

CIO

333.75

S813b

Blattgaswechsel der
Pionier-Baumart
Heliocarpus
appendiculatus (Turcz.)
unter den dynamischen
Lichtverhältnissen am
natürlichen Standort
im tropischen Regenwald
von Costa Rica

von

Jens Stegemann

Blattgaswechsel der
Pionier-Baumart

Heliocarpus appendiculatus (Turcz.)
unter den dynamischen
Lichtverhältnissen am
natürlichen Standort
im tropischen Regenwald von
Costa Rica

Diplomarbeit

vorgelegt

von

Jens Stegemann

Darmstadt im August 1994

113 243

Diese Arbeit wurde am Institut für Botanik der
Technischen Hochschule Darmstadt und
an der Forschungsstation
„La Reserva Forestal de San Ramon“
der Universidad De Costa Rica durchgeführt.

Die gesamte Planung und Durchführung ist in Kooperation mit Hans
Timm von der Technischen Hochschule Darmstadt erfolgt.

Die Arbeit entstand in der Zeit vom
Dezember 1993 bis August 1994.



Mein ganz besonderer Dank gilt Prof. Dr. M. Küppers für die Überlassung des Themas, die Bereitstellung der Gaswechselmeßanlage und seiner Unterstützung während der gesamten Arbeit.

Vielen Dank an Prof. Dr. S.-W. Breckle von der Universität Bielefeld für seine freundliche Unterstützung und die Vermittlung der Kontakte nach Costa Rica.

Prof. Dr. R. Ortiz von der Universidad de Costa Rica danke ich für die herzliche Gastfreundschaft und seine wertvolle Hilfe bei meiner Arbeit.

Ein Dankeschön an Hugo Perez und Viktor Mora von der Universidad de Costa Rica, die, neben ihrer immerwährenden Gastfreundschaft, wo immer es ging, zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben.

Meinem Freund Hans Timm danke ich für sein tolles Engagement und die gute Zusammenarbeit.

Arbeit und Informationsaustausch auf der Reserva mit Ingrid Wattenberg von der Universität in Bielefeld waren ebenso nützlich wie angenehm.

Zu dieser Arbeit hat Dr. Ralf Petto, von der Firma Cytotest Cell Research, durch das Bereitstellen seiner Klimameßanlage beigetragen .

Mit seiner Erfahrung bei Gaswechselfmessungen hat Dipl. Biologe Hans Schneider mir sehr geholfen.

Unbedingt zu erwähnen ist Martin Poth, der perfekte computertechnische Unterstützung gewährleistet hat.

Frau Dr. Anne Timm von Ciba Geigy hat es ermöglicht, eine Feinwaage mit nach Costa Rica zu nehmen.

Herr Marquardt von der Wella AG Darmstadt hat freundlicherweise beim Transport der Geräte nach Costa Rica geholfen.

Mit einer Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft an Prof. Dr. M. Küppers im Rahmen des Schwerpunktprogrammes „Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität“ wurde diese Arbeit unterstützt.

Margarete, Hans und Ulf
haben mit ihrer ideellen und materiellen Unterstützung
diese Arbeit ermöglicht .

Inhaltsverzeichnis

	Einleitung	1
1.	Standort Costa Rica	3
1.1.	Geographische Lage	3
1.2.	Klimatische Bedingungen	4
1.3.	Örtliche Vegetation	4
2.	Materialien	6
2.1.	Pflanzenmaterial	6
2.2.	Geräteliste	8
3.	Methoden	10
3.1.	Erfassung des Lichtklimas	10
3.2.	Blattgasaustausch bei natürlichem Tageslicht	13
3.3.	Aufbau und Meßprinzip des CO ₂ /H ₂ O - Porometers	13
3.4.	Versuch zur Lichtabhängigkeit der Photosynthese	18
3.5.	Versuch zur Effizienz der Photosynthese	20
3.6.	Versuch zum Induktionszustand des Photosynthese - Apparates	21
3.7.	Messungen des Blattgaswechsels im natürlichen Tageslicht	22
3.8.	Berechnung der Gaswechselfparameter	23
3.8.1.	Berechnung der Assimilationsrate	23
3.8.2.	Berechnung der Transpirationsrate	24
3.8.3.	Berechnung der Signalverzerrung	25
3.8.4.	Berechnung der Effizienz der Photosynthese	26
3.8.5.	Berechnung der Induktion des Photosynthese - Apparates	27
3.9.	Untersuchungen zur Biomasse	27
3.9.1.	Bestimmung der Blattfläche	27
3.9.2.	Bestimmung vom Verhältnis Blattfläche/-trockengewicht	28

3.9.3.	Bestimmung des Blattfraßes und der Blattlebensdauer	29
3.9.4.	Bestimmung der Holzdichte und des Anteils an Stützgewebe	30
4.	Das Lichtklima am Standort von <i>H. appendiculatus</i>	31
4.1.	Bemerkungen zum Lichtklima	31
4.2.	Ergebnisse der Lichtklimamessungen	32
5.	Die Lichtabhängigkeit der Photosynthese bei <i>H. appendiculatus</i>	42
5.1.	Der Verlauf von Lichtsättigungskurven	42
5.2.	Die Lichtsättigungskurve von <i>H. appendiculatus</i>	43
5.2.	Lichtsättigungskurve und Lichtklima	45
6.	Blattgaswechsel von <i>H. appendiculatus</i> in Lichtfleckversuchen	50
6.1.	Die Photosynthese unter dynamischen Lichtbedingungen	50
6.2.	Die Effizienz der Photosynthese	50
6.3.	Der Induktionszustand des Photosynthese - Apparates	55
6.4.	Die Postilluminative CO ₂ -Fixierung	60
6.5.	Die Effizienz der Photosynthese und der Induktionszustand des Photosynthese - Apparates	63
7.	Blattgaswechsel von <i>H. appendiculatus</i> in natürlichem Tageslicht	65
7.1.	Experimente unter natürlichen Bedingungen	65
7.2.	Darstellung des Blattgaswechsels unter natürlichen Lichtverhältnissen	67
8.	Biomassenbestimmung für <i>H. appendiculatus</i>	69
8.1.	Die durchschnittliche Blattlebensdauer	69
8.2.	Biomasse und Blattfraß	71
9.	Diskussion	73
10.	Zusammenfassung	77
	Literaturindex	79

Einleitung

Gaps sind Bestandslücken in einem tropischen Regenwald, die mehr oder weniger große Öffnungen des ansonsten geschlossenen Blätterdaches darstellen. Gaps entstehen hauptsächlich durch den Windfall größerer Bäume, aber auch Blitzschlag, Erdbeben oder menschliche Eingriffe können die Ursache sein.

Dem Auftreten von Gaps wird eine nicht unwesentliche Rolle bei der Entstehung einer nischenschaffenden Umweltheterogenität zugeschrieben, die wiederum sehr bedeutsam für die enorme tropische Diversität zu sein scheint. WHITMORE (1993) spricht in diesem Zusammenhang von einer „Bestandslückendynamik des Waldes“.

Wenn ein Gap entsteht, ändern sich die Standortbedingungen. Es bildet sich eine heterogene Umgebung mit einem komplexen Gradient der Bedingungen vom Zentrum eines Gaps hin zu unmodifizierten Bereichen im geschlossenen Wald. Parameter, die sich dabei verändern sind u.a. die Lufttemperatur, die Windgeschwindigkeit, die rel. Luftfeuchtigkeit sowie die bodennahe CO₂-Konzentration. Einer der Parameter, der sich mit der Entstehung eines Gaps auch ganz drastisch verändert, ist der Lichteinfall.

Im geänderten Lichtklima einer solchen Bestandslücke keimen Pionierarten, deren Samen neu eingetragen werden oder bereits im Boden vorhanden sind und die im Unterwuchs eines geschlossenen Waldbestandes nicht anzutreffen sind. In der Regel weisen Pionierarten hohe Wachstumsraten auf, so daß sie schnell in die Höhe wachsen. Unterhalb eines sich neu bildenden Blätterdaches entwickeln sich Sämlinge der Klimaxarten. Reißt der Pionierbestand durch das Absterben einzelner Bäume auf, werden diese Klimaxarten freigesetzt und wachsen als zweiter Wachstumszyklus nach oben. Die Sukzession ist abgeschlossen, sobald eine Gruppe von Klimaxarten die Pionierbäume verdrängt hat.

Das Lichtklima, das eine Pflanzengesellschaft in einem Gap antrifft, unterscheidet sich sowohl quantitativ als auch qualitativ von dem im Unterwuchs eines Waldes. Pionierarten müssen daher unter ganz anderen dynamischen Lichtbedingungen Photosynthese betreiben als Klimaxarten.

Das im Unterwuchs vorherrschende Schwachlicht wird von Zeit zu Zeit von durch das Blätterdach einfallende Sonnenstrahlen, sog. Lichtflecken unterbrochen. Diese kurzen Lichtblitze scheinen für Unterwuchspflanzen essentiell zu sein, denn nach PEARCY (1987) können tropische Unterwuchspflanzen bis zu 60 % des täglich fixierten Kohlenstoffes durch Ausnutzung von Lichtflecken gewinnen.

PEARCY, RODEN & GAMON (1989) haben für Gapstandorte unterschiedlicher Größe Lichtklimabestimmungen durchgeführt und auch hier das Auftreten von Lichtflecken nachgewiesen. Bei aufgelockerter Bewölkung können wetterbedingte Lichtflecken entstehen, in unteren Kronenbereichen kann die Eigenbeschattung durch obere Blattschichten von Lichtflecken unterbrochen werden.

Mit einem transportablen System für Messungen zum Blattgaswechsel am natürlichen Standort, wie von KÜPPERS, SWAN et al. (1987) entwickelt, kann untersucht werden, wie sich die dynamischen Lichtverhältnisse in einem Gap auf das Photosyntheseverhalten einer Pionierart auswirken können und welche Rolle dabei das Ausnutzen von Lichtflecken spielt.

Inwieweit das Photosyntheseverhalten von Pionierarten direkt mit dem vorherrschenden Lichtangebot zusammenhängt, ist von grundlegendem Interesse und natürlich auch der Vergleich, wie sich dieser Sachverhalt am Unterwuchsstandort von Klimaxarten darstellt.

Die unterschiedlichen Standortbedingungen im Unterwuchs und in Bestandslücken, nicht zuletzt durch die Lichtbedingungen bestimmt, äußern sich auch morphologisch: Pionierarten setzen den fixierten Kohlenstoff oft in ganz anderer Weise ein als Klimaxarten, was sich dann auch in einem unterschiedlichen Habitus ausdrückt. Wieviel eine Pflanzenart beispielsweise in Assimilationsgewebe und wieviel in Stützgewebe investiert, kann für das Überleben am Standort entscheidend sein. Um einen Einblick zu bekommen, welcher Strategie sich eine Pflanze bedient, wenn der fixierte Kohlenstoff wieder anabolisiert wird, können Bestimmungen zur Biomasse sehr aufschlußreich sein.

Die von mir vorgelegte Arbeit befaßt sich mit der im tropischen Regenwald von Costa Rica heimischen Pionierbaumart *Heliocarpus appendiculatus* (Turcz.).

Dabei versuche ich zunächst das Lichtklima an einem typischen Gapstandort dieses Pioniers zu beschreiben. Anschließend wird mit Blattgaswechselfmessungen das Photosyntheseverhalten von *H. appendiculatus* untersucht. Mit einfachen „Steady State“-Messungen erfolgt zuerst eine Darstellung der Lichtsättigungskurve zur Nettophotosynthese. Um die Prozesse der CO₂-Fixierung in variablem Licht genauer zu erfassen, werden zusätzlich Lichtfleckversuche mit einer bis in den Sekundenbereich auflösenden Gaswechselmeßanlage durchgeführt. Damit ein besserer Eindruck der tatsächlichen Vorgänge gewonnen werden kann, habe ich neben den unter Verwendung von Kunstlicht gemachten Lichtfleckversuchen noch den Blattgaswechsel in natürlichem Tageslicht gemessen. Abschließend werden Untersuchungen zur Bestimmung der Biomasse von *H. appendiculatus* betrachtet, um zu sehen, wie die Pionierbaumart den fixierten Kohlenstoff reinvestiert.

1. Standort Costa Rica

Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit wurden alle an der Reserva Forestal de San Ramon, einer biologischen Forschungsstation im tropischen Regenwald von Costa Rica, durchgeführt. Im folgenden werden die Verhältnisse an diesem Standort beschrieben.

1.1. Geographische Lage

Die Reserva Forestal de San Ramon befindet sich etwa 40 km nord-nordwestlich der Stadt San Ramon in Costa Rica ($10^{\circ}18'N$ und $84^{\circ}37'W$). Die durch Mittel der VW-Stiftung ausgebaute Station liegt innerhalb der Reserva Forestal de San Ramon (RFSR) an deren Ostgrenze am Rio Lorencito auf etwa 895 m NN.

Die RFSR gehört, wie das gesamte Flußbecken des Rio San Lorenzo mit seinen Nebenflüssen, zur atlantischen Abdachung der Cordillera de Tilaran. Die gesamte Region ist vulkanischen Ursprungs. Sie bildet ein äußerst bergiges Relief, in dem die Hauptflüsse durch die zu



Abb. 1.1.

Mit dem schwarzen Pfeil ist die ungefähre Lage der RFSR am Rio San Lorenzo angegeben.

überwindenden Gefällsunterschiede ein System aus steilen Abhängen und tiefen V-Tälern mit Hangneigungen von $25-30^{\circ}$ haben entstehen lassen (ORTIZ 1991). Die aus den Vulkanablagerungen (Aschen etc.) entwickelten Böden sind dunkel, tiefgründig, reich an organischem Material und von mittelgrober Textur. Sie sind mäßig fruchtbar und stark drainiert.

1.2. Klimatische Bedingungen

Die Jahresniederschläge liegen sicher über 3500 mm, wie aus Messungen von BITTNER, FREIBERG, SCHMITT und WATTENBERG hervorgeht (siehe auch Abb 1.2.). Danach sind die trockensten Monate Januar bis März. Diese weisen aber auch noch Niederschläge von mehr als 100 mm auf (damit sind alle 12 Monate des Jahres hyperhumid).

Für die Monate Dezember 1993 und Januar 1994, dem Zeitraum, in dem die Versuche zu dieser Arbeit durchgeführt wurden, sind im Dezember 280 mm und im Januar 106 mm Niederschlag von WATTENBERG gemessen worden.

Im Januar wurden von H. TIMM und mir an der Station maximale Temperaturen von 37.3°C am Tag und minimale Temperaturen von 12.4°C in der Nacht gemessen (durchschnittliche Temperaturwerte siehe Abb. 1.2.).

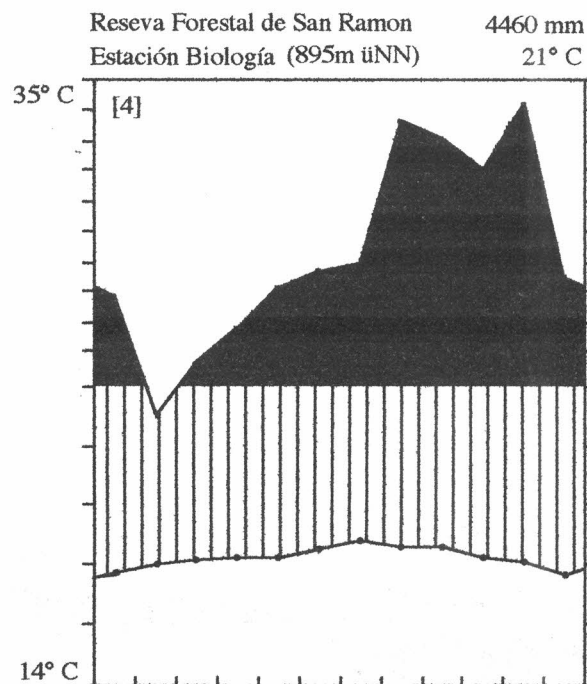


Abb. 1.2.

Klimadiagramm nach WALTER

1.3. Örtliche Vegetation

Der überwiegende Teil der RSFR, die ca. 8000 ha umfaßt, wird von Primärwald (prämontaner, immerfeuchter Regenwald) bis zur Fila Volcan Muerto im Höhenbereich zwischen 800 m und 1500 m NN bedeckt.

Die Vegetation läßt sich folgendermaßen charakterisieren (S.-W. BRECKLE 1993): Die Baumbestände weisen zahlreiche kleine Baum- und Astfalllücken auf (gaps). Sie bilden ein sehr

dynamisches Mosaik. Die Gaps haben in der Regel nur eine Größe bis 40 m², sehr selten größer. Sie sind die Folge einzelner, umgefallener Bäume mittlerer Größe oder abgebrochener Äste, und sie sind je nach Alter bis in unterschiedliche Höhen und Dichten besiedelt. Das Kronendach ist vielschichtig, durch die Gaps aufgelockert, so daß vielfach eine gut entwickelte Krautschicht auch außerhalb der Gaps entwickelt ist. Zur Baumartenzusammensetzung kann inzwischen eine erste, wichtige Feststellung getroffen werden: In der 10 cm (und größer) BHD-Klasse treten keine dominanten Baumarten auf, im Gegensatz also zum Tiefland bei La Selva, wo *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) nach LIEBEMANN & LIEBERMANN (1987) und BRECKLE (1990) dominant vorkommt.

Aus einer ersten, vorläufigen Liste der Arten um die Station San Ramon ergeben sich nach ORTIZ & GOMEZ (1991) etwa 106 Familien (Blütenpflanzen) mit etwa 324 Gattungen und 582 Arten.

Floristisch bemerkenswert sind für die Reserva de San Ramon die farbenprächtige *Heliconia ramonensis* (endemisch), eine neue Gattung der Lauraceen (Povedadaphene) und die ungewöhnliche, baumförmige *Passiflora tica* (BURGER 1991). Auch die monotypische endemische Familie der Ticodendraceae mit *Ticodendron incognitum* ist in der Reserva häufig.



Abb. 1.2.

Aufnahme der Biologischen Station San Ramon.

2. Materialien

2.1. Pflanzenmaterial

Für die durchgeführten Untersuchungen habe ich als Pflanzenmaterial aus der Familie Tiliaceae die Baumart *Heliocarpus appendiculatus* (Turcz.) ausgewählt. Es handelt sich hierbei um eine schnellwachsende Baumart, die überall in Gaps im Gebiet der RFSR anzutreffen ist



Abb. 2.1.

Pionier-Baumart *H. appendiculatus*: Ansicht eines 3-4 Jahre alten Individuums von etwa 10 m Höhe.

(genaues Verbreitungsgebiet siehe Abb. 2.2.).

Die Einordnung von Bäumen in ökologische Kategorien ist einer der Ansätze von Ökologen, durch Generalisierung wiederkehrende Muster in der erstaunlichen Vielfalt des Waldes zu entdecken. So ist *H. appendiculatus* eindeutig den Pionierbaumarten zuzuordnen, da ihre besonderen Charakteristika dieser Kategorie entsprechen. Als typische Merkmale einer Pionierart sind bei *H. appendiculatus* schnelles Höhenwachstum (ca. 10 m Höhenwachstum nach 3-4 Jahren, bis 25 m max. Höhe, Altersangaben nach ORTIZ), eine Wuchsform mit geringer Verzweigung und wenigen Ordnungen (sympodialer Habitus) anzutreffen. Außerdem das ausschließliche Auftreten in Bestandslücken und das auffallend helle Holz von geringer Dichte.

H. appendiculatus besitzt herzförmige Blätter, die bis zu 18 cm lang werden können. Die Blätter, die

wechselständig angeordnet sind, befinden sich fast ausschließlich im exponierten äußeren Kronenbereich. Die Früchte besitzen aufgefiederte Haare, die eine Anemochorie der Haare gewährleisten (K.HAMMER 1994).

Alle Versuche wurden an zwei Individuen von *H. appendiculatus* durchgeführt, welche am Flußufer des Flusses San Lorencito stehen. Dieses Flußufer bildet die nördliche Begrenzung einer größeren Lichtung von etwa 900 m², auf der auch die Station San Ramon erbaut ist.

Zum einen wurde diese Baumart als Pflanzenmaterial ausgewählt, weil Standort und Wuchsform meßtechnisch günstig erschienen, was den Aufbau der Meßgeräte sowie das Durchführen der Messungen (u.a. Lichtmessungen, Gaswechsellmessungen, Lichtfleckenversuche) am natürlichen Standort ermöglichte. Zum anderen führte H. TIMM im gleichen Zeitraum Untersuchungen an der Baumart *Salacia petenensis* (Lundell) aus der Familie Hippocrateaceae durch, einer Klimaxart, die ihren typischen Standort im Unterwuchs hat und unter gänzlich anderen Bedingungen wächst (nähere Angaben zu *S. petenensis* siehe TIMM 1994).



Abb. 2.2.

H. appendiculatus: Ansicht im Bereich der oberen Krone.

Die Auswahl des Pflanzenmaterials wurde von H. TIMM und mir auch ganz bewußt auf zwei Baumarten ausgerichtet, die in grundsätzlich verschiedenen ökologischen Nischen angesiedelt sind, um bei gleicher Versuchsdurchführung vergleichbare Meßdaten zu erhalten.

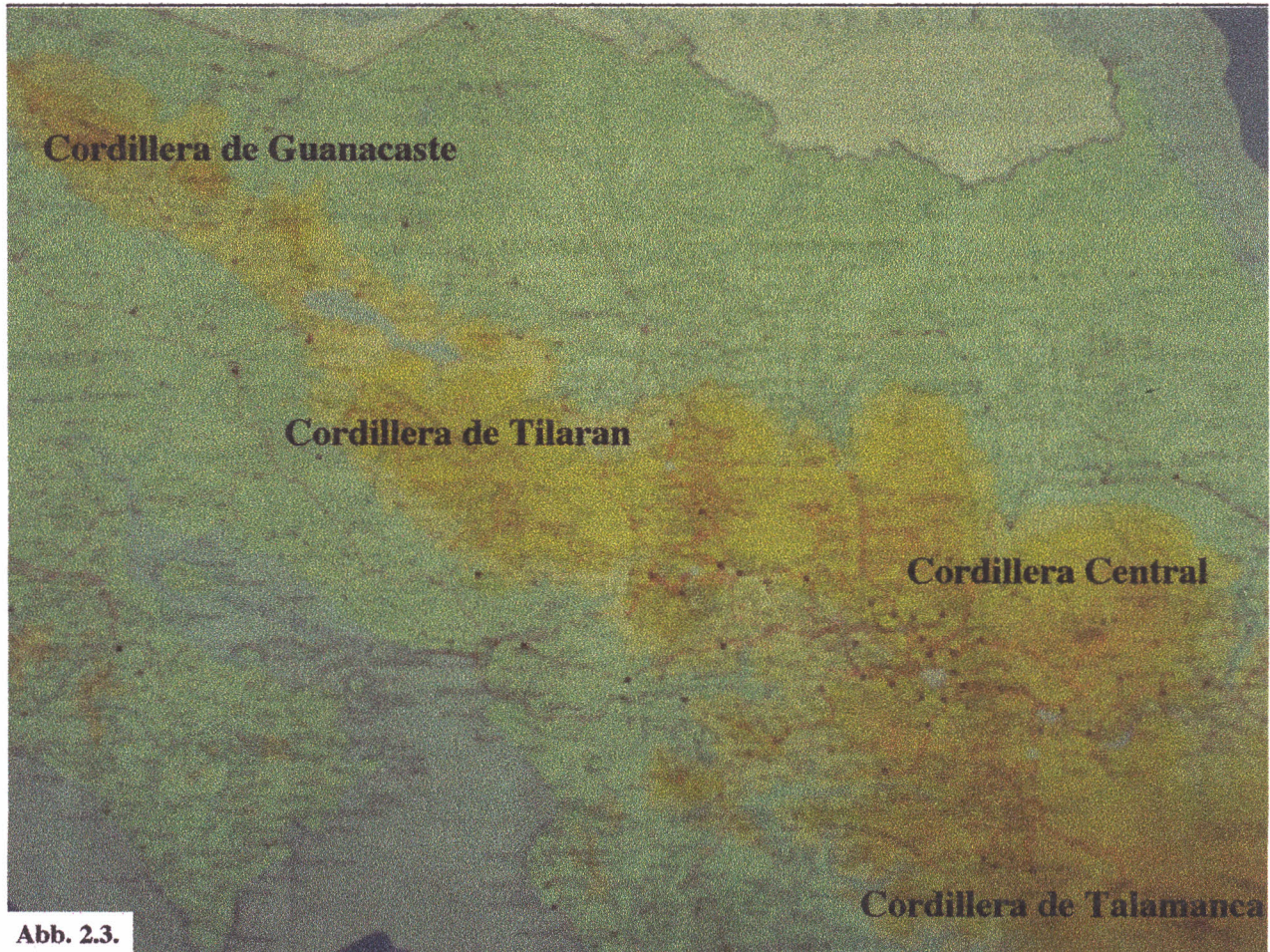


Abb. 2.3. Verbreitungsgebiet von *H. appendiculatus*: Die Pionier-Baumart ist in Costa Rica vornehmlich in mittleren Höhenlagen heimisch, die sich über die bräunlich eingezeichneten Gebiete erstrecken. Die Angaben entsprechen einer mündlichen Mitteilung von PROF. DR. R. ORTIZ von der Universidad de Costa Rica (1994).

2.2. Geräteliste

Hier sind Gerätetyp, Hersteller und die Typenbezeichnung aller Geräte aufgelistet. Eine detaillierte Erklärung von Funktion und Anwendungsbereich erfolgt im Kapitel 3, Methoden.

- Porometer Zentraleinheit - Walz; CQP 130i -
- Porometermeßkopf - Walz; PMK 10/1 -
- Feuchtekompensation - Walz; HC 130 -

- Datalogger - Campbell Scientific; 21 X -
- Gasanalysator - LiCor COR.; Li-6262 -
- Powerbook - Apple Macintosh; PB 160 -
- Klimameßgerät - EcoTech; MicroMec Mu 400 -
- Temperatur-Feuchtesensor - EcoTech; TFS 400 -
- Feinwaage - Metler; T 1210 N -
- Autobatterie - Bosch; B12V -
- Lichtsensoren - Hamamatsu; G 1118 -
- Halogenreflektorlampe - Varta; 150W-12V -
- Wetterballon - GWU Umwelttechnik -

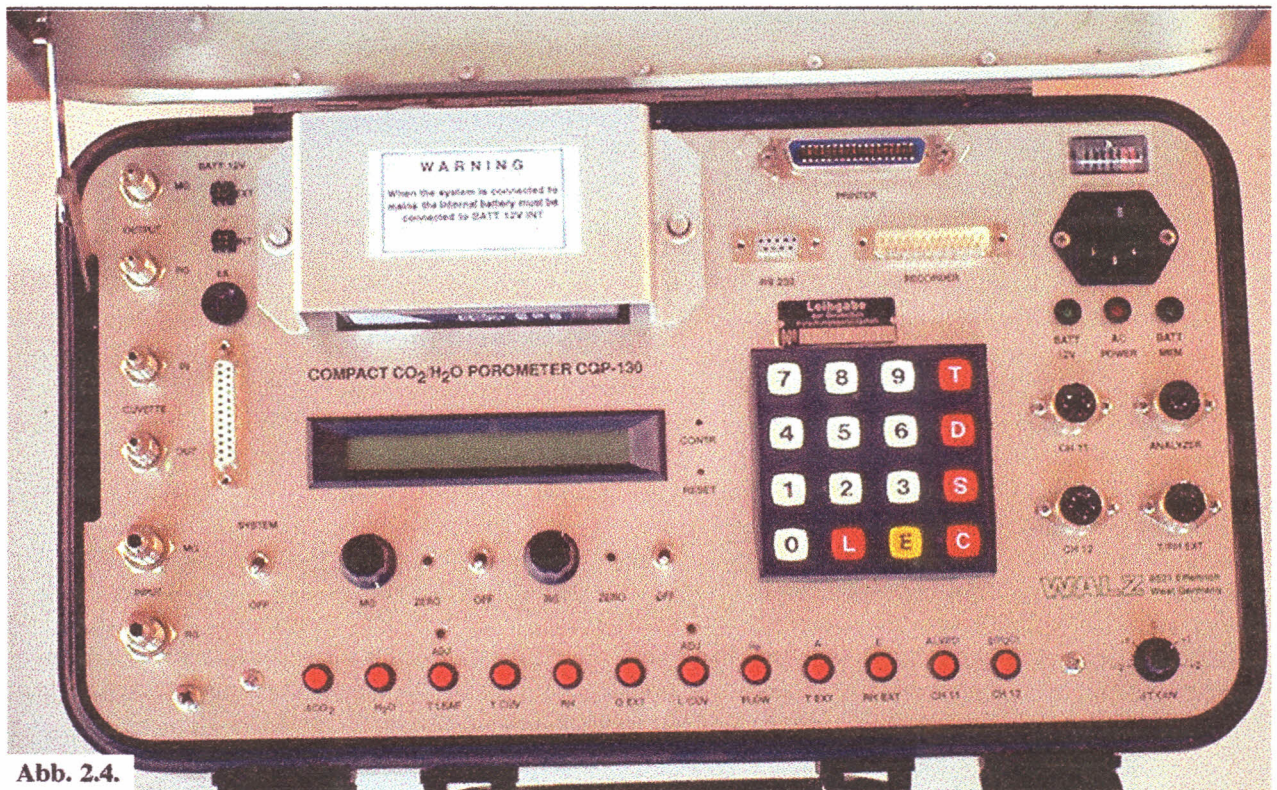


Abb. 2.4.

Zentrale Steuereinheit des $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ - Porometers, wie es bei Messungen zum Blattgaswechsel eingesetzt wird.

3. Methoden

Die von mir an der RFSR durchgeführten Versuche werden nun im einzelnen vorgestellt und begründet. Wo es zum besseren Verständnis dient, sind Gerätefunktionen näher erläutert und mit dem Versuchsaufbau skizziert. Alle wichtigen mathematischen Formeln, die der Berechnung der Ergebnisse zugrunde liegen, sind ebenfalls in diesem Abschnitt aufgeführt.

3.1. Erfassung des Lichtklimas

Die Lichtverhältnisse innerhalb eines Waldes sind komplex und für die Etablierung der meisten Baumarten an einem bestimmten Standort von entscheidender Bedeutung. Für die Interpretation des Photosyntheseverhaltens bei Gaswechsellmessungen am natürlichen Standort, ist es deshalb von großem Vorteil, die Lichtverhältnisse an diesem Standort zu kennen.

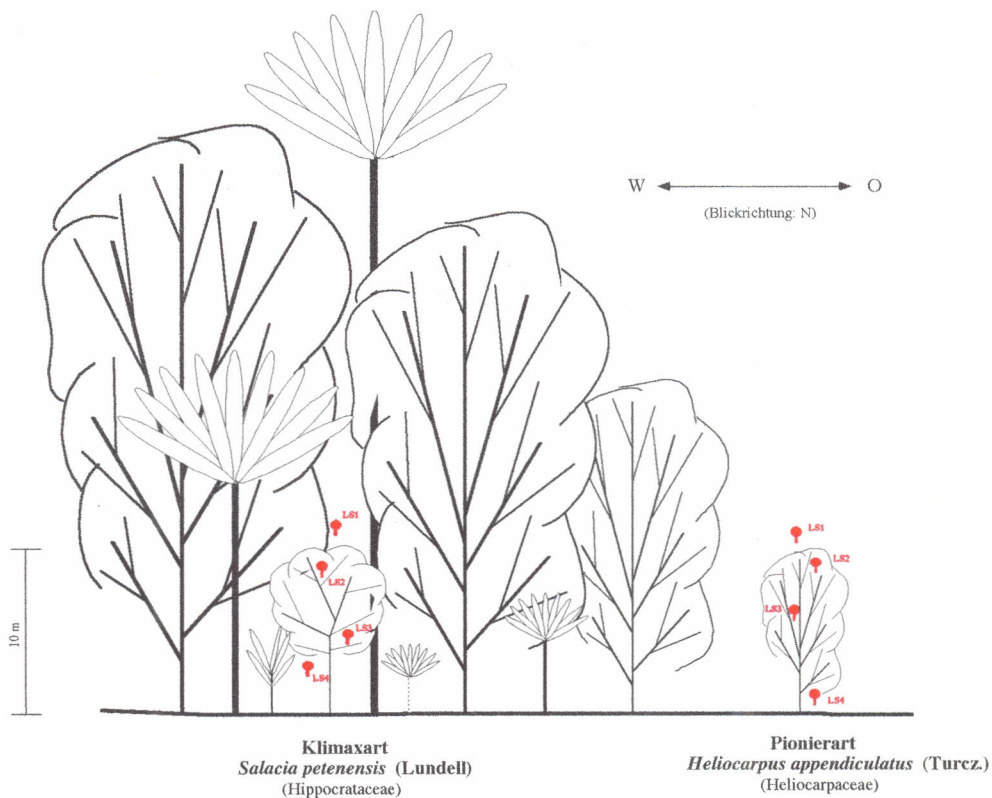


Abb. 3.1.

Lage der Lichtsensoren (LS1 bis LS4) über und in der Krone einer Pionier- bzw. einer Klimaxart entlang einem Transekt von einem Gap-Rand zur mittleren Kronenschicht im tropischen Primärwald im Gebiet der RFSR.

Entlang einem Transekt von einem Gap-Rand zur mittleren Kronenschicht im Unterwuchs konnten sowohl H. TIMM als auch ich, ein Individuum der jeweils von uns untersuchten Baumart identifizieren. Dort haben wir an jeweils 4 vergleichbar exponierten Stellen Lichtsensoren ausgebracht (siehe Abb. 3.1.).

Die 4 so positionierten Lichtsensoren wurden dann an einen Klimadatenlogger angeschlossen und dieser so programmiert, daß jeweils im 10-Sekundentakt Werte für die Quantenflußdichte aufgezeichnet werden konnten (siehe Abb. 3.2.). Dabei wurde die Quantenflußdichte jeweils über

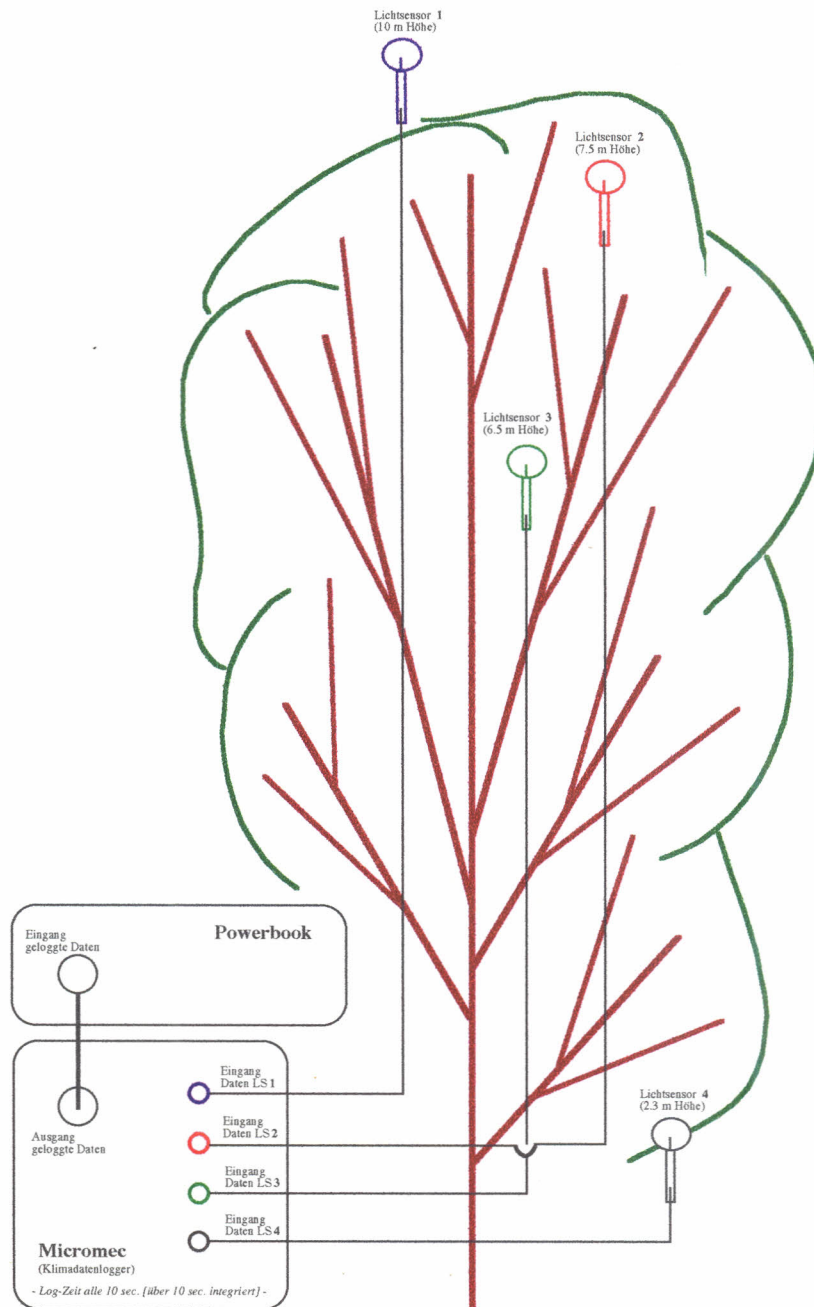


Abb. 3.2.

Grob skizzierte Wuchsform des mit 4 Lichtsensoren ausgestatteten Individuums von *H. appendiculatus* im in Abb. 2.1. gezeigten Transekt, mit der genauen Lage der Lichtsensoren LS1 - LS4. Im 10-Sekundentakt wird die Quantenflußdichte vom Klimadatenlogger registriert, um die gesammelten Daten am Ende einer Tagesgangmessung dann auf das Powerbook zur Speicherung zu überspielen.

den gesamten Meßintervall von 10 s integriert, um nicht nur Lichtschwankungen sondern auch die Gesamteinstrahlung zu erfassen.

Für den CO_2 -Gewinn von Blättern bei der Photosynthese können einzelne Lichtflecken (Phasen mit kurzzeitig stark erhöhter Quantenflußdichte, zeitliche Dauer 1/10 bis wenige Sekunden) von großer Bedeutung sein. Deshalb wäre es natürlich wünschenswert gewesen, noch kürzere Meßintervalle aufzuzeichnen, um so auch besonders kurze Lichtflecken deutlicher erkennen zu können. Die begrenzte Speicherkapazität des Klimadatenloggers hat die Aufzeichnung von kürzeren Meßintervallen jedoch nicht zugelassen.

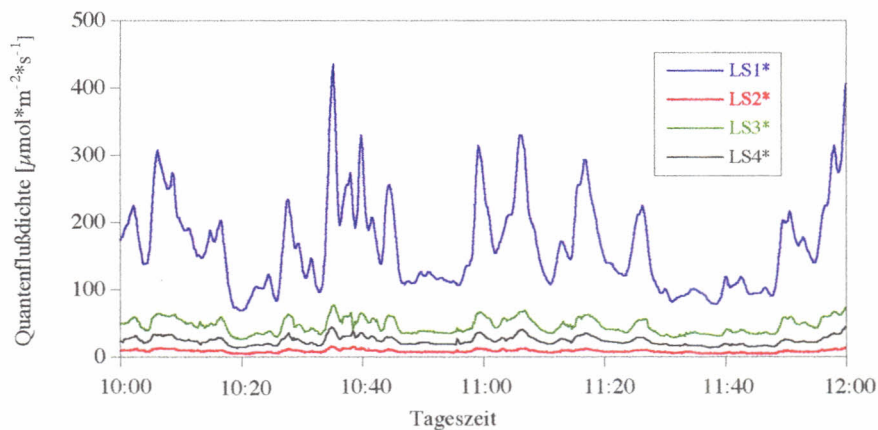


Abb. 3.3.

Ausschnitt aus der Aufzeichnung eines Tagesgangs. Die von den Lichtsensoren LS1 bis LS4 alle 10 s registrierte Quantenflußdichte ist immer in $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ angegeben und gegen die Tageszeit aufgetragen. Die verwendeten Lichtsensoren sind dafür ausgelegt, Licht im Wellenlängenbereich von 380 bis 720 nm zu messen.

Eine solche Erfassung der Quantenflußdichte erfolgte immer über einen kompletten Tag, d.h. von 6:00 bis 18:00 Uhr. Die Aufzeichnung von Tagesgängen (siehe Abb. 3.3.) ist von mir solange durchgeführt worden, bis Lichtverhältnisse sowohl an sonnigen als auch an bedeckten Tagen gemessen waren, um auch diesen Schwankungen bei der Lichteinstrahlung Rechnung zu tragen.

Den Spektralbereich des Lichtspektrums, der von Pflanzen für die Photosynthese genutzt wird, bezeichnet man als PAR (photosynthetically active radiation). PAR ist Licht mit einer Wellenlänge von 380 bis 720 Nanometern (was etwa dem sichtbaren Licht entspricht).

Die Empfindlichkeit der für die Lichtmessungen verwendeten Lichtsensoren ist genau auf das PAR-Spektrum ausgelegt. Alle Lichtsensoren wurden gegen einen Lichtsensor eingeeicht, der im Porometermeßkopf der Gaswechselmeßanlage eingebaut ist und der vorher von der Firma Walz in Effeltrich auf seine relative Empfindlichkeit hin überprüft und geeicht wurde.

3.2. Blattgasaustausch bei natürlichem Tageslicht

Die Untersuchung der spezifischen Lichtverhältnisse an einem Standort wirft natürlich die Frage auf, inwieweit sich Vertreter unterschiedlicher sukzessionaler Stellung an die Lichtdynamik des Standortes anpassen können. Eine mögliche Form der Anpassung, bei einer autotrophen Baumart wie *H. appendiculatus*, die auf Licht als primäre Energiequelle angewiesen ist, kann ein bestimmtes Muster bei der CO_2 -Fixierung sein.

Mittels einer Meßanlage für den Blattgasaustausch sind von mir diesbezüglich verschiedene Versuche durchgeführt worden. Vor der Beschreibung der Versuche sollen die hierfür verwendeten Meßinstrumente näher erklärt werden.

3.3. Aufbau und Meßprinzip des $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ - Porometers

Bei den folgenden Darstellungen sollten die nebenstehenden Abbildungen beachtet werden, auf denen Pneumatik (Abb. 3.6.) und Verschaltung (Abb. 3.7.) der Instrumente skizziert sind.

Das $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ - Porometer ermöglicht es, CO_2 - und H_2O - Bilanzen eines einzelnen, lebenden Blattes zu erfassen. Dazu wird ein Blatt in den Porometermeßkopf (Abb. 3.5.) eingespannt, der durch eine mit einem Dichtungsring versehene Glasplatte die Belichtung des Blattes von oben

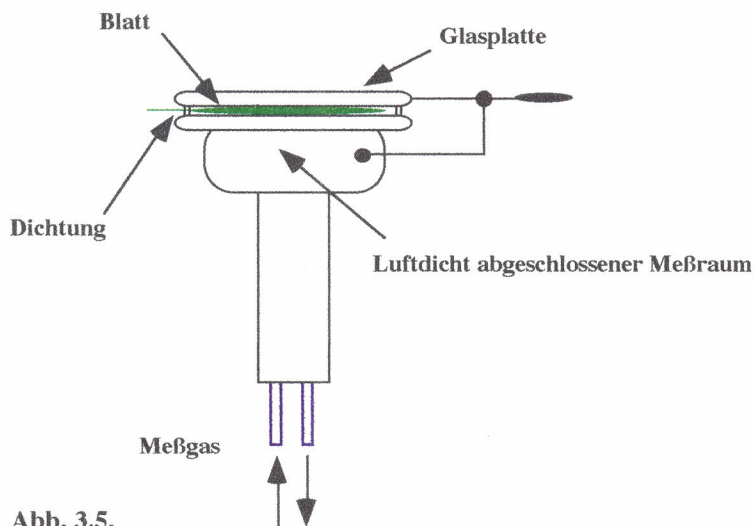


Abb. 3.5.

Porometermeßkopf mit eingespanntem Blatt

ermöglicht, es aber luftdicht abzuschließen. Dadurch wird es möglich, relative Schwankungen von CO_2 - und H_2O , die durch Photosynthese und Transpiration des Blattes verursacht werden, zu messen.

Die Gaswege: Um natürliche Schwankungen der Außenluft durch Luftzirkulation bei CO_2 und H_2O auszuschließen, wird mit einer Handpumpe ein Wetterballon mit Luft gefüllt. Diese Luft wird über einen Staubfilter in den Feuchte-

kompensator geleitet. Dort wird die Eingangsluft zur Kompensation der Luftfeuchte, je nach Transpiration der Pflanze im Meßraum des Porometermeßkopfs, getrocknet.

Nach dem Austritt der Luft aus dem Feuchtekompensator wird diese in ein Referenzgas und ein Meßgas getrennt. Referenz- und Meßgas treten, wieder durch Staubfilter geleitet, in die

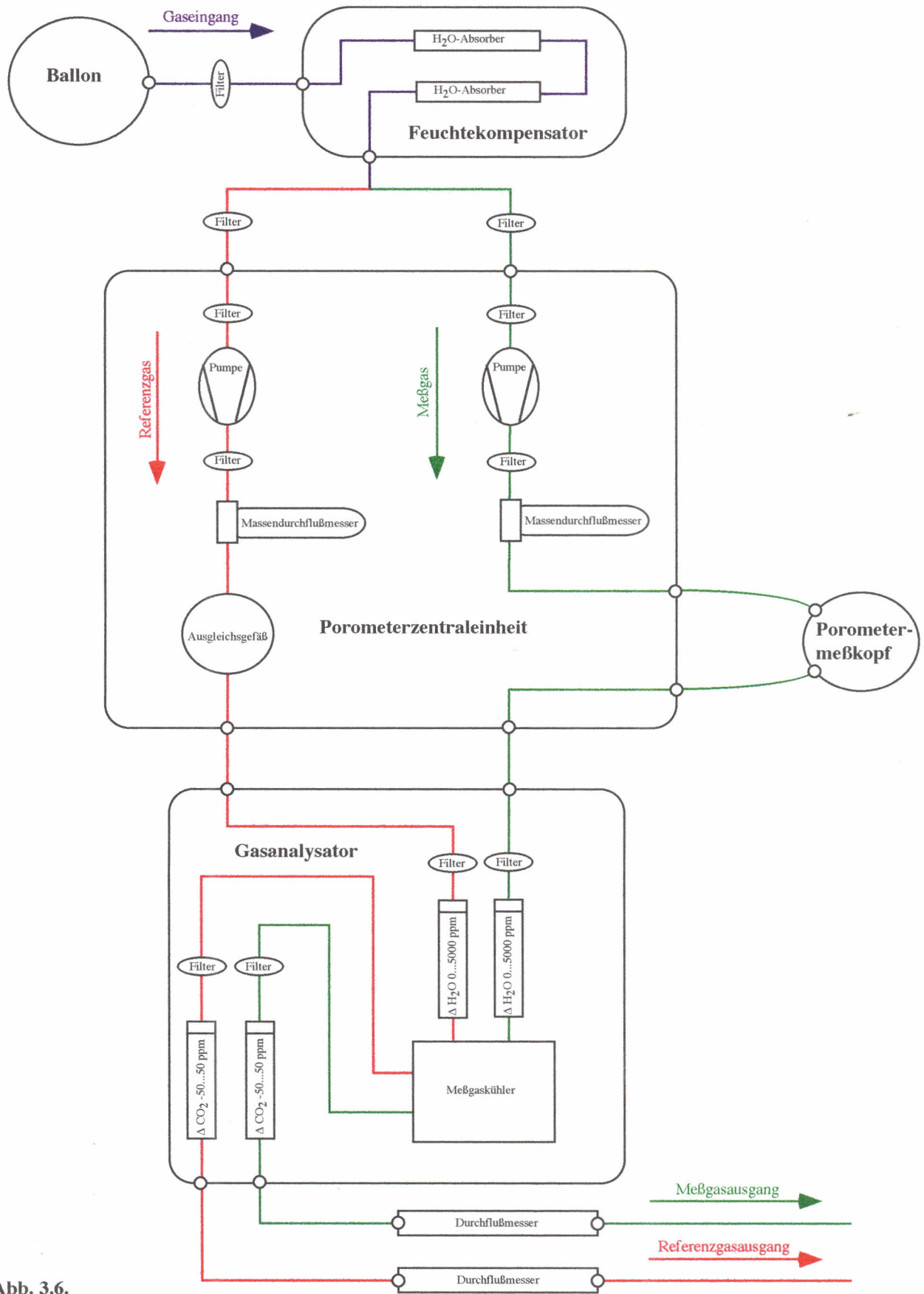


Abb. 3.6.

Pneumatik für CO₂- und H₂O-Differenzmessung

Porometerzentraleinheit ein. In der Porometerzentraleinheit befinden sich für beide Gase manuell einstellbare Pumpen, die den Gasdurchfluß regeln, sowie zwei Gasdurchflußmesser, die ihn anzeigen.

Das Meßgas wird in den Porometermeßkopf eingeleitet, wo sein Gehalt an CO_2 und H_2O durch den Blattgasaustausch verändert werden kann, um dann über die Zentraleinheit in den Gasanalysator zu strömen. Das Referenzgas gelangt auf direktem Weg in den Gasanalysator. Über Differenzmessung von Meß- und Referenzgas wird dort ΔCO_2 und $\Delta \text{H}_2\text{O}$ als Maß für Nettphotosynthese und Transpiration bestimmt. Beim Austritt von Meß- und Referenzgas aus dem Gasanalysator wird erneut der Gasdurchfluß gemessen, damit festgestellt werden kann, ob das in den Porometermeßkopf eingespannte Blatt luftdicht eingespannt ist und dort die Gaszusammensetzung des Meßgases nicht ungewollt verändert wird.

Die Verschaltung: Die ermittelten Werte für ΔCO_2 und $\Delta \text{H}_2\text{O}$, aus der Differenzmessung von Meß- und Referenzgas, werden vom Gasanalysator an den internen Datalogger der Porometerzentraleinheit überspielt. Für sämtliche gemessenen Daten, deren Logzeit nicht kürzer als 10 Sekunden ist (es wird dann über die Zeitspanne von 10 Sekunden integriert), wird dieser interne Datalogger verwendet. Bei bestimmten durchgeführten Versuchen waren kürzere Logzeiten

Meßgröße	Bezeichnung	Anzeigebereich
ΔCO_2	ΔCO_2 -Differenz	-50.0...+50.0 ppm
$\Delta \text{H}_2\text{O}$	$\Delta \text{H}_2\text{O}$ -Differenz	-500...+5000 ppm
T-Blatt	Blatt-Temperatur	0.0...+50.0 °C
T-int	interne Temperatur	0.0...+50.0 °C
RF-int	interne rel. Feuchte	0...100 %
Q-int	interne PAR	0...4000 μE
Flow-M	Durchflußmenge Meßgas	-250...1250 ml
Flow-R	Durchflußmenge Referenzgas	-250...1250 ml
T-ext	externe Temperatur	0.0...+50.0 °C
RF-ext	externe rel. Feuchte	0...100 %
Q-ext	externe PAR	0...4000 μE

Abb. 3.7.

Gemessene Parameter der Porometerzentraleinheit

gewünscht (im Einsekundentakt), und die Daten wurden dann auf einem dafür ausgelegten externen Datalogger registriert.

Durch die Lichteinstrahlung ist eine Temperaturerhöhung im Porometermeßkopf möglich. Auch die rel. Luftfeuchtigkeit kann sich durch die Transpiration der Pflanze ändern. Um beide Werte immer denen der Außenluft anzugleichen, gibt ein externer Temperatur-Feuchtefühler die Werte für die Außenluft an und ein interner Temperatur-Feuchtefühler die Werte im Porometermeßkopf. Die Porometerzentraleinheit steuert dann einen Feuchtekompensator an, der die rel. Eingangsfuchte für Meß- und Referenzgas gleichmäßig einstellt. Über einen Ventilator am Porometermeßkopf wird die Temperatur eingeregelt.

Am Porometermeßkopf befinden sich weitere Sensoren, die die Quantenflußdichte über dem Blatt (einfallendes Licht) und unter dem Blatt (vom Blatt nicht absorbierte Strahlung) messen. Schließlich wird durch einen Fühler direkt am Blatt noch die Blattemperatur ermittelt.

Alle Parameter, die bei Messungen zum Blattgasaustausch vom $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ - Porometer angezeigt bzw. gespeichert werden, sind in Abb. 3.7. zusammengestellt. Die Werte für ΔCO_2 und

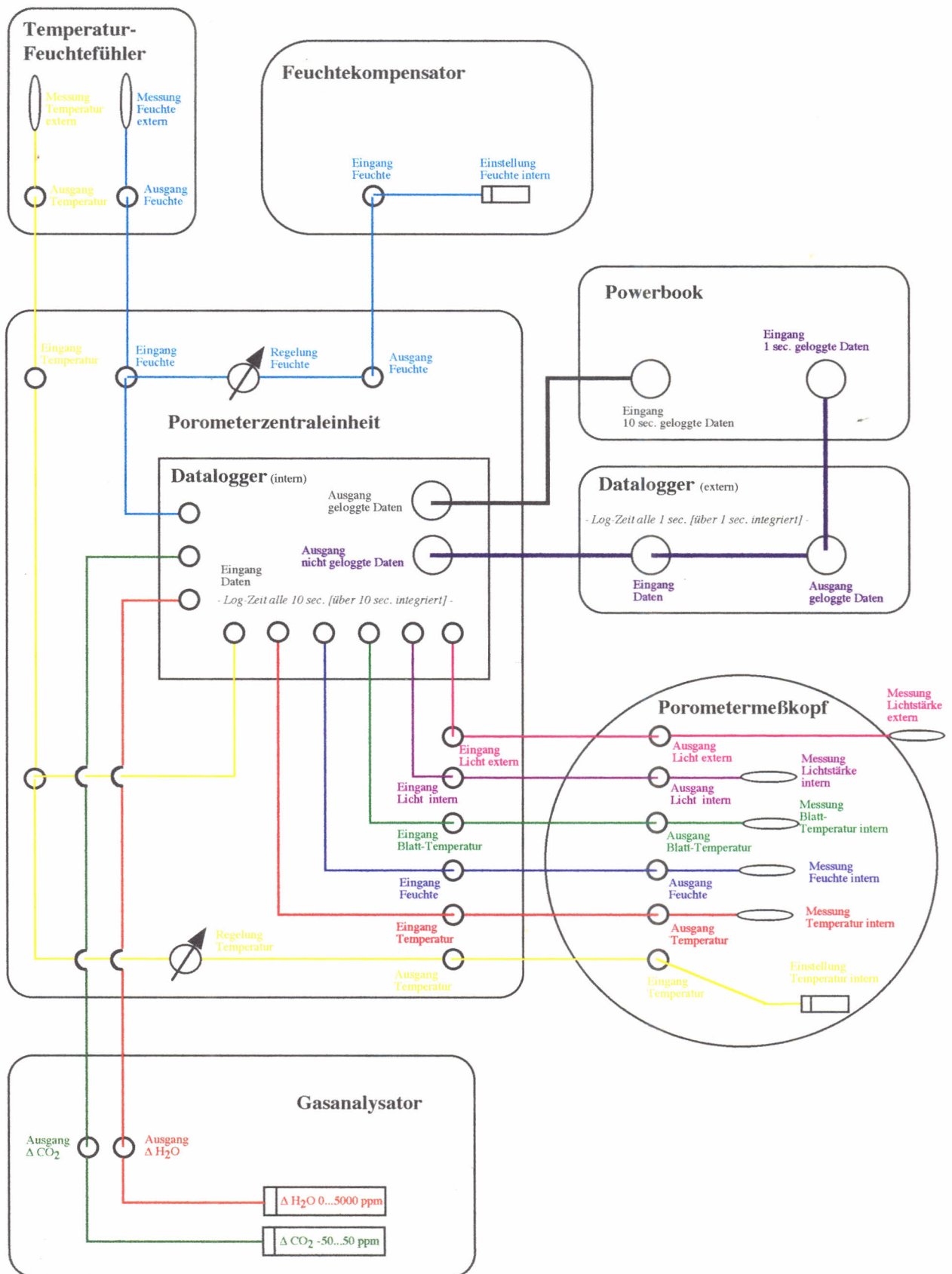


Abb. 3.8.

Verschaltung für CO₂- und H₂O-Differenzmessung

$\Delta \text{H}_2\text{O}$ werden auch auf dem Display des Gasanalysators angezeigt, der jeden Tag für diese Messungen geeicht wurde. Der CO_2 -Kanal wird mit CO_2 -freier Luft und einem Gas bekannter CO_2 -Konzentration geeicht. Für den H_2O -Kanal wird hierzu getrocknete, wasserfreie Luft und ein Gas mit bekanntem Taupunkt verwendet.

Durch Einsatz des externen Dataloggers sind sehr kurze Logzeiten im Zentel bis -Einsekundenbereich möglich, so daß auch kürzeste Änderungen des CO_2 - und H_2O -Partialdrucks zu erfassen sind, wie sie durch Lichtflecken induziert werden können. Die dabei auftretende Zeitverzögerung zwischen den Vorgängen im Porometermeßkopf und ihrer Registrierung sind auf die Schlauchwege zurückzuführen. Unter der Annahme, daß die Gase im Schlauchsystem nicht durchmischt werden und als Konzentrationsfront hindurchströmen, kann man die Meßdaten einfach entsprechend dieser Dauer einander zeitlich zuordnen.

Beim Blattgasaustausch im Porometermeßkopf ändert sich zwar der CO_2 - und H_2O -Partialdruck, es stellt sich jedoch nicht sofort an jeder Stelle des vom Meßgas durchströmten Porometermeßkopfes die gleiche Gaskonzentration ein. Über kurzfristige Konzentrationspeaks an bestimmten Stellen wird ein Gleichgewicht der Gaskonzentration im Porometermeßkopf vielmehr exponentiell erreicht. Dadurch ändert sich das sog. Auswaschverhalten des Porometermeßkopfes, d.h., wenn das Meßgas den Gasanalysator erreicht, kann dieser nur in etwa die tatsächlichen Partialdruckänderungen erfassen, was zu einer leichten Verzerrung der Meßsignale führt. Korrekturberechnungen dieser Signalverzerrung sind erstmals von BARTHOLOMEW et al. (1981) und PEARCY et al. (1985) durchgeführt worden und für die durchgeführten Versuche ausführlich bei SCHNEIDER (1991) bzw. KÜPPERS et al. (1993) beschrieben.

Solche Berechnungen können immer nur eine Näherung der tatsächlichen Verhältnisse beim Blattgasaustausch ergeben, aber niemals die reelle Partialdruckänderung im Porometermeßkopf erfassen. Dazu müßte das Volumen im Meßraum gleich null werden und die Gasdurchflußrate, bei gleichzeitig unendlich kleinen Meßintervallen, unendlich groß sein.

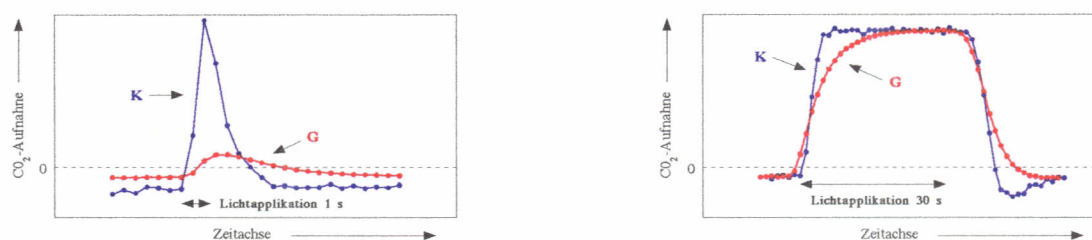


Abb. 3.9.

Beispiel für reale Meßkurven der CO_2 -Assimilation (G) bei unterschiedlicher Belichtungsdauer und die mit Korrekturberechnungen ermittelte, dazugehörige CO_2 -Assimilation (K).

Eine typische Meßkurve der CO_2 -Assimilation und ihrer Korrektur (siehe Abb. 3.9.) zeigt, daß in den Bereichen, in denen sich ein Fließgleichgewicht eingestellt hat, die Werte sich annähernd entsprechen, beim Ansteigen und Abfallen der Kurve aber steiler verlaufen. Das Überschwingen der Korrekturkurve ist jedesmal, je nach Belichtungsdauer- und intensität gleich, und läßt sich

wahrscheinlich auf systematische Fehler zurückführen (SCHNEIDER 1991). Besonders in den ansteigenden und abfallenden Bereichen scheinen die Korrekturwerte eher den realen Vorgängen im Porometermeßkopf zu entsprechen (CHAZDON & PERCY 1986a, SCHNEIDER 1991).

Bei diesem Problem zeigte sich, daß die Konzeption zum Bau der Gaswechselmeßanlage - (nach M. KÜPPERS) bei der Firma WALZ sehr gut war. Die Pumpen für den Gasdurchfluß in der Porometerzentraleinheit ermöglichen mit max. 1250 ml/min eine recht hohe Durchflußrate, bei einem Kammervolumen im Meßraum des Porometermeßkopfs von 188 ml. Durch den zusätzlichen Einsatz des externen Dataloggers, mit dem in noch kürzeren Zeitintervallen geloggt werden konnte, waren dann schon deutlich Ereignisse beim Blattgasaustausch im Sekundenbereich zu registrieren (siehe Abb. 3.9. linke Meßkurve)

Alle sowohl auf dem internen als auch externen Datalogger aufgezeichneten Messungen wurden nach jeder Messung auf einen tragbaren Computer (Powerbook) zum Speichern und Sichern der Daten überspielt.

Da sämtliche Messungen im Freien am natürlichen Standort der Pflanzen durchgeführt wurden, sind alle eingesetzten und genannten elektrischen Geräte im Akkubetrieb gelaufen.

3.4. Versuch zur Lichtabhängigkeit der Photosynthese

Licht beeinflusst die Photosynthese über seine Intensität und seine spektrale Zusammensetzung. Bis zu einer bestimmten Lichtintensität nimmt die Photosyntheserate mit zunehmender Lichteinstrahlung zu. Als Lichtsättigungspunkt (S) bezeichnet man die kleinste Lichtintensität, bei der maximale Photosynthese auftritt. Wird die Lichtintensität über den Lichtsättigungspunkt hinaus

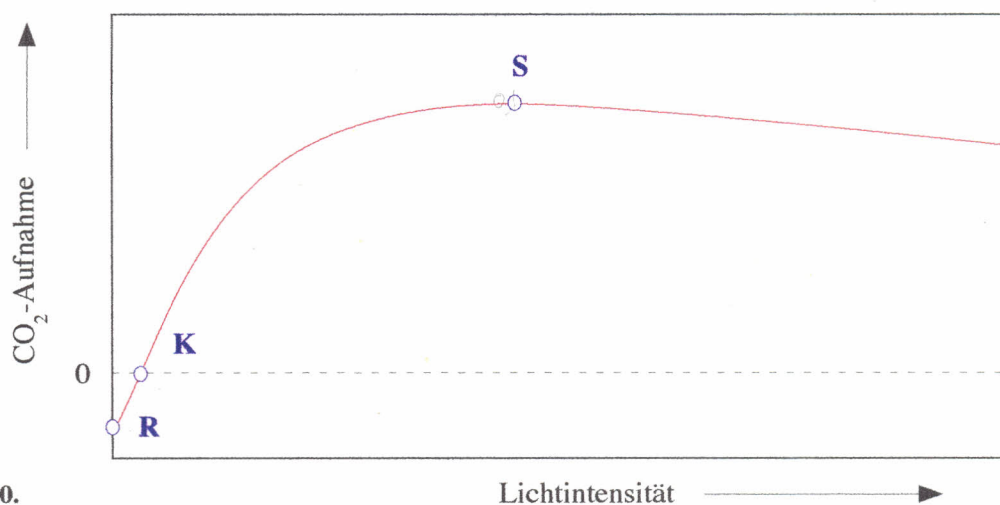


Abb. 3.10.

Typische Lichtsättigungskurve mit den für eine Pflanze oder ein Blatt charakteristischen Parametern Dunkelrespiration (R), Lichtkompensationspunkt (K) und Lichtsättigungspunkt (S).

gesteigert, so erhöht sich die Photosyntheserate nicht weiter. Der Lichtsättigungspunkt ist eine für die Pflanze oder auch für ein Blatt charakteristische Größe.

Bei sehr niedrigen Lichtintensitäten ist die Atmungsrate im Licht höher als die Photosyntheserate, so daß die Pflanze Sauerstoff aufnimmt und CO_2 abgibt. Die Lichtintensität, bei der sich Atmung und Photosynthese die Waage halten, nennt man Lichtkompensationspunkt (**K**). Am Lichtkompensationspunkt ist außerhalb der Pflanze kein Blattgasaustausch mehr meßbar, die Nettophotosynthese oder apparente Photosynthese ist gleich null.

In Dunkelheit fällt die Photosyntheserate ab und die Atmungsrate fängt an zu überwiegen, was beim Blattgasaustausch als CO_2 -Abgabe registriert wird. Nach einer bestimmten Dunkelphase stellt sich dann eine konstante Atmungsrate, die sog. Dunkelrespiration (**R**), ein.

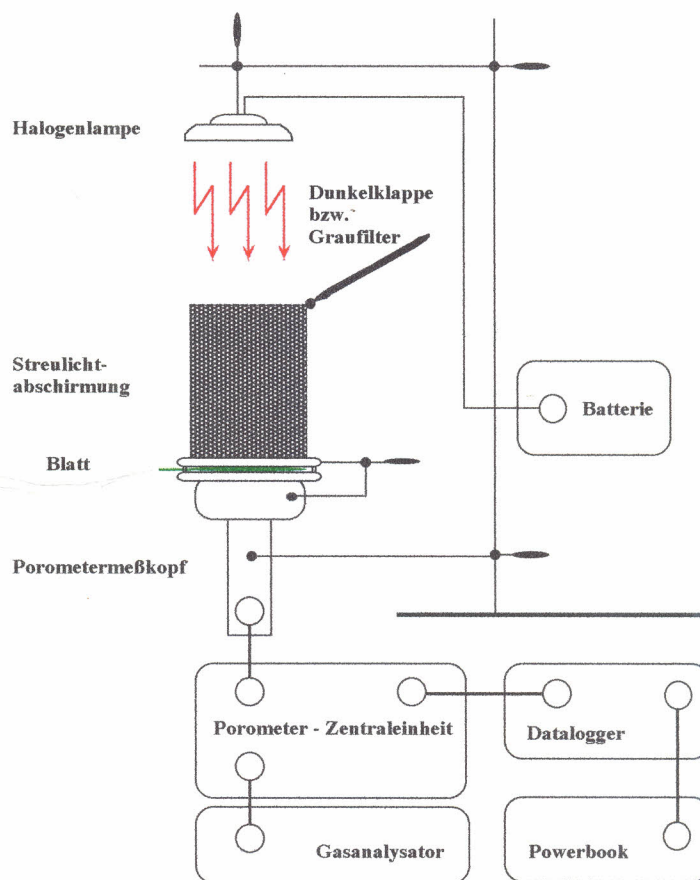


Abb. 3.11.

Versuchsanordnung der Geräte für Experimente zur Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese und zur Photosynthesedynamik unter variablen Lichtbedingungen

Die Versuche zur Lichtabhängigkeit der Netto-Photosynthese wurden mit mehreren verschiedenen Blättern der zwei beschriebenen Individuen von *H. appendiculatus* durchgeführt. Aufgrund der Wuchsform der *H. appendiculatus* Individuen kann bei allen untersuchten Blättern von Sonnenblättern gesprochen werden.

Ein in den Porometermeßkopf eingespanntes Blatt wurde zunächst völliger Dunkelheit ausgesetzt, um seine Dunkelrespiration (**R**) zu ermitteln. Mittels einer Halogenleuchte und verschie-

denen Graufiltern wurde das Blatt dann in festgelegten Zeitabständen von einer Minute immer weiter ansteigenden Quantenflußdichten ausgesetzt, um so Lichtkompensationspunkt (**K**) und Lichtsättigungspunkt (**S**) zu ermitteln. Nach erkennbarer Sättigung der Nettophotosynthese wurde die Quantenflußdichte dann nicht mehr weiter erhöht und der jeweilige Versuch beendet.

3.5. Versuch zur Effizienz der Photosynthese

Wie gesagt ist für die CO_2 -Assimilation die Intensität und die spektrale Zusammensetzung der Quantenflußdichte wichtig. Welche Bedeutung haben aber die zeitliche Länge und die Frequenz der Belichtung? Es soll zunächst geklärt werden, wie sich die Assimilation im Dauerlicht zu der bei Lichtflecken verhält.

Blätter von *H. appendiculatus* wurden zunächst, um gleiche Ausgangsbedingungen zu schaffen, bei sättigender Quantenstromdichte zur vollen CO_2 -Assimilation induziert. Nachdem sich eine konstante Assimilationsrate eingestellt hatte, wurde die eigentliche Effizienzmessung gestartet, wobei ein Blatt, durch Dunkelphasen von einer Minute getrennt, Lichtflecken unterschiedlicher zeitlicher Dauer (1, 2, 3, 5, 10, 20 und 30 Sekunden) ausgesetzt wurde.

Die Länge der Dunkelphase wurde so gewählt, daß die komplette Antwort (CO_2 -Fixierung) des Blattes auf den Lichtfleck erfaßt werden konnte: Vor der Applikation des Lichtflecks im Dunkeln war eine konstante Respirationsrate erkennbar, die nach der Antwort des Blattes auf einen Lichtfleck auch innerhalb eine Minute wieder erreicht wurde. Zur Kontrolle über den Induktionszustand wurde jedes gemessene Blatt am Ende des Versuchs noch einmal sättigender Quantenstromdichte ausgesetzt. Für die Vollinduktion und die applizierten Lichtflecken wurden jeweils gleiche Lichtstärken von $1800 \mu\text{mol Ph} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ verwendet. In den Dunkelphasen wurde das Blatt mittels einer Dunkelklappe völlig abgedunkelt (siehe Abb. 3.11.).

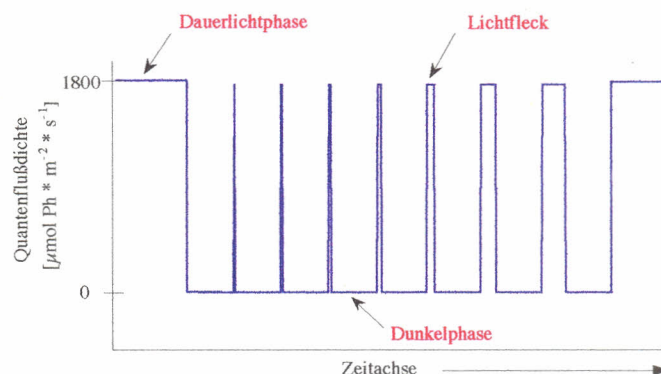


Abb. 3.12.

Zeitlicher Ablauf der Effizienzmessung: Zunächst Dauerlicht bis zur Vollinduktion des Blattes, dann Applikation von Lichtflecken (Quantenflußdichte $1800 \mu\text{mol Ph} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) zunehmender zeitlicher Dauer (1, 2, 3, 5, 10, 20, und 30 s) durch Dunkelphasen von einer Minute getrennt. Zur Kontrolle des Induktionszustandes erfolgt nach der letzten Dunkelphase wieder eine Dauerlichtphase.

3.6. Versuch zum Induktionszustand des Photosynthese - Apparates

Bei den Versuchen zur Effizienzmessung wurde das Verhalten der CO_2 -Assimilation auf eine unterschiedliche Belichtungsdauer hin untersucht. Annahme bei diesen Messungen war, ein voll induzierter Photosynthese-Apparat, gewährleistet durch Dauerlichtphasen bei sättigender Quantenflußdichte.

Der geschwindigkeitsbestimmende Schritt im Calvin-Zyklus der Photosynthese ist die Kondensation eines CO_2 -Moleküls mit Ribulose-1,5-bisphosphat unter Bildung einer intermediären C_6 -Verbindung, die schnell zu zwei Molekülen 3-Phosphoglycerat hydrolysiert wird. Katalysiert wird diese CO_2 -fixierende Reaktion von einem in der Thylakoidmembran lokalisierten Enzym, der Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase (auch *RUBISCO* genannt). Es ist bekannt, daß sich die enzymatische Aktivität der *RUBISCO* bei Belichtung deutlich erhöht, aber bei niedrigen Quantenflußdichten oder Dunkelheit herabgesetzt wird. Derartige Abhängigkeit der enzymatischen Aktivität ist noch von weiteren Enzymen des Calvin-Zyklus bekannt. Die Aktivität der Phosphoribulose-Kinase beispielsweise erhöht sich bei Bestrahlung um das hundertfache (STRYER 1988).

Die CO_2 -Fixierung ist also nicht nur von der Lichtfleckendauer und -qualität abhängig, sondern auch vom Induktionszustand des Photosynthese-Apparates (CHAZDON & PERCY - 1986a), wobei besonders die Dauer von Dunkel- und Schwachlichtphasen bedeutsam ist.

Deshalb wurden bei den Induktionsmessungen die Blätter von *H. appendiculatus*, nach Vollinduktion im sättigenden Dauerlicht, verschieden langen Dunkelphasen ausgesetzt (Dauer 1, 2, 3, 5, 8, 12 und 20 Minuten). Nach jeder Dunkelphase wurden die Blätter jeweils 30 Sekunden lang bei $1800 \mu\text{mol Ph} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ belichtet, um den Induktionszustand zu messen. Sättigendes Dauerlicht beendete wieder jeden Versuch, um die Induzierbarkeit des Versuchsblattes zu testen (Versuchsaufbau wie bei der Effizienzmessung, siehe Abb. 3.11.).

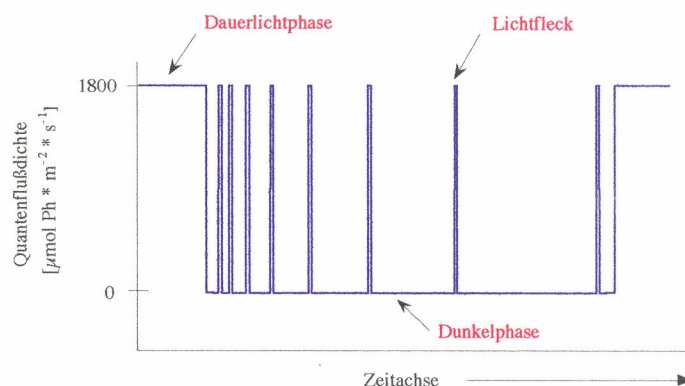


Abb. 3.13.

Zeitlicher Ablauf der Induktionsmessung: Zunächst Dauerlichtgabe bis zur Vollinduktion des Blattes, dann Abdunkelung des Blatts mit zunehmender zeitlicher Dauer der Dunkelphasen (1, 2, 3, 5, 8, 12 und 20 min) und Belichtung (Quantenflußdichte $1800 \mu\text{mol Ph} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) nach jeder Dunkelphase (zeitlicher Dauer 30 s). Zur Kontrolle der Induzierbarkeit des Blattes erfolgt nach der letzten Dunkelphase wieder eine Dauerlichtphase.

3.7. Messung des Blattgaswechsels im natürlichen Tageslicht

Die Messungen des Blattgaswechsels bei künstlichem Licht, unter definierten Lichtbedingungen, sollten um die Messungen bei natürlichem Tageslicht ergänzt werden, nicht zuletzt um das Photosyntheseverhalten unter künstlichen Bedingungen später besser interpretieren zu können.

Bei Blättern der beiden *H. appendiculatus* Individuen aus dem mittleren und unteren äußeren Kronenbereich in etwa 3 bis 5 Metern Höhe (Blätter im oberen Kronenbereich waren mit der Gaswechselmeßanlage nicht erreichbar) wurde meist über einen Zeitraum von 15 bis 30 Minuten der Blattgaswechsel verfolgt. Dies geschah sowohl zu verschiedenen Tageszeiten als auch an Tagen mit verschiedener Witterung (sonnig, aufgeheitert und bedeckt).

Die Lichtverhältnisse an den Meßtagen sind genau registriert worden, da an diesen Tagen auch immer die Lichtsensoren zur Lichtklimaerfassung im jeweiligen Baum, bei dessen Blättern der Gaswechsel gemessen wurde, installiert waren.

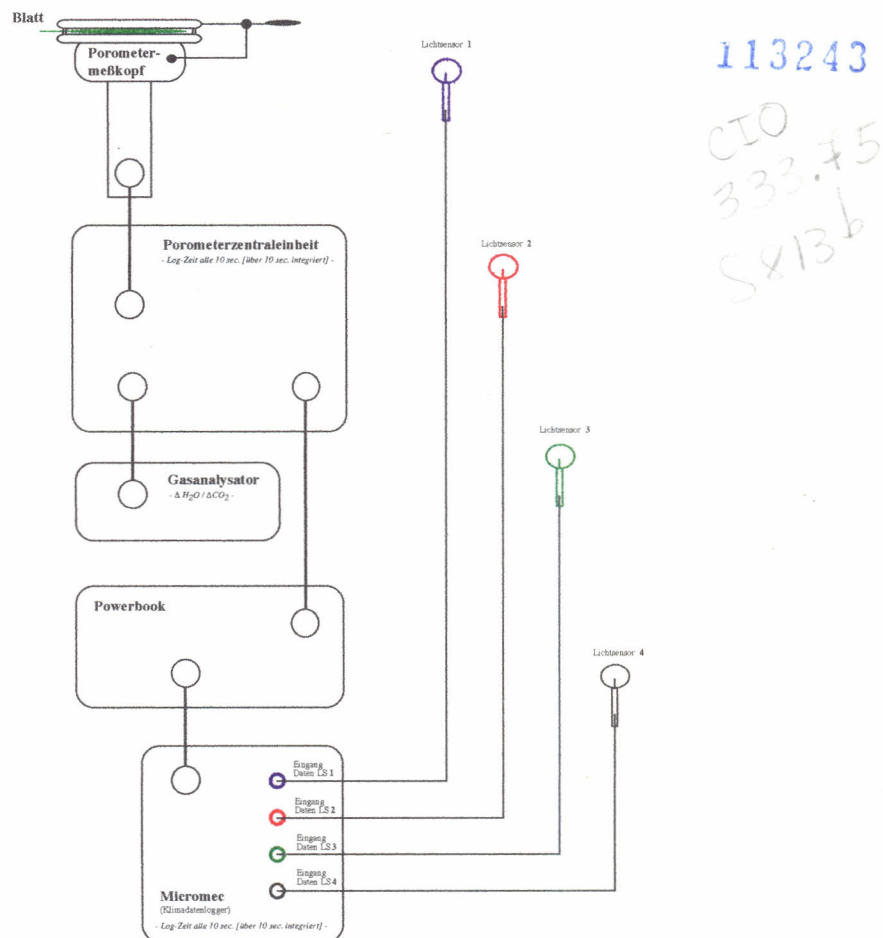


Abb. 3.14.

Aufbau der Gaswechselmeßanlage zur Erfassung des Blattgasaustauschs am natürlichen Standort bei Tageslicht, mit gleichzeitiger Erfassung der Lichtverhältnisse (siehe dazu auch Abb. 3.2..)

3.8. Berechnung der Gaswechselfparameter

Die bei den Gaswechselfmessungen direkt erfaßten und gespeicherten Daten sind als Rohdaten zu betrachten, die für die Darstellung der konkreten Ergebnisse in den folgenden Kapiteln noch mathematisch bearbeitet wurden. Alle wichtigen Formeln, die in die Berechnung der Ergebnisse mit eingegangen sind, werden im folgenden aufgeführt und näher erläutert.

Für die Berechnung der Nettophotosynthese und der Transpiration wurden die von CAEMMERER und FARQUHAR (1981) zugrunde gelegten Formeln verwendet, die auch dem Handbuch der Porometerzentraleinheit der Firma WALZ (1991) entnommen werden können.

Wie schon erläutert (siehe 3.3), sind die Signalverzerrungen bei sehr schnellen CO₂-Partialdruckänderungen nach dem Verfahren BARTHOLOMEW et al. (1981), PEARCY et al. (1985) und KÜPPERS et al. (1993) rechnerisch korrigiert worden.

Berechnungen zur photosynthetischen Effizienz und zur Induktion des Photosyntheseapparates sind von CHAZDON & PEARCY (1986b) entwickelt worden und haben hier Anwendung gefunden.

3.8.1. Berechnung der Assimilationsrate

Zur Bestimmung der Assimilationsrate beim Blattgasaustausch benötigt man zum einen die molaren Luftströme der in die Meßkammer des Porometermeßkopfes (Küvette) hinein- und herausströmenden Gasströme und zum anderen die Differenz aus den CO₂-Molenbrüchen von Meß- und Referenzgas. Die Wasserdampfmolenbrüche müssen berücksichtigt werden, da bei der Blatttranspiration der ansteigende Wasserdampfpartialdruck eine leichte Zunahme des Massenstromes durch die Küvette bedingt.

$$A = \frac{u_i}{s} * \frac{(1 - w_i)}{(1 - w_o)} * \Delta c$$

A	→	CO ₂ -Assimilationsrate [$\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]
u_i	→	Luftstrom in die Küvette [$\text{mmol} * \text{s}^{-1}$]
s	→	Im Porometermeßkopf eingespannte Blattfläche [m^2]
w_i, w_o	→	Wasserdampfmolenbruch Küvetteneingang bzw. -ausgang [$\text{mmol} * \text{mol}^{-1}$]
Δ c	→	CO ₂ -Differenz zwischen Meß- und Referenzgas [$\mu\text{mol} * \text{mol}^{-1}$]

Der Partialdruck der Wasserdampfzunahme durch Transpiration des Blattes beträgt 2 bis 3 kPa (WALZ 1991), was bei einem angenommenen Gesamtdruck von 100 kPa die Molenbrüche w_i und w_o höchstens um 2-3 % abweichen läßt.

Der molare Gasstrom läßt sich aus dem gemessenen Volumengasstrom Q_i (Flow) berechnen, wobei eine normalerweise notwendige Korrektur für Temperatur und Druck entfällt, da Massendurchflußmesser verwendet wurden, die bei $T = 273.16$ K und $p = 101.3$ kPa kalibriert sind.

Unter der Annahme von konstanten Temperatur- und Druckverhältnissen und Vernachlässigung der geringfügigen Wasserdampfzunahme durch Transpiration, läßt sich die Gleichung 3.1. zur Berechnung der Assimilationsrate zur Gleichung 3.2. vereinfachen.

$$A = 0.7434 * 10^{-6} * \frac{Q_i}{s} * \Delta c$$

A	→	CO ₂ -Assimilationsrate [$\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]
s	→	Im Porometermeßkopf eingespannte Blattfläche [m^2]
Q_i	→	Volumengasstrom [$\text{ml} * \text{min}$]
Δc	→	CO ₂ -Differenz zwischen Meß- und Referenzgas [$\mu\text{mol} * \text{mol}^{-1}$]

Gl. 3.2.

3.8.2. Berechnung der Transpirationsrate

$$E = \frac{u_o * w_o - u_i * w_i}{s}$$

E	→	Transpirationsrate [$\text{mmol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]
u_o, u_i	→	Luftstrom aus bzw. in die Küvette [$\text{mmol} * \text{s}^{-1}$]
s	→	Im Porometermeßkopf eingespannte Blattfläche [m^2]
w_i, w_o	→	Wasserdampfmolenbruch Küvetteneingang bzw. -ausgang [$\text{mmol} * \text{mol}^{-1}$]
Δc	→	CO ₂ -Differenz zwischen Meß- und Referenzgas [$\mu\text{mol} * \text{mol}^{-1}$]

Gl. 3.3.

Die Transpiration wird nach dem gleichen Prinzip erfaßt, wonach man die Differenz zwischen den in den Porometermeßkopf ein- und ausströmenden Wasserdampfkonzentrationen vergleicht.

Auch hier wird, wie bei der Berechnung der Assimilationsrate, zur Vereinfachung der Partialdruck der Wasserdampfzunahme durch die Transpiration des Blattes wegen des geringen Fehlers vernachlässigt.

Es wird wieder bei konstanter Temperatur und konstantem Druck (siehe 3.7.1.) mit dem Volumengasstrom Q_i gerechnet. Der Luftstrom aus bzw. in die Küvette wird als gleich angenommen und dann mit der Differenz des Wasserdampfmolesbruches bei Küvetteneingang bzw. -ausgang (Δw) gerechnet. Somit kann für die Berechnung Gleichung 3.4. genügen.

$$E = 0.7434 * 10^{-6} * \frac{Q_i}{s} * \Delta w$$

E	→	Transpirationsrate [$\text{mmol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]
s	→	Im Porometermeßkopf eingespannte Blattfläche [m^2]
Q_i	→	Volumengasstrom [$\text{ml} * \text{min}$]
Δw	→	Differenz Wasserdampfmolesbruch zwischen Küvetteneingang und -ausgang [$\text{mmol} * \text{mol}^{-1}$]

Gl. 3.4.

3.8.3. Berechnung der Signalverzerrung

$$C_{\text{Korr}} = \frac{C_t - C_{t-1}}{1 - e^{-\left(Q_t * \frac{\Delta t}{V_{\text{eff}}}\right)}} + C_{t-1}$$

C_{Korr}	→	gemessener CO_2 -Wert zum Zeitpunkt t [$\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]
C_t	→	gemessener CO_2 -Wert zum Zeitpunkt t [$\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]
C_{t-1}	→	gemessener CO_2 -Wert zum Zeitpunkt $t-1$ [$\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]
Δt	→	Zeitintervall zwischen zwei Meßpunkten [s]
Q_t	→	Volumengasstrom [$\text{m}^3 * \text{s}^{-1}$]
V_{eff}	→	„effektives“ Volumen der Meßküvette [ml]

Gl. 3.5.

Das Problem der Signalverzerrung wurde beim Aufbau und beim Meßprinzip des $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Porometers ausführlich besprochen (siehe 3.3.). Deswegen soll an dieser Stelle die zur Berechnung verwendete mathematische Formel (siehe Gl. 3.5.) genügen.

3.8.4. Berechnung zur Effizienz der Photosynthese

Bei der Effizienzmessung interessiert das Verhältnis von CO_2 -Fixierung als Antwort auf einen Lichtfleck (blau + grün in Abb. 3.15.) zu der hypothetischen CO_2 -Assimilation bei Dauerbelichtung (rot in Abb. 3.15.), bezogen auf gleiche Belichtungsdauer bei gleicher Quantenflußdichte (Berechnung siehe Gl. 3.6.).

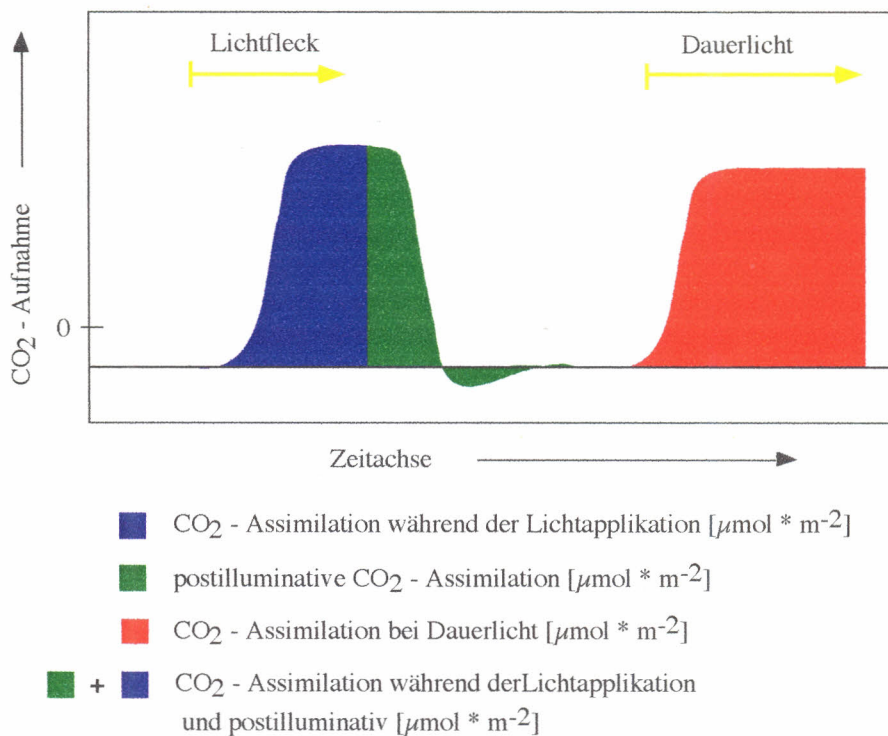


Abb. 3.15.

Wichtige Größen zur Bestimmung von photosynthetischer Effizienz und Induktion des Photosynthese-Apparates

$$E = \frac{C_{\text{LF}}}{C_{\text{DL}}} * 100$$

E	→	Effizienz [%]
C_{LF}	→	CO_2 -Assimilation im Lichtfleck [$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$]
C_{DL}	→	CO_2 -Assimilation in konstantem Dauerlicht [$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}$]

Gl. 3.6.

3.8.5. Berechnung zur Induktion des Photosynthese - Apparates

Für die Aussagen über Induktion des Photosynthese - Apparates werden CO₂-Assimilationsraten betrachtet. Dabei wird die CO₂-Assimilationsrate am Ende eines Lichtfleckes mit der im Dauerlicht verglichen. Es ist immer Licht mit einer sättigenden Quantenstromdichte verwendet worden.

$$I = \frac{C_{EL}}{C_{KD}} * 100$$

I	→	Induktion [%]
C_{EL}	→	CO ₂ -Assimilationsrate am Ende des Lichtfleckes [$\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]
C_{KD}	→	CO ₂ -Assimilationsrate in konstantem Dauerlicht [$\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$]

Gl. 3.7.

3.9. Untersuchungen zur Biomasse

Am typischen Standort von *H. appendiculatus* sind die Lichtverhältnisse festgestellt worden, um anschließend mit Gaswechsellmessungen die Kohlenstofffixierung zu untersuchen. Mit Untersuchungen zur Biomasse sollte abschließend noch betrachtet werden, wie der fixierte Kohlenstoff von der Pflanze reinvestiert wird.

3.9.1. Bestimmung der Blattfläche

Für die Bestimmung der Blattfläche wurde das Produkt aus maximaler Länge und maximaler Breite der Blattspreite als Referenz genommen und in einen linearen Zusammenhang gebracht.

Es wurden Blatumrisse von Blättern auf Millimeterpapier gepaust, um dann durch Auszählen der Quadrate die Blattfläche zu bestimmen. Bei dieser Blattfläche handelt es sich um die *idealisierte Blattfläche*, eine Reduzierung der Blattfläche durch Blattfraß ist hier nicht berücksichtigt.

Die ermittelten Blattflächen wurden dann gegen das zugehörige Produkt aus Länge und Breite des jeweiligen Blattes aufgetragen (graphische Darstellung siehe Abb. 3.16.). Es sind dafür repräsentativ Blätter von *H. appendiculatus* aller Größenklassen verwendet worden.

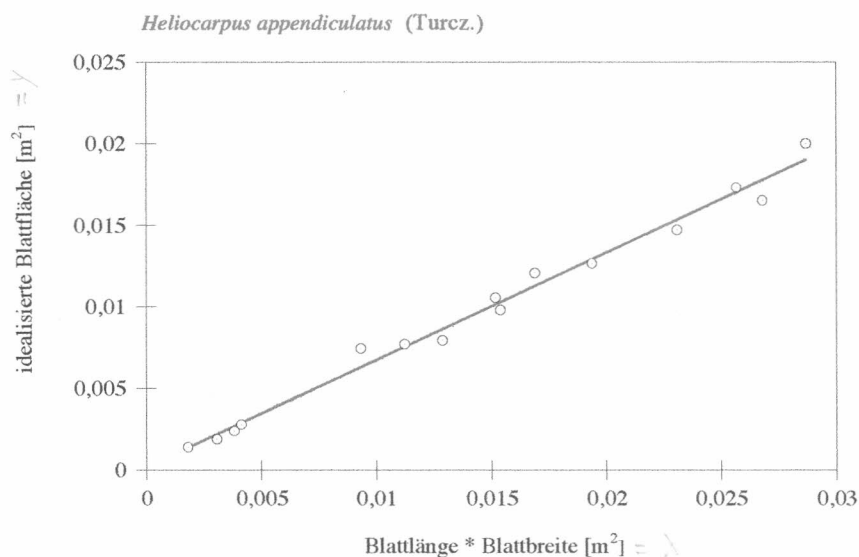


Abb. 3.16.

Graphische Darstellung der Eichung für die Bestimmung der *idealisierten* Blattfläche

Für die weitere Bestimmung der *idealisierten Blattfläche* mußten dann nur noch Länge und Breite eines Blattes bestimmt werden, um dann mit Hilfe der Geradengleichung (siehe Gl. 3.8.) der erstellten Eichgeraden (siehe Abb. 3.16.) die Blattfläche zu bestimmen.

$$Y = 0.655 * x + 0.0001$$

Gl. 3.8.

3.9.2. Bestimmung vom Verhältnis Blattfläche/-trockengewicht

Wieder wurden Blattumrisse von Blättern auf Millimeterpapier gepast und durch Auszählen der Quadrate die Blattfläche bestimmt. Diesmal sind aber auch die durch Blattfraß verursachten Löcher der Blattfläche mit eingezeichnet und beim Auszählen der Quadrate mit berücksichtigt worden. Die so bestimmte Blattfläche ist die *reale Blattfläche*.

Anschließend folgte die Bestimmung des Trockengewichtes der Blätter, die dazu im Trockenraum der Reserva San Ramon zwei Tage getrocknet wurden.

Abb. 3.17. zeigt die graphische Auftragung vom Verhältnis des Trockengewichtes zur realen Blattfläche. Unter Verwendung der zugehörigen Geradengleichung (Gl. 3.9.) ist man damit in der Lage, für große Mengen an getrockneten Blättern die reale Blattfläche zu berechnen.

$$Y = 0.021 * x + 0.0007$$

Gl. 3.9.

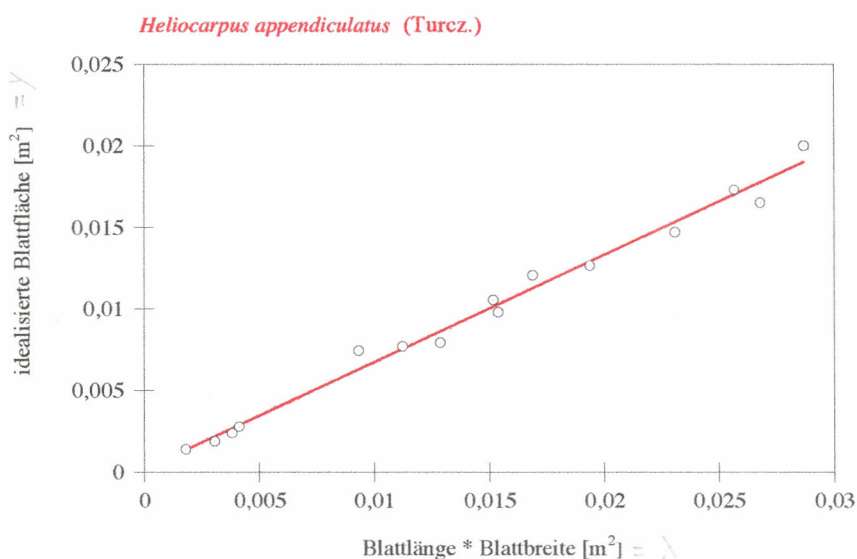


Abb. 3.16.

Graphische Darstellung der Eichung für die Bestimmung der *idealisierten* Blattfläche

Für die weitere Bestimmung der *idealisierten Blattfläche* mußten dann nur noch Länge und Breite eines Blattes bestimmt werden, um dann mit Hilfe der Geradengleichung (siehe Gl. 3.8.) der erstellten Eichgeraden (siehe Abb. 3.16.) die Blattfläche zu bestimmen.

$$Y = 0.655 * x + 0.0001$$

Gl. 3.8.

3.9.2. Bestimmung vom Verhältnis Blattfläche/-trockengewicht

Wieder wurden Blattumrisse von Blättern auf Millimeterpapier gepaust und durch Auszählen der Quadrate die Blattfläche bestimmt. Diesmal sind aber auch die durch Blattfraß verursachten Löcher der Blattfläche mit eingezeichnet und beim Auszählen der Quadrate mit berücksichtigt worden. Die so bestimmte Blattfläche ist die *reale Blattfläche*.

Anschließend folgte die Bestimmung des Trockengewichtes der Blätter, die dazu im Trockenraum der Reserva San Ramon zwei Tage getrocknet wurden.

Abb. 3.17. zeigt die graphische Auftragung vom Verhältnis des Trockengewichtes zur realen Blattfläche. Unter Verwendung der zugehörigen Geradengleichung (Gl. 3.9.) ist man damit in der Lage, für große Mengen an getrockneten Blättern die reale Blattfläche zu berechnen.

$$Y = 0.021 * x + 0.0007$$

Gl. 3.9.

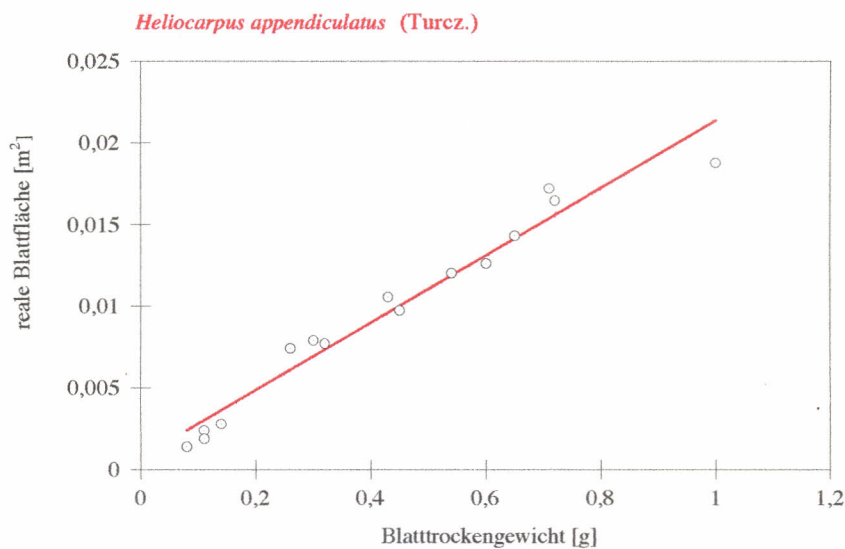


Abb. 3.17.

Graphische Darstellung der Eichung für die Beziehung *reale Blattfläche* zu Blattrockengewicht

3.9.3. Bestimmung des Blattfraßes und der Blattlebensdauer

Der Blattfraß kann das Assimilationsgewebe nicht unwesentlich beeinträchtigen. Starker Blattfraß kann ein Indikator für wenig chemische Abwehrstoffe der Blätter sein. In diesem Zusammenhang interessierte auch die Blattlebensdauer. Bei einer hohen Turnover-Rate beispielsweise, ist Schutz vor Freßfeinden für die Pflanze wenig effizient.

Hat man die idealisierte Blattfläche und reale Blattfläche bestimmt, ist die Berechnung des Blattfraßes mit Gl. 3.10. denkbar einfach.

$$\text{BF} = \left(1 - \frac{A_r}{A_i} \right) * 100$$

BF	→	Blattfraß [%]
A_r	→	reale Blattfläche [m ²]
A_i	→	idealisierte Blattfläche [m ²]

Gl. 3.10.

Für die Bestimmung der Blattlebensdauer sind einzelne Blätter von *H. appendiculatus* zu Beginn der Arbeiten auf der Reserva de San Ramon mit dünnen Fäden markiert worden. Markiert wurde immer nur das jeweils äußerste Blatt an einem Ast (das jüngste, mit Nr. 0). Es wurden alle Folgeblätter an dem Ast gezählt, so daß das letzte Folgeblatt (das nächste zur Sproßachse hin) die

höchste Nummerierung bekam. Am Ende des Aufenthaltes auf der Reserva, nach 80 Tagen, wurde dann die Folgeblattnummer, die das ehemals jüngste Blatt besaß, notiert.

Unter der Annahme, daß ein Blatt immer dann abfällt, wenn es zum Folgeblatt geworden ist, welches am nächsten zur Sproßachse steht und daß die Anzahl der Folgeblätter konstant bleibt, kann dann extrapoliert werden, wie lange ein Blatt ungefähr am Ast verbleibt.

3.9.4. Bestimmung der Holzdichte und des Anteils an Stützgewebe

Von drei repräsentativen Ästen von *H. appendiculatus* ist das Holz über 25 Tage hinweg im Trockenraum getrocknet worden. Zum Trocken wurden vorher sämtlichen Blätter samt der Borke entfernt und das Holz zerkleinert. Anschließend erfolgte dann eine Gewichtsbestimmung des Trockenholzes.

Durch Bestimmen der Anzahl von Ästen der untersuchten Bäume kann dadurch auf das vom Baum investierte Stützgewebe rückgeschlossen werden. Hierbei interessierte vor allem das Verhältnis von Stützgewebe zur Fläche an Assimilationsgewebe (*reale Blattfläche*).

Ein Teil des getrockneten Holzes wurde anschließend zur Holzdichtebestimmung herangezogen. Die Holzdichte wurde durch Volumenverdrängung von Wasser in einem Meßzylinder ermittelt. Es gilt Gleichung 3.11..

$$D = \frac{m}{V}$$

D	→	Dichte [g * cm ⁻³]
m	→	Masse des Körpers [g]
V	→	Volumen des verdrängten Wassers [cm ³]

Gl. 3.11.

4. Das Lichtklima am Standort von *H. appendiculatus*

4.1. Bemerkungen zum Lichtklima

An der Außengrenze der Erdatmosphäre kommt die Sonnenstrahlung mit einer Stärke von annähernd $1360 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ an (Solarkonstante). Etwa 40-45 % davon erscheinen als sichtbares Licht mit einer Wellenlänge von 380-720 nm. Im wesentlichen derselbe Spektralbereich, der auch der PAR-Strahlung entspricht.

Die mit der jeweiligen Beleuchtungsstärke durch die PAR-Strahlung zugeführte Energie wird in der Regel als Energieflußdichte (EFD) in $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$ ausgedrückt. Für zahlreiche photobiologische Vorgänge, darunter auch die Lichtumwandlung in den Chloroplasten, ist dagegen die Menge der für eine bestimmte Reaktion absorbierten Lichtquanten (Photonen) von Bedeutung. Hier ist es zweckmäßig, die Intensität der PAR-Strahlung als Photonenflußdichte (PFD) anzugeben und in Zahlenwerten von $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ auszudrücken.

Da der Energiegehalt der Photonen sich in umgekehrtem Verhältnis zu ihrer Wellenlänge verändert, sind kurzwellige Lichtquanten energiereicher als längerwellige Strahlungseinheiten. Damit ist nur für monochromatisches Licht eine genauere Umrechnung der Energie möglich; für das Spektralgemisch des Tageslichtes wird mit einem durchschnittlichen Näherungswert von $4.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ pro $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$ gearbeitet (MACCREE (1981)).

Die auf die Erde bei hohem Sonnenstand einstrahlende Tageslichtmenge beträgt in allen geographischen Breiten etwa $500-600 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$. In den Tropen und Subtropen sind die Lichtwerte nicht höher, sondern wegen des Staub- und Feuchtigkeitsgehaltes der Luft eher etwas niedriger als in anderen Klimagebieten.

Für die verschiedenen geographischen Breiten ändert sich das Strahlungsangebot mit Sonnenhöhe und Tageslänge und damit auch die jährlich eingestrahlte Gesamtenergie. Die einfallende Tageslichtmenge unterliegt, je nach Breitengradlage des Standortes, jahreszeitlichen Schwankungen. Der Standort Costa Rica weist mit 10° nördlicher Breite kaum Schwankungen im Jahresgang der Globalstrahlung auf: nach LERCH (1991) beträgt die jahreszeitlich bedingte Schwankung 5-10 %.

Dagegen kann die tatsächliche Lichtstärke an einem Standort im Laufe eines Tages durch auftretende Bewölkung ganz außerordentlich schwanken. Nach Lerch (1991) senken hohe Wolken die Strahlung um etwa 30 % und niedrige Wolken um etwa 5 %.

?
auf 30 bzw. 5% ?

Solange die Sonne höher als 10 % über dem Horizont steht, verändert sich die spektrale Zusammensetzung nur wenig. Bei tieferem Sonnenstand jedoch verlängert sich der Strahlenweg so stark, daß Streuung und Reflexion bei den mittleren Strahlenbereichen überhand nehmen und deshalb das Zwielight besonders reich an blauen und dunkelroten Anteilen ist. Die Dauer solchen Dämmerlichtes hängt von der geographischen Breite und der Sonnenbahnneigung ab, ist in den Tropen kurz und wird mit zunehmender Entfernung vom Äquator immer länger.

Die vegetationsärmsten Klimazonen der Erde (arktische Tundra und Wüstenregionen) liegen in Bereichen sowohl der niedrigsten als auch der höchsten Globalstrahlung, wodurch unterstrichen wird, daß die Lichteinstrahlung das Überleben und das Wettbewerbsvermögen einer Art in einer Pflanzengesellschaft zwar entscheidend beeinflußt, jedoch auch andere Faktoren großen Einfluß auf das Gedeihen einer Pflanze haben.

4.2. Ergebnisse der Lichtklimamessungen

Für Messungen zum Lichtklima wurde ein Individuum von *H. appendiculatus*, wie in Abschnitt 3.1. beschrieben, mit Lichtsensoren bestückt und dann jeweils die einfallende Quantenflußdichte für komplette Tagesgänge gemessen.

In den Abb. 4.1. bis 4.4. sind repräsentativ für verschiedene Wetterlagen, von stark bewölkt bis sonnig, die Quantenflußdichten an vier verschiedenen Punkten in der Baumkrone registriert worden (siehe dazu Abb. 3.1. und Abb. 3.2.).

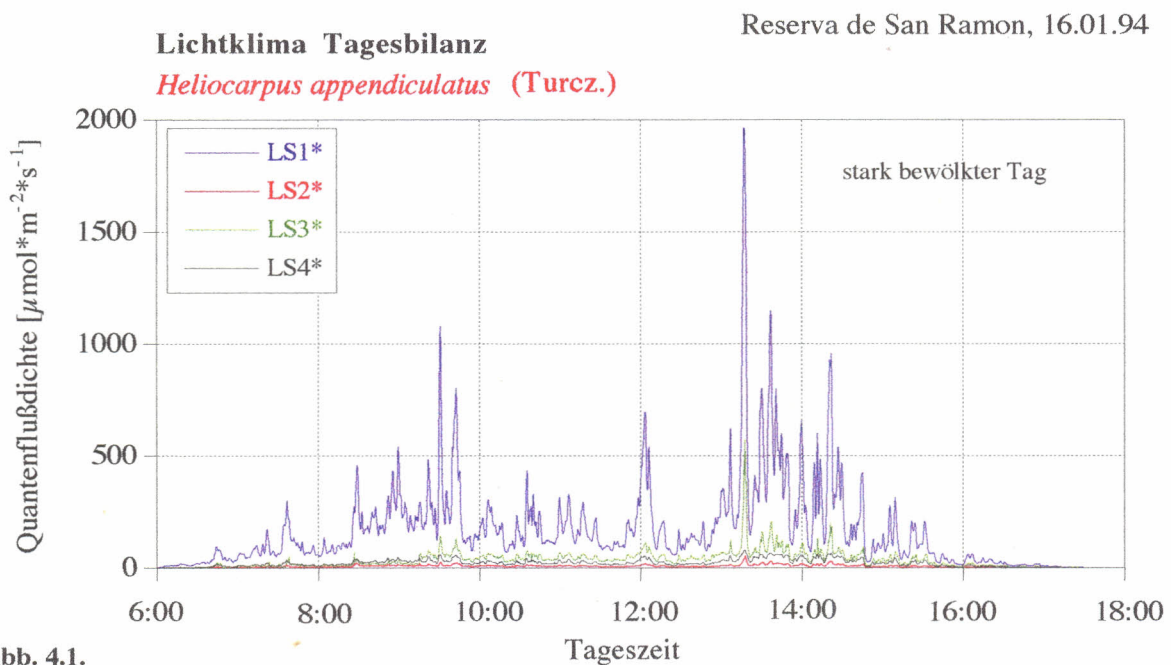
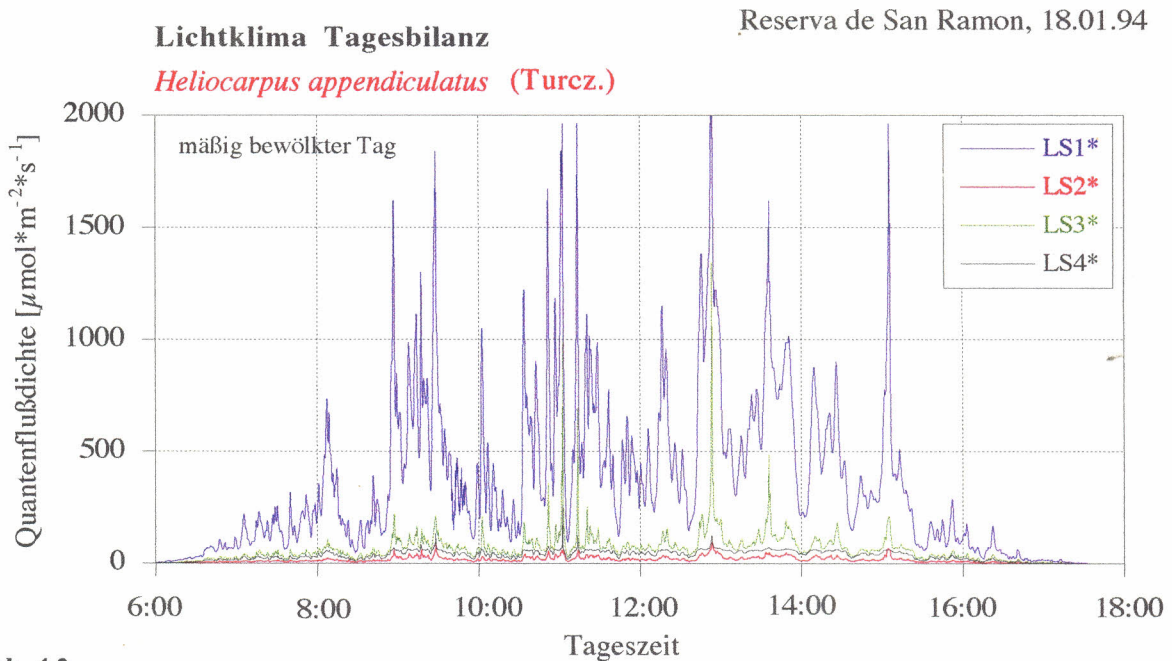


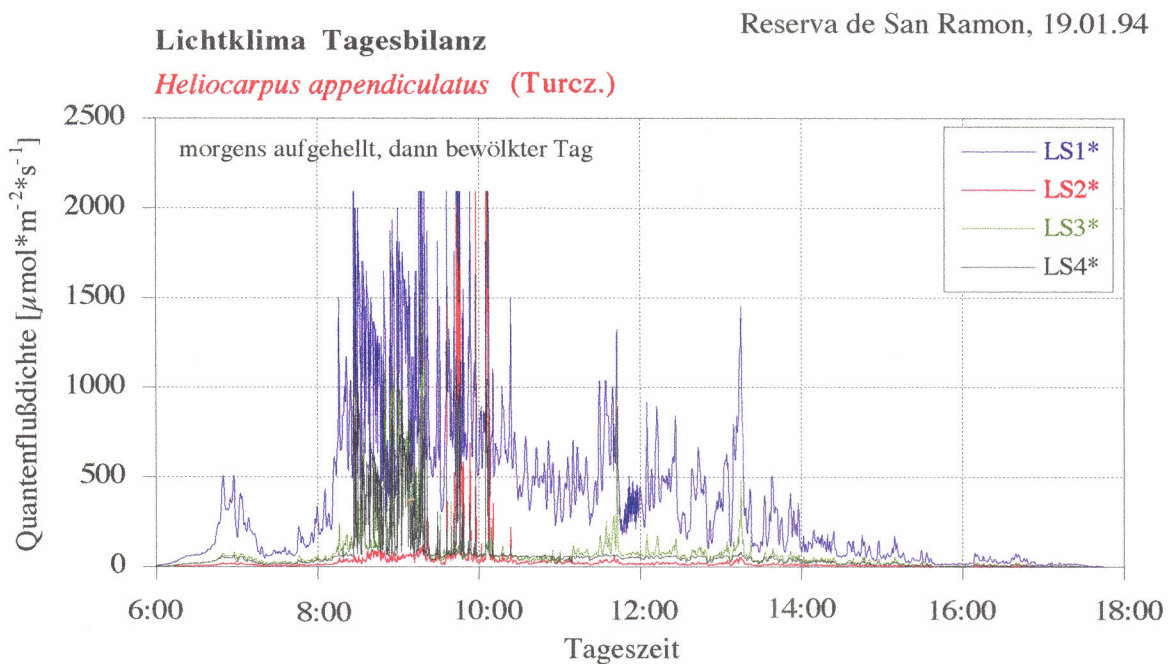
Abb. 4.1.

Die gemessene Quantenflußdichte gibt den Lichteinfall an einem typischen Standort von *H. appendiculatus* im Gebiet der RFSR an einem stark bewölkten Tag wieder.

Die Lichtverhältnisse sind immer im selben Individuum von *H. appendiculatus* gemessen und die Lage der Lichtsensoren an keinem der Meßtage verändert worden. Immer im 10 Sekunden - rhythmus wurden gleichzeitig an allen Sensoren Meßwerte registriert, wobei diese Werte dann über den Meßintervall von 10 s integriert sind.



Die gemessene Quantenflußdichte ist repräsentativ für den Lichteinfall an einem Tag, der zwar bedeckt ist, jedoch mit einer deutlich dünneren Wolkendecke als im Tagesgang aus Abb. 4.1..



Quantenflußdichten an einem Tag mit wechselnden Lichtverhältnissen, mit Aufklarungen am Morgen und zunehmender Bewölkung zum Nachmittag hin.

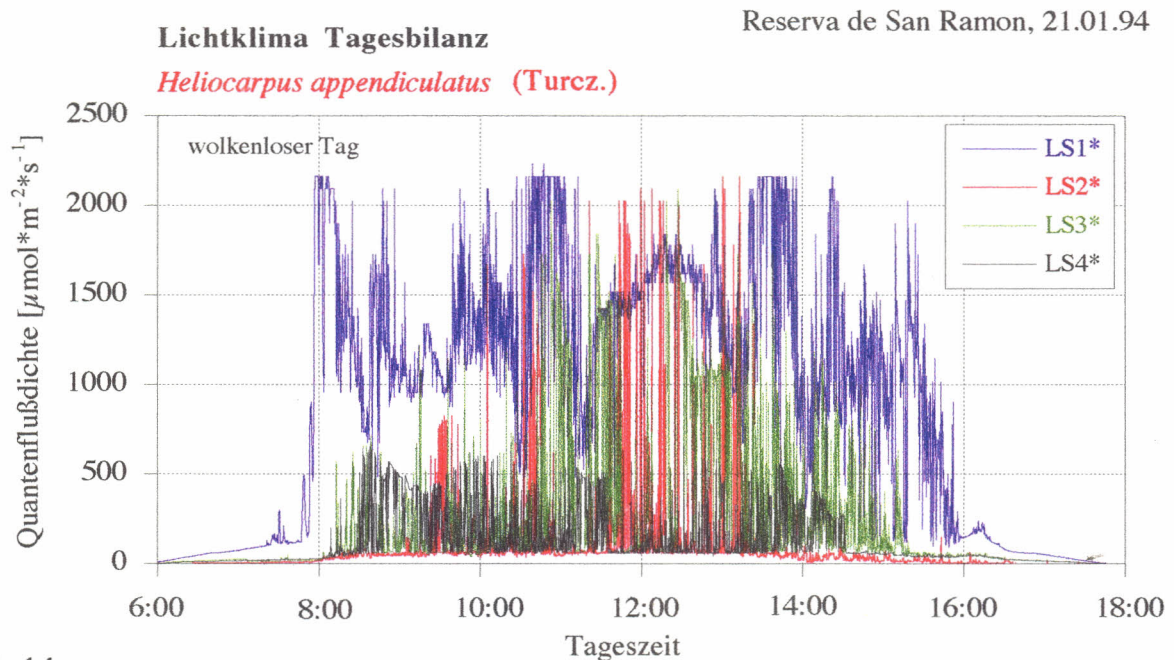


Abb. 4.4.

Registrierte Quantenflußdichten an einem komplett wolkenlosen Tag.

Es zeigt sich deutlich, daß die äußere Kronenschicht (LS 1) mit Abstand am meisten Einstrahlung erhält, was *H. appendiculatus* auch reichlich nutzt; da hier von der Wuchsform her der Hauptanteil seiner Assimilationsfläche exponiert ist.

Daß *H. appendiculatus* im äußeren Kronenbereich auch viel der einfallenden Strahlung absorbiert, zeigt sich an den relativ geringen Quantenflußdichten, die mit LS 3 direkt unterhalb der Krone registriert werden. An den Positionen von LS 3 und LS 4 sind schon wieder höhere Quantenflußdichten zu verzeichnen, da hier mehr seitlich einfallendes Licht durchdringen kann, was direkt unterhalb der Krone nicht möglich ist.

Der unterschiedliche Einfall an Licht an den einzelnen Punkten der Lichtsensoren wird noch deutlicher, wenn man die gesamten Tageslichtmengen an eingegangener Strahlung für jeden Sensor betrachtet (siehe Abb 4.5.). Wie zu erwarten, ist das Verhältnis der von den Lichtsensoren gemessenen Tageslichtmenge immer relativ gleich und unabhängig von der Wetterlage.

Aus Abb. 4.5. läßt sich auch entnehmen, daß die Reduktion des Lichteinfalls an bewölkten Tagen im Gegensatz zu sonnigen Tagen etwa 30-40 % beträgt und gut mit den gemessenen Werten von 30% korreliert, die LERCH (1991) angibt. An sehr stark bewölkten Tagen kann der Lichteinfall, wie aus der Messung vom 16. 01. 94 (siehe Abb. 4.1.) hervorgeht, sogar bis auf etwa 15 % reduziert sein.

Nimmt man LS 1 über der Krone als Referenz für die tatsächliche Gesamteinstrahlung an PAR-Strahlung pro Tag, so stimmen diese Werte recht gut mit Literaturwerten überein. LERCH (1991) gibt als mittlere tägliche Gesamteinstrahlung an PAR-Strahlung für den Monat Januar, an einen Standort 10° nördlicher Breite, $4,7 * 10^{-6} \mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{d}^{-1}$ an. Berechnet man noch die

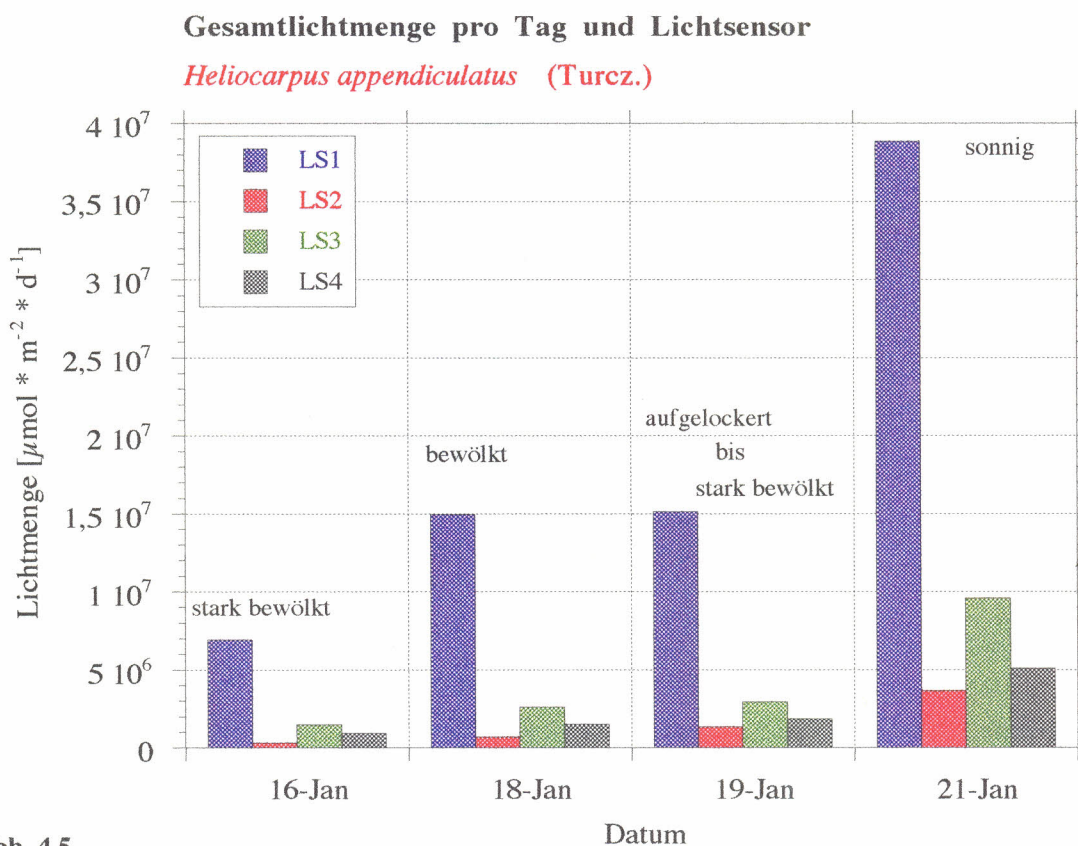


Abb. 4.5.

Darstellung der Lichteinstrahlung pro Lichtsensor und Tag bei verschiedenen Wetterlagen.

Höhenlage des Standortes von etwa 900 m über NN mit ein, gelangt man zu Tageslichtmengen von etwa $7,1 * 10^6 \mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{d}^{-1}$. Der Einfluß der Höhenlage durch dünner werdende Luftschichten auf die Strahlungsintensität ist Tabelle 4.1. zu entnehmen.

Höhe über NN [m]	100	800	1500	2400
Einstrahlung [$\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{d}^{-1}$]	1030	1545	1803	2060

Tab. 4.1.

Mit der Höhe über NN zunehmende Lichteinstrahlung nach LERCH (1991)

Sehr interessant in diesem Zusammenhang sind die von H. Timm im gleichen Zeitraum an der Reserva de San Ramon durchgeführten Lichtklimamessungen an einem typischen Standort der Klimaxart *S. petenensis* (siehe hierzu auch Abb. 3.1). Unter Verwendung der gleichen Klima-meßanlage sind von ihm, ebenfalls bei verschiedenen Wetterlagen, Tagesgänge an Lichteinstrahlung im Unterwuchsstandort von *S. petenensis* gemessen worden.

Für den direkten Vergleich der Lichtbedingungen zwischen Standorten einer Klimax- und einer

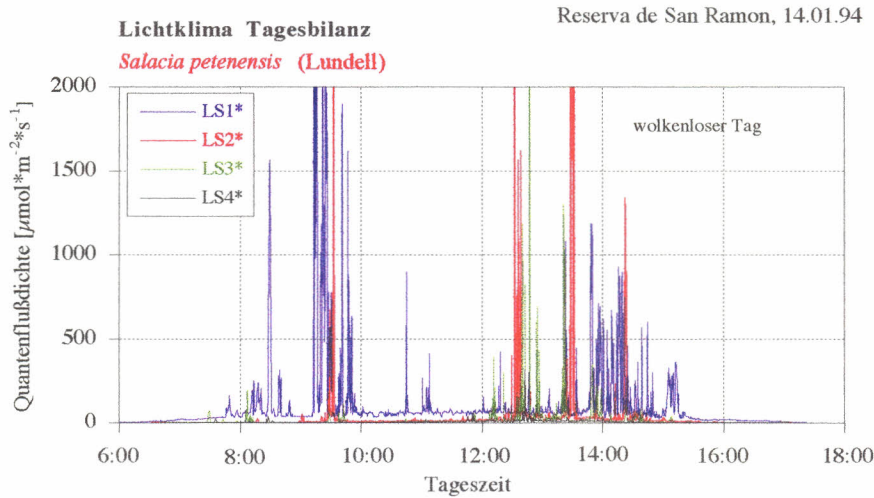


Abb. 4.6.

Registrierte Quantenflußdichte an einem wolkenlosen Tag am Unterwuchsstandort (nach TIMM 1994).

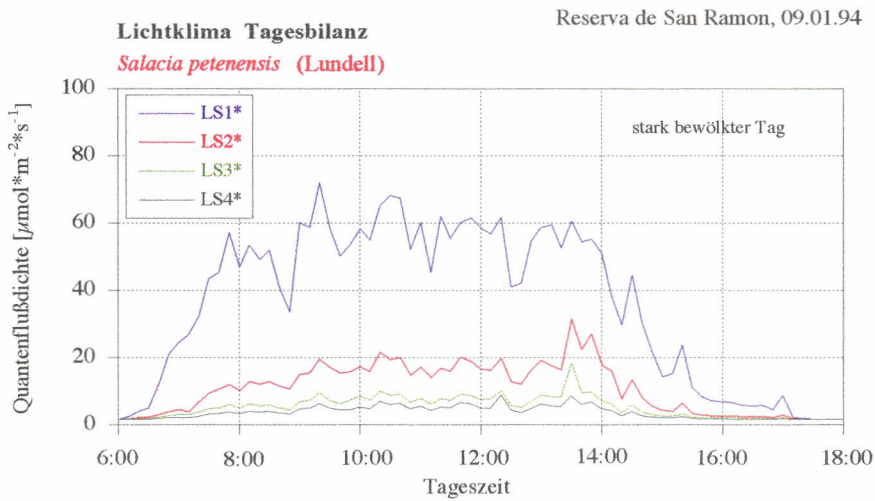


Abb. 4.7.

Registrierte Quantenflußdichte an einem bewölkten Tag am Unterwuchsstandort (nach TIMM 1994).

Pionierart sind hier in Abb. 4.6 und Abb. 4.7. die typischen Lichtverhältnisse an einem sonnigen und einem bewölkten Tag wiedergegeben. An einem sonnigen Tag am Standort der Klimaxart beträgt der Lichteinfall pro Tag etwa 10 % von dem am Pionierstandort (Vergleich der jeweils von LS 1 gemessenen Tageslichtmenge). Im unteren Kronenbereich (Vergleich der jeweils von LS 4 gemessenen Tageslichtmenge) eines Individuums von *S. petenensis* am Unterwuchsstandort beträgt der Lichteinfall gar nur etwa 3-4 % von dem, was im unteren Kronenbereich in einem Gap ein *H. appendiculatus* Individuum pro Tag an Licht erhält.

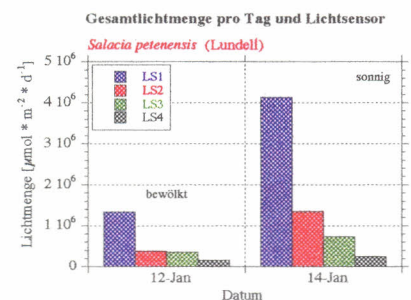


Abb. 4.8.

Tägliche Gesamteinstrahlung an einem Unterwuchsstandort (nach TIMM 1994).

Dieses Verhältnis läßt sich auch auf Tage mit Bewölkung übertragen, und es ist ganz eindeutig ein extremer Abfall der Lichteinstrahlung

entlang dem in Abb. 3.1. abgebildeten Transekt vom typischen Pionierstandort zu einem Standort im Unterwuchs festzustellen. Es muß jedoch betont werden, daß dies eine Aussage über die einfallenden Quantenflußdichten ist, jedoch nicht unbedingt über die Qualität dieses Lichtes.

Mit einer gemessenen Photonenflußdichte läßt sich noch keine genaue Aussage darüber treffen, welche Photosyntheserate mit ihr erreicht werden kann, denn jede Wellenlänge aus dem PAR-Bereich leistet einen anderen Beitrag dazu. Eine Aussage über Photosyntheseraten wird dann erfolgen, wenn die Ergebnisse der Blattgaswechselfmessungen besprochen werden, wo die CO_2 -Assimilation bei den jeweiligen Lichtverhältnissen am natürlichen Standort direkt gemessen wurde.

Die von den Lichtsensoren registrierten Quantenflußdichten sind je nach ihrer Position von unterschiedlicher Qualität. Zur Qualität dieser Quantenflußdichte kann man allgemein sagen, daß die Lichtverhältnisse innerhalb eines Waldes komplex sind und sich aus vier Komponenten zusammensetzen: Himmelslicht kann durch Öffnungen im Blätterdach einstrahlen, direktes Sonnenlicht in Form einzelner Sonnenflecken (allg. spricht man von Lichtflecken) den Waldboden erreichen; hinzu kommt durch Blätter fallendes Licht und Licht, das von Blättern, Stämmen und anderen Oberflächen reflektiert wird.

Alle Lichtsensoren, die von Blattschichten überdeckt sind (siehe Abb. 3.1. und Abb. 3.2.), können Quantenflußdichten unterschiedlicher spektraler Zusammensetzung messen. Denn der Anteil an direktem Licht, also Lichtflecken, kann variieren und Licht, das durch Blätter fällt oder von ihnen reflektiert wird, ist mehr oder weniger grünlich, da die zwischen orange und rot liegenden Wellenlängenanteile durch die Photosynthese dieser Blätter absorbiert und verwertet werden.

An dieser Stelle sei die rel. Empfindlichkeit der verwendeten Lichtsensoren erwähnt (siehe Abb. 4.9. nach WALZ 1991). Die Messung der Photonenstromdichte kann nur auf energetischer Basis erfolgen. Da aber die kurzwelligeren Quanten des photosynthetisch aktiven Spektralbereiches um 380 nm beinahe doppelt soviel Energie transportieren wie die langwelligeren um 720 nm, müssen die dafür verwendeten Meßgeräte eine Empfindlichkeitscharakteristik haben, die genau

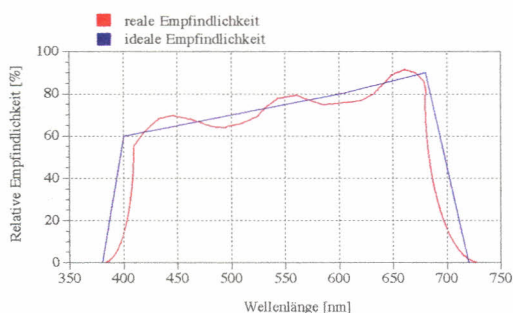


Abb. 4.9.

Relative Empfindlichkeit der verwendeten Lichtsensoren im Vergleich zur Empfindlichkeit eines idealen Lichtsensors (nach WALZ 1990).

diese Unterschiede ausgleicht. Wie aus der Abb. 4.9. zu entnehmen ist, entsprechen die verwendeten Lichtsensoren (rot) in etwa den Anforderungen, die an einen idealen Lichtsensor (blau) gestellt werden.

Die photosynthetische Wirksamkeit der PAR-Strahlung weist, entsprechend der Absorptionsspektren von Chlorophyll a und b, im blauen und roten Spektralbereich je ein Maximum auf und, wie eben ausführlich besprochen, ist mit den hier durchgeführten

Tagesgangmessungen zum Lichtklima zunächst nur die Quantenflußdichte bestimmt worden. Dennoch kann man davon ausgehen, daß die mit dem dynamischen Meßverhalten der Lichtsensoren (siehe Abb.4.9.) im PAR-Bereich gemessenen Quantenflußdichten eine Aussage darüber zulassen, inwieweit die Lichtverhältnisse an einem Standort für die CO₂-Assimilation günstig sind oder nicht; insbesondere dann, wenn so deutliche Differenzen an der täglich einfallenden Lichtmenge gemessen werden, wie an den verschiedenen Standorten von *S. petenensis* und *H. appendiculatus*.

Es ist weiterhin anzunehmen, daß die gemessenen hohen Quantenflußdichten die meiste photosynthetisch nutzbare Energie enthalten. In den dargestellten Tagesbilanzen des Lichtklimas (Abb. 4.1. bis 4.4. und Abb. 4.6. bis 4.7.) treten deutlich erkennbare Lichtflecken mit solch einer

Zeitliche Häufigkeit der Quantenflußdichten an bewölkten Tagen
Helicarpus appendiculatus (Turcz.)

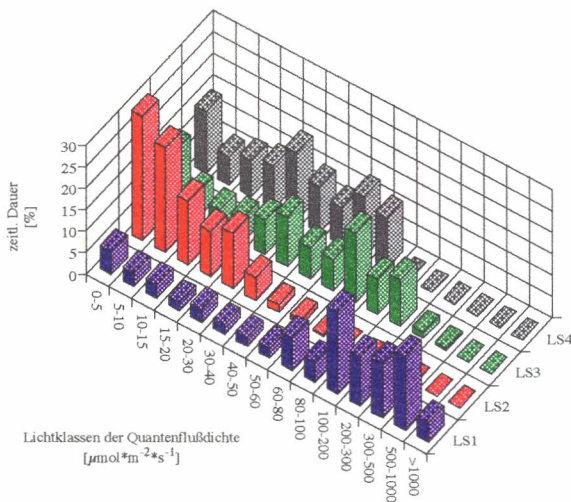


Abb. 4.10.

Zeitliche Häufigkeit der Quantenflußdichten an sonnigen Tagen
Helicarpus appendiculatus (Turcz.)

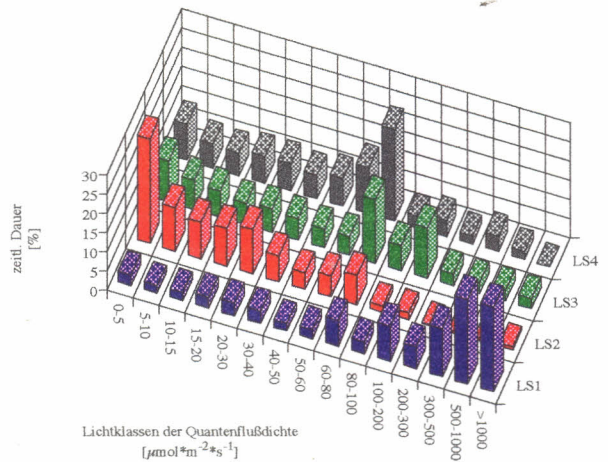


Abb. 4.11.

Beitrag einzelner Quantenflußdichten zur Tagesgesamtllichtmenge an bewölkten Tagen
Helicarpus appendiculatus (Turcz.)

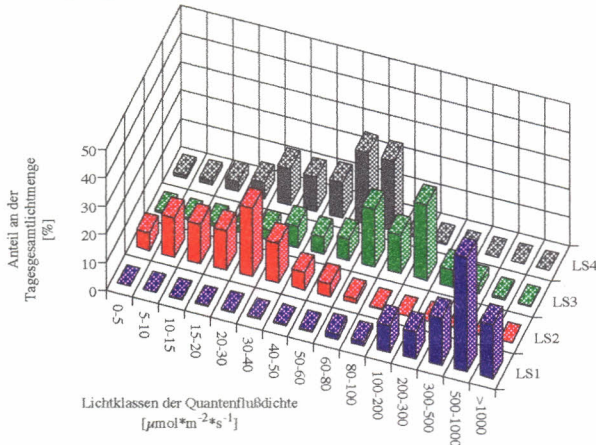


Abb. 4.12.

Beitrag einzelner Quantenflußdichten zur Tagesgesamtllichtmenge an sonnigen Tagen
Helicarpus appendiculatus (Turcz.)

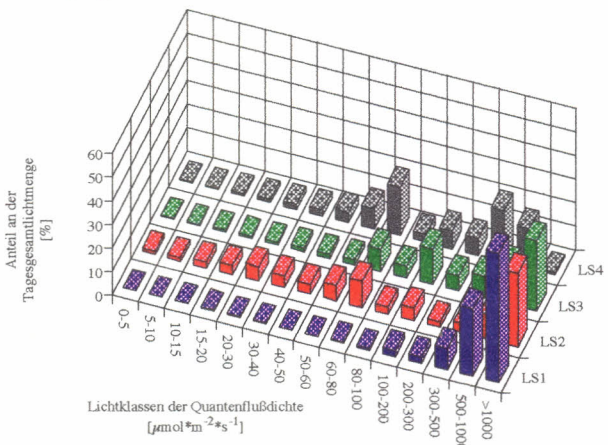


Abb. 4.13.

Zeitliche Häufigkeit, mit der Quantenflußdichten, die hier in einzelne Lichtklassen eingeteilt sind, über einen gesamten Tag hinweg auftreten, dargestellt für bewölkte und sonnige Tage (Abb. 4. 10., Abb. 4.11.). Relativer Beitrag der einzelnen Quantenflußdichte-Klassen an der Tagesgesamtllichtmenge (Abb. 4. 12., Abb. 4.13.).

hohen Quantenflußdichte auf, die nach PEARCY et al. (1985) und CHAZDON & PEARCY (1986a,b) eine ganz besondere Bedeutung für den Kohlenstoffgewinn einer Pflanze besitzen.

Um genauere Aussagen über zeitliche Dauer und quantitativen Anteil solcher Lichtflecken, aber auch über Licht geringerer Quantenflußdichte, zu bekommen, sind, wie in den Abb. 4.10. und Abb. 4.11. zu sehen, die registrierten Quantenflußdichten in Lichtklassen eingeteilt worden, und der Anteil ihrer zeitlichen Dauer pro Tag angegeben. In den Abb. 4.12. und Abb. 4.13. ist dann der tägliche Anteil der einzelnen Lichtklassen an der eingehenden Gesamtlichtmenge aufgezeigt.

Bei der Betrachtung der zeitlichen Häufigkeiten fällt auf, daß am Pionierstandort Licht über einen großen Bereich an Quantenstromdichten einstrahlt, je nach Position des Lichtsensors aber

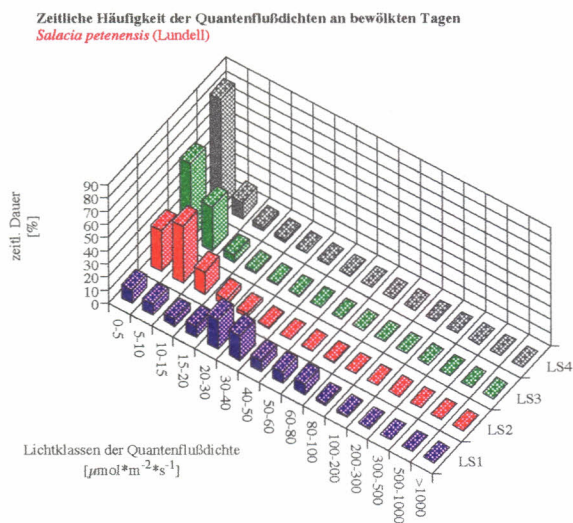


Abb. 4.14.

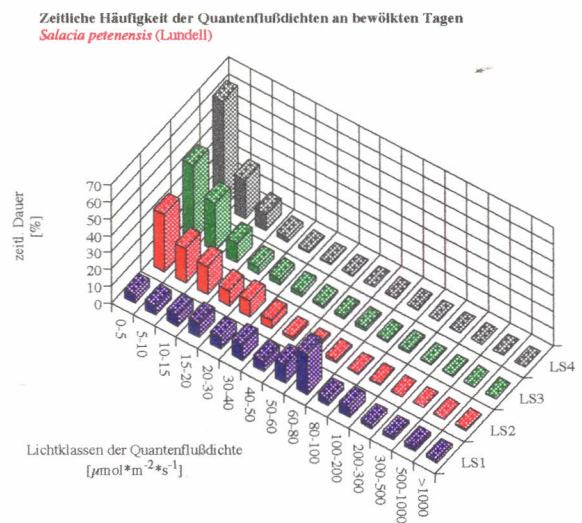


Abb. 4.15.

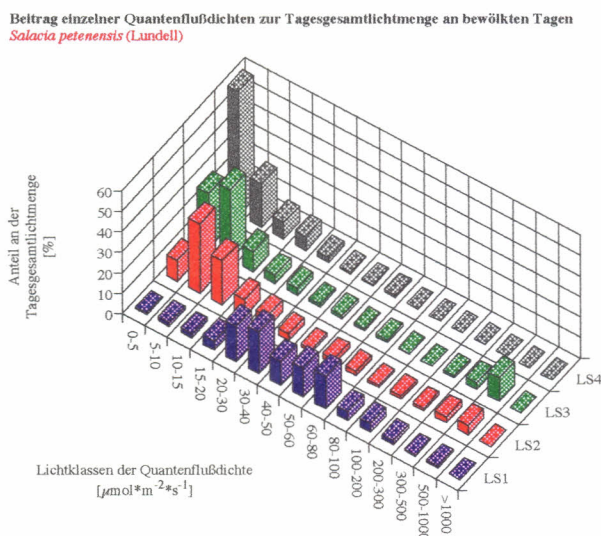


Abb. 4.16.

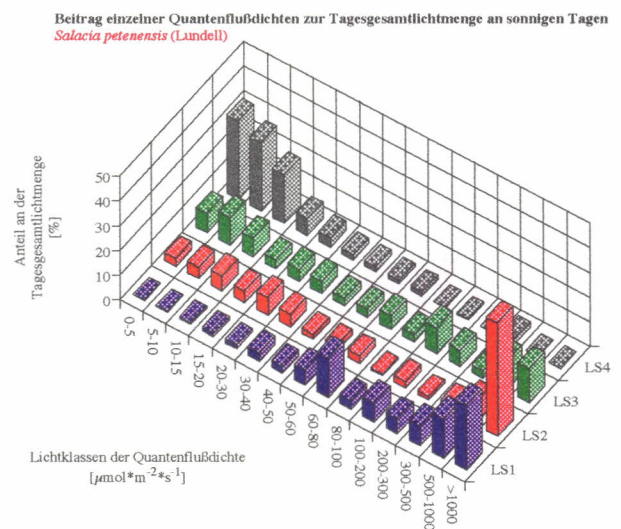


Abb. 4.17.

Anteil an der zeitlichen Häufigkeit der Quantenflußdichten (Abb. 4. 14., Abb. 4.15.) und relativer Beitrag der einzelnen Quantenflußdichte-Klassen an der Tagesgesamtllichtmenge (Abb. 4. 16., Abb. 4.17.) für sonnige und bewölkte Tage am Unterwuchsstandort von *S. petenensis* (nach TIMM 1994).

sowohl hohe (LS 1) als auch mittlere (LS 3 und LS 4) und niedrige (LS 2) Quantenstromdichten besonders häufig sein können (Abb. 4.10. und Abb. 4.11.). Zum Vergleich zeigt die gleiche Darstellung für den Klimaxstandort von *S. petenensis*, daß hier, zeitlich gesehen, ganz dominant niedrigere Lichtwerte auftreten (Abb. 4.14. und Abb. 4.15.).

Am Standort von *H. appendiculatus* wird der größte Teil an eingestrahelter Tageslichtmenge, einheitlich für alle Lichtsensoren, von hohen Lichtspitzen getragen (Abb. 4.12. und Abb. 4.13). Im Schatten des Klimaxstandortes wird ein großer Anteil der eingestrahelten Tageslichtmenge von den eher seltenen Lichtflecken mit hoher Quantenflußdichte verursacht, aber es gibt an diesem Standort auch Bereiche (LS 4), in denen fast ausschließlich Dämmerlicht einstrahlt und zur größten Tageslichtmenge beiträgt (Abb. 4.16. und Abb. 4.17.).

Bei Bewölkung bezieht das Individuum von *H. appendiculatus* immer noch einen großen Anteil der Gesamtlichtmenge pro Tag aus hohen Lichtspitzen, während im Unterwuchs bei Bewölkung fast nur noch Dämmerlicht zur Gesamtlichtmenge beiträgt und auch kaum noch Lichtflecken zu registrieren sind.

Lichtklimamessungen von CHAZDON & FIELD (1984) in La Selva (Costa Rica) bestätigen die wiedergegebene Beschreibung der Lichtverhältnisse sowohl für den Gap-Standort als auch für den Unterwuchsstandort. CHAZDON & FIELD (1984) haben auch Einteilungen in verschiedene Lichtklimaklassen vorgenommen und konnten ebenfalls darstellen, daß in Bestandslücken die einfallende Tageslichtmenge von hohen Lichtspitzen getragen wird, während im Unterwuchs vorrangig Dämmerlicht herrscht.

Da CHAZDON & FIELD (1984) nur in 10 Minutenintervallen die Quantenflußdichte bestimmen konnten und ihre Ergebnisse auch nicht nach Wetterlage differenziert haben, ist der Anteil und die Bedeutung von Lichtflecken weniger gut dokumentiert.

Die Messungen von H. TIMM und mir können jedoch zeigen, daß gerade an bewölkten Tagen die extremen Dämmerlichtverhältnisse im Unterwuchs, im Gegensatz zum Gap-Standort, limitierend für viele Arten sein können. An sonnigen Tagen sind es deutlich die Lichtflecken, die den Großteil der einfallenden Tageslichtmenge im Unterwuchs ausmachen und für viele Pflanzen an diesem Standort essentiell sind. Am Pionierstandort tragen an sonnigen Tagen fast ausschließlich die Lichtspitzen von Quantenflußdichten über $500 \mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ zur eingefallenen Tageslichtmenge bei, was ebenfalls sehr selektiv auf die Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft in einer Bestandslücke wirken kann.

Nicht nur die Aussage der gemachten Lichtklimamessungen, sondern auch die absoluten gemessenen Werte stimmen sehr gut mit Meßergebnissen von PEARCY, RODEN & GAMON (1989) überein. PEARCY, RODEN & GAMON (1989) haben unter Verwendung von Lichtsensoren desselben Herstellers diese Lichtsensoren in vier verschiedenen Höhenlagen eines Gaps postiert: LS 1 über dem Gap, LS 2 und LS 3 in mittleren Höhenlagen und LS 4 im Bodenbereich des Gaps, und, wie ich bei meinen Messungen, ganze Tagesgänge aufgezeichnet.

Obwohl die Lichtverhältnisse an einem Gap komplex sind und von der Fläche, dem Bewuchs

und der geographischen Lage abhängen, bewegen sich die von mir ermittelten Werte der täglichen Gesamteinstrahlungen im selben Größenbereich wie die von PEARCY, RODEN & GAMON (1989) gemessenen Lichtwerte (siehe Abb 4.17.).

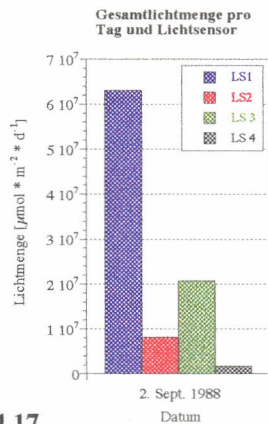


Abb. 4.17.

Lichtklima an einem sonnigen Tag (nach PEARCY, RODEN & GAMON 1989).

PEARCY, RODEN & GAMON (1989) machen bei ihren Untersuchungen noch darauf aufmerksam, daß sich auch die Windverhältnisse auf das Lichtklima auswirken können, da bei stärkerem Wind und die dadurch vermehrte Blattbewegung, eine erhöhte Zahl an Lichtflecken in Bereiche vordringen kann, die von Blättern beschattet sind.

Die Meßergebnisse von H. TIMM (1994) und mir zeigen deutlich die unterschiedlichen Lichtverhältnisse zwischen einem Gap- und einem Unterwuchsstandort auf und weisen darauf hin wie sehr diese auch von verschiedenen Wetterlagen, von sonnigen und bewölkten Tagen, abhängig sind, was besonders durch PEARCY, RODEN & GAMON (1989) bestätigt wird.

Ganz deutlich kann auch das Auftreten von Lichtflecken nachgewiesen werden und der hohe Anteil dieser Lichtspitzen an der täglichen Gesamteinstrahlung. Damit werden Ergebnisse von PEACY (1983) und CHAZDON & FETCHER (1984) bestätigt, die einen Anteil von bis zu 80 % für Lichtflecken an der täglichen Gesamteinstrahlung angeben.

5. Die Lichtabhängigkeit der Photosynthese bei *H. appendiculatus*

5.1. Der Verlauf von Lichtsättigungskurven

Der charakteristische Verlauf der Lichtsättigungskurven ergibt sich aus dem Zusammenspiel mehrerer Faktoren: Bei niedriger Beleuchtungsstärke wird die Geschwindigkeit der Aufnahme von CO_2 überwiegend durch photochemische Umsetzungen bestimmt. Daher steigt die Nettophotosynthese proportional mit dem Lichtangebot, und die Lichtsättigungskurve nimmt zunächst einen linearen Verlauf. Mit zunehmender Einstrahlung wird die CO_2 -Aufnahme jedoch immer mehr durch veränderte Enzymaktivitäten und eine mangelnde CO_2 -Zufuhr begrenzt.

Insbesondere die sich verstärkende Photorespiration bei den C_3 -Pflanzen läßt deren Nettophotosynthesekurve dann nicht weiter ansteigen. Da eine Lichtatmung bei C_4 -Pflanzen praktisch nicht in Erscheinung tritt, kommt es dort unter natürlichen Bedingungen zu keiner Lichtsättigung, und es werden zwei- bis dreimal höhere Nettophotosyntheseraten erreicht.

Grundsätzlich ist das Photosyntheseverhalten der Pflanzen gegenüber wechselnder Beleuchtungsstärke genetisch geprägt, läßt sich aber, wie Untersuchungen von BJÖRKMAN (1973) zeigen, mehr oder weniger stark durch die vorherrschenden Lichtverhältnisse beeinflussen.

Der minimale Lichtgenuß, bei dem eine Pflanze an einem bestimmten Standort noch gedeiht, ist nicht gleich dem Kompensationspunkt (siehe 3.4.), sondern muß zwangsläufig höher liegen. Im Kompensationspunkt wird gerade soviel produziert, wie im Augenblick wieder durch Atmung verbraucht wird; Reserven werden nicht angelegt. Für eine normale Entwicklung muß aber tagsüber soviel produziert werden, daß davon die Betriebsenergie für die Nacht sowie für chlorophyllfreie Pflanzenteile bestritten wird und außerdem genügend Baumaterial für den Pflanzenkörper verfügbar ist. Die Bildung von Blüten und Früchten erfordert dabei zusätzliche Produktionsleistungen.

Nach BAZZAZ & PICKET (1980) und WHITMORE (1989) weisen sukzessional früh auftretende Pflanzen im allgemeinen hohe Lichtkompensationspunkte und hohe Photosyntheseraten auf, während Unterwuchspflanzen sich besonders durch niedrige Kompensationspunkte und Lichtsättigungspunkte charakterisieren.

Die Verhältnisse können komplex sein, wenn man für eine Art eine charakteristische Lichtsättigungskurve erstellen möchte: Je nach Wuchsform und Lichtbedingungen kann eine Pflanze

typische Sonnen- und Schattenblätter ausbilden; dabei können Sonnenblätter nach Versuchen von KOCH und SCHULZE (1971) bei gleicher Lichteinstrahlung unter Umständen mehr als doppelt soviel CO_2 fixieren. BAZZAZ & PICKET (1980) zeigen, daß schnell wachsende, junge Blätter, wie auch in der Seneszenz begriffene Blätter oft höhere Respirationsraten aufweisen.

5.2. Die Lichtsättigungskurve von *H. appendiculatus*

Für die in Abb. 5.1. dargestellte Lichtsättigungskurve wurden mehrere Blätter von *H. appendiculatus* mittlerer Größe und mittleren Alters verwendet. Die Blätter können als Sonnenblätter eingestuft werden; typische Schattenblätter sind aufgrund des Standortes, des hohen Sonnenstandes und der durch die Wuchsform bedingten Exposition der Blätter nicht vorhanden.

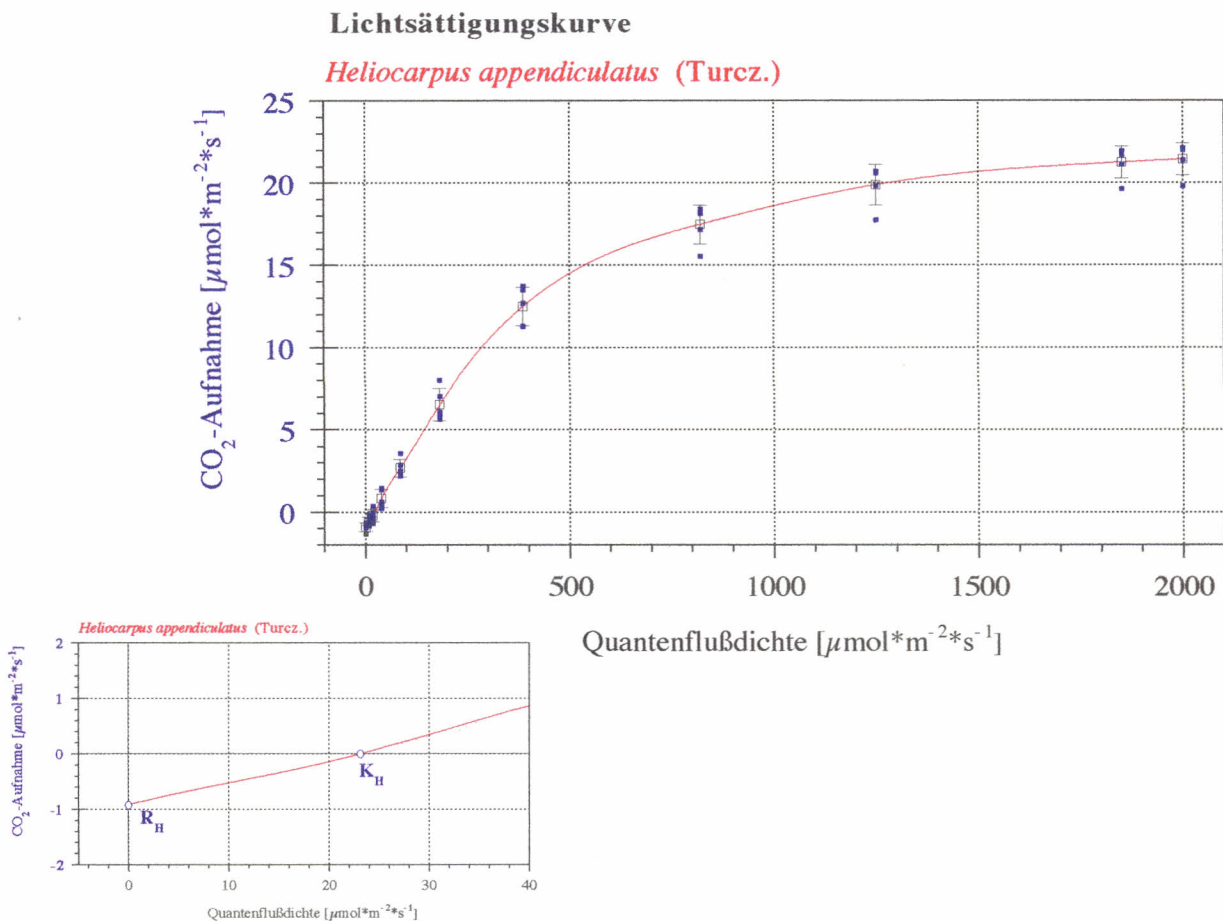


Abb. 5.1.

Lichtsättigungskurve von *H. appendiculatus* mit R_H (Dunkelrespiration) K_H (Lichtkompensationspunkt)

Die ermittelte Dunkelrespirationsrate (R_H) beträgt $-0.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ für die Assimilation von CO_2 , womit bei völliger Dunkelheit die Respiration überwiegt. Der Lichtkompensationspunkt wird dann bei einer Quantenflußdichte von $23 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ erreicht. Bis zu einer

Quantenflußdichte von $250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ steigt die CO_2 -Assimilation linear an, um dann ungefähr bei einer Quantenflußdichte von $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in den Lichtsättigungsbereich zu gelangen, wo maximale CO_2 -Assimilationsraten von $21.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ festgestellt werden konnten.

Der Verlauf der CO_2 -Assimilation von *H. appendiculatus* mit zunehmender Quantenflußdichte kann, verglichen mit Messungen an weiteren Pionierbaumarten, als charakteristisch bezeichnet werden. BAZZAZ & PICKET (1980) haben nach derselben Methode die Lichtabhängigkeit der Photosynthese für *Cercropia peltata* ermittelt und sind zu ganz ähnlichen Meßergebnissen gelangt. Für *Cercropia peltata* wurde eine maximale Photosyntheserate von etwa $15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ bei einer Lichtsättigung von etwa $1400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ gemessen, bei einem Lichtkompensationspunkt von weniger als $50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

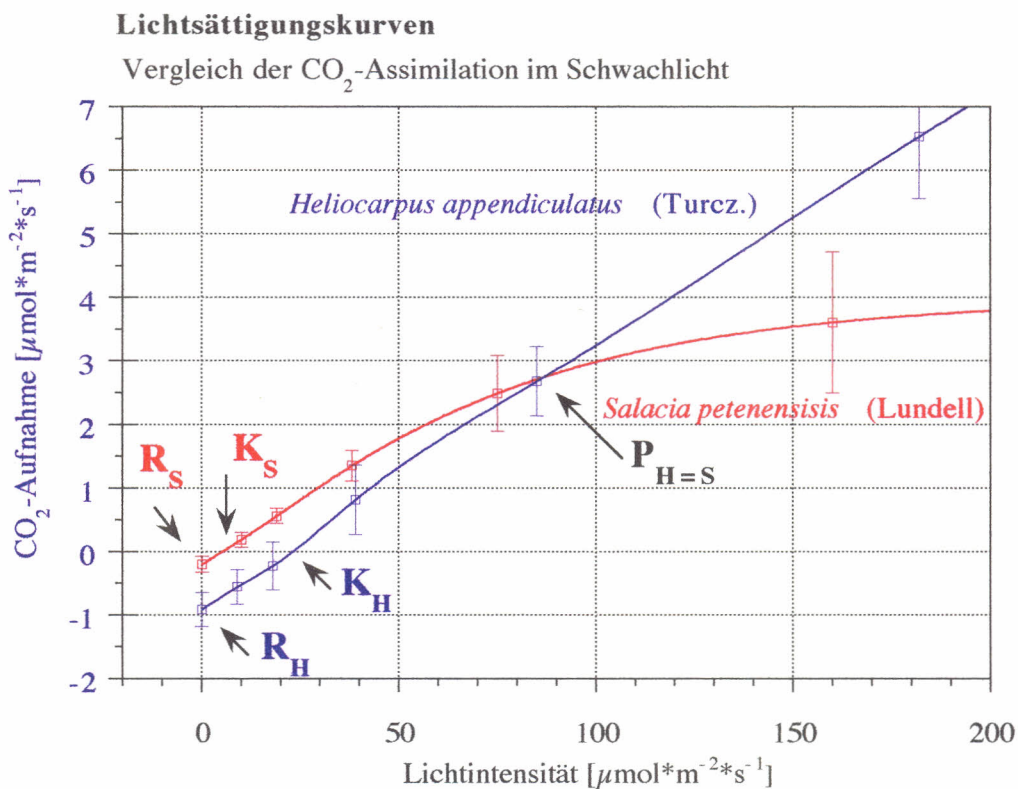


Abb. 5.2.

Vergleich der Lichtsättigungskurven von *H. appendiculatus* und *S. petenensis* im Schwachlichtbereich mit R_H , R_S (Dunkelrespiration) und K_H , K_S (Lichtkompensationspunkt), sowie $P_{H=S}$ (gleiche CO_2 -Assimilation bei gleicher Lichtstärke). Daten zur Lichtsättigungskurve von *S. petenensis* nach TIMM (1994).

Auch OBERBAUER und STRAIN (1984) haben vergleichende Messungen dieser Art mit Pionier- und Klimaxarten durchgeführt und z.B. für den Pionier *Orcroma lapogus* eine maximale CO_2 -Assimilationsrate von $27.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ bei einer sättigenden Quantenstromdichte von über $1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ angegeben.

Sowohl die Messungen von BAZZAZ & PICKET (1980) und OBERBAUER und STRAIN (1984) beziehen vergleichende Messungen mit Unterwuchsarten mit ein, und stellen vor allem

die hohen maximalen CO_2 -Assimilationsraten der Pionierarten heraus. Die maximalen CO_2 -Assimilationsraten von Unterwuchsbaumarten bewegen sich in einem Bereich von etwa 3 bis 5 $\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$. Die erstellte Lichtsättigungskurve von H. TIMM (1994) für die Unterwuchsbaumart *S. petenensis* bestätigt die gemachten Aussagen mit Werten von gemessenen 3,9 $\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ für die maximale CO_2 -Assimilation, bei einer Beleuchtungsstärke im Bereich von 250 $\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$.

Auch ein Vergleich von Kompensationspunkt und Respirationsrate zwischen einer Pionierbaumart und einer Unterwuchsbaumart läßt Anzeichen für die Adaption an die spezifischen Standortbedingungen erkennen. Abb. 5.2. zeigt ausschnittsweise den Schwachlichtbereich der von mir erstellten Lichtsättigungskurve aus Abb 5.1. für *H. appendiculatus*, im Vergleich zu den von H. TIMM (1994) gemessenen Daten für *S. petenensis*.

Es wird deutlich, daß *S. petenensis* im Schwachlichtbereich bis 87 $\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ in der Lage ist, mehr CO_2 , zu assimilieren als *H. appendiculatus* bei gleicher Lichtstärke. Bei einfallenden Quantenstromdichten von über 87 $\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ wird dann von *H. appendiculatus* zunehmend mehr CO_2 assimiliert als von *S. petenensis*, da dort die Assimilationsrate immer noch linear mit der zunehmenden Beleuchtungsstärke ansteigt, während die Unterwuchsbaumart schon in den Lichtsättigungsbereich übergeht.

5.3. Lichtsättigungskurve und Lichtklima

In Kapitel 4 sind die Lichtverhältnisse am Standort von *H. appendiculatus* dargestellt. Unter Kenntnis der Lichtsättigungskurve (Abb. 5.1. und Abb. 5.2), wird nun das Lichtklima in einem Modellansatz differenzierter dargestellt und mit dem am Unterwuchsstandort von *S. petenensis* verglichen.

Dazu werden für Gap- und Unterwuchsstandort drei Lichtklimazonen festgelegt: Einmal über der Krone, dann der obere Bereich in der Krone und der untere Kronenbereich. Mit den vorhandenen Lichtklimadaten wird nun beschrieben, wieviel Prozent der täglich einstrahlenden Gesamtlichtmenge in der jeweiligen Lichtklimazone über oder unter 23 $\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$, dem Lichtkompensationspunkt von *H. appendiculatus*, liegen.

Außerdem wird der Anteil an der täglichen Gesamteinstrahlung dargestellt (der Bereich über 87 $\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$), der für die CO_2 -Fixierung von *H. appendiculatus* besser genutzt werden kann als von *S. petenensis*.

Abb. 5.3. und Abb. 5.4. stellen die Situation für *H. appendiculatus* am Pionierstandort dar und es ist zu erkennen, daß selbst an bewölkten Tagen ausreichend Licht für eine positive Kohlenstoffbilanz der Blätter zur Verfügung steht (die Anteile grün und blau). Es müssen hier vor allem die beiden rechten „Kuchen“ der Abbildungen betrachtet werden, da LS 2 die Lichtverhältnisse in einem Bereich wiedergibt, in dem *H. appendiculatus* so gut wie keine Blattfläche

Anteil der drei Lichtkategorien gemäß der Lichtsättigungskurve an einem sonnigen Tag am "Gap"-Standort

Heliocarpus appendiculatus (Turcz.)

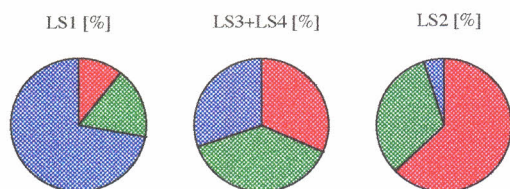


Abb. 5.3.

Anteil der drei Lichtkategorien gemäß der Lichtsättigungskurve an einem bewölkten Tag am "Gap"-Standort

Heliocarpus appendiculatus (Turcz.)

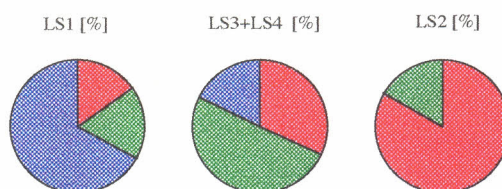


Abb. 5.4.

Anteil der drei Lichtkategorien gemäß der Lichtsättigungskurve an einem sonnigen Tag am Unterwuchs-Standort

Heliocarpus appendiculatus (Turcz.)

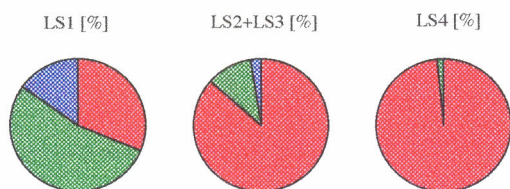


Abb. 5.5.

Anteil der drei Lichtkategorien gemäß der Lichtsättigungskurve an einem bewölkten Tag am Unterwuchs-Standort

Heliocarpus appendiculatus (Turcz.)

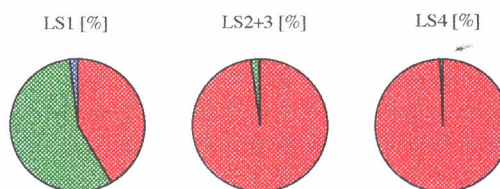


Abb. 5.6.

Anteil der drei Lichtkategorien gemäß der Lichtsättigungskurve an sonnigen und bewölkten Tagen am "Gap"-Standort

Heliocarpus appendiculatus (Turcz.)

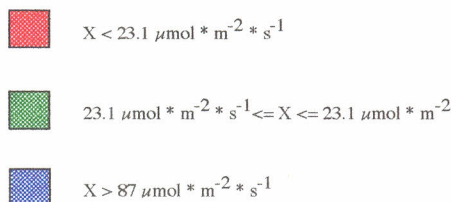
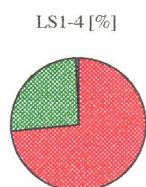


Abb. 5.7.

Einteilung des Lichtklimas in Lichtkategorien gemäß der dargestellten Lichtsättigungskurven (siehe Abb. 5.2.), $K_H = 23 \mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$, $P_{H=S} = 87 \mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ und Darstellung des Anteils jeder Lichtkategorie an der täglichen Gesamteinstrahlung über der Krone (LS 1), im oberen Bereich der Krone (LS 2 bei *H. appendiculatus* sowie LS 2 + LS 3 bei *S. petenensis*) und im unteren Kronenbereich (LS 3 + LS 4 bei *H. appendiculatus* sowie LS 4 bei *S. petenensis*). Lichtklimadaten für den Unterwuchsstandort nach TIMM (1994).

zur Assimilation exponiert hat. Auch ist leicht erkennbar, daß die *H. appendiculatus*-Blätter in den Bereichen, die von den Lichtsensoren LS 1, LS3 und LS 4 erfaßt werden, in punkto CO₂-Assimilation einem Unterwuchs-Blatt von *S. petenensis* überlegen sind.

Abb. 5.5. und Abb. 5.6. zeigen die Situation am Unterwuchsstandort. Es zeigt sich, daß das Blatt des Pioniers dort lange Zeit des Tages (roter Bereich) hungern müßte, vor allem an bewölkten Tagen. Die Schwachlichtbereiche (rote und grüne Bereiche) überwiegen ganz klar an diesem Standort und die Möglichkeiten zur CO₂-Assimilation stellen sich für *S. petenensis* im Vergleich zu *H. appendiculatus* wesentlich günstiger dar.

An einem zweiten Standort im Unterwuchs sind Lichtwerte nach TIMM (1994) über bewölkte und sonnige Tage hinweg aufgezeichnet (LS 1 bis LS 4, in Abb.5.5). Auch hier würden die Blätter von *H. appendiculatus* zweidrittel eines idealisierten 12-Studentages im Hungerzustand verbringen und eigentlich nie Licht von sättigender Quantenflußdichte erhalten.

Mit den bis jetzt erstellten Daten können nun Tagesbilanzen für die CO₂-Assimilation hochgerechnet werden (Abb 5.8. bis 5.11.). Es zeigt sich, daß *H. appendiculatus* am eigenen Standort gut mit Kohlenstoff versorgt ist (Abb. 5.8.), am Unterwuchsstandort (Abb. 5.9.) aber nur im oberen Kronenbereich (siehe auch Abb. 3.1) eine positive Kohlenstoffbilanz hätte.

S. petenensis hingegen weist am eigenen Standort eigentlich, bis auf Bereiche unter der Krone an bewölkten Tagen, unter allen Bedingungen eine positive Kohlenstoffbilanz auf (Abb. 5.10). Unter den verbesserten Lichtverhältnissen in einem Gap kann *S. petenensis* natürlich noch eine bessere CO₂-Ausbeute erzielen (Abb. 5.11), ist aber bei weitem nicht in der Lage an die Raten der CO₂-Fixierung von *H. appendiculatus* heran zu kommen, der hier im oberen Kronenbereich fast das Fünffache pro Tag an CO₂ fixieren kann.

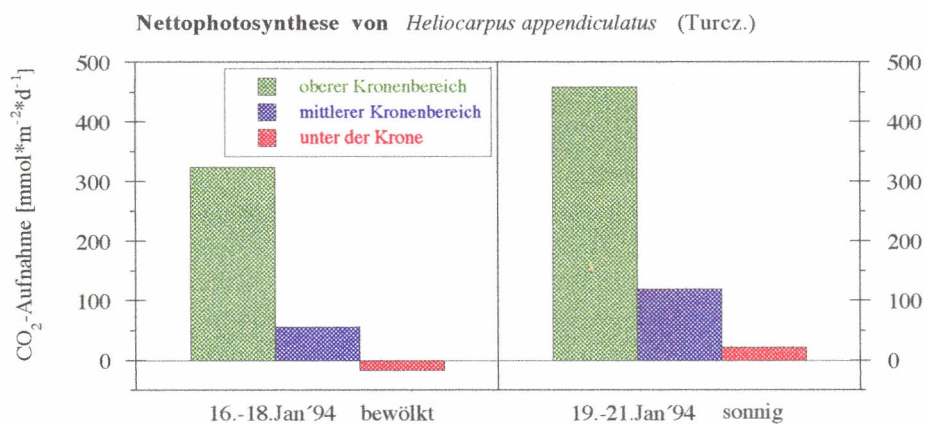


Abb. 5.8.

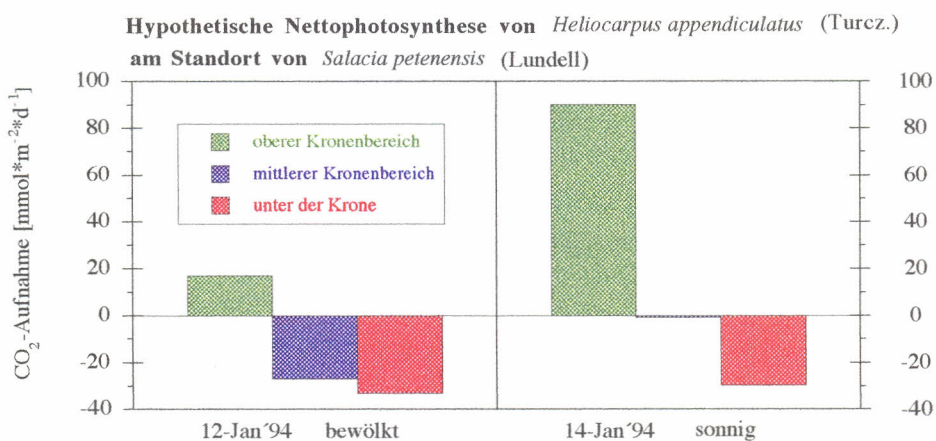


Abb. 5.9.

Hochgerechnete Tagesbilanzen der CO₂-Assimilation von *H. appendiculatus* in drei verschiedenen Breichen der Baumkrone: Abb 5.8. für den Pionierstandort und Abb 5.9. für den Unterwuchsstandort. Lichtklimadaten für den Unterwuchsstandort nach TIMM (1994).

Für die Lichtverhältnisse, die den gemachten Annahmen zugrunde liegen, gilt, daß die hier verwendeten Lichtklimadaten für einen ganz bestimmten Gap- und einen ganz bestimmten Unterwuchsstandort ermittelt worden sind. Die Lichtverhältnisse in einem Gap variieren beispielsweise mit seiner Größe und die im Unterwuchs mit der Dichte des Blätterdaches. Dennoch sind die angenommenen Lichtverhältnisse grundlegend dafür geeignet, einen Gap- oder Unterwuchsstandort lichtklimatisch zu charakterisieren. Dafür spricht auch die gute Übereinstimmung mit anderen Lichtklimabestimmungen, z.B. den in Kapitel 4 dargestellten Lichtklimadaten für einen Gapstandort von PERACY, RODEN & GAMON (1989).

Zu dem verwendeten Photosynthese-Modell für die Bestimmung der CO_2 -Assimilationsraten, muß gesagt werden, daß es sich um einfache „Stady State“-Lichtabhängigkeits-Kurven handelt, die einige Aspekte unberücksichtigt lassen. Zum einen wird das nachweislich vorhandene Adaptionpotential, sowohl von Pionier- als auch von Klimaxbaumarten, an veränderte Lichtbedingungen außer acht gelassen, daß z.B. von PEARCY & SIMS (1994) und BAZZAZ & RICE (1998) beschrieben wurde. Zum anderen sind auch variable Außenbedingungen, wie z.B. die

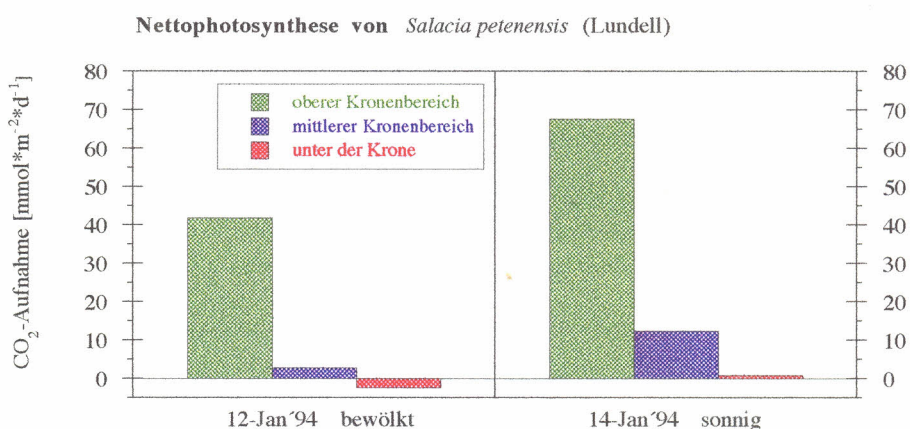


Abb. 5.10.

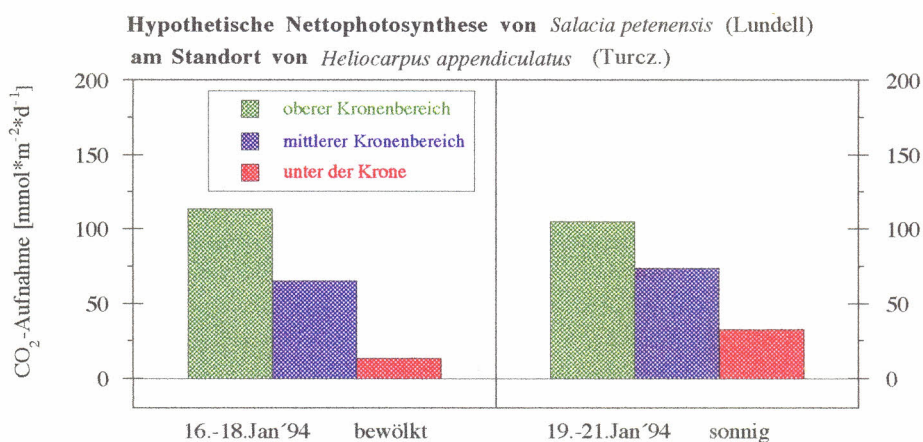


Abb. 5.11.

Hochgerechnete Tagesbilanzen der CO_2 -Assimilation von *S. petenensis* in drei verschiedenen Breichen der Baumkrone: Abb 5.10. für den Unterwuchsstandort und Abb 5.11. für den Pionierstandort. Lichtklimadaten für den Unterwuchsstandort nach TIMM (1994).

Temperatur, die das Gaswechselgeschehen beeinflussen können, nicht miteinbezogen. Normalerweise muß auch der Dynamik des Photosynthese-Apparates und der postilluminativen CO₂-Fixierung nach einem Lichtfleck Rechnung getragen werden. Wie KÜPPERS (1994) ausführt, ist es durchaus denkbar, daß die Geschwindigkeit der Photosynthese-Induktion in einem Lichtfleck bedeutsamer ist als der Lichtkompensationspunkt.

Mit dem vereinfachten Photosynthese-Modell lassen sich demnach nicht unbedingt absolute Werte zur CO₂-Assimilation erstellen, aber es ist gut dazu geeignet abzuschätzen, ob eine bestimmte Art an einem Standort grundsätzlich existenzfähig ist oder nicht.

Für *H. appendiculatus* kann man in dieser hinsicht sagen, daß es sich um eine typische Pionierart handelt, die in einem Gap hohe Assimilationsraten erzielen kann, während ein Unterwuchsstandort wie der hier betrachtete einen ausreichenden Lichtgenuß für den Pionier nicht zuläßt, wenn man, wie schon erwähnt, auch noch bedenkt, daß das durchschnittliche Lichtangebot für die Existenzfähigkeit einer Pflanze immer über dem am Lichtkompensationspunkt liegen muß.

6. Blattgaswechsel von *H. appendiculatus* in Lichtfleckversuchen

6.1. Die Photosynthese unter dynamischen Lichtbedingungen

Die in Kapitel 4 dargestellten Ergebnisse wurden in Kapitel 5 verwendet, um im Zusammenhang mit den erstellten „Steady State“-Lichtsättigungskurven allgemeine Aussagen über die Kohlenstoffbilanz einer Baumart an einem bestimmten Standort zu machen.

Bei diesen Betrachtungen ist bis jetzt die Dynamik der Lichtverhältnisse außer acht gelassen worden. Die Einteilung der Strahlung in Lichtklassen verschiedener Quantenflußdichte berücksichtigt nicht, daß, wie in Kapitel 4 gezeigt werden konnte, gerade der Anteil von Licht mit hoher Quantenflußdichte zum Großteil in Form von Lichtflecken einstrahlt.

PONS & PEARCY (1992) haben bis zu dreimal höhere Raten an CO_2 -Fixierung in einem eine Sekunden andauernden Lichtfleck gemessen, als in einer Sekunde unter Dauerlicht bei „Steady State“-Messungen. Bedenkt man, daß sich nach PEARCY (1983) der Anteil solcher Lichtflecken an der täglich einfallenden Strahlung je nach Standort bis auf 80% erhöhen kann, wird die Bedeutung von Lichtflecken bei der CO_2 -Fixierung deutlich.

Die Photosyntheseantwort eines Blattes auf schnell sich ändernde Quantenflußdichten hängt zum einen vom Induktionszustand des Photosynthese-Apparates (IPA) ab und zum anderen von der Fähigkeit zur Postilluminativen CO_2 -Fixierung (PICF). Der IPA bestimmt die Photosyntheserate die ein Blatt während der Dauer eines Lichtflecks erreichen kann. Die PICF beschreibt, wieviel der in einem Lichtfleck eingefangenen Photonenenergie dafür verwendet werden kann, in einer auf diesen Lichtfleck folgenden Dunkel- oder Schwachlichtphase CO_2 zu fixieren. Diese beiden Komponenten zusammen genommen definieren, wie effizient das Blatt einen Lichtfleck auszunutzen vermag, was demnach als Effizienz der Photosynthese (EP) bezeichnet wird.

6.2. Die Effizienz der Photosynthese

Die Messungen der EP ist nach dem unter 3.5. beschriebenen Versuchsschema durchgeführt worden. Für die hierbei applizierten Dauerlichtphasen und Lichtflecken ist eine Quantenstrom-

dichte von $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ gewählt worden. Dieser Wert ergibt sich aus der ermittelten Lichtsättigungskurve (siehe Abb. 5.1.) und stellt sicher, daß eine Quantenflußdichte im Lichtsättigungsbereich verwendet wird, die am Anfang und Ende jeder Messung eine Vollinduktion des Blattes ermöglicht. Aus den Ergebnissen der Lichtklimamessungen ist zu ersehen, daß auch für die applizierten Lichtflecken eine Quantenflußdichte von $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ gewählt werden kann, da sie mit dieser Intensität auch im natürlichen Tageslicht einstrahlen.

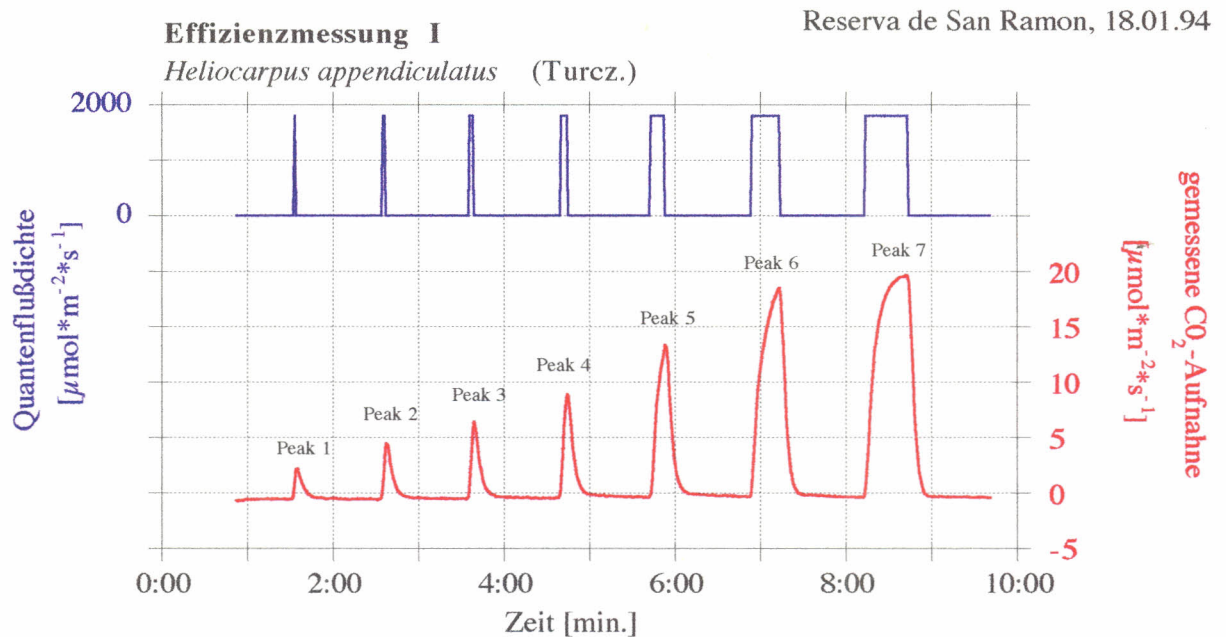


Abb. 6.1.

Effizienzmessung I zur CO_2 -Aufnahme bei *H. appendiculatus* mit zunehmender Lichtflecklänge.

In Abb. 6.2. und Abb. 6.9. ist der Verlauf von zwei Effizienzmessungen wiedergegeben. Oben sind Dauer und Intensität der applizierten Lichtflecken zu erkennen (blau), darunter (rot) die CO_2 -Antwort des Blattes.

Aufgrund der begrenzten Speicherkapazität war die Meßzeit limitiert und ein verkürztes Meßverfahren mußte gewählt werden, bei dem das Blatt nicht vor jeder Lichtfleckapplikation wieder voll induziert wurde. Mögliche Effizienzverluste durch eine Induktionsabnahme in den Dunkelphasen lassen sich über die lineare Abhängigkeit der Effizienz vom Induktionszustand und die Kinetik der Induktionsabnahme mit zunehmender Dunkelphase ermitteln und auf Vollinduktion korrigieren.

In den Abb 6.3. bis Abb 6.8. und den Abb. 6.10 bis 6.16. ist die Photosyntheseantwort auf jeden einzelnen Lichtfleck detailliert dargestellt. Das durch das Volumen des Porometermeßkopfes verzerrte Signal (ausführlich in Abschn. 3.3. diskutiert) ist als CO_2 -Antwort (rot) aufgetragen und durch die Korrekturberechnung (Gl 3.5.) in eine für die Photosynthese typische Antwortkurve (blau) korrigiert.

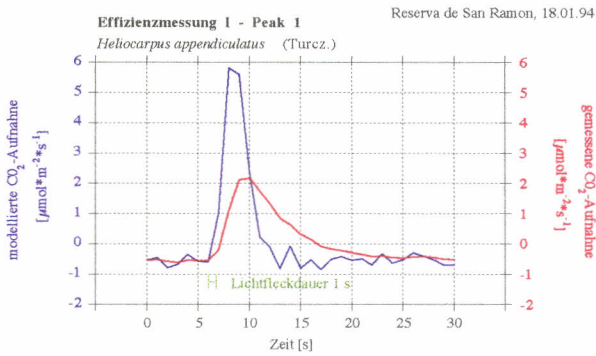


Abb. 6.2.

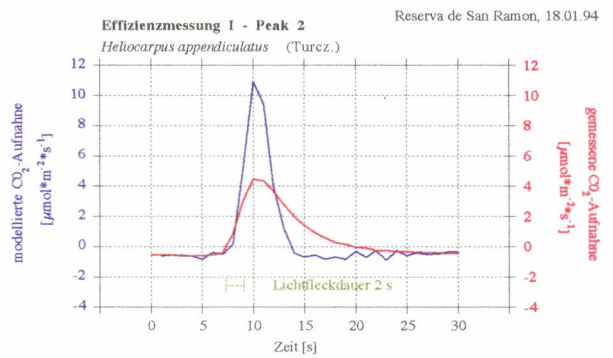


Abb. 6.3.

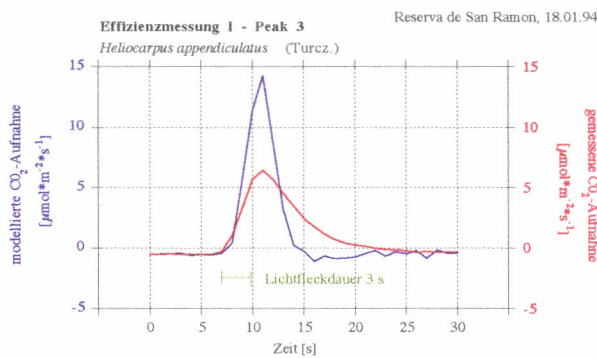


Abb. 6.4.

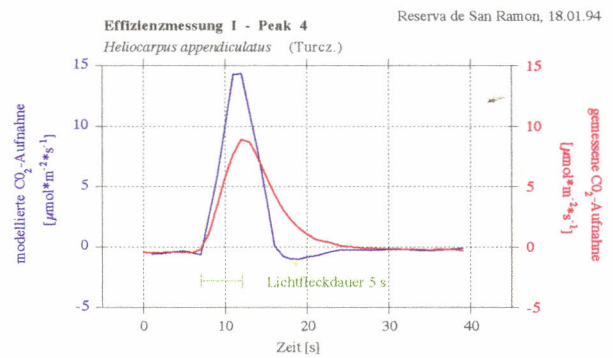


Abb. 6.5.

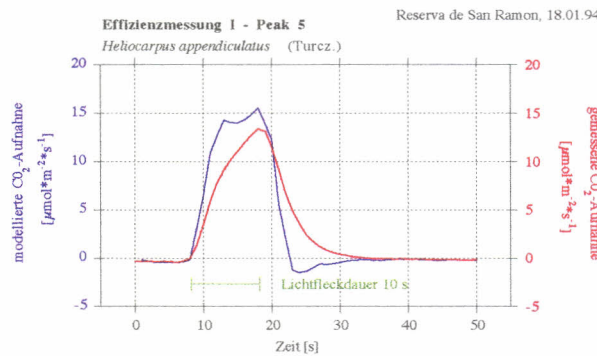


Abb. 6.6.

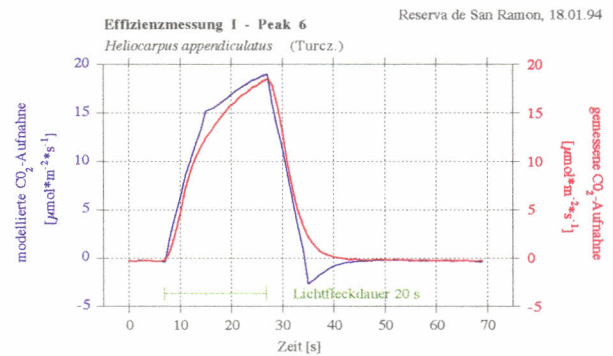


Abb. 6.7.

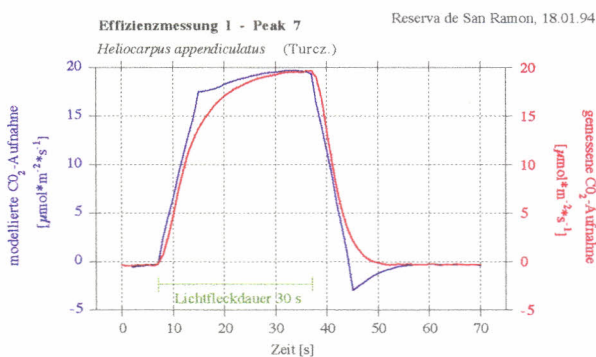


Abb. 6.8.



Effizienzmessung I: Verzerrt gemessene (rot) und korrigierte Signale (CO₂-Assimilation, blau) als Antwort auf Lichtflecken mit Photosynthese-sättigender Quantenflußdichte; bei unterschiedlichen Lichtflecklängen.

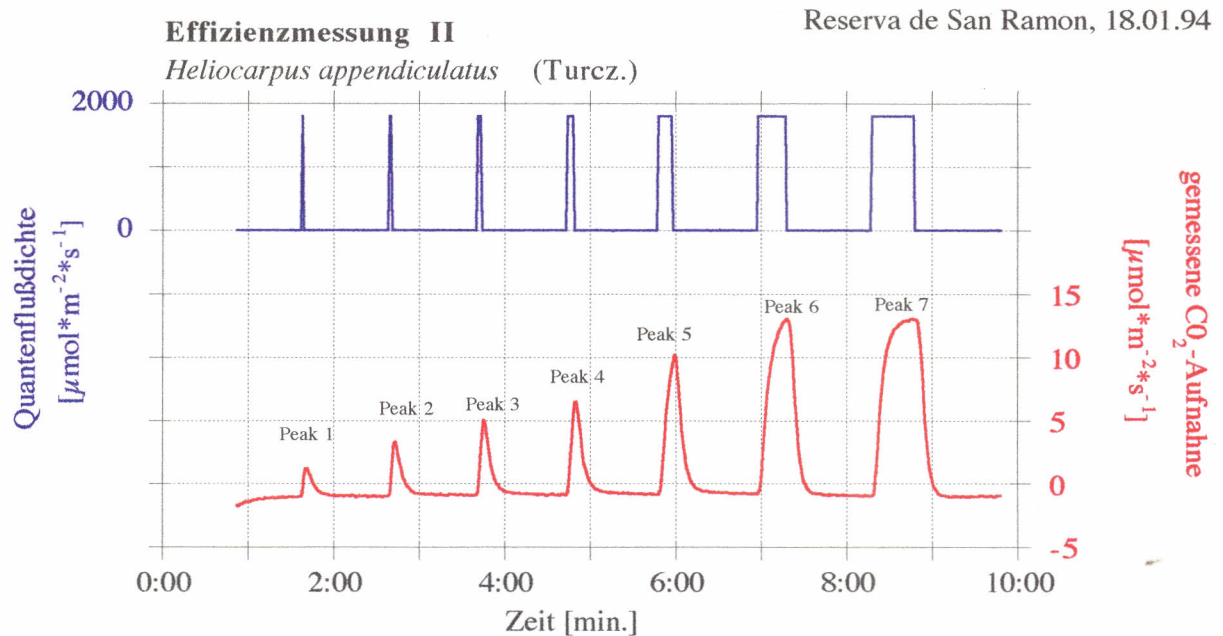


Abb. 6.9.

Effizienzmessung II zur CO_2 -Aufnahme bei *H. appendiculatus* mit zunehmender Lichtflecklänge.

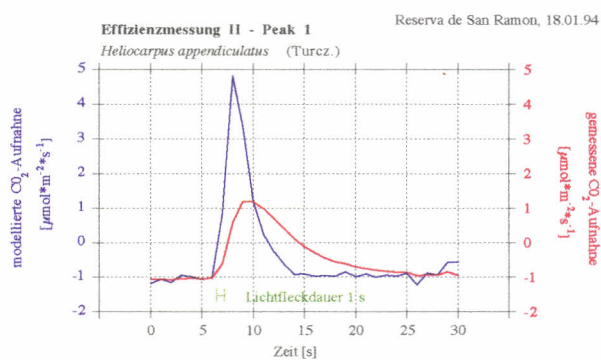


Abb. 6.10.

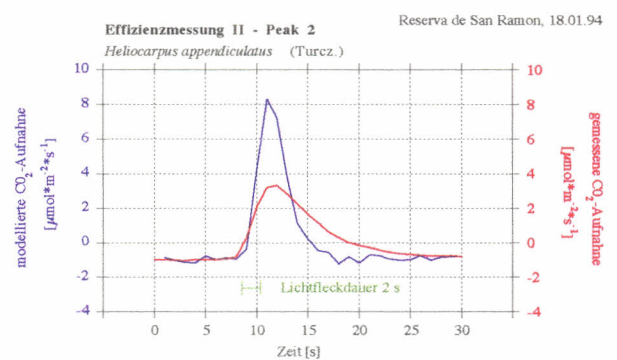


Abb. 6.11.

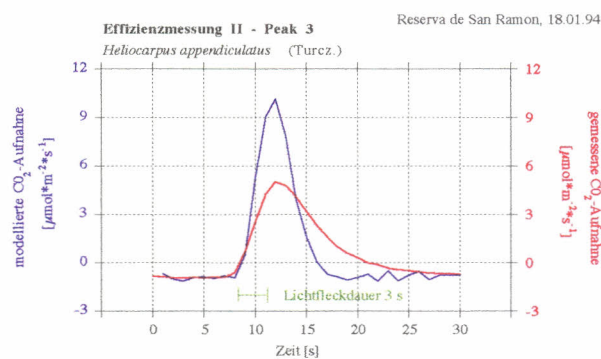


Abb. 6.12.

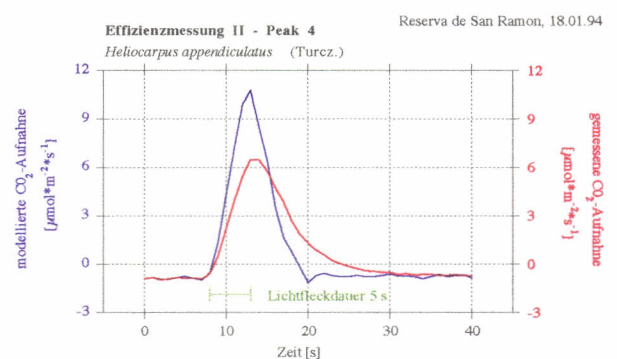


Abb. 6.13.

Effizienzmessung II: Verzerrt gemessene (rot) und korrigierte Signale (CO_2 -Assimilation, blau) als Antwort auf Lichtflecken mit Photosynthese-sättigender Quantenflußdichte; bei unterschiedlichen Lichtflecklängen.

Bei längeren Belichtungsphasen der vollinduzierten Blätter, z.B. bei einem 30 s - Lichtfleck in Abb. 6.16., wird im Lichtfleck ein Plateau **A** und in der folgenden Dunkelphase eine durch die zeitliche Verzögerung der Photorespiration vorübergehend verstärkte CO_2 -Abgabe **B** erkennbar, wobei letztere in der Ursprungsfunktion nicht erkennbar ist (nach KÜPPERS 1994).

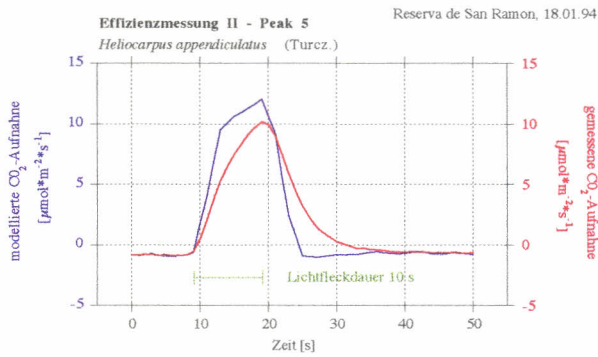


Abb. 6.14.

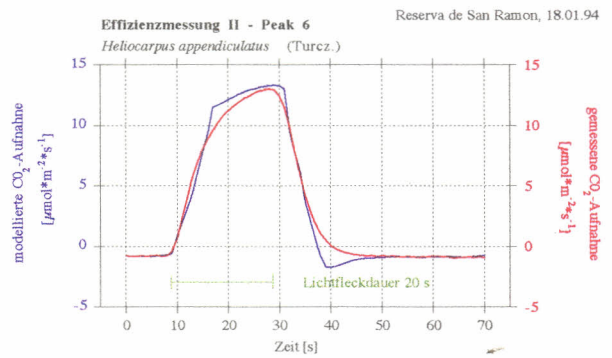


Abb. 6.15.

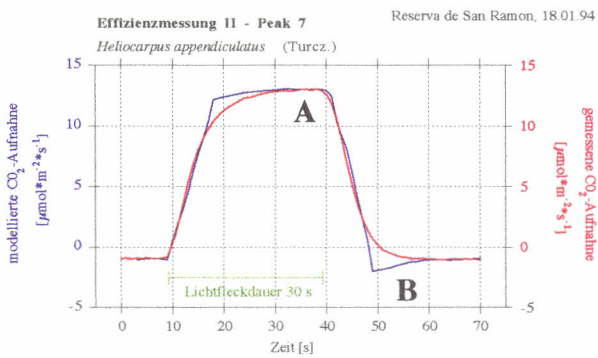


Abb. 6.16.

Forts. Effizienzmessung II: Verzerrt gemessene (rot) und korrigierte Signale (CO_2 -Assimilation, blau) als Antwort auf Lichtflecken mit Photosynthese-sättigender Quantenflußdichte; bei unterschiedlichen Lichtflecklängen.

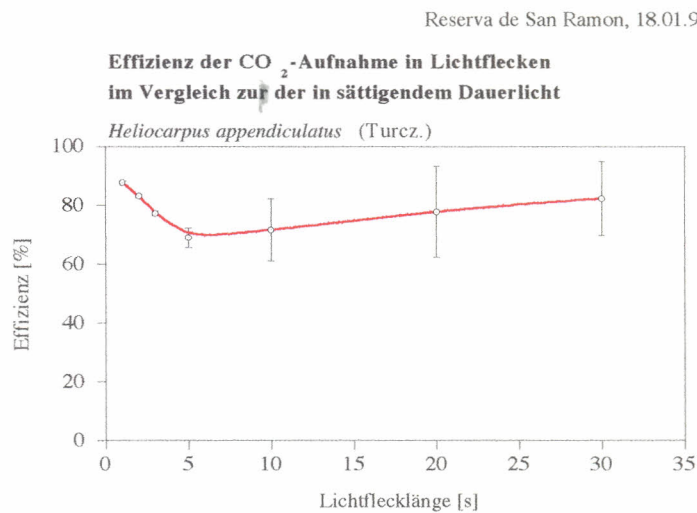


Abb. 6.17.

Effizienz der Photosynthese von *H. appendiculatus* mit zunehmender Lichtflecklänge.

In Abb. 6.17. ist aufgetragen, wie sich die EP gegenüber zunehmender Lichtflecklänge verhält, und es wird deutlich, daß *H. appendiculatus* kein signifikant geändertes Verhalten in der EP gegenüber zeitlich unterschiedlichen Belichtungsphasen zeigt.

Betrachtet man dagegen die von TIMM (1994) nach dem gleichen Meßprinzip ermittelte EP von *S. petenensis* (Abb. 6.18.), so läßt sich eine deutliche Anpassung der Klimaxart feststellen. In kurzen Lichtflecken von einer Sekunde kann *S. petenensis* eine EP von über 250 % erreichen, während *H. appendiculatus* nicht einmal im Sekundenlichtfleck eine EP von 100 % erreicht.

Die Schwachlichtbedingungen für *S. petenensis* im Unterwuchs scheinen eine hohe EP zu fordern, wie die Effizienzmessung von TIMM (1994) zeigt, während für *H. appendiculatus* eine solche Anpassung aufgrund des Lichtklimas nicht erforderlich scheint.

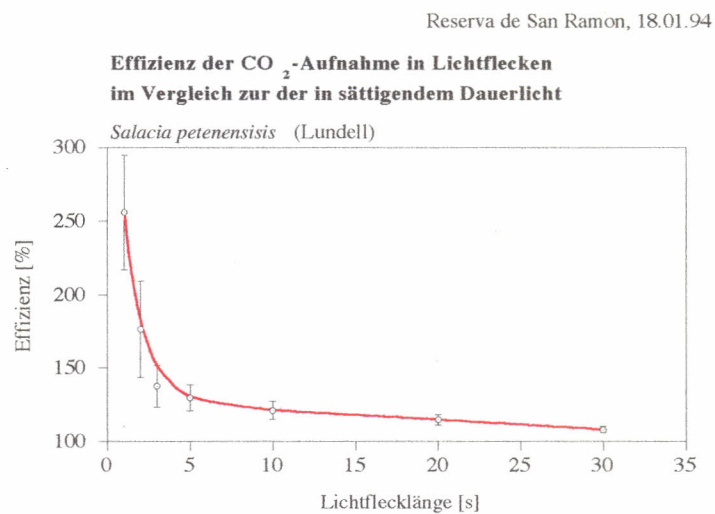


Abb. 6.18.

Effizienz der Photosynthese von *S. petenensis* mit zunehmender Lichtflecklänge, nach TIMM (1994).

6.3. Die Induktion des Photosynthese - Apparates

In den Meßreihen zur IPA sind, aus den in Abschn. 6.2. dargelegten Gründen, ebenfalls Quantenflußdichten von $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ für die Dauerbelichtung und 30 Sekunden Dauer für einen Lichtfleck gewählt worden.

Ausgehend von einem vollinduzierten Zustand sind in Abb. 6.19 und Abb. 6.28. zwei Messungen dargestellt, aus denen die Abnahmekinetik der Induktion im Überblick zu erkennen ist. Oben ist jeweils die Quantenflußdichte (blau) aufgetragen; daraus wird der Zeitpunkt und die Intensität der Lichtfleckapplikation sowie die Dauer der Dunkelphase ersichtlich. In den Abb. 6.20. bis 6.27. und den Abb. 6.29. bis 6.36. ist dann ausschnittsweise die CO₂-Fixierung als Antwort auf jeden 30 s - Lichtfleck, nach den immer länger werden Dunkelphasen, gezeigt.

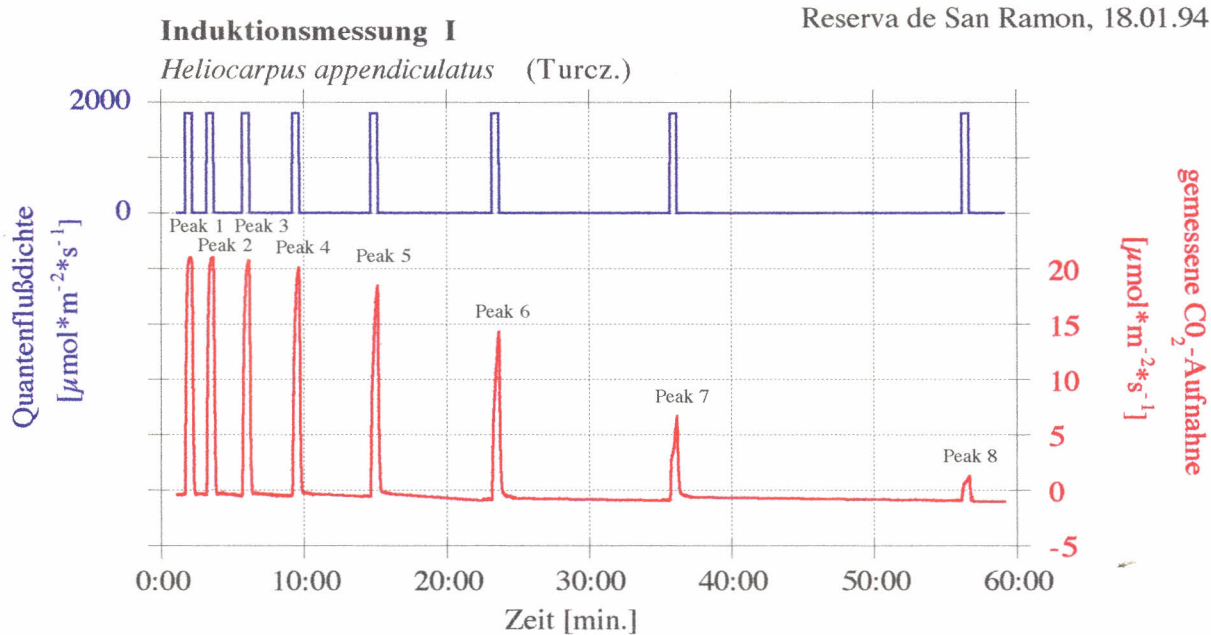


Abb. 6.19.

Induktion des Photosynthese - Apparates von *H. appendiculatus* nach immer länger werdenden Dunkelphasen.

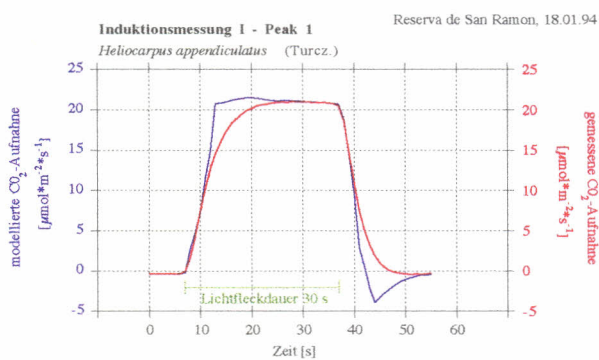


Abb. 6.20.

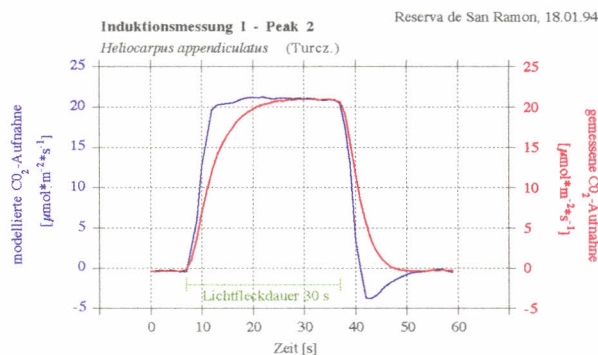


Abb. 6.21.

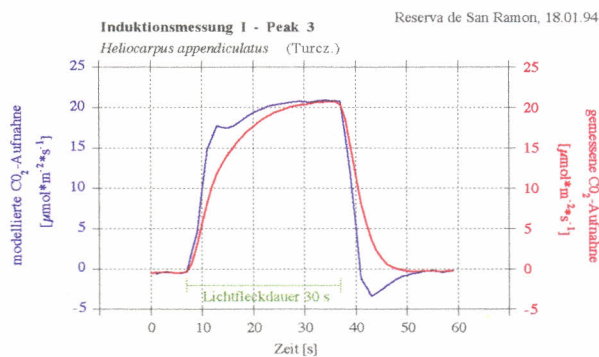


Abb. 6.22.

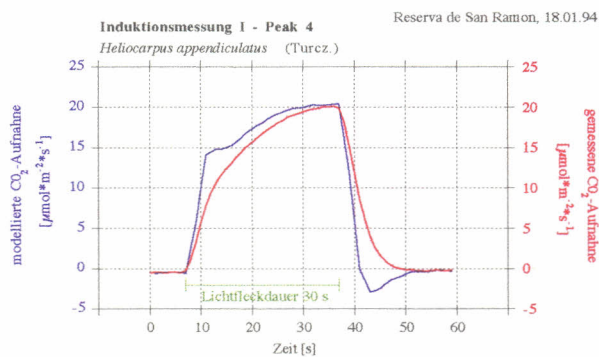


Abb. 6.23.

Induktionsmessung I: Verzerrt gemessene (rot) und korrigierte Signale (CO_2 -Assimilation, blau) als Antwort auf 30 s-Lichtflecke mit Photosynthese-sättigender Quantenflußdichte; nach immer länger werdenden Dunkelphasen.

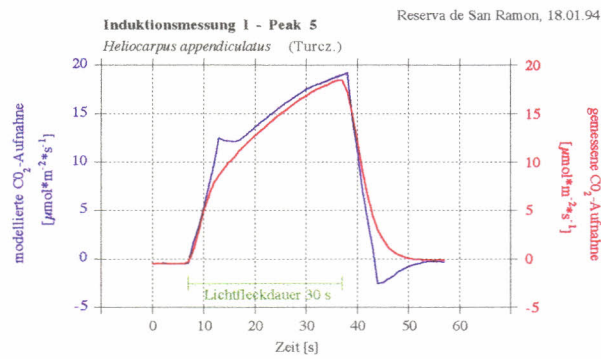


Abb. 6.24.

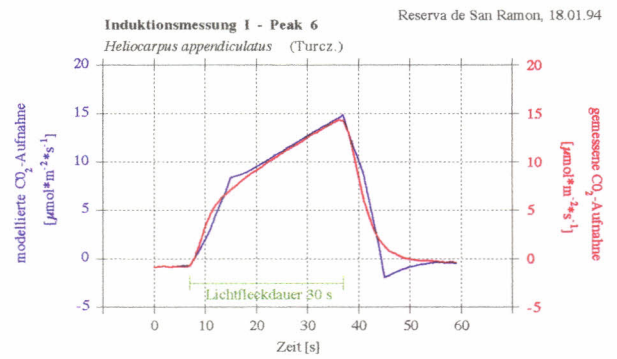


Abb. 6.25.

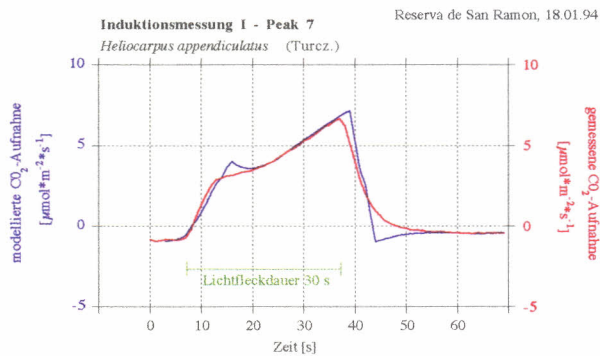


Abb. 6.26.

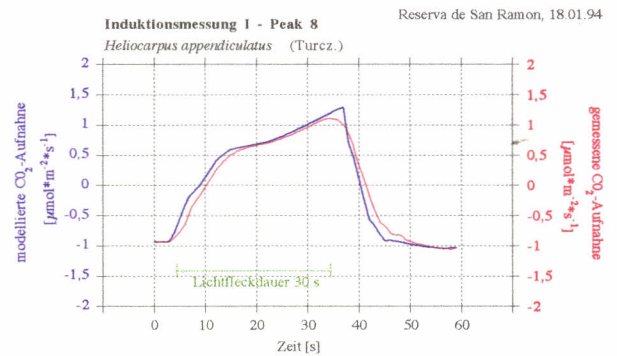


Abb. 6.27.

Forts. Induktionsmessung I: Verzerrt gemessene (rot) und korrigierte Signale (CO_2 -Assimilation, blau) als Antwort auf 30 s-Lichtflecke mit Photosynthese-sättigender Quantenflußdichte; nach immer länger werdenden Dunkelphasen.

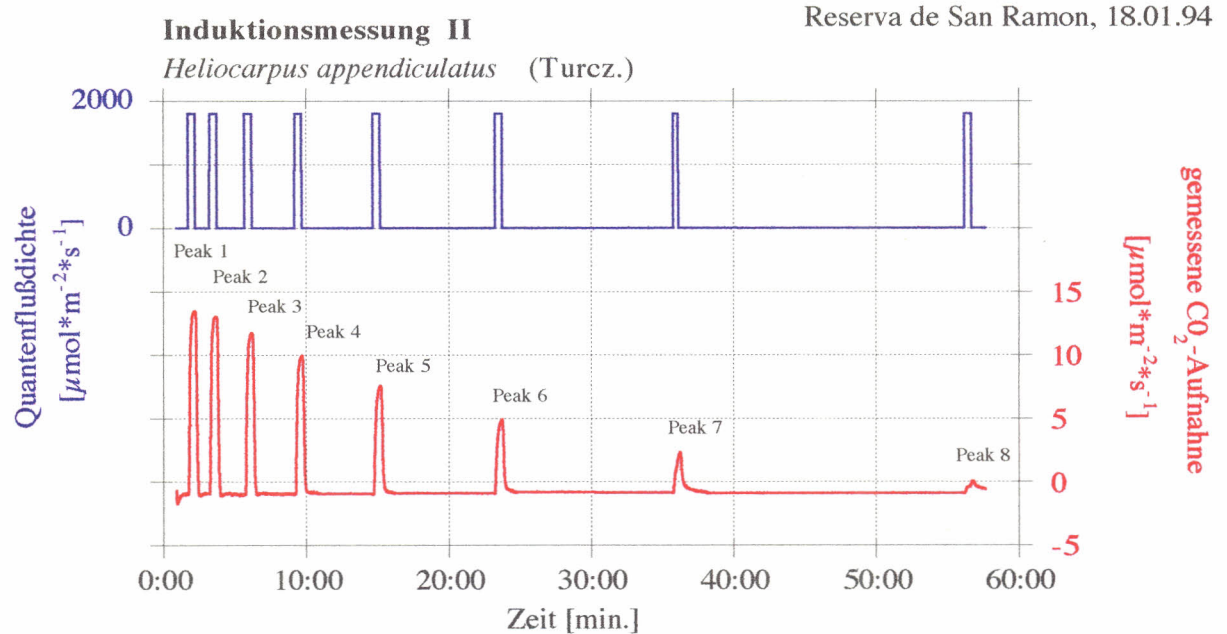


Abb. 6.28.

Induktion des Photosynthese - Apparates von *H. appendiculatus* nach immer länger werdenden Dunkelphasen.

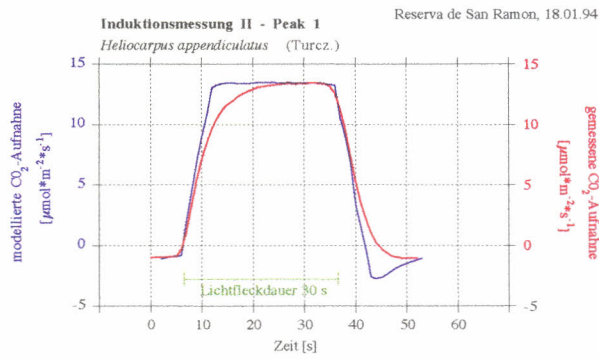


Abb. 6.29.

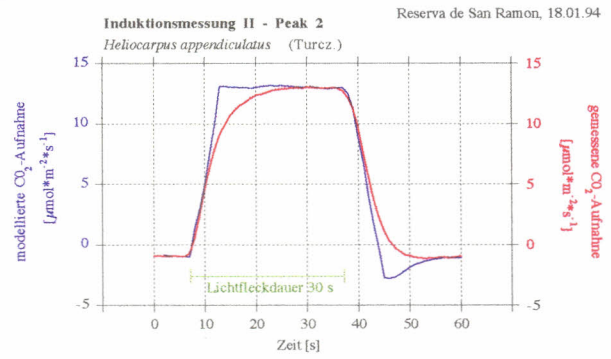


Abb. 6.30.

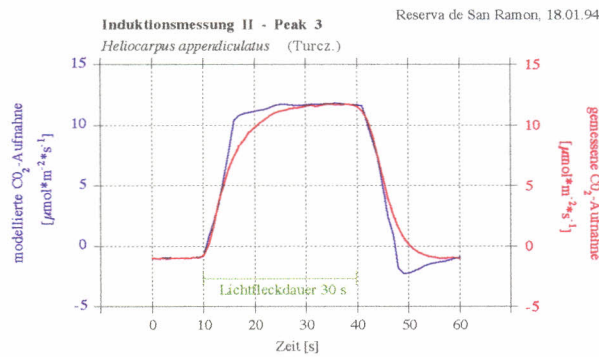


Abb. 6.31.

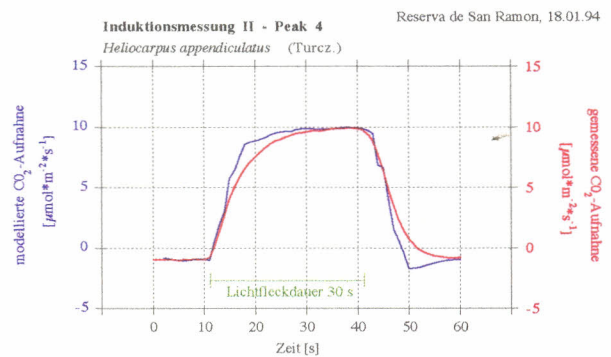


Abb. 6.32.

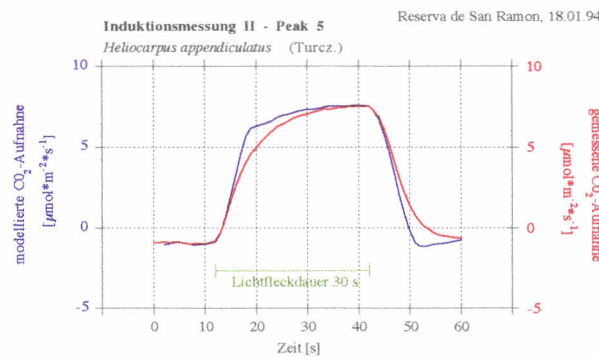


Abb. 6.33.

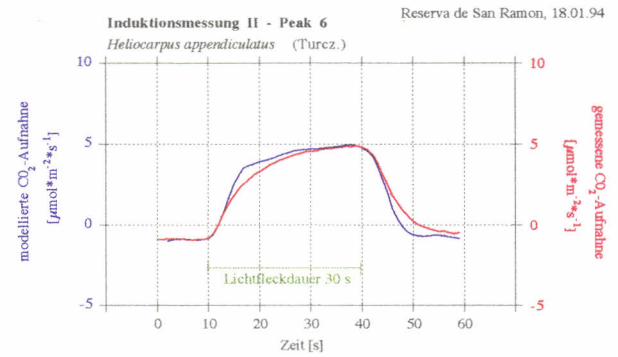


Abb. 6.34.

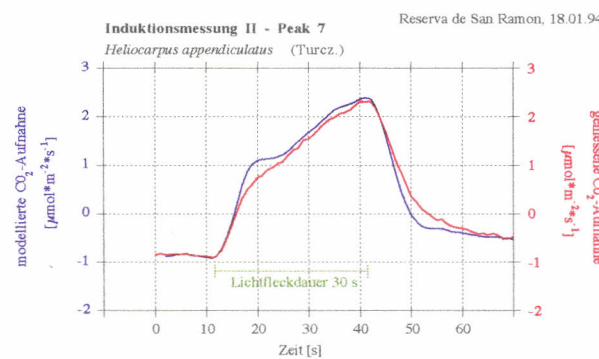


Abb. 6.35.

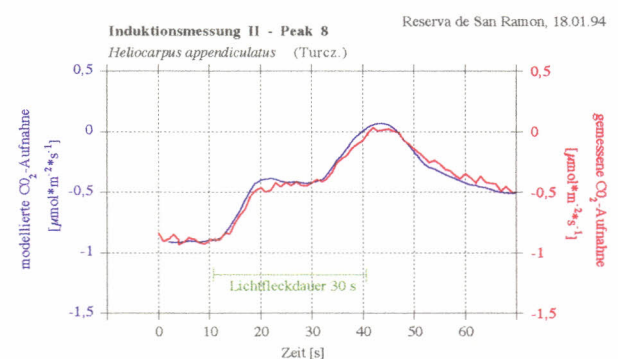


Abb. 6.36.

Induktionsmessung II: Verzerrt gemessene (rot) und korrigierte Signale (CO₂-Assimilation, blau) als Antwort auf 30 s-Lichtflecke mit Photosynthese-sättigender Quantenflußdichte; nach immer länger werdenden Dunkelphasen.

Aus der Darstellung in Abb. 6.37. ergibt sich für *H. appendiculatus*, daß der IPA nach etwa 14 Minuten auf 50 % gegenüber der anfänglichen Vollinduktion abfällt. Vergleichende Messungen von TIMM (1994) für *S. petenensis* in Abb. 6.37. zeigen, daß hier ein Abfall der IPA etwas früher, nach etwa 11 Minuten erreicht wird.

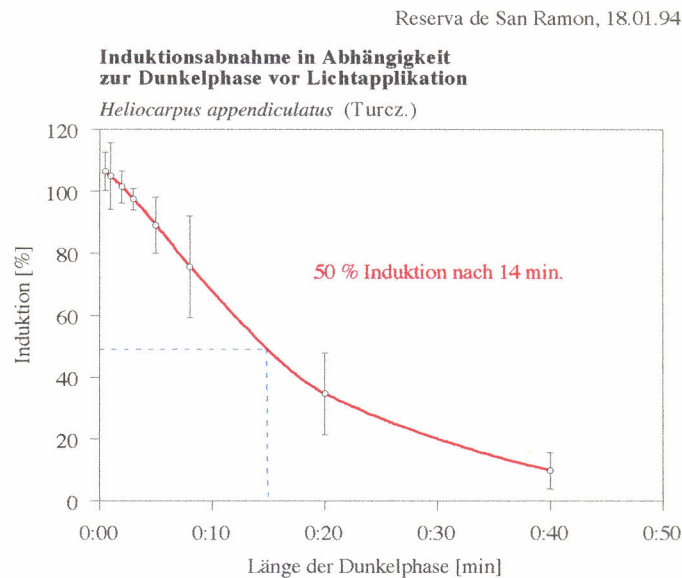


Abb. 6.37.

Abnahmekinetik des IPA bei *H. appendiculatus*, ausgehend von Vollinduktion. Lichtflecken von 30 s Dauer werden nach Dunkelphasen zunehmender Länge appliziert.

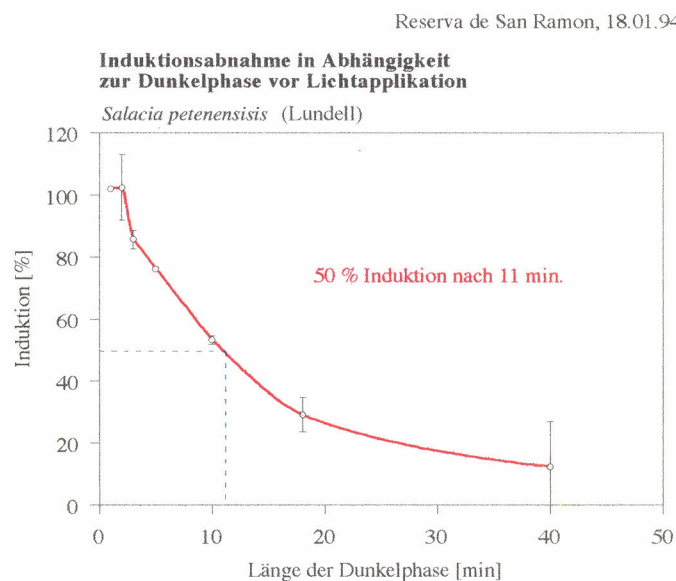


Abb. 6.38.

Abnahmekinetik des IPA bei *S. petenensis* ausgehend von Vollinduktion. Lichtflecken von 30 s Dauer werden nach Dunkelphasen zunehmender Länge appliziert, nach TIMM (1994).

Eigentlich sollte man erwarten, daß *S. petenensis* aufgrund der im Unterwuchs herrschenden Lichtverhältnisse in der Lage sein müßte, bei längeren Dunkelphasen seinen IPA länger auf einem höheren Niveau zu halten als *H. appendiculatus* am Gapstandort.

Man muß aber die Versuchsbedingungen mit berücksichtigen. Zur Standardisierung der Versuchsbedingungen sind die Blätter jeweils sättigender Quantenflußdichte oder völliger Dunkelheit ausgesetzt worden.

Bei weiteren Probemessungen und den sich anschließenden Messungen in natürlichem Tageslicht stellten H. TIMM und ich fest, daß es scheinbar ganz besonders für *S. petenensis* einen gewissen Unterschied macht ob, die Blätter völliger Dunkelheit oder Schwachlicht von wenigen $\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ ausgesetzt sind. Man beachte, daß, wie in Abb. 5.2. dargestellt, schon bei einer Beleuchtungsstärke von $5 \mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ der Lichtkompensationspunkt von *S. petenensis* erreicht ist.

Die Ergebnisse der Messung zur IPA sind korrekt, es muß jedoch gefragt werden, in wieweit damit eine Aussage zu machen ist, die für die realen Standortbedingungen relevant ist. Die Versuchsbedingungen könnten demnach auch dahingehend abgewandelt werden, daß statt den Dunkelphasen, Schwachlichtphasen von wenigen $\mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ an Quantenstromdichte appliziert wird.

Aus zeitlichen Gründen war es H. TIMM und mir nicht möglich, dahingehend abgeänderte Versuche erneut durchzuführen. So sind die ermittelten Werte für den IPA als Richtwert zu betrachten, die aber wahrscheinlich unter leicht geänderten Bedingungen nach oben hin korrigiert werden können. Was heißen soll, daß bei Applikation von Schwachlicht statt Dunkelheit die Zeitspanne größer wird, in der der IPA auf 50 % abgefallen ist.

6.4. Die Postilluminative CO_2 -Fixierung

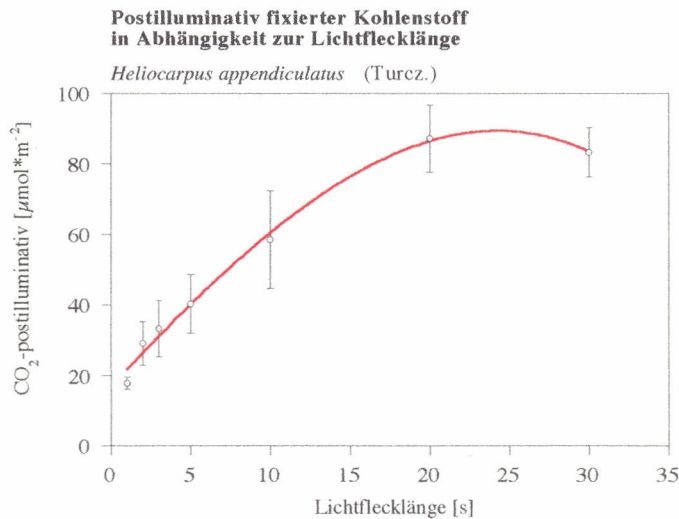
In Abschn. 6.2. und Abschn. 6.3. sind die jeweils auf einen Lichtfleck erfolgten Photosyntheseantworten allesamt einzeln wiedergegeben worden, und es ist aus allen zu ersehen, daß immer ein gewisser Teil an CO_2 postilluminativ fixiert worden ist.

In Abb. 6.39. und Abb. 6.40. ist nun zunächst festgehalten, inwieweit ein Zusammenhang zwischen Lichtflecklänge und der PICF besteht. Die Abb. 6.41. und die Abb. 6.40. zeigen dann die Beziehung von der Länge der Dunkelphase die einem Lichtfleck vorangegangen ist und der PICF. Auch hier ist wieder der Vergleich von Pionierart und Klimaxart interessant und die Ergebnisse für *H. appendiculatus* sind den von *S. petenensis* gegenübergestellt.

Was die PICF bei zunehmender Lichtflecklänge betrifft, so zeigen beide Versuchspflanzen zunächst einen linearen Anstieg der PICF, der bei einer Lichtflecklänge von etwa 15 Sekunden in einen Sättigungsbereich über geht, in dem die Applikation längerer Lichtflecken keine Steigerung der PICF mehr bewirken kann.

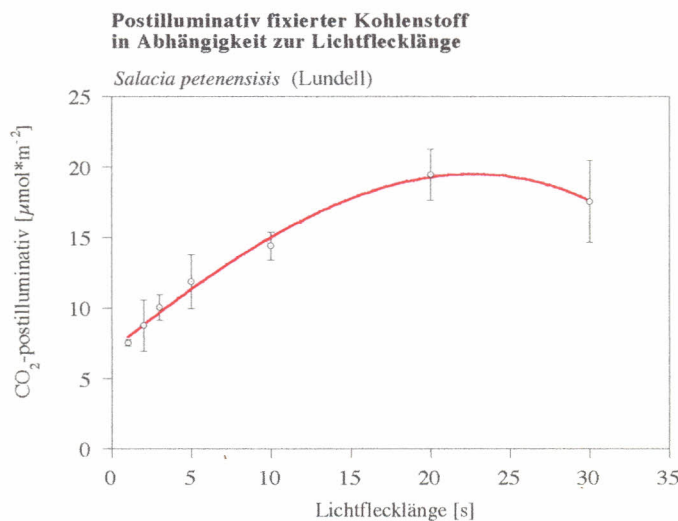
Die absoluten Mengen an postilluminativ fixiertem CO_2 betragen bei *H. appendiculatus* ein vielfaches von dem, was *S. petenensis* an CO_2 postilluminativ fixiert. Die in Kapitel 5 veröffentlichten Lichtsättigungskurven (siehe dazu auch TIMM 1994) können die gemachte Aussage bestätigen. *H. appendiculatus* als Pionier weist sich demnach durch eine viel höher Rate an CO_2 -Fixierung aus und bei Quantenflußdichten von $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ während eines Lichtflecks ist es nicht verwunderlich, daß *H. appendiculatus* postilluminativ größere Mengen an CO_2 fixiert als *S. petenensis*.

Reserva de San Ramon, 18.01.94

**Abb. 6.39.**

Postilluminativ fixiertes CO_2 bei *H. appendiculatus*, ausgehend von Vollinduktion und Lichtflecken mit zunehmender zeitlicher Dauer.

Reserva de San Ramon, 18.01.94

**Abb. 6.40.**

Postilluminativ fixiertes CO_2 bei *S. petenensis*, ausgehend von Vollinduktion und Lichtflecken mit zunehmender zeitlicher Dauer, nach TIMM (1994).

Die Abb. 6.40 und die Abb. 6.41. zeigen die lineare Abhängigkeit, mit der der Anteil an postilluminativ fixiertem CO_2 mit zunehmender Dauer der Dunkelphase zunimmt. Dieser Anteil umfaßt die gesamte Menge an CO_2 , die im Lichtfleck und unmittelbar nach dem Lichtfleck, also postilluminativ, fixiert wird.

Augenscheinlich ist, daß für die Klimaxart die PICF sehr große Bedeutung hat. Nach den längsten Dunkelphasen gewinnt der Anteil an postilluminativ fixiertem CO_2 bis zu 80 % Anteile, wohingegen *H. appendiculatus* nur die Hälfte der Prozentanteile erlangt.

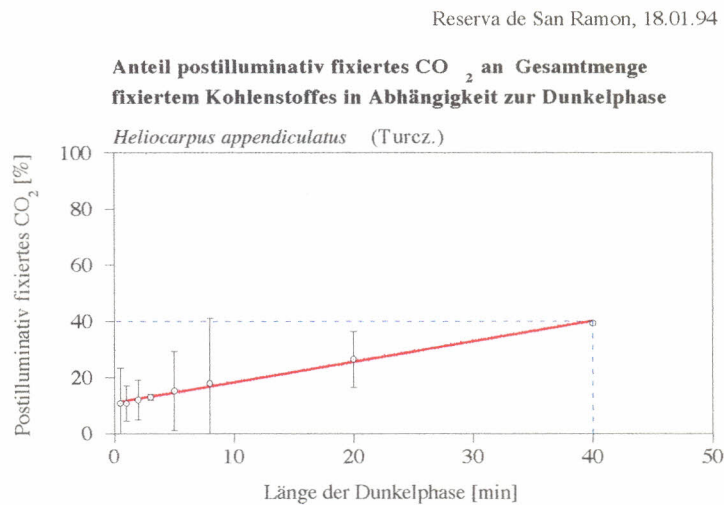


Abb. 6.41.

Postilluminativ fixiertes CO_2 bei *H. appendiculatus*, ausgehend von Vollinduktion und Dunkelphasen mit zunehmender zeitlicher Dauer.

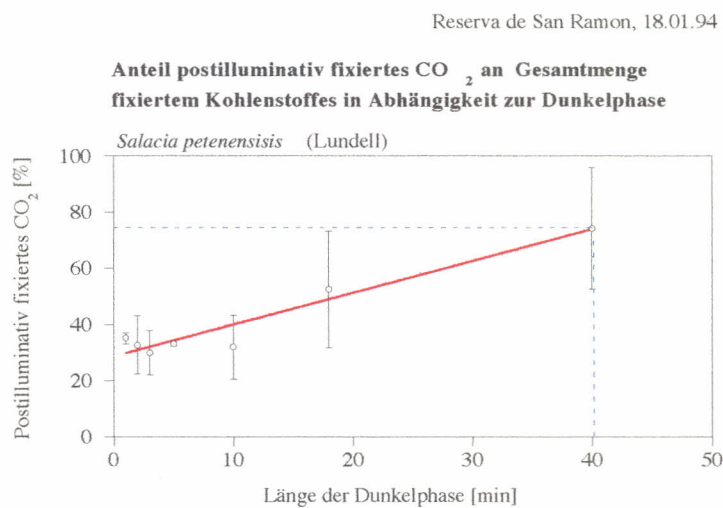


Abb. 6.42.

Postilluminativ fixiertes CO_2 bei *S. petenensis*, ausgehend von Vollinduktion und Dunkelphasen mit zunehmender zeitlicher Dauer, nach TIMM (1994).

6.5. Die Effizienz der Photosynthese und der Induktionszustand des Photosynthese - Apparates

Auffällig gestaltet sich der Vergleich der Abhängigkeit der EP vom Zustand der IPA. Es zeigt sich, daß bei *H. appendiculatus* die EP in etwa mit der Zunahme der IPA korreliert, sodaß bei einer IPA von fast 60 % eine halbmaximale EP erreicht wird. *S. petenensis* ist nach TIMM (1994) in der Lage, schon bei 35 % IPA eine halbmaximale EP bei der CO₂-Fixierung zu realisieren.

Reserva de San Ramon, 18.01.94

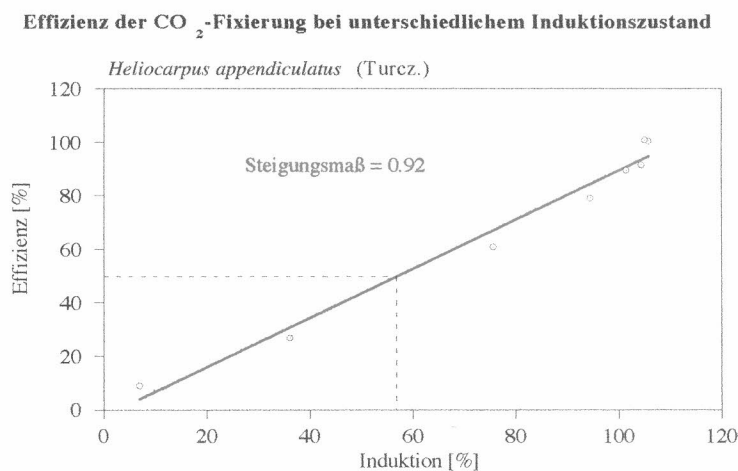


Abb. 6.43.

Die Abhängigkeit einer Effizienzsteigerung der Photosynthese vom Zustand der Induktion des Photosynthese - Apparates bei *H. appendiculatus*.

Reserva de San Ramon, 18.01.94

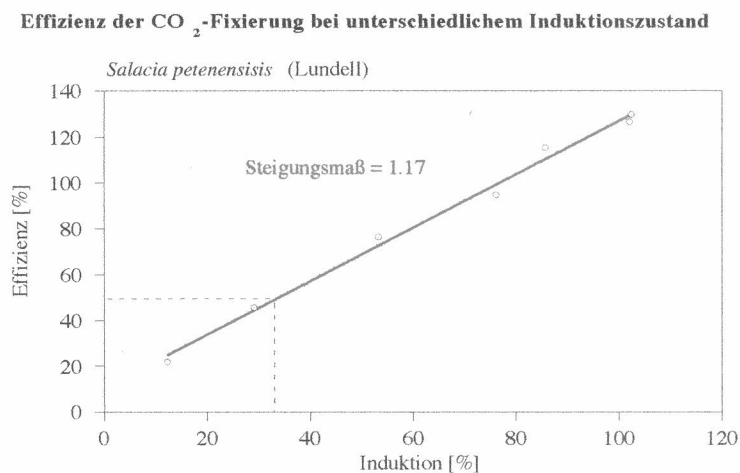


Abb. 6.44.

Die Abhängigkeit einer Effizienzsteigerung der Photosynthese vom Zustand der Induktion des Photosynthese - Apparates bei *S. petenensis*, nach TIMM (1994).

Der Photosynthese - Apparat des Pioniers scheint, durch die Lichtverhältnisse bedingt, immer einen gewissen IPA zu erreichen, so daß er ausreichend CO_2 fixieren kann und nicht auf eine erhöhte Effizienz bei geringerer IPA angewiesen ist.

Die Klimaxart kann durch das oft vorherrschende Schwachlicht im Unterwuchs nicht über längere Zeitspannen einen höheren IPA aufrecht erhalten und muß deshalb schon bei relativ geringem IPA eine ausreichende Effizienz bei der CO_2 -Fixierung anstreben.

Dieser Sachverhalt kann auch durch das Steigungsmaß ausgedrückt werden, da sich durch die lineare Abhängigkeit der EP vom IPA eine Steigungsgerade ergibt. Das rel. Steigungsmaß beträgt für *H. appendiculatus* 0.92 und für *S. petenensis* wird, bedingt durch die hohe Effizienz bei relativ geringer Induktion, ein Wert von 1.17 ermittelt.

Die gemachten Aussagen zum Verhalten in Lichtflecken finden sich besonders in Arbeiten von KÜPPERS & STÖBER (1993) und CHAZDON & PEARCY (1986a) bestätigt. Beide Arbeiten stellen für Klimaxarten eine stark erhöhte EP von etwa 160 % für Blätter im Unterwuchs fest, die von Pionierpflanzen nicht erzielt wird.

SCHNEIDER (1986) hat eine lineare Beziehung von EP und IPA bei seinen Blattgaswechsellmessungen nachgewiesen. Er hat auch beschreiben können, daß der Anteil an postilluminativ fixiertem CO_2 mit zunehmender Lichtflecklänge ansteigt, dann aber in einen Sättigungsbereich gelangt.

Eine höhere EP bei geringer IPA von Klimaxarten im Gegensatz zu Pionierarten wird auch von KIRSCHBAUM & PEARCY (1988) beschrieben, womit sich auch hier die Messungen von TIMM und mir bestätigen.

7. Blattgaswechsel von *H. appendiculatus* in natürlichem Tageslicht

7.1. Experimente unter natürlichen Bedingungen

Die Durchführung von Experimenten hat meistens mehr oder weniger einen Eingriff in die natürlichen Bedingungen, unter denen eine Pflanze wächst, zur Folge. Die beschriebenen

Reserva de San Ramon, 19.01.94

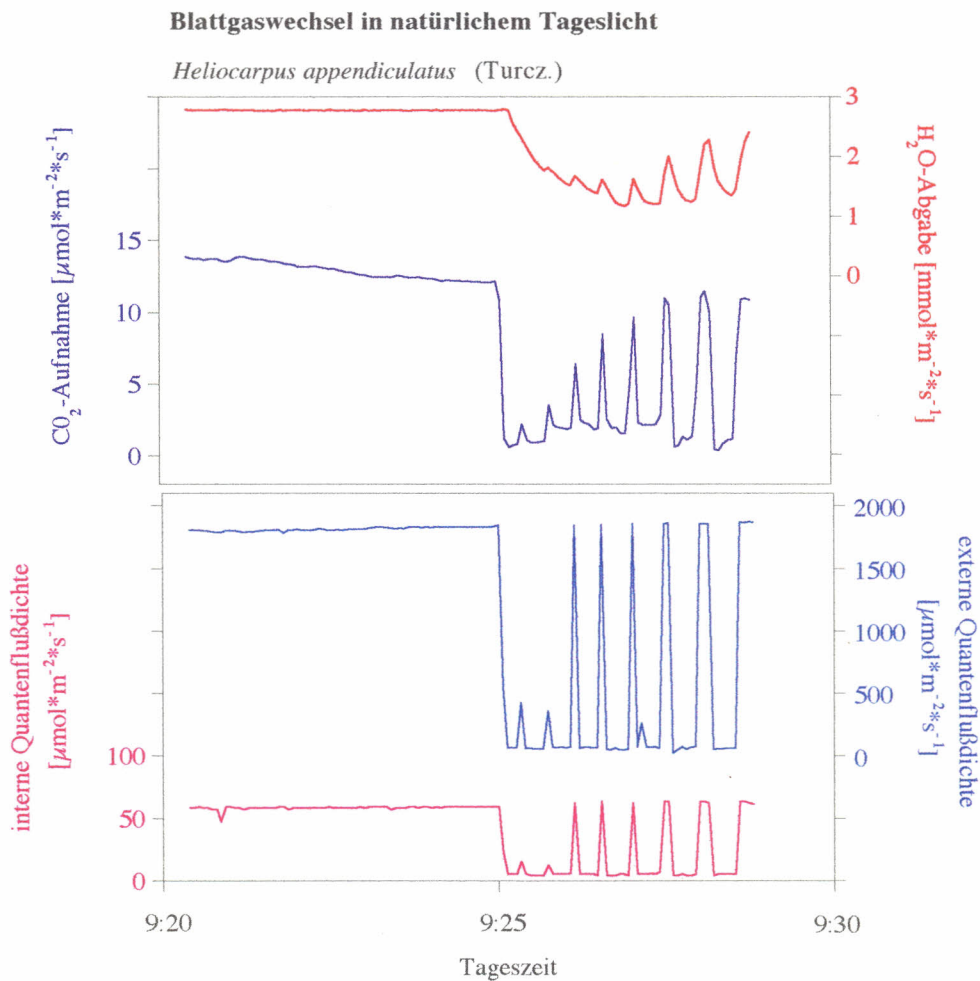


Abb. 7.1.

Blattgaswechsel eines Blattes von *H. appendiculatus* im äußeren Kronenbereich in 4,80 m Höhe. Die Wetterlage während dieser Messungen war überwiegend sonnig mit leichter Bewölkung.

„Steady State“-Messungen und auch die Lichtfleckversuche sind zwar am natürlichen Standort von *H. appendiculatus* gemacht worden, jedoch wurde Kunstlicht verwendet.

Im folgenden werden nun Messungen zum Blattgaswechsel beschrieben, die unter den variablen Bedingungen des natürlichen Tageslichtes aufgenommen wurden. Der Nachteil solcher Messungen ist, daß sie nicht zu standardisieren sind, weshalb auch keine quantitative Auswertung der gemessenen CO_2 -Assimilationsraten erfolgt ist. Sinn und Zweck dieser Versuche in natürlichem Tageslicht ist es, abzuschätzen, ob mit den zuvor gemachten Messungen bei Kunstlicht Ergebnisse erzielt worden sind, die grundsätzlich richtige Aussagen zulassen, die auf die realen Verhältnisse übertragbar sind.

Von den vielen aufgenommenen Blattgaswechsellmessungen in natürlichem Tageslicht sind in den Abb. 7.1. und 7.2. zwei repräsentativ gezeigt. Es sind dies Gaswechsellmessungen an zwei verschiedenen Blättern von *H. appendiculatus*, die an zwei verschiedenen Positionen in der Krone eines Individuums von *H. appendiculatus* exponiert waren. Nach eigener Beurteilung und

Reserva de San Ramon, 19.01.94

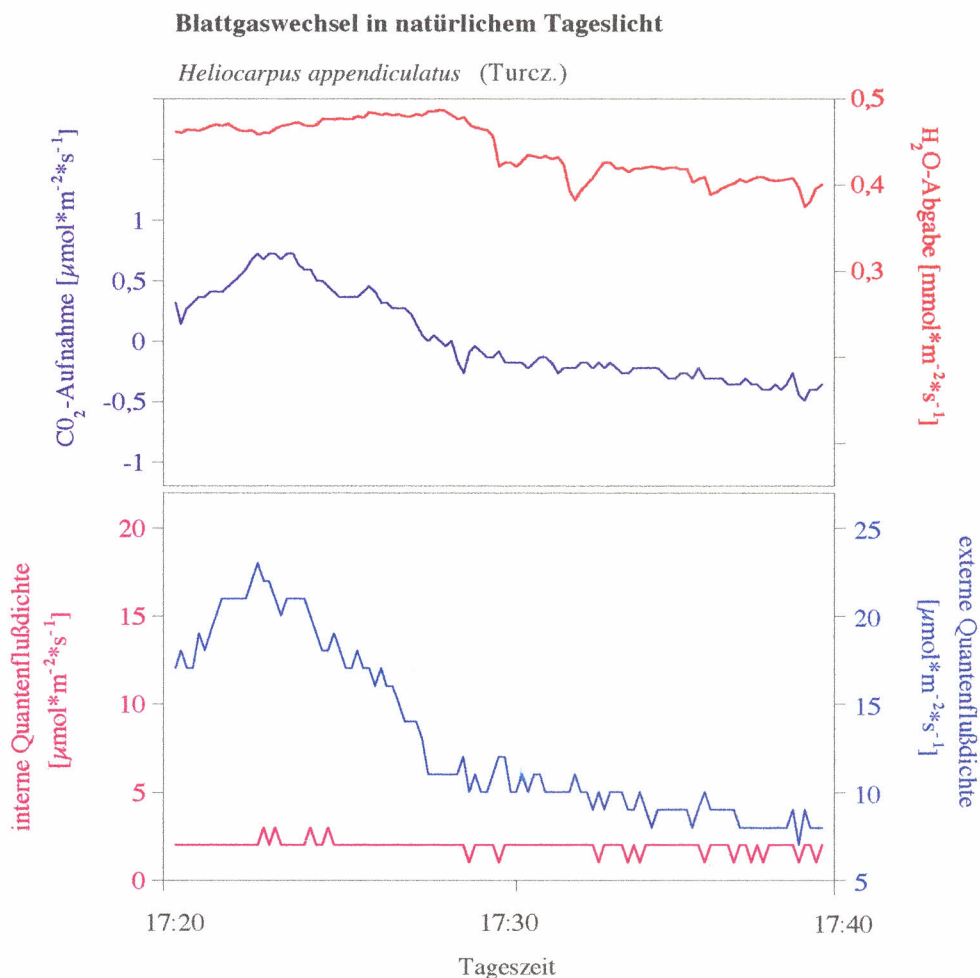


Abb. 7.2.

Blattgaswechsel eines Blattes von *H. appendiculatus* im mittleren Kronenbereich, in 6.40 m Höhe. Die Messungen sind bei leichter Bewölkung im abendlichen Dämmerlicht erfolgt.

an Hand weiterer Messungen (hier nicht gezeigt), konnten beide Blätter als physiologisch etwa gleichwertig eingestuft werden. Aufgrund der durchgeführten Bestimmungen des Blattalters (siehe Kapitel 8), wurden beide Blätter als etwa gleich alt eingeschätzt.

7.2. Darstellung des Blattgaswechsels unter natürlichen Lichtverhältnissen

In Abb. 7.1. ist der Gaswechsel eines Blattes von *H. appendiculatus* im äußeren Kronenbereich in 4.80 m Höhe aufgezeichnet worden. Die Messungen wurden an einem vorwiegend sonnigen Morgen durchgeführt. Es zeigt sich, daß auch hier bei Licht mit sättigender Quantenflußdichte um $1800 \mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ recht hohe Raten an CO_2 -Fixierung erzielt werden. Diese Assimilationsraten entsprechen etwa denen, die mit „Steady State“-Messungen ermittelt wurden.

Die Transpirationsraten, die bei allen Blattgaswechselfmessungen aufgezeichnet worden sind, überschritten im erster Teil der Messung den Meßbereich, so daß hier nur eine Gerade erkennbar wird. Grundsätzlich wurde die Transpirationsrate gemessen, um sichzustellen, daß eine ausreichende Wasserversorgung der Pflanze zum Zeitpunkt der Messung gegeben war. Bei einer ausreichenden Transpiration sind stomatare Effekte, die den Gasaustausch beeinträchtigen, relativ gering.

Es zeigt sich in Abb. 7.1., daß über 95 % der einfallenden PAR-Strahlung vom Blatt absorbiert wird. Die Werte für die interne Quantenflußdichte zeigen an, wieviel der einfallenden Strahlung (externe Quantenflußdichte) durch das Blatt hindurchgetreten ist. Sehr gut läßt sich aus der Abb. 7.1. auch das Auftreten von Lichtflecken am Gapstandort von *H. appendiculatus* entnehmen. Es ist zu erkennen, wie das Blatt mit geänderten Raten der Transpiration und der CO_2 -Fixierung auf die auftretenden Lichtflecken reagiert.

Abb. 7.2. gibt eine Blattgaswechselfmessung wieder, die im abendlichen Dämmerlicht aufgezeichnet wurde. Es zeigt sich, daß die in der Lichtsättigungskurve ermittelte Quantenflußdichte am Lichtkompensationspunkt mit der in variablen Tageslicht übereinstimmt. Aus der Lichtsättigungskurve ergibt sich ein Wert von $23 \mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ Quantenflußdichte am Lichtkompensationspunkt. In natürlichem Tageslicht wird der Lichtkompensationspunkt bei etwa $10 \mu\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$ Quantenflußdichte erreicht.

Berücksichtigt man die Standardabweichung der Meßwerte und daß das Tageslicht wohl eine leicht geänderte spektrale Zusammensetzung im Vergleich zur Kunstlichtquelle besitzt, so beschreiben die in der „Steady State“-Messung ermittelten Daten der Lichtsättigungskurve recht genau die tatsächlichen Verhältnisse.



Abb. 7.3.

Blattgaswechselfmessungen in natürlichem Tageslicht im tropischen Regenwald von Costa Rica. Mit dem flexiblen Porometermeßkopf konnte bis in 10 m Höhe der Gasaustausch von Blättern untersucht werden.

8. Biomassenbestimmung für *H. appendiculatus*

8.1. Die durchschnittliche Blattlebensdauer

Eine der wichtigsten Eigenschaften die Pionierbaumarten und Klimaxbaumarten fast immer unterscheidet, ist die Blattlebensdauer WHITEMORE (1993).

Die durchschnittliche Blattlebensdauer für Blätter von *H. appendiculatus* ist an unterschiedlichen Ästen von zwei verschiedenen Bäumen ermittelt worden. Die geschätzte Lebensdauer eines Blattes beträgt 141 Tage. Die Angabe deckt sich mit den Untersuchungsergebnissen von OBERBAUER & DONELLY (1986), die über gemessene Blattproduktionsraten eine Blattlebensdauer von 134 Tagen errechnet haben. Mit einer durchschnittlichen Blattlebensdauer von etwa 140 Tagen, entspricht *H. appendiculatus* den von WHITEMORE (1993) beschriebenen

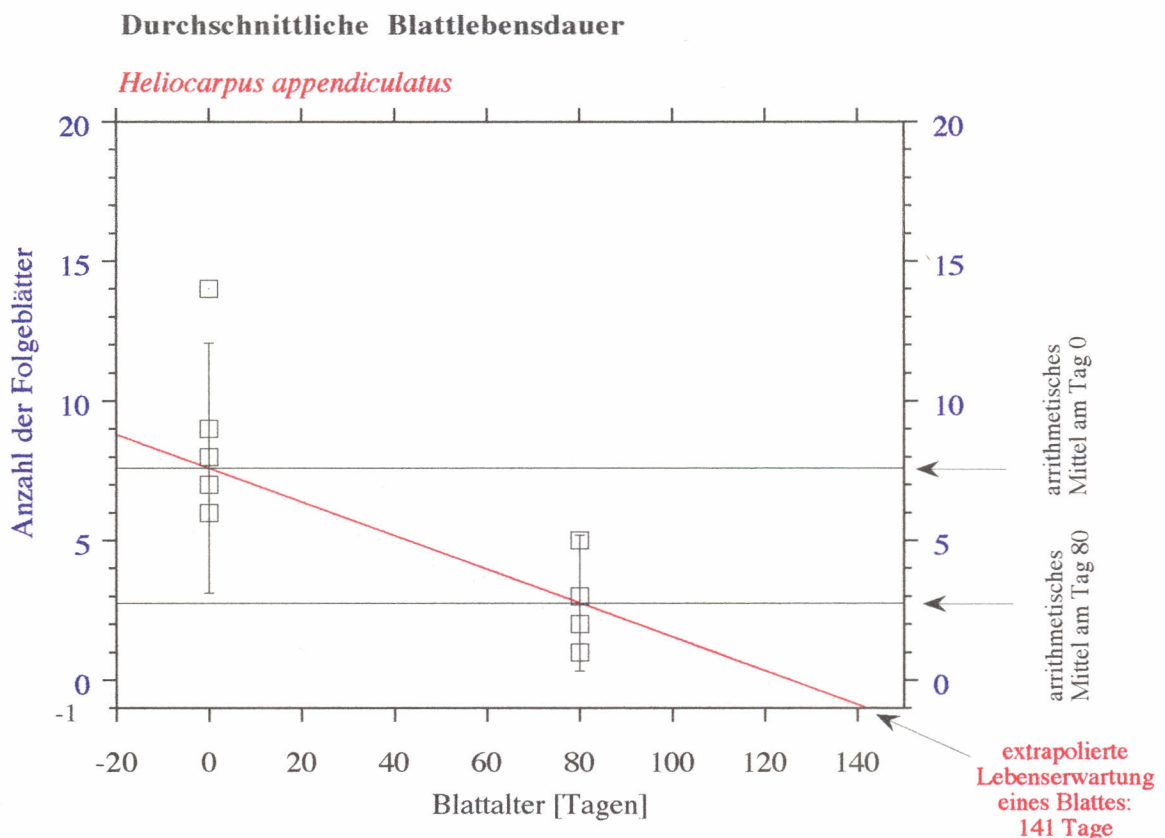


Abb. 8.1.

Untersuchungen zur Biomasse: Die Bestimmung der Blattlebensdauer für Blätter von *H. appendiculatus* ergab eine durchschnittliche Lebenserwartung von 141 Tagen.

hohen Turnover - Raten von Pionierarten bei der Blattproduktion. Die zwei für diese Bestimmung verwendeten *H. appendiculatus*-Bäume hatten eine Wuchshöhe von etwa 10 Metern Höhe und waren 3 bis 4 Jahre alt (mündliche Mitteilung ORTIZ 1994). Das ist erwähnenswert, da die Blattlebensdauer immer in Zusammenhang mit dem physiologischen Zustand der Pflanze steht.

Im Vergleich dazu haben die Blätter einer typischen Klimaxart, wie die von TIMM untersuchte *S. petenensis* eine Blattlebensdauer von 18 Monaten (mündliche Mitteilung ORTIZ 1994). Die Turnover - Rate von *S. petenensis* beträgt weniger als ein Drittel der Turnover - Rate von *H. appendiculatus*..

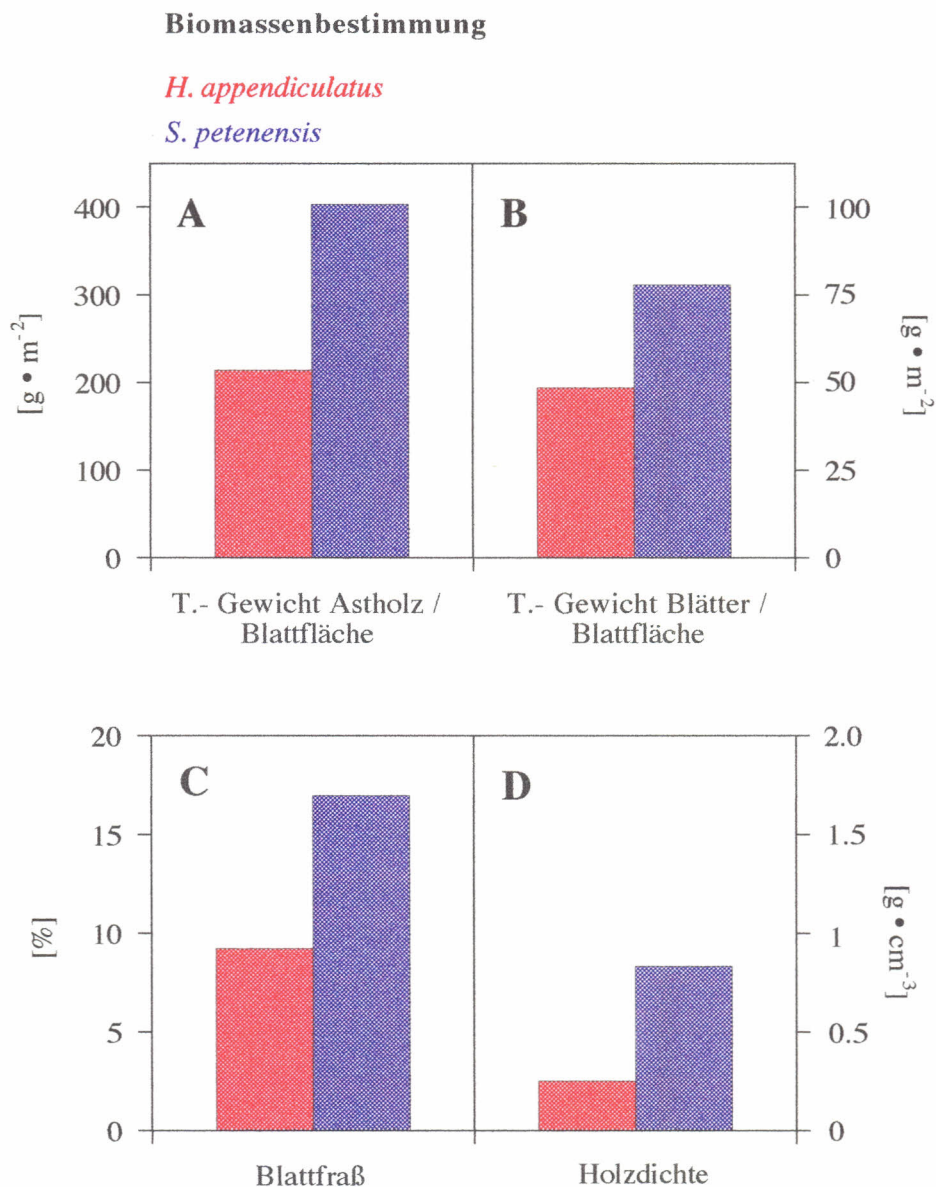


Abb. 8.2.

Vergleich von Untersuchungen zur Biomasse der Pionierart *H. appendiculatus* und der Klimaxart *S. petenensis*. Die Diagramme A und B zeigen das Verhältnis Trockengewicht der Blätter und des Astholzes pro Blattfläche. Diagramm C stellt den prozentualen Anteil des Blattfraßes an der Blattfläche dar. In Diagramm D ist die Dichte des Astholzes aufgetragen. Daten der Biomassebestimmung für *S. petenensis* nach TIMM (1994).

8.2. Biomasse und Blattfaß

Bei den Untersuchungen zur Biomasse wurde zunächst analysiert, in welchem Verhältnis die von der Pflanze ausgebreitete, aktive Assimilationsfläche zum investierten Stützgewebe steht. Dazu wurde zum einen die Beziehung zwischen dem Trockengewicht des Astholzes (bis zur Hauptachse) und der an diesem Zweig befindlichen Blattfläche ermittelt. Zum anderen ist die Beziehung zwischen dem Blatttrockengewicht und der Blattfläche bestimmt worden.

Die von TIMM (1994) untersuchte Klimaxart *S. petenensis* investiert in ihre Blätter etwa 1.6 mal mehr Trockenmasse als die Pionierart *H. appendiculatus* (Abb. 8.2. B). Das spezifische Blattgewicht von *H. appendiculatus* kann mit $48,5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ angegeben werden. Das spezifische Blattgewicht von *S. petenensis* beträgt $78 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$.

Für *H. appendiculatus* findet sich das ermittelte Blattgewicht sehr gut in Untersuchungen von FETCHER, STRAIN & OBERBAUER (1983) bestätigt, die in La Selva (Costa Rica) ein Blattgewicht von $51,9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ bestimmt haben.

Betrachtet man das Verhältnis der Masse des Astholzes zur Assimilationsfläche, ist zwischen beiden Arten ein noch größerer Unterschied festzustellen (Abb. 8.2. A). Für *S. petenensis* ergeben sich $403 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, fast doppelt soviel wie für *H. appendiculatus* mit $214 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$.

Auch BAZAZZ & PICKET (1980) haben im tropischen Regenwald von Panama das Verhältnis zwischen der Masse des Assimilations- und Respirationsgewebe untersucht. Dieses Verhältnis wurde auf Flächen mit unterschiedlichem Sukzessionsstatus festgestellt und sank mit zunehmendem Sukzessionsverlauf, nach 2, 4 und 6 Jahren, von 23 % über 14 % auf 11 % ab.

Zum Abschluß der Biomasseuntersuchungen sind noch der prozentuale Anteil des Blattfraßes an der Blattfläche und die Holzdichte bestimmt worden. Die Blätter von *H. appendiculatus* waren zu 9.2 % durch Insektenfraß o.ä. geschädigt. Bei den Blättern von *S. petenensis* betrug die durch Insektenfraß eliminierte Blattfläche 17 % der gesamten Blattfläche (Abb. 8.2. C). Die Blätter von *H. appendiculatus* waren ökonomisch konstruiert und wenig sklerotisiert, während die Blätter von *S. petenensis* stark sklerotisiert waren und ein lederig, festes Erscheinungsbild abgaben.

Es mag als wenig sinnvoll erscheinen, daß für die stark sklerotisierten und robusten Blätter der Klimaxart fast doppelt soviel Blattfläche durch Insektenfraß geschädigt wird. Man muß jedoch bedenken, daß die Blattlebensdauer von Blättern der Klimaxart fast das vierfache betrug. Ein Blatt das wesentlich länger lebt, ist in der größeren Zeitspanne natürlich auch für längere Zeit dem Insektenfraß ausgesetzt. WHITEMORE (1993) beschreibt den Insektenfraß an jungen Bäumen unterschiedlicher sukzessionaler Stellung im tropischen Regenwald von Malaysia und stellt Blattfraßraten zwischen 5 % und 17 % fest. In Experimenten, in denen künstlich bis zu 25 % der gesamten Blattfläche entfernt wurden, konnte WHITEMORE (1993) dadurch keine erhöhte Mortalitätsrate feststellen. Es liegt die Vermutung nahe, daß Insektenfraß an Blättern nicht für ein unterschiedliche Überlebensfähigkeit verantwortlich ist.

Betrachtet man die Dichte des Holzgewebes von *H. appendiculatus* und *S. petenensis*, so spiegelt sich darin das unterschiedliche Wachstumsverhalten beider Baumarten wieder. Die ausdauernde Unterwuchsart investiert wesentlich mehr in die Qualität ihres Stützgewebes als der schnellwachsende Pionier. Die Holzdichte ist bei *S. petenensis* mit $0.83 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ über dreimal so hoch wie bei *H. appendiculatus* mit einer Holzdichte von $0.25 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$.

9. Diskussion

Pionierarten keimen nach der Bildung von Bestandslücken (Gaps) aus Samen aus. Die Samen können neu in die Lichtung eingetragen werden oder bereits im Boden vorhanden sein. Die Keimruhe von Samen tropischer Pionierpflanzen wird durch eine oder zwei Eigenschaften des Mikroklimas von Bestandslücken aufgehoben. Die meisten Pionierarten sind sog. Lichtkeimer (WHITEMORE 1993) und werden durch Bestrahlung mit Licht angeregt, bei dem die Energie des roten Lichtes (660 nm) jene des dunkelroten (730) übersteigt. Für die Steuerung ist das Pigment Phytochrom verantwortlich. Unter einem Blätterdach nimmt das Rotlicht aufgrund von Absorption und Reflexion ab - das Dunkelrotlicht überwiegt. Kommt es zur Entstehung eines Gaps, führt das, durch das nun verstärkt einfallende weiße Tageslicht, zu einer längerfristigen Erhöhung des Rotlichtanteils, und es wird ein Mikrostandort für die Etablierung von Pionierarten geschaffen.

Samenbanken im Boden eines solchen Standortes bestehen in der Regel aus den Samen vieler Arten. UHL et al. (1991) konnte in Böden tropischer Regenwälder Proben entnehmen (Zwei Quadratmeter, 50 Millimeter tief) und Samen bis zu 38 verschiedener Arten - fast allesamt Pioniere - nachweisen. Gleichfalls charakteristisch ist aber, daß Bestandslücken gewöhnlich nur eine bis wenige Baumarten enthalten, ein Widerspruch, den wir noch nicht verstehen.

Ein Teil der Antwort ist sicherlich im unterschiedlichen Erfolg der Etablierung von Sämlingen zu suchen. Weitere Vermutungen gehen dahin, daß das dynamische Lichtklima in einem Gap derart individuell und komplex ist, da es nur bestimmten Pionieren eine ökologische Nische schafft.

CANHAM (1989) unterscheidet deshalb schattentolerante und schattenintolerante Pionierarten, und selbst diese Unterscheidung kann nur eine willkürliche Unterteilung für kontinuierliche Variationen darstellen. LIEBERMANN & LIEBERMANN (1989) versuchten zudem, die von Gap zu Gap variierenden Lichtverhältnisse über einen „Value of Closure Index“ einzuordnen.

Unter diesem Aspekt ist für die Individuen der Pionierart *H. appendiculatus*, an denen der Blattgaswechsel gemessen wurde, eine Bestimmung des Lichtklimas an ihrem Gapstandort vor ausgegangen. *H. appendiculatus* ist vornehmlich in größeren Lichtungen und breiteren Wegen oder Flußläufen anzutreffen, die ebenfalls als Bestandslücken angesehen werden können. Insofern stellt der lichtklimatisch untersuchte Gap mit etwa 30 * 30 Meter Fläche einen typischen Standort von *H. appendiculatus* dar. Für die Lichtklimamessung ist der Gapstandort in vier höhenmäßig verschiedene Zonen eingeteilt worden. Im oberen Kronenbereich, in dem *H. appendiculatus* idealerweise den Hauptteil seiner assimilierenden Blattfläche exponiert hat, konnten häufig hohe Lichtspitzen gemessen werden, die schon im Lichtsättigungsbereich des Pioniers liegen. Auffällig ist die Reduktion der Lichteinstrahlung von bis zu 40 % an bewölkten Tagen.

Daß das für einen ganz bestimmten Gap dargestellte Lichtklima grundsätzliche Aussagen über Lichtverhältnisse in Bestandslücken gleicher Größe zuläßt, zeigen die Messungen von PEARCY, RODEN & GAMON (1989). Sie haben für einen vergleichbaren Standort die täglich einstrahlende Gesamtlichtmengen gemessen und Quantenflußdichten im selben Größenbereich registriert.

Durch die vergleichenden Lichtklimamessungen von TIMM (1994) an einem Unterwuchsstandort im gleichen Transekt kann gezeigt werden, welchen Selektionsdruck der Faktor Licht auf Pflanzen ausüben kann. An bewölkten Tagen fielen beispielsweise an diesem Unterwuchsstandort nur 3 bis 4 % der PAR-Strahlung ein, die in der Bestandslücke registriert wurde. Die Bedeutung von Lichtflecken für Klimaxarten im Unterwuchs die PEARCY (1983) beschrieben hat wird bei diesem Vergleich des Lichtklimas deutlich unterstrichen.

Das ein an einem Standort vorherrschende Lichtklima ist nicht zuletzt so bedeutsam für die Pflanze, weil das Photosyntheseverhalten ganz entscheidend von der einfallenden Quantenflußdichte abhängt, sowohl in qualitativer als auch in zeitlicher Hinsicht. Das Photosyntheseverhalten ist komplex und ebenso vom komplexen Zusammenwirken vieler Faktoren beinflusst. Mit einfachen „Steady-State“ - Messungen zum Blattgasaustausch, die hauptsächlich den Faktor Licht berücksichtigen, kann aber recht gut abgeschätzt werden wie die Kohlenstoffbilanz von *H. appendiculatus* unter bestimmten Lichtbedingungen ausfällt.

Die Lichtsättigungskurve von *H. appendiculatus* zeigt den typischen von BAZZAZ & PICKET (1980) und WHITEMORE (1993) für Pionierarten beschriebenen Verlauf, der sich vor allem durch die hohen Raten an der CO₂-Fixierung charakterisiert. Setzt man nun, hypothetisch den Pionier den von TIMM (1994) ermittelten Lichtverhältnissen des Unterwuchses aus, so kann man an Hand der Lichtsättigungskurve annehmen, daß *H. appendiculatus* am Unterwuchsstandort die längste Zeit des Tages hungern müßte. Für die Klimaxart *S. petenensis* kann nach diesem Modell eine positive Kohlenstoffbilanz ermittelt werden, was zum einen die Adaption an den Unterwuchsstandort zeigt und die Aussagefähigkeit des verwendeten Photosynthese -Modelles bestätigt.

Wie schon angesprochen ist das Photosyntheseverhalten unter dynamischen Lichtverhältnissen wesentlich komplexer als unter „Steady-State“ - Bedingungen angenommen. Mit den durchgeführten Lichtfleckversuchen sind einige dieser Aspekte näher untersucht worden. Der Induktionzustand des Photosynthese - Apparates der nach Untersuchungen von SEEMANN, KIRSCHBAUM & PEARCY (1988) mit dem Aktivitätsmuster der RUBISCO korreliert, kann beispielsweise für den Verlauf der Photosynthese unter variablen Lichtverhältnissen bedeutsamer sein als der Lichtkompensationspunkt. Die Effizienz der Photosynthese, die in linearem Zusammenhang mit dem Induktionzustand des Photosynthese - Apparates steht und die Möglichkeit der postilluminativen CO₂-Fixierung sind ebenfalls beim Photosynthese geschehen bedeutsam, vorallem bei Lichtmangel und dem Ausnutzen von Lichtflecken für den Kohlenstoffgewinn.

Die wichtigsten Erkenntnisse aus den Lichtfleckversuchen sind, daß der Pionier *H. appendiculatus* in kurzen Lichtflecken keine gesteigerte Effizienz zeigt, im Gegensatz zur Unterwuchsart *S. petenensis*, die besonders in kurzen Lichtflecken die Effizienz auf mehr als das Doppelte steigern kann.

Noch charakteristischer für die Anpassung von *S. petenensis* an die Lichtverhältnisse im Unterwuchs ist die Beziehung von Effizienz und Induktionszustand, wo eine halbmaximale Effizienz schon bei einem Drittel der maximalen Induktion erreicht wird. Wie die dargestellten Lichtverhältnisse belegen können genügt es der Pionierart, wenn hier eine halbmaximale Effizienz erst bei zwei Drittel der Vollinduktion erreicht wird.

Obwohl nicht alle die Photosynthese beeinflussenden Faktoren berücksichtigt werden konnten, ist ein typisches, den lichtklimatischen Bedingungen des Standortes angepaßtes Photosyntheseverhalten registriert worden, daß auch in Gaswechselfmessungen in natürlichem Tageslicht bestätigt wurde.

Es stellt sich nun natürlich die interessante Frage, inwieweit das Photosyntheseverhalten einer Art genetisch fixiert ist und wie hoch das Potential zur Anpassung an sich verändernde Lichtbedingungen ist. Die selbe Frage stellt sich, wenn man die Ergebnisse der Biomassenbestimmung betrachtet. Wird mehr oder weniger Kohlenstoff in Stützgewebe oder Assimilationsgewebe investiert, wenn sich die Lichtverhältnisse ändern, was ja im Grunde genommen durch Gapbildung und der nachfolgenden Sukzession immer der Fall sein kann.

Betrachtet man die typischen Lichtverhältnisse unter denen *H. appendiculatus* sich an einem Standort etabliert und das Photosyntheseverhalten in den durchgeführten Versuchen zum Blattgaswechsel, so ist man dazu geneigt, der Nomenklatur von CANHAM (1989) folgend die Pionierart *H. appendiculatus* als eine schattenintolerante Pionierart zu bezeichnen.

Dieser Schluß findet sich vorallem durch die Experimente von FETCHER, STRAIN & OBERBAUER (1983) bestätigt, die Sämlinge von *H. appendiculatus* unter verschiedenen Lichtbedingungen angezogen haben. Im Gegensatz zu einer zweiten Gapart, *Dipteyx panamensis*, ist für in vollem Schatten angezogene Sämlinge von *H. appendiculatus* eine Mortalitätsrate von 49 % bestimmt worden.

Diese Arbeit hat sich hauptsächlich mit den dynamischen Lichtverhältnissen in einem tropischen Regenwald und dessen Einfluß auf Photosyntheseverhalten befaßt. Es zeigt sich, daß allein der Faktor Licht viele sich ständig verändernde Mikroklimata schafft, was ebenso unterschiedliche und variable physiologische Antworten produziert, wie der Vergleich von zwei Baumarten im Photosyntheseverhalten und der Biomassenverteilung zeigt.

10. Zusammenfassung

Im tropischen Regenwald von Costa Rica ist die Baumart *Heliocarpus appendiculatus* aus der Pflanzenfamilie der Tiliaceae beheimatet. Es handelt sich um eine Pionierart, die vornehmlich in Bestandslücken, sog. Gaps, anzutreffen ist. Diese Gaps spielen eine wichtige Rolle in der Walddynamik, nicht zuletzt deshalb weil sich die dynamischen Lichtverhältnisse in einem Gap grundlegend von denen im Unterwuchs des geschlossenen Waldes unterscheiden.

Mit einem Klimadatenlogger und vier Lichtsensoren wurde zunächst das Lichtklima an einem typischen Gapstandort von *H. appendiculatus* erfaßt. Anschließend ist mit einer Gaswechselmeßanlage der Blattgasaustausch der Pionierart gemessen worden. Das Photosyntheseverhalten wurde unter „Steady State“-Bedingungen und in variablen Lichtverhältnissen mit Lichtfleckversuchen erfaßt. Zum Vergleich wurde auch der Blattgaswechsel in natürlichem Tageslicht gemessen. Um abzuschätzen, wie *H. appendiculatus* das fixierte CO₂ reinvestiert, sind abschließend Bestimmungen zur Biomasse erfolgt. Zeitgleich sind dieselben Versuche von TIMM (1994) für die Klimaxbaumart *Salacia petenensis* an einem Unterwuchsstandort gemacht worden.

Die täglich am Gapstandort von *H. appendiculatus* einstrahlende Lichtmenge beträgt mit Werten um $3 \cdot 10^{-7} \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ mehr als das zehnfache dessen was *S. petenensis* an einem typischen Unterwuchsstandort erhält. Auch in einem Gap fällt Strahlung in Form von Lichtflecken ein. Der Anteil dieser Lichtflecken an der tägliche einstrahlenden Quantenflußdichte ist wesentlich geringer als am Unterwuchsstandort.

Die Lichtsättigungskurve von *H. appendiculatus* hat ihren Lichtkompensationspunkt bei einer Quantenflußdichte von $23 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ und erreicht den Sättigungsbereich bei etwa $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Die maximale Rate an fixiertem CO₂ beträgt $21 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. *S. petenensis* erreicht deutlich früher, bei einer Quantenflußdichte von $5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, den Lichtkompensationspunkt und erzielt bei einer sättigenden Quantenflußdichte von $250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ maximale Raten der CO₂ Fixierung von $3,9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

In Lichtflecken mit zeitlicher Dauer im Sekundenbereich ist die Effizienz der Photosynthese von *H. appendiculatus* nicht erhöht, während die Klimaxart diese bis zu 250 % steigern kann.

Mit zunehmender Lichtfleckdauer kann der Pionier einen größeren Anteil, an in diesem Lichtfleck fixierten CO_2 , postilluminativ assimilieren. Erst ab einer Lichtflecklänge von 23 Sekunden wird eine Sättigung der CO_2 - Fixierung erreicht. Diese Sättigungskurve beschreiben auch die Blätter von *S. petenensis*, wenngleich auch bei viel geringeren Raten an fixiertem CO_2 .

Die Adaption an den jeweiligen Standort zeigt sich besonders gut, betrachtet man das Verhältnis von Effizienz der Photosynthese zu dem Induktionszustand des Photosynthese - Apparates. So ist die Klimaxart schon bei einem IPA von 35 % in der Lage ist mit halbmaximaler Effizienz zu assimilieren, während die Pionierart dafür einen IPA von fast 60 % benötigt.

Die Bestimmungen zur Biomasse spiegeln deutlich das unterschiedliche Wachstumsverhalten der beiden untersuchten Baumarten wieder. So investiert *H. appendiculatus* nur halbsoviel Stützgewebe für seine exponierte Assimilationsfläche, die auch mit einem Drittel weniger Trockenmasse aufgebaut wird als bei *S. petenensis*. Das Holzgewebe des schnellwachsenden Pioniers besitzt nur ein Drittel von der Dichte der ausdauernden Klimaxart.

H. appendiculatus hat eine höhere Turnover - Rate seiner Blätter, die eine durchschnittliche Lebensdauer von 141 Tagen besitzen. Mit 18 Monaten sind die Blätter von *S. petenensis* wesentlich langlebiger, weshalb wahrscheinlich auch die durch Insektenfraß eingebüßte Blattfläche doppelt so groß ist.

Alles in allem unterscheiden sich in einem tropischen Regenwald die dynamischen Lichtverhältnisse in einem Gap grundlegend von denen im Unterwuchs des Waldes. Das drückt sich auch durch das unterschiedliche Gaswechselverhalten von Blättern einer Pionier- und einer Klimaxart aus, sowie in den verschiedenen Strategien der Bäume beim Aufbau der Biomasse.

Literaturindex

- **Bartholomew, G.A.; Vleck D.; Vleck C.M.** (1984): Instantaneous measurements of oxygen consumption during pre-flight warm-up and post-flight cooling in sphingid and saturniid moths. *J. exp. Biol.* 90:17-32.
- **Björkman, O.** (1973): Responses to different quantum flux densities. In: Lange, O.L. et al. (Eds), *Phys. Plant Ecology I*, 57 -107.
- **Bazzaz, F. A. & Picket S. T. A.** (1980): Physiological ecology of tropical succession. A comparative review. *Ann Rev Ecol. Syst.* 1980 11: 287 - 310.
- **Breckle, S.-W.** (1993): Erfahrungen mit tropenökologischen Arbeiten in Costa Rica an der Biologischen Station in der Reserva Forestal de San Ramon, in *Animal-Plant Interactions in Tropical Environments* (ed. by Barthlott, W.; Naumann, C.M.; Schmidt-Loske, K.; & K.-L. Schuchmann). Results of the Annual Meeting of the German Society for Tropical Ecology 1992.
- **Burger, W.**: Flora Costicensis, bisher 7 Teile erschienen; seit 1971 bis 1991 in *Fieldiana* (Field Museum of Nat. Hist.-Chicago).
- **Caemmerer S. von, and Farquhar G. D.** (1981): Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- **Canham, C. D.** (1989): Different Responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Journal of Ecology* 70 83). 1989. pp 548-550.
- **Chazdon, R.L., & FETCHER, N.** (1984): Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest of Costa Rica. *J. Bt.* 72: 553-564.
- **Chazdon, R. L., and Pearcy, R. W.** (1986a): Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light climates. *Oecologia* 69: 517-523.

- **Chazdon, R. L., and Pearcy, R. W.** (1986b): Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during sunflecks. *Oecologia* 69: 524-531.
- **Chazdon, R.L., & Field C.** (1991): Light Environments of Tropical Forests. In Medina, E. et al. (Hrsg.) *Physiological Ecology of Plants of the wet Tropics*. The Hague (Junk) 1984. S.27-36.
- **Fetcher, N., Strain B. R. & Oberbauer S. F.** (1991): Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia (Berlin)* (1983) 58: 314-319.
- **Hammer, K.** (1994): *Urania Pflanzenreich Bd. 4, Blütenpflanzen 2* (1994). Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin.
- **Koch, W. & Schulze E. D.** (1969): Measurement of primary productivity with cuvettes. In : Duvignaud, P. (Ed), *Productivity of forest ecosystems*.
- **Küppers, M.; Swan, A. G.** (1987): A field porabel system for the measurement of gas exchange of leaves unde natural and contolled conditions. *Plant Cell Env.* 10 425-435.
- **Küppers, M.; Schneider, H.** (1993): 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* 7: 160-168.
- **Küppers, M** (1994): Fortsetzung des DFG Antrags für Sachbeihilfen im Rahmen des SPP Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität.
- **Lerch, G.** (1991): *Pflanzen Ökologie* 1. Aufl. 199, 1 Akademie Verlag Berlin.
- **Liebermann & Liebermann** (1987): Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Ecology* (1985) 1: 97-109.
- **Liebermann & Liebermann** (1987): Forest tree growth and dynamic at La Selva Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3.: 347-358
- **Maccree, K.J.** (1981): Photosynthetically active radiation. In: Lange, O.L. et al (Eds), *Physiological Plant Ecology I*, 41-45. Spriger, Berlin 1981.
- **Oberbauer, S.F. & Donelly M. A.** (1993): Growth analysis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *New Phythologist* 104 (1986) S. 517 - 521.
- **Oberbauer, S. F. & Strain, B. R.** (1993): Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees.
- **Ortiz, R.** (1991): Informe tecnico sobre la importancia biologica de la Reserva Forestal de San Ramón. Universidad de Costa Rica (UCR), Coordinacion de investigation.

- **Ortiz, R.** (1991): Memoria de investigacion Reserva Forestal de San Ramón. Serie Catedra Universitaria.
- **Percy;R.W.** (1983): Carbon dioxid exchange of C3 and C4 tree species in an Understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* (Berlin) 58 26 25.
- **Percy;R.W.** (1985): Photosynthetic responses to dynamic Light enviroments by Hawaiian trees, *Plant Physiol.* 79897-902
- **Percy;R.W., Pons T.L.** (1985): Photosynthesis in flashing Light in soybean leaves grown in different conditions. II Lightfleck utilization effieienzy. *Plant, Cell and Environment* (1992) 15, 577-584.
- **Percy;R.W.** (1987): Photosynthetic gas exchange responses of Austrlian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. *Funct. Ecol.* 1: 169-178.
- **Percy; R.W., RODEN, J.S., GAMON, J.A.** (1989): Sunfleck dynamics in relation to canopy structure in a soybean canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 52 (1990) 359-372.
- **Percy; R.W., Sims, D.A.**(1994): Photosynthetic acclimation to changing light environmets: scaling from the leaf to the whole plant.
- **Schneider, H.** (1991): CO₂- und H₂O- Gaswechsel der Blätter von Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) in variablen Licht. Diplomarbeit, Darmstadt 1991.
- **Seeman, J. R. , Kirschbaum M. U. F. & Pearcy R. W.** (1988): Regulation of RUBISCO activity in *Alocasia macrorrhiza* in response to step changes in irradiance. *Plant Physiol.* 88: 148-152.
- **Stöber, R.** (1988): Photosyntheseverhalten von Unterwuchspflanzen des tropischen Regenwaldes der Westernghats Südindiens unter variablem Licht. Diplomarbeit, Darmstadt 1994.
- **Stryer, L.** (1988): *Biochemistry*, third edition (1988).W.H. Freeman and Company / New York S. 568-569
- **Timm** (1994):. Blattgasausaustausch und Kohlenstoffökonomie einer „Klimax“- Baumart am Beispiel von *Salacia petenensis* (Lundell) im tropischen Regenwald von Costa Rica. Diplomarbeit 1994.
- **Walz, H.** (1991): Kompakt CO₂/H₂O-Porometer. Ausgabe 3: Januar 1991, Effeltrich
- **Whitmore, T. C.** (1989): Canopy Gaps and the two majo groups of forest tees. *Ecology* 70(3) 1989 pp 536-538

- **Whitmore, T. C.** (1993): Tropische Regenwälder. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, New York.
- **Uhl, C. et al.** (1993): Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro. *Journal of Ecology* 76 (1988) S. 663-681.

Die vorliegende Arbeit wurde selbstständig ausgeführt.
Es wurden keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel und
Quellen verwendet.

Darmstadt, den 25. August 1994

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Jens Stegemann', with a long horizontal flourish extending to the right.

Jens Stegemann