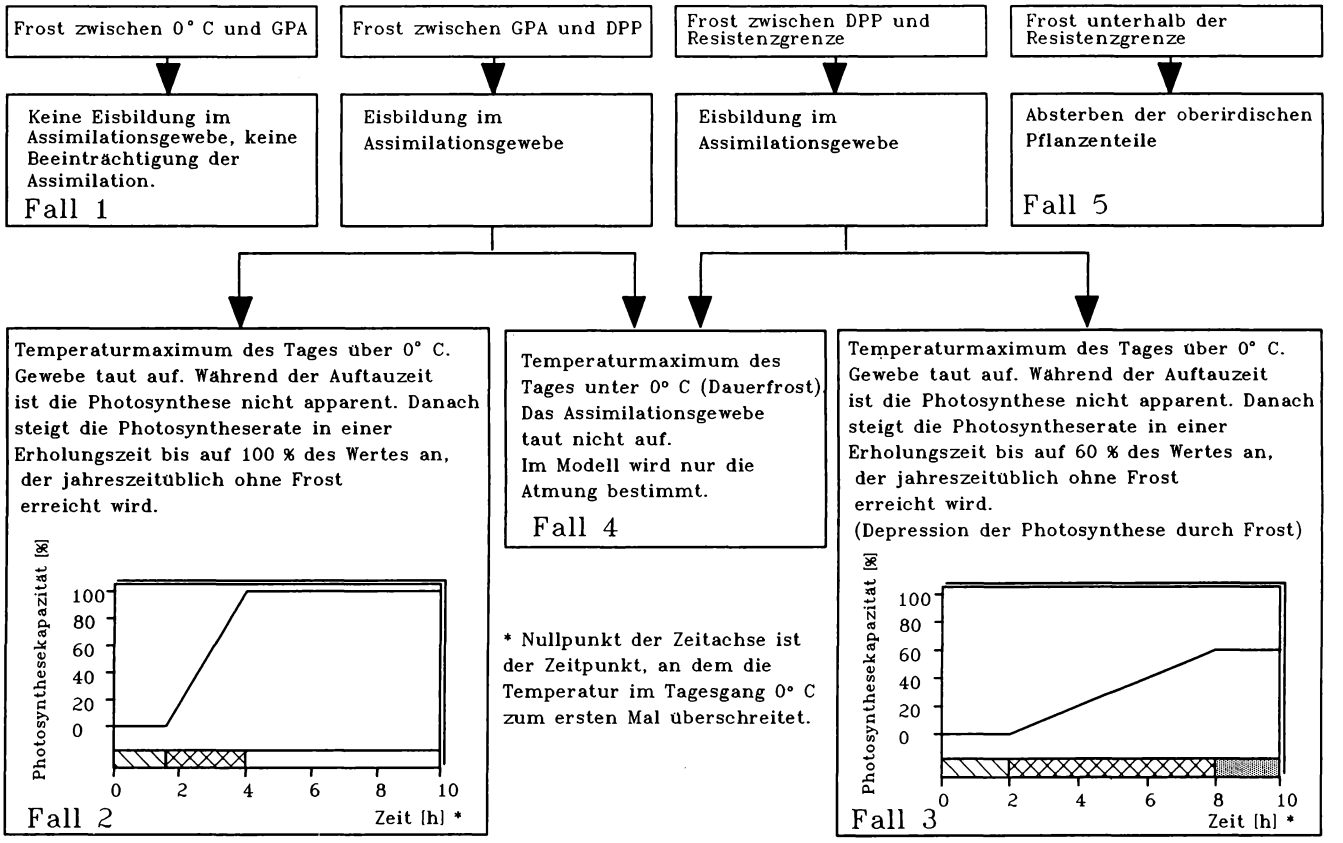

Abb. 5: Struktur des Computerprogramms zur Modellierung der Auswirkungen von Frost auf den Gaswechsel

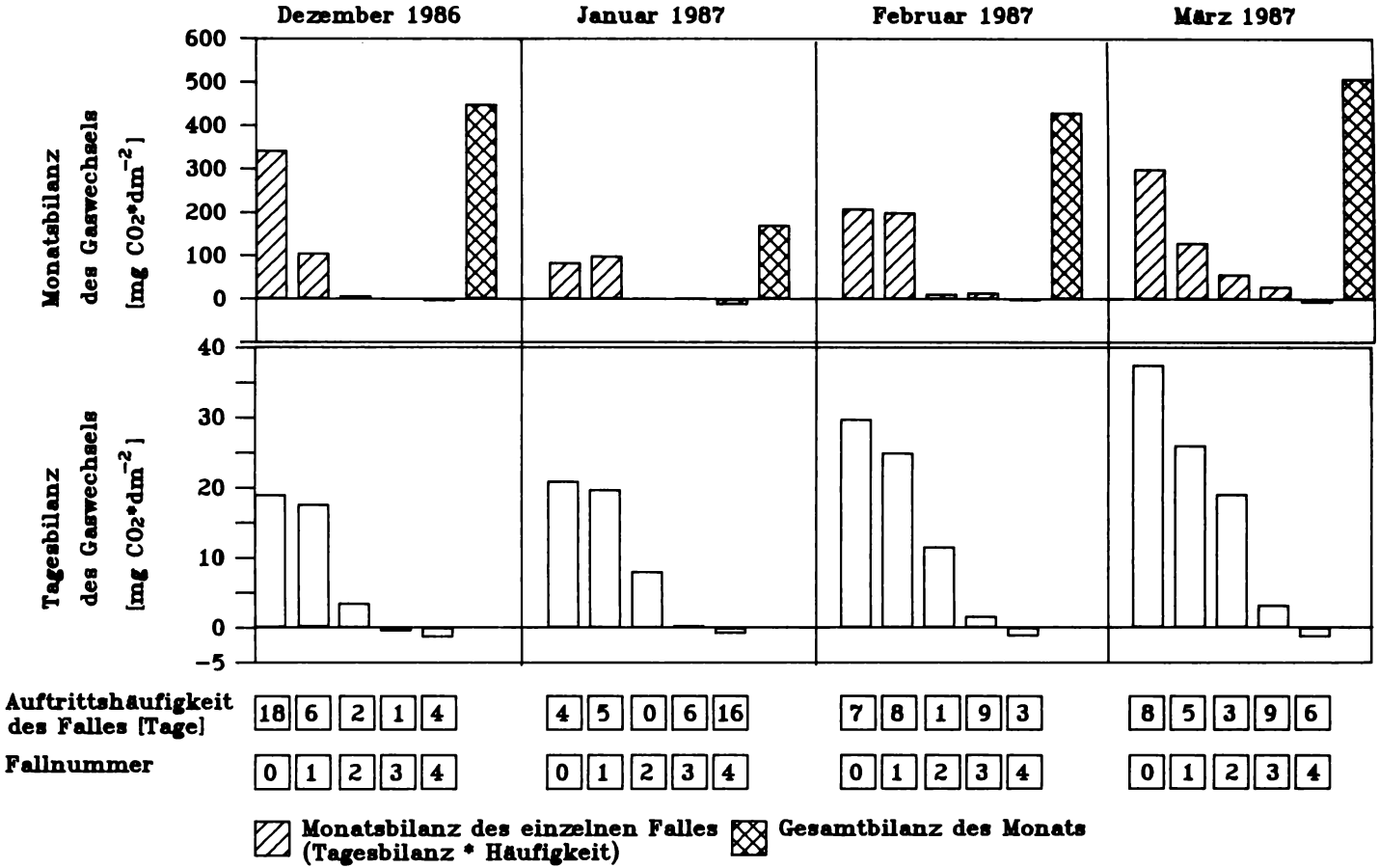

Abb. 6: Berechnete CO_2-Bilanz

Die durchschnittlichen Tagesbilanzen sind mit der Dauer der Photoperiode gut korreliert. Sie sind im Dezember am niedrigsten und im März am höchsten. Die Gesamtbilanz ist in allen "Frostmonaten" positiv. Selbst im Januar mit 16 Tagen Dauerfrost, an denen keine Photosynthese möglich war, sorgte eine Warmperiode von neun Tagen für eine positive Monatsbilanz. Neben der schnellen Reaktivierungszeit nach Frost sind die temperaturbedingt geringen Atmungsverluste Ursache für diese positive Bilanz.
Die höchsten Monatsbilanzen werden im Dezember und im März erreicht. Während dies im Dezember auf die große Anzahl der frostfreien Tage zurückzuführen ist, führt im März die Lichtsumme zu höheren Tagesbilanzen und somit zu einer hohen Monatsbilanz.

SCHLUßFOLGERUNG

Galium aparine läßt keine Winterruhe erkennen. Bei Eisbildung im Assimilationsgewebe (unter etwa -3 °C) wird der CO_2-Gaswechsel sistiert. Doch bereits wenige Stunden nach dem Auftauen zeigt die Pflanze eine CO_2-Aufnahme. Auch bei leichten Frösten mit Eisbildung im Gewebe (bis etwa -5 °C) ist 4 Stunden nach dem Auftauen keinerlei Frostnachwirkung mehr feststellbar. Lediglich bei Frösten unter -5 °C ist eine nachhaltige Depression der Nettophotosyntheserate erkennbar.

Die Simulationsrechnungen zeigen, daß die Nachwirkungen von Frost eine erhebliche Einschränkung der Produktion bewirken. Da die Pflanzen aber durch die schnelle Reaktivierung in der Lage sind, selbst kurzfristige Wärmeperioden auszunutzen, und temperaturbedingt geringe Atmungsverluste haben, ergibt sich für jeden Wintermonat eine positive Gesamtbilanz. Es kann also während des gesamten Winters Biomasse produziert werden.

Galium aparine zeigt damit ein ähnliches winterliches Produktionsverhalten wie andere Winterannuelle, beispielsweise *Erigeron canadensis, Erigeron annuus, Lactuca scariola* und *Capsella bursa-pastoris* (REGEHR und BAZZAZ 1976), und wie wintergrüne Besiedler des Waldbodens, etwa *Lamiastrum galeobdolon* (MIETH 1985), oder die Salzwiesenannuelle *Cochlearia anglica* (ALSLEBEN et al. 1987).

Wintergrüne krautige Pflanzen vermögen also im schneearmen atlantischen Klimagebiet mit ihrem Produktionsverhalten die ökologische Nische zu nutzen, die durch die Winterruhe ihrer potentiellen Lichtkonkurrenten entsteht. Wie die Untersuchungen von SALISBURY (1985) an anderen wintergrünen Pflanzen zeigen, ist allerdings auch unter einer Schneedecke, die genügend lichtdurchlässig ist, eine positive Stoffbilanz für *Galium aparine* zu erwarten.

LITERATUR

ALSLEBEN A., KAPPEN L., LÖSCH R., 1987: Die Wirkung von Salz- und Temperaturstreß auf die Photosynthese von *Cochlearia anglica*. - Verhdl. d. Ges. f. Ökologie (Gießen 1986), Band XVI 1987: 219-226.

GROLL U., MAHN E.-G., 1986: Zur Entwicklung ausgewählter Populationen des Klettenlabkrauts (*Galium aparine* L.). - Flora 178: 93-110.

KAPPEN L., 1964: Untersuchungen über den Jahreslauf der Frost-, Hitze- und Austrocknungsresistenz von Sporophyten einheimischer Polypodiaceen (Filicinae). - Flora 155: 123-166.

KAPPEN L., 1979: Widerstandsfähigkeit von Halophyten gegenüber Gefrieren und Salzstreß und ihre möglichen biochemischen Ursachen. - Ber. Dtsch. Bot. Ges. 92: 55-71.

KAPPEN L., BÖLTER M., KÜHN A., 1986: Field measurements of net photosynthesis of lichens in the Antarctic. - Polar Biol. 5: 255-258.

MIETH B., 1985: Jahresperiodischer Verlauf des autökologischen Verhaltens von *Lamiastrum galeobdolon* (L.) Ehrend. und Polatschek. - Diplomarbeit am Botanischen Institut der Christian-Albrechts-Universität Kiel.

PISEK A., LARCHER W., UNTERHOLZNER R., 1967: Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten I. Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter. - Flora 157: 239-264.

PISEK A., 1972: The normal temperature range, A 1.1 Photosynthesis. - In: PRECHT, H., CHRISTOPHERSEN, J., HENSEL, H.,LARCHER, W. (eds.): Temperature and Life.- New York, Heidelberg, Berlin, Springer: 102-127.

REGEHR D.L., BAZZAZ F.A., 1976: Low temperature photosynthesis in successional winter annuals. - Ecology 57: 1297-1303.

SALISBURY F.B., 1985: Plant growth under snow.- Aquilo. Ser. Bot. 23: 1-7.

TENHUNEN J.D., YOCUM C.S., GATES D.M., 1976a: Development of a photosynthesis model with an emphasis on ecological applications, I. Theory. - Oecologia (Berl.) 26: 89-100.

TENHUNEN J.D., WEBER J.A., YOCUM C.S., GATES D.M., 1976b: Development of a photosynthesis model with an emphasis on ecological applications, II. Analysis of a data set describing the PM-surface. - Oecologia (Berl.) 26: 101-119.

TILL O., 1956: Über die Frosthärte von Pflanzen sommergrüner Laubwälder. - Flora 143: 499-542.

ADRESSE

Werner L. Kutsch
Prof. Dr. Ludger Kappen
Botanisches Institut der
Christian-Albrechts-Universität Kiel
Olshausenstr. 40
D-W-2300 Kiel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: 19_2_1990

Autor(en)/Author(s): Kutsch Werner Leo, Kappen Ludger

Artikel/Article: Ein Modell zur Produktivität wintergrüner Kräuter am Beispiel von galium aparine l. 60-68