Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Berlin 1980) Band IX 1981

Energiefixierung von Licht- und Schattenpflanzen bei abgestufter Beleuchtung

Wolf-Ulrich Kriebitzsch

The efficiency of net primary production (NPP) of two light plant species *(Arrhenatherum elatius, Epilobium angustifolium)* and two shadow plant species *(Melica uniflora, Mercurialis perennis)* was investigated under open air conditions and in a shade hall with 27% of the open air radiation. The efficiency of NPP was calculated for the species as percentage of the energy fixated in dry matter in relation to solar radiation energy. Calculations were made for the short periods between sampling intervalls and for the whole vegetation period. The efficiency of both light plant species was higher within both radiation levels as compared to the shadow plant species. *Arrhenatherum* yielded the highest efficiency under open air conditions, whereas the other three species yielded the highest efficiency in the shade hall. The differences of efficiency between species were discussed considering their photosynthetic consequences.

Arrhenatherum elatius, energy fixation, Epilobium angustifolium, Melica uniflora, Mercurialis perennis, light plant, primary production, shadow plant.

1. Problemstellung

Entscheidend für den Energiehaushalt eines Pflanzenbestandes ist neben der photosynthethischen Leistungsfähigkeit der Einzelpflanze der Ausnutzungsgrad der für den Bestand verfügbaren Strahlung, d.h. der Wirkungsgrad der Netto-Primärproduktion über kurzfristige Zeiträume bzw. über die Vegetationsperiode. Neben anderen Faktoren ist er für die Produktivität und damit für die Konkurrenzkraft der am Bestand beteiligten Arten von großer Bedeutung.

Unter mitteleuropäischen Klimabedingungen liegt der Wirkungsgrad der NPP verschiedener Pflanzengesellschaften nach zahlreichen Literaturangaben zwischen 1 und 3% der photosynthetisch aktiven Strahlung (PhAR) über eine Vegetationsperiode (LIETH 1968, WASSINK 1968, RUNGE 1973 u.a.). Auch die Energieausnutzung von Reinbeständen einzelner Arten über eine Vegetationsperiode wird in dieser Größenordnung angegeben, kann aber kurzfristig beträchtlich höher werden (WASSINK 1959, SIEGHARDT 1973).

Während zur Strahlungsausnutzung von Kulturpflanzen und auch von einigen wild wachsenden Lichtpflanzen besonders unter Freilandbedingungen Daten vorliegen, sind solche für Schattenpflanzen nicht bekannt. Zudem ist ein Vergleich der in der Literatur angeführten Wirkungsgrade der NPP verschiedener Arten auf Grund der unterschiedlichen Strahlungsbedingungen schwierig.

Im folgenden werden einige Angaben zum Wirkungsgrad der NPP von Reinbeständen zweier Lichtpflanzen *(Arrhenatherum elatius, Epilobium angustifolium)* und zweier Schattenpflanzen *(Melica uniflora, Mercurialis perennis)* bei eingeschränktem Lichtgenuß sowie unter Freilandbedingungen mitgeteilt. Der Versuchsansatz macht es möglich, die Strahlungsausnutzung von Sonnen- und Schattenpflanzen innerhalb der jeweiligen Lichtstufe direkt zu vergleichen, da die Arten sonst den gleichen Standortsbedingungen ausgesetzt waren. Bei der Diskussion des Wirkungsgrads der NPP einer Art in den beiden Lichtstufen müssen allerdings die mit der Beleuchtungsstärke abgewandelten, mikroklimatischen Bedingungen berücksichtigt werden.

2. Versuchsanlage

Die Versuchsanlage befindet sich im Gelände des Neuen Botanischen Gartens der Universität Göttingen. Die Pflanzen wurzeln in einer tiefgründigen Acker-Parabraunerde, die sich aus etwa 2 m mächtigem Schwemmlöß in einer Talsohle im Bereich des mittleren Muschelkalks entwickelt hat. Im Sommer 1978 wurden drei Parzellen von jeweils 300 m^2 angelegt und mit Klonen von 12 Arten, die in vollem Licht, im Halbschatten bzw. im Schatten gedeihen, im Abstand von 25 cm bepflanzt. Die Reihenfolge der Bepflanzung richtete sich nach der Wuchshöhe der Arten, um eine Beschattung von niedrigwüchsigen durch hochwüchsige Arten zu vermeiden. Ein 2.2 m hohes Holzgerüst wurde mit einem grünen Plastikgewebe abgedeckt, dessen Schattierwert auf der Parzelle 70-75% beträgt. Dadurch ist eine sehr gleichmäßige Lichtverteilung über die Versuchsfläche gewährleistet, ohne daß die spektrale Zusammensetzung des Lichtes - verglichen mit Wald - wesentlich verändert wird. Da die Schattiermatte

durchbrochen ist, war künstliche Beregnung nicht notwendig; die Luftzirkulation ist in reduziertem Umfang möglich. Allerdings bilden sich bei Regen verhältnismäßig große Tropfen, die einige der Arten nachhaltig schädigten. Das Gewebe ist so befestigt, daß es zu Winterbeginn abgenommen werden kann, um Schneebruch zu vermeiden. In etwa 20 m Entfernung von dieser Schattenhalle liegt die Freilandparzelle.

Um in den verschiedenen Lichtstufen einigermaßen gleiche Wasserversorgung zu gewährleisten, wurde die Bodensaugspannung mit Hilfe von Tensiometern kontrolliert, die in 15 cm Tiefe eingesetzt waren. Überschritten die Saugspannungen Werte von 300 mbar, wurde gewässert. Dies war in der Schattenhalle nur einmal nötig; die Freilandparzelle mußte dagegen während der Vegetationsperiode 1979 häufiger mit Sprühschläuchen beregnet werden.

Die Globalstrahlung wurde mit Solarimetern kontinuierlich registriert. Lufttemperatur und Luftfeuchte in der Krautschicht (Meßhöhe 15 cm) wurden mit Thermohygrographen aufgezeichnet und die Evaporation mit Piche-Evaporimetern bestimmt. Die Bodentemperaturen in 5 cm Tiefe wurden mit Minimum- und Maximum-Thermometern gemessen, die Niederschläge wurden in 6 Regenmessern pro Parzelle aufgefangen.

3. Material und Methoden

In die Untersuchungen wurden zunächst nur zwei Lichtpflanzen und zwei Schattenpflanzen einbezogen. Ab Mai 1979 wurde im Laufe des Jahres zu mehreren Terminen ober- und unterirdisches Pflanzenmaterial in jeder Lichtstufe entnommen. Die Probenahmen richteten sich nach dem phänologischen Entwicklungszustand in der für die einzelnen Arten optimalen Lichtstufe.

Das Pflanzenmaterial wurde nach der Ernte in die wesentlichen Kompartimente aufgeteilt (Blütenstände, Blätter, Stengel/Halme, Streu, Rhizome, Wurzeln, Feinwurzeln). Oberirdisch wurde die Ernte mit Stechrahmen von 0.09 m^2 Fläche vorgenommen (6 Parallelen $\hat{=}$ 0.54 m^2). Zur Erfassung der unterirdischen Phytomasse wurden mit Hilfe besonders gefertigter Stahlrohre (40 cm Höhe, 15 cm Durchmesser) 30 cm lange Bodenmonolithe ausgestochen (6 Parallelen $\hat{=}$ 0.17 m^3 Bodenvolumen) und über Sieben mit abgestufter Maschenweite ausgewaschen. Auf diese Weise werden zunächst das zusammenhängende Wurzelnetz und die Rhizome und anschließend abgerissene Feinwurzeln, aber auch gröbere Wurzelstücke aufgefangen.

Die Einzelproben wurden bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und ihre Trockengewichte in g/m^2 berechnet. Nach der Trocknung wurden die 6 Parallelen jeweils zu einer Mischprobe vereinigt und in einer Scheibenschwingmühle staubfein gemahlen. An diesem Material wurde der Asche- und Energiegehalt mit Hilfe eines adiabatischen Kalorimeters (C 300: Fa. Jahnke & Kunkel) bestimmt, um die trockengewichtsbezogenen Biomassedaten in energetische Äquivalente umrechnen zu können.

Als Rohdaten standen zur Verfügung:

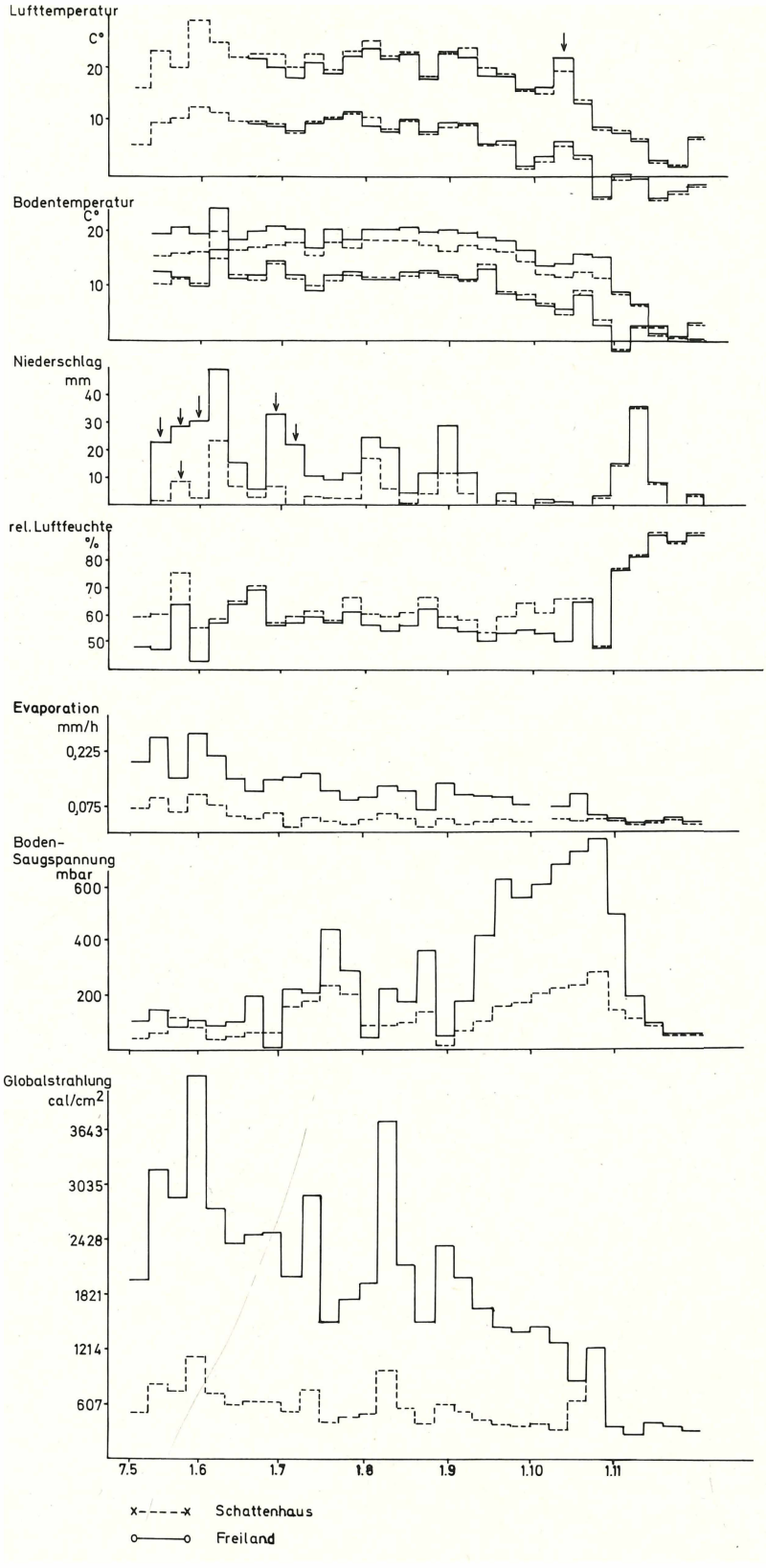
- Trockengewichte der obengenannten Kompartimente
- Aschegehalte der Kompartimente
- Energiegehalte der Kompartimente.

Aus diesen Daten können folgende Größen berechnet werden:

1) Biomasse der Kompartimente in g TS/m^2
2) Oberirdische Biomasse in g TS/m^2
3) Unterirdische Biomasse in g TS/m^2
4) Gesamtbiomasse in g TS/m^2
5) Energiegehalte von 1) - 4) in cal/g TS
6) Energiegehalte von 1) - 4) in cal/m^2

Die Verrechnung der Rohdaten inkl. statistische Absicherung der Daten erfolgte an der Univac 1100/82 des Rechenzentrums der GWD Göttingen. Mittelwertsunterschiede zwischen den Lichtstufen bei denselben Ernteterminen bzw. zwischen verschiedenen Ernten in derselben Lichtstufe wurden mit Hilfe einer einfach klassifizierten Varianzanalyse und anschließendem 'multiple range test' nach Duncan (Irrtumswahrscheinlichkeit 10%) gesichert. Da die Streuung der Energiegehalte innerhalb gleicher Kompartimente des Pflanzenmaterials wie auch bei den Analysenparallelen sehr gering ist (RUNGE 1973), wurde hier auf eine statistische Verrechnung verzichtet. Die Phytomasseproduktion wurde nach BOYSEN-JENSEN (1932) errechnet, indem die Differenz zwischen dem Probenahmetermin mit der höchsten und dem mit der niedrigsten Phytomasse gebildet wurde. Dieser Wert ist als geschätzte Mindestgröße anzusehen, da zwischen den Probenahmeterminen mit einem Abbau von oberirdischer und Wurzelstreu gerechnet werden muß. Auch Verwehungen von Pollen, Blüten, Samen und Streu sowie Tierfraß können die Phytomassewerte erniedrigen (WERNER 1980).

Abb. 1: Jahresgang einiger Klimadaten (Wochenmittel) bei 27% (----) und bei 100% (——) relativer Beleuchtungsstärke.
Luft- und Bodentemperaturen: obere Linien: Maxima
untere Linien: Minima
Pfeile: künstliche Beregnung.


Lufttemperatur
C°
20
10
Bodentemperatur
C°
20
10
Niederschlag
mm
40
30
20
10
rel. Luftfeuchte
%
80
70
60
50
Evaporation
mm/h
0,225
0,075
Boden-
Saugspannung
mbar
600
400
200
Globalstrahlung
cal/cm2
3643
3035
2428
1821
1214
607
7.5
1.6
1.7
1.8
1.9
1.10
1.11
x----x Schattenhaus
o——o Freiland

4. Untersuchungsergebnisse

4.1 Mikroklima

In Abb. 1 sind für beide Lichtstufen die Wochenmittel von Luft- und Bodentemperaturen (Minima und Maxima), Niederschlägen, relativer Feuchte, Evaporation, Bodensaugspannung und Strahlung aufgetragen. Die Maxima der Lufttemperaturen (in Bodennähe) sind in der Schattenhalle etwas höher als im Freiland. Die größten Unterschiede betragen allerdings nur 2°C. Infolge der regenreichen und relativ kühlen Witterung 1979 brachte der Hochsommer keine Temperaturspitzen. Von Mai bis August lagen die mittleren Maxima zwischen 20 und 23°C und fielen dann ab September mehr oder weniger kontinuierlich ab. Im November wurden 10°C nicht mehr überschritten.

Die Minima der Lufttemperaturen sind in den beiden Lichtstufen nahezu gleich. Sie blieben bis Ende August relativ konstant bei 10°C und sanken dann langsam ab. In der zweiten Oktoberhälfte und im November ergaben sich Wochenmittel um und unter 0°C.

Im Gegensatz zu den Lufttemperaturen sind die Maxima der Bodentemperaturen im Freiland höher als in der Schattenhalle. Die Unterschiede betragen 2-5°C. Die ungehinderte Sonneneinstrahlung auf Boden und Pflanzen führt im Freiland zu einer stärkeren Erwärmung als in der Schattenhalle. Da aber die Ausstrahlung bei Nacht ebenfalls ungehindert ist, gleichen sich die Minimumtemperaturen in beiden Lichtstufen. Bis in den August hielten sich die Wochenmittel der maximalen Bodentemperaturen im Freiland bei 20°C, in der Schattenhalle bei 17°C. Zum November fielen sie auf 0°C ab, die Minima überstiegen in beiden Lichtstufen selten 12°C.

In der Freilandparzelle betrug die Wasserzufuhr durch Niederschläge 309 mm und durch Beregnung - vor allem im Mai - 86 mm, insgesamt also 395 mm. Von Juni bis Anfang September fielen wöchentlich fast regelmäßig 10 mm, mit Spitzen zwischen 20 und 50 mm. Im September und Oktober herrschte eine Trockenperiode, die im November durch starke Niederschläge beendet wurde. In der Schattenhalle erreichten nur 175 mm Regen den Pflanzenbestand. Wegen der geringen Evaporation (s.u.) brauchte hier aber nur einmal beregnet zu werden. Der Niederschlagsverlust durch Interzeption an der Schattiermatte ist mit 50 bis 75% beträchtlich.

Da nachts die relative Luftfeuchte in Bodennähe in beiden Lichtstufen auf 100% ansteigt, sind in Abb. 1 nur die Wochenmittel der minimalen Feuchte dargestellt. In der Schattenhalle ist die Luftfeuchte im Jahresgang um 2-10% höher als im Freiland. Die Differenz wird umso größer, je niedriger die Feuchte im Freiland ist. Den Sommer über bis in den Oktober hinein lagen die Werte um 60% und stiegen im November auf 90% an. Da Mitte Oktober die Schattierung abgenommen wurde, verliefen die Kurven von diesem Zeitpunkt an deckungsgleich.

In der Schattenhalle ist die Windgeschwindigkeit viel geringer und die Luftfeuchte höher als im Freiland. Deshalb erreicht die Evaporation hier nur etwa ein Drittel der Werte aus dem Freiland. Die höchsten Wochenmittel ergaben sich im Mai und Juni (um 0.3 ml/h im Freiland bzw. um 0.1 ml/h in der Schattenhalle). Im November sanken die Evaporationsraten auf 0.05 ml/h ab.

Entsprechend der geringen Evaporation war auch die Saugspannung des Bodens in der Schattenhalle geringer als in der Freilandparzelle. Bis in den August hinein wurde der Boden der Freilandbeete zusätzlich angefeuchtet, so daß die Saugspannungswerte selten 200 mbar überschritten und damit in der gleichen Größenordnung blieben wie diejenigen in der Schattenhalle. Von September an wurde auf zusätzliche Beregnung verzichtet, da die Evaporation auch im Freiland gering war. Trotz der im Herbst anhaltenden Trockenperiode stiegen die Saugspannungswerte damals kaum bis 800 mbar im Freiland bzw. 300 mbar in der Schattenhalle an, so daß die Flächen noch als gut mit Wasser versorgt angesehen werden konnten. Starke Niederschläge ließen im November die Saugspannungen wieder absinken.

Die höchsten Wochensummen der Globalstrahlung traten im Mai und Juni auf. Die Werte nahmen dann bis zum Herbst hin kontinuierlich ab. Sie erreichten in der Schattenhalle nur etwa 27% der Freilandstrahlung (54621 x 10^5 kcal/ha im Freiland; 16725 x 10^5 kcal/ha im Schatten).

4.2 Phytomasse

In Abb. 2 ist die Entwicklung der ober- und unterirdischen Phytomasse (Biomasse und Streu) für Schattenhalle und Freiland im Jahresgang aufgetragen. Die oberirdische Phytomasse von *Mercurialis*, *Melica* und *Arrhenatherum* steigt in beiden Lichtstufen bis zum letzten Probenahmetermin der Vegetationsperiode 1979 kontinuierlich an, während bei *Epilobium* das Maximum bereits zur Blütezeit erreicht ist. Die unterirdische Phytomasse aller Arten ist während der gesamten Vegeta-

tionsperiode im Aufbau begriffen, da es sich hier um frisch gepflanzte Bestände handelt. Über den Winter verringert sich die Wurzelmasse, wie auch SCHÄFER, WERNER (1979) an *Solidago canadensis*-Beständen beobachteten.

Die Höhe der Phytomasse zu den einzelnen Ernteterminen, bzw. die Phytomasseproduktion über die Vegetationsperiode (Tab. 1), ist in den beiden Lichtstufen von Art zu Art unterschiedlich. Das oberirdische Wachstum von *Melica* wird im Freiland stark gehemmt, so daß die oberirdische Produktion mit 114 g TS/m² im Freiland um 60% niedriger ist als in der Schattenhalle (293 g TS/m²). HÖHNE

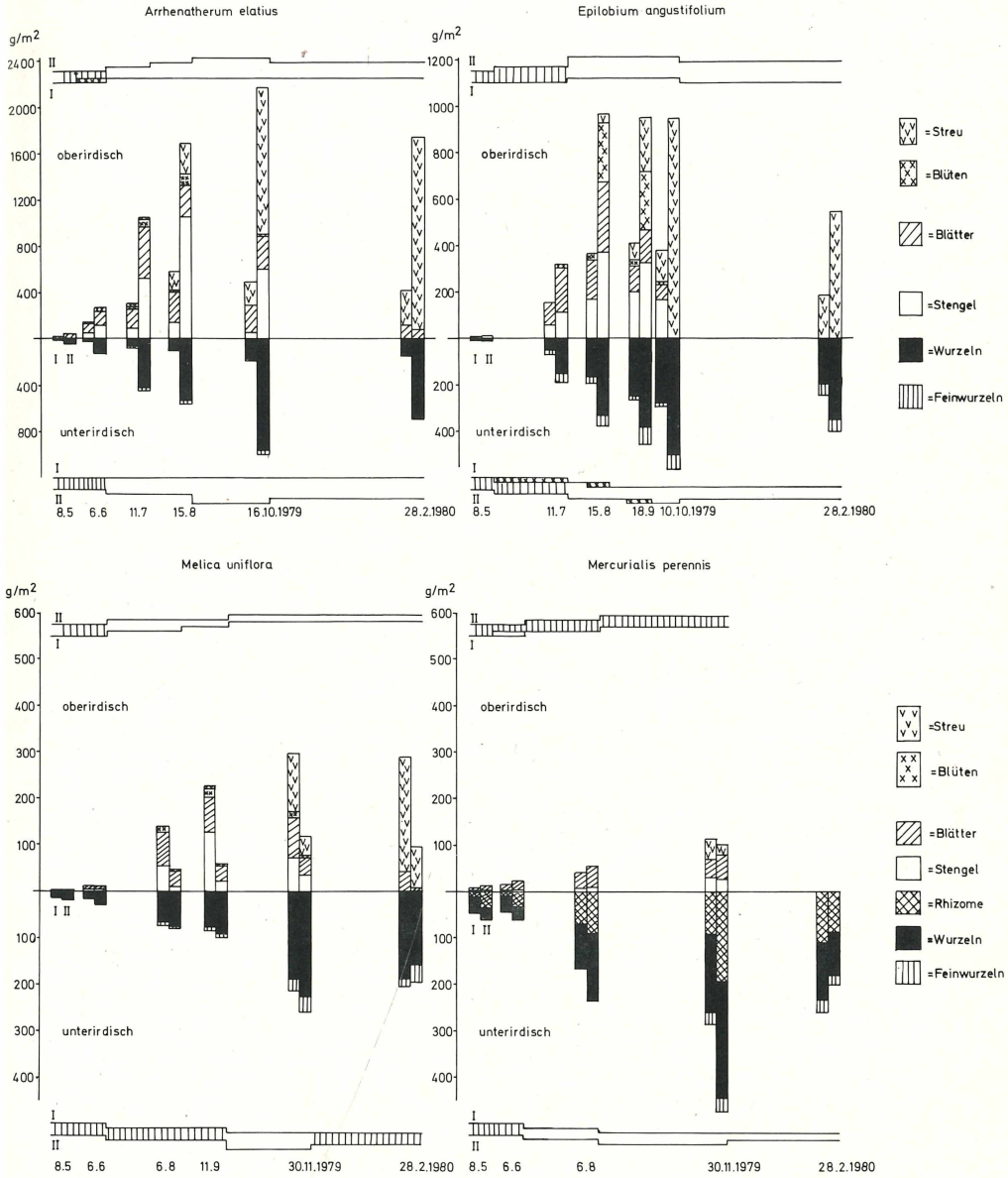


Abb. 2: Ober- und unterirdische Phytomasse der untersuchten Arten von Mai 1979 bis Februar 1980.
Treppenkurven: Statistisch gesicherte Phytomasseunterschiede bei 27% (I) und 100% (II) relativer Beleuchtungsstärke
Senkrechte Schraffur: statistisch gleiche Phytomassen in den beiden Lichtstufen.

(1962) bestimmte die oberirdische Produktion von geschlossenen *Melica*-Beständen am natürlichen Standort mit 129 g TS/m². Die Wurzelmasse ist dagegen in beiden Lichtstufen über die gesamte Vegetationsperiode nicht voneinander verschieden (200 g TS/m² in der Schattenhalle, bzw. 242 g TS/m² im Freiland). Die geringe oberirdische Produktion in der Freilandparzelle ist hier vermutlich auf die starke Transpirations-Beanspruchung zurückzuführen (s. auch Kap. 2). Die relativ hygromorph gebaute *Melica* scheint daher die transpirierende Oberfläche stark einzuschränken, während ihre unterirdische Produktion nicht beeinträchtigt wird. Durch die größere oberirdische Phytomasse ist die Gesamtproduktion in der Schattenhalle bei 27% relativer Beleuchtungsstärke mit 494 g TS/m² um 30% höher als im Freiland (356 g TS/m²).

Die Zunahme der oberirdischen Phytomasse von *Mercurialis* hat in beiden Lichtstufen während der gesamten Vegetationsperiode ungefähr die gleiche Größenordnung. Das Bingelkraut scheint die größere Lufttrockenheit im Freiland eher ertragen zu können als *Melica*. Seine oberirdische Produktion ist mit 110 g TS/m² in der Schattenhalle nur wenig größer als im Freiland und liegt in einer Höhe, wie sie HÖHNE (1962) und HUTSCHINGS (1978) von natürlichen *Mercurialis*-Vorkommen beschreiben. Die unterirdische Phytomasse nimmt dagegen im Laufe der Vegetationsperiode im Freiland stärker zu als in der Schattenhalle. Der größere Lichtgenuß führt im Freiland somit zu einer Produktionssteigerung, die allerdings auf die unterirdischen Organe beschränkt ist, d.h. er führt mit anderen Worten zu etwas stärkerer Xeromorphie. Die unterirdische Phytomassenproduktion beträgt im Freiland 413 g TS/m², in der Schattenhalle 240 g TS/m². Die Gesamtproduktion ist im Freiland bei 100% relativer Beleuchtungsstärke mit 501 g TS/m² um etwa 30% höher als in der Schattenhalle bei 27% relativer Beleuchtungsstärke (350 g TS/m²).

Die Gesamtproduktion beider Schattenpflanzen liegt damit in einer vergleichbaren Größenordnung. Allerdings ist zu erwarten, daß *Melica* im Freiland bei einer ähnlich geringen Transpirations-Beanspruchung wie in der Schattenhalle etwas produktiver sein würde als *Mercurialis*. Bedingt durch die große Rhizomfraktion ist die unterirdische Produktion von *Mercurialis* überraschend hoch. Ihr Anteil an der Gesamtproduktion beträgt 69% in der Schattenhalle bzw. 82% im Freiland (Tab. 1). Entsprechende Werte erhielten HAHN et al. (1979) bei *Tussilago farfara* und *Agropyron repens*. Aber auch *Melica* legt in der Schattenhalle immerhin 40% und im Frei- sogar 69% der Phytomasse unterirdisch an.

Die beiden Lichtpflanzen *Arrhenatherum* und *Epilobium* verhalten sich im Freiland und unter dem Schattendach gleichsinnig. Sowohl die oberirdische als auch die unterirdische Phytomasse nimmt im Freiland erheblich stärker zu als in der Schattenhalle. Dementsprechend unterscheidet sich auch die Produktion in den beiden Lichtstufen. In der Schattenhalle erreichen *Arrhenatherum* und *Epilobium* 650 g TS/m² bzw. 667 g TS/m², d.h. Werte, die sogar noch etwas höher sind als die der Schattenpflanzen. Die Gesamtproduktion von *Arrhenatherum* ist im Freiland mit 3096 g TS/m² sehr hoch und übertrifft diejenige der Schattenstufe um das 4- bis 5fache. *Epilobium* vermag im Freiland die Produktion immerhin zu verdoppeln und bildet hier 1509 g TS/m². Einen ähnlichen Wert gab HÖHNE (1962) für die

Tab. 1: Ober- und unterirdische Nettoprimärproduktion in der Vegetationsperiode 1979 (absol. u. prozentual).
I (27% relat. Beleuchtungsstärke)
II (100% relat. Beleuchtungsstärke)

		I		II	
		g/m²	%	g/m²	%
Mercurialis	oberirdisch	110	31.4	88	17.6
	unterirdisch	240	68.6	413	82.4
	gesamt	350	100.0	501	100.0
Melica	oberirdisch	293	59.4	115	32.2
	unterirdisch	200	40.6	242	67.8
	gesamt	493	100.0	357	100.0
Epilobium	oberirdisch	379	56.8	947	62.8
	unterirdisch	288	43.2	562	37.2
	gesamt	667	100.0	1509	100.0
Arrhenatherum	oberirdisch	472	72.6	2125	68.6
	unterirdisch	178	27.4	971	31.4
	gesamt	650	100.0	3096	100.0

Produktion von *Epilobium* an Freilandstandorten an. Der Anteil der unterirdischen Produktion beträgt bei *Epilobium* 43% in der Schattenhalle und 37% im Freiland, bei *Arrhenatherum* 27% bzw. 31%. Beide Arten kommen bei 27% relativer Beleuchtungsstärke kaum zur Blüte, so daß bei *Arrhenatherum* Halm- und Blütenstandsfraktion, bei *Epilobium* die Blütenstandsfraktion nur eine geringe Rolle spielen (Abb. 2). Der Zeitpunkt des Einziehens scheint durch die Samenbildung bestimmt zu sein, zumindest bei *Epilobium*. Während im Freiland die Pflanzen nach dem Fruchten sofort vergilben, geschieht dies in der Schattenhalle erst nach dem ersten Frost.

4.3 Wirkungsgrad der Energiebindung und Diskussion

Der Wirkungsgrad der Netto-Primärproduktion bei der Energiefixierung ist in Anlehnung an zahlreiche Autoren (GAASTRA 1962, LIETH 1968, WASSINK 1968, RUNGE 1973 u.a.) definiert als das Verhältnis zwischen der Netto-Primärproduktion, die mit Hilfe der analysierten Brennwerte in energetische Äquivalente umgerechnet wird, und der einfallenden Strahlung pro Flächeneinheit und Zeit. Dieser Wert kennzeichnet damit die Effektivität der Primärproduzenten bei der Festlegung der Strahlungsenergie in Form von chemischer Energie. Als Strahlungsenergie wird entweder die Globalstrahlung oder nur die 'photosynthetisch aktive Strahlung' (PhAR) eingesetzt. Für den hier verwendeten Wirkungsgrad dient erstere als Bezugsbasis, da die PhAR als Schätzgröße eingeführt werden müßte. Die in der Literatur zu findenden, auf die PhAR bezogenen Angaben sind häufig unter der Annahme berechnet worden, daß die PhAR etwa 45% der Globalstrahlung ausmacht (MONTEITH 1965). Ein Vergleich mit den auf die Globalstrahlung bezogenen Werten ist daher über eine einfache Umrechnung möglich.

Der Wirkungsgrad wird neben von außen auf die Photosynthese einwirkenden Faktoren, wie Strahlung, Klima, stark vom Entwicklungszustand der Pflanzen beeinflußt, da die Strahlungsnutzung eng mit der photosynthetisch aktiven Oberfläche des Bestandes korreliert ist. Der Blattflächenindex ändert sich ständig, kann aber in dem erforderlichen Zeitabstand aus arbeitstechnischen Gründen nicht bestimmt werden. Daher wurde bei den hier mehrwöchentlichen Probenahmeintervallen die Strahlung auf die Bestandesfläche bezogen, obwohl während des ersten Probenahme-Intervalls die Pflanzen die Bodenoberfläche noch nicht vollständig bedeckten. Bei der Diskussion der Wirkungsgrade über kürzere Zeiträume während der Vegetationsperiode muß allerdings die Blattentwicklung mit berücksichtigt werden. Deshalb wird die Blattmenge der einzelnen Probenahmetermine als Hilfe zur Beurteilung der Blattflächenentwicklung herangezogen. Nach unveröffentlichten Daten aus dem Sollingprojekt erscheint dies vertretbar, weil das Blattgewicht pro Fläche bei der Buche nach dem Austrieb während der ganzen Vegetationsperiode annähernd gleich bleibt (mdl. Mittlg. Dr. H. Heller) und entsprechendes auch für *Festuca rubra* gilt (RUETZ 1973).

In Abb. 3 sind über die Vegetationsperiode die täglichen Netto-Primärproduktionsraten, die durchschnittliche tägliche Strahlung und die daraus resultierenden Wirkungsgrade für die einzelnen Probenahme-Intervalle sowie die Blattmengenentwicklung zusammengestellt. Für alle Arten gilt, daß in beiden Lichtstufen die Wirkungsgrade wie auch die Produktion während des ersten Probenahme-Intervalls sehr niedrig sind, obwohl während dieses Zeitraums die Einstrahlung am höchsten (Abb. 3) und die Temepraturen mit denen des relativ kühlen Hochsommers vergleichbar sind (Abb. 1). Die niedrigen Wirkungsgrade müssen auf die geringe Entwicklung der Blätter zurückgeführt werden, die zunächst den Boden noch nicht überdecken. Verstärkt wird dieser Effekt sicherlich durch die Tatsache, daß die Bestände erst im Spätsommer 1978 gepflanzt worden sind. Zu Beginn des zweiten Probenahme-Intervalls Anfang Juni (bei *Epilobium* Anfang Juli) war in allen Flächen ein Deckungsgrad von 100% erreicht (eine Ausnahme bildet der *Melica*-Bestand im Freiland). Die Entwicklung der Blattmenge kulminiert allerdings erst später.

Die Effektivität der Energiebindung ist in denjenigen Intervallen am größten, in denen die Blattentwicklung ihren Höhepunkt erreicht. Dabei ist zu beachten, daß dies nicht der Zeitraum der durchschnittlich größten Biomasseproduktion sein muß, der von *Mercurialis* in den beiden Lichtstufen, von *Melica* in der Schattenhalle während des zweiten Probenahme-Intervalls (6.6. - 6.8.79) erreicht wird. Die günstigsten Wirkungsgrade treten am Ende der Vegetationsperiode auf: Bei *Epilobium* und *Arrhenatherum* fallen die maximalen Wirkungsgrade mit den größten Produktionsraten zusammen. Die Blattmenge von *Epilobium* verringert sich zum Herbst in den beiden Lichtstufen drastisch; entsprechend verhalten sich die Produktionsraten und die Wirkungsgrade. In der Schattenstufe ist während des letzten Probenahme-Intervalls keine Biomasse-Produktion mehr festzustellen. Gleiches gilt auch für die Schattenstufe von *Arrhenatherum*. Im Freiland weist diese Art trotz stark verringerter Produktion allerdings noch einen relativ hohen Wirkungsgrad auf. Für diese beiden Lichtpflanzen ist offensichtlich die Strahlung in der Schattenhalle während dieses Zeitraums zu gering, um noch eine positive Stoffbilanz zu erzielen.

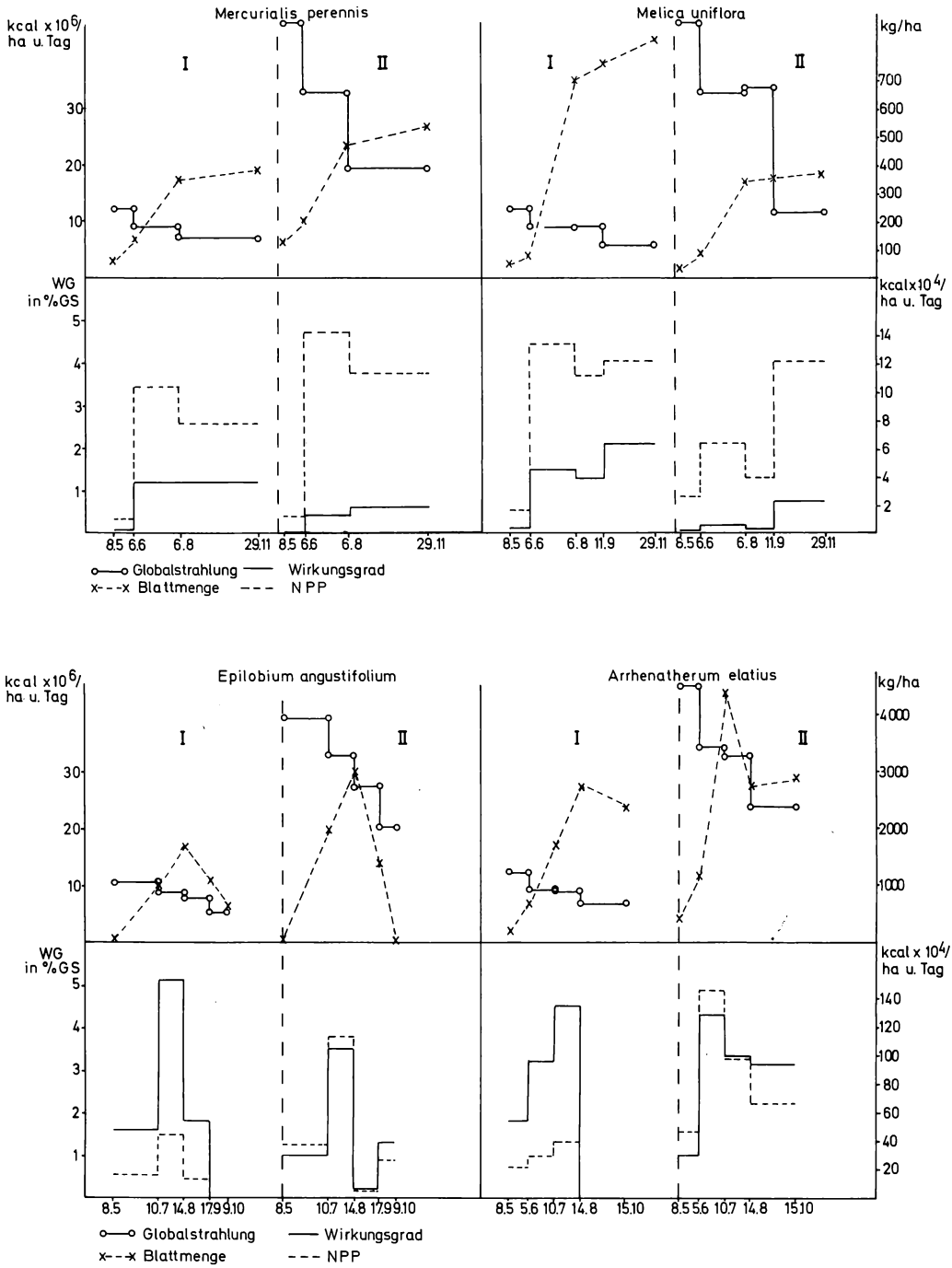


Abb. 3: Globalstrahlung (kcal x 10^6/ha · d), NPP (kcal x 10^4/ha · d) und Wirkungsgrade (WG) in % der Globalstrahlung während der Probenahme-Intervalle sowie Jahresgang der Blattmenge (kg/ha) bei 27% rel. Beleuchtungsstärke (I) und im Freiland (II).
[Maßstab auf der Ordinate unterschiedlich!]

Daß Produktionsraten und Wirkungsgrade im Jahresgang nicht immer parallel laufen, ist auf die Tatsache zurückzuführen, daß die Korrelation zwischen Lichtintensität und CO_2-Assimilation nur bis zu einer bestimmten Intensität annähernd linear ist (GAASTRA 1958). Damit verringert sich bei noch höherer Einstrahlung der Wirkungsgrad der Energiefixierung. Da *Mercurialis* und *Melica* als Schattenpflanzen bereits bei verhältnismäßig geringen Lichtintensitäten maximale CO_2-Assimilation erreichen, ist der Lichtgenuß während der ersten Probenahme-Intervalle selbst bei 27% relativer Beleuchtungsstärke offenbar ausreichend, so daß mit langen Perioden der Lichtsättigung gerechnet werden muß. Erst die sinkende Einstrahlung am Ende der Vegetationsperiode führt damit, trotz herbstlicher Produktionseinbußen, zu einer Steigerung der Wirkungsgrade. Noch deutlicher wird dieser Effekt, vergleicht man die Ergebnisse der Freilandfläche mit denen in der Schattenhalle. So ist die Effektivität der Energienutzung von *Mercurialis* im Schatten etwa doppelt so hoch wie im Freien, obwohl hier sogar etwas höhere Produktionsraten erreicht werden. Bei *Melica* wird dies vor allem im letzten Probenahme-Intervall deutlich, da die Art im Freiland vermutlich wegen der größeren Lufttrockenheit im Sommer weniger produzieren kann (s.a. Kap. 4.2). Am Ende der Vegetationsperiode ist dagegen die NPP in beiden Lichtstufen annähernd gleich. Der Wirkungsgrad ist dem entsprechend im Freiland nur etwa halb so hoch.

Auch die Wirkungsgrade von *Epilobium* sind im Freiland niedriger als in der Schattenhalle, allerdings nicht so beträchtlich wie bei den beiden Schattenpflanzen. Da *Epilobium* die NPP bei voller Beleuchtung mehr als verdoppelt, scheint auch hier ein zu hohes Lichtangebot die Wirkungsgrade zu reduzieren. *Arrhenatherum* kann im Freiland die Produktion etwa verdreifachen; die Nutzung der Strahlung liegt hier in beiden Lichtstufen in der gleichen Größenordnung. Damit kann *Arrhenatherum* die Freilandstrahlung effektiver als alle anderen Arten verwerten.

Ein Vergleich der vier untersuchten Arten hinsichtlich der höchsten für die Vegetationsperiode berechneten Wirkungsgrade macht in beiden Helligkeitsstufen Unterschiede zwischen Licht- und Schattenpflanzen deutlich. So fixieren bei 27% relativer Beleuchtungsstärke *Mercurialis* bis zu 1.2%, *Melica* bis zu 2.1% der Globalstrahlung, *Epilobium* und *Arrhenatherum* dagegen bis zu 5.1% bzw. 4.5%. Noch deutlicher gestalten sich die Unterschiede im Freiland. Hier erzielen die Schattenpflanzen kurzfristig Wirkungsgrade von 0.6% *(Mercurialis)* und 1.1% *(Melica)*, dagegen *Epilobium* bis zu 3.5% und *Arrhenatherum* bis zu 4.3%. Kürzere Probenahme-Intervalle hätten vermutlich noch höhere Wirkungsgrade ergeben. Nach WASSINK (1959) ist z.B. bei Hafer ein Höchstwert von 13.5% der PhAR (etwa 6.1% der Globalstrahlung) über 2 Wochen in der Mitte der Vegetationsperiode ermittelt worden. RUNGE (1973) gibt für *Lolium multiflorum* einen Wirkungsgrad von 2.8% der Globalstrahlung während einer Woche an, wobei hier nur die oberirdische NPP in die Berechnung einging. Unter Einbeziehung der unterirdischen NPP würde sich der Wert nach RUNGE (1973) beträchtlich erhöhen.

Um die Effektivität der Energiebindung einer Art im Freiland zu beurteilen, eignen sich auf kurze Fristen bezogene Wirkungsgrade wenig, weil sie sowohl von der Dauer der Beobachtungsperiode als auch von der günstigsten Kombination aller Faktoren abhängig sind. Eine bessere Vorstellung von der Leistungsfähigkeit verschiedener Arten geben die für die ganze Vegetationsperiode berechneten Wirkungsgrade, weil sie der durchschnittlichen photosynthetischen Leistung entsprechen (Tab. 2).

Tab. 2: Tagesdurchschnitt der Globalstrahlung (GS) und der Netto-Primärproduktion (NPP) sowie Wirkungsgrad der Energiebindung in % der Globalstrahlung während der Vegetationsperiode bei 27% rel. Beleuchtungsstärke (I) und im Freiland (II)

Art	Zeitraum	GS (kcal x 10^4/ha u. Tag)		NPP (kcal x 10^4/ha u. Tag)		Wirkungsgrad in % der Globalstrahlung	
		I	II	I	II	I	II
Mercurialis	8.5. - 29.11.79	808	2639	7.54	10.56	0.9	0.4
Melica	8.5. - 29.11.79	808	2639	10.75	7.54	1.3	0.3
Epilobium	8.5. - 9.10.79	865	3241	19.16	45.73	2.2	1.4
Arrhenatherum	8.5. - 15.10.79	850	3183	17.83	85.86	2.1	2.7

Wieder unterscheiden sich *Mercurialis* und *Melica* in den beiden Lichtstufen durch niedrige Wirkungsgrade von den Lichtpflanzen. Bei 27% relativer Beleuchtungsstärke werden Wirkungsgrade von 0.9% *(Mercurialis)* bzw. 1.3% *(Melica)* und 2.2% *(Epilobium)* bzw. 2.1% *(Arrhenatherum)* erreicht. Im Freiland liegen die Werte bei 0.4% *(Mercurialis)* und 0.3% *(Melica)* bzw. 1.4% *(Epilobium)* und 2.7% *(Arrhenatherum)*. Auch unter Berücksichtigung der kürzeren Vegetationsperiode von *Epilobium* und *Arrhenatherum* (diese Arten waren im Gegensatz zu den Schattenpflanzen bereits Mitte Oktober zu über 50% vergilbt) bleibt diese Reihenfolge bestehen. Berechnet man für die beiden Lichtpflanzen die Wirkungsgrade unter Einbeziehung der Strahlungsmenge, die *Melica* und *Mercurialis* während der längeren Periode zur Verfügung stand, so nutzen *Epilobium* und *Arrhenatherum* in der Schattenhalle 1.8% bzw. 1.7% der Globalstrahlung, im Freiland 1.3% bzw. 2.5%. Der in jedem Fall sehr hohe Wirkungsgrad von *Arrhenatherum* im Freiland ist darauf zurückzuführen, daß diese Art auch nach der Blüte eine große Blattmenge behält und damit eine verhältnismäßig hohe NPP erzielt (Abb. 3), während bei *Epilobium* die Blätter sofort nach der Blüte vergilben und nicht mehr produzieren.

Die Wirkungsgrade von *Mercurialis* und *Melica* in der Schattenhalle sowie von *Epilobium* im Freiland entsprechen Werten, die RUNGE (1973) für verschiedene Pflanzenbestände im Solling bestimmt hat und für weitere Vegetationseinheiten Mitteleuropas in einer Literaturübersicht angibt. Daher kann angenommen werden, daß trotz der anfänglich geringen Besatzdichte in den Versuchsbeeten die hier ermittelten Werte annähernd den Verhältnissen im Walde bzw. im Grünland entsprechen. Auch natürliche Reinbestände bedecken im Frühjahr zu Beginn des Blattaustriebs die Bodenfläche noch nicht vollständig. Beim Bewerten der Energienutzung von *Melica* und *Mercurialis* muß allerdings berücksichtigt werden, daß diese Waldschattenpflanzen in beiden Lichtstufen höherer Einstrahlung ausgesetzt waren als am natürlichen Wuchsort. Eine Licht- und Vegetationskartierung in der Krautschicht verschiedener Buchenwaldgesellschaften von ELLENBERG (1939) zeigte, daß diesen Arten hier im Hochsommer etwa 4-5% der Freilandhelligkeit zur Verfügung stehen. Selbst wenn berücksichtigt wird, daß für viele Arten der Krautschicht die Vegetationsperiode einige Wochen vor dem Kronenschluß der Bäume einsetzt und damit der relative Lichtgenuß für die Bodenvegetation zunächst zwischen 30 und 45% liegt (EBER 1972), müssen Arten wie *Mercurialis* und *Melica* die meiste Zeit ihrer Vegetationsperiode mit erheblich geringerer Einstrahlung, als in der Schattenhalle gegeben war, auskommen. Inwieweit sich der Wirkungsgrad der Schattenpflanzen bei geringerer Einstrahlung erhöht, wird noch geprüft.

Die niedrigen Wirkungsgrade der beiden Schattenpflanzen im Freiland wie in der Schattenhalle lassen erkennen, wie gering die Konkurrenzkraft von Waldbodenpflanzen bei höherem Lichtgenuß ist, obwohl sie wie z.B. *Mercurialis* dem trockeneren Mikroklima im Freiland durchaus standhalten. Ein hoher Wirkungsgrad allein bedeutet allerdings noch keine größere Konkurrenzkraft. Diese kann bei langfristig eingeschränkter Lichtversorgung trotzdem stark geschwächt sein. Trotz der hohen Wirkungsgrade, die *Arrhenatherum* und *Epilobium* in der Schattenhalle erreichen, kommen sie hier nicht zur Blüte und zum Fruchten. Dazu sind Hemikryptophyten erst in der Lage, wenn sie ausreichend Rücklagen an Reservestoffen gebildet haben (LARCHER 1980). Das war bei diesen beiden Arten trotz hoher Effektivität der Photosynthese offensichtlich nicht der Fall. Andererseits zeigt aber der breite Bereich hoher Wirkungsgrade, daß es den Pflanzen möglich ist, bei Verschlechterung des Lichtklimas im Bestand trotz hoher Lichtansprüche an einem Standort weiter zu existieren, wenn sie diesen erst einmal besiedelt haben. So überdauern nach EBER (1972) in Niederwäldern viele Arten bei kurzer Umtriebszeit bis zur nächsten Auflichtung.

Literatur

BOYSEN-JENSEN P., 1932: Die Stoffproduktion der Pflanze. Jena (Fischer): 108 S.

EBER W., 1972: Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluß auf die Bodenvegetation. Scripta Geobot. 3: 150 S.

ELLENBERG H., 1939: Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwälder Nordwestdeutschlands. Mitt. Flor.-Soz. Arb.gem. Niedersachsen 3: 135 S.

GAASTRA P., 1958: Light energy conversion in field crops in comparison with the photosynthetic efficiency under laboratory conditions. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen 58: 1-12.

GAASTRA P., 1962: Photosynthesis of leaves and field crops. Neth. J. agric. Sci. 10: 311-324.

HAHN W., WOLF A., SCHMIDT W., 1979: Untersuchungen zum Stickstoff-Umsatz von Tussilago farfara- und Agropyron repens-Beständen. Verh. Ges. f. Ökol. 7: 369-380.

HÖHNE H., 1962: Vergleichende Untersuchungen über Mineralstoff- und Stickstoffhaushalt sowie Trockensubstanzproduktion von Waldbodenpflanzen. Arch. Forstw. 11: 1085-1141.

HUTSCHINGS M.J., 1978: Standing crop and pattern in pure stand of Mercurialis perennis and Rubus fruticosus in mixed deciduous woodland. Oikos 31: 351-357.

LARCHER W., 1980: Ökologie der Pflanzen. 3. Aufl. Stuttgart (UTB): 399 S.

LIETH H., 1968: The measurement of calorific values of biological material and the determination of ecological efficiency. In: (Ed. ECKARDT F.E.) Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Paris (UNESCO): 233-242.

MONTEITH J.L., 1965: Radiation and crops. Expl. Agric. 1: 242-251.

RUETZ W., 1973: Seasonal changes in the CO_2-gas exchange of red fescue (Festuca rubra L.) in a montane meadow community in Northern Germany. Ph. D. Thesis Oregon State University: 119 p.

RUNGE M., 1973: Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme. Scripta Geobot. 4: 78 S.

SCHÄFER J., WERNER W., 1979: Stickstoffhaushalt von Solidago canadensis-Beständen. Verh. Ges. f. Ökol. 7: 381-392.

SIEGHARDT H., 1973: Strahlungsnutzung von Phragmites communis. In: (Ed. ELLENBERG H.) Ökosystemforschung. Heidelberg/Berlin/New York (Springer): 79-86.

WASSINK E.C., 1959: Efficiency of light energy conversion in plant growth. Plant Physiol. 34: 356-361.

WASSINK E.C., 1968: Light energy conversion in photosynthesis and plant growth of plants. In: (Ed. ECKARDT F.E.) Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Paris (UNESCO): 53-66.

WERNER W., 1980: Biomasse-Entwicklung und Stickstoffverlagerung bei Hemikryptophyten verschiedener Wuchsformen in Freiland und in Kultur. Diss. Göttingen: 208 S.

Adresse

Dr. Wolf-Ulrich Kriebitzsch
Systematisch-Geobotanisches Institut
Untere Karspüle 2

D-3400 Göttingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 9_1981

Autor(en)/Author(s): Kriebitzsch Wolf-Ulrich

Artikel/Article: Energiefixierung von Licht- und Schattenpflanzen bei abgestufter Beleuchtung 117-127