Freilanduntersuchungen zum Gaswechsel einheimischer Farnarten

Antje Giers, Thomas Heiser und H. Wilfried Bennert*

Synopsis
Gas exchange of four different fern species (*Cryptogramma crispa, Dryopteris cristata, Matteuccia struthiopteris* and *Osmunda regalis*) was measured in the field. By registering daily time courses of the plants gas exchange and several microclimatic parameters, differences in the light regime and the physiological behaviour of the species could be documented. Additionally, light dependence curves for net photosynthesis were generated by artificially illuminating the plants in the field. Values for maximal net photosynthesis, quantum yield, dark respiration, light compensation and light saturation could be obtained from these curves. *Cryptogramma crispa* behaves like a sun plant, *Matteuccia struthiopteris* represents a shade adapted species, while the two other species are more or less intermediate in their photosynthetic light response.

Cryptogramma crispa, Dryopteris cristata, Matteuccia struthiopteris, Osmunda regalis, Pteridophyta, Gaswechsel, Mikroklima, Lichtabhängigkeit der Photosynthese

1 Einleitung

In den gemäßigten Breiten sind die Farnpflanzen bis auf wenige Ausnahmen nur durch kleinwüchsige Arten vertreten, die als Pflanzen mit durchweg geringer Konkurrenzkraft auf ungünstigere Standorte ausweichen müssen. So erkaufen sich die fels- oder (sekundär) mauerbewohnenden Arten den Vorteil von offenen, nahezu konkurrenzfreien und oft auch lichtreichen Standorten damit, daß sie die vor allem hinsichtlich der Wasserversorgung extremen Bedingungen dieser Lebensräume tolerieren. Andere Arten, so vor allem viele *Lycopodiaceae* und *Ophioglossaceae*, vermeiden den Wettbewerb hochwüchsiger Gehölze dadurch, daß sie als Pioniere offene Standorte besiedeln. In Wäldern können nur solche Arten überleben, welche an die vor allem lichtökologisch ungünstigen Bedingungen, die in der Krautschicht vorherrschen, angepaßt sind. Unter solchen Waldfarnen überwiegen sommergrüne Arten, die ihre Assimilationsorgane alljährlich neu aufbauen. Da oberirdische Achsensysteme fehlen, ist der jährliche Biomasseumsatz beträchtlich. Dies setzt einen angepaßten Assimilationsapparat voraus, der trotz der ungünstigen Lichtverhältnisse einen ausreichenden Photosynthesegewinn erlaubt.

Über das Photosyntheseverhalten der Pteridophyten ist erstaunlich wenig bekannt. Farne fallen, wie die Tabelle bei LARCHER (1994) in einer vergleichenden Zusammenschau verdeutlicht, durch geringe Photosyntheseraten auf; vor allem gilt dies für Schattenfarne, die nur wenig leistungsfähiger sind als Moose.

Im Rahmen eines größeren Projektes über Ökologie und Schutz gefährdeter Farnpflanzen in Deutschland wurden Arten aus unterschiedlichsten Lebensräumen und mit einem breiten Spektrum an Wuchs- und Anpassungsstrategien (Felsfarne, ephemeroide Geophyten, Kriechpioniere früher Sukzessionsstadien, Laubwaldarten etc.) untersucht. In diesem Beitrag soll über vier Arten berichtet werden: *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray (Kammfarn), *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro (Straußfarn) und *Osmunda regalis* L. (Königsfarn), die überwiegend in Laubwäldern vorkommen, sowie *Cryptogramma crispa* (L.) Hooker (Krauser Rollfarn) als typischer Vertreter silikatischer Geröll- und Blockschuttfluren.

2 Material und Methoden

Die allgemeinen ökologischen Ansprüche der untersuchten Arten und die jeweiligen Meßorte sind Tabelle 1 zu entnehmen. Bei den Meßpflanzen handelte es sich jeweils um mittelgroße bis große, fertile Exemplare möglichst typischer Wuchsorte. Für die ökophysiologischen Messungen, die im Spätsommer 1994 durchgeführt wurden, wurden nur voll entwickelte, jedoch sterile Wedel bzw. Wedelabschnitte verwendet. Für die Aufzeichnung von Tagesgängen des Gaswechsels wurde ein transportables Gerät (Kompakt-CO_2/H_2O-Porometer CQP-130, Fa. Walz, Effeltrich) eingesetzt, wobei über die Meßdaten des Porometers (Abb. 1–4) hinaus als mikroklimatische Parameter photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), relative Luftfeuchte sowie Luft-, Boden-, und Blatttemperatur parallel mittels Datalogger registriert wurden. Die Blätter wurden jeweils für die Dauer von 30 bis 60 Minuten in die klimatisierte Plexiglasküvette des Porometers eingespannt, deren Temperatur den Außenbedingungen entsprechend reguliert wurde. In Meßpausen wurden der absolute Kohlendioxidgehalt

* Herrn Prof. Dr. Reinhard Bornkamm zum 65. Geburtstag gewidmet

der angesaugten Luft bestimmt und etwaige Nullpunktsschwankungen des Meßsystems korrigiert. In gesonderten Meßreihen wurde die Abhängigkeit der Netto-Photosynthese von der Photonenstromdichte unter natürlichen CO_2-Konzentrationen der Außenluft ermittelt, wobei als Strahlungsquelle ein 75-W-Halogenstrahler (General Electric Company, USA) eingesetzt wurde. Die Regulation der Strahlungsintensität erfolgte durch Schattierung mit unterschiedlich dicht gerasterten Overhead-Folien bei gleichzeitiger Kontrolle durch den Quantumsensor in der Meßküvette; zusätzlicher Einfall von Sonnenlicht wurde verhindert. Die hiefür benötigte ca. zweistündige Meßzeit wurde jeweils in den späten Vormittag gelegt, so daß CO_2-Gehalt und Temperatur der Außenluft nur in geringem Maße schwankten. Die in Abb. 5 dargestellten Lichtabhängigkeitskurven und die daraus abgeleiteten photosynthetischen Kenngrößen ergeben sich durch nicht-lineare Regression der Meßdaten nach einer modifizierten »Smith-Funktion« (LANGE & al. 1991).

3 Ergebnisse

Der Tagesgang des Gaswechsels von *Cryptogramma crispa* wurde an einem klaren Septembertag aufgezeichnet, was an dem bis 13:30 Uhr nahezu typischen Verlauf der Glockenkurve der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) und der hohen Temperaturamplitude des eingespannten Blattes zu erkennen ist (Abb. 1). Um die Mittagszeit wird an dem frei exponierten Wuchsort ein Strahlungsmaximum von ca. 1400 µmol Photonen/m^2·s erreicht, wobei der plötzliche Abfall der Einstrahlung am frühen Nachmittag durch die Ostexposition bedingt ist. Die Nettophotosynthese folgt zwar im wesentlichen dem Strahlungsverlauf, es fällt aber auf, daß das Tagesmaximum von 9,5 µmol CO_2/m^2·s bereits morgens erreicht wird und die Photosyntheserate trotz zunehmender Einstrahlung stagniert oder sogar leicht abfällt. Wie man am Tagesverlauf des Blattleitwertes erkennt, ist dieses Verhalten auf eine stomatäre Regulation zurückzuführen, die mit dem zügigen Anstieg der

Tab. 1: **Ökologische Anprüche, Vergesellschaftung (überwiegend nach KRAMER 1984, POTT 1992 und SEBALD & al. 1993) und Wuchsorte der untersuchten Farnarten.**

Tab. 1: **Ecological requirements, phytosociology, and study sites of the fern species investigated.**

Art	Ökologie und Vergesellschaftung	Wuchsort
Cryptogramma crispa	auf lichten Blockschutthalden aus silikatischem Gestein, vor allem in subalpiner bis alpiner Lage, in der hochmontanen Stufe der Mittelgebirge als Glazialrelikt, Charakterart des Cryptogrammetum crispae (Klasse: Thlaspietea rotundifolii)	lockerer Gesteinsschutt einer ostexponierten Blockhalde (600 m ü. NN), bei Oberried im Südschwarzwald (Baden-Württemberg), relativer Lichtgenuß im Tagesmittel: 70 %
Dryopteris cristata	an halbschattigen bis schattigen Stellen in Erlenbruchwäldern und Moorgebüschen, auf mäßig sauren, nährstoff- und basenreichen Böden, von niederen Lagen bis in die voralpine Stufe	halbschattiges Röhricht am Rande eines Weihers im Seißer Wald (712 m ü. NN) bei Blaubeuren, Schwäbische Alb (Baden-Württemberg), relativer Lichtgenuß im Tagesmittel: 20 %
Matteuccia struthiopteris	an zumeist beschatteten Stellen in Auenwäldern (Alno-Ulmion), auf nährstoff- und basenreichen, meist kalkarmen, sandig-kiesigen Tonböden und Schwemmböden, von der Ebene bis in die voralpine Stufe	feuchte, schattige Senke im Auenwald der Kleinen Schmalenau (215 m ü. NN), Sauerland (Nordrhein-Westfalen), relativer Lichtgenuß im Tagesmittel: 10 %
Osmunda regalis	in halbschattigen Erlenbruchwäldern, auf sauren, aber basenreichen Sand- und Tonböden, sekundär an Gräben und Wegrändern, von der Ebene bis in die kolline Stufe	halbschattiger Grabenrand an einer Eichenallee inmitten offenen Weidegrünlands (5 m ü. NN), bei Friedeburg (Niedersachsen), relativer Lichtgenuß im Tagesmittel: 28 %

Blattemperatur (Abb. 1B) und des Wasserdampfdruckdefizits der Luft gegenüber dem Blattinneren (ALVPD, Abb. 1F) zusammenhängt. Die kräftige Zunahme der zuletzt genannten Größe bewirkt trotz reduzierter Spaltöffnungsweiten noch eine leichte Steigerung der Transpirationsrate in den frühen Nachmittagsstunden (Abb. 1E). Die relative Luftfeuchte in der Meßküvette beträgt mittags etwa 45 %. Während der Kohlendioxidgehalt der Außenluft praktisch unverändert bei 330 µl/l liegt, ist die interzelluläre CO_2-Konzentration entsprechend dem Blattleitwert deutlichen Schwankungen unterworfen. Sie pendelt sich mittags bei etwa 230 µl/l ein, um dann, nach dem strahlungsbedingten Absinken der Nettophotosynthese, langsam auf das Niveau der Außenkonzentration anzusteigen.

Im Vergleich dazu stehen dem untersuchten Exemplar von *Dryopteris cristata* an seinem Wuchsort eher geringe Lichtintensitäten zur Verfügung (Abb. 2A). Nur kurzfristig wird gegen 11:00 Uhr ein Maximalwert von etwa 900 µmol Photonen/m^2·s erreicht. Dementsprechend erwärmt sich der eingespannte Wedelabschnitt auch langsamer, und die relative Feuchte in der Küvette sinkt nicht unter 60 % (Abb. 2B). Dennoch erreicht der Kammfarn recht hohe Nettophotosyntheseraten von maximal 7,5 µmol CO_2/m^2·s. Die Tagesgänge von Transpiration und Blattleitwert hängen deutlich vom Strahlungsverlauf ab. Aufgrund der hohen relativen Luftfeuchte bleibt ALVPD niedrig. Die Außenkonzentration an Kohlendioxid ist an diesem Standort insgesamt etwas höher als bei *Cryptogramma crispa*, der C_i-Wert sinkt dagegen wegen des niedrigeren Blattleitwertes in der Phase hoher photosynthetischer Aktivität stärker ab.

Am Wuchsort von *Matteuccia struhiopteris* sind die Strahlungsintensitäten noch weitaus geringer (Abb. 3A). Das Tagesmaximum wird mit 550 µmol Photonen/m^2·s kurzfristig gegen 12:00 Uhr erreicht. Photosynthese-Peaks um 4 µmol CO_2/m^2·s sind wiederholt zu beobachten. Die Blattemperatur steigt demzufolge bis zum Nachmittag nur langsam auf

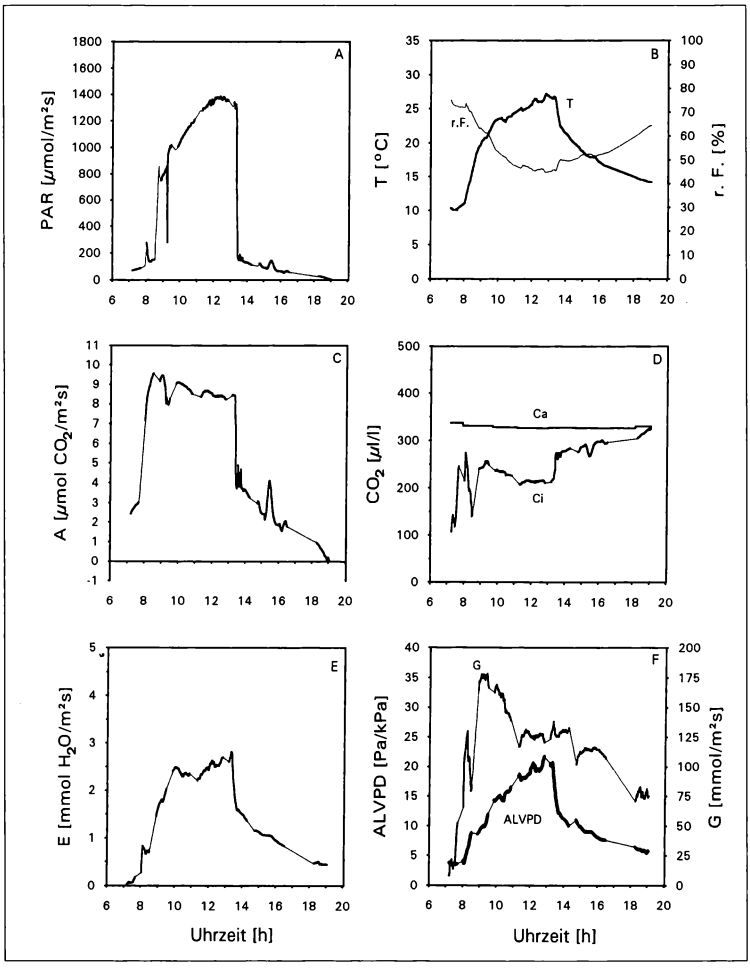

Abb. 1
Tagesverlauf der Gaswechselparameter von *Cryptogramma crispa* und des Küvettenklimas am 04.09.1994. In dieser und in den folgenden Abbildungen sind unter A bis F dargestellt: A: Photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) am Meßkopf; B: Blattemperatur (T) und relative Feuchte (r. F.) innerhalb der Meßkammer; C: Nettophotosynthese (A); D: interzellulare CO_2-Konzentration (C_i) und CO_2-Grundpegel der Außenluft (C_a); E: Transpiration (E); F: Wasserdampfdruckdefizit der Luft bezogen auf das Blattinnere (ALVPD) und Blattleitwert für H_2O (G). Mit Ausnahme von B kennzeichnet die dünnere Strichstärke den Trendverlauf zwischen den jeweiligen Meßreihen.

Fig. 1
Diurnal course of gas exchange parameters of *Cryptogramma crispa* and of environmental factors for 4 September 1994.

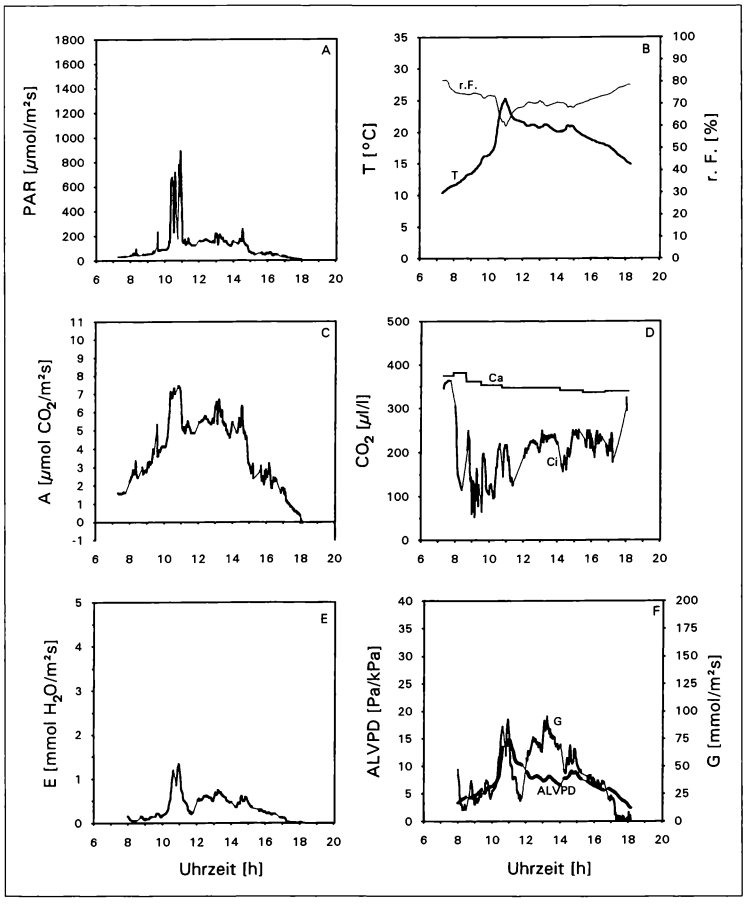

Abb. 2
Tagesverlauf der Gaswechselparameter von *Dryopteris cristata* und des Küvettenklimas am 24.09.1994. Bezüglich Erläuterungen zu den unter A bis F dargestellten Größen vgl. Abb. 1.

Fig. 2
Diurnal course of gas exchange parameters of *Dryopteris cristata* and of environmental factors for 24 September 1994.

einen Maximalwert von etwas über 20 °C an. Die relative Feuchte sinkt nicht unter 60 %. Daher ist auch das Dampfdruckdefizit der Luft gegenüber dem Blattinneren gering. Dennoch zeigt auch hier die Kurve des Blattleitwertes, ähnlich wie bei *Dryopteris cristata*, einen recht flachen Verlauf, und die Transpirationsrate stagniert auf sehr niedrigem Niveau. Der CO_2-Gehalt der Außenluft liegt noch etwas höher als am Wuchsort des Kammfarns; die interzelluläre CO_2-Konzentration verbleibt auf recht hohem Niveau, da die Photosyntheseleistung einstrahlungsbedingt deutlich geringer als bei den anderen Arten ausfällt.

Der Wuchsort von *Osmunda regalis* läßt sich aufgrund der registrierten photosynthetisch aktiven Strahlung als halbschattig charakterisieren (Abb. 4A). Das Einstrahlungsmaximum von 900 µmol Photonen/m²·s wird um 11:45 Uhr erreicht. Die Pflanze reagiert vormittags auf die eher geringen Strahlungsintensitäten mit relativ hohen Photosyntheseleistungen, wobei ein erstes Tagesmaximum von rund 9 µmol CO_2/m²·s bereits um 9:30 Uhr auftritt. Später am Tage wird die Photosynthesekurve eher vom Verhalten des Blattleitwertes bestimmt. Der nachmittägliche Lichtpeak bewirkt an diesem heißen Julitag eine Erhöhung der Blattemperatur auf über 35 °C und ein Absinken der relativen Feuchte in der Meßküvette auf 40 %. Aufgrund des enormen Anstiegs von ALVPD kommt es zu einer Stomataregulation, welche die Photosynthese- und Transpirationsrate einschränkt. Der CO_2-Gehalt der Außenluft (Abb. 4D) ist mit dem am Wuchsort von *Matteuccia struthiopteris* vergleichbar. In den Phasen höherer photosynthetischer Aktivität und bei gleichzeitig niedrigem Blattleitwert sinkt die interzelluläre CO_2-Konzentration bei *Osmunda regalis* besonders am Vormittag entsprechend stärker ab.

In Abb. 5 sind die Lichtabhängigkeitskurven der Nettophotosynthese dargestellt, die bei den vier untersuchten Arten an denselben Wuchsorten ermittelt wurden wie die Tagesgänge. Die daraus abgeleiteten Kenngrößen des Gaswechsels sowie weitere Parameter, wie Blattemperatur, Blattleitwert und ALVPD, sind in Tab. 2 zusammengestellt. Bei allen vier Meßreihen herrschten annähernd gleiche Temperaturbedingungen (mittlere Blattemperaturen zwischen 20,9 und 22,6 °C), so daß die Unterschiede im Photosyn-

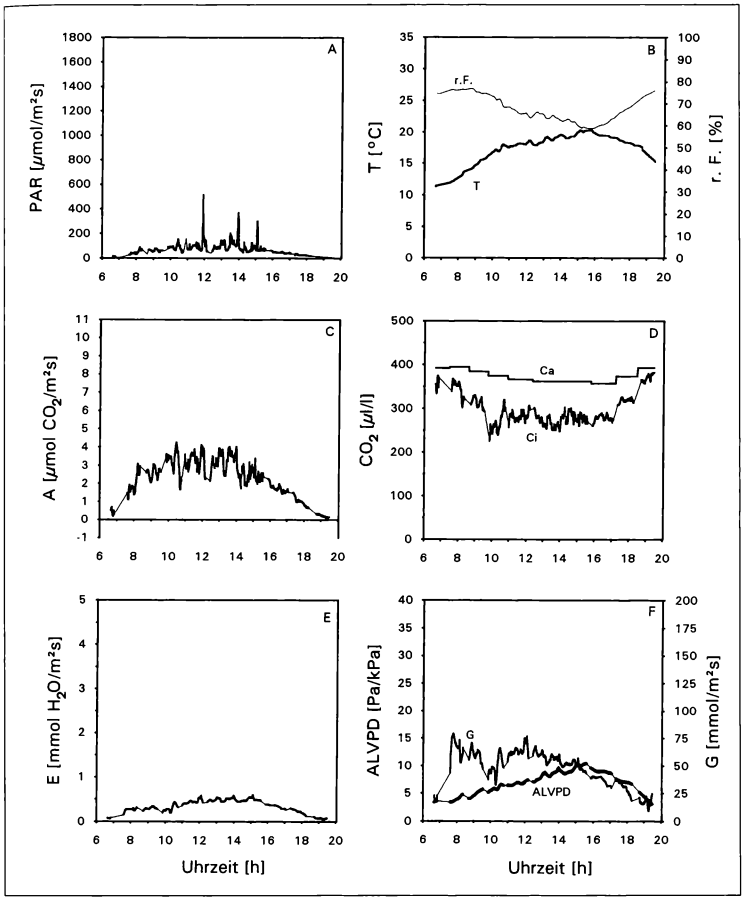

Abb. 3
Tagesverlauf der Gaswechselparameter von *Matteuccia struthiopteris* und des Küvettenklimas am 21.08.1994. Bezüglich Erläuterungen zu den unter A bis F dargestellten Größen vgl. Abb. 1.

Fig. 3
Diurnal course of gas exchange parameters of *Matteuccia struthiopteris* and of environmental factors for 21 August 1994.

theseverhalten nicht auf Temperatureinflüsse zurückzuführen sind. *Cryptogramma crispa* erweist sich von der Mehrzahl der Kenngrößen her als sonnenadaptierte Pflanze. Insbesondere die relativ hohen Werte der Dunkelatmungsrate (R_d), des Lichtkompensationspunktes (I_k) und der Lichtsättigung (I_s) lassen hierauf schließen, wohingegen die maximale Nettophotosyntheserate mit 8,89 µmol $CO_2/m^2 \cdot s$ vergleichsweise niedrig ausfällt. An einem zweiten Exemplar wurden im Tagesverlauf (am 5. 9. 1994, hier nicht dargestellt) bei gleicher Blattemperatur jedoch Maximalwerte von bis zu 14 µmol $CO_2/m^2 \cdot s$ gemessen. Der Königsfarn nimmt mit seiner Photosyntheserate eine Spitzenposition unter den untersuchten Arten ein, bleibt aber hinsichtlich der anderen drei Kennwerte (R_d, I_k und I_s) deutlich hinter *Cryptogramma crispa* zurück. *Matteuccia struthiopteris* kann als deutlich schattenadaptierte Art (A_{max}, R_d, I_k und I_s sehr niedrig) charakterisiert werden. *Dryopteris cristata* ist in einem Übergangsbereich anzusiedeln und setzt sich vor allem durch eine fast doppelt so hohe maximale Nettophotosyntheserate von *Matteuccia* ab.

4 Diskussion

Die Literaturangaben über die Photosyntheseraten von Farnpflanzen sind sehr widersprüchlich. Während vor allem in älteren Arbeiten, etwa von BÖHNING & BURNSIDE (1956) (*Dryopteris* spec. und *Nephrolepis exaltata*), von MAEDA (1970) (Sonnen- und Schattenblätter von *Dryopteris crassirhizoma* und *Osmunda cinnamomea*), von SCHULZE (1972) (*Athyrium filix-femina* in der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes im Solling), LUDLOW & WOLF (1975) (Schattenfarne und Arten offener Standorte) sowie von HARIRI & PRIOUL (1978) (*Pteris cretica* unter extremen Schattenbedingungen), lediglich maximale Werte im Bereich von rund 1–2 µmol $CO_2/m^2 \cdot s$ angegeben werden, finden sich andererseits eine Reihe von Befunden über sehr viel höhere an Farnen gemessene Raten. Als maximale Werte werden von HILL (1972) (*Thelypteris palustris* und *Woodwardia virginica*), NOBEL (1977) (*Adiantum decorum*), NOBEL & al. (1984) (14 verschiedene Farnarten), HOLLINGER (1987) (*Pteridium aquilinum*) und BAUER & al. (1991) (*Dryopteris filix-mas*)

bis zu 8–10 µmol $CO_2/m^2 \cdot s$ genannt. Auch wenn zwischen Farnen heller Standorte und Schattenfarnen erhebliche Unterschiede bestehen (vgl. LARCHER 1994), sind die zuerst genannten Werte vermutlich zu niedrig, wobei vor allem meßtechnische Aspekte eine Rolle spielen dürften. Insbesondere ein wesentlich größeres Küvettenvolumen und eine hierdurch herabgesetzte Durchströmungsgeschwindigkeit könnten derartige Unterschiede erklären (TRANQUILLINI 1964); generell können selbst bei baugleichen Porometern teilweise beachtliche Abweichungen auftreten (REICH & al. 1988).

Die hier vorgestellten Befunde liegen mit maximalen Raten zwischen 4,7 und 11,9 µmol $CO_2/m^2 \cdot s$ in dem oben angeführten höheren Bereich der Literaturwerte und stimmen mit den von LARCHER (1994) genannten Höchstwerten überein. Die beiden einheimischen Serpentinfarnarten (*Asplenium adulterinum* und *A. cuneifolium*), die ebenfalls an ihren natürlichen Wuchsorten untersucht wurden, zeigen mit maximalen Werten von rund 6–7 µmol $CO_2/m^2 \cdot s$ (GIERS 1994, LUKA 1994) ein Leistungsvermögen, das auch genau in diesem Rahmen liegt. Selbst phylogenetisch ältere Formen wie die Flachbärlappe (*Diphasiastrum*) erreichen eine vergleichbare Effizienz (bis zu 8,5 mmol $CO_2/m^2 \cdot s$), wobei sowohl zwischenartliche als auch innerartliche Unterschiede in der Lichtanpassung auftreten können (HEISER 1994). Als ausgesprochen leistungsstarke Art erwies sich *Botrychium lunaria*, welche höchste Raten von rund 11 µmol $CO_2/m^2 \cdot s$ erzielte (HEISER 1994), offenbar eine Anpassung an die ephemere Lebensweise der Blätter, denen nur ein Zeitraum von wenigen Wochen für Wachstum und Sporenreifung zur Verfügung steht. Farnpflanzen zeigen also teilweise überraschend hohe Photosyntheseraten, auch wenn sie nicht an das Leistungsvermögen der krautigen Blütenpflanzen (vgl. NOBEL 1983, LARCHER 1994) heranreichen.

Bei den Tagesgängen vor allem von *Cryptogramma* und *Osmunda* fällt auf, daß die Photosyntheserate bereits vormittags den Tageshöchstwert erreicht, obwohl der Strahlungsgenuß noch nicht optimal ist. Ähnliches konnte bei den Serpentinfarnen (s.o.) und von GILDNER & LARSON (1992) auch bei *Polypodium virginianum* beobachtet werden. Diese

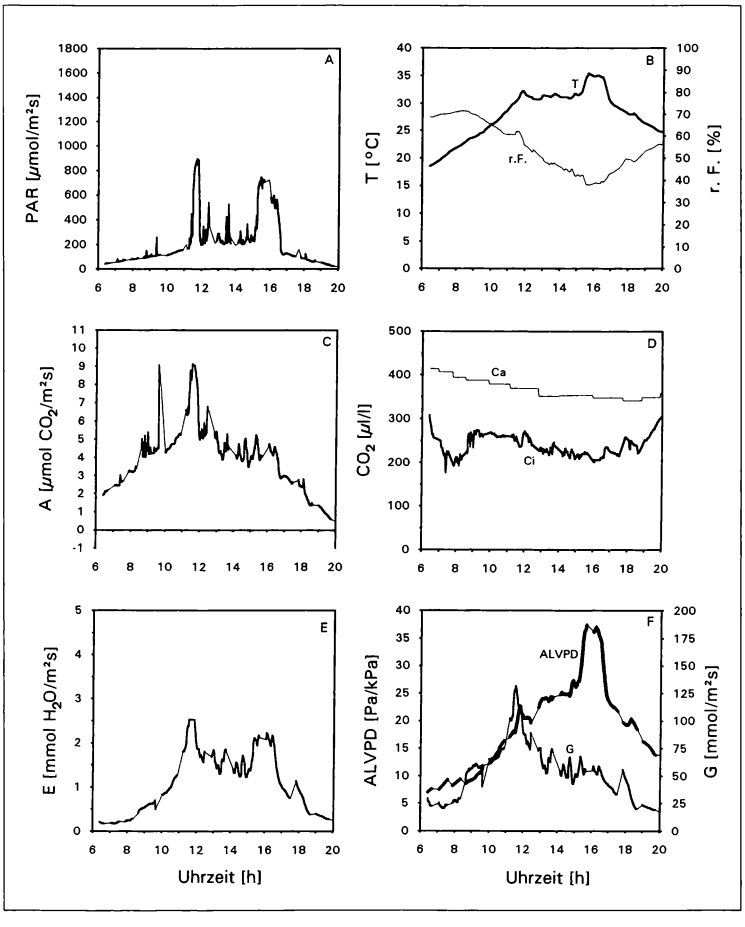

Abb. 4
Tagesverlauf der Gaswechselparameter von *Osmunda regalis* und des Küvettenklimas am 24.07.1994. Bezüglich Erläuterungen zu den unter A bis F dargestellten Größen vgl. Abb. 1.

Fig. 4
Diurnal course of gas exchange parameters of *Osmunda regalis* and of environmental factors for 24 July 1994.

Autoren führen das Phänomen auf die noch niedrigen Temperaturen und das damit verbundene geringere Wasserdampfdruckdefizit zurück, was sich günstig auf den Öffnungszustand der Stomata und damit den CO_2-Einwärtsstrom auswirkt (vgl. Abb. 1D, F).

Nach SCHULZE & HALL (1982) besteht eine Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit vom Licht einerseits und vom Dampfdruckdefizit andererseits, wobei die beiden Faktoren sich gegensätzlich auswirken. Die Beziehung zwischen Leitfähigkeit und Strahlung folgt einer Kurve, die mit der Lichtabhängigkeitscharakteristik der Photosynthese vergleichbar ist. Für den Zusammenhang zwischen Leitwert und Dampfdruckdefizit geben die Autoren als relatives Maß ein Absinken der stomatären Leitfähigkeit um 50 % bei einem Anstieg des Dampfdruckdefizits von 10 auf 20 Pa/kPa an. Die hier dargestellten Tagesgänge des Blattleitwertes (G) lassen vermuten, daß G grundsätzlich mit der Strahlungsintensität steigt und fällt, während bei Überschreiten eines bestimmten ALVPD-Wertes der Einfluß dieser Größe deutlicher wird und der Leitwert auf einem niedrigeren Niveau den Schwankungen der Strahlungsintensität folgt.

Für viele Arten ist nach SCHULZE & HALL (1982) der generelle Effekt festgestellt worden, daß abhängig von der Licht- bzw. Schattenanpassung der Arten oder Ökotypen eine höhere maximale Photosyntheserate stets mit einem höheren Blattleitwert bei A_{max} verbunden ist. Dabei ergibt sich dieser Zusammenhang nicht einfach daraus, daß der Blattleitwert im Fall der Schattenpflanzen aufgrund äußerer Einflüsse niedriger liegt und über eine eingeschränkte CO_2-Diffusion ins Blattinnere limitierend für A_{max} wird. Vielmehr scheint nach Aussage der Autoren die Größenordnung der stomatären Leitfähigkeit an die photosynthetische Kapazität der Pflanze angepaßt zu sein, welche ihrerseits durch Langzeiteffekte der Umgebungsbedingungen und Eigenschaften der Pflanze bestimmt ist. Diese Regel erwies sich auch bei Farnen als gültig (NOBEL & al. 1984, HOLLINGER 1987) und läßt sich prinzipiell auch bei den hier untersuchten Arten bestätigen.

Der durchschnittliche Strahlungswert, von dem an Lichtsättigung eintritt ($PAR_{90\%}$), wird von NOBEL & al. (1984) für 14 Farnarten mit 240 µmol Photonen/ m^2·s angegeben, wobei Arten mit höherer A_{max}

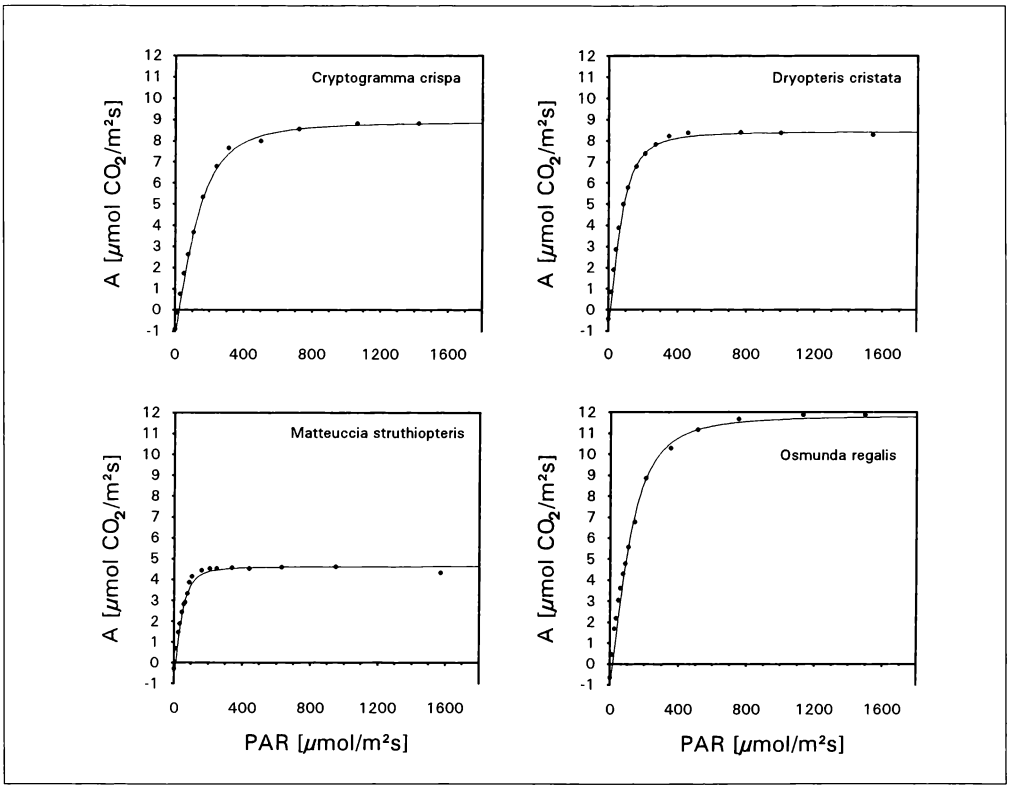

Abb. 5: **Lichtabhängigkeitskurven von *Cryptogramma crispa* (07.09.1994), *Dryopteris cristata* (25.09.1994), *Matteuccia struthiopteris* (11.08.1994) und *Osmunda regalis* (24.08.1994).**

Fig. 5: **Light respone curves of *Cryptogramma crispa* (7 September 1994), *Dryopteris cristata* (25. September 1994), *Matteuccia struthiopteris* (11. August 1994) and *Osmunda regalis* (24. August 1994).**

Tab. 2

Kenngrößen des Gaswechsels der untersuchten Farnarten, ermittelt aus den Meßreihen, die zur Bestimmung der Lichtabhängigkeitskurven durchgeführt wurden. A_{max}: maximale Nettophotosyntheserate [µmol CO_2/m^2s]; Φ: Quantenausbeute; R_d: Dunkelatmungsrate [µmol CO_2/m^2s]; I_k: Lichtkompensationspunkt [µmol Photonen/m^2s]; I_s: Lichtsättigungspunkt [µmol Photonen/m^2s] (Photonenstromdichte, die 90 % der maximalen Nettophotosyntheserate erwirkt); T: mittlere Blattemperatur [°C]; G_{Amax}: Blattleitwert für H_2O [mmol H_2O/m^2s] bei maximaler Nettophotosynthese; $ALVPD_{Amax}$: Wasserdampfdruckdefizit der Luft bezogen auf das Blattinnere [Pa/kPa] bei maximaler Nettophotosynthese.

Tab. 2

Gas exchange parameters of the fern species studied; data derived from the light response curves.

Art	A_{max}	Φ	R_d	I_k	I_s	T	G_{Amax}	$ALVPD_{Amax}$
Cryptogramma crispa	8,89	0,051	0,894	17,6	420	21,5 ± 0,3	252,9	7,2
Dryopteris cristata	8,45	0,083	0,444	5,4	230	20,9 ± 0,2	130,5	10,5
Matteuccia struthiopteris	4,71	0,075	0,285	3,8	150	21,5 ± 0,7	123,7	11,1
Osmunda regalis	11,85	0,072	0,650	9,0	370	22,6 ± 0,2	540,4	4,4

für die Lichtsättigung auch höhere Strahlungsintensitäten brauchen. Dies belegt auch die Untersuchung von HOLLINGER (1987), nach der bei *Blechnum discolor* (A_{max}: 3,74 µmol CO_2/m^2·s) die Photosynthese mit 170 µmol Photonen/m^2·s gesättigt ist, während bei *Pteridium aquilinum* erst ab 335 µmol Photonen/m^2·s 90 % der maximalen Photosyntheserate von 9,8 µmol CO_2/m^2·s erreicht werden. *Botrychium lunaria* und *Diphasiastrum tristachyum* erreichen an offenen Wuchsstellen die Lichtsättigung erst bei Photonenstromdichten, die mit 640 und 570 µmol Photonen/m^2·s noch deutlich höher liegen (HEISER 1994).

Die Lichtkompensationspunkte der hier untersuchten Arten liegen im Literaturvergleich im mittleren bis unteren Bereich. HOLLINGER (1987) gibt für *Pteridium aquilinum* (in einem *Pinus radiata*-Bestand) 11,6 und für *Blechnum discolor* (in einem *Nothofagus truncata*-Wald) 7,3 µmol Photonen/m^2·s an, während GILDNER & LARSON (1992) bei *Polypodium virginianum* (in einem *Thuja occidentalis-Acer saccharum*-Mischwald) je nach Temperatur sogar Werte zwischen 20 und 33 µmol Photonen/m^2·s erhielten.

Die Transpirationsrate der untersuchten Farnarten zeigt naturgemäß dieselbe Tendenz wie der Blattleitwert, allerdings lassen besonders hohe ALVPD-Werte die Transpiration zusätzlich ansteigen. Insgesamt liegt sie in dem Rahmen, den LARCHER (1994) für Schattenkräuter angibt (maximale Gesamttranspiration bei geöffneten Spalten bezogen auf die einfache Blattfläche: 1,5–3 µmol H_2O/m^2·s).

Danksagung

Wir danken Herrn Jens Benemann, Essen, für den engagierten Einsatz bei den Geländearbeiten. Den Herren Nöllenheidt (Staatliches Forstamt Obereimer), Raufeisen (Staatliches Forstamt Blaubeuren) und Vinnai (Staatliches Forstamt Kirchzarten) danken wir für die Erlaubnis, die Waldwege in den jeweiligen Forstbezirken befahren zu dürfen. Die Untersuchungen wurden durchgeführt im Rahmen eines Projektes über Ökologie und Schutz gefährdeter Farnpflanzen in Deutschland, das vom Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit (BMU) gefördert und vom Bundesamt für Naturschutz, Bonn, betreut wurde; beiden Institutionen danken wir für ihre Unterstützung.

Literatur

BAUER, H., GALLMETZER, C. & T. SATO, 1991: Phenology and photosynthetic activity in sterile and fertile sporophytes of *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. Oecologia, 86: 159–162.

BÖHNING, R.H. & C.A. BURNSIDE, 1956: The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. Am. J. Bot., 43: 557–561.

GIERS, A., 1994: Freilanduntersuchungen zum Gaswechsel von *Asplenium adulterinum*. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Ruhr-Universität Bochum. 111 S.

GILDNER, B.S. & D.W. LARSON, 1992: Seasonal changes in photosynthesis in the desiccation-tolerant fern *Polypodium virginianum*. Oecologia, 89: 383–389.

HARIRI, M. & J.L. PRIOUL, 1978: Light-induced adaptive responses under greenhouse and controlled conditions in the fern *Pteris cretica* var. *ouvrardii*. II. Photosynthetic capacities. Physiol. Plant., 42: 97–102.

HEISER, T., 1994: Ökologische Untersuchungen zum Gaswechsel einheimischer *Lycopodiaceae* und *Ophioglossaceae*. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Ruhr-Universität Bochum. 191 S.

HILL, R.H., 1972: Comparative patterns of CO_2 exchange of three fern species of southeastern Michigan. Michigan Academician, 4: 303–310.

HOLLINGER, D.Y., 1987: Photosynthesis and stomatal conductance patterns of two fern species from different forest understoreys. J. Ecol., 75: 925–935.

KRAMER, K.U. (Hrsg.), 1984: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. I, Teil 1, Pteridophyta. Parey, Berlin, Hamburg: 310 S.

LANGE, O.L., MEYER, A., ULLMANN, I. & H. ZELLNER, 1991: Mikroklima, Wassergehalt und Photosynthese von Flechten in der küstennahen Nebelzone der Namib-Wüste: Messungen während der herbstlichen Witterungsperiode. Flora, 185: 233–236.

LARCHER, W., 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart: 394 S.

LUDLOW, C.J. & F.T. WOLF, 1975: Photosynthesis and respiration rates of ferns. Amer. Fern J., 65: 43–48.

LUKA, M., 1994: Ökologische Untersuchungen an dem Serpentinfarn *Asplenium cuneifolium* Viv. im Freiland. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Ruhr-Universität Bochum. 116 S.

MAEDA, O., 1970: On the dry matter productivity of two ferns, *Osmunda cinnamomea* and *Dryopteris crassirhizoma*, in relation to their geographical distribution in Japan. Jap. J. Bot., 20: 237–267.

NOBEL, P.S., 1977: Internal leaf area and cellular CO_2 resistance: photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species. Physiol. Plant., 40: 137–144.

NOBEL, P.S., 1983: Biophysical plant physiology and ecology. W.H. Freeman, New York: 608 pp.

NOBEL, P.S., CALKIN, H.W. & A.C. GIBSON, 1984: Influence of PAR, temperature and water vapor concentration on gas exchange by ferns. Physiol. Plant., 62: 527–534.

POTT, R., 1992: Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 427 S.

SCHULZE, E.-D., 1972: Die Wirkung von Licht und Temperatur auf den CO_2-Gaswechsel verschiedener Lebensformen aus der Krautschicht eines montanen Buchenwaldes. Oecologia, 9: 235–258.

SCHULZE, E.-D. & A.E., HALL, 1982: Stomatal responses, water loss and CO_2 assimilation rates of plants in contrasting environments. In: O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND & H. ZIEGLER (Editors), Physiological plant ecology II. Water relations and carbon assimilation. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 181–229.

SEBALD, O., SEYBOLD, S. & G. PHILIPPI (Hrsg.), 1993: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Bd. 1, 2. Aufl. Ulmer, Stuttgart: 624 S.

Adresse

Antje Giers, Thomas Heiser und H. Wilfried Bennert
Lehrstuhl für Spezielle Botanik
Ruhr-Universität Bochum
D-44780 Bochum

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 25_1996

Autor(en)/Author(s): Bennert Herbert Wilfried, Heiser Thomas, Giers Antje

Artikel/Article: Freilanduntersuchungen zum Gaswechsel einheimischer Farnarten 277-285