

Tagesperiodische Energieschwankungen in Blättern von *Alnus viridis* (Chaix) DC.

Wolf Brzoska und Leo Engel*

During 5 days of uniform climatic conditions in July 1978 the energetic content of leaves of *Alnus viridis* was investigated. While the energetic content of 1 g dry matter at 0400 is higher than at 1600, the energetic content of 1 dm² leaf area is lower during the night than during daytime. The results of the analysis of the chloroplasts by electron microscopy was, that this is due to a large accumulation of starch in the leaves taken at 1600. The leaves taken during the night are without starch. As starch is relatively poor in energy an accumulation of it in the cells leads to a decrease of the energetic content in dry matter. Therefore the high energetic content during the night does not prove an accumulation of substances rich in high energy. The explanation of these results referring to a cycle of 24 hours is true also for differences of the energetic content during a year, when a high energetic content in the leaves in autumn can be caused either by an accumulation of fat or by the lack of starch.

Alnus viridis, caloric values.

1. Einführung

Seit 1974 werden in Obergurgl/Tirol im Rahmen des Forschungsprogramms der Alpinen Forschungsstelle der Universität Innsbruck ökophysiologische Untersuchungen an *Alnus viridis* durchgeführt. Erste Ergebnisse sind publiziert (BRZOSKA 1979).

Aus der Vielzahl der durchgeführten Messungen ergab sich die Beobachtung, daß der Energiegehalt der Blätter nachts höher liegt als nachmittags, obwohl eigentlich das umgekehrte Verhältnis erwartet wird, wenn man davon ausgeht, daß die Blätter nach etlichen Stunden Photosynthese viel Energie gespeichert haben müßten. Ähnliche Befunde sind bei HEHL und KRANZ (1972) für *Phaseolus vulgaris* angegeben, ohne allerdings gedeutet zu sein, da es in der Arbeit um eine andere Problemstellung geht.

Die Tatsache, daß bei vielen Pflanzen der Energiegehalt der Blätter zu Ende der Vegetationsperiode ebenfalls hoch ist (BRZOSKA 1971 und 1976; GRABHERR et al. 1980, LÜTZ, MOSER 1977; LARCHER et al. 1973), kann nur in einigen Fällen durch Fetteinlagerungen erklärt werden.

Ziel dieser Arbeit ist es, einen Zusammenhang zwischen hohem Brennwert des Blattmaterials und der Einlagerung von Speicherstoffen im Tag-Nacht-Rhythmus zu finden, der möglicherweise auch auf jahresperiodische Schwankungen übertragen werden kann.

2. Material und Methode

2.1 Flächenbestimmung und Kalorimetrie

Da erste Anhaltspunkte für den unterschiedlichen Brennwert von Blattmaterial bei *Alnus viridis* gefunden wurden, war es sinnvoll, bei dieser Pflanze zu bleiben. Im Juli 1978 wurden durch einen Zeitraum von 5 Tagen von einem gut 15 Jahre alten Strauch Proben von jeweils 40 Blättern um 4 Uhr, um 10 Uhr, um 16 Uhr und um 22 Uhr entnommen. Glücklicherweise war das Wetter in diesem Zeitraum nahezu konstant, so daß witterungsbedingte Schwankungen ausgeschlossen werden konnten. Die Blätter wurden durchweg aus dem mittleren Astbereich entnommen, um altersbedingte Unterschiede auszuschalten. Der Eingriff dürfte auf den Gesamtstrauch kaum Auswirkungen gehabt haben; insgesamt hatte der Strauch rund 5200 Blätter.

Die Blätter wurden sofort auf lichtempfindlichem Papier abgelichtet, was im Labor mit Hilfe einer 1000 W-Lampe geschah, und dann sofort in den Trockenschrank bei 80°C verbracht. Die abgelichteten Blattflächen wurden mit einem Planimeter planimetriert und die Blattgewichte nach Erreichen der Gewichtskonstanz bestimmt, so daß aus beiden Werten das Flächengewicht in g Trockensubstanz pro dm² zu errechnen war.

Das fein pulverisierte Material wurde zu Tabletten gepreßt und in einem Adiabatischen Kalorimeter (Janke & Kunkel, Typ C 400) auf seinen Brennwert untersucht. Die Meßwerte einer Probe zeigen so geringe Abweichungen, daß die Standardabweichungen in den Abbildungen nicht darstellbar sind.

* Arbeit aus der Alpinen Forschungsstelle Obergurgl der Universität Innsbruck.

2.2 Elektronenmikroskopie

Blattstückchen von jeweils 3 Blättern wurden am 24. Juli 1978 um 22 Uhr, am 25. Juli um 4 Uhr, um 10 Uhr und um 16 Uhr am Standort entnommen und sofort in 4-%iger Glutaraldehydlösung fixiert (mindestens 3 Stunden bei 4°C). Nach Spülen im Cacodylatpuffer 0,1 m erfolgte eine Nachfixierung in 2-%iger OsO₄-Lösung (mindestens 5 Stunden bei 4°C). Nach abermaligem Spülen im Puffer wurden die Blattstückchen durch eine Acetonreihe entwässert, sodann mit Spurr's Medium (SPURR 1969) infiltriert und bei 70°C polymerisiert.

Ultradünnschnitte (Blattquerschnitte) wurden auf einem Reichert OmU3 Mikrotom angefertigt und mit Bleicitrat (REYNOLDS 1963) nachkontrastiert. An einem Siemens-Elmikroskop 101 wurden bei 80 KV Strahlspannung 15 bis 25 repräsentative Fotos vom Übergangsbereich Palisadenparenchym-Schwamm-parenchym aufgenommen. Mit einem halbautomatischen Bildanalysator (Digiplan, Kontron) wurden wenigstens 75 Chloroplasten pro Uhrzeit auf folgende Parameter ausgewertet: Gesamtfläche, Stärkefläche, Zahl der Plastoglobuli. Der prozentuale Stärkegehalt wurde folgendermaßen definiert:

$$\% \text{ Stärke} = \frac{\text{Stärkefläche}}{\text{Chloroplastenfläche}} \times 100.$$

Das erhaltene Datenmaterial wurde mit einem geeigneten Taschenrechner statistisch ausgewertet. Standardabweichungen wurden nach der Formel

$$se = \sqrt{\frac{(x_i - \bar{x})^2}{n(n-1)}} \text{ berechnet.}$$

3. Ergebnisse

3.1 Trockengewichtenergie

Für den gesamten Zeitraum zeigt sich die früher gemachte Beobachtung bestätigt, daß der Energiegehalt pro Gramm Trockengewicht bei den 4-Uhr-Blättern am höchsten liegt, und zwar um 210 bis 420 J (50 bis 100 cal) über dem Wert der 16-Uhr-Blätter (Abb. 1). Die Werte für die 10-Uhr- bzw. 22-Uhr-Blätter liegen jeweils dazwischen.

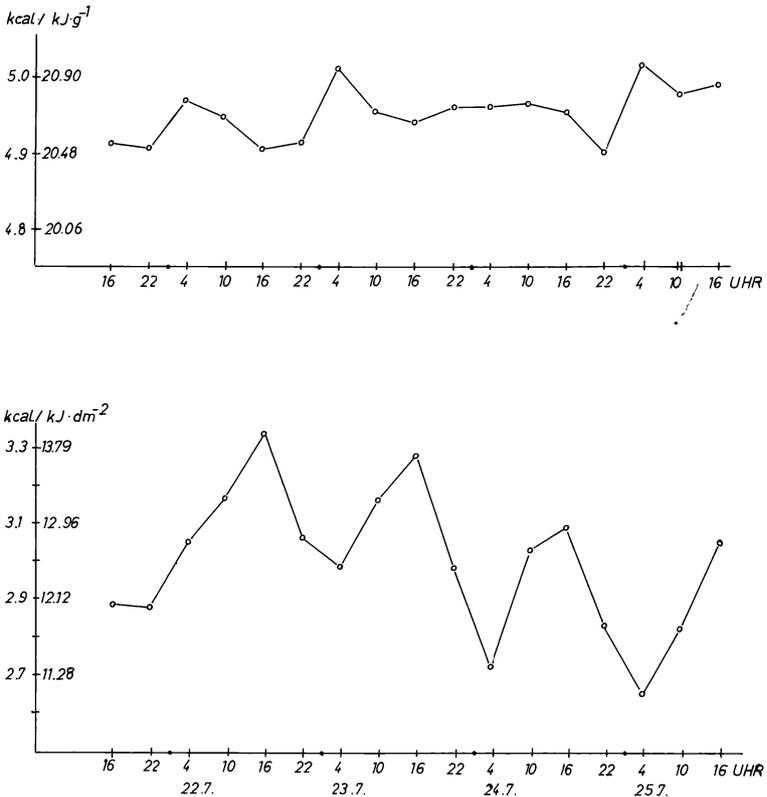


Abb. 1: Energiegehalte der Blätter von *Alnus viridis*, bezogen auf 1 g Trockengewicht (obere Kurve) bzw. bezogen auf 1 dm² Blattfläche (untere Kurve).

3.2 Flächengewicht und Flächenenergie

Das Flächengewicht der Blätter ist um 16 Uhr am höchsten, um 4 Uhr am niedrigsten. Zwischen 16 Uhr und 4 Uhr wird ein dm^2 Blattfläche um bis zu 0.1 g leichter (Abb. 2). Wird nun das Flächengewicht mit der Trockengewichtenergie multipliziert, so erhält man den Energiegehalt der Blattflächen in Joule pro Quadratdezimeter. Wie Abb. 1 zeigt, verläuft die Kurve für die Flächenenergie jener der Trockengewichtenergie entgegen: Ein dm^2 Blattfläche hat um 16 Uhr bis zu 2100 J mehr Energie gespeichert als um 4 Uhr.

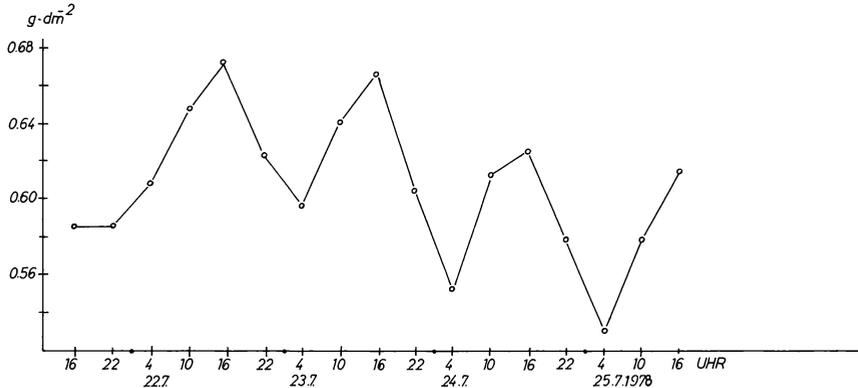


Abb. 2: Trockengewicht von 1 dm^2 Blattfläche von *Alnus viridis* (= Flächengewicht).

3.3 Elektronenmikroskopie

Die untersuchten Blattquerschnitte zeigen einen typischen bifazialen Blattaufbau, bei dem die Grenze zwischen Palisaden- und Schwammparenchym einen gut reproduzierbaren Auswertungsbereich darstellt. Die Chloroplasten dieses Gewebes haben einen vom Fixierungszeitpunkt abhängigen unterschiedlichen Stärkegehalt. In Abb. 3 ist jeweils ein repräsentativer Ausschnitt dargestellt.

Die Resultate der statistischen Auswertung sind in Abb. 4 wiedergegeben. Dabei liegen jedem Punkt die Daten von mindestens 75 Chloroplasten zugrunde. Die Kurve für den Stärkegehalt zeigt eine ausgezeichnete Übereinstimmung mit dem entsprechenden Ausschnitt der Flächenenergiekurve (Abb. 1). Die Darstellung der Mittelwerte für Plastoglobuli pro Chloroplast zeigt lediglich eine schwache Zeitabhängigkeit, deren Bedeutung diskutiert wird. Bei den anderen Zellorganellen lassen sich keine tageszeitlichen Veränderungen feststellen.

4. Diskussion

Die Blätter als Organ der Photosynthese speichern deutlich sichtbar die tagsüber aufgebaute Stärke, die während der Nachtstunden vollständig abgebaut und aus den Blättern abtransportiert wird. Stärke ist aber ein relativ energiearmer Stoff, so daß der Energiegehalt der Trockensubstanz umso niedriger wird, je größer der prozentuale Stärkeanteil ist. So erklärt sich der hohe Flächenenergiegehalt der Blätter um 16 Uhr und die gleichzeitige niedrige Trockengewichtenergie. Nachts kehren sich die Verhältnisse um. HEHL und KRANZ (1972) untersuchten Blätter von *Phaseolus vulgaris* und fanden ebenfalls eine Tag-Nacht-Schwankung im Energiegehalt, ganz entsprechend den Ergebnissen bei *Alnus*. Bei *Phaseolus* handelt es sich um eine typische circadiane Periodik im Sinne von HALBERG und REINBERG (1968) und BÜNNING (1977). Ob eine solche bei *Alnus* ebenfalls nachzuweisen wäre, müßte eine Versuchsreihe im Labor erbringen, wo die Bedingungen für Dauerlicht und Dauerdunkel gegeben werden können. Der hohe Energiegehalt der Nachtblätter sollte nicht mit der Speicherung energiereicher Substanzen erklärt werden, wie in der Arbeit von HEHL und KRANZ zu lesen ist, da bei dieser Wortwahl leicht auf Speicherstoffe zurückgeschlossen werden könnte, die ja gerade nachts nicht da sind, sondern abtransportiert wurden. Der relativ höhere Energiegehalt kommt aus den Grundstoffen der Zellen, die insgesamt wegen der Lipidstoffe energiereicher sind als der Speicherstoff Stärke.

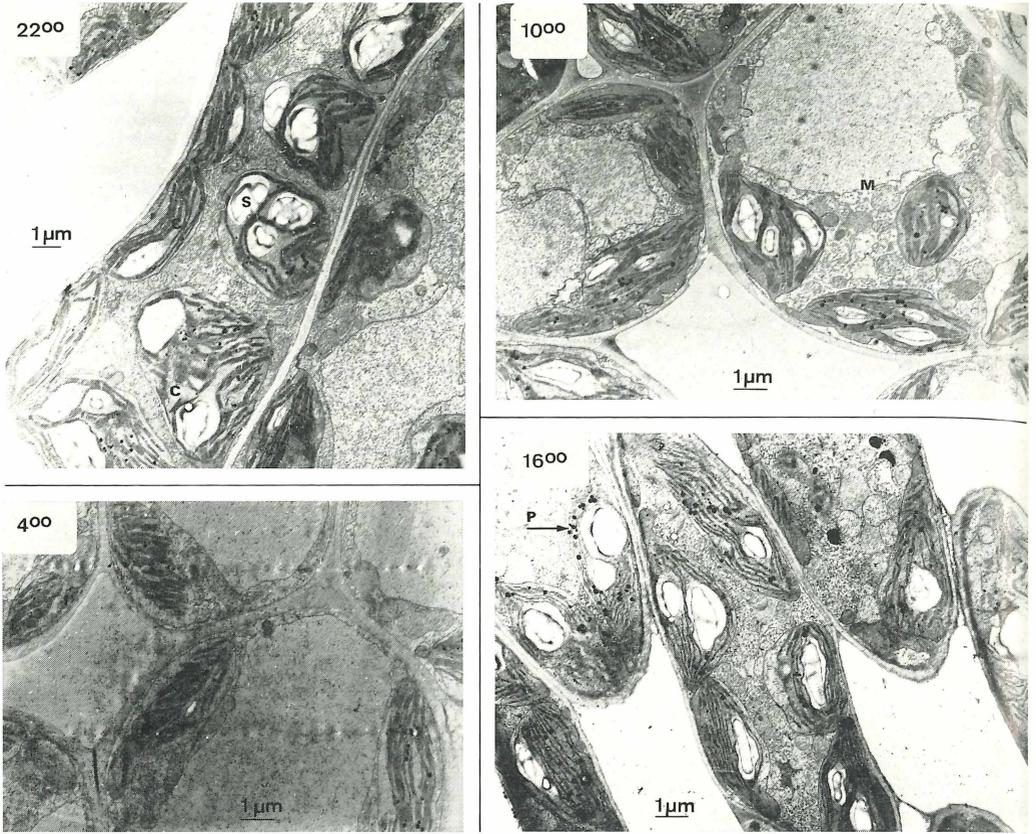


Abb. 3: Typische Ausschnitte des untersuchten Gewebes zu verschiedenen Tageszeiten. Die Chloroplasten zeigen unterschiedliche Stärkegehalte. (C = Chloroplast, M = Mitochondrium, P = Plastoglobuli, S = Stärke).

Bei der Diskussion hoher Brennwerte des Blattmaterials muß also zwischen zwei prinzipiell verschiedenen Ursachen unterschieden werden: Ob der hohe Brennwert durch Einlagerung von energiereichen Stoffen wie z. B. Fetten zustande kommt oder ob er durch das Fehlen der energieärmeren Stärke verursacht wird. Für beides gibt es Beispiele: ZACHHUBER (1975) findet in den energiereichen Blättern von *Saxifraga bryoides* beim Austrieb und beim Einziehen Fetteinlagerungen. Ebenfalls auf hohen Fettgehalt sind die sehr hohen Energiegehalte in Blättern von *Loiseleuria procumbens* zurückzuführen (LARCHER et al. 1973). Das gleiche dürfte wohl auch für die Blätter von *Polygonum viviparum*, *Papaver dahliaenum* und *Silene acaulis* aus Spitzbergen gelten, die unter Dauerlicht wachsen und deren herbstlicher Anstieg im Energiegehalt außerordentlich stark ist (BRZOSKA 1976); im Falle *Silene* stimmt es gut mit den Befunden aus dem alpinen Bereich überein, wo die Pflanzen im Tag-Nacht-Wechsel wachsen (BRZOSKA 1971). Für *Primula glutinosa* scheint der andere Fall zu gelten: die Blätter sind im Herbst energiereicher als vorher, aber ohne Stärkeeinlagerungen (BRZOSKA und ZACHHUBER in MOSER et al. 1977).

Tageszeitliche Schwankungen im Energiegehalt durch einen kurzfristigen Fettab- bzw. -aufbau sind bisher noch nicht beobachtet worden. Ob eine Korrelation mit dem Gehalt an Plastoglobuli in den Chloroplasten gegeben ist, ist aus den Ergebnissen dieser Arbeit nicht eindeutig abzuleiten.

Kalorimetrische Messungen als ökologische Methode sind seit langer Zeit üblich; man vergleiche hierzu die kritischen Anmerkungen in d'OLEIRE - OLTMANN'S (1977), wo u.a. darauf hingewiesen wird, daß in der Ökologie Joule nicht gleich Joule ist. Es muß

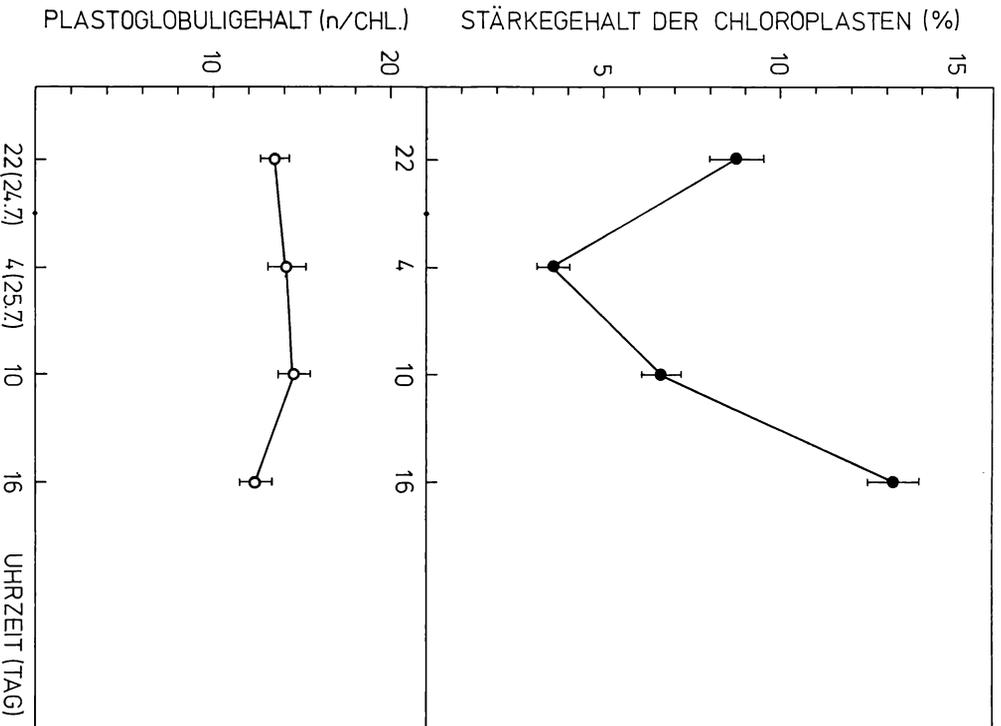


Abb. 4: Abhängigkeit von Stärke- und Plastoglobuligehalt der Chloroplasten von der Tageszeit. Den dargestellten Mittelwerte liegen mindestens jeweils 75 Chloroplasten zugrunde.

bei der Interpretation der Brennwerte mit großer Vorsicht vorgegangen werden, da die Anwesenheit des Speicherstoffes Fett hohe Brennwerte, die Abwesenheit des Speicherstoffes Stärke ebenfalls hohe Brennwerte zur Folge hat. Es zeigt sich ferner, daß zur Ausschaltung tageszeitlicher Schwankungen Probenentnahmen für die Kalorimetrie immer zur gleichen Tageszeit erfolgen müssen, wobei zusätzliche Witterungseinflüsse ebenfalls Auswirkungen auf den Energiegehalt der verschiedenen Pflanzenorgane haben (BRZOSKA 1971).

Den Herren Professoren Dr. W. Nagel, Kaiserslautern, und Dr. C. Lütz, Köln, danken wir für die Bereitstellung von Geräten und Material für die Elektronenmikroskopie. Der Alpinen Forschungsstelle Oberegurgl gilt unser Dank für die Unterstützung am Standort. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die Gewährung einer Reise- und Sachbeihilfe.

Literatur

- BRZOSKA W., 1971: Energiegehalte verschiedener Organe von nivalen Sproßpflanzen im Laufe einer Vegetationsperiode. *Photosynthetica* 5: 183-189.
- BRZOSKA W., 1976: Produktivität und Energiegehalte von Gefäßpflanzen in Adventdalen (Spitzbergen). *Oecologia* 22: 387-398.
- BRZOSKA W., 1979: Zeitbedingte Variabilität organspezifischer Energiegehalte in *Alnus viridis* (Chaix) DC. *Verh. Ges. f. Ökol. VII* (Münster 1978): 421-427.
- BÜNNING E., 1977: Die physiologische Uhr. 3. Aufl. Berlin/Heidelberg/New York (Springer): 176 S.
- GRABHERR G., BRZOSKA W., HOFER H., REISIGL H., 1980: Energiebindung und Wirkungsgrad der Netto-primärproduktion in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) der Ötztaler Alpen, Tirol. *Oecol. plant.*: (im Druck).
- HALBERG F., REINBERG A., 1968: Rythmes circadiens et rythmes de bases fréquences en physiologie humaine. Paris (Masson).
- HEHL M., KRANZ A.R., 1972: Endogene Stoffproduktionsrhythmen bei *Phaseolus vulgaris*. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 84: 551-558.
- LARCHER W., SCHMIDT L., TSCHAGER A., 1973: Starke Fettspeicherung und hoher Kaloriengehalt bei *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. *Oecol. plant.* 8: 377-383.
- LÜTZ C., MOSER W., 1977: Beiträge zur Cytologie hochalpiner Pflanzen: I. Untersuchungen zur Ultrastruktur von *Ranunculus glacialis* L. *Flora* 166: 21-34.
- MOSER W., BRZOSKA W., ZACHHUBER K., LARCHER W., 1977: Ergebnisse des IBP - Projektes "Hoher Nebelkogel 3184 m". *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss.* 186: 387-419.
- d'OLEIRE-OLTMANN W., 1977: Combustion heat in ecological energetics. What sort of information can be obtained? In: (Ed. Lamprecht, Schaarschmidt) *Application of calorimetry in life sciences*. Berlin: 315-324.
- REYNOLDS E., 1963: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 18: 208-212.
- SPURR A., 1969: A low viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastr.* Res. 26: 31-43.
- ZACHHUBER K., 1975: Blütenentwicklung, Vegetationsablauf, Speicherverhalten und Kaloriengehalt von *Primula*- und *Saxifraga*-Arten aus verschiedenen Höhenstufen. *Diss. Innsbruck*.

Adressen:

Dr. Wolf Brzoska
(Alpine Forschungsstelle Obergurgl
der Universität Innsbruck)
Schafmarktstr. 9
D-7930 Ehingen

Dipl. Biol. Leo Engel
FB Biologie
Universität Kaiserslautern
Pfaffenbergstraße
D-6750 Kaiserslautern

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [8_1980](#)

Autor(en)/Author(s): Brzoska Wolf, Engel Leo

Artikel/Article: [Tagesperiodische Energieschwankungen in Blättern von *Alnus viridis* \(Chaix\) DC. 463-468](#)