

Blattgasaustausch in Lichtflecken von Jungpflanzen unterschiedlicher sukzessionaler Stellung aus dem Unterwuchs eines mitteleuropäischen Buchenwaldes - eine analytische Grundlage für die Ellenberg'schen Licht-Zeigerwerte?

Hans Schneider, Kailash Paliwal und Manfred Küppers

Synopsis

For eight species of different successional stages, co-occurring in the understorey of a beech forest, we studied dynamic responses of leaf gas exchange. Prior to the measurements, all plants were cultivated in deep shade for three months. All measurements were performed on newly grown shade leaves. In all species lightfleck utilisation efficiency increases with state of photosynthetic induction but decreases with increasing lightfleck duration. Despite identical growth conditions, photosynthesis can be induced the faster and induction is lost the slower the later a species occurs in succession. This is important for seedling establishment and may form an analytic base for Ellenberg's indices for light requirements.

CO₂-Assimilation, Lichtflecken, Photosynthese-Induktion, Wald-Sukzession, Ellenbergsche Licht-Zeigerwerte

1. Einleitung

Die meisten Lebensräume sind durch zeitlich und räumlich stark fluktuierendes Sonnenlicht gekennzeichnet: In dichten Pflanzenbeständen treten Lichtflecken im Sekundenbereich auf (PEARCY & al. 1990, PFITSCH & PEARCY 1989), können bis zu 90% der Gesamteinstrahlung am Waldboden ausmachen (CHAZDON 1988, PFITSCH & PEARCY 1989) und leisten einen bedeutenden Beitrag zum Gesamtkohlenstoffgewinn der Pflanzen (PEARCY & al. 1985, CHAZDON & PEARCY 1986a,b). Wichtig hierfür sind der Aktivitätszustand des Photosyntheseapparates und der nach einem Lichtfleck auftretende ("postilluminative") CO₂-Gewinn (CHAZDON & PEARCY 1986a,b; PFITSCH & PEARCY 1989). Nahezu alle Untersuchungen über die Photosynthese in Lichtflecken wurden an australischen oder nordamerikanischen Unterwuchspflanzen durchgeführt. Erst seit kurzem existieren solche von mitteleuropäischen Arten (SCHNEIDER & al. 1991, KÜPPERS & SCHNEIDER 1991), die zeigen, daß sich Schatten- und Halbschattenblätter von *Fagus sylvatica* L. deutlich voneinander unterscheiden (KÜPPERS & SCHNEIDER 1992): Schattenblätter weisen eine schnellere Lichtinduktion und langsamere Abnahme des Induktionszustandes im Dämmerlicht auf, wodurch ihre Lichtfleck-Nutzungseffizienz ("lightfleck utilisation efficiency", LUE) gegenüber Sonnenblättern deutlich erhöht ist. Die vorliegende Untersuchung zeigt die ersten Ergebnisse einer vergleichenden Studie von Unterwuchspflanzen eines europäischen Buchenwaldes, die eine analytische Grundlage für Ellenbergs Licht-Zeigerwerte darstellen können.

2. Material und Methoden

Im Spätsommer 1991 wurden unter nahezu identischen Unterwuchsbedingungen wachsende, benachbarte Pflanzen (Tab. 1) aus dem institutsnahen Buchenwald unabhängig von ihrer sukzessionalen Stellung mit ihrer eigenen Erde in Tontöpfe übertragen, in ein klimatisiertes Gewächshaus überführt und unter identischen Bedingungen (4% Tageslicht, 24/14°C Tag/Nacht-Lufttemperatur, Bewässerung alle zwei Tage) kultiviert. Untersucht wurden nur solche Blätter, die sich unter den kontrollierten Schattenbedingungen entfalteten. Das Pflanzenalter war unbekannt, sicherlich nicht einheitlich, da es sich zum einen um ausdauernde Krautige, zum anderen um kleine Pflanzen von Holzgewächsen (bis 20 cm Höhe) handelte.

Zur Analyse des Gaswechselverhaltens in Lichtflecken wurden (1) Lichtpulse unterschiedlicher Dauer (1, 3, 5, 10, 20, 30, 40, 60, 80 s) bei identischen Induktionszuständen des Blattes gegeben. (2) Der Induktionszustand wurde über unterschiedliche Dämmerlichtphasen nach Erreichen von Vollinduktion variiert und am Ende eines 30s-Lichtflecks bestimmt. (3) Im Anschluß an eine zweistündige Dämmerlichtphase wurde im nicht photoinhibierenden Dauerlicht der Zeitverlauf der Induktionszunahme bestimmt. In allen Versuchen wurde die Blattertemperatur auf 22°C und das Wasserdampf-Druckgefälle zwischen Blatt und Umgebungsluft auf 10 mPa Pa⁻¹ gehalten. Die Quantenflußdichten für Dämmerlicht und für Sättigungslicht lagen bei 7 bzw. 200 µmol Photonen m⁻² s⁻².

Der Induktionszustand wurde über das von KÜPPERS & SCHNEIDER (1992) beschriebene Verfahren berechnet. Im folgenden kann "Induktion" sowohl einen Prozeß als auch einen Zustand beschreiben. Es werden ausschließlich zeitliche Aspekte der Lichtflecken behandelt, nicht deren räumliche Verteilung.

Die untersuchten Arten wurden anhand jahrelanger eigener Beobachtungen und Angaben von OBERDORFER (1983) und KÜPPERS (1992) in fünf sukzessionale Kategorien (im Sinne sekundärer Waldsukzessionen) eingeordnet und für jede Kategorie der Mittelwert der entsprechenden Daten gebildet (Tab. 1A). Ausdrücklich geht es um die Darstellung eines möglichen Verhaltensprinzips der Arten und nicht um die Analyse einer speziellen Sukzession: z.B. ist *Robinia pseudacacia* ein Pionier in amerikanischen Wäldern und als Neophyt in unseren heimischen Waldgesellschaften nicht überall anzutreffen, dennoch verhält sie sich auch in Europa wie ein Pionier und wird deshalb in die entsprechende Kategorie eingeordnet. Die Mittel der Lichtzeigerwerte folgen aus den Angaben zu den Arten von ELLENBERG & al. (1991) und deren Zuordnung zu den jeweiligen Kategorien (Tab. 1A und C).

- Tab. 1:**
- A) Untersuchte Arten und ihre Anordnung in sukzessionale Kategorien nach Angaben bei OBERDORFER (1983) und KÜPPERS (1992).
 - B) Mittlere Halbwegszeiten für Licht-Induktionszunahme und -verlust. Späte Arten induzieren schneller und verlieren ihre Aktivität langsamer als frühe.
 - C) Mittlere Lichtzeiger-Werte der acht untersuchten Arten. Der Schattenpflanzencharakter korreliert mit effizientem Lichtfleckverhalten.

A)	<u>sehr früh</u>	<u>früh</u>	<u>mittel</u>	<u>mittel-spät</u>	<u>sehr spät</u>
	<i>Rubus</i> <i>Robinia</i>	<i>Rubus</i> <i>Robinia</i> <i>Cornus</i> <i>Clematis</i> <i>Prunus</i> <i>Hedera</i>	<i>Robinia</i> <i>Cornus</i> <i>Clematis</i> <i>Prunus</i> <i>Hedera</i> <i>Viola</i>	<i>Robinia</i> <i>Prunus</i> <i>Hedera</i> <i>Viola</i> <i>Fagus</i>	<i>Hedera</i> <i>Viola</i> <i>Fagus</i>
Mittelwertbildung je Säule mit Standardabweichung					
(Bei den Arten handelt es sich um: <i>Clematis vitalba</i> , <i>Cornus mas</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Robinia pseudacacia</i> , <i>Rubus fruticosus</i> agg., <i>Viola reichenbachiana</i>).					
B)	Mittlere Zeiten [min] bis 50% relative Induktion für...				
...Induktionsanstieg	3.8 ±3.7	2.3 ±2.2	1.6 ±1.2	1.1 ±0.4	0.8 ±0.5
...Induktionsverlust	8.8 ±6.4	12.1 ±5.0	13.4 ±3.7	17.0 ±9.2	19.5 ±12.7
C)	Mittlere Licht-Zeigerwerte				
	6.5 ±2.1	5.7 ±1.6	5.0 ±1.3	4.0 ±0.7	3.7 ±0.6

3. Ergebnisse

3.1 Allgemeines Verhalten in Lichtflecken

Während der Hochlichtphase in einem Lichtfleck steigt die Photosyntheserate meist in zwei Schritten an (Abb. 1A). Im anschließenden Dämmerlicht ist eine "postilluminative" CO₂-Assimilation zu beobachten. Letztere kann einen beträchtlichen Teil der Kohlenstofffixierung ausmachen, da sie anteilmäßig mit kürzeren Lichtflecklängen wächst. Für einen bestimmten Induktionszustand nimmt die LUE mit kürzer werdender Lichtfleckdauer zu (Abb. 1B), andererseits sinkt der Gesamt-C-Gewinn im Lichtfleck (und damit auch die LUE) mit abnehmendem Induktionszustand, während der postilluminativ gewonnene Anteil hingegen steigt (Abb. 1C/D). Das im Lichtfleck absorbierte Licht wird folglich umso effizienter in Kohlenstoffgewinn umgesetzt, je kürzer die Lichtflecken und je höher die Induktionszustände sind.

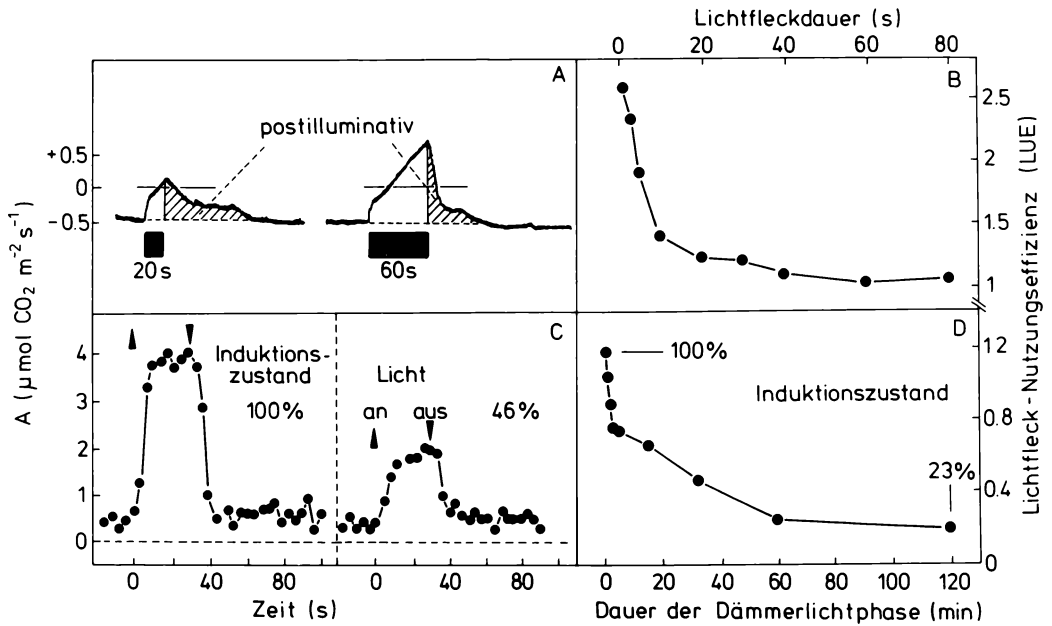


Abb. 1: Photosynthese-Verhalten in Lichtflecken am Beispiel von *Fagus sylvatica* L.
 (A) Mit zunehmender Lichtfleckdauer sinkt der Anteil postilluminativ fixierten Kohlenstoffs (Messung mit Dunkelheit/Sättigungslicht, niedriger Induktionszustand).
 (B) Je kürzer die Lichtfleckdauer ist, desto höher ist die Lichtflecknutzungseffizienz (Messung mit Dämmerlicht/Sättigungslicht, hoher Induktionszustand).
 (C) Mit abnehmendem Induktionszustand sinkt der Kohlenstoffgewinn und steigt der postilluminativ fixierte Anteil (Messung mit 30s-Lichtflecken, Dämmerlicht/Sättigungslicht).
 (D) Mit zunehmender Dämmerlichtdauer sinkt die LUE. Für Vollinduktion erreicht sie mehr als 100% (Messung wie C).

3.2 Der Einfluß sukzessionaler Stellung auf die Induktionsdynamik verschiedener Arten

Ordnet man die Halbwertszeiten, die sowohl bei Zunahme als auch bei Abnahme der Induktion nötig sind, in sukzessionale Kategorien an, so zeigen die Mittelwerte, jeweils für eine Kategorie gebildet, zum einen für die Zunahme umso kürzere Zeiten, je fortgeschrittener das Sukzessionsstadium ist (Tab. 1B), zum anderen verlangsamt sich die Abnahme der Induktion im Dämmerlicht. Späte Arten induzieren ihren photosynthetischen Apparat folglich schneller als frühe und verringern ihre Induktion langsamer. Der Unterschied zwischen Induktionszunahme und -abnahme ist bei den späten Arten am ausgeprägtesten.

4. Diskussion

Die Bedeutung des Induktionszustandes für den Kohlenstoffgewinn haben bereits CHAZDON & PEARCY (1986a,b) und PFITZSCH & PEARCY (1989) gezeigt. Schon eine Folge von Lichtflecken genügt, um die Lichtinduktion voranzutreiben (CHAZDON & PEARCY 1986a, SCHNEIDER & al. 1991), insbesondere bei Schattenblättern (KÜPPERS & SCHNEIDER 1992). Unsere Untersuchungen zeigen darüber hinaus interspezifische Unterschiede in der Hysterese von Induktionszunahme und -abnahme von identisch angezogenen Pflanzen und Blättern, die umso größer sind, je später die sukzessionale Stellung der Arten ist. Später auftretende Arten erreichen in einer gegebenen Lichtfleckumgebung schneller bestimmte Induktionszustände und halten sie länger aufrecht, so daß deren Keimlinge, die nur über wenige Blätter verfügen und schon deshalb ihre Blattfläche möglichst aktiv halten müssen, besser an fluktuierende Lichtbedingungen angepaßt sind. Pflanzen späterer Stadien bzw. "Klimax"-Arten, die andere Pflanzen durch kostengünstigere Strukturen übergipfeln und durch Beschattung verdrängen (KÜPPERS 1985, KÜPPERS 1992), können dies offensichtlich schon durch effizien-

tere Lichtflecknutzung. Vergleicht man die Befunde mit den Ellenbergischen Zeigerwerten für Licht (ELLENBERG & al. 1991) in derselben Anordnung unserer sukzessionalen Kategorien, dann korreliert der Ellenbergische Schattenpflanzencharakter mit effizienterem Lichtfleckverhalten (Tab.1C). Somit kann das Verhalten in Lichtflecken eine kausal-analytische Basis für die Ellenbergischen Zeigerwerte bieten. Die Tatsache, daß die untersuchten Blätter allesamt dieselben Anzuchtbedingungen durchliefen und die Pflanzen im Unterwuchs nebeneinander aufkamen, läßt schließlich noch vermuten, daß die zwischen den Arten gefundenen Unterschiede genetisch bedingt sind.

Danksagungen

Dieses Projekt wurde ermöglicht durch eine Forschungsbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft an Manfred Küppers, einem Forschungsstipendium der DFG/INSA an Kailash Paliwal und einem Promotionsstipendium der Studienstiftung des deutschen Volkes an Hans Schneider. Frau Schäfer (Darmstadt) danken wir für die graphischen Arbeiten.

Literatur

- CHAZDON, R.L. & R.W. PEARCY, 1986a: Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. - I. Induction under constant and fluctuating light conditions. - *Oecologia* 69: 517-523.
- CHAZDON, R.L. & R.W. PEARCY, 1986b: Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. - II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. - *Oecologia* 69: 524-531.
- CHAZDON, R.L., 1988: Sunflecks and their importance to forest understorey plants. - In: *Advances in Ecological Research* Vol. 18, Academic Press, London: 1-63.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & D. PAULISSEN, 1991: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - *Scripta Geobotanica* XVII: 248 S.
- KÜPPERS, M., 1985: Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. IV. Growth form and partitioning. - *Oecologia* 66: 343-352.
- KÜPPERS, M. & H. SCHNEIDER, 1991: The significance of lightflecks for the carbon gain and growth of *Fagus sylvatica* L. seedlings in the understorey. - In: TELLER, A., MATHY, P. & J.N.R. JEFFERS (eds.): *Responses of forest ecosystems to environmental changes*. - Elsevier Applied Science, London/New York: 625-627.
- KÜPPERS, M., 1992: Changes in plant ecophysiology across a Central European hedgerow ecotone. - In: HANSEN, A.J. & F. DI CASTRI (eds.): *Landscape Boundaries*. - Springer Verlag, Berlin/Heidelberg/New York: 285-303.
- KÜPPERS, M. & H. SCHNEIDER, 1992: Leaf gas exchange of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in lightflecks: Effects of fleck length and leaf temperature in leaves grown in deep and partial shade. - *Trees* (im Druck).
- OBERDORFER, E., 1983: *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. - Ulmer Verlag, Stuttgart.
- PEARCY, R.W., OSTERYOUNG, K. & H.W. CALKIN, 1985: Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian trees. - *Plant Physiol.* 79: 896-902.
- PEARCY, R.W., 1990: Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. - *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41: 421-453.
- PEARCY, R.W., RODEN, J.S. & J.A. GAMON, 1990: Sunfleck dynamics in relation to canopy structure in a soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) canopy. - *Agricult. and Forest Meteorol.* 52: 359-372.
- PFITSCH, W.A. & R.W. PEARCY, 1989: Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae), a redwood forest understorey herb, in relation to its light environment. - *Oecologia* 80: 465-470.
- SCHNEIDER, H., KÜPPERS, M. & A.G. SWAN, 1991: Nettphotosynthese- und Stomataverhalten der Blätter von Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) in Lichtflecken. - *Verh. Ges. Ökol.* 20/2: 967-972.

Adressen

PD Dr. Manfred Küppers, Hans Schneider, Institut für Botanik, Technische Hochschule Darmstadt, Schnittspahnstr.10, D-W-6100 Darmstadt

Dr. Kailash Paliwal, School of Biological Sciences, Madurai Kamaraj University, Madurai, Indien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: [22_1993](#)

Autor(en)/Author(s): Schneider Hans, Küppers Manfred, Paliwal Kailash

Artikel/Article: [Blattgasaustausch in Lichtflecken von Jungpflanzen unterschiedlicher sukzessionaler Stellung aus dem Unterwuchs eines mitteleuropäischen Buchenwaldes - eine analytische Grundlage für die Ellenbergschen Licht-Zeigerwerte? 439-442](#)