

Nettophotosynthese- und Stomataverhalten der Blätter von Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) in Lichtflecken

Hans Schneider, Manfred Küppers und Anthony G. Swan

Synopsis

A self-constructed, fully climatized and automatically controlling system (consisting of two independent leaf cuvettes) for the measurement of gas exchange of leaves was used to investigate the CO₂- and H₂O-exchange of beech seedlings grown either under controlled or natural conditions of the understory. In a series of experiments light was varied in minute cycles from darkness to light saturating net photosynthesis (A). Stomata opened during the first light pulse, finally leveling out. This is a consequence of increasing induction state of photosynthesis in subsequent lightflecks. In the dark induction decreases again but not as fast as it increases in the light. This allows to maintain high photosynthetic activity while "waiting" for the next lightfleck. However, following extremely short lightflecks (3 s to 60 s), postilluminative CO₂ fixation of up to 50 s has been observed, allowing the plant for a high light utilisation, which is important in the dim light of the understory. The relevance for growth and survival is discussed.

Fagus sylvatica L., photosynthesis, lightflecks, light induction, intercellular CO₂-concentration, stomata

1. Einleitung

Im Hinblick auf eine natürliche, vom Menschen nicht beeinflusste Regeneration von Buchenwäldern ist es von fundamentalem Interesse, das Verhalten von Buchenkeimlingen zu verstehen. Es ist bekannt, daß Keimlinge und Jungpflanzen vieler Klimaxarten - so auch der Buche - schattenbedürftig sind, sie sich also an die natürlichen Lichtverhältnisse des Unterholzes angepaßt haben. Am Boden eines Waldes treten regelmäßig Lichtflecken auf. Zwar liegen Untersuchungen zum CO₂-Assimilationsverhalten von Blättern im Unterwuchs eines Waldes vor (SCHULZE 1972, KÜPPERS 1987, KRIEBITZSCH 1989), diese lassen jedoch keine Rückschlüsse auf das Verhalten der Blätter in besonders kurzen Lichtflecken zu. CHAZDON & PEARCY (1986) haben an der tropischen Unterwuchsart *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. DON, PFITSCH & PEARCY (1989) an der kalifornischen Unterwuchsart *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae) gezeigt, daß im Lichtfleck eine Induktion (ein Anstieg) erfolgt. Diese ist korrelierbar mit einem Anstieg der Ribulose-bisphosphat-carboxylase-oxygenase- (= Rubisco-) Aktivität (SEEMANN & al. 1988), die im Schwachlicht erst allmählich wieder abklingt. Nach besonders kurzen Lichtflecken stellten PEARCY & al. (1985) eine deutliche, viele Sekunden andauernde postilluminative CO₂-Fixierung fest. STICKAN (1987) zeigte für Sonnenblätter erwachsener Buchen die Bedeutung der Lichtinduktion. In diesem Beitrag wird untersucht, wie sich Buchenkeimlinge unter natürlichen bzw. naturnahen Bedingungen gegenüber Lichtflecken verhalten.

2. Material und Methoden

2.1 Material

Buchenkeimlinge (*Fagus sylvatica* L.) wurden Mitte Mai 1990 aus einem Buchenwald (*Melico-Fagetum*, auf Rotliegendem) ausgegraben, mit der eigenen Erde in Tontöpfe übertragen und im

Frühbeetkasten unter freilandähnlichen Bedingungen angezogen. Sämtliche hier vorgestellten Versuche wurden mit Folgeblättern ausgeführt.

2.2 Anlage für die Messung des Gasaustausches der Blätter

Das Meßsystem besteht aus zwei vollklimatisierten Gaswechselmeßküvetten mit einem modularen Geräteteil (KÜPPERS & al. 1987); aufgrund seiner Modularität ist es portabel. Das Klima in den Küvetten kann wahlweise automatisch den Außenbedingungen nachgeführt oder halbautomatisch per Hand geregelt werden. Ein verdunkelbarer Lichtkasten dient als künstliche Lichtquelle für jeweils eine der beiden Kammern. Die Lichtmenge wird mit Filtern aus Pauspapier manuell verändert. Registrierung und Aufbereitung der Daten erfolgen programmgesteuert.

2.3 Versuchsausführung

In den hier vorgestellten Versuchen (Abb. 1 u. 3) werden Blätter von völliger Dunkelheit ausgehend mit Sättigungslicht in unterschiedlich langen Phasen (3 s bis 8 min bzw. Dauerlicht) bestrahlt. Dieser Wechsel ist zwar insofern unnatürlich, als im Unterwuchs eines Waldes zwischen Lichtflecken immer Schwachlicht vorherrscht, aber er liefert ein gut meßbares, prinzipiell vergleichbares Signal. Ein Teil der Messungen konnte am natürlichen Standort erhoben werden. Im ersten Versuch (Abb. 1 oben) wird das Blatt nach zwei Stunden Dunkelheit periodischem Intervalllicht von acht Minuten Länge ausgesetzt. Nach Erreichen eines Gleichgewichts werden längere Dunkelphasen eingeschoben. Im zweiten Versuch (Abb. 3) wird das Blatt einzelnen Lichtpulsen besonders kurzer Dauer (3 bis 60 s) ausgesetzt und seine CO_2 -Fixierung verfolgt. Gaswegbedingte Zeitdifferenzen zwischen Küvettenereignis und Signalauftritt werden mit hohen Durchflußraten minimiert.

3. Ergebnisse

Das obere Diagramm der Abb. 1 zeigt eine Serie von Licht-Dunkel-Phasen und das Verhalten der Nettophotosynthese (A), der Blattleitfähigkeit (g) und der (nach FARQUHAR & SHARKEY 1982) berechneten interzellulären CO_2 -Konzentration (c_i). Im Dunkeln wird leichte Atmung und ein hohes c_i beobachtet, während im Licht CO_2 -Fixierung bei fallendem c_i erfolgt. Ausgehend von zwei Stunden Dunkelheit vor Versuchsbeginn sind die Stomata fest geschlossen, so daß nur ein niedriges g beobachtet wird. Während der ersten drei Licht-Dunkel-Phasen (8 min/8 min) erhöht sich g kontinuierlich, während das c_i im ersten Lichtfleck stärker absinkt als in den späteren, obwohl die Nettophotosynthese von Lichtfleck zu Lichtfleck ebenfalls ansteigt. Demzufolge liegt im ersten Lichtfleck eine stärkere stomatare Limitierung vor als in den späteren. Der Anstieg von A muß folglich auf Veränderungen im Mesophyll zurückgeführt werden. Vergleicht man das weitere die im Intervalllicht erreichten maximalen Assimilationswerte mit denen im Dauerlicht am Ende des Versuchs, so liegen die ersteren niedriger. Analysiert man das Verhalten von A und c_i aus den ersten drei Lichtflecken (Punkte a1 bis a6) in einem sogenannten A/ c_i -Diagramm, dann wird erkennbar, daß g (repräsentiert durch das Steigungsmaß der durchgezogenen Linien) von Punkt zu Punkt ansteigt (Abb. 1 links unten). Nach VON CAEMMERER & FARQUHAR (1981) entspricht die Steigung des linearen Anfangsteils der A/ c_i -Kurve der Aktivität der Rubisco. Wie die gestrichelten Linien zeigen, steigt die Rubisco-Aktivität innerhalb eines Lichtflecks (von a1 nach a2, von a3 nach a4, von a5 nach a6) an, fällt aber während der Dunkelphase wieder leicht ab (von a2 nach a3, von a4 nach a5). Da Licht- und Dunkelphasen gleich lang sind, bedeutet dies, daß ein Absinken des Induktionszustandes langsamer erfolgt als dessen Anstieg. Im ersten Lichtfleck erfolgt neben stomataren Limitierungen (die ein Absinken von c_i im Licht verursachen) eine Co-Limitierung durch den carboxylierenden Teil (PEARCY & al. 1985), die erst in den nachfolgenden Lichtflecken weiter abnimmt bis zur Vollinduktion (Punkt a6).

Werden die Intervalle mit Dunkelheit schrittweise vergrößert (vor Punkt a19, b1, c1, d1), so verringern sich g und A. In einem weiteren A/ c_i -Diagramm (Abb. 1 unten rechts) wird erkennbar, daß, ausgehend von Vollinduktion (a18), die Aktivierung mit Längerwerden der Dunkelphase wieder abnimmt (a19 bis d1, a1 wurde nach zwei Stunden Dunkelheit gemessen und unterscheidet sich nur wenig von d1).

Abb. 2 zeigt für dieselben Meßwerte wie in Abb. 1 den zeitlichen Verlauf der Induktionsabnahme (in relativen Einheiten, geschlossene Punkte). Demnach ist sie erst nach 45 Minuten Dunkelheit abgeschlossen. Die Werte für den Induktionsanstieg im Sättigungslicht (offene Punkte) stammen aus einem anderen, hier nicht gezeigten Versuch, bei dem das Blatt zunächst zwei Stunden Dunkelheit ausgesetzt war und dann im Dauerlicht gemessen wurde. Der Induktionsverlauf wurde auch hier über A/c_i -Diagramme bestimmt. Es ist erkennbar, daß schon nach 20 Minuten Vollinduktion erreicht wird. Der Induktionsanstieg erfolgt also deutlich schneller als die Abnahme in Dunkelheit.

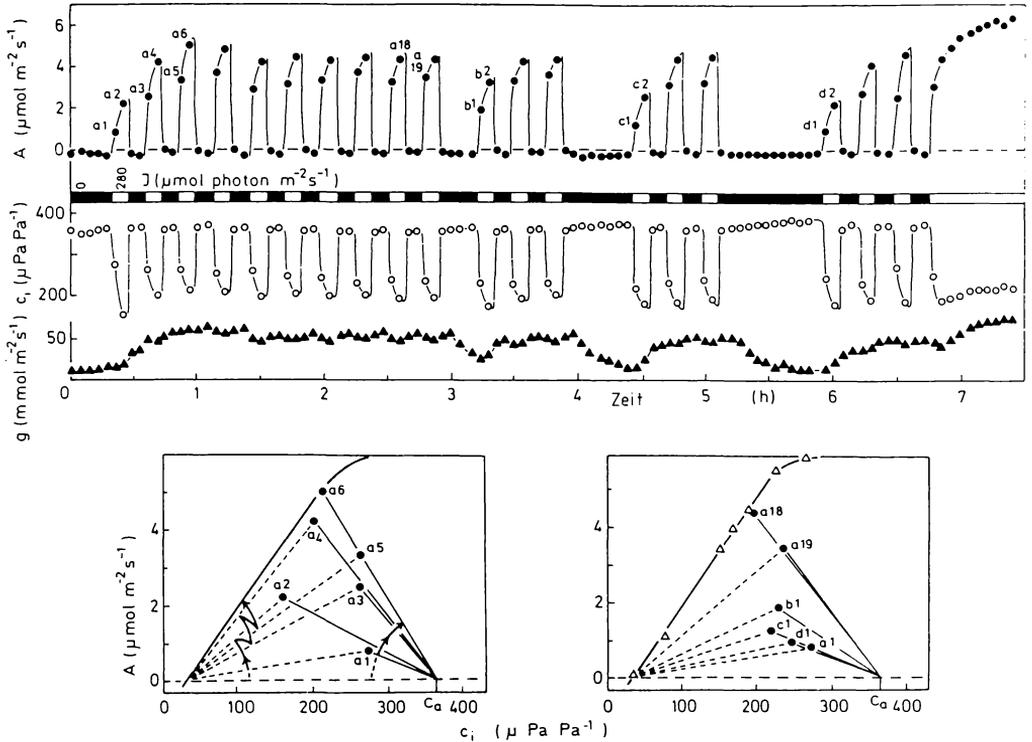


Abb. 1: Versuch mit Licht/Dunkel-Intervallen am natürlichen Standort im Unterwuchs eines Waldes. Nach zwei Stunden Dunkelheit erfolgten die ersten Hell-Dunkel-Experimente mit Sättigungslicht (Punkte a1 bis a6); jeweils nach Erreichen einer maximalen Nettphotosynthese wurden die Dunkelphasen verlängert (Punkte a19, b1, c1, d1). A: Nettphotosynthese, g: Blattleitfähigkeit für H_2O , c_i : interzelluläre CO_2 -Konzentration (berechnet), l: Licht, c_a : CO_2 -Konzentration in der Meßküvette. Die unteren Graphiken zeigen A/c_i -Diagramme (vgl. FARQUHAR & SHARKEY 1982) für die in der Darstellung darüber angegebenen Punkte. Die Steigung der gestrichelten Geraden entspricht der Photosyntheseinduktion.

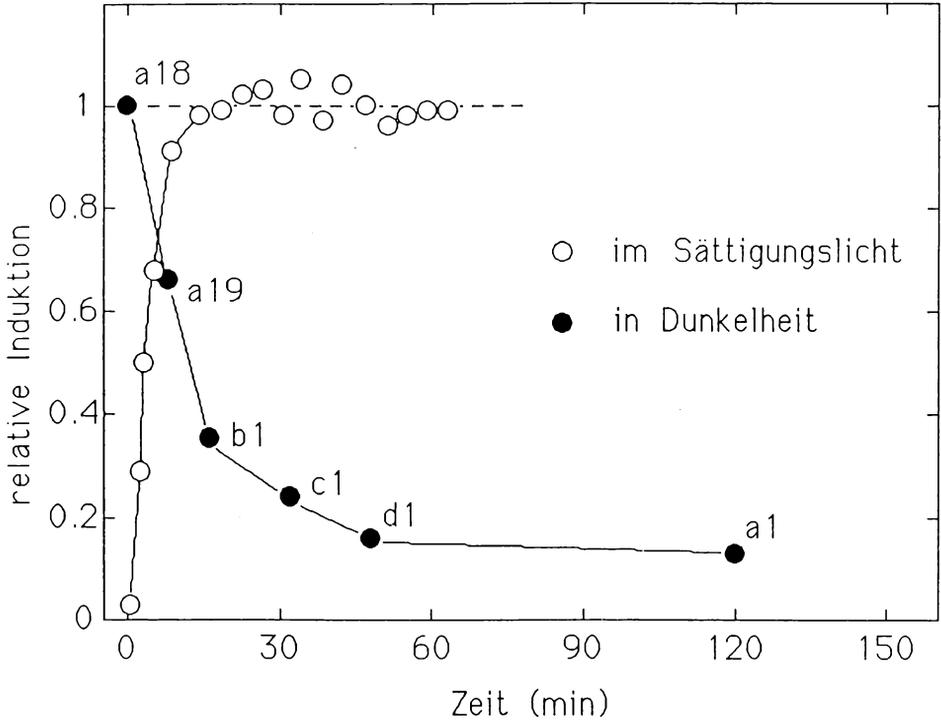


Abb. 2: Zeitverlauf der relativen Photosyntheseinduktion. Die Induktionsabnahme wurde aus dem Versuch in Abb. 1 berechnet (s. Punkte kennungen), der Induktionsanstieg aus einem Versuch mit Dauerlicht (nicht gezeigt).

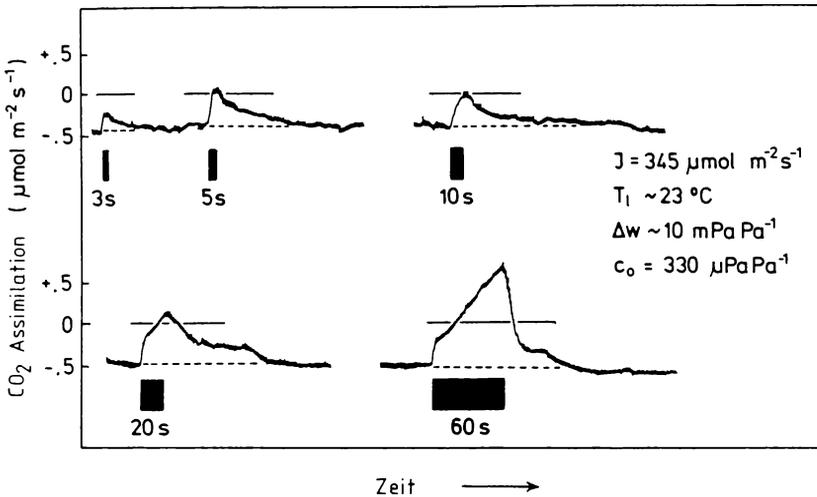


Abb. 3: Zeitverlauf der Nettophotosynthese A in kürzeren Lichtpulsen. Deutlich ist eine postilluminative CO_2 -Fixierung erkennbar. Schwarze Balken: Dauer des Lichtpulses, I: Licht, T_l : Blattemperatur, Δw : Feuchtegradient zwischen Blatt und Luft (in Molfraktionen), c_0 : CO_2 -Konzentration außerhalb des Blatts in der Meßkuvette

In Abb. 3 ist das Verhalten des CO₂-Austausches in besonders kurzen Lichtflecken (3 bis 60 s) dargestellt. Mit Einsetzen der Beleuchtung steigt die CO₂-Aufnahme zunächst steil an; anschließend erfolgt der Anstieg langsamer und zeitabhängig (20 s- und 60 s-Lichtfleck). In allen Fällen wird eine deutliche, bis zu 50 Sekunden andauernde postilluminative CO₂-Fixierung sichtbar, deren Dauer sich bei längeren Lichtflecken wieder verkleinert.

4. Diskussion

Besonders im Zustand einer geringen Photosyntheseinduktion tritt eine postilluminative CO₂-Fixierung deutlich hervor (Abb. 3). Sie zeigt, daß die Lichtreaktion, an deren Ende Energie- und Reduktionsäquivalente gebildet werden, wesentlich schneller vonstatten geht als die Fixierung, welche in ihrem Verlauf in die Dunkelheit hineinreicht (KIRSCHBAUM & PEARCY 1988). Dies hat für die Pflanzen im Unterwuchs den Vorteil, daß auch kürzeste Lichtflecken noch zu einem CO₂-Gewinn genutzt werden können, da offensichtlich Energie- und Reduktionsäquivalente "auf Vorrat" gebildet werden. Solche Situationen entstehen natürlicherweise besonders im dichten Unterwuchs.

Lichtflecke treten oftmals in Gruppen auf (CHAZDON 1988). Wir haben versucht, dies zu simulieren (Abb. 1), wobei Dauersättigungslicht nur am Versuchsende gegeben wurde. Auch diese Situation (daß über lange Zeiträume kein Dauerlicht auftritt) entspricht vielen natürlichen Bedingungen. Insofern sind unsere Ergebnisse direkt mit natürlichem Verhalten vergleichbar.

Abb. 1 zeigt, daß die Stomata langsamer auf Lichtschwankungen reagieren als der Photosyntheseapparat. Dies scheint ein generelles Phänomen zu sein, bedingt durch die hydromechanischen Eigenschaften der Stomata. Nach einem Lichtfleck bleiben diese einige Zeit unverändert weit geöffnet. Damit nehmen sie gewissermaßen eine "Wartestellung" gegenüber dem nächsten Lichtfleck ein und ermöglichen eine sofortige CO₂-Aufnahme, wenn dieser auftritt. Auch die Induktion des Photosynthese-Apparates "wartet" auf den nächsten Lichtfleck: es wurde beobachtet, daß ein Abklingen der Photosyntheseinduktion in der Dunkelheit langsamer erfolgt als deren Anstieg im Licht (Abb. 1 und 2). Auch dies hat zur Folge, daß ein nachfolgender Lichtfleck zu einem hohen CO₂-Gewinn ausgenutzt werden kann, ja sich die Nettophotosynthese von Lichtfleck zu Lichtfleck noch erhöht (Abb. 1).

Damit zeigen Keimlingsblätter von *Fagus sylvatica* L. ein prinzipiell gleiches Verhalten wie die Blätter der tropischen Unterwuchspflanze *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. DON. Zukünftig wäre es wichtig zu wissen, wie häufig und wie lange Lichtflecken während einer Vegetationsperiode wirksam sind, um ihren Beitrag für das Wachstum von Buchenjungpflanzen abschätzen zu können.

Danksagung

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft, Bonn, ermöglichte diese Untersuchungen durch eine Forschungsbeihilfe (Ku 592/6-1) an M. K., wofür an dieser Stelle besonders gedankt sei.

Literatur

- CAEMMERER, S. VON & G. D. FARQUHAR, 1981: Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gasexchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- CHAZDON, R. L. & R. W. PEARCY, 1986: Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia* 69: 517-523.
- CHAZDON, R. L., 1988: Sunflecks and their importance to forest understorey plants. *Advances in ecological research* Vol. 18: 1-36.
- FARQUHAR, D. F. & T. D. SHARKEY, 1982: Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 317-345.
- KIRSCHBAUM, M. U. F. & R. W. PEARCY, 1988: Concurrent measurements of oxygen- and carbon-dioxide exchange during lightflecks in *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don. *Planta* 174: 527-533.
- KRIEBITSCH, W.-U., 1989: CO₂- und H₂O-Gaswechsel von verschiedenen Krautschichtpflanzen in einem Kalkbuchenwald nahe Göttingen. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 189-202.

- KÜPPERS, M., 1987: Hecken - Ein Modellfall für die Partnerschaft von Physiologie und Morphologie bei der pflanzlichen Produktion in Konkurrenzsituationen. *Naturwissenschaften* 74: 536-547.
- KÜPPERS, M., SWAN, A. G., TOMPKINS, D., GABRIEL, W. C. L., KÜPPERS, B. I. L. & S. LINDER, 1987: A field portable system for the measurement of gas exchange of leaves under natural and controlled conditions: examples with field-grown *Eucalyptus pauciflora* SIEB. ex SPRENG. ssp. *pauciflora*, *E. behriana* F. MUELL. and *Pinus radiata* R. DON. *Plant Cell env.* 10: 425-435.
- PEARCY, R. W., OSTERYOUNG, K. & H. W. CALKIN, 1985: Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian trees. *Pl. Physiol.* 79: 896-902.
- PFITSCH, W. A. & R. W. PEARCY, 1989: Steady-state and dynamic photosynthetic response of *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae) in its redwood forest habitat. *Oecologia* 80: 471-476.
- 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.
- SEEMANN, J. R., KIRSCHBAUM, M. U. F., SHARKEY, T. D. & R. W. PEARCY, 1988: Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in *Alocasia macrorrhiza* in response to step changes in irradiance. *Pl. Physiol.* 88: 148-1562.
- STICKAN, W., 1987: Auswirkungen von Kalk- und Stickstoffdüngemaßnahmen auf den CO₂- und H₂O-Gaswechsel von Buchen (*Fagus sylvatica* L.) im Solling. *Verh. Ges. Ökol.* 17: 497-506.

Adresse

Hans Schneider
 PD Dr. Manfred Küppers
 Anthony G. Swan
 Institut für Botanik
 Technische Hochschule Darmstadt
 Schnittspahnstr. 10

W - 6100 Darmstadt

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [20_2_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Küppers Manfred, Swan Anthony G., Schneider Hans

Artikel/Article: [Nettophotosynthese- und Stomataverhalten der Blätter von Buchenkeimlingen \(*Fagus sylvatica* L.\) in Lichtflecken 967-972](#)