

CIO
581.133.42
077e

**Der Einfluß des Lichtklimas am natürlichen Standort im
tropischen Regenwald von Costa Rica und der
sukzessionalen Stellung der Arten auf das
Photosyntheseverhalten in Lichtflecken**



Diplomarbeit

im Fachbereich Biologie
der Technischen Hochschule Darmstadt

vorgelegt von

Frank Orth

Darmstadt, im September 1995

CIO
581.133 4.
077e

SEDE DE OCCIDENTE	
"BIBLIOTECA"	
— PROCESOS TECNICOS —	
No. Registro	15402-1
Procedencia:	Oseguia
Precio €	3.000-
Fecha Ingreso:	21 OCT 1996

BIBLIOTECA OCCIDENTE-UCR



0115402

Der Einflub des Lichtklimas am natürlichen Standort im tropischen Regenwald von C



O115402



Diese Arbeit wurde am Institut für Botanik der
Technischen Hochschule Darmstadt
und auf der Forschungsstation
„Reserva Biologica Alberto Brenes“
der Universidad de Costa Rica durchgeführt

Die Arbeit entstand in der Zeit vom
Januar 1995 bis September 1995

Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt Prof. Dr. M. Küppers für die Überlassung des Themas, die gemeinsamen Diskussionen und seine Unterstützung während der gesamten Arbeit

Prof. Dr. S.-W. Breckle von der Universität Bielefeld, durch dessen Kontakte nach Costa Rica diese Arbeit überhaupt möglich wurde

Prof. Dr. R. Ortiz von der Universidad de Costa Rica für die herzliche Gastfreundschaft und die wichtige Unterstützung bei meiner Arbeit

Hugo Perez und Victor Mora, die durch ihre außerordentliche, für sie jedoch selbstverständliche Hilfe und Gastfreundschaft auf der „Reserva Biologica Alberto Brenes“ sehr viel zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben

Ulrich Willand für die gute Zusammenarbeit in Costa Rica

Hans Schneider für die Einarbeitung in die Meßgeräte und die gemeinsamen Diskussionen zu dieser Arbeit

Hans-Christoph Timm und Jens Stegemann, die mir hilfreiche Ratschläge für den Aufenthalt in Costa Rica gaben

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die diese Arbeit mit einer Sachbeihilfe aus dem Schwerpunktprogramm „Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität“ an Prof. Dr. M. Küppers unterstützte

Für meinen Vater

Heinz Werner Orth

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
2. Standort	3
3. Material und Methoden	8
3. 1. Untersuchte Pflanzenarten	8
3. 2. Meßinstrumente für Gaswechseluntersuchungen an Blättern	13
3. 2. 1. Allgemeiner Porometeraufbau	13
3. 2. 1. 1. Zentraleinheit	16
3. 2. 1. 2. Porometerkopf	16
3. 2. 1. 3. Feuchte - und Temperatursensor und Feuchtekompensation	18
3. 2. 2. CO ₂ - und H ₂ O - Gasanalysator	18
3. 2. 3. Datenaufzeichnung bei schnellen Messungen im Sekundenbereich	19
3. 2. 4. Verfügbare Computer für Datenspeicherung und - auswertung	19
3. 3. Berechnung der Gaswechselparameter	20
3. 3. 1. Umrechnung des H ₂ O - Analogsignals in den Dampfdruck der Kammerluft	20
3. 3. 2. Umrechnung des CO ₂ - Analogsignals in CO ₂ - Konzentration	20
3. 3. 3. Berechnung von Transpiration und CO ₂ - Assimilation	21
3. 4. Die Bedeutung des effektiven Kammervolumens für die Korrektur der Meßwerte	22
3. 4. 1. Schematischer Verlauf der Netto - Photosynthese in einem Lichtfleck	22
3. 4. 2. Signalkorrektur der berechneten CO ₂ - Assimilationswerte bei dynamischen Lichtverhältnissen	23
3. 4. 3. Auswirkungen fehlerhafter Schätzung des effektiven Kammervolumens	24
3. 5. Die Bedeutung und Berechnung des Induktionszustandes	27
3. 6. Versuche zum Blattgasaustausch unter natürlichen und künstlich erzeugten Bedingungen	29
3. 6. 1. Messung des Gaswechsels unter natürlichem Tageslicht	29
3. 6. 2. Verhalten des Blattgasaustausches unter künstlich erzeugten Lichtflecken	29

3. 7. Definition des Lichtklimas am natürlichen Standort der Pflanzen	32
3. 8. Erläuterung der Punktediagramme	33
4. Ergebnisse	34
4. 1. Das Verhalten des Blattgasaustausches im natürlichen Tagesgang	34
4. 1. 1. Tagesgänge von <i>Plinia salticola</i> und <i>Myriocarpa longipes</i>	34
4. 1. 2. Betrachtung des relativen Wasserdampfdruckdefizits in Relation zur Blattemperatur sowie der CO ₂ - Assimilationsrate in Relation zur Quantenstromdichte	41
4. 1. 3. Bilanzen der CO ₂ - Assimilation und der eingestrahlten Lichtmenge während der Tagesgänge	47
4. 2. Das Verhalten des CO ₂ - Gasaustausches in kontrolliertem dynamischen Licht	48
4. 2. 1. Typisches Verhalten der Blätter in Lichtflecken	48
4. 2. 2. Lichtfleckbedingter CO ₂ - Gewinn in Abhängigkeit von der Lichtflecklänge	51
4. 2. 3. Postilluminativer CO ₂ - Gewinn in Abhängigkeit von der Lichtflecklänge	53
4. 2. 4. CO ₂ - Gewinn in den Lichtphasen unterschiedlicher Länge	55
4. 2. 5. Postilluminativer Anteil des CO ₂ - Gewinns	57
4. 2. 6. „Lichtfleck utilization efficiency“ und „Lichtfleck - Quantum Yield“	60
4. 2. 7. Photosyntheseverhalten in Lichtflecken und Photosynthesekapazität	66
4. 3. Die Untersuchung standort - und artspezifischer Einflüsse	71
4. 3. 1. Ist die sukzessionale Stellung einer Art mit dem Lichtklima am natürlichen Standort korreliert?	71
4. 3. 2. Beziehung zwischen Photosynthesekapazität und sukzessionaler Stellung bzw. Lichtklasse am natürlichen Standort	74
4. 3. 3. Der Induktionszustand in Abhängigkeit von sukzessionaler Stellung der Arten und vom Lichtklima ihres Wuchsstandortes	77
4. 3. 3. 1. Induktionsanstieg auf 50 bzw. 100 %	77
4. 3. 3. 2. Der Induktionszustand nach kurzen bzw. längeren Dunkelphasen	82
4. 3. 3. 3. Induktionsabnahme auf 50 %	87

5. Diskussion	90
6. Zusammenfassung	97
7. Summary	98
8. Literatur	99
9. Anhang	106

1. Einleitung

Die tropischen Regenwälder gehören zu den komplexesten Lebensräumen der Erde (WHITMORE 1993). Auf den ersten Blick wird der Besucher eines Regenwaldes von der üppigen Vegetation schier überwältigt, ist uns ein solcher Anblick aus unseren Breiten doch kaum bekannt. Beim genaueren Hinsehen wird man sodann feststellen, daß nicht etwa eine Handvoll dominanter Arten dafür verantwortlich ist, sondern daß eine Vielzahl von Arten einhergehend mit einer ungeheuren Formenvielfalt das Ökosystem „tropischer Regenwald“ bilden. Die Gründe für die hohe Artendiversität in diesen Wäldern sind mannigfaltig und bei weitem noch nicht hinreichend untersucht (JORDAN 1981).

Bedingt durch das fortwährende Absterben einzelner Baumindividuen und das allmähliche Schließen der dabei entstandenen Lücken befindet sich ein natürlicher Waldbestand in einem ständigen Fließgleichgewicht (WHITMORE 1993). Dadurch entsteht ein dynamisches Mosaik von Beständen unterschiedlicher Entwicklungsphasen (z.B. Richards 1957; Shugart 1984; REMMERT 1992), in denen, jeweils abhängig vom Kronenschluß und dem Entwicklungszustand, unterschiedliche Lichtklimata herrschen. Gerade im Unterwuchs eines tropischen Regenwaldes, wo im Regelfall eine sehr geringe Grundeinstrahlung von 5 bis 20 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ vorherrscht, schaffen einzelne oder auch gehäuft auftretende Lichtflecken sowohl zeitlich als räumlich sehr unterschiedliche Lichtklimata von hoher Dynamik. Es ist bekannt, daß Lichtflecken, obwohl sie im Unterwuchs oftmals weniger als 10 % der Tageslichtdauer ausmachen, bis über 70 % zur täglichen Quantenstromdichte beitragen (z.B. CHAZDON 1988). Darauf aufbauend wurde festgestellt, daß 30 - 60 % der täglichen CO_2 - Assimilation im Unterwuchs tropischer Regenwälder in solchen Lichtflecken erfolgt (PEARCY 1987; PFITSCH & PEARCY 1989). Diese Lichtflecken können verschiedene Ursachen haben: z.B. rufen Blattbewegungen im Kronendach sehr schnelle, meist nur im Sekundenbereich liegende, Lichtschwankungen hervor, während die wandernde Sonne, durch Kronenlücken hindurch, wandernde „Sonnenflecken“ erzeugt, die mehrere Minuten andauern können. Ein fundierter Überblick über ein weites Spektrum an Arten bezüglich ihrer Fähigkeit, unter diesen dynamischen Lichtverhältnissen Photosynthese zu betreiben, mit Berücksichtigung der unterschiedlichen Lichtklimata am Pflanzenstandort, soll dazu beitragen, die die Primärproduktion betreffenden Ursachen der Komplexität eines tropischen Regenwaldes näher zu verstehen.

Die Reserva Biologica Alberto Brenes ist der ideale Standort für dahingehende Untersuchungen, da in diesem prämontanen Regenwaldgebiet in Costa Rica die Baumbestände zahlreiche Baum - und Astfalllücken („Gaps“) aufweisen. Dadurch entsteht ein sehr dynamisches Mosaik unterschiedlicher Standorte (BRECKLE 1994), an denen auch sehr verschiedene und dynamische Lichtklimata herrschen (Küppers et al. 1995).

Im Rahmen dieser Arbeit wurde ein breites Artenspektrum, von Pionier - bis zu spätsukzessionalen Arten, an natürlichen Wuchsstandorten hinsichtlich ihrer Fähigkeit, unter dynamischen Lichtbedingungen Photosynthese zu betreiben, untersucht. Dies erfolgte unter besonderer Berücksichtigung der unterschiedlichen sukzessionalen Stellung der Arten und der verschiedenen Lichtklimata an den Pflanzenstandorten. Zum einen wurden an ausgesuchten Arten Tagesgänge unter natürlichen Lichtbedingungen aufgezeichnet, um einen Einblick in das Verhalten des Blattgaswechsels im Verlauf eines Tages zu erhalten. Zum anderen wurde das Verhalten des Blattgasaustausches unter kontrollierten dynamischen Lichtbedingungen gemessen.

Frühere Arbeiten zu diesem Themenkomplex befassen sich meist entweder mit der sukzessionalen Stellung der Arten (z.B. BAZZAZ & PICKETT 1980; HUC et al. 1994) oder mit dem Lichtklima am Pflanzenstandort (z.B. TURNBULL et al 1993). Jene Arbeiten, die beides berücksichtigen (z.B. POORTER & OBERBAUER 1993; ABRAMS & MOSTOLLER 1995), vergleichen nur wenige Arten miteinander. In der vorliegenden Arbeit wird ein direkter Vergleich der Ergebnisse aus Gaswechselfmessungen an 15 verschiedenen Arten aus dem erwähnten prämontanen Regenwald in Relation zum Lichtklima am Standort bzw. zur sukzessionalen Stellung der Art angestrebt. Dabei soll festgestellt werden, wie groß die Bedeutung dieser beiden Parameter für den Blattgaswechsel unter dynamischen Lichtbedingungen ist.

2. Standort

Sämtliche Untersuchungen zu dieser Diplomarbeit wurden in Costa Rica/Mittelamerika auf der biologischen Forschungsstation bei San Ramon durchgeführt. Die Station liegt innerhalb der Reserva Biologica Alberto Brenes (ehemals Reserva Forestal de San Ramon) an dessen östlicher Grenze in ca. 875 m Höhe über NN auf 10°18' N und 84°37' W, etwa 40 km NNW von San Ramon.



Abb. 2.1: Die Biologische Station in der Reserva Biologica Alberto Brenes

Die etwa 80 km² große Reserva Biologica Alberto Brenes (RBAB) befindet sich in der „Cordillera de Tilaran“ auf deren karibischer Abdachungsseite und wird von mehreren Flüssen nach Osten hin entwässert. Das gesamte Gebiet ist vulkanischen Ursprungs und zeichnet sich durch ein sehr steiles Relief aus, in dem die Hauptflüsse, bedingt durch das große Gefälle, ein System aus steilen Abhängen und tiefen V-Tälern mit Hangneigungen von 25 - 30° geschaffen haben (VARGAS 1991)

Aus den vulkanischen Ablagerungen entwickeln sich dunkle, tiefgründige Böden, reich an organischem Material und von mittelgrober Textur. Sie sind mäßig fruchtbar, stark drainiert und haben einen leicht sauren pH-Wert (BRECKLE 1994).

Zum größten Teil wird die RBAB von einem Primärwald bedeckt, der aufgrund der Meereshöhe zwischen 800 - 1500 m ü. NN einen prämontanen immerfeuchten Regenwald darstellt. An den Grenzen des Schutzgebietes sind leider schon die Auswirkungen der umliegenden Landnutzung zu sehen. Der Wald ist dort zum größten Teil gerodet und mußte einer extensiven Viehwirtschaft weichen.

Das Klima ist ein typisch tropisches Tageszeitenklima (BRECKLE 1994). Während unseres Aufenthalts von Dezember 1994 bis Februar 1995 wurde an der Station eine Minimaltemperatur von 15,3 °C in der Nacht und eine Maximaltemperatur von 24 °C am Tage gemessen (Werte nach SCHROERS). Die Jahresniederschläge liegen etwa zwischen 3500 - 5000 mm und weisen das Gebiet als hyperhumid aus, mit einer etwas trockeneren Periode von Januar bis April, in der aber immer noch Niederschläge von ca. 100 mm im Monat zu verzeichnen sind (siehe Abb. 2.2).

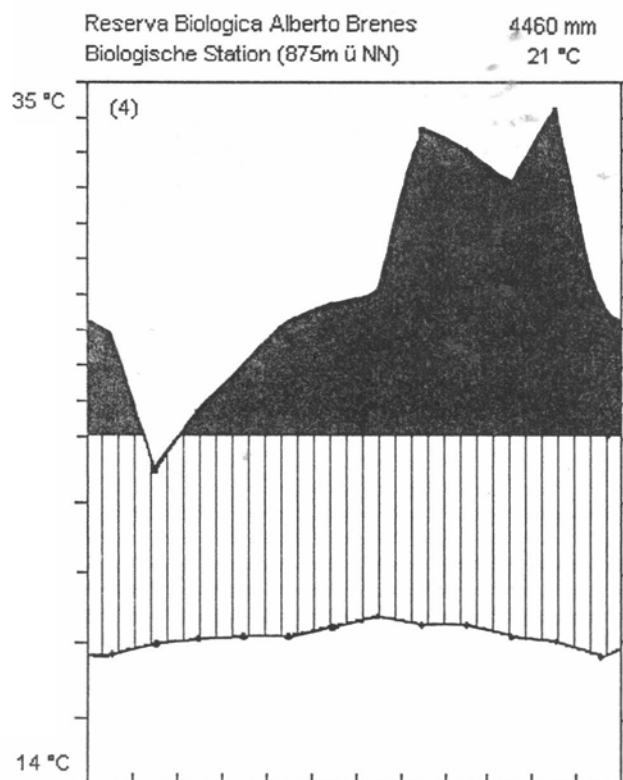


Abb. 2.2: Klimadiagramm (nach Walter) für die Reserva Biologica Alberto Brenes



Abb. 2.3: Typische Vegetation der Reserva Biologica Alberto Brenes

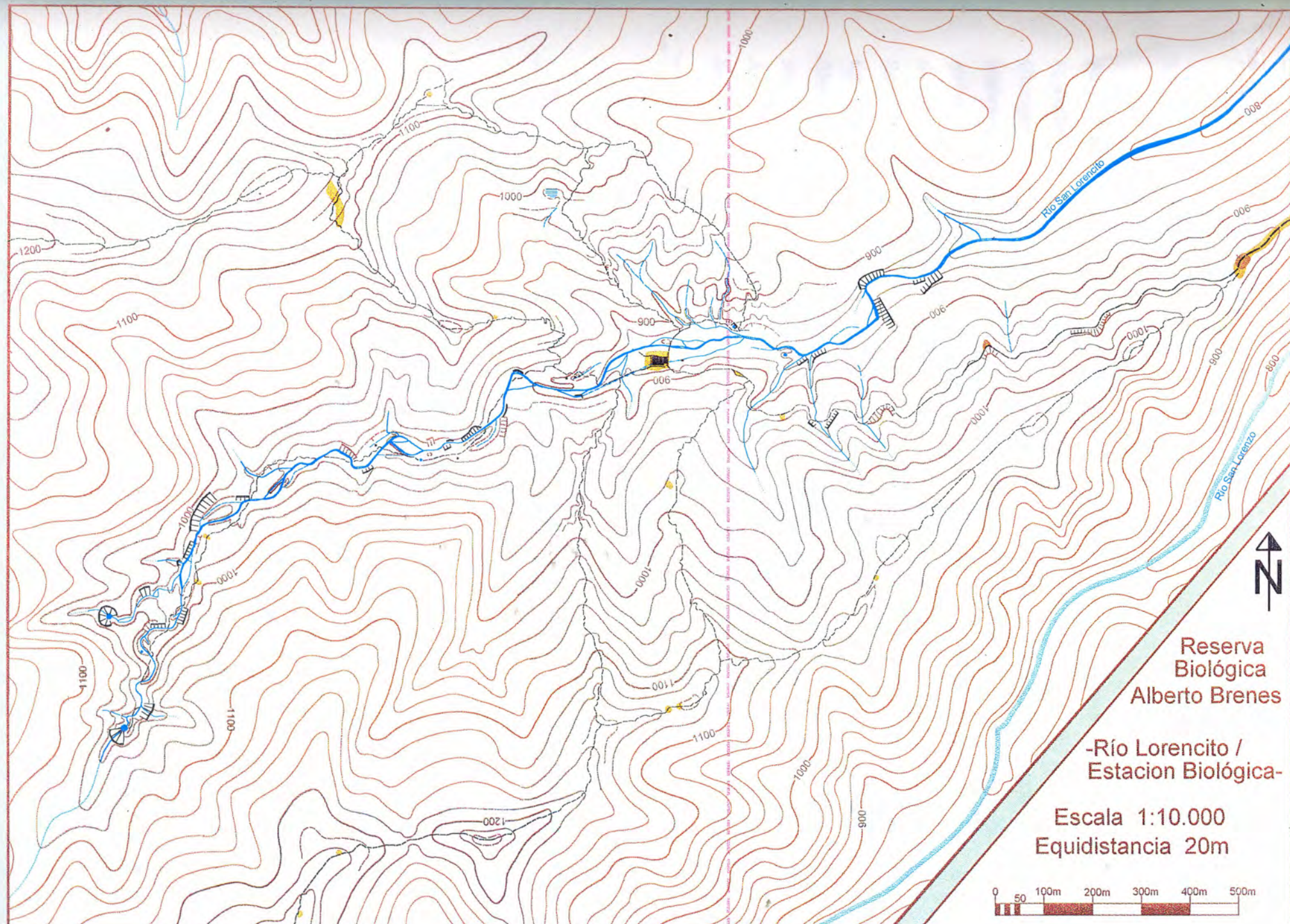
Die Vegetation im Untersuchungsgebiet wird von Baumbeständen dominiert, die zahlreiche kleine „Gaps“ (Baum - und Astfalllücken) aufweisen und ein dynamisches Mosaik von Pflanzenarten und Individuen bilden (BRECKLE 1994). Einzelne Gaps sind selten größer als 40 m² und meist durch das Umfallen eines größeren Baumes oder das Abbrechen großer Äste entstanden. Abhängig vom Alter sind die Gaps bis in unterschiedliche Höhen und Dichten wiederbesiedelt. Das Kronendach ist sehr vielschichtig und durch die Gaps stark aufgelockert, eine oft als typisch beschriebene, aber neuerdings angezweifelte Stockwerkbauweise (Whitmore 1993) ist kaum zu

beobachten. Die Krautschicht ist aufgrund des inhomogenen Kronendaches auch außerhalb der Gaps vielfach gut entwickelt. Selten anzutreffen in der RBAB sind sogenannte Emergenten, Bäume über 40 m Höhe, da aufgrund des sehr steilen Reliefs des Gebietes die meisten Bäume, die eine solche Höhe erreichen könnten, schon vorher umfallen.

Abb. 2.4 (nächste Seite): Topographische Karte des südöstlichen Teils der Reserva Biologica Alberto Brenes (nach R. BRECKLE), in dem die Untersuchung durchgeführt wurde. Sehr gut ist das steile Relief des Gebietes zu erkennen.

Legende:

	Zählkurve mit Zahl		freie Erdfläche
	Höhenkurven		Gap/Lichtung
	Hilfskurven		Reservagrenze
	Fallstriche		Bach
	ungenau Zählkurve		ungenauer Bach
	ungenau Höhenkurve		kleiner Teich/Sumpf
	Fahrweg		Felswand
	breiter Fußweg		Erdböschung
	Trail/Pfad		Felsblock
	undeutlicher Trail		Gebäude



3. Material und Methoden

3.1. Untersuchte Pflanzenarten

Aufgrund der immensen Artenvielfalt im Regenwald und der durch die Meßmethoden limitierten, erreichbaren Pflanzengrößen war es nicht einfach, die für die Untersuchungen geeigneten Pflanzen zu finden und zu bestimmen. Die Suche erfolgte auf mehreren Rundgängen in der näheren Umgebung der Station und wurde durch die einheimischen Botaniker Victor Mora und Prof. Rodolfo Ortiz unterstützt. Bei Auswahl der Pflanzen wurde, der Fragestellung der Arbeit entsprechend, ein möglichst breites Spektrum von sukzessional frühen bis hin zu sukzessional späten Arten berücksichtigt. Die ausgewählten Versuchspflanzen werden im folgenden, nach sukzessionaler Stellung von Pionier - hin zu Klimaxarten geordnet, in einer Tabelle (Tab. 3.1) dargestellt und anschließend näher beschrieben. Nicht in der Tabelle mitaufgeführt sind *Allopylus psilospermus* und *Xylosma spec.*, deren sukzessionale Stellung nicht sicher bestimmt werden konnte, sowie der Epiphyt *Blakea gracilis*.

Sukzessionale Stellung			
1	2	3	4
früh	früh - mittel	mittel - spät	spät
<hr/>			
<i>Myriocarpa</i>			
<i>Wercklea</i>			
	<i>Hoffmannia</i>		
	<i>Spatacanthus</i>		
	<i>Ardisia</i>		
	<i>Jacaratia</i>	<i>Jacaratia</i>	
	<i>Justicia</i>	<i>Justicia</i>	
		<i>Sloanea</i>	
		<i>Psychotria</i>	<i>Psychotria</i>
		<i>Pentagonia</i>	<i>Pentagonia</i>
		<i>Guarea</i>	<i>Guarea</i>
			<i>Plinia</i>

Tab. 3.1: Einteilung der untersuchten Arten nach ihrer sukzessionalen Stellung.

***Wercklea insignis* Pittier & Standley (Malvaceae)**

Dieser Baum, der eine Höhe von über 25 m erreicht, zeichnet sich durch sein starkes Wachstum und seine Vorliebe für sehr lichtreiche Standorte aus. Er besitzt damit eindeutig Pioniercharakter und kann in der Sukzessionsabfolge sehr früh bis früh eingeordnet werden. Aufgrund seiner beachtlichen Höhe hält er sich aber auch auf in der Sukzession fortgeschrittenen Standorten noch geraume Zeit. Blüten werden durch Fledermäuse bestäubt (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Myriocarpa longipes* Liebmann (Urticaceae)**

Im Tal entlang des Flusses Rio San Lorencito ist *Myriocarpa longipes*, ein kleiner Baum von 5 - 7 m Höhe, sehr häufig anzutreffen. Er bevorzugt lichtreiche Standorte und ist in der Sukzessionsabfolge sehr früh bis früh einzuordnen. Seine Blüten sind klein und werden wahrscheinlich windbestäubt (BURGER 1977; ORTIZ mdl. Mitteilung). Obwohl die Art den Urticaceae angehört, bildet sie keine Brennhaare aus.

***Hoffmannia dotae* Standley (Rubiaceae)**

Eine Strauchart von ca. 3 m Höhe, die im Untersuchungsgebiet in Gaps, vor allem an Standorten ohne starke Hangneigung in der Nähe des Flusses, sehr häufig anzutreffen ist. Dort bildet sie teilweise regelrechte Dickichte. Es handelt sich um eine Art, die in der Sukzessionsabfolge relativ früh auftritt, die jedoch auch etwas Schatten toleriert. *H. dotae* besitzt kleine, rotorange, kauliflore Blüten, die von Kolibris bestäubt werden (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Spatacanthus hoffmannii* Lindau (Acanthaceae)**

Weil von der Wuchsform her ein stark verzweigter Strauch oder kleiner Baum, der eine Höhe von bis zu 8 m erreicht, hat *Spatacanthus hoffmannii* ein ähnliches Erscheinungsbild wie die Art *Hoffmannia dotae* (siehe oben), mit der zusammen er oft auftritt; aber er ist schattentoleranter als letztere. In der Sukzessionsabfolge nimmt er eine frühe bis mittlere Stellung ein. Seine Röhrenblüten werden wahrscheinlich von Schmetterlingen und Kolibris bestäubt (BURGER 1986; ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Ardisia brenesii* Standley (Myrsinaceae)**

Dieser kleine Baum von ca. 6 - 7 m Höhe ist im Untersuchungsgebiet sehr häufig anzutreffen. In der Sukzessionsabfolge nimmt die Art eine frühe bis mittlere Stellung ein, kann aber durchaus auch Schatten ertragen. Ihre kleine Blüten duften aromatisch und werden von Insekten bestäubt (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Jacaratia dolichaula* Woodson (Caricaceae)**

Ein kleiner Baum im Unterwuchs, der eine Höhe von max. 8 m erreicht und in den tropischen Feuchtwäldern ganz Mittelamerikas anzutreffen ist. Typischerweise tritt er in Bestandslücken (Gaps) auf, aber auch nach Kronenschluß kann er noch einige Zeit überdauern, weshalb seine sukzessionale Stellung ähnlich der von *Justicia crenata* (siehe unten) als früh bis mittel einzuordnen ist. Es handelt sich um eine diözische Art, bei der sich die männlichen und weiblichen Pflanzen grundlegend in der Blütenmorphologie, der Anzahl der Blüten pro Pflanze und der Blühperiode unterscheiden (JANZEN 1983). Im Untersuchungsgebiet kommt die Art relativ selten vor (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Justicia crenata* Durkee (Acanthaceae)**

Justicia crenata ist ein ca. 3 m hoher Strauch, der im Tal des Rio San Lorencito an feuchten Standorten relativ häufig anzutreffen ist, wohingegen er auf den steilen Hängen nicht vorkommt. In der Sukzessionsabfolge kommt diese Pflanze in relativ frühen bis mittleren Stadien vor, kann aber durchaus auch Schatten gut ertragen. Die Art besitzt auffallend rote, von Kolibris bestäubte Röhrenblüten (BURGER 1986; ORTIZ mdl. Mitteilung)

***Sloanea faginea* Standley (Elaeocarpaceae)**

Mit einer max. Höhe von über 20 m stößt *Sl. faginea* bis in das Kronendach des Regenwaldes vor. Im Untersuchungsgebiet kommt diese Baumart relativ häufig vor und nimmt dort in der Sukzessionsabfolge eine mittlere bis späte Stellung ein (ORTIZ mdl. Mitteilung). Bei den Früchten handelt es sich um typische Springfrüchte.

***Psychotria graciliflora* Oersted (Rubiaceae)**

P. graciliflora wächst strauchförmig und erreicht eine Höhe von 2 - 3 m. Im Untersuchungsgebiet ist diese Art relativ häufig anzutreffen, bevorzugt an Standorten ohne starke Hangneigung in der Nähe des Rio San Lorencito. Sie toleriert relativ viel Schatten und nimmt in der Sukzessionsabfolge eine mittlere bis späte Stellung ein. Kennzeichnend für diese Pflanze sind ihre extrem kleinen Blätter (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Pentagonia costaricensis* Burger & Taylor (Rubiaceae)**

Pentagonia costaricensis ist eine für Costa Rica endemisch auftretende Baumart, die eine Höhe von ca. 15 m erreicht und im Untersuchungsgebiet verstreut auftritt. In der

Sukzessionsabfolge nimmt sie eine mittlere bis späte Stellung ein, bevorzugt aber Standorte mit direktem Licht. Ihre großen Blüten werden wahrscheinlich von Schmetterlingen bestäubt (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Guarea glabra* Vahl (Meliaceae)**

Ein im Untersuchungsgebiet häufig vorkommender Baum, der eine Höhe von 20 bis 30 m erreicht und an fast allen Standorten, vom Gap bis in schattige Bereiche hinein, anzutreffen ist. In der Sukzessionsabfolge nimmt die Art eine mittlere bis späte Stellung ein, da sie schattentolerant ist. Interessant ist die Fähigkeit, mehrmals im Jahr zu blühen und zu fruchten, wobei von Baum zu Baum unterschiedliche Blühperioden vorkommen. Die Blüten sind relativ klein und weiß, ihre Bestäubung findet hauptsächlich durch Nachtfalter statt, möglicherweise aber auch durch Kolibris und Fledermäuse (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Plinia salticola* Mc Vaugh (Myrtaceae)**

Plinia salticola ist eine im Untersuchungsgebiet endemische Baumart (SPRENGER 1992) mit einer Höhe von 10 - 12 m. In der Sukzessionsabfolge nimmt sie eine späte Stellung ein. Hervorzuheben sind die kleinen, weißen, kaulifloren Blüten, die aromatisch duften und wahrscheinlich durch Insekten bestäubt werden. Ihre Früchte werden annähernd faustgroß und duften ebenfalls. Kennzeichnend für diesen Baum ist das ständige Abschuppen der Rinde, wodurch der Stamm eine hell-gelecktes Aussehen erhält (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Xylosma* sp. (Flacourtiaceae)**

Eine typische Art der untersten Baumschicht, die eine Höhe von ca. 5 m erreicht und im Untersuchungsgebiet häufig vorkommt. Ihre Stellung in der Sukzessionsabfolge ist nicht genau geklärt, wobei ihre Fähigkeit, viel Schatten zu ertragen, auf ein späteres Auftreten hinweist (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Allopylus psilospermus* Radlkofer (Sapindaceae)**

Diese Baumart, die eine Höhe von ca. 10 m erreicht, kommt im Untersuchungsgebiet relativ selten vor. Ihr Status in der Sukzessionsabfolge ist nicht genau bekannt, aufgrund ihrer Vorliebe für lichtreichere Standorte kann man jedoch eine eher frühe bis mittlere Stellung erwarten. Sie besitzt kleine, weiße Blüten, die stark duften und wahrscheinlich durch Insekten bestäubt werden (ORTIZ mdl. Mitteilung).

***Blakea gracilis* Hemsley (Melastomataceae)**

Es handelt es sich um eine epiphytische Pflanze, deren Gattung bevorzugt in den montanen Regenwäldern der Neotropis vorkommt. Obwohl diese Pflanze bevorzugt im vollen Licht wächst und deshalb auch in den obersten Kronenregionen anzutreffen ist, findet man sie auch oft in Gaps entweder auf Totholz wachsend oder auf kleineren Bäumen, die durch die Öffnung im Kronendach noch ausreichend Licht erhalten. Die Pflanze besitzt weiße, fleischige Blüten ohne Nektar, die von vielen Bienenarten aufgesucht werden, und kennzeichnet sich durch eine lange Blühperiode von 6 - 8 Monaten aus (JANZEN 1983). Im Untersuchungsgebiet kommt *Blakea gracilis* häufig vor (ORTIZ mdl. Mitteilung).

3. 2. Meßinstrumente für Gaswechseluntersuchungen an Blättern

Die Untersuchungen zum Blattgasaustausch wurden mit einem leicht modifizierten tragbaren Kompakt - $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ - Porometer der Firma Walz (Effeltrich) durchgeführt. Das komplette System hat ein Gewicht von ca. 40 kg und kann von zwei Personen relativ einfach und schnell von einem Meßstandort zum nächsten verlegt werden.

3. 2. 1. Allgemeiner Porometeraufbau

Das Kompakt - $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ - Porometer setzt sich aus vier Einzelkomponenten, der Zentraleinheit, dem Porometerkopf, dem Feuchte - und Temperatursensor und der Feuchtekompensation zusammen. Um das System voll einsatzfähig zu machen, ist zudem ein $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ - Gasanalysator, Datalogger sowie ein tragbarer Computer erforderlich (siehe 3.2.2. - 3.2.4.). Die Gaswege in dem kompletten System sehen folgendermaßen aus (Abb. 3.1): Aus einem großen Gummiball wird Luft konstanter CO_2 - Konzentration und mit konstantem Taupunkt durch die Feuchtekompensation hindurch in die Porometerzentraleinheit gepumpt. Dabei werden die Gaswege noch vor dem Eintritt in die Zentraleinheit in einen Meßgasweg und einen Referenzgasweg geteilt. Im weiteren wird das Meßgas in den Porometermeßkopf geleitet, wo sich die CO_2 und H_2O - Konzentrationen des Meßgases aufgrund des Blattgaswechsels verändern können. Zur selben Zeit wird das Referenzgas in der Zentraleinheit in ein Ausgleichsgefäß geleitet, dessen Volumen mit dem des Meßkopfes identisch ist. Dadurch wird gewährleistet, daß die Meß - und Referenzgasfronten immer auf gleicher Höhe sind. Aus dem Porometermeßkopf strömt das Meßgas zurück in die Zentraleinheit. Von dort werden beide Gasströme zum Infrarotgasanalysator geleitet. Da dieser im „Absolut - Modus“ betrieben wurde, stand nur ein Kanal für die $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ - Messung zur Verfügung. Deshalb wurde das Referenzgas, über ein Magnetventil gesteuert, die meiste Zeit abgeblasen und nur in periodischen Abständen punktuell gemessen. Nachdem das Meßgas die Meßgaszelle des Gasanalysators verlassen hat, wird es an die Außenluft abgeblasen. Ein Massendurchflußmesser am Ausgang dient der Kontrolle, ob alle Schlauchwege dicht sind, was zutrifft, wenn der Gasdurchfluß hier mit dem an der Zentraleinheit eingestellten übereinstimmt.

Die elektrischen Verschaltungen der Komponenten untereinander sind in Abb. 3.2 dargestellt. Die Zentraleinheit dient dabei als Steuereinheit, die elektronische Signale

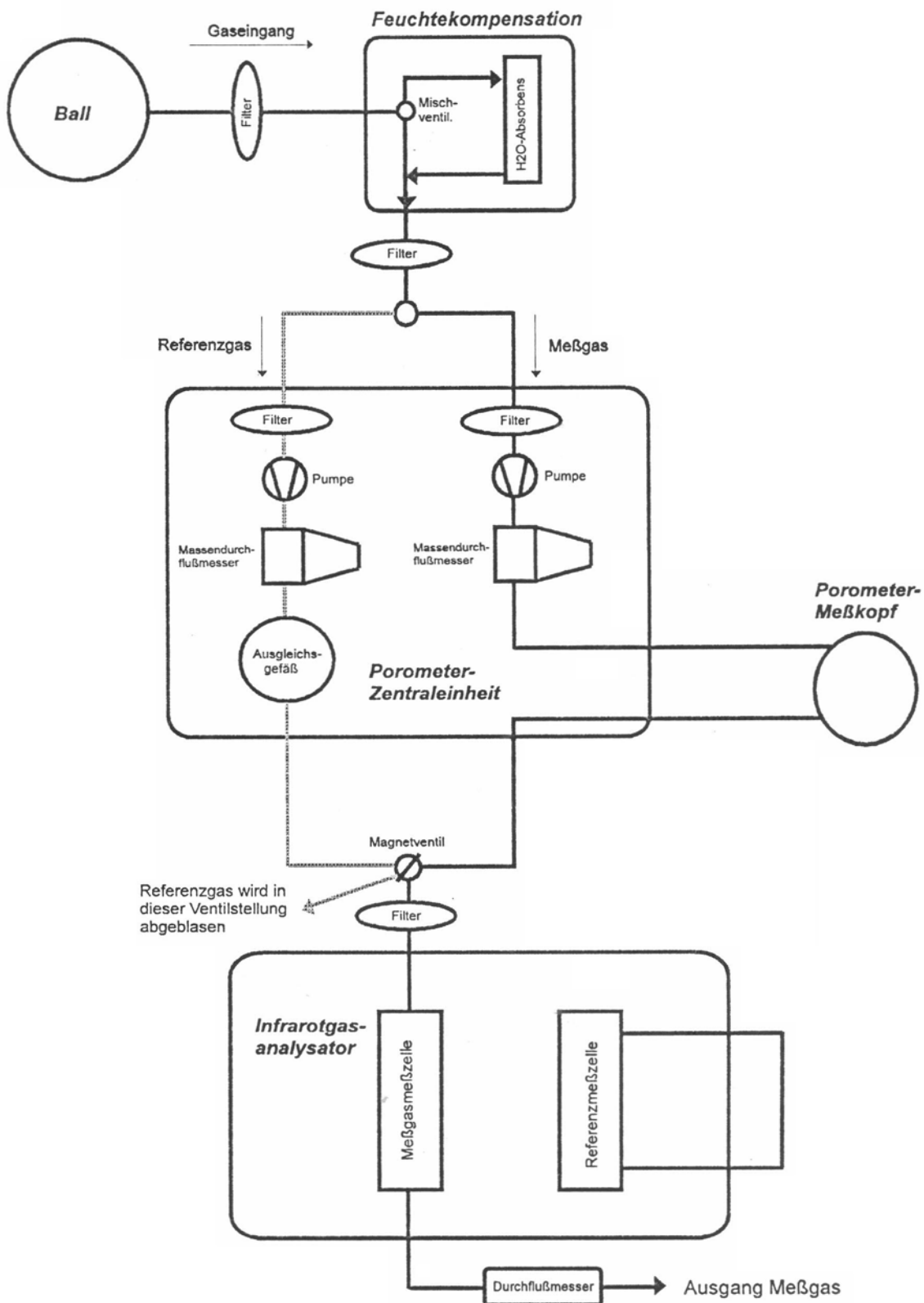


Abb. 3.1: Wege von Meß - und Referenzgas bei Gaswechselfmessungen (siehe Text)

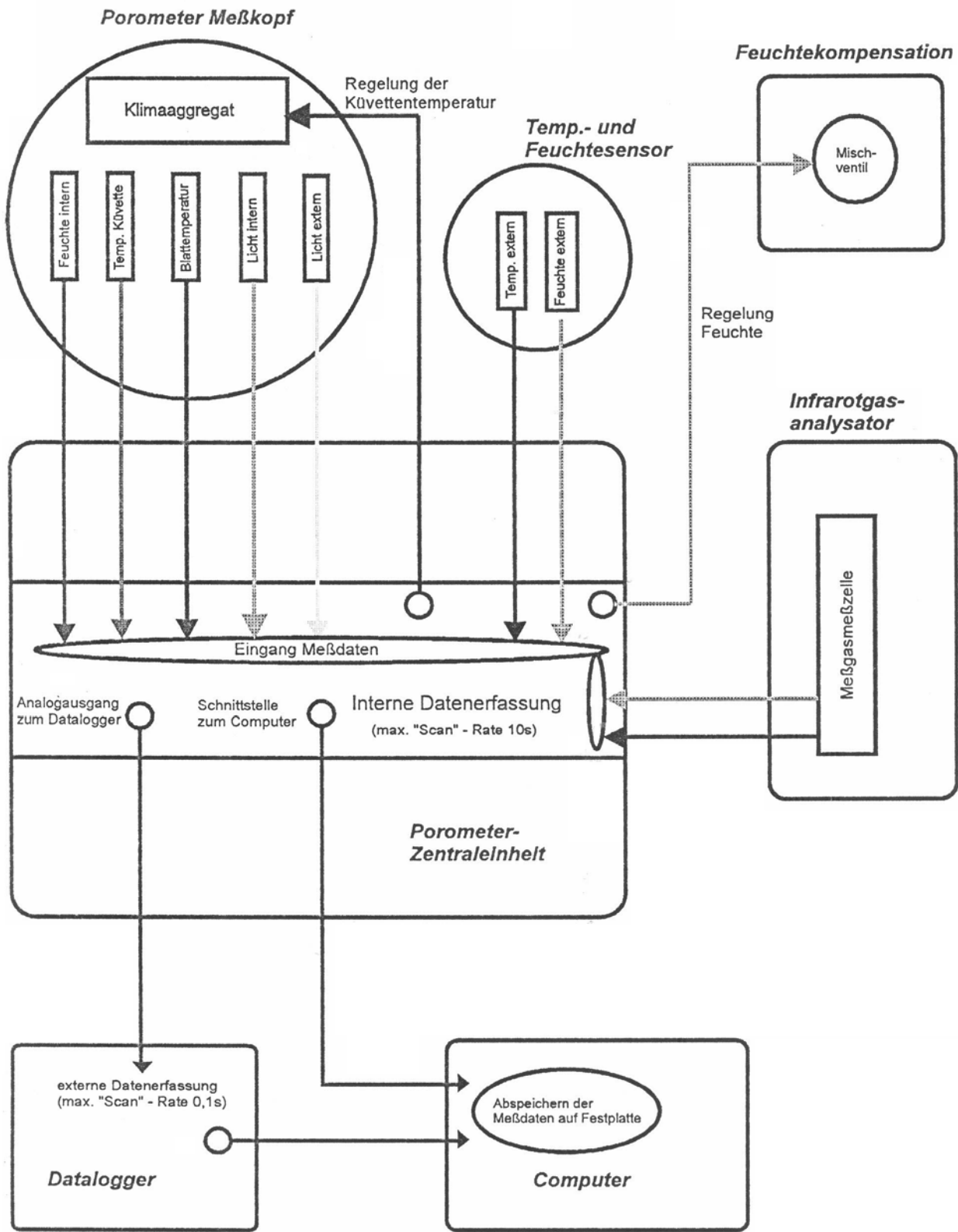


Abb. 3.2: Schema der elektrischen Verschaltung der einzelnen Komponenten der Gaswechselmeßanlage (siehe Text)

erhält, abspeichert und zum Teil direkt oder prozessiert weitergibt. Ein wichtiger Regelkreis wird mittels der Daten des externen Temperatur - und Feuchtesensors durch die Zentraleinheit gesteuert. Um im Porometermeßkopf annähernd die externen Temperatur - und Feuchtigkeitsverhältnisse zu erhalten, wird das Mischventil der Feuchtekompensation angesteuert, wodurch das Meßgas die entsprechende Feuchtigkeit erhält. Zusätzlich wird ein Peltier - Element im Meßkopf angesteuert, wodurch das Meßgas auf die Umgebungstemperatur heruntergekühlt wird.

Eine genaue Beschreibung der Einzelkomponenten des Systems folgt im weiteren:

3. 2. 1. 1. Zentraleinheit

Die Zentraleinheit CQP 130 dient sowohl als Steuerungseinheit für Pneumatik (Abb.3.1) und Stromversorgung als auch der Datenerfassung (Abb. 3.2). Durch zwei über Einstellknöpfe geregelte Pumpen werden die Gasströme des Systems reguliert und mittels zweier Massendurchflußmesser kontrolliert. Über diverse Schnittstellen ist eine Ansteuerung externer Geräte wie z.B. Feuchtekompensation, Porometermeßkopf, Datalogger und Computer möglich. Sämtliche vom Porometermeßkopf, Gasanalysator und vom externen Feuchte-/Temperatursensor gelieferten Daten lassen sich intern abspeichern und sind jederzeit über ein LCD - Display abrufbar. Die Stromversorgung im Feld erfolgt über zwei 12V/6Ah Akkumulatoren. Um einen Datenverlust bei Akkumulatorausfall zu vermeiden, wird der Datenspeicher durch eine Lithiumbatterie (3,7V/5Ah) abgepuffert. Die genauen technischen Daten der Zentraleinheit sind dem Porometerhandbuch (WALZ 1991) zu entnehmen.

3. 2. 1. 2. Porometermeßkopf

Der Porometermeßkopf PMF 10 wird über zwei Teflonschläuche und das Verbindungskabel an die Zentraleinheit angeschlossen. Der Meßkopf (Abb. 3.3) setzt sich zusammen aus der Meßkammer, in die das Blatt eingespannt wird, dem Peltier - Element mit Kühlrippen und dem Handgriff.

Das zu messende Blatt wird über eine Federvorrichtung in der Küvette eingespannt und durch Gummidichtungen von der Außenluft abgeschlossen. In der Meßkammer befinden sich vier Sensoren, welche die Werte für Küvettentemperatur (Pt - 100 Meßwiderstand), relative Luftfeuchte (kapazitive Meßzelle), Blattemperatur (Thermoelement NiCr - Ni) und Lichteinstrahlung in die Küvettenmeßkammer

(Photodiode Hamamatsu) an die Zentraleinheit weitergeben. Außen an der Meßkammer sitzt ein geeichter Quantum - Sensor zur Messung der außerhalb der Meßkammer einfallenden Lichteinstrahlung. Das Peltier - Element dient zur Kühlung der Küvettenmeßkammer, wenn diese sich durch das einfallende Licht über die Außentemperatur hinaus erwärmt. Im Handgriff befinden sich die Vorverstärker zum Messen von Blattemperatur, Küvettentemperatur, relativer Luftfeuchte sowie Lichteinstrahlung außerhalb und innerhalb der Meßkammer. Im Flansch zwischen Meßkammer und Handgriff sitzt der Motor, der über eine gasdichte Magnetkupplung das Lüfterrad in der Meßkammer antreibt (WALZ 1991). Eine gute Ventilation der Meßkammer durch das Lüfterrad ist von entscheidender Wichtigkeit bei Gaswechsellmessungen, da nur so nach einer lokalen Konzentrationsänderung in der Küvette möglichst schnell die neue Gleichgewichtskonzentration im gesamten Volumen erreicht werden kann (siehe SCHNEIDER 1991). Das effektive Volumen (siehe 3.4.) der Küvette beträgt 62,33 ml (nach unveröffentlichten Daten von SCHNEIDER).

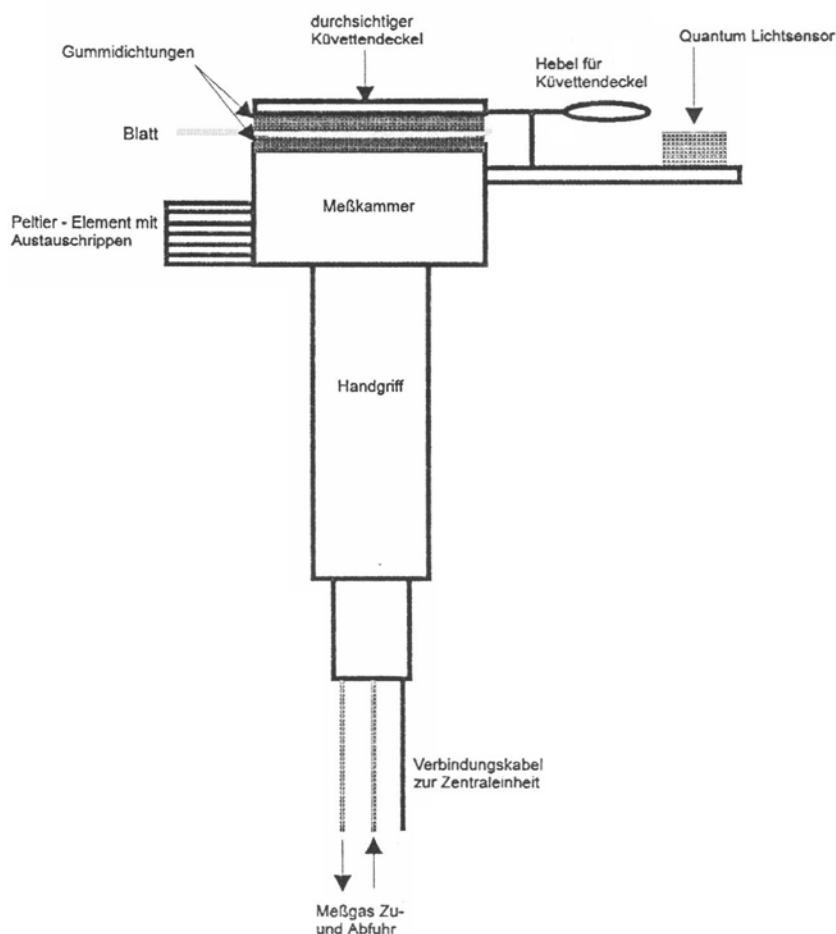


Abb. 3.3: Skizze des Porometermeßkopfes.

3. 2. 1. 3. Externer Feuchte - und Temperatursensor und Feuchtekompensation

Der Sensor YA - 100F dient der Messung der Außenluftfeuchte und -temperatur und wird an die Zentraleinheit angeschlossen. Diese steuert nach den eingehenden Meßwerten für das Umgebungsklima das Peltier - Element und die Feuchtekompensation (siehe unten) solange, bis die Bedingungen in der Meßkammer den äußeren Verhältnisse entsprechen.

Die Feuchtekompensation HC 130 dient dazu, den durch die Transpiration der Pflanze abgegebenen Wasserdampf so aufzufangen, daß in der Meßküvette eine der Außenluft entsprechende Feuchtigkeit herrscht. Dies wird dadurch erreicht, indem am Eingang des Systems ein Mischventil trockene (durch Silicagel getrocknet) und feuchte Luft mischt und entsprechend der Transpirationsintensität der Pflanze das Meßgas somit in seinem Taupunkt erniedrigt. Neben seiner Hauptfunktion, eine der Außenluft entsprechende Feuchtigkeit in der Meßküvette herzustellen, kommt der Feuchtekompensation gerade in den feuchten Tropen eine weitere wichtige Funktion zu. Aufgrund der dort vorherrschenden extrem hohen Luftfeuchtigkeit treten immer wieder Kondensationsprobleme in der Meßküvette auf. Mit Hilfe einer gut funktionierenden Feuchtekompensation (was bei unserer Reise leider nicht der Fall war) läßt sich diese Problem relativ gut beherrschen. Es besteht jedoch auch dann immer noch die Gefahr, daß bei hoher Kühlleistung durch das Peltier - Element es dort zu einer Kondensation von Wasserdampf kommt, wodurch eventuell Meßwerte verfälscht und Sensoren beschädigt werden können.

3. 2. 2. CO₂ - und H₂O - Gasanalysator

Bei diesem Gerät (LI - 6262, Licor, Nebraska, USA) handelt es sich um einen, differentiellen, nicht streuenden CO₂/H₂O - Infrarot - Gasanalysator (siehe Handbuch LI - 6262, LICOR 1991) . Die Messungen von CO₂ und H₂O basieren dabei auf den Unterschieden in der Absorption von Infrarotstrahlung in der Meßgaszelle in Bezug auf die Absorption in der Referenzgaszelle. Da die Referenzgaszelle mit einem Gas bekannter CO₂ - und H₂O - Konzentration geeicht ist, wird aus der Absorptionsdifferenz heraus durch den Gasanalysator die CO₂ - und H₂O - Konzentration im Meßgas berechnet und in Form eines Analogmeßsignals (in mV) auf die Zentraleinheit übertragen. Die Eichung des CO₂ - Kanals wurde mit CO₂ freier Luft und Luft mit bekannter CO₂

Konzentration durchgeführt. Analog dazu wurde der H_2O - Kanal mit H_2O freier Luft und Luft mit einem bekannten Taupunkt geeicht.

Die Messungen mit dem Gasanalysator werden alle im „Absolut - Modus“ durchgeführt, d.h. die ausgegebenen Werte in mV entsprechen immer der tatsächlichen CO_2 - bzw. H_2O - Konzentration und nicht nur der Differenz zwischen Meß - und Referenzgaskonzentration, wie dies beim „Differenziell - Modus“ der Fall ist.

3.2.3 Datenaufzeichnung bei schnellen Messungen im Sekundenbereich

Bei schnellen Messungen im Sekundenbereich war die interne Datenerfassung der Zentraleinheit mit einem vorgegebenen, schnellstmöglichen Meßintervall von 10 s überfordert. Mit Hilfe des an die Zentraleinheit angeschlossenen Dataloggers Campbell 21X (Campbell Scientific, Shepshed, UK) konnten die vom Gasanalysator, dem Licht - und Temperatursensor empfangenen Analogsignale problemlos in Meßintervallen von bis zu 0,1 s abgespeichert werden. Die Stromversorgung erfolgte über interne Akkumulatoren.

3. 2. 4. Verfügbare Computer für Datenspeicherung und - auswertung

Um die vom Campbell Datalogger aufgezeichneten Daten direkt auf Festplatte abzuspeichern, verwendeten wir den tragbaren Computer Macintosh Powerbook 145 (Apple, Cupertino, USA). Mittels des Datenübertragungsprogrammes „CQP130i“ der Firma Walz (WALZ 1991) wurden auch die von der Zentraleinheit aufgezeichneten Daten auf Festplatte sowie Diskette gesichert. Um das Datenübertragungsprogramm auf einem Apple - Rechner zu nutzen, wurde ein MS - DOS Emulationsprogramm (Soft - PC) verwendet.

Eine weitere Datenbearbeitung und die Erstellung dieser Arbeit erfolgten auf privaten, IBM - kompatiblen 486er - bzw. Pentium - Rechnern.

3. 3. Berechnung der Gaswechsel - Meßparameter und abgeleiteter Größen

Die durch die Gaswechselmessungen im Felde erhaltenen Daten sind Rohdaten (Analogsignale in mV). Zu einer korrekten Darstellung der Ergebnisse sind umfangreiche Berechnungen und Korrekturen notwendig, auf die ich im folgenden näher eingehe.

3. 3. 1. Umrechnung des H₂O - Analogsignals in den Dampfdruck der Kammerluft

Vom Gasanalysator wird ein lineares Analogsignal zwischen 0 und 5000 mV, das einem vorher am Gasanalysator eingegebenem Meßbereich für H₂O entspricht (z.B. 10 - 30°C Taupunkt), an die Datenerfassung weitergegeben.

Als erster Schritt wird dieses Signal über einen Term, in dem der am Gasanalysator eingestellte Nullwert (z.B. 10°C) und der Meßbereich (z.B. 10 - 30°C) miteingehen, in den Taupunkt des Meßgases umgerechnet.

$$DP = AS * MB_w / 5000 \text{ mV} + NW$$

Es gilt:

DP Taupunkt des Meßgases [°C]

AS Analogsignal [mV]

MB_w Meßbereich der Gasanalysatoreinstellung für H₂O [°C]

NW Nullwert der Gasanalysatoreinstellung [°C]

In einem zweiten Schritt werden die Taupunktwerte des Meßgases mit Hilfe eines Polynoms siebten Grades in Dampfdruckwerte umgerechnet. Dies ist notwendig, da der Meßbereich des Gasanalysators nicht in der Einheit „Dampfdruck“ eingestellt wurde. Für weitere Berechnungen wird jedoch der Dampfdruck benötigt (siehe unten).

3. 3. 2. Umrechnung des CO₂ - Analogsignals in CO₂ - Konzentration (µmol/mol)

Diese Umrechnung erfolgte nach dem gleichen Schema wie der erste Schritt in 3.3.1.

$$C = AS * MB_c / 5000 + NW$$

Es gilt:

C Konzentration CO₂ [µmol/mol]

AS Analogsignal in mV

MB_c Range der Gasanalysatoreinstellung [µmol/mol]

NW Nullwert der Gasanalysatoreinstellung [µmol/mol]

Berechnen der Referenzgaswerte

Um Rückschlüsse auf den Gaswechsel während eines Versuches ziehen zu können, muß das Referenzgas zu jedem Versuchszeitpunkt bekannt sein. Dazu wird während des Versuches immer wieder das Referenzgas für kurze Zeit gemessen. Diese punktuellen Meßwerte werden aufgetragen, und mit Hilfe einer polynominalen Regression wird durch diese Werte eine Kurve gelegt, aus der heraus die Referenzgaswerte zu jedem Zeitpunkt der Messung annähernd berechnet werden. Auch diese Werte werden analog zu den Meßgaswerten wie oben beschrieben umgerechnet.

3. 3. 3. Berechnung von Transpiration und CO₂ - Assimilation

Die Berechnung der Transpiration sowie der CO₂ - Assimilation basiert auf Arbeiten von VON CAEMMERER & FARQUHAR (1981) sowie FARQUHAR & SHARKEY (1982). Von den Parametern Transpiration und Assimilation werden bei Bedarf die Blattleitfähigkeit für H₂O sowie interzelluläre CO₂ - Konzentration abgeleitet. In der Berechnung der Assimilation erfolgt auch eine Rückkorrektur der Verfälschung des molaren Luftstromes aufgrund der Transpirationsfeuchte.

$$E = F/L * ((wp_o - wp_i)/(p - wp_o))$$

Es gilt:

- E Transpiration [mmol/(m²s)]
- F Flow Meßgas [mmol/s]
- L projizierte Blattfläche [m²]
- wp_o Wasserdampf - Partialdruck an Küvettenausgang [hPa]
- wp_i Wasserdampf - Partialdruck an Küvetteneingang [hPa]
- p Luftdruck [hPa]

115402

581.133.42

0772

$$A = F/L * ((p-wp_i)/(p-wp_o)) * \Delta c$$

Es gilt:

- A Assimilation [µmol/(m²s)]
- F Flow Meßgas [mol/s]
- L projizierte Blattfläche [m²]
- wp_o Wasserdampf - Partialdruck an Küvettenausgang [hPa]
- wp_i Wasserdampf - Partialdruck an Küvetteneingang [hPa]
- p Luftdruck [hPa]
- Δc CO₂ - Differenz zwischen Meß - und Referenzgas [µmol/mol]

3. 4. Die Bedeutung des effektiven Kammervolumens für die Korrektur der Meßwerte

An dieser Stelle soll kurz auf die Bedeutung des bei dieser Korrektur verwendeten effektiven Kammervolumens (V_{eff}) eingegangen werden. Grundsätzlich sei vorangestellt, daß eine möglichst kleine Meßküvette und eine möglichst große Gasdurchflußrate für Gaswechsellmessungen zu empfehlen sind, um die Signalverzerrungen der Meßwerte, welche die Meßgenauigkeit negativ beeinflussen, am geringsten zu halten. Bei der Bestimmung des effektiven Kammervolumens nach PEARCY et al. (1985) muß mit großer Sorgfalt vorgegangen werden, da sich Schätzfehler bei V_{eff} sehr stark auf die Korrektur des verzerrten Meßsignals auswirken können (KÜPPERS et al. 1993). Vor einer weiteren Betrachtung dieses Problems soll aber zuerst anhand eines schematischen Beispiels der Verlauf der Photosynthese im Lichtfleck kurz dargestellt sowie das Verfahren zur Signalkorrektur des Meßsignals gezeigt werden.

3. 4. 1. Schematischer Verlauf der Netto - Photosynthese in einem Lichtfleck

Die CO_2 - Aufnahme eines Blattes während und unmittelbar nach einem Lichtfleck folgt einem typischen Muster, wie es in Abb. 3.4 zu sehen ist. In der dem Lichtfleck vorangehenden Dunkelphase betreibt die Pflanze im geringen Maße Dunkelatmung, d.h. es wird CO_2 abgegeben. Sobald jedoch die Pflanze Licht von sättigender Quantenflußdichte ausgesetzt wird, ist ein steiler Anstieg der CO_2 - Assimilationrate zu erkennen. Ist der Photosyntheseapparat des Blattes vollinduziert, so wird im weiteren Verlauf des Lichtflecks eine maximale Assimilationsrate erreicht. Nach dem Ende des Lichtflecks klingt die CO_2 - Aufnahme nicht schlagartig, sondern allmählich aus. Anschließend kann ein leichtes Überschwingen in den Netto - Atmungsbereich auftreten, bevor das Blatt wieder in den Ausgangszustand mit der normalen Dunkelatmungsrate zurückkehrt. Dieser Effekt der postilluminativen Photosynthese wurde schon bei vielen Pflanzenarten in mehr oder weniger starker Ausprägung beschrieben und ist von grundlegender Bedeutung für die photosynthetische Ausnutzung von Lichtflecken (CHAZDON & PEARCY 1991; PEARCY 1988).

Der lichtfleckbedingte Gesamt - CO_2 - Gewinn (C_{tot}) der Pflanze kann in zwei Phasen getrennt werden. Zum einen in den CO_2 - Gewinn während des Lichtflecks (C_{LF}) und zum anderen in den postilluminativen CO_2 - Gewinn (C_{post}). Bei der Berechnung des CO_2 - Gewinns ist zu berücksichtigen, daß das leichte Überschwingen in den negativen Bereich von C_{tot} und C_{post} jeweils abzuziehen ist.

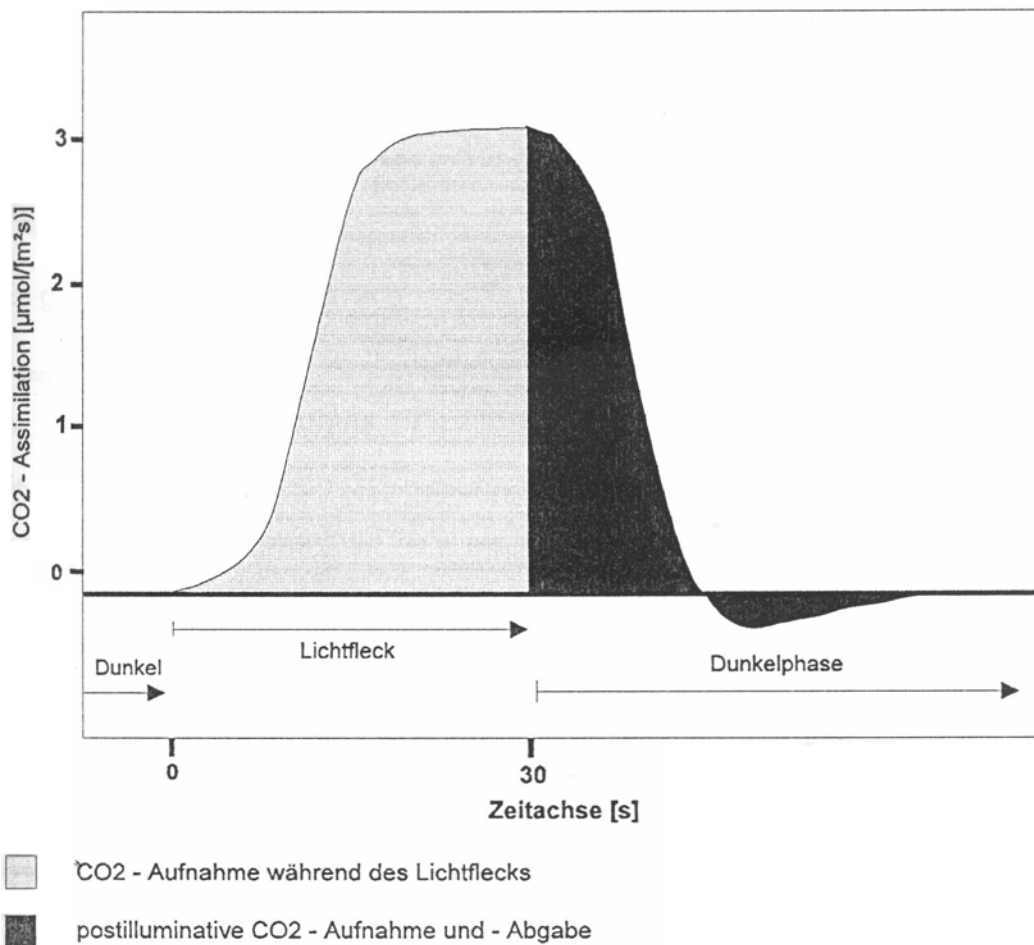


Abb. 3.4: Schematische Darstellung des Verlaufs der Photosynthese im Lichtfleck am Beispiel eines 30s Lichtflecks. Aufgrund der Dunkelatmung vor dem Lichtfleck liegt die CO₂ - Assimilationsrate anfangs im negativen Bereich und kehrt dahin nach Abschluß der Antwort auf den Lichtfleck wieder zurück.

3. 4. 2. Signalkorrektur der berechneten CO₂ - Assimilationswerte bei dynamischen Lichtverhältnissen

Die aus dem aufgezeichneten Meßsignal berechnete CO₂ - Assimilationsrate entspricht nicht exakt dem tatsächlichen Geschehen. Aufgrund des Auswaschverhaltens der Meßküvette liegt bei dynamischen Vorgängen (Konzentrationsprüngen) vielmehr ein verzerrtes Signal vor, das sich unter gewissen Voraussetzungen rechnerisch korrigieren läßt (BARTHOLOMEW et al. 1981; PEARCY et al. 1985; Küppers et al. 1993). Die

genaue Herleitung dieser Korrektur hat SCHNEIDER (1991) sehr ausführlich dargestellt. Die Korrekturformel lautet folgendermaßen:

$$A_{\text{korr}} = \frac{A_t - A_{t-1}}{1 - e^{-(F \cdot \Delta t / V_{\text{eff}})}} + A_{t-1}$$

Es gilt:

A_{korr} korrigierte CO_2 - Assimilationsrate zum Zeitpunkt t [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$]

A_t verzerrte gemessene CO_2 - Assimilationsrate zum Zeitpunkt t [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$]

A_{t-1} verzerrte gemessene CO_2 - Assimilationsrate zum Zeitpunkt $t-1$ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$]

Δt Zeitintervall zwischen zwei Meßpunkten [s]

F Flow Meßgas [m^3/s]

V_{eff} effektives Kammervolumen der Meßküvette [m^3]

3. 4. 3. Auswirkungen fehlerhafter Schätzung des effektiven Kammervolumens

Wie oben schon erwähnt, ist eine möglichst genaue Bestimmung des effektiven Kammervolumens der Meßküvette eine Grundvoraussetzung für die Signalkorrektur des Meßsignals. Wichtig ist dies vor allem bei der Auswertung von Lichtfleckversuchen, da durch eine ungenaue Korrektur der Anteil des postilluminativ assimilierten CO_2 (C_{post}) am gesamten assimilierten CO_2 (C_{tot}) in einem falschen Verhältnis steht. Die Auswirkungen ungenauer Korrekturen lassen sich sehr gut aus Abb. 3.5 entnehmen. Hier wurde ein verzerrtes Meßsignal mit drei verschiedenen V_{eff} - Werten unterschiedlich korrigiert. Es wurde das tatsächlich für die Korrekturen verwendete V_{eff} als wahr angenommen und gleich 1 gesetzt, die beiden anderen Korrekturen wurden mit dem 1,5 - bzw. 0,5 fachen V_{eff} durchgeführt. Deutlich ist zu erkennen, daß es bei einem zu großen effektiven Kammervolumen (V_{eff}) zu einer Unterschätzung von C_{post} kommt, während ein zu kleines V_{eff} den gegenteiligen Effekt nach sich zieht. Der Wert für C_{tot} wird von solchen Korrekturfehlern jedoch nicht beeinflusst, es ändert sich jeweils nur der zeitliche Verlauf der CO_2 - Aufnahme. In Abb. 3.6 wurde der prozentuale postilluminative Anteil an C_{tot} gegen relative V_{eff} - Werte von 0,5 - 1,5 aufgetragen, wobei hier das angenommene tatsächliche V_{eff} wieder 1 gesetzt wurde. Die Auswirkungen ungenauer V_{eff} - Werte lassen sich auch hier sehr gut erkennen.

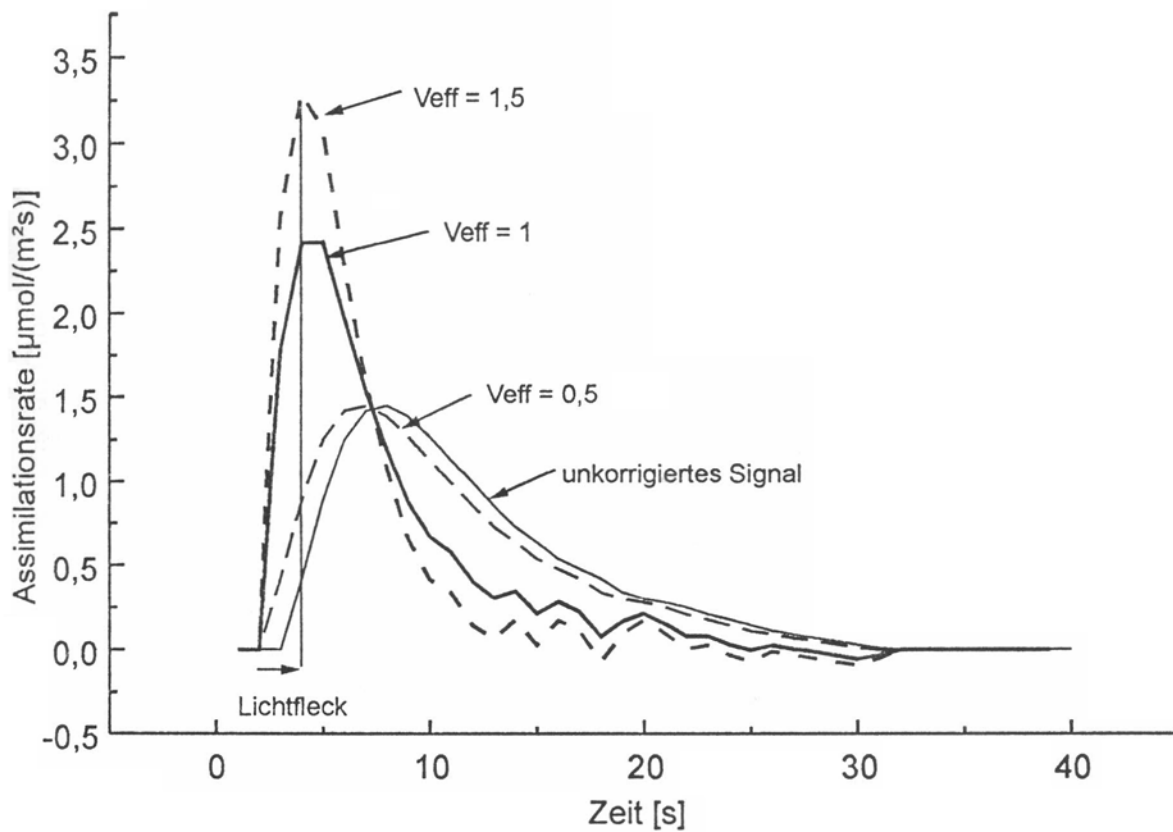


Abb. 3.5: Es sind ein (angenommenes) unkorrigiertes Meßsignal sowie drei korrigierte Meßkurven dargestellt, zum einen mit dem angenommenen wahren $V_{\text{eff}} (=1)$, zum anderen mit einem um das 1,5 fache überschätzten bzw. um das 0,5 fache unterschätzten V_{eff} . Der Pfeil gibt die Dauer des Lichtflecks an.

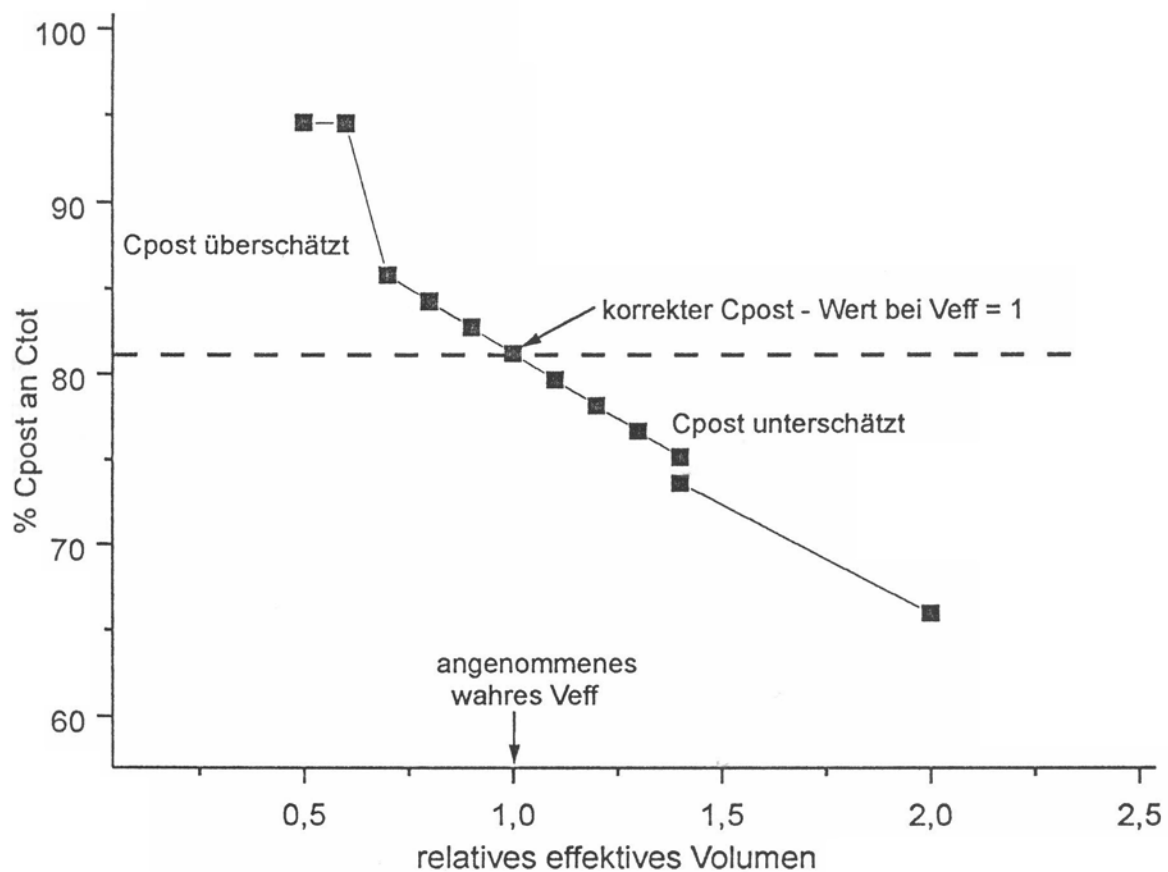


Abb. 3.6: Aufgetragen ist der prozentuale Anteil von C_{post} an C_{tot} in Relation zu den relativen V_{eff} - Werten, wobei der wahre Wert gleich 1 gesetzt wurde. Deutlich erkennbar sind die abweichenden Werte von C_{post} für falsch eingeschätzte V_{eff}

3. 5. Die Bedeutung und Berechnung des Induktionszustandes

Setzt man ein Blatt nach einer längeren Schwachlicht - bzw. Dunkelphase Licht von sättigender Quantenstromdichte aus, so ist zu beobachten , daß die CO_2 - Assimilationsrate über mehrere bis viele Minuten hin ansteigt, um erst dann einen Maximalwert zu erreichen. Diese für den Photosyntheseapparat typische Eigenschaft – die Lichtinduktion – wurde schon vielfach beschrieben (z.B. WALKER 1981) und ist sowohl auf den Aktivitätszustand des biochemischen Teils der Photosynthese als auch auf die stomatäre Apertur zurückzuführen (SCHNEIDER 1991).

Die Berechnung des Induktionszustandes wurde nach der Methode von CHAZDON und PEARCY (1986) durchgeführt. Dabei ergibt sich der Induktionszustand aus dem Verhältnis der CO_2 - Assimilationsrate am Ende eines Lichtflecks zur entsprechenden CO_2 - Assimilationsrate unter konstantem Dauerlicht (Abb. 3.7), wobei jeweils Licht von sättigender Quantenstromstärke vorausgesetzt wird:

$$I = (C_{\text{LF}} / C_{\text{DL}}) * 100$$

Es gilt:

I Induktion [%]

C_{LF} CO_2 - Assimilationsrate am Ende des Lichtflecks [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$]

C_{DL} CO_2 - Assimilationsrate in konstantem Dauerlicht [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$]

Es wurde dieses Verfahren ausgewählt, da es hinreichend für eine Vielzahl von Aussagen ist, obwohl damit keine Unterschiede zwischen stomatären und biochemischen Einflüssen auf den Induktionszustand festgestellt werden können. Das Verfahren von SCHNEIDER (1991) sowie KÜPPERS & SCHNEIDER (1993), das sowohl stomatäre als auch biochemische Parameter berücksichtigt, konnte nicht angewandt werden. Dafür sind einwandfreie Meßwerte der intrazellulären CO_2 - Konzentration notwendig, die aufgrund von Kondensationsproblemen in der Meßküvette nicht abgeleitet werden konnten.

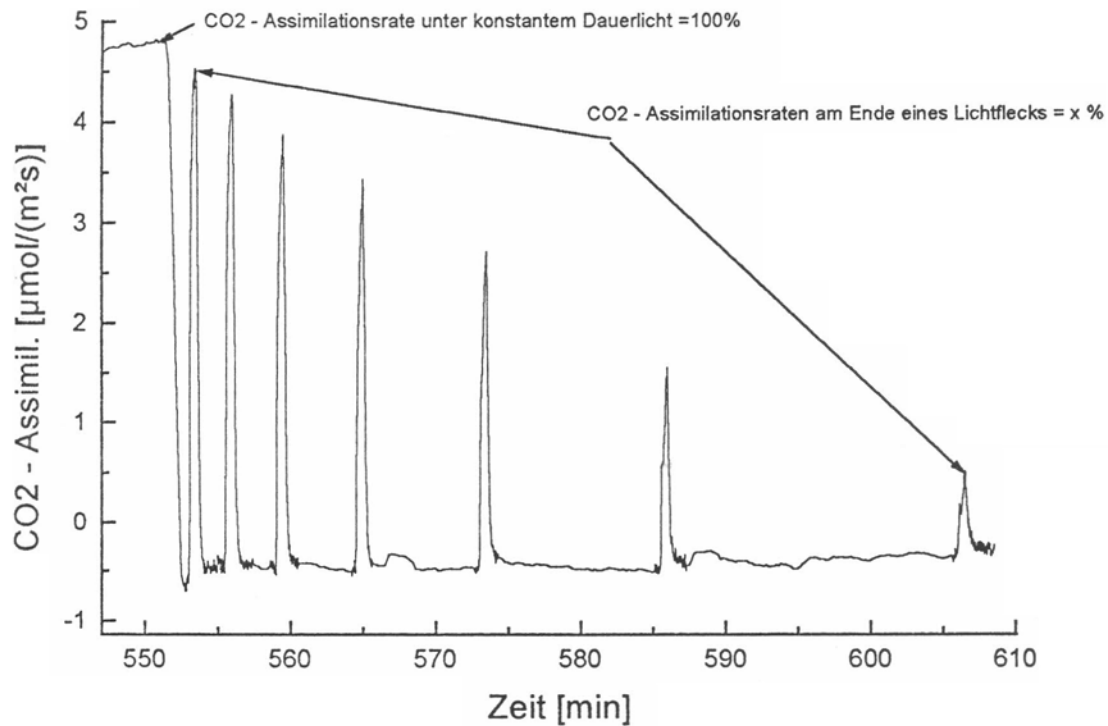


Abb. 3.7: Dargestellt ist eine Meßkurve von *Jacarata dolichaula* zur Induktionsabnahme des Photosyntheseapparates. Aus dem Verhältnis der CO₂ - Assimilationsrate am Ende eines Lichtflecks zur CO₂ - Assimilationsrate unter konstantem Dauerlicht (jeweils von sättigender Quantenstromdichte) wird nach der Methode von CHAZDON und PEARCY (1986) der Induktionszustand des Photosyntheseapparates berechnet.

3. 6. Versuche zum Blattgasaustausch unter natürlichen und künstlich erzeugten Bedingungen

3. 6. 1. Messung des Gaswechsels unter natürlichem Tageslicht

Um ein Bild darüber zu erhalten, wie Pflanzen unter natürlichen Lichtbedingungen Photosynthese betreiben, wurden bei einigen Pflanzen Tagesgänge des Blattgaswechsels gemessen. Dabei wurde die gleiche Meßanlage wie zur Messung der Lichtfleckversuche benutzt, jedoch wurde anstelle des externen Dataloggers die interne Datenerfassung der Zentraleinheit eingesetzt. Dies war möglich, da eine Aufzeichnung der Meßwerte nur jede volle Minute erfolgte, was über den Zeitraum eines ganzen Tages hinweg als sinnvolle Auflösung erschien. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die aufgezeichneten Werte keine punktuellen Messungen darstellen, sondern über die jeweils im Sekundenabstand genommenen Meßwerte der vorangegangenen Minute integriert werden. Dadurch ist es möglich, auch quantifizierende Aussagen, z.B. über die gesamte CO_2 - Aufnahme im Verlauf eines Tages, anzustellen.

Gleichzeitig wurde an den jeweiligen Versuchspflanzen mittels Lichtsensoren in verschiedenen Höhen das Lichtklima durch den externen Datalogger aufgezeichnet (siehe Diplomarbeit WILLAND, in Bearbeitung). Die Tagesgänge wurden immer von 6:00 Uhr früh bis 18:00 Uhr abends ohne Unterbrechung durchgemessen.

3. 6. 2. Verhalten des Blattgasaustausches unter künstlich erzeugten Lichtflecken (Lichtfleckversuch)

An einem Blatt wurden jeweils Untersuchungen zum Blattgaswechsel unter dynamischen Lichtverhältnissen mit Hilfe künstlich erzeugter Lichtflecken angestellt, die sich aus drei Versuchsabschnitten zusammensetzten. Aus praktischen Gründen (Zeitersparnis) wurden sie zu einem Versuchsblock, den ich im weiteren der Einfachheit halber „Lichtfleckversuch“ nennen möchte, zusammengefaßt. In Abb. 3.8 ist der Ablauf eines solchen Versuchs mit seinen drei Abschnitten beispielhaft dargestellt. Die obere Kurve gibt den zeitlichen Verlauf der Quantenstromdichte wieder, während die untere Kurve die CO_2 - Assimilationsrate des Blattes als Reaktion auf die dynamische Lichtverhältnisse widerspiegelt. Auf die drei Versuchsabschnitte, deren Auswertung zeigen soll, wie der Blattgaswechsel der Pflanzen unter dynamischen Lichtbedingungen verläuft, wird im weiteren näher eingegangen:

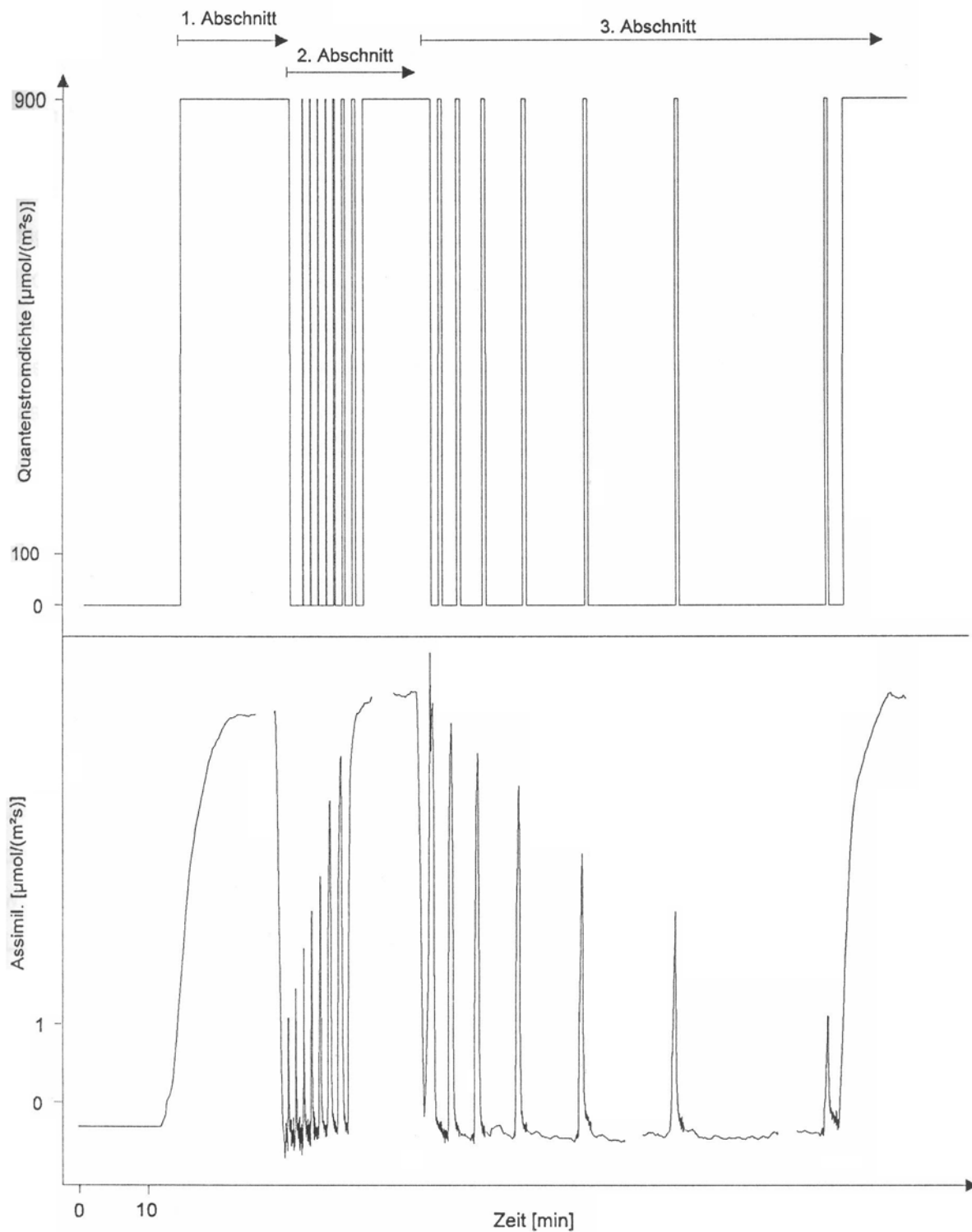


Abb. 3.8: Schema einer Messung des Blattgasaustausches unter künstlich erzeugten Lichtflecken (Lichtfleckversuch). Die obere Kurve zeigt den Verlauf der Quantenstromdichte während des Versuchs. In der unteren Kurve ist die CO_2 -Assimilationsrate des gemessenen Blattes als Antwort auf die dynamischen Lichtverhältnisse zu sehen. Die Pfeile markieren den zeitlichen Verlauf der drei Versuchsabschnitte (siehe Text).

a) Bestrahlung des Blattes mit Dauerlicht sättigender Quantenstromdichte bis zum Erreichen der Vollinduktion des Photosyntheseapparates (1. Versuchsabschnitt)

Das in der Meßküvette eingespannte Blatt wird nach einer vorhergehenden Abdunkelung von mindestens 60 min solange mit sättigendem Dauerlicht von ca. $900 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bestrahlt, bis die Netto - CO_2 - Aufnahme nicht mehr weiter ansteigt, d.h., das Blatt vollinduziert ist.

Aus solch einer Induktionskurve kann man Rückschlüsse auf die Induktionsdynamik des Blattes ziehen, wie z.B. Schnelligkeit der Induktionszunahme und CO_2 - Assimilationsrate bei Vollinduktion (KÜPPERS & SCHNEIDER 1993)

b) Messung der CO_2 - Assimilation während einer Folge künstlich erzeugter Lichtflecken (2. Versuchsabschnitt)

Um festzustellen, ob das Versuchsblatt unter dynamischen Lichtbedingungen ein anderes Photosyntheseverhalten zeigt als bei „Steady - State“ - Bedingungen, wurde das vollinduzierte Blatt mit einer Serie unterschiedlich langer Lichtflecken bestrahlt. Je Versuchsdurchführung wurden Lichtflecken von 1, 2, 3, 5, 10, 20 und 30 Sekunden gegeben, wobei jeweils vor jedem Lichtfleck das Blatt eine Minute abgedunkelt wurde, um zu gewährleisten, daß die CO_2 - Antwort des Blattes auf den vorherigen Lichtfleck vorüber war. Nach dem letzten Lichtfleck und einer weiteren einminütigen Dunkelphase wurde das Blatt wieder bis zur Vollinduktion bestrahlt. Um eine hohe zeitliche Auflösung der Meßdaten zu gewährleisten, wurden die 1, 2, 3 und 5 s Lichtflecken im Abstand von 0,5 s, die 10, 20 und 30 s Lichtflecken im Abstand von 1 s aufgezeichnet.

c) Messungen zur Induktionsabnahme des Photosyntheseapparates (3. Versuchsabschnitt)

Anhand dieses Versuches kann festgestellt werden, inwieweit der Induktionszustand des Photosyntheseapparates (CHAZDON & PEARCY 1986; KÜPPERS & SCHNEIDER 1993) im gemessenen Blatt nach Dunkelphasen von unterschiedlicher Dauer abnimmt. Dazu wurde das Blatt zuerst vollinduziert und sodann immer länger andauernden Dunkelphasen (1, 2, 3, 5, 8, 12 und 20 Minuten) ausgesetzt. Nach jeder Dunkelphase wurde ein Lichtfleck sättigender Intensität von 30 s Dauer gegeben. Aus dem daraus

folgenden Wert der CO_2 - Assimilation können Rückschlüsse auf den Induktionszustand des Blattes zum jeweiligen Zeitpunkt gezogen werden. Der Nachteil dieser Versuchsmethode ist, daß durch die Lichtflecken im zunehmenden zeitlichen Abstand nur noch eine Teilinduktion des Photosyntheseapparates stattfindet. Deshalb werden die Werte des Induktionszustandes, in erster Linie nach den längeren Dunkelphasen, immer unterschätzt. Aufgrund der enormen Zeitersparnis durch diese Methode und der Vergleichbarkeit der Daten untereinander (identische Versuchsdurchführung) wurde trotzdem diese Methode gewählt.

3. 7. Definition des Lichtklimas am natürlichen Standort der Pflanzen

Der Photosyntheseapparat eines Blattes ist bekanntlich in der Lage, sich an die vorherrschenden Lichtverhältnisse zu akklimatisieren. Um Vergleiche zwischen den natürlichen Pflanzenstandorten untereinander zu ermöglichen, wurde daher das Lichtklima am jeweiligen Standort als Unterscheidungsmerkmal gewählt.

Jedem Pflanzenstandort wurde anhand einer Abschätzung des Lichtklimas mittels Augenmaß eine Lichtklasse zugeteilt. Da das Auge sehr empfindlich auf relative Helligkeitsveränderungen reagiert, kann man einem Standort durch Vergleich mit einer Referenzstelle verlässlich in eine Lichtklasse einordnen. Dieses Verfahren wurde von HORN (1971) mit einer Gruppe Studenten getestet, wobei er eine hervorragende Übereinstimmung in der Einschätzung von Lichtgradienten fand.

Die Lichtklassen wurden folgendermaßen festgelegt:


- 1 tiefer Schatten
- 2 Schatten
- 3 überwiegend Schatten
- 4 Halbschatten bis Halblight
- 5 Halblight
- 6 Halblight bis Volllicht
- 7 Volllicht

3. 8. Erläuterung der Punktediagramme

An dieser Stelle soll noch eine kurze Erklärung zu den in den folgenden Kapiteln gezeigten Punktediagrammen erfolgen: Jeder einzelne Punkt stellt einen gemessenen oder berechneten Wert in Relation zu einem zweiten Parameter dar. Bei einer Anzahl von Diagrammen wurde außerdem durch die jeweilige Punktwolke eine Regressionsgerade hindurchgelegt, wobei zusätzlich der Korrelations - Koeffizient „r“ sowie der Signifikanz- Koeffizient „p“ jeweils angegeben wurden. Mit Hilfe der Regressionsgeraden und der dazugehörigen Parameter „r“ und „p“ ist es möglich, eine Aussage über die Korrelation der dargestellten Parameter zu machen.

Der Korrelations - Koeffizient „r“ sagt dabei aus, wie weit angenähert die aufgetragenen Punkte auf einer Gerade liegen, d.h. je weiter „r“ gegen 1 geht, umso dichter liegen die Punkte bei der Regressionsgeraden und umso enger sind die dargestellten Parameter korreliert.

Der Signifikanz - Koeffizient „p“ steht für die Wahrscheinlichkeit, daß die durch „r“ ausgedrückte Korrelation nur ein Zufallsereignis ist. Je kleiner „p“ ist, umso signifikanter ist die Korrelation der dargestellten Parameter. Die Signifikanz wurde dabei in den Graphiken in folgenden Abstufungen dargestellt:

n.s.	$p > 0,10$	nicht signifikant
(*)	$0,10 > p > 0,05$	wenig signifikant
*	$0,05 \geq p > 0,025$	
**	$0,025 \geq p > 0,01$	
***	$0,01 \geq p > 0,005$	
****	$0,005 \geq p > 0,001$	
*****	$0,001 \geq p$	höchst signifikant

4. Ergebnisse

Für diese Untersuchung wurden an den natürlichen Standorten im tropischen Regenwald von Costa Rica Messungen zum Blattgaswechsel durchgeführt. Dabei wurden sowohl Tagesgänge unter natürlichen Lichtverhältnissen als auch Versuche unter kontrollierten dynamischen Lichtbedingungen aufgezeichnet. Im folgenden werden die daraus gewonnenen Ergebnisse ausführlich dargestellt:

4. 1. Das Verhalten des Blattgasaustausches im natürlichen Tagesgang

Es wurden bei einigen ausgewählten Pflanzen komplette Tagesgänge (von der Morgendämmerung bis zum Einbruch der Nacht) am natürlichen Standort unter natürlichen Lichtbedingungen aufgezeichnet. Dabei wurde jede volle Minute eine automatische Meßreihe abgespeichert, deren Werte jeweils aus den Messungen der letzten 60 Sekunden durch Integration ermittelt wurden (WALZ 1991). Durch diese Methode ist es einerseits möglich, die gesamte CO_2 - Aufnahme, die gesamte Transpiration, sowie die gesamte eingestrahlte Lichtmenge während eines Tages zu bestimmen, andererseits auch einen Eindruck der Dynamik des Gaswechselgeschehens zu erhalten.

Aufgrund des individuellen Verlaufs der Sonneneinstrahlung an den verschiedenen Meßtagen sowie der unterschiedlichen Standorte ist ein direkter Vergleich der gemessenen Parameter nur schwer möglich. Wichtig sind die darin enthaltenen Informationen dennoch: So kann anhand des Verhaltens im natürlichen Tageslicht ein Überblick über das Zusammenspiel grundsätzlicher Gaswechselfparameter wie z.B. CO_2 - Assimilationsrate, Transpiration, Quantenstromdichte, Blattemperatur und relativer Dampfdruckdifferenz, sowie Häufigkeit von Lichtflecken im Tagesverlauf, gewonnen werden. Diese Erkenntnisse sind grundlegend für weitere Untersuchungen unter standardisierten Bedingungen.

4. 1. 1. Tagesgänge von *Plinia salticola* und *Myriocarpa longipes*

Im folgenden werden jeweils zwei Tagesgänge der Arten *P. salticola* und *M. longipes* beispielhaft vorgestellt. Die Pflanzen standen etwa 40m voneinander entfernt, wobei

P. salticola im Unterwuchs unter einem relativ geschlossenen Kronendach und *M. longipes* an einem Gapstandort mit vielen Kronenlücken wuchs.

In Abb. 4.1 sind die Werte der CO₂ - Assimilationsrate, Transpiration, Quantenstromdichte, Blattemperatur und relativer Dampfdruckdifferenz (Δw) jeweils für den ersten Tagesgang von *P. salticola* graphisch dargestellt. Das Wetter am Tag dieser Messung war wechselhaft mit stark sonnigen Abschnitten. Dies ist auch daran zu erkennen, daß am Standort im Unterwuchs einige Lichtflecken mit Quantenstromdichten von über 500 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen wurden. Im Tagesgang kann man zwei Phasen mit großer Lichtfleckhäufigkeit, sogenannte „Lichtfleckcluster“, erkennen. In der ersten Phase von ca. 10:45 - 11:15 Uhr werden dabei Lichtintensitäten von maximal 200 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht. Eine zweite, weitaus längere und intensivere Lichtfleckphase ist zwischen 13:20 - 15:30 Uhr zu erkennen, wobei Lichtintensitäten von über 500 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht werden. Während der restlichen Tageszeit schwankt die Lichtintensität meist zwischen 5 - 20 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$, was eine durchaus realistische Intensität des diffusen Lichts im Unterwuchs eines tropischen Regenwaldes ist (PEARCY mdl. Mitteilung).

Die beiden Lichtfleckphasen sind auch sehr deutlich auf dem Tagesgang der CO₂ - Assimilationsrate anhand stark erhöhter Werte zu diesen Zeitpunkten zu erkennen. Wie man erwarten konnte besteht eine starke Korrelation zwischen diesen beiden Parametern (siehe 4.1.2.). Zu Beginn der Messung im Dämmerlicht betreibt die Pflanze noch Dunkelatmung, um dann im Verlauf zunehmender Lichtintensität den Lichtkompensationspunkt, der vermutlich zwischen 5 und 10 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ liegt, zu überschreiten und CO₂ zu assimilieren. Bis auf die beiden Lichtfleckphasen bleibt die CO₂ - Assimilation dabei immer sehr gering, da die Lichtintensität meist nur geringfügig über dem Kompensationspunkt liegt.

Die Interpretation der Transpirationswerte ist sehr problematisch. Aufgrund immer wieder aufgetretener Kondensationsprobleme sind diese Meßwerte nur mit größter Vorsicht zu betrachten. Die Lücken im Tagesverlauf zeigen an, wo Werte aufgrund offensichtlicher Verfälschung vollkommen verworfen wurden. Der Anstieg der Transpiration ab 10:45 Uhr fällt etwa mit der ersten Lichtfleckphase zusammen. Eine Ursache dafür ist wahrscheinlich der Anstieg der Blattemperatur und damit verbunden auch der des relativen Dampfdruckdefizits. Es ist aber auch möglich, daß es außerdem zu einer Öffnung der Stomata aufgrund des zunehmenden Induktionszustandes des Photosyntheseapparates in der Lichtfleckphase (siehe 4.3.) gekommen ist. Die Phase sehr niedriger Transpiration von 13:30 - 14:45 Uhr erscheint zweifelhaft, da

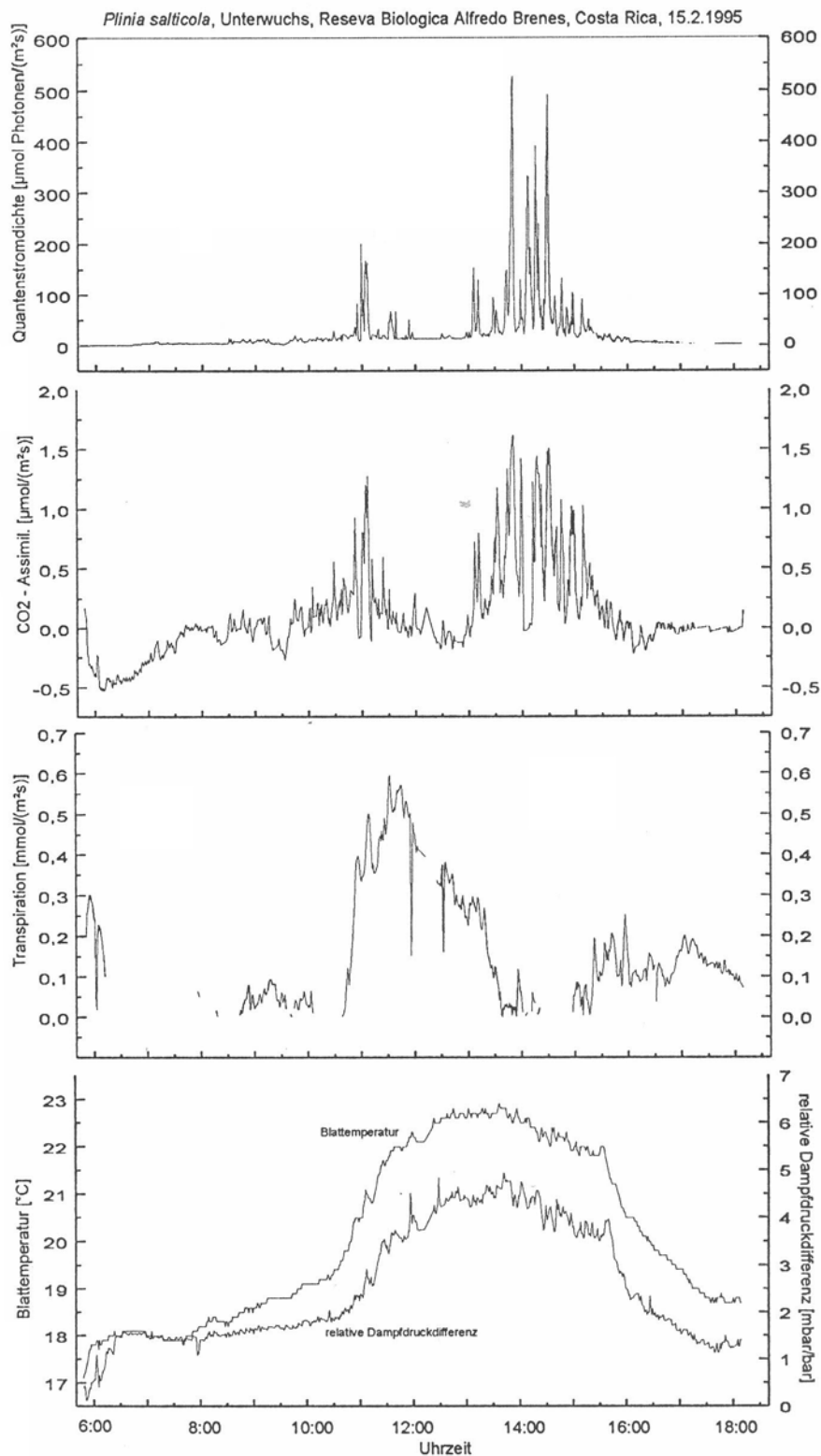


Abb. 4.1: Quantenstromdichte, CO₂ - Assimilationsrate, Transpirationsrate, Blattemperatur und relatives Dampfdruckdefizit von *Plinia salticola* im Tagesverlauf. Die Transpirationswerte sind kritisch zu betrachten. Die Pflanze stand im Unterwuchs.

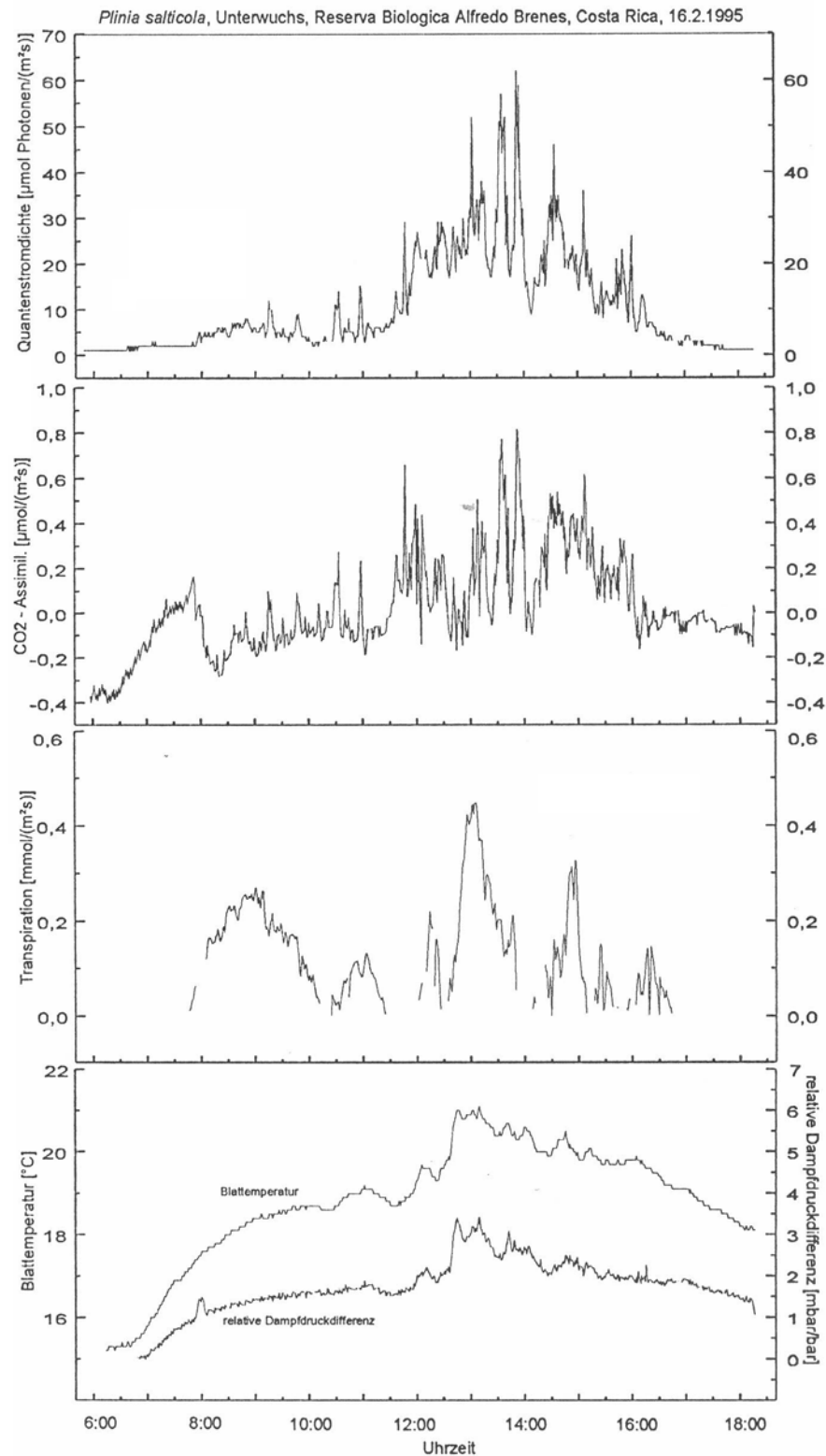


Abb. 4.2: Quantenstromdichte, CO_2 - Assimilationsrate, Transpirationsrate, Blattemperatur und relatives Dampfdruckdefizit von *Plinia salticola* im Tagesverlauf. Die Transpirationswerte sind kritisch zu betrachten. Die Pflanze stand im Unterwuchs.

sowohl die Blattemperatur als auch die relative Dampfdruckdifferenz für die Photosynthese optimale Werte zeigen, was auch in der CO_2 - Assimilation Ausdruck findet. Die Transpirationswerte in der Zeit von 14:45 - 18:00 Uhr liegen unter Berücksichtigung zurückgehender CO_2 - Assimilation, relativen Dampfdruckdefizits und fallender Blattemperatur durchaus im Bereich des möglichen.

Der 2. Tagesgang von *P. salticola* (Abb. 4.2) zeigt ein anderes Bild. An den Werten der Quantenstromdichte ist gut zu erkennen, daß dieser Tag eine weitaus geringere Sonneneinstrahlung aufweist als der erste. Über einen langen Zeitraum bis in den späten Vormittag steigt die Lichtintensität kaum über $10 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Erst in den Mittagsstunden nimmt die Einstrahlung zu, und es werden Werte von max. $60 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in einigen Lichtflecken erreicht. Der Tagesgang des Lichts spiegelt sich auch in der CO_2 - Assimilationsrate gut wider. Bis in den späten Vormittag überwiegt die Dunkelatmung, nur ab und zu unterbrochen von CO_2 - Assimilationsspeaks mit max. $0,25 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$. Während der etwas lichtfleckreicheren Mittagszeit überwiegt die CO_2 - Assimilation mit Werten bis $0,8 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$.

Die Transpirationswerte sind auch hier wie beim vorherigen Tagesgang nur mit Vorbehalt zu betrachten. Auf eine weitere Interpretation dieser Werte soll deshalb hier verzichtet werden.

Der Tagesverlauf der Blattemperatur sowie der relativen Dampfdruckdifferenz (Δw) zeigt in beiden Fällen ein erwartungsgemäßes Verhalten. Im Verlauf des Vormittags steigt die Blattemperatur bis auf einen Wert von 19°C an, um dann etwa 2 Stunden relativ konstant zu bleiben. Mit zunehmender Einstrahlung in den Mittagsstunden steigt die Blattemperatur nochmals um 2°C an und sinkt mit zunehmender Tageszeit sodann langsam, aber kontinuierlich ab, wobei sie zu Aufzeichnungsende um 18:00 noch gut 18°C beträgt. Die Werte für Δw zeigen eine starke Korrelation zu denen der Blattemperatur (siehe 4.1.2.). Je höher die Blattemperatur ist, um so höher ist das relative Dampfdruckdefizit, was auch zu erwarten war.

Aus den Abb. 4.3 und 4.4 sind die Werte für die beiden Tagesgänge von *M. longipes* ersichtlich. Der erste Tagesgang (Abb. 4.3) wurde aufgrund eines zeitweisen Ausfalls der Meßapparatur erst ab 8:20 Uhr aufgezeichnet. Der Tagesgang des Lichts hat in beiden Fällen einen ähnlichen Verlauf, was daran liegt, daß an beiden gemessenen Tagen vergleichbare Witterungsbedingungen herrschten (meist bedeckter Himmel). Die Werte der Quantenstromdichte liegen bei beiden Messungen meist im Bereich zwischen $30 - 80 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$. In kurzen Lichtflecken wurden beim ersten Tagesgang Spitzenwerte von 125, beim zweiten Tagesgang von $180 \mu\text{mol Photonen}$

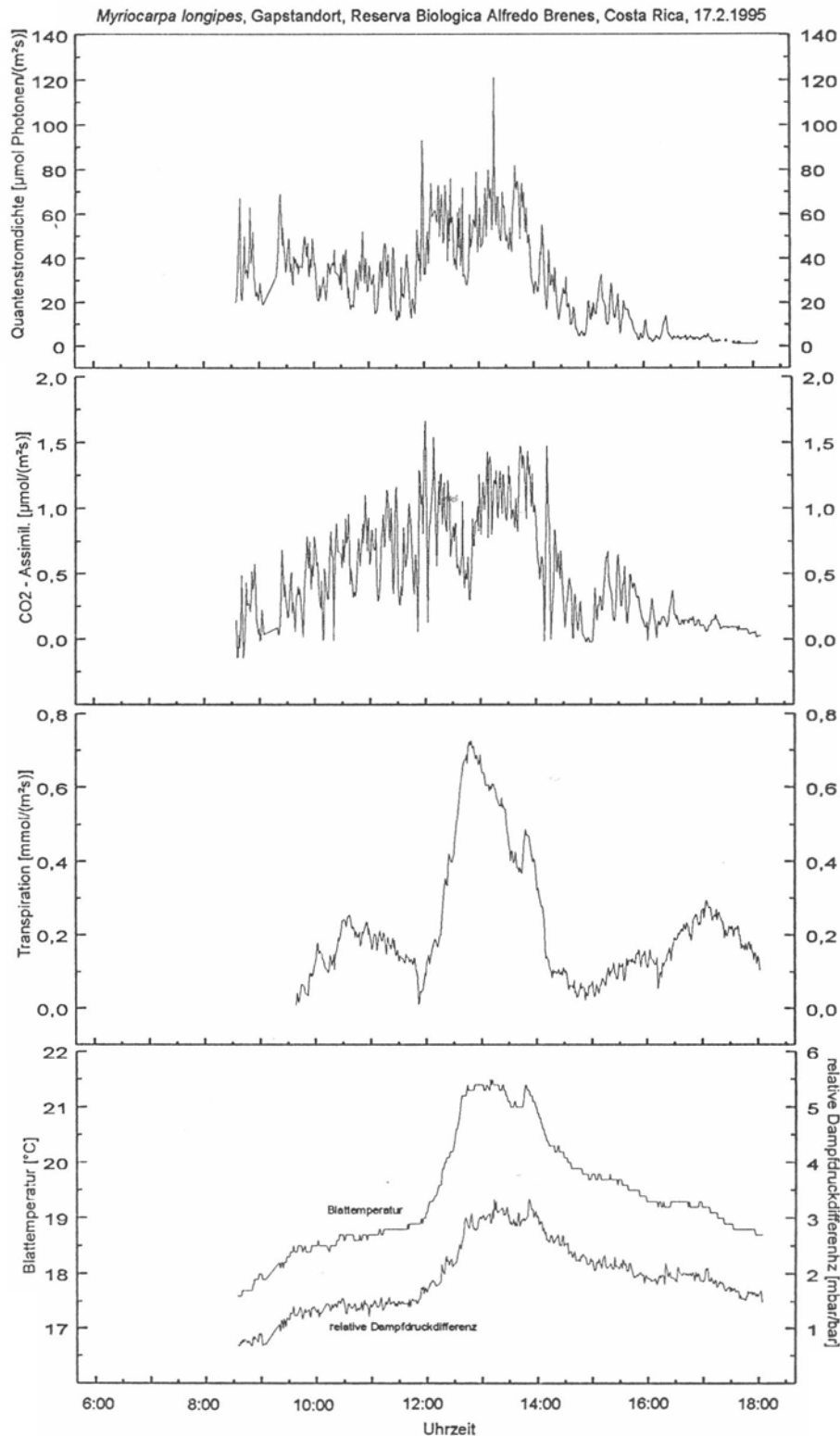


Abb. 4.3: Quantenstromdichte, CO_2 - Assimilationsrate, Transpirationsrate, Blattemperatur und relatives Dampfdruckdefizit von *Myriocarpa longipes* im Tagesverlauf. Die Transpirationswerte sind kritisch zu betrachten. Die Pflanze stand in einem „Gap“.

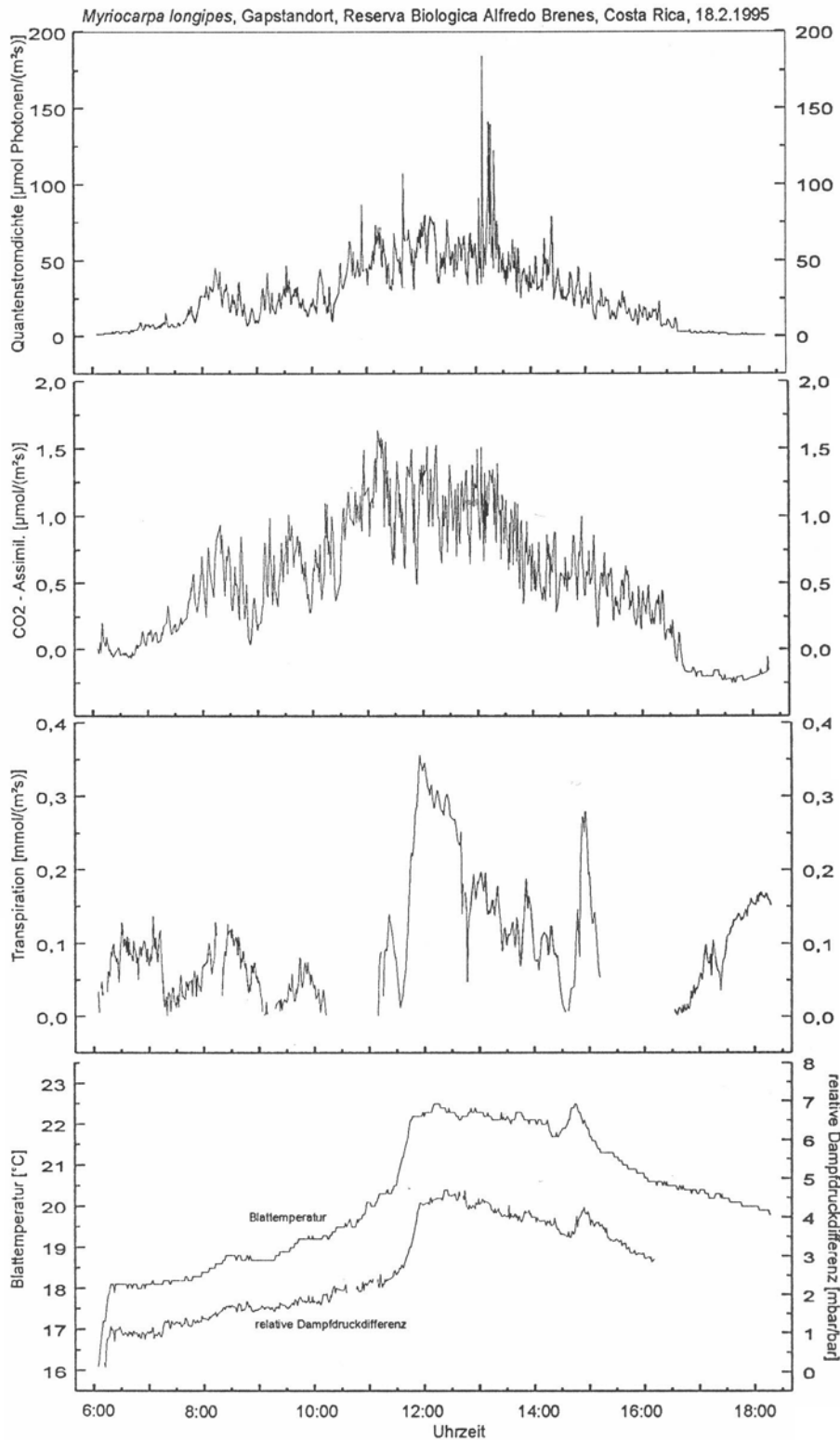


Abb. 4.4: Quantenstromdichte, CO_2 - Assimilationsrate, Transpirationsrate, Blattemperatur und relatives Dampfdruckdefizit von *Myriocarpa longipes* im Tagesverlauf. Die Transpirationswerte sind kritisch zu betrachten. Die Pflanze stand in einem „Gap“.

$\text{m}^2 \text{s}^{-1}$ erreicht. In beiden Fällen ist auch eine Korrelation zwischen Lichtintensität und CO_2 - Assimilationsrate zu erkennen. Bei erhöhter Lichtintensität steigt auch jeweils die CO_2 - Assimilationsrate deutlich an, wobei Maximalwerte von etwa $1,5 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$ erreicht werden.

Die Transpirationswerte sind auch in diesen beiden Fällen nur unter Vorbehalt zu betrachten. Es ist ersichtlich, daß jeweils die höchsten Transpirationwerte mit den Spitzen der Blattemperatur und der relativen Dampfdruckdifferenz zusammenfallen, was auch durchaus den Erwartungen entspricht. In Anbetracht der Tatsache, daß die höchsten Transpirationswerte auch in etwa mit den Phasen höchster Lichtintensität übereinstimmen, besteht außerdem die Möglichkeit, daß durch zunehmende Induktion des Photosyntheseapparates sich die Stomata weiter geöffnet haben und dadurch die Transpiration angestiegen ist.

Der Verlauf der Blattemperaturwerte im Tagesgang ist für beide Messungen ähnlich. Die Temperatur steigt im Laufe des Vormittags kontinuierlich langsam an. Während der Mittagszeit in Phasen der höchsten Lichtintensität ist nochmals ein steilerer Anstieg zu erkennen, der in ein Plateau übergeht, das so lange gehalten wird, wie hohe Lichtintensitäten zu verzeichnen sind. Mit abnehmender Lichtintensität sinkt am Nachmittag auch die Blattemperatur langsam ab. Die Werte des relativen Dampfdruckdefizits sind wiederum stark mit denen der Blattemperatur korreliert (siehe 4.1.2.).

4. 1. 2. Betrachtung des relativen Wasserdampfdruckdefizits in Relation zur Blattemperatur sowie der CO_2 - Assimilationsrate in Relation zur Quantenstromdichte

Bei allen vier Tagesgängen ist eine hochlineare Beziehung zwischen dem relativen Wasserdampfdruckdefizit und der Blattemperatur zu beobachten (Abb. 4.5 - 4.8). Das relative Wasserdampfdruckdefizit kann als Kenngröße dafür herangezogen werden, wann das Blatt seine Stomata zu schließen beginnt. Grundsätzlich kann gesagt werden, je größer das Wasserdampfdruckdefizit, desto eher schließen die Stomata, da sonst die Gefahr übermäßigen Wasserverlustes für das Blatt sehr groß ist. Daß bei erhöhter Temperatur das Wasserdampfdruckdefizit linear ansteigt, überrascht nicht, da, gleicher Taupunkt der Luft vorausgesetzt, die relative Außenluftfeuchtigkeit mit steigender Blattemperatur sinkt und dadurch der Gradient zwischen Blatinnerem und Außenluft ansteigt.

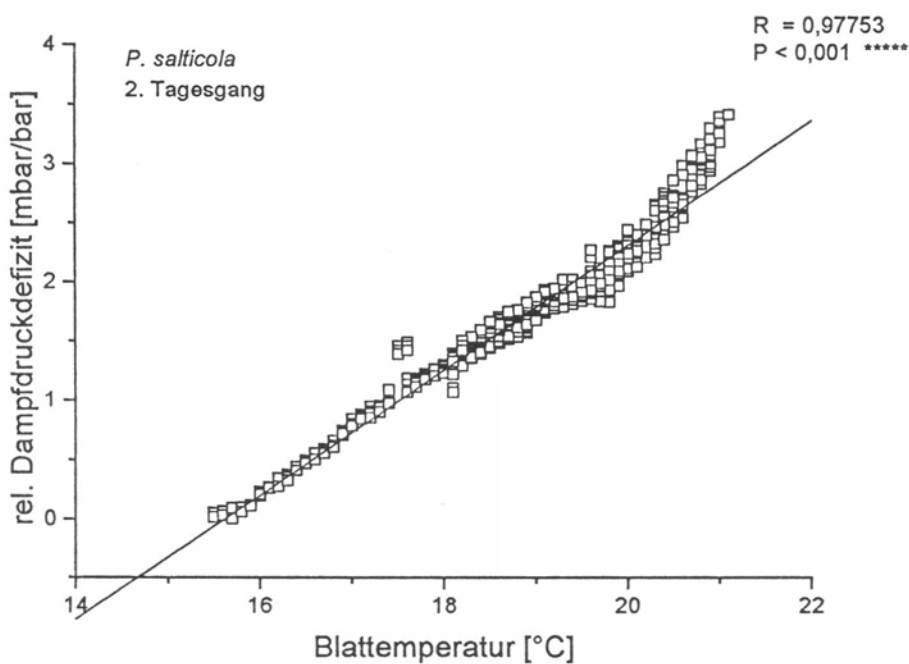
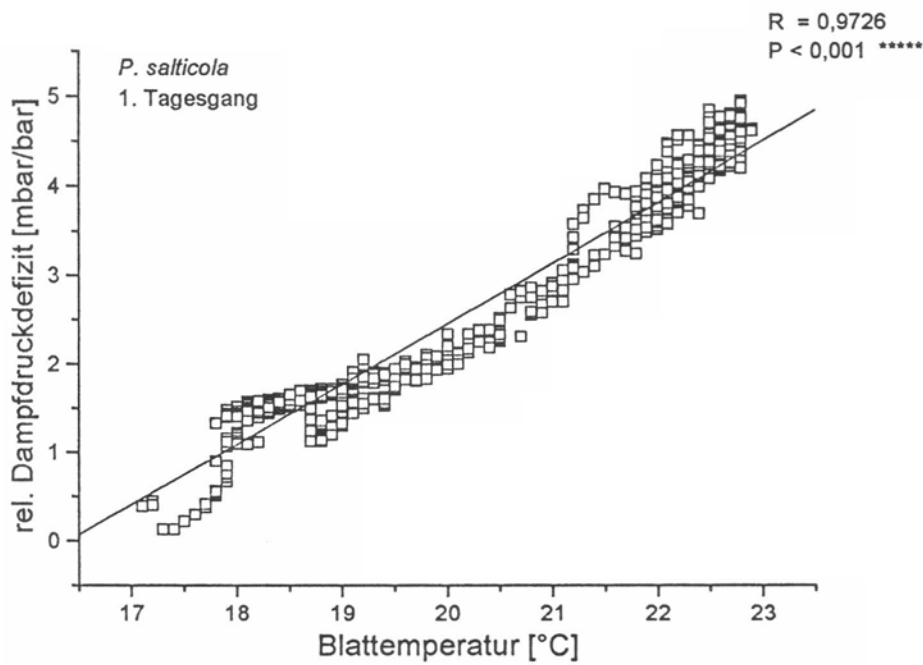


Abb. 4.5 u. 4.6: Werte der Blattemperatur aus den Tagesgängen von *P. salticola* in Relation zum relativen Dampfdruckdefizit aufgetragen. Die Regressionsgeraden mit zugehörigen Parametern zeigen hochsignifikante Korrelationen (siehe 4.2.).

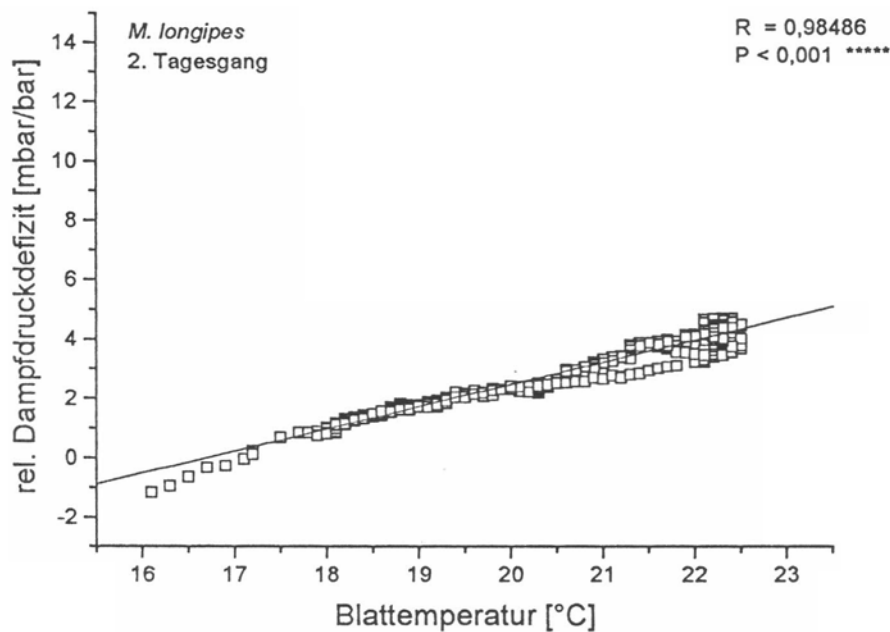
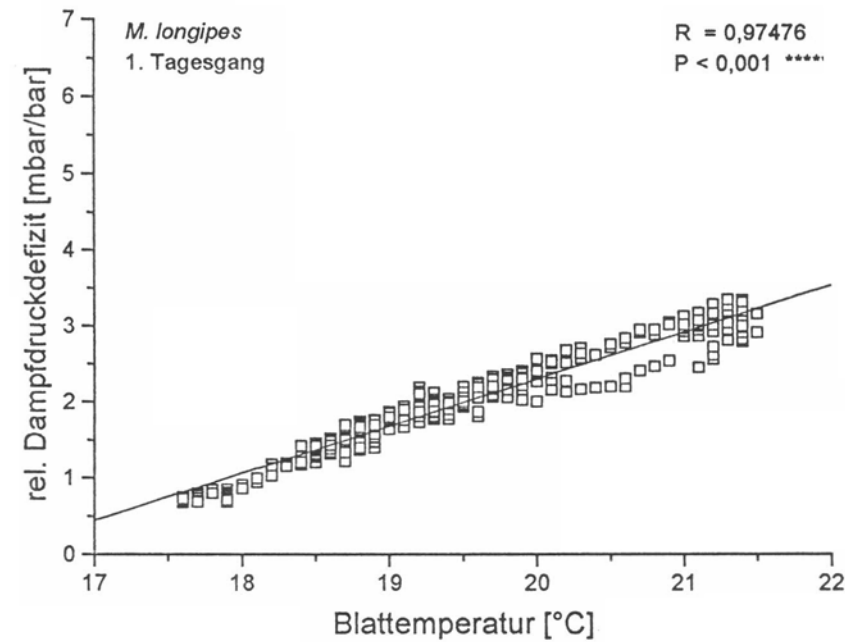


Abb. 4.7 u. 4.8: Werte der Blattemperatur aus den Tagesgängen von *M. longipes* in Relation zum relativen Dampfdruckdefizit aufgetragen. Die Regressionsgeraden mit zugehörigen Parametern zeigen hochsignifikante Korrelationen (siehe 4.2.)

In den folgenden Graphiken wurden die Werte der CO_2 - Assimilationsrate und der Quantenstromdichte gegeneinander aufgetragen. Die Abb. 4.9 u. 4.10 zeigen diese Graphiken für die beiden Tagesgänge von *P. salticola*. Gut zu erkennen ist das nahezu identische Verhalten im Bereich bis ca. $50 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Erst in den Bereichen darüber machen sich die intensiven Lichtflecken während des ersten Tagesganges (Abb. 4.9) bemerkbar. Die CO_2 - Assimilationsrate erreicht mit $1,5 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{s})$ den doppelten Wert im Vergleich zum zweiten Tagesgang. Auffallend beim ersten Tagesgang ist jedoch auch eine breite Streuung der CO_2 - Assimilationsrate bei hohen Quantenstromdichten. Die Ursache dafür kann in einem sehr unterschiedlichen Induktionszustand des Photosyntheserapparates zum jeweiligen Zeitpunkt der Lichtflecken oder auch an der Stomataöffnungsweite liegen.

Die Abb. 4.11 u. 4.12 zeigen die Graphiken für die beiden Tagesgänge von *M. longipes*. Beide Tagesgänge zeigen ein in den Größenordnungen sehr ähnliches Verhalten. Die maximalen CO_2 - Assimilationsraten sind mit ca. $1,7 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{s})$ annähernd gleich, und auch die Quantenstromdichten zeigen nur geringe Unterschiede. Interessant ist jedoch die weitaus breitere Streuung der Meßwerte beim ersten Tagesgang (Abb. 4.11) im Vergleich zum zweiten (Abb. 4.12), d.h. bei gleichem Lichtgenuß waren die CO_2 - Assimilationsraten oft stark unterschiedlich. Der Grund hierfür ist wahrscheinlich in einem erheblich schwankenden Induktionszustand des Photosyntheserapparates beim zweiten Tagesgang zu suchen. Da beide Tagesgänge an einem Blatt gemessen wurden, ist zu vermuten, daß längere Dunkelphasen für diese Schwankungen verantwortlich sind.

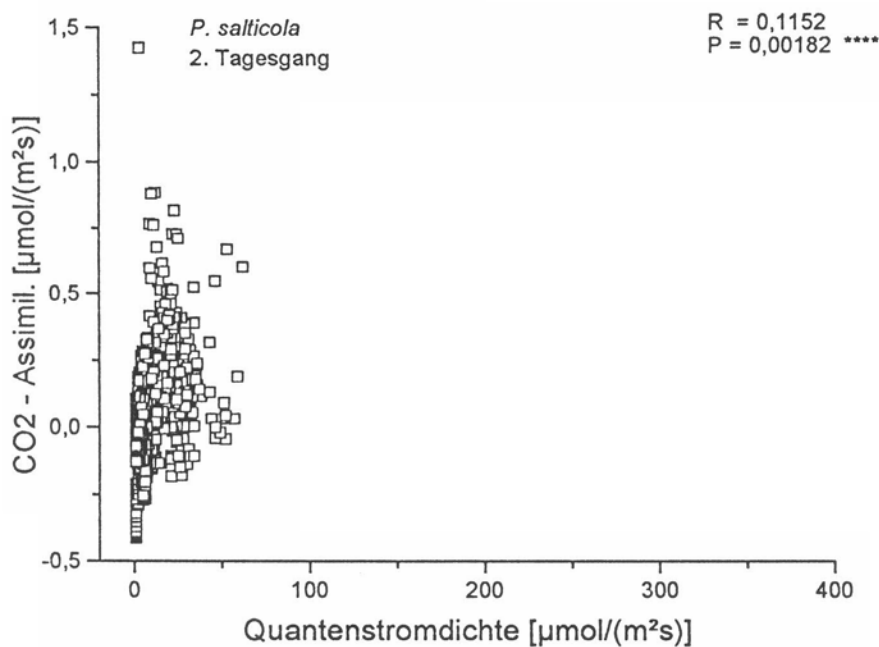
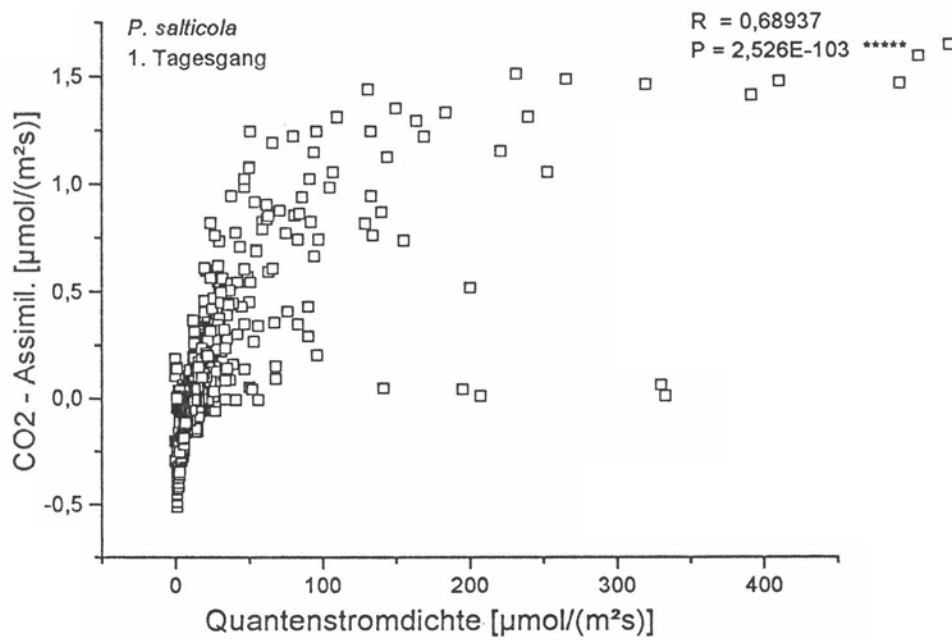


Abb. 4.9 u. 4.10: Werte der Quantenstromdichte aus den Tagesgängen von *P. salticola* in Relation zur CO₂ - Assimilation aufgetragen. Die Korrelationen sind hochsignifikant (siehe 4.2.).

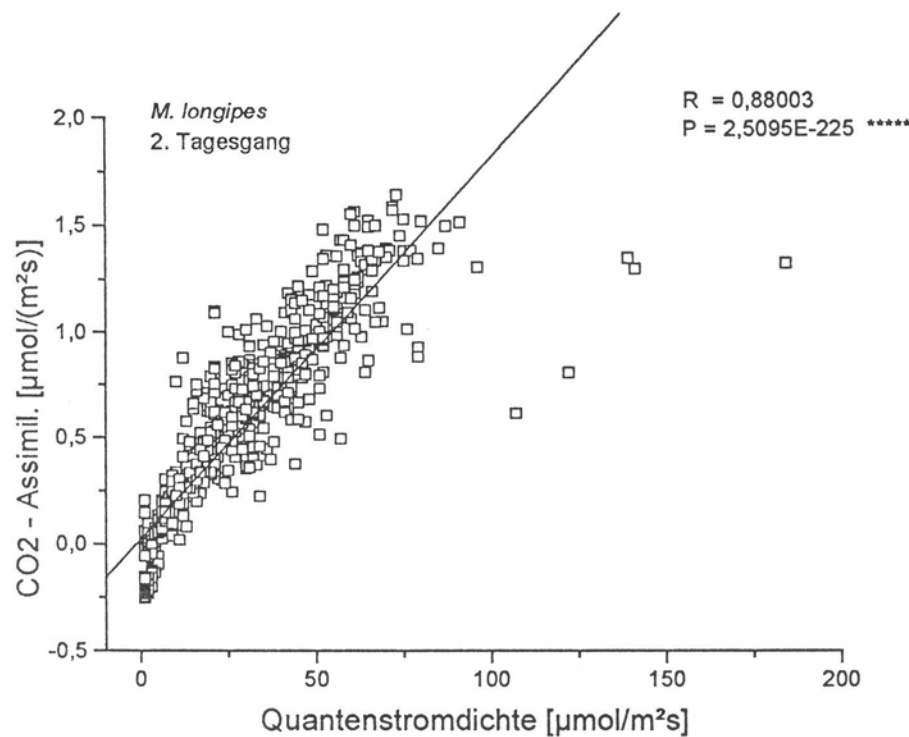
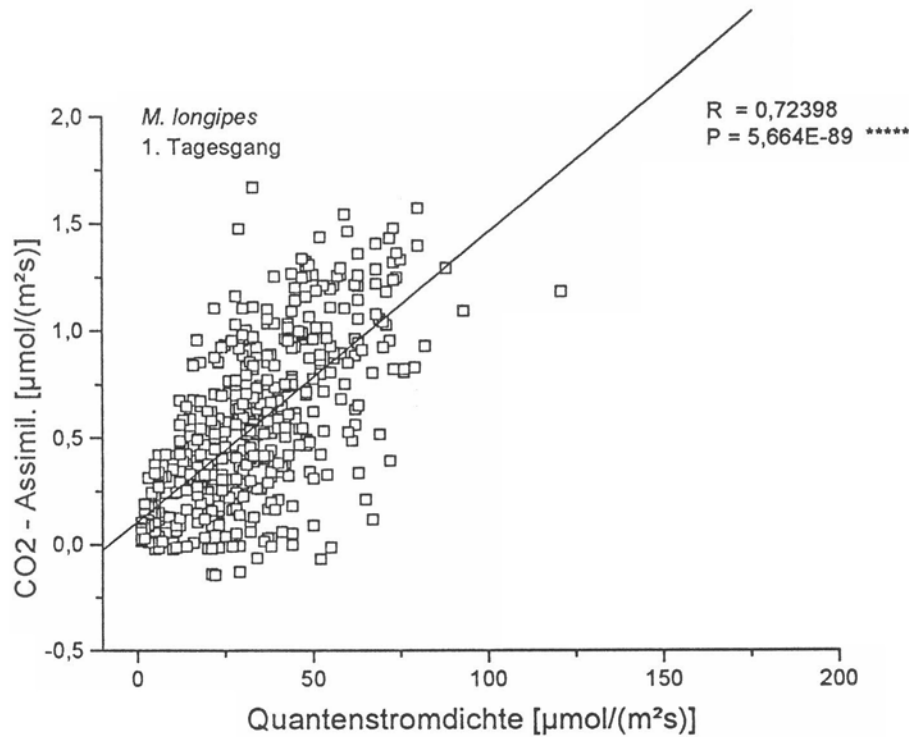


Abb. 4.11 u. 4.12: Werte der Quantenstromdichte aus den Tagesgängen von *M. longipes* in Relation zur CO₂ - Assimilation aufgetragen. Die Korrelationen sind hochsignifikant (siehe 4.2.).

4. 1. 3. Bilanzen der CO₂ - Assimilation und der eingestrahlten Lichtmenge während der Tagesgänge

Durch Integration über die Zeit ist es möglich, die Tagesbilanzen von CO₂ - Aufnahme und Quantenstromdichte zu ermitteln. Bei der CO₂ - Assimilation ist zu berücksichtigen, daß die Dunkelatmung während der Nacht in dieser Bilanz nicht berücksichtigt ist. Die Tagesgänge von *P. salticola* zeigen stark unterschiedliche Bilanzen. Der erste Tagesgang erhielt mit 1080 mmol Photonen m⁻² mehr als doppelt so viel Licht wie der zweite mit 470 mmol Photonen m⁻². In der CO₂ - Assimilation schlug sich dieser Unterschied noch stärker nieder. Hier wurden während des ersten Tagesganges 4,48 mmol/m² CO₂ assimiliert, beim zweiten Tagesgang hingegen nur ein knappes Fünftel dieses Werts (0,84 mmol/m²). Daran zeigt sich deutlich, daß das vermehrte Auftreten intensiver Lichtflecken sehr gut für eine weitaus höhere CO₂ - Aufnahme genutzt werden konnte.

Bei den Tagesgängen von *M. longipes* liegen keine solch unterschiedlichen Bilanzen vor, dies war aufgrund der ähnlichen Tagesverläufe auch nicht zu erwarten. Der zweite Tagesgang erhielt mit 1190 mmol Photonen m⁻² zwar etwas mehr Licht als der erste mit 966 mmol Photonen m⁻², wobei hier jedoch die in der Aufzeichnung fehlenden frühen Morgenstunden nicht berücksichtigt sind. Die Bilanzen der CO₂ - Aufnahme liegen mit 15,1 mmol/m² für den ersten und 22,46 mmol/m² für den zweiten Tagesgang auch in der gleichen Größenordnung. Interessant ist hier der Vergleich zum ersten Tagesgang von *P. salticola*, der annähernd die gleiche Lichtmenge erhielt. Hier ist zu sehen, daß *M. longipes* etwa die vierfache Menge CO₂ assimiliert wie *P. salticola*. Dies ist auch nicht verwunderlich, da es sich bei *M. longipes* um eine Pionierart handelt, die in diesem Falle an einem relativ offenen Standort wächst. *P. salticola* hingegen ist eine Klimaxart, die an ihrem Standort im Durchschnitt bedeutend weniger Licht erhält und deshalb eine geringere Photosynthesekapazität besitzt als *M. longipes*.

Wie in diesem Kapitel gezeigt wurde, sind die Parameter Licht und CO₂ - Assimilation unter natürlichen Gegebenheiten stark korreliert. Aufgrund dieser Beobachtung und der Tatsache, daß Licht wohl die limitierende Größe bei der Photosynthese ist, wurden die im folgenden (siehe 4.2. - 4.3.) beschriebenen Untersuchungen bei kontrollierten dynamischen Lichtbedingungen durchgeführt. Die übrigen Parameter wurden, soweit es möglich war, konstant gehalten.

4. 2. Das Verhalten des CO₂ - Gasaustausches in kontrolliertem dynamischen Licht

Aus den Meßwerten der Lichtfleckversuche wurden eine Anzahl von Parametern errechnet, die das Gaswechselverhalten der gemessenen Pflanzen charakterisieren. Im folgenden wird zuerst das typische Blattverhalten in Lichtflecken an Beispielen dargestellt; sodann werden die Parameter kurz vorgestellt und es wird graphisch erläutert, wie sie sich typischerweise während einer Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer verändern.

Vorweg muß noch erwähnt werden, daß die Versuche mit aufeinanderfolgenden Lichtflecken von zunehmender Dauer alle bei Vollinduktion des Photosyntheseapparates durchgeführt wurden (siehe 4.3.). Dadurch war es möglich, alle Versuche unter gleichen Bedingungen durchzuführen und damit eine Vergleichbarkeit untereinander herzustellen.

4. 2. 1. Typisches Verhalten der Blätter in Lichtflecken

Um Aussagen über den Blattgasaustausch unter dynamischen Lichtverhältnissen machen zu können, wurde bei jedem Versuch dem Blatt eine Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer appliziert (siehe 3.5.2.). In zwei Beispielen wird unten die CO₂ - Antwort auf diese Lichtfleckserie vorgestellt (Abb. 4.13 u. 4.14). Gezeigt wird zum einen das Verhalten von *W. insignis* an einem lichtreichen Standort und zum anderen das von *A. brenesii* an einem schattigen Standort. Aufgetragen ist jeweils die korrigierte CO₂ - Assimilation gegen die Zeit. Beim Vergleich der entsprechenden Meßkurven beider Pflanzen fallen die unterschiedlichen absoluten Mengen der CO₂ - Aufnahmen sofort ins Auge. Dies ist wahrscheinlich auf die unterschiedlichen Standorte zurückzuführen. Die stärksten Abweichungen im Verlauf der Meßkurven sind bei den kurzen Lichtflecken (1, 2 und 3s) zu finden. Hier zeigen die Meßkurven für *A. brenesii* ein sehr starkes „Rauschen“, eine prägnante Abgrenzung der CO₂ - Antwort auf den Lichtfleck gegenüber der Dunkelatmung ist schwierig. Dies ist auf die wenig ausgeprägte CO₂ - Antwort zurückzuführen, wodurch das Meßsystem an die Grenzen seiner Auflösungsgenauigkeit gelangt. Bei *W. insignis*, die eine weitaus höhere CO₂ - Antwort auch bei den kurzen Lichtflecken besitzt, tritt dieses Problem nicht auf. Bei längeren Lichtflecken (5 - 30s) ist in den Kurvenverläufen zwi-

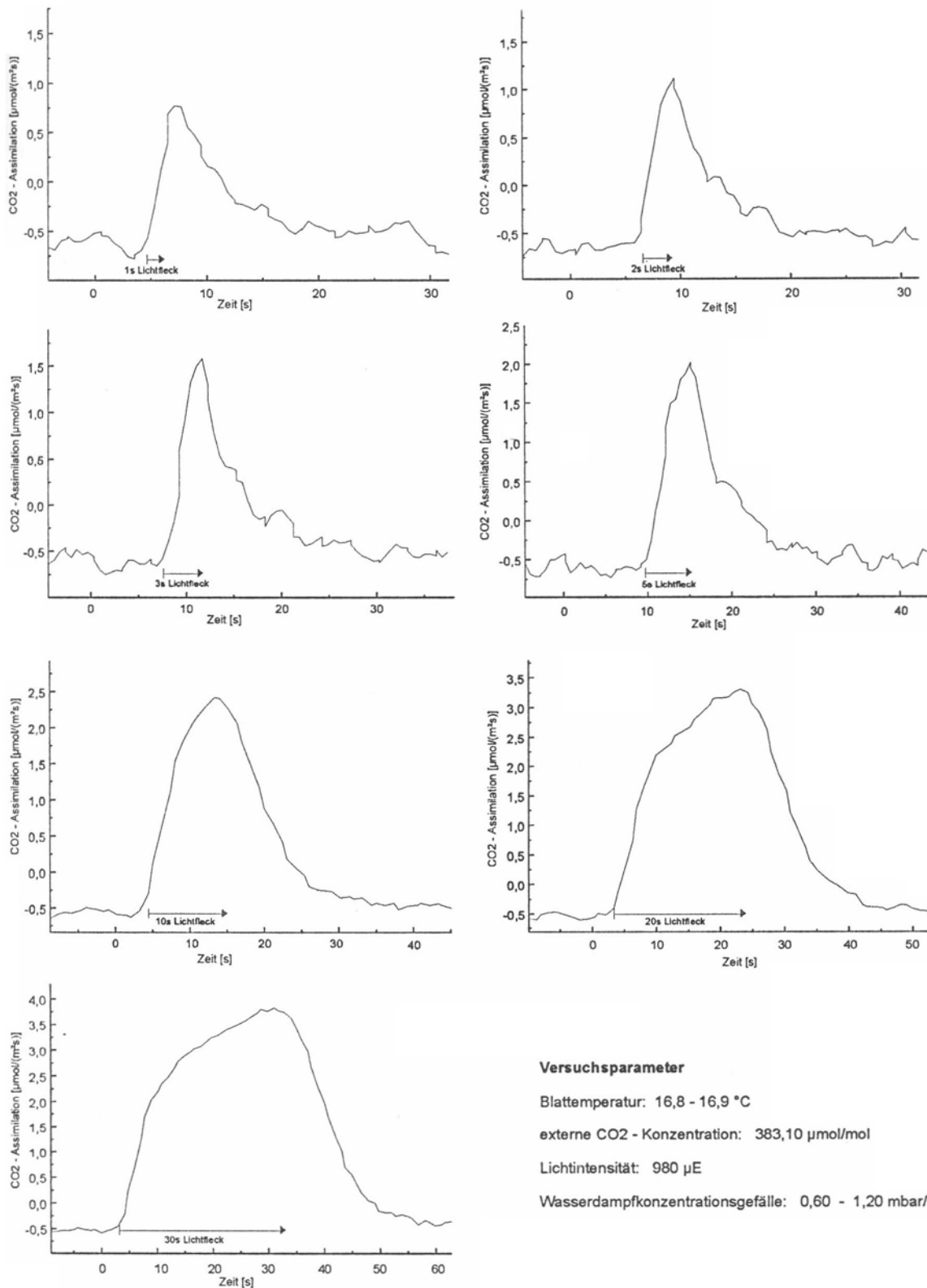


Abb. 4.13: Darstellung der CO₂ - Assimilation von *W. insignis* als Antwort auf eine Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer

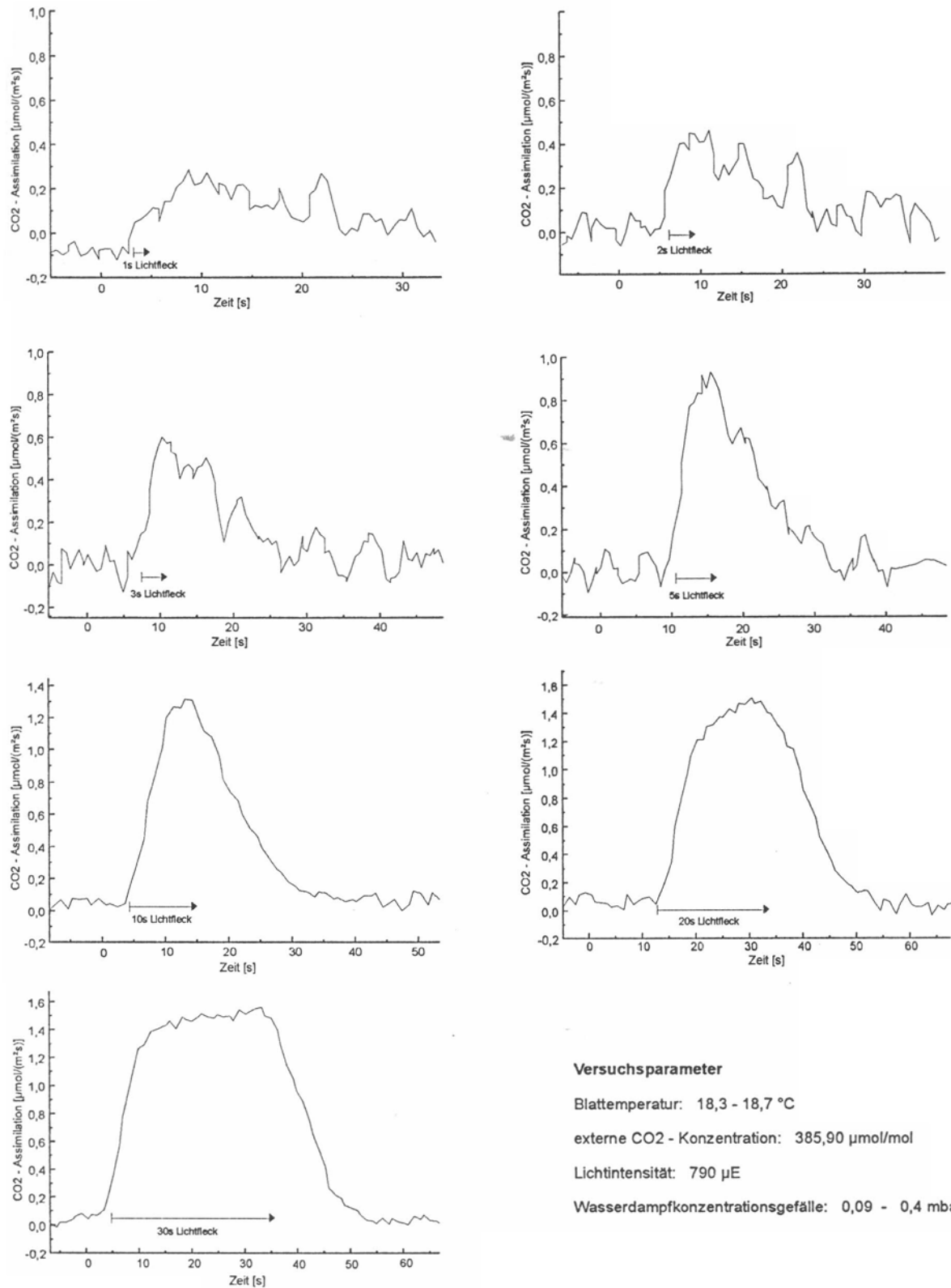


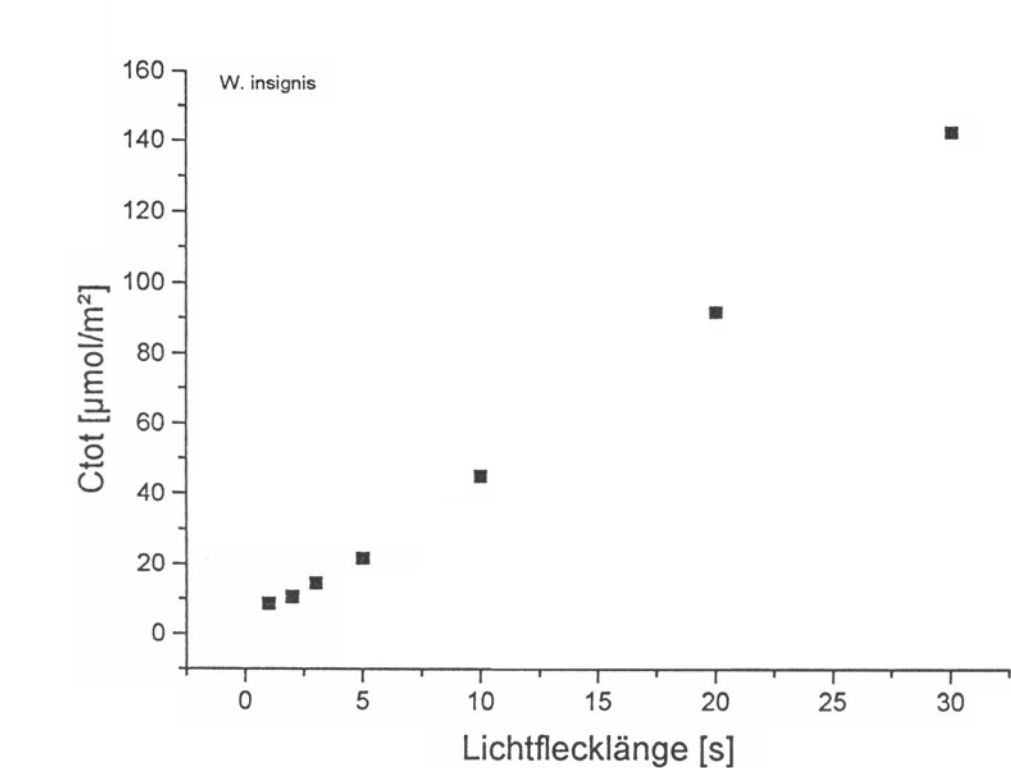
Abb. 4.14: Darstellung der CO₂ - Assimilation von *A. brenesii* als Antwort auf eine Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer

schon beiden Arten kaum noch ein Unterschied zu erkennen, einzig in den absoluten Werten liegen noch Unterschiede.

Zur weiteren Bearbeitung wurde aus den Meßkurven jeweils die gesamte durch den Lichtfleck verursachte CO₂ - Aufnahme (C_{tot}) sowie deren postilluminativer Anteil (C_{post}) durch Integration bestimmt. Aus diesen Werten wurden zusätzliche Parameter berechnet (siehe Kap. 4.2.2. - 4.2.7.), die im weiteren auch jeweils für die beiden Arten *W. insignis* und *A. brenesii* graphisch dargestellt werden. Das Verhalten dieser Parameter infolge einer Lichtfleckserie war bei sämtlichen gemessenen Pflanzen im grundsätzlichen Verlauf ähnlich.

4. 2. 2. Lichtfleckbedingter CO₂ - Gewinn in Abhängigkeit von der Lichtflecklänge

In diesen Wert fließt die gesamte Netto - CO₂ - Assimilation ein, die während und unmittelbar nach einem Lichtfleck erzielt wird. Die Betrachtung dieses Parameters zeigt z.B., welchen Anteil ein Lichtfleck an der Netto - CO₂ - Aufnahme im Verlauf eines Tages hat. In den Graphiken (Abb. 4.15 u. 4.16), in denen die Werte für *W. insignis* und *A. brenesii* aufgetragen sind, ist sehr gut ein linearer Anstieg zu erkennen.



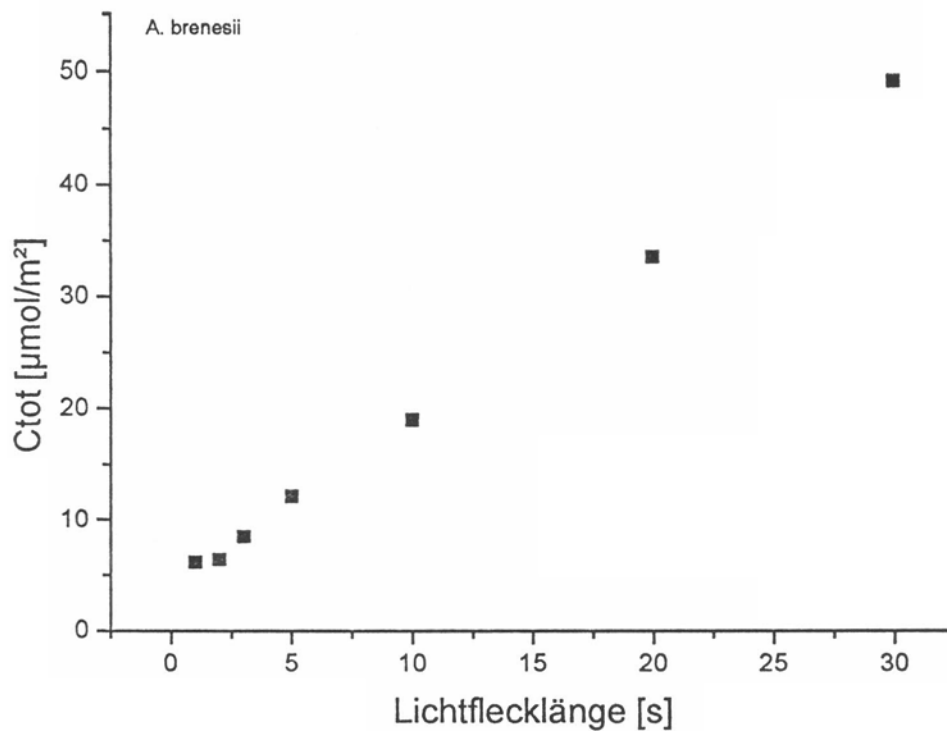


Abb. 4.15 (vorhergehende Seite) u. 4.16: Verlauf der lichtfleckbedingten Netto - CO₂ - Aufnahme (C_{tot}) von *W. insignis* und *A. brenesii* während einer Serie aufeinander folgender Lichtflecken von zunehmender Dauer. Deutlich ist die Linearität des Anstiegs zu erkennen.

4. 2. 3. Postilluminativer CO₂ - Gewinn in Abhängigkeit von der Lichtflecklänge

Wie oben beschrieben (siehe 3.4.1.) ist eine postilluminative CO₂ - Aufnahme infolge eines Lichtflecks zu erwarten. Interessant ist die Betrachtung dieses Wertes, da verschiedene Arten und auch Blatttypen in einem unterschiedlich starken Maße dazu in der Lage sind. Dies führt dazu, daß gerade kurze Lichtflecken von einigen Pflanzen um das mehrfache effizienter genutzt werden können als eine entsprechend lange Lichtphase im „Steady State“, während andere Pflanzen dabei hingegen kaum über die Effizienz im Vergleich zum „Steady State“ hinauskommen (siehe 4.2.7.).

Der Wert des postilluminativen CO₂ - Gewinns gibt genaue Auskunft darüber, wieviel CO₂ vom gesamten CO₂ - Gewinn während der postilluminativen Phase assimiliert wurde. In den Abb. 4.17 und 4.18, welche die Werte für *W. insignis* und *A. brenesii* zeigen, ist im Kurvenverlauf jeweils eine Sättigung zu erkennen. Dies ist damit zu erklären, daß es eine maximale CO₂ - Menge gibt, die postilluminativ fixiert werden kann. Der Grund dafür ist wahrscheinlich die endliche Größe des Ribulose 1,5 Bisphosphat - „Pools“, der während der Lichtphase aufgebaut wird und dadurch die CO₂ - Aufnahme in der anschließenden Dunkelphase für eine begrenzte Zeit und Menge ermöglicht (Laisk et al. 1984). Eine genaue Bestimmung des postilluminativen CO₂ - Gewinns ist abhängig von einer exakten Meßmethodik, wie es in Kap. 3.4. beschrieben wurde.

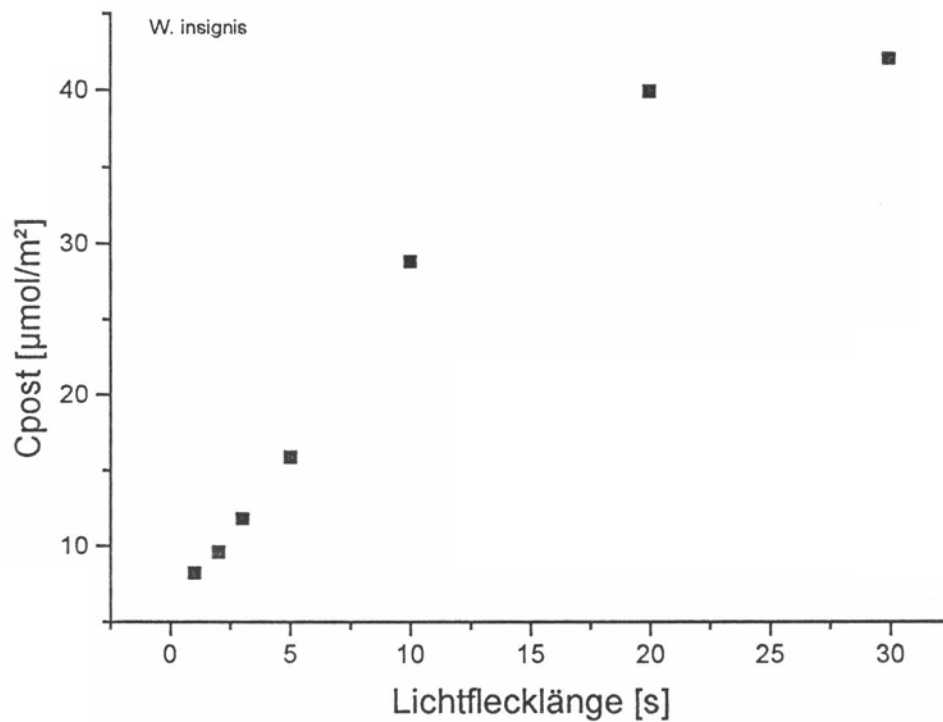


Abb. 4.17: Verlauf der postilluminativen CO_2 - Assimilation (C_{post}) von *W. insignis* als Antwort auf eine Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Länge. Die Kurvenverläufe zeigen jeweils eine Sättigung, wahrscheinlich verursacht durch die endliche Größe des Ribulose - 1,5 - Bisphosphat - "Pools", der die postilluminative CO_2 - Aufnahme ermöglicht.

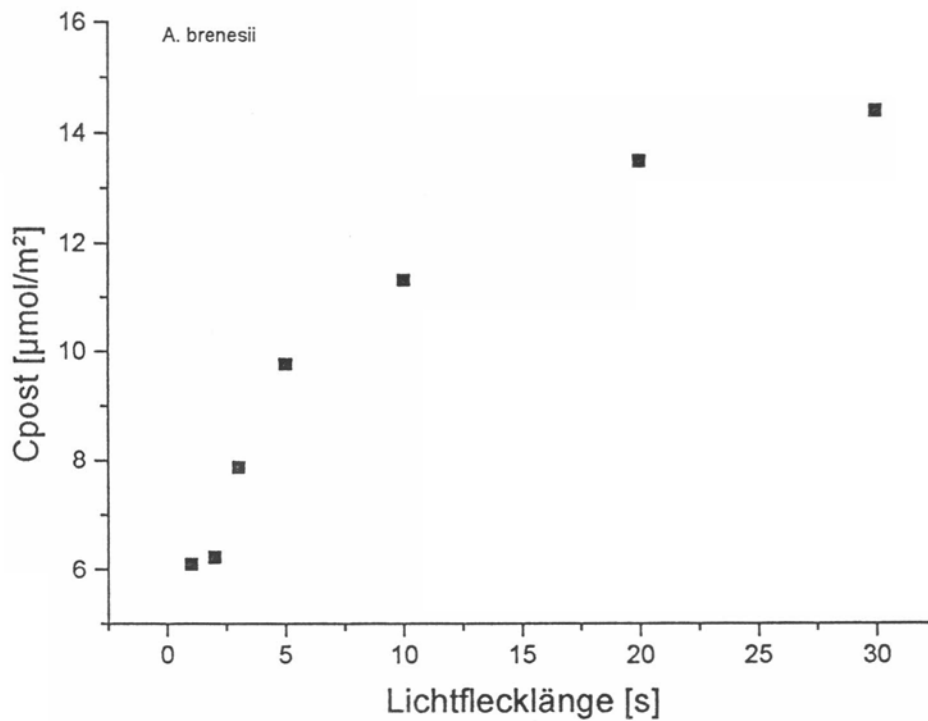


Abb. 4.18: Verlauf der postilluminativen CO₂ - Assimilation (C_{post}) von *A. breneisii* als Antwort auf eine Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Länge. Die Kurvenverläufe zeigen jeweils eine Sättigung, wahrscheinlich verursacht durch die endliche Größe des Ribulose - 1,5 - Bisphosphat - "Pools", der die postilluminative CO₂ - Aufnahme ermöglicht.

4. 2. 4. CO₂ - Gewinn in den Lichtphasen unterschiedlicher Länge

Im vorhergehenden Kapitel wurde die Bedeutung der postilluminativen CO₂ - Aufnahme gerade bei kurzen Lichtflecken herausgestellt. Die CO₂ - Fixierung in der Lichtphase gewinnt hingegen verhältnismäßig gerade bei längeren Lichtflecken immer mehr an Bedeutung, da keine Limitierung wie bei der postilluminativen Fixierung besteht. In den Abb. 4.19 u. 4.20 sind wiederum die Werte für *W. insignis* und *A. bre-*

W. insignis graphisch dargestellt. In beiden Fällen erkennt man bei kurzen Lichtflecken (1, 2 u. 3s) nur einen geringen Anstieg, der jedoch bei längeren Lichtflecken in einen linearen Anstieg übergeht. Die Ursache dafür kann das verzögerte Anlaufen der Photosynthesereaktion sein, so daß bei kurzen Lichtflecken die CO₂ - Fixierung zum größten Teil erst in der nachfolgenden Dunkelphase erfolgt, während bei längeren Lichtflecken die Photosynthesereaktion in der Lichtphase schon angelaufen ist und die CO₂ - Aufnahme linear mit der Lichtflecklänge ansteigt.

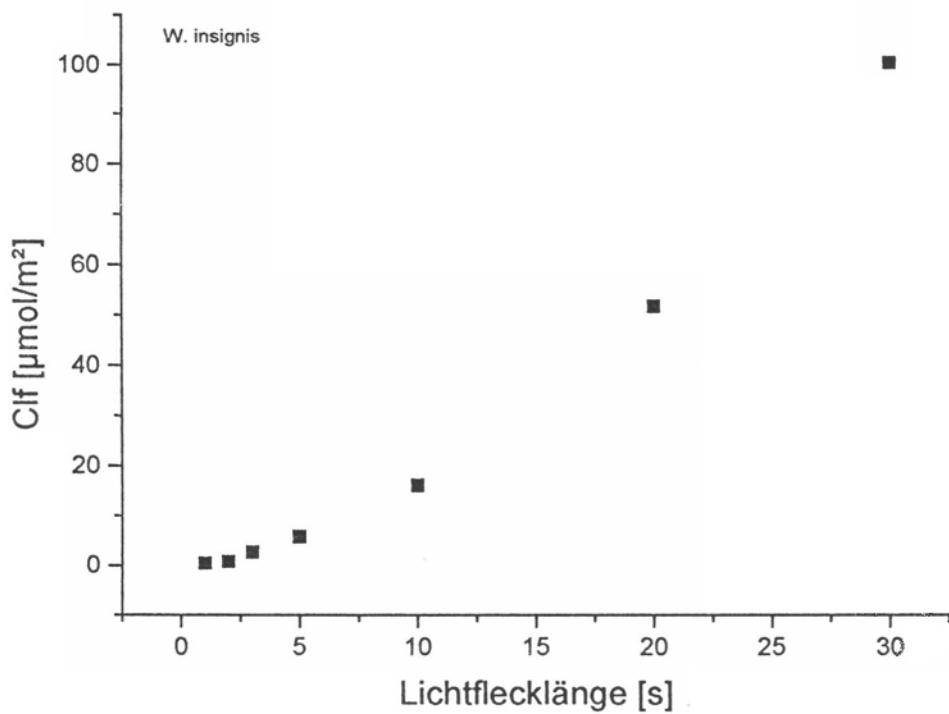


Abb. 4.19: Verlauf der CO₂ - Assimilation während der Lichtphase für *W. insignis* aufgrund einer Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer. Für kurze Lichtflecken (1,2 u. 3s) ist kaum ein Anstieg zu beobachten, wohl aber für längere, wobei dieser dann linear verläuft.

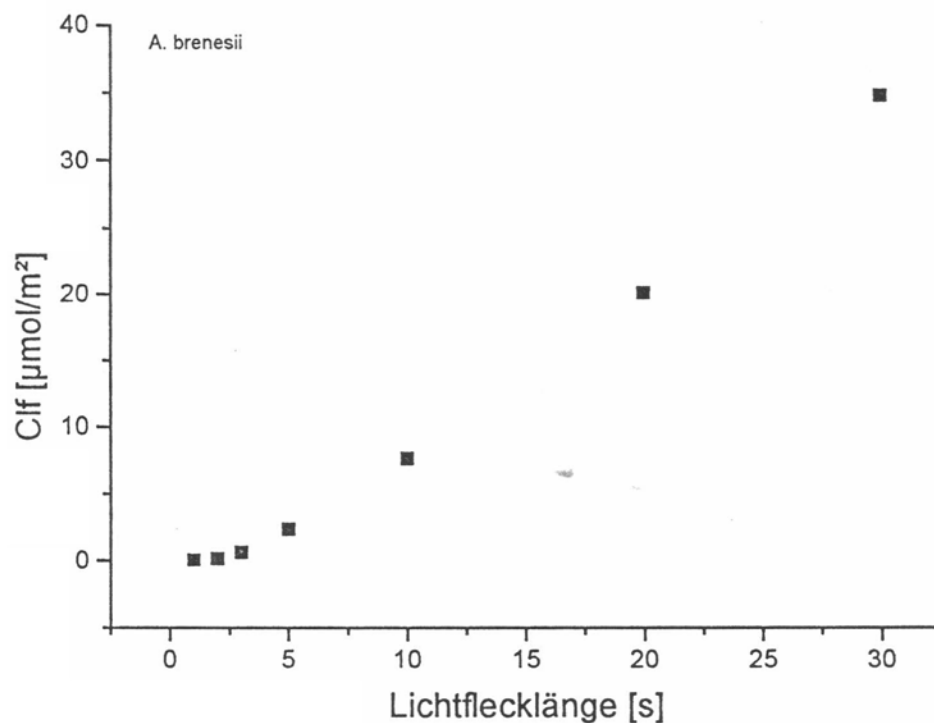


Abb. 4.20: Verlauf der CO_2 - Assimilation während der Lichtphase für *A. brenesii* aufgrund einer Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer. Für kurze Lichtflecken (1,2 u. 3s) ist kaum ein Anstieg zu beobachten, wohl aber für längere, wobei dieser dann linear verläuft.

4. 2. 5. Postilluminativer Anteil des CO_2 - Gewinns

Anhand dieses Parameters kann man sofort erkennen, welche Bedeutung die postilluminative CO_2 - Assimilation im Verhältnis zur gesamten CO_2 - Aufnahme infolge eines Lichtflecks besitzt. In Abb. 4.21 u. 4.22 zeigen die Werte für *W. insignis* und *A. brenesii* jeweils einen ähnlichen Verlauf. Von Werten nahe 100% bei kurzen Lichtflecken fällt der Anteil schnell ab und erreicht bei längeren nur noch ca. 25 - 40%. Bei sehr langen Lichtflecken (mehrere bis viele Minuten) würde der Anteil gegen Null gehen (nicht in den Graphiken dargestellt). Die postilluminative CO_2 - Fixierung hat

demnach nur beim häufigen Auftreten kurzer Lichtflecken eine größere Bedeutung, während sie bei langen Lichtflecken keine Rolle mehr spielt.

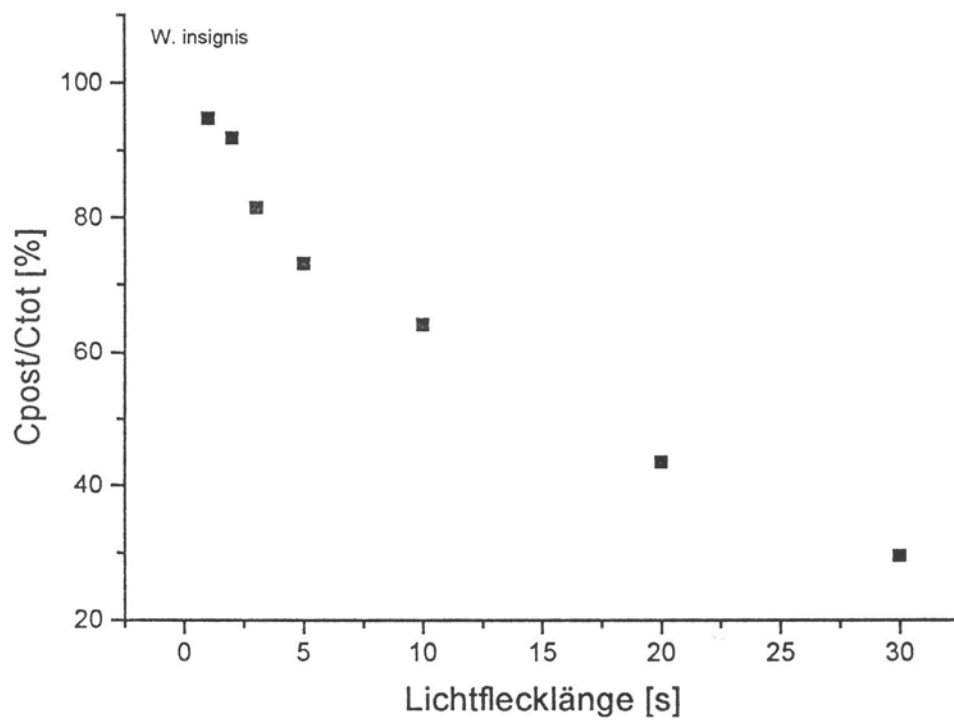


Abb. 4.21: Verlauf des postilluminativen Anteils des Gesamt - CO₂ - Gewinns von *W. insignis* als Antwort auf eine Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer. *W. insignis* fixiert infolge eines 1s Lichtflecks immerhin noch 94,8% postilluminativ

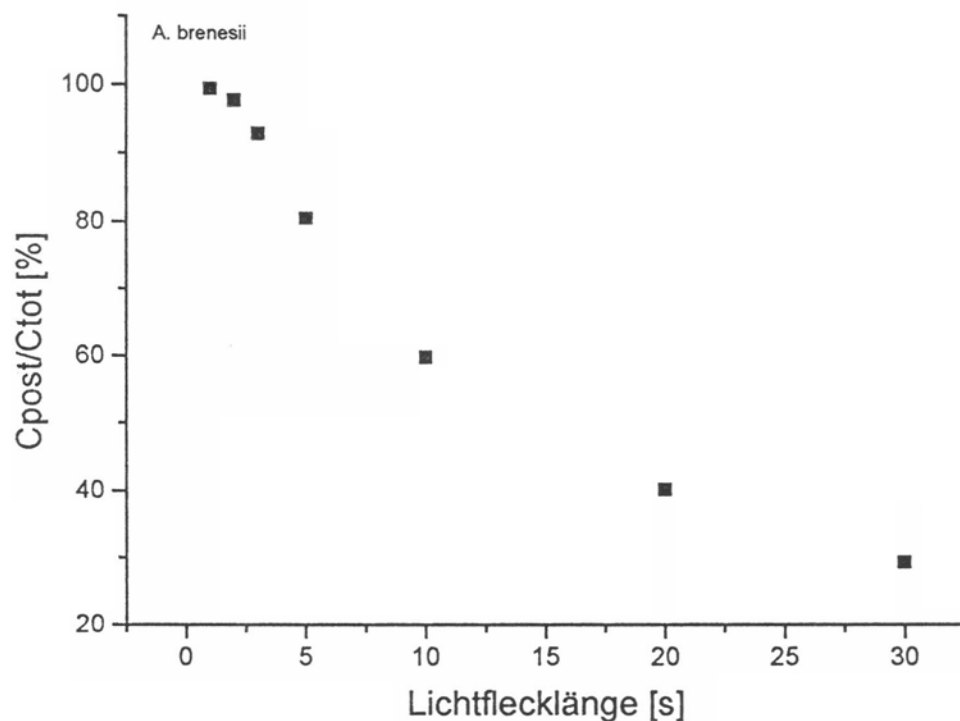


Abb. 4.22: Verlauf des postilluminativen Anteils des Gesamt - CO₂ - Gewinns von *A. brenesii* als Antwort auf eine Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer. *A. brenesii* fixiert infolge eines 1s Lichtflecks 99,3% des aufgenommenen CO₂ postilluminativ.

4. 2. 6. „Lightfleck utilization efficiency“ und „Lightfleck - Quantum Yield“

Bei der Untersuchung des Blattgaswechsels unter dynamischen Lichtbedingungen ist es von großem Interesse, wie effizient Lichtflecken im Vergleich zu konstantem Dauerlicht vom Photosyntheseapparat des Blattes genutzt werden. Hierzu betrachtet man den Parameter „Lightfleck utilization efficiency“ (LUE), der angibt, wie hoch die Netto - CO_2 - Aufnahme infolge eines Lichtflecks in Relation zur zeitlich entsprechenden Netto - CO_2 - Aufnahme bei konstantem Dauerlicht ist (PEARCY 1990). In den Abb. 4.23 u. 4.24 sind die Werte für *W. insignis* und *A. brenesii* aufgetragen. In beiden Fällen ist zu sehen, daß die kurzen Lichtflecken (1 - 5s) bedeutend effizienter als die längeren Lichtflecken (10 - 30s) genutzt werden. Dies ist auf den hohen Anteil postilluminativer CO_2 - Fixierung bei den kurzen Lichtflecken zurückzuführen. PEARCY (1990) hat beim Vergleich einiger Arten festgestellt, daß die LUE bei schattenadaptierten Pflanzen im allgemeinen höher war als bei lichtadaptierten Pflanzen. Dies trifft auch für die beiden hier gezeigten Beispiele zu (max. LUE bei *W. insignis* 1,9, bei *A. brenesii* 3,7), während der Vergleich aller gemessenen Arten keine signifikante Korrelation zwischen LUE bei 1s Lichtflecken und Lichtklasse zeigt (Abb. 4.25).

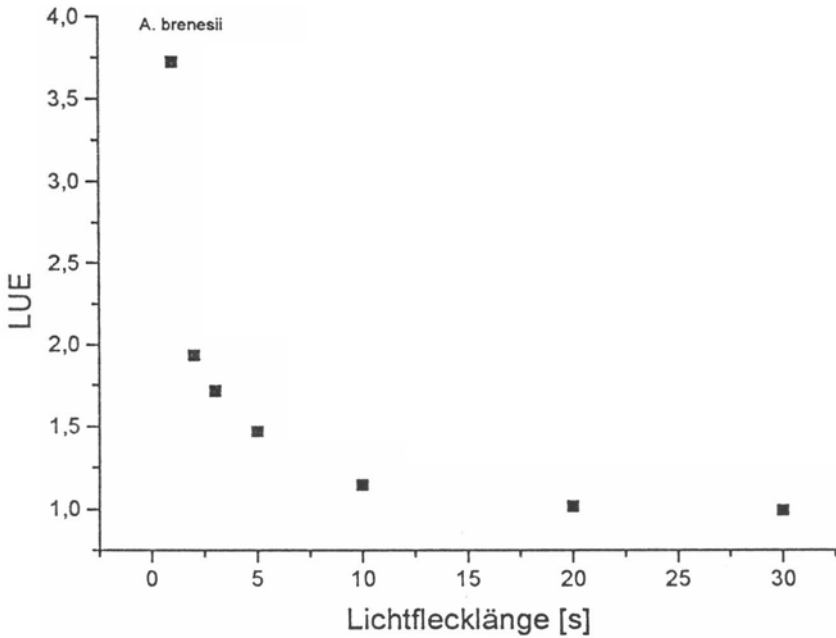
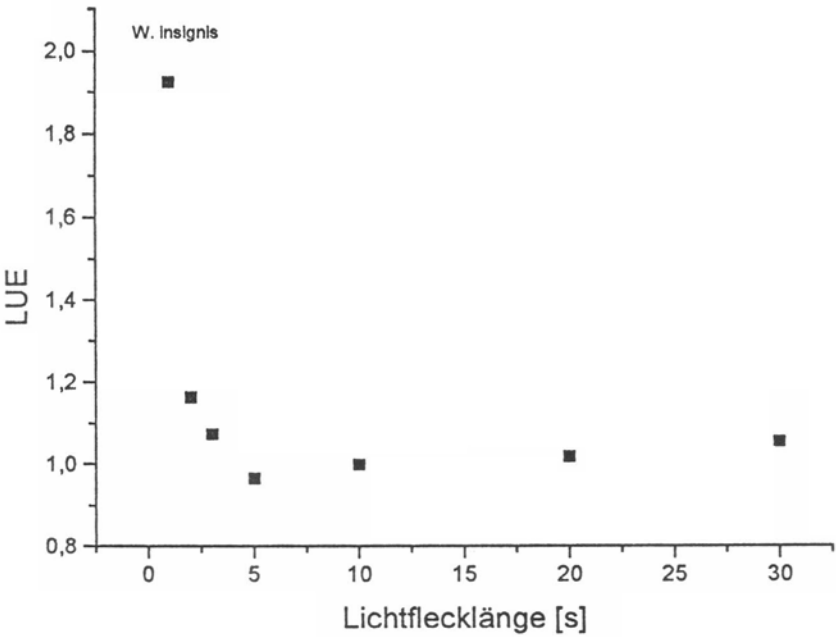


Abb. 4.23 u. 4.24: Verlauf der „Lightfleck utilization efficiency“ (LUE) von *W. insignis* und *A. brenesii* während einer Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer. Kurze Lichtflecken werden weitaus effizienter genutzt als längere.

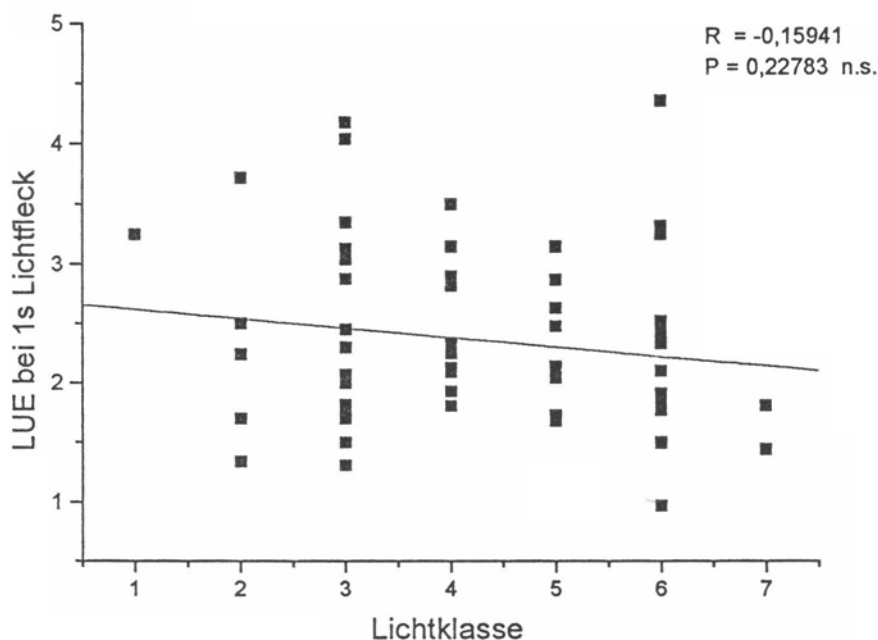


Abb. 4.25: Die „Lightfleck use efficiency“ (LUE) bei 1s Lichtflecken in Abhängigkeit von der Lichtklasse. Die Regressionsgerade mit dazugehörigen Parametern (siehe 4.2.) zeigt keine signifikante Korrelation der Variablen.

Ein weiterer interessanter Parameter, der hier betrachtet werden soll, ist der „Lightfleck - Quantum Yield“ (LQY). Dieser Wert zeigt, in welchem Verhältnis die applizierten Lichtquanten zur CO_2 - Assimilation stehen. In anderen Worten: Der LQY zeigt, wieviele Einheiten CO_2 als Ertrag je Einheit investiertem Licht hervorgehen. Die Formel hierfür lautet:

$$\text{LQY}_{\text{real}} = C_{\text{tot}} / Q_{\text{tot}}$$

Es gilt:

LQY_{real} realer Lightfleck - Quantum Yield [$\mu\text{mol CO}_2$ / $\mu\text{mol Photonen}$]

C_{tot} Netto - CO_2 - Assimilation durch Lichtfleck [$\mu\text{mol CO}_2$ / m^2]

Q_{tot} applizierte Lichtmenge während Lichtfleck [$\mu\text{mol Photonen}$ / m^2]

Aufgrund der Tatsache, daß es sehr schwierig ist, exakt gerade nur sättigendes Licht zu geben, kommt es leicht zu einer Unterschätzung von LQY_{real} , wenn das angebotene Licht über der zur Sättigung ausreichenden Intensität liegt. Dies kann

man dadurch umgehen, indem in die obige Formel anstatt der tatsächlich gegebenen Lichtmenge „Einheiten sättigendes Licht“ eingesetzt werden, wobei eine Einheit einer Lichtgabe von 1 s Dauer entspricht. Die Formel lautet dann folgendermaßen:

$$LQY_s = C_{tot} / Q_s$$

Es gilt:

LQY_s Lightfleck - Quantum Yield [$\mu\text{mol CO}_2 / (\text{m}^2\text{s})$ Einheiten sättigendes Licht]

C_{tot} Netto - CO_2 - Assimilation durch Lichtfleck [$\mu\text{mol CO}_2 / \text{m}^2$]

Q_s applizierte Lichtmenge während Lichtfleck [Einheiten sätt. Licht/s LF - Dauer]

Die Meßwerte wurden alle nach dem zuletzt beschriebenen Verfahren (LQY_s) berechnet. Zum Vergleich wurden den LQY_s - Werten von *W. insignis* (Abb. 4.26) und *A. brenesii* (Abb. 4.28) jeweils noch die LQY_{real} - Werte gegenübergestellt (Abb. 4.27 u. 4.29). Es ist sehr gut zu erkennen, daß die Kurvenverläufe für beide Berechnungsverfahren identisch sind, nur die Einheiten sind natürlich unterschiedlich.

Sowohl bei *W. insignis* als auch bei *A. brenesii* finden sich die höchsten LQY - Werte bei den kürzesten Lichtflecken. Dies ist darauf zurückzuführen, daß trotz einer sehr geringen applizierten Lichtmenge (eine Einheit sättigendes Licht) C_{tot} aufgrund der postilluminativen CO_2 - Fixierung noch relativ hoch ist. Bei den 2, 3 und 5s Lichtflecken ist ein starker Abfall des LQY zu beobachten, während bei den längeren Lichtflecken (10 - 30s) kaum mehr eine Veränderung auftritt.

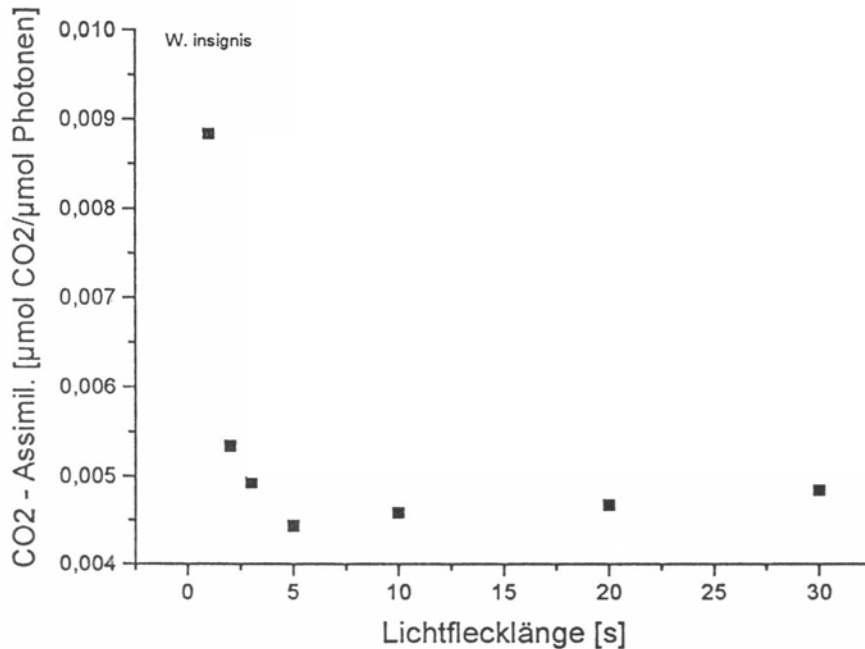
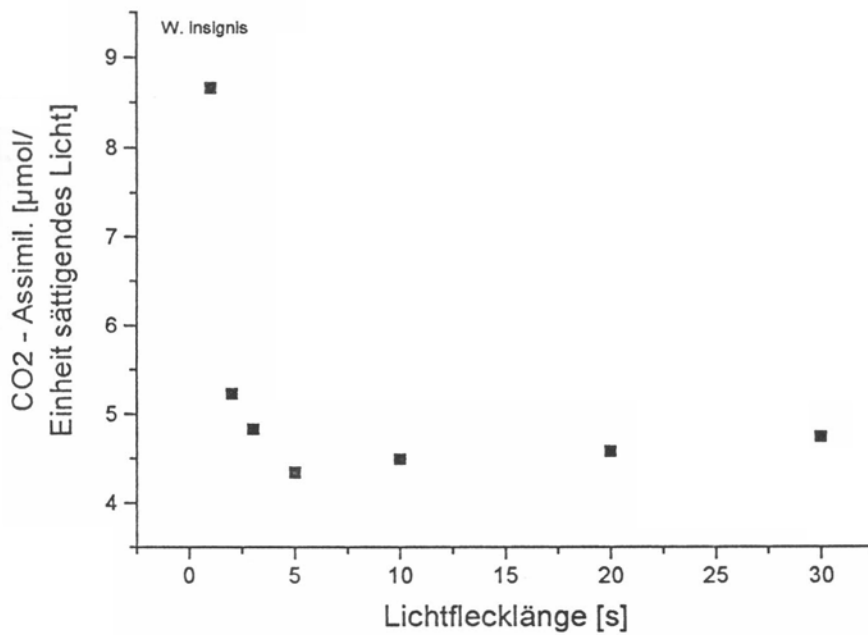


Abb. 4.26 u. 4.27: Darstellung des „Lightfleck - Quantum Yields“ von *W. insignis* nach vereinfachter Berechnung (oben) und realer Berechnung (unten). Der Kurvenverlauf ist identisch, nur die absoluten Werte differieren.

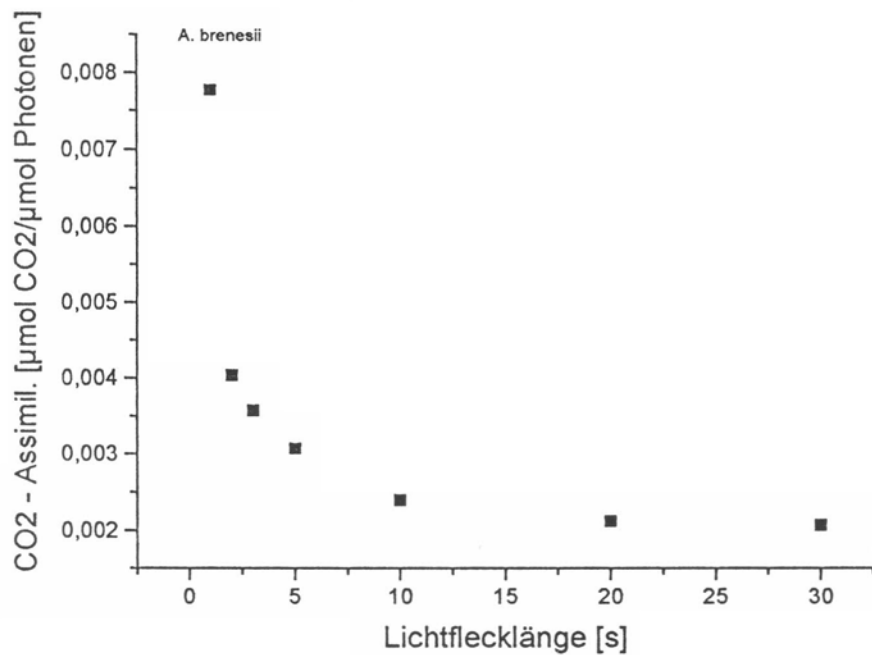
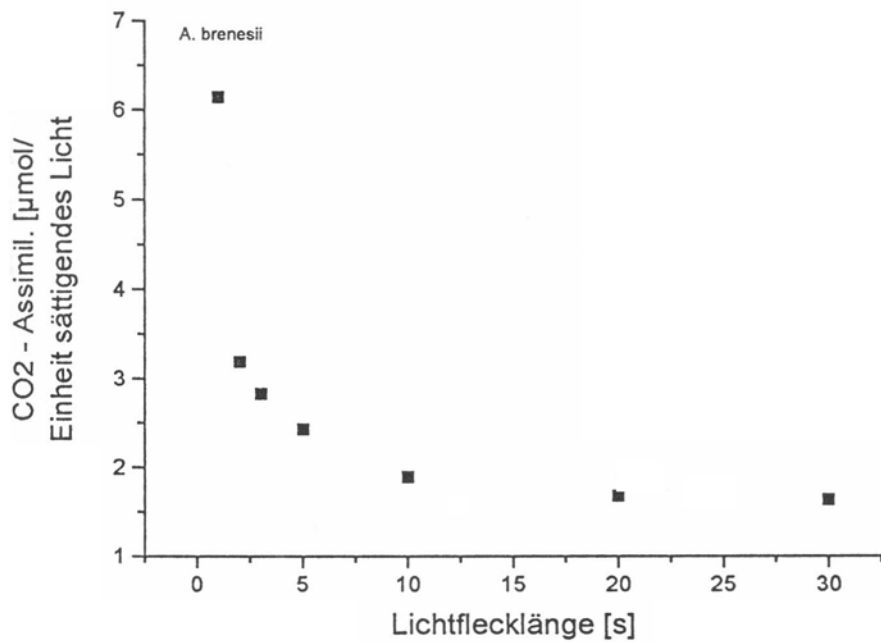


Abb. 4.28 u. 4.29: Darstellung des „Lightfleck - Quantum Yields“ von *A. brenesii* nach vereinfachter Berechnung (oben) und realer Berechnung (unten). Der Kurvenverlauf ist identisch, nur die absoluten Werte differieren.

4. 2. 7. Photosyntheseverhalten in Lichtflecken und Photosynthesekapazität

In diesem Kapitel werden einige der oben vorgestellten Parameter in Relation zur Photosynthesekapazität (A_{\max}) betrachtet. Die Photosynthesekapazität ist dabei die maximale CO_2 - Assimilationsrate, die jeweils bei Vollinduktion in einem Versuch erreicht wurde, d.h. sie gibt Auskunft über die Leistungsfähigkeit eines Photosyntheseapparates. Im allgemeinen besitzen Pflanzen an lichtreicheren Standorten eine höhere Photosynthesekapazität als an schattigen Standorten (siehe Kap. 4.3.2).

Der Wert LUE_{\max} zeigt in relativen Werten an, wie hoch die CO_2 - Assimilation in einem sehr kurzen Lichtfleck (1s) im Vergleich zu einer gleichlangen „steady - state“ - Phase sein kann. Aus der Graphik (Abb. 4.30) geht sehr gut hervor, daß Pflanzen mit einem hohen A_{\max} - Wert meist einen deutlich niedrigeren LUE_{\max} - Wert besitzen als solche mit niedrigem A_{\max} . Dies ist als eine Anpassung der Schattenpflanzen an die diffizilen Lichtverhältnisse zu sehen, durch welche sie kurze Lichtflecken bedeutend effizienter nutzen können als Pflanzen mit vollem Lichtgenuß.

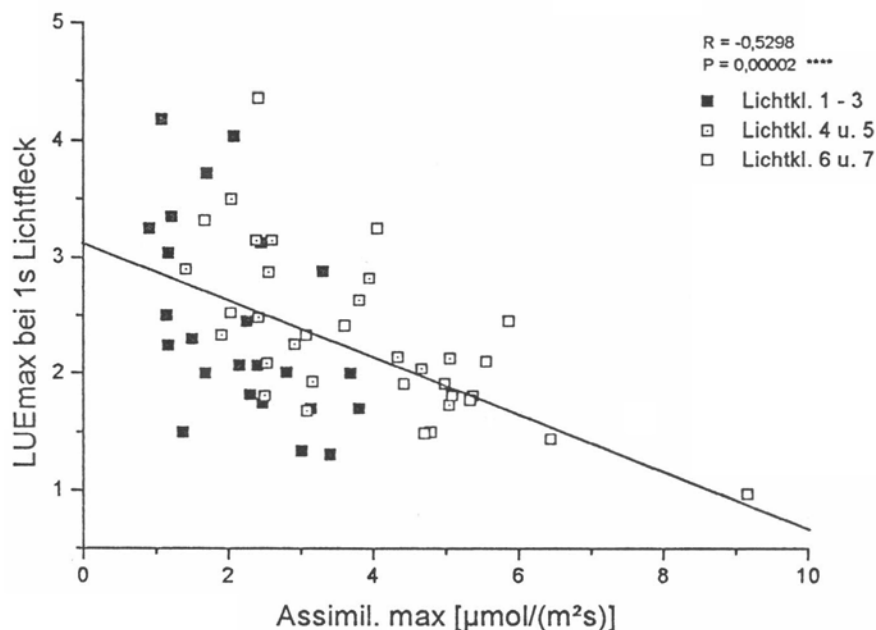


Abb. 4.30: Die maximalen CO_2 - Assimilationsraten der einzelnen Pflanzen in Relation zu den maximalen Lightfleck Use Efficiency - Werten bei sehr kurzen Lichtflecken (1s). Die Regressionsgerade mit dazugehörigen Parametern zeigt eine hochsignifikante Korrelation dieser Variablen. Die Pflanzen wurden nach einer vereinfachten Lichtklassen - Unterteilung aufgetragen (siehe 3.7.)

Ein weiterer Parameter, der hier in Zusammenhang mit der Photosynthesekapazität (A_{\max}) betrachtet werden soll, ist der Lichtfleckbedingte Netto - CO_2 - Gewinn (C_{tot}).

Trägt man A_{\max} gegen C_{tot} graphisch auf, so ergibt sich daraus ein linearer Anstieg von sehr hoher Signifikanz. In Abb. 4.31 wurden die Werte für vier Lichtflecklängen (1, 3, 10 und 30s) jeweils separat gegen A_{\max} aufgetragen, wobei in allen Fällen sehr gut die einzelnen linearen Beziehungen mit unterschiedlichen Steigungen zu erkennen sind.

Diese lineare Beziehung zwischen jenen Parametern kann bei der Entwicklung vereinfachter Meßmethoden zur Photosynthese oder auch bei Modellierungsprogrammen von Nutzen sein.

Die Abb. 4.32 zeigt eine weitere Möglichkeit, diese beiden Parameter zu korrelieren. Hier wurden die einzelnen C_{tot} - Werte einer Serie aufeinanderfolgender Lichtflecken von zunehmender Dauer aufsummiert und gegen den entsprechenden A_{\max} - Wert aufgetragen. Wie zu erwarten erhält man auch hier eine lineare Korrelation der Parameter von hoher Signifikanz. Anhand dieser bekannten Zusammenhänge sollte es möglich sein, z.B. nur mit der Messung der Photosynthesekapazität relativ sichere Vorhersagen zur Netto - CO_2 - Aufnahme der Pflanzen in Lichtflecken zu machen.

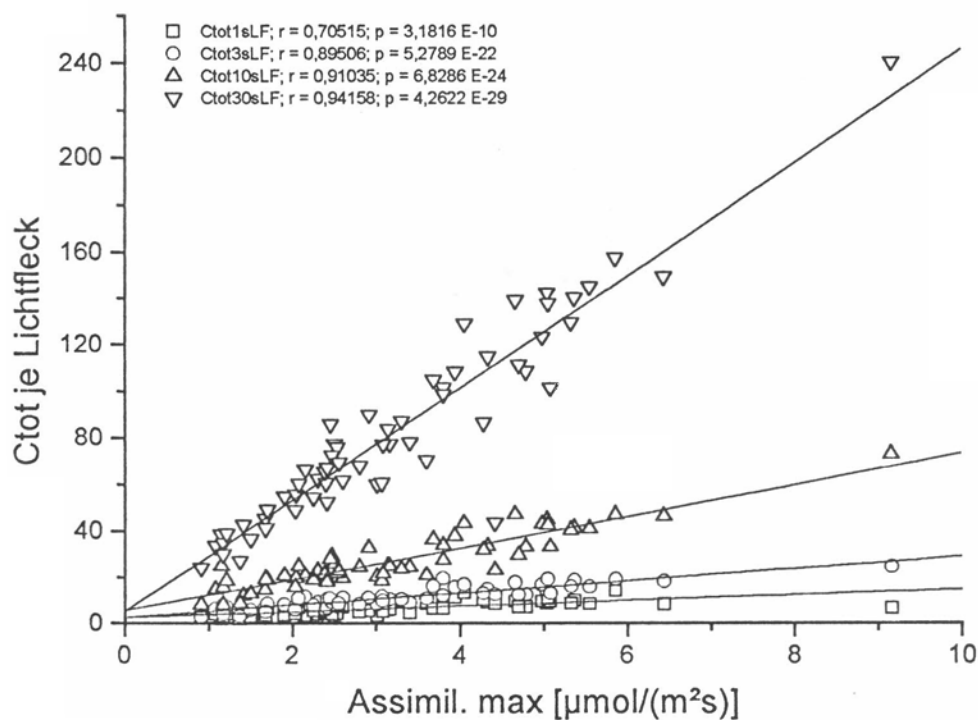


Abb. 4.31: Die Werte der Lichtfleckbedingten Netto - CO₂ - Aufnahme von 4 Lichtflecklängen (1,3,10 u. 30s) in Relation zur entsprechenden Photosynthesekapazität des jeweils zugehörigen Lichtfleckversuches. Die Regressionsgeraden mit dazugehörigen Parametern zeigen jeweils hochsignifikante Korrelationen an.

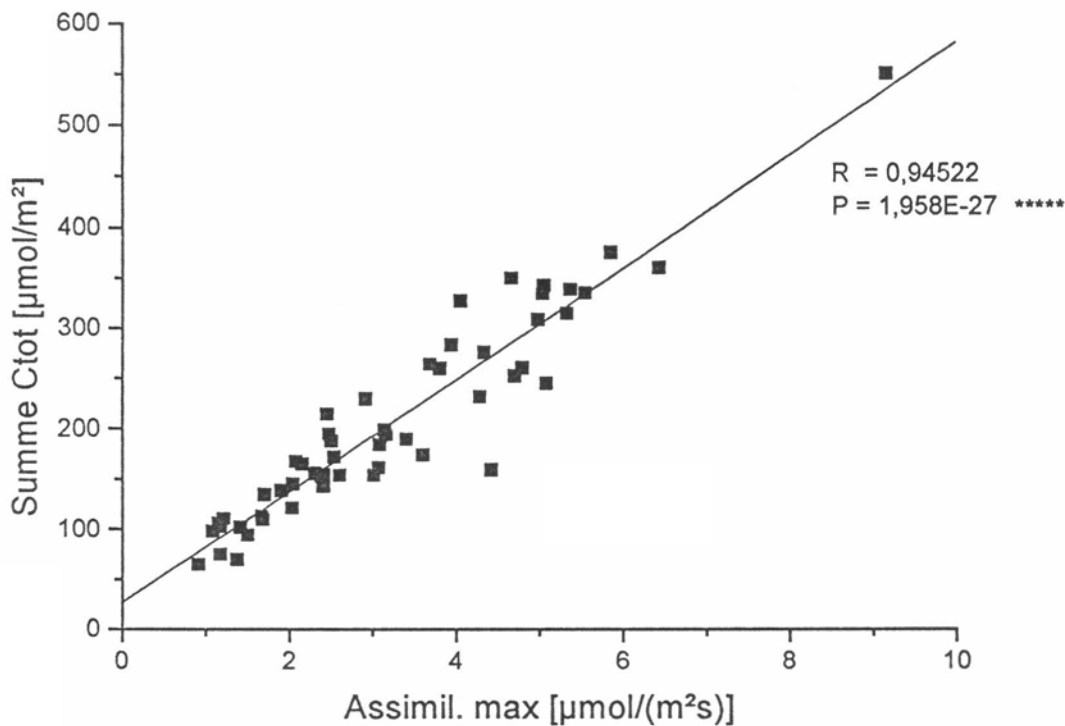


Abb. 4.32: Die Summe (ΣC_{tot}) der gesamten CO_2 - Aufnahmen in den Lichtflecken einer Lichtfleckserie (C_{tot}) in Relation zur jeweiligen maximalen CO_2 - Assimilationsrate. Die Regressionsgerade mit dazugehörigen Parametern zeigt eine hochsignifikante Korrelation dieser Variablen.

Um zu sehen, wie groß die Bedeutung der postilluminativen CO_2 - Assimilation für ein Blatt ist, wurde der relative prozentuale Anteil des postilluminativen CO_2 - Gewinns in Relation zur Photosynthesekapazität betrachtet.

Aus Abb. 4.33 geht hervor, daß Pflanzen, die einen hohen relativen prozentualen Anteil des postilluminativen CO_2 - Gewinns haben, eine niedrigere Photosynthesekapazität besitzen und umgekehrt. D.h., je größer die Photosynthesekapazität einer Pflanze ist, umso mehr CO_2 wird in der Lichtphase assimiliert. Dieses Ergebnis läßt Raum für Spekulationen. So ist die Fähigkeit zur postilluminativen CO_2 - Fixierung bei höheren Pflanzen zwar weit verbreitet, aber es erscheint vorstellbar, daß Schattenpflanzen diese Fähigkeit mehr oder weniger optimiert haben, um darüber eine Verbesserung der Photosyntheseleistung unter Schwachlichtbedingungen zu erreichen.

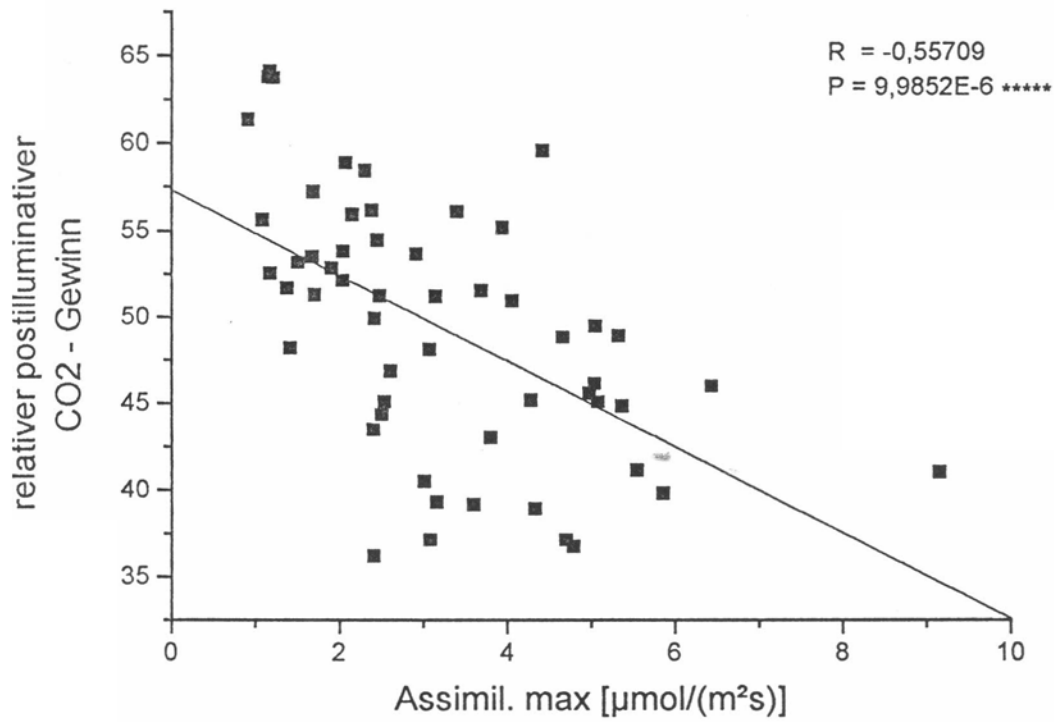


Abb. 4.33: Der relative prozentuale Anteil des postilluminativen CO_2 - Gewinns in Relation zur Photosynthesekapazität. Die Regressionsgerade mit dazugehörigen Parametern zeigt eine hochsignifikante Korrelation dieser Variablen.

4. 3. Die Untersuchung standort - und artspezifischer Einflüsse

Im vorhergehenden Kapitel wurden einige Parameter vorgestellt, die das Blattgaswechselverhalten der untersuchten Pflanzen charakterisieren. Nun sollen die gemachten ökophysiologischen Befunde einer weitergefaßten Betrachtung unterzogen werden. Zum einen werden sie in Relation zu den Lichtverhältnissen am Pflanzenstandort (Lichtklima) gesetzt, um zu sehen, inwieweit eine Akklimatisierung stattfindet. Solch eine Anpassung des Photosyntheseapparates an unterschiedliche Lichtverhältnisse wurde sowohl für Pflanzen gemäßigter Zonen (z.B. BAZZAZ & CARLSON 1982) als auch in den Tropen (PEARCY 1987) beschrieben. Zum anderen soll auch der Einfluß der sukzessionalen Stellung einer Art bezüglich dieser Parameter betrachtet werden. Dies ist deshalb von Interesse, weil bekannt ist, daß die Photosynthesekapazität mit zunehmender sukzessionaler Stellung abnimmt (BAZZAZ 1979; BAZZAZ & PICKETT 1980). Diese Beobachtung wurde durch Untersuchungen in gemäßigten Zonen (KÜPPERS 1984; KOIKE 1987) und in den Tropen (OBERBAUER & STRAIN 1984) mehrfach bestätigt. In gleicher Weise werden auch verschiedene Induktionszustände der untersuchten Pflanzen hinsichtlich des Lichtklimas und der sukzessionalen Stellung einer Art betrachtet, da frühere Untersuchungen die große Bedeutung des Induktionszustandes des Photosyntheseapparates hinsichtlich des Blattgaswechsels aufgezeigt haben (z.B. KÜPPERS et al. 1993; POORTER et al. 1993). Durch einen direkten Vergleich all dieser Ergebnisse ist es möglich festzustellen, welcher dieser beiden Parameter, das Lichtklima oder die sukzessionale Stellung einer Art, einen größeren Einfluß auf den Blattgaswechsel unter dynamischen Bedingungen nimmt.

4. 3. 1. Ist die sukzessionale Stellung einer Art mit dem Lichtklima am natürlichen Standort korreliert?

Betrachtet man für die untersuchten Arten die Beziehung zwischen ihrer sukzessionalen Stellung und dem tatsächlich vorgefundenen Lichtklima am natürlichen Standort (Abb. 4.34), so kann man klare Unterschiede bezüglich der bevorzugten Standorte herausarbeiten: Es fällt auf, daß die sukzessional früheren Arten ein weitaus schmales Lichtklassenspektrum abdecken als die späteren Arten. Dabei werden von den Arten mit Pioniercharakter erwartungsgemäß die lichtreicheren Standorte besetzt, während jene mit Klimaxcharakter teilweise dazu in der Lage sind, sowohl an schat-

tigen als auch an lichtexponierten Standorten zu existieren. Hervorzuheben ist hier die sukzessional späte Art *Guarea glabra*, die an Standorten mit Lichtklassen zwischen 2 und 6 angetroffen wurde und damit ein sehr breites Spektrum abdeckte. Diese Befunde stehen im Widerspruch zu den Beobachtungen von BAZZAZ & CARLSON (1982), die bei Untersuchungen in Nordamerika für sukzessional frühe Pflanzen eine hohe photosynthetische „Plastizität“ fanden, während diese bei sukzessional späteren Pflanzen abnahm. Dagegen fand ABRAMS (1995) bei der Untersuchung von drei nordamerikanischen Baumarten unterschiedlicher sukzessionaler Stellung eine hohe photosynthetische „Plastizität“ bei der mittleren Art, während die frühe und die späte Art jeweils eine geringere „Plastizität“ hatten.

Die untenstehende Graphik (Abb.4.34) zeigt dahingehend eine signifikante Korrelation zwischen Lichtklasse und Sukzessionsklasse, nämlich daß sukzessional frühe Arten im Durchschnitt an lichtreicheren Standorten stehen als die späteren Arten. Untersuchungen von STÖBER (1994) an einem Gapstandort im tropischen Regenwald Südindiens zeigten eine entgegengesetzte Tendenz. Dort standen die früheren Arten, bedingt durch ein fortgeschrittenes Stadium der Wiederbesiedelung des Gaps, oft an schattigeren Standorten als die sukzessional späteren Arten. Es ist jedoch davon auszugehen, daß die in dieser Untersuchung vorgefundene Situation, mit den sukzessional früheren Arten an lichtreicheren Standorten, erwartungsgemäß in den meisten Fällen anzutreffen ist (Küppers et al. 1995)

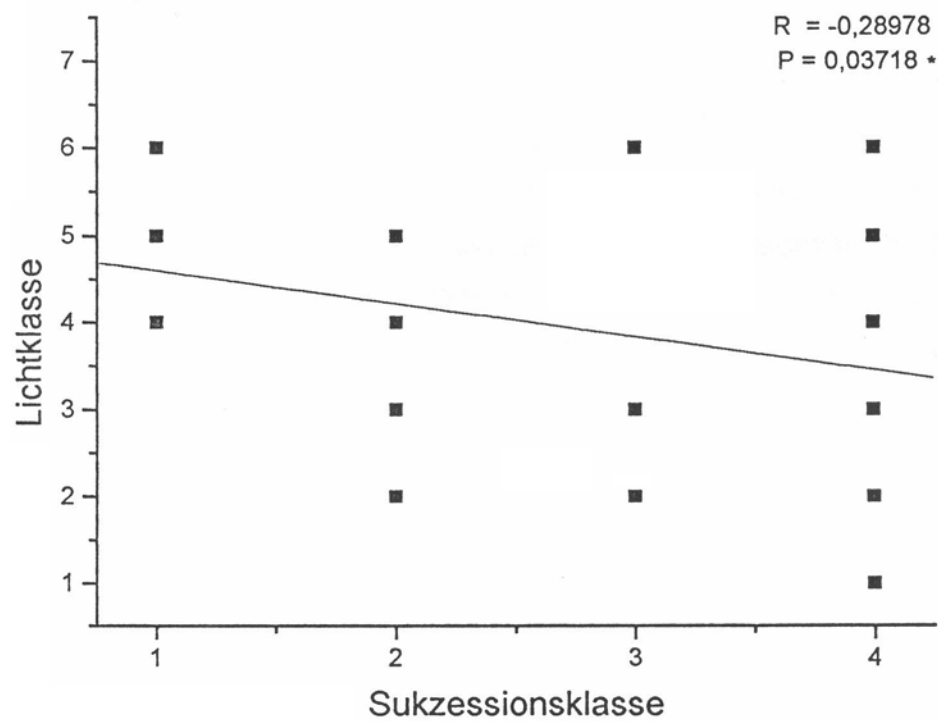


Abb. 4.34: Die Sukzessionsklassen (siehe 3.1.) der einzelnen Pflanzen in Abhängigkeit zur jeweiligen Lichtklasse (siehe 3.7.) am natürlichen Standort. Mit zunehmender Sukzessionsklasse sind die Pflanzen in der Lage, ihren natürlichen Standort innerhalb eines breiteren Lichtklassenspektrums zu wählen.

4. 3. 2. Beziehung zwischen Photosynthesekapazität und sukzessionaler Stellung bzw. Lichtklasse am natürlichen Standort

Die Photosynthesekapazität (A_{\max}) ist ein guter Parameter, um festzustellen, wie leistungsfähig ein Photosyntheseapparat bei Lichtsättigung ist (siehe 4.2.7.). Durch eine Auftragung dieses Parameters gegen die sukzessionale Stellung einer Art bzw. gegen die Lichtklasse konnte überprüft werden, inwieweit artspezifische Eigenschaften (sukzessionale Stellung) bzw. natürlicher Standort (Lichtklasse) die Photosynthesekapazität beeinflussen. Da bei dieser Untersuchung nicht ausschließlich Sonnenblätter miteinander verglichen wurden, sondern bei Messungen von Pflanzen an schattigen Standorten zwangsläufig auch Halbschatten - und Schattenblätter miteinbezogen wurden, sind Vergleiche jedoch nur bedingt möglich. Es ist bekannt, daß gerade bei sukzessional späteren Arten hinsichtlich der Photosynthesekapazität enorme Unterschiede zwischen Schatten - und Sonnenblättern zu beobachten sind (BAZZAZ & PICKETT 1980), was in die Betrachtung miteinzubeziehen ist.

Die Auftragung der Photosynthesekapazität gegen die sukzessionale Stellung (Abb. 4.35) zeigt, daß die sukzessional früheren Arten im Durchschnitt eine signifikant höhere Photosynthesekapazität besitzen als die späteren Arten; diese sind jedoch durchaus in der Lage, ähnlich hohe Photosynthesekapazitäten zu erreichen wie die frühen Arten, was auf die Ausbildung von Sonnenblättern zurückzuführen ist (z.B. SIMS & PEARCY 1994). Da Sonnenblätter nur an lichtreicheren Standorten ausgebildet werden, sollte hier eine Korrelation bezüglich des Lichtklimas erkennbar sein. Dies wird auch deutlich bei der Betrachtung von Abb. 4.36, in der die Photosynthesekapazität gegen die Lichtklasse aufgetragen wurde. Hier ist eine hochsignifikante positive Korrelation dieser Parameter zu erkennen, d.h. Pflanzen an lichtreicheren Standorten besitzen eine bedeutend höhere Photosynthesekapazität als solche an schattigeren Standorten. Ausgehend von der Feststellung, daß sukzessional spätere Arten bei Ausbildung von Sonnenblättern ähnlich hohe Photosynthesekapazitäten haben können wie frühe Arten, beeinflußt die sukzessionale Stellung einer Art die Photosynthesekapazität einer Pflanze vermutlich zu einem geringeren Anteil, als es die untenstehende Graphik (Abb. 4.35) vermuten läßt. Dies wird durch Untersuchungen von HUC et al. (1994) bestätigt, die bei sukzessional späten Baumarten in tropischen Regenwald Französisch - Guyanas ähnlich hohe Photosynthesekapazitäten fanden wie bei den sukzessional frühen Arten, wobei die äußeren Bedingungen identisch waren. Von weitaus größerer Bedeutung für die Photosynthesekapazität einer Pflanze ist das

Lichtklima am Pflanzenstandort. Für diese Feststellung sprechen die Beobachtungen von Pearcy (1987), der bei der Untersuchung von drei tropischen Baumarten in Australien in allen Fällen eine Korrelation zwischen der Photosynthesekapazität und dem Lichtklima fand. Auch TURNBULL et al. (1993) beobachteten dies bei mittel - bis spätsukzessionalen Arten im Regenwald Australiens, während sie bei einer Pionierart eine vom Lichtklima unabhängige Photosynthesekapazität fanden. Zusammengefaßt zeigen diese Ergebnisse die klare Tendenz auf, daß in erster Linie das Lichtklima am natürlichen Standort die Photosynthesekapazität einer Pflanze beeinflusst, während die sukzessionale Stellung der Art nur eine untergeordnete Rolle spielt.

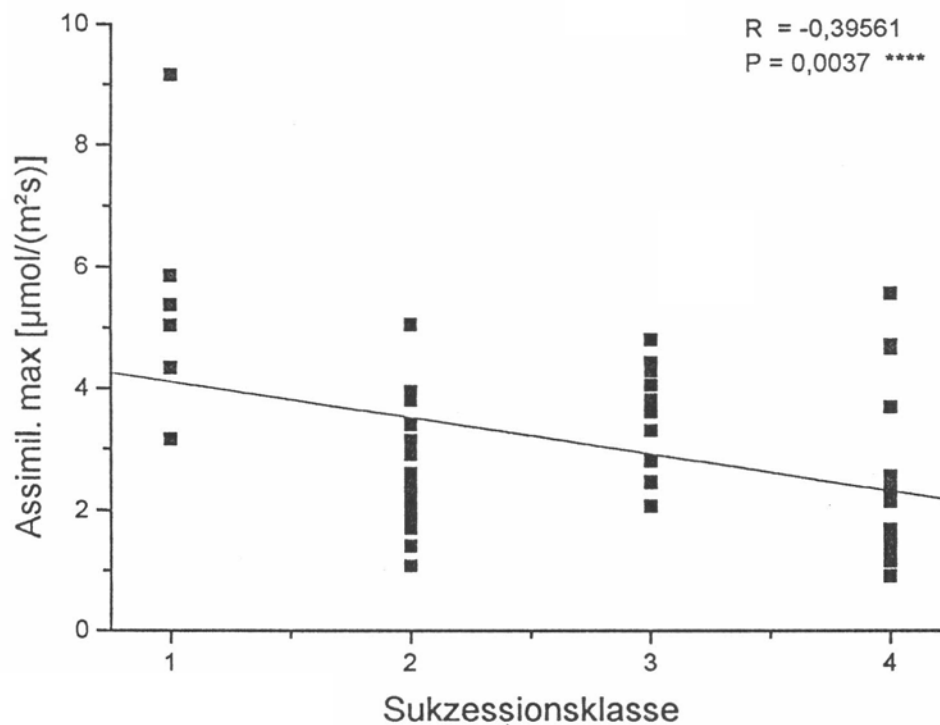


Abb. 4.35: Die Photosynthesekapazität (A_{max}) der einzelnen Pflanzen gegen die Sukzessionsklasse aufgetragen. Die Regressionsgerade sowie deren Parameter für Korrelation und Signifikanz (r - und p - Wert) zeigen, daß zwischen den beiden Variablen eine signifikante Korrelation besteht. Dies läßt auf eine gewisse Bedeutung der sukzessionalen Stellung einer Art bezüglich ihrer Photosynthesekapazität schließen, was jedoch aufgrund der Messung uneinheitlicher Blattparten (Sonnen - und Schattenblätter) relativiert werden muß.

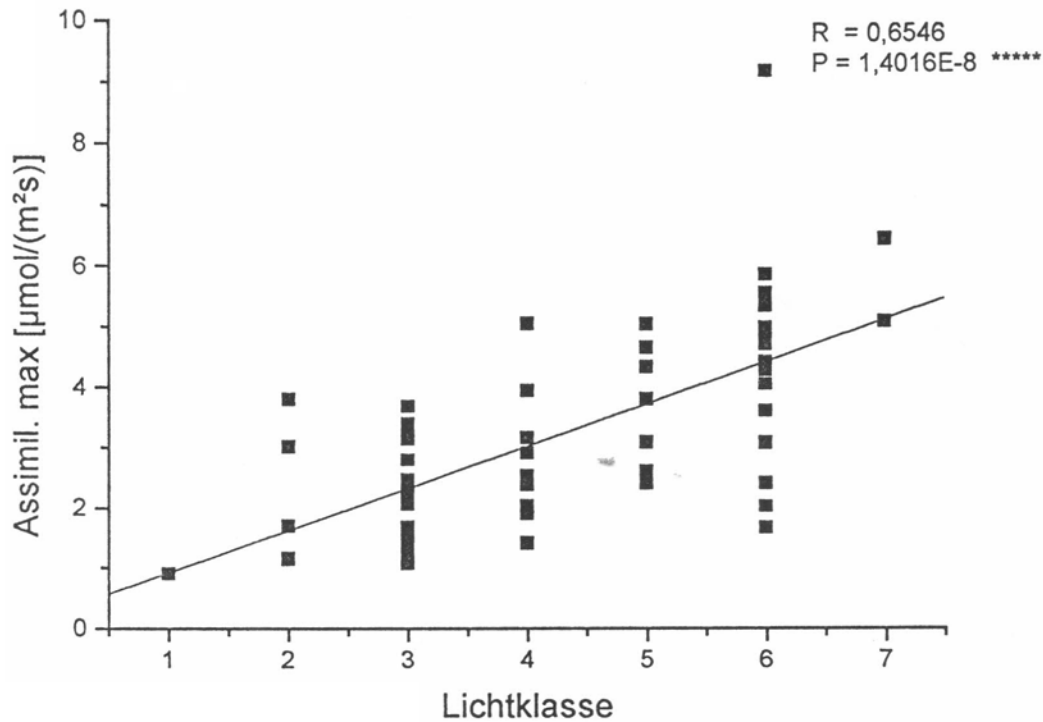


Abb. 4.36: Die Photosynthesekapazität der einzelnen Pflanzen nach der zugehörigen Lichtklasse aufgetragen. Die Regressionsgerade mit dazugehörigen Parametern zeigt eine hochsignifikante Korrelation dieser Variablen. Diese Werte lassen den Schluß zu, daß in erster Linie das Lichtklima am natürlichen Standort die Photosynthesekapazität einer Pflanze beeinflusst, während die sukzessionale Stellung der Art nur eine untergeordnete Rolle spielt.

4. 3. 3. Der Induktionszustand in Abhängigkeit von sukzessionaler Stellung der Arten und vom Lichtklima ihres Wuchsstandortes

Der Induktionszustand des Photosyntheseapparates (siehe 3.5.) ist von großer Wichtigkeit für eine effiziente Nutzung der dynamischen Lichtverhältnisse im Unterwuchs (z.B. PEARCY et al. 1994). Die Betrachtung verschiedener Induktionszustände unter Berücksichtigung der sukzessionalen Stellung der Arten bzw. des Lichtklimas am Wuchsstandort gibt Aufschluß über die Bedeutung dieser Parameter bei der Induktion des Photosyntheseapparates.

4. 3. 3. 1. Induktionsanstieg auf 50 bzw. 100 %

Zu Anfang eines jeden Lichtfleckversuchs wurde das Blatt nach einer vorangegangenen, mindestens einstündigen Dunkelphase solange mit Dauerlicht sättigender Intensität bestrahlt, bis kein Anstieg der CO_2 - Assimilationsrate mehr erkennbar und das Blatt vollinduziert war. Um die Induktionsdynamik zu beschreiben, wurde jeweils die Zeitdauer bis zum Erreichen der Vollinduktion bzw. 50 % der Vollinduktion herangezogen. Trägt man diese Werte gegen die Sukzessionsklassen und die Lichtklassen auf (Abb. 4.37 - 4.40), so erhält man zu allen vier Graphiken keine signifikante Korrelation der Variablen.

Dies überrascht vor allem bei der Betrachtung des Induktionsanstiegs in Relation zur Lichtklasse (Abb. 4.39 u. 4.40), da die Induktionsabnahmen auf 50 % bzw. nach 20 min (Abb. 4.42 u. 4.44) hochsignifikante Korrelationen bezüglich der Lichtklasse zeigen. Daher kann man vermuten, daß die Lichtverhältnisse am Pflanzenstandort keinen Einfluß auf die Induktionsgeschwindigkeit haben, daß jedoch ein einmal erreichter Induktionszustand abhängig von der Lichtklasse an einem schattigen Standort länger aufrechterhalten werden kann als an einem lichtreicheren. Aus den Graphiken bezüglich des Induktionsanstiegs auf 50 % ist noch zu entnehmen (Abb. 4.37 u. 4.39), daß die meisten Pflanzen diesen Wert innerhalb relativ kurzer Zeit erreichen (2 - 5 min), wohingegen bis zur Vollinduktion die Werte wesentlich breiter streuen. Dies könnte mit einer Zweiphasigkeit des Induktionsanstiegs erklärt werden. Auf eine schnelle Anstiegsphase folgt eine zweite Phase, in welcher der Anstieg langsamer bis zur Vollinduktion erfolgt. Dies wurde schon mehrfach beschrieben (KIRSCHBAUM & PEARCY 1988; PEARCY 1988). Der schnelle Anstieg der Induktion in den ersten 1 - 2 Minuten ist wahrscheinlich auf eine Erhöhung des Ribulose - 1,5 - bisphosphat -

Pools zurückzuführen (KIRSCHBAUM & PEARCY 1988). Der weitere langsamere Anstieg der Induktion wird zunächst durch eine Zunahme der RUBISCO - Aktivität verursacht (bis ca. 15 Minuten nach Vollinduktionsbeginn), während jede weitere Erhöhung der Assimilationsrate danach in der Öffnung der Stomata begründet liegt.

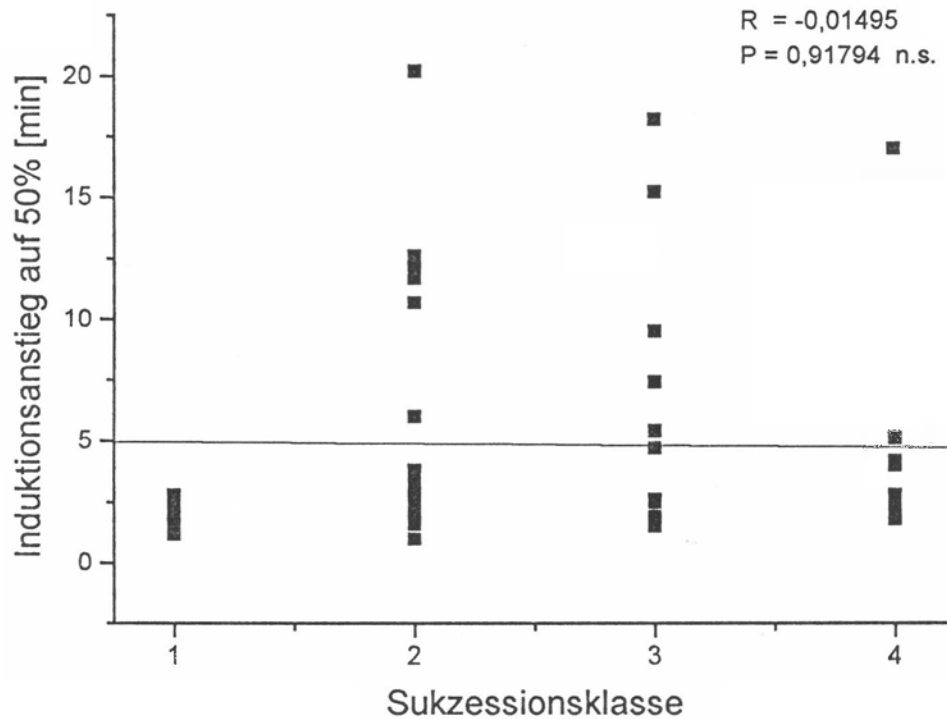


Abb. 4.37: Induktionsanstieg auf 50 % in Relation zur Sukzessionsklasse. Die Regressionsgerade mit zugehörigen Parametern zeigt, daß keine signifikante Korrelation zwischen den Variablen besteht. Auffallend ist die Konzentration von Werten in den ersten 2 - 4 min, was auf einen schnellen ersten Induktionsabschnitt hindeutet.

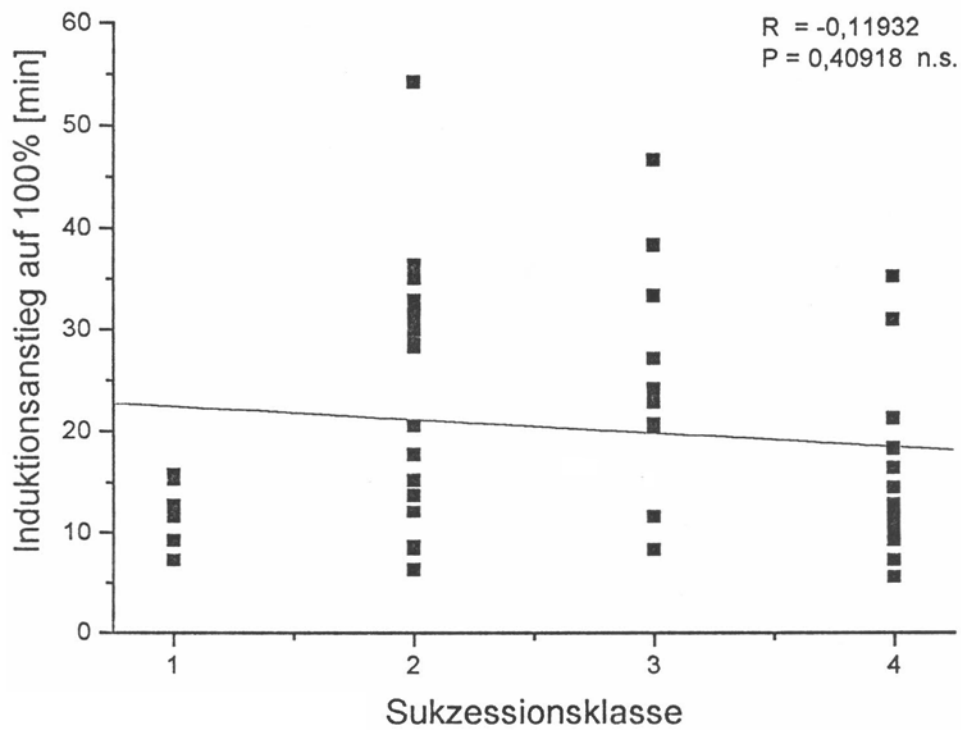


Abb. 4.38: Induktionsanstieg auf 100 % aufgetragen gegen die Sukzessionsklasse. Die Regressionsgerade mit dazugehörigen Parametern zeigt keine signifikante Korrelation der Variablen.

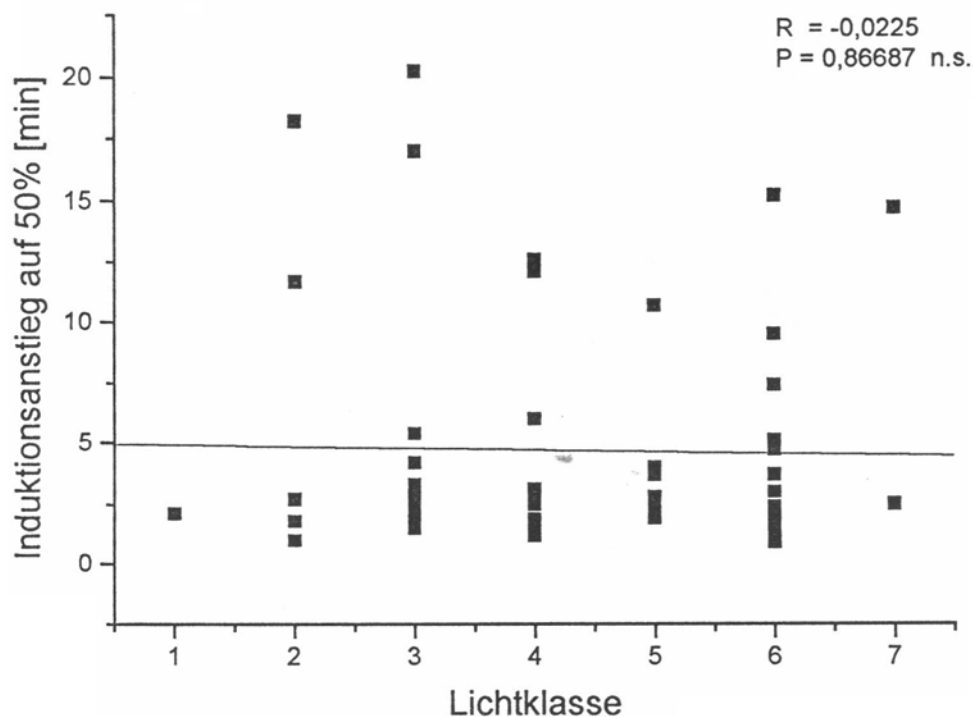


Abb. 4.39: Induktionsanstieg auf 50 % in Relation zur Lichtklasse. Die Regressionsgerade mit ihren Parametern zeigt keine signifikante Korrelation der Variablen. Auffallend ist die Konzentration von Werten in den ersten 2 - 4 min, was auf einen schnellen ersten Induktionsabschnitt hindeutet.

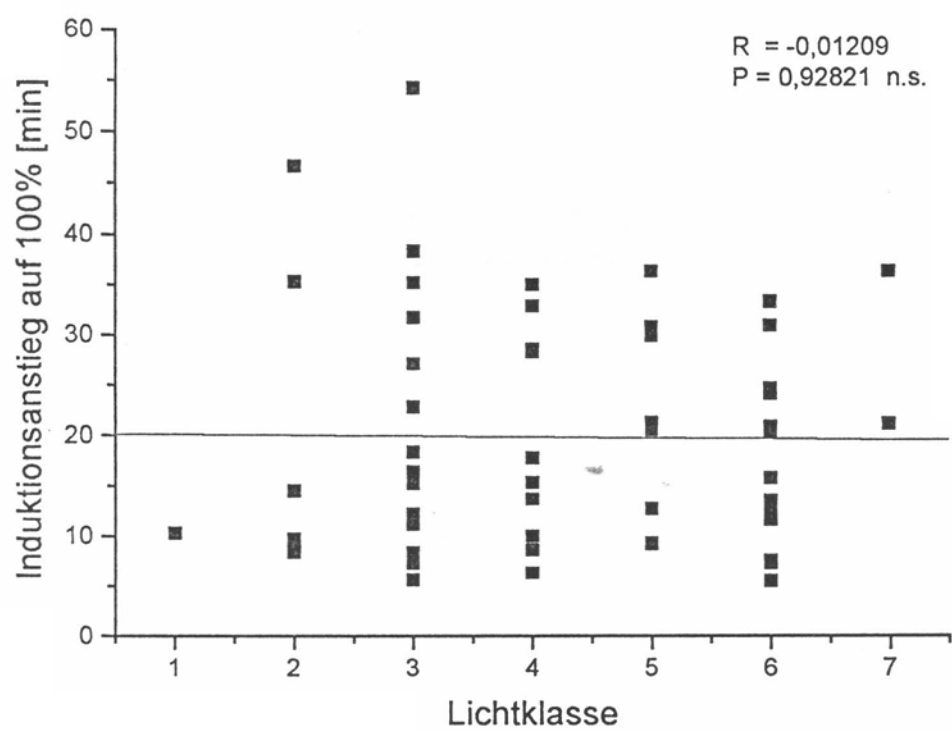


Abb. 4.40: Induktionsanstieg auf 100 % in Relation zur Lichtklasse. Die Regressionsgerade mit zugehörigen Parametern zeigt keine signifikante Korrelation der Variablen.

4. 3. 3. 2. Der Induktionszustand nach kurzen bzw. längeren Dunkelphasen

Pflanzen im Unterwuchs eines Waldes sind zwischen einzelnen Lichtflecken oder „Lichtfleckclustern“ immer wieder unterschiedlich langen Phasen niedriger Lichtintensität ausgesetzt (PEARCY et al. 1994). Damit sie den darauf folgenden Lichtfleck möglichst effektiv nutzen können, ist es für die Pflanzen von großer Bedeutung, einen möglichst hohen Induktionszustand des Photosyntheseapparates bis dahin aufrechterhalten. Eine Betrachtung in Relation zum Lichtklima am Wuchsstandort bzw. der sukzessionalen Stellung der Art soll zeigen, inwieweit die Geschwindigkeit der Induktionsabnahme von diesen Parametern bestimmt wird.

Um vergleichbare Daten zur Induktionsabnahme der untersuchten Pflanzen in kurzen und längeren Dunkelphasen zu gewinnen, wurde jeweils die auf eine 1, bzw. 20 min dauernde Dunkelphase folgende CO_2 - Assimilationsrate in einem 30 s Lichtfleck (siehe 3.6.2.) in den Induktionszustand umgerechnet (siehe 3.5.).

Diese Werte zeigen, wie hoch die potentielle CO_2 - Assimilationsrate einer Pflanze im Anschluß an eine Dunkelphase ist. Werden diese sowohl gegen die Sukzessionsklassen als auch gegen die Lichtklassen aufgetragen, so erhält man untenstehende Graphiken.

In Abb. 4.41 ist der Induktionszustand nach 1 min Dunkelheit gegen die Sukzessionsklassen graphisch dargestellt. Es ist sehr gut zu erkennen, daß es keine Korrelation zwischen diesen Parametern gibt. Betrachtet man hingegen Abb. 4.42, so ist zu sehen, daß die Induktion mit zunehmend hellerem Lichtklima am Standort (Lichtklasse) abnimmt. Aus diesen Beobachtungen heraus kann man die Vermutung anstellen, daß in erster Linie die Lichtverhältnisse am Standort und nicht die sukzessionale Stellung sich prägend auf die Anforderungen optimaler Lichtnutzung auswirken.

Bestätigt wird diese Hypothese auch durch die beiden weiteren Graphiken. In Abb. 4.43 ist der Induktionszustand nach 20 min Dunkelheit gegen die Sukzessionsklassen aufgetragen, während in Abb. 4.44 wiederum die Lichtklassen die unabhängige Variable bilden. In diesem Falle ist zwar in beiden Graphiken eine Korrelation der Parameter zu erkennen, welche aber bei der Lichtklasse weitaus signifikanter ausgeprägt ist als bei der Sukzessionsklasse; d.h. mit zunehmender Lichtklasse sinkt die Induktion nach 20 min Dunkelheit klar ab, während mit zunehmender Sukzessionsklasse nur ein leichter, kaum signifikanter Anstieg derselben zu verzeichnen ist. Die Tatsache, daß in beiden Fällen nach der 20 minütigen Dunkelphase eine signifikantere Korrelation zwischen den Parametern vorliegt als nach der einminütigen, ist damit zu

erklären, daß sich unterschiedliche Geschwindigkeiten bei der Induktionsabnahme mit zunehmender Dauer stärker bemerkbar machen und damit Unterschiede verdeutlichen.

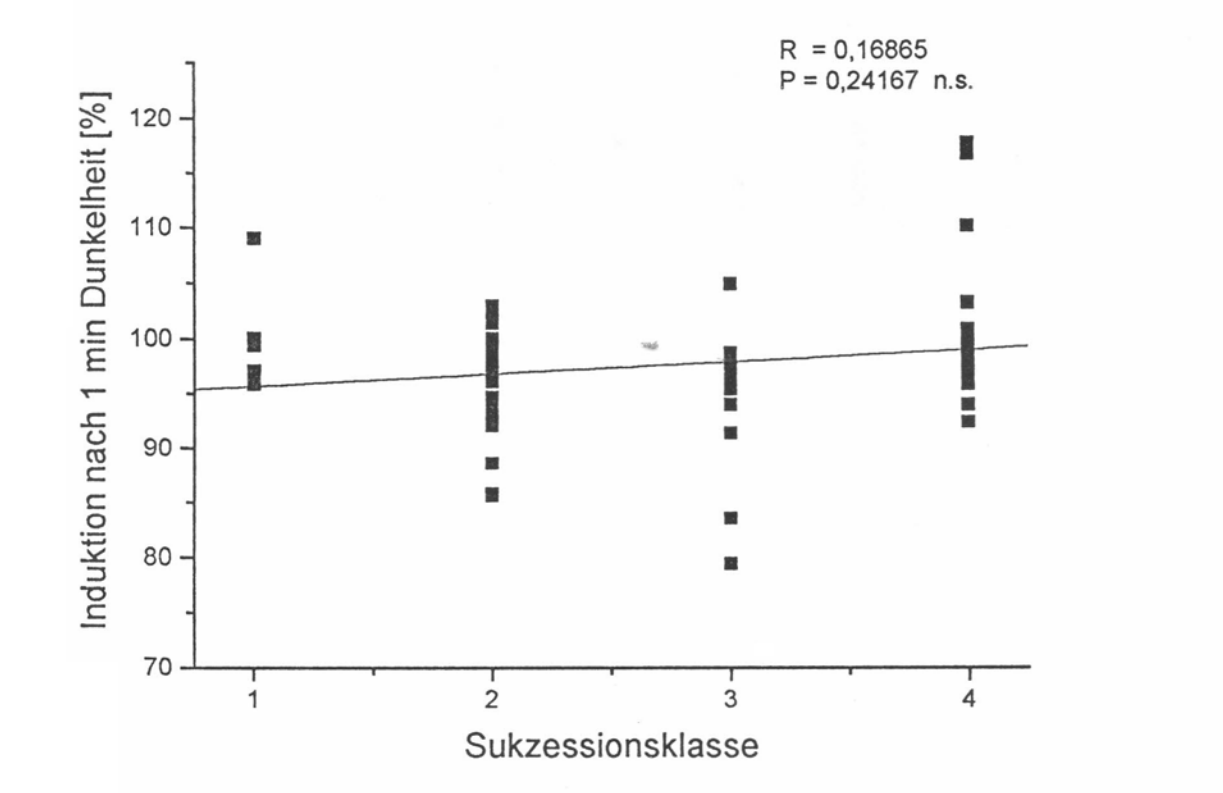


Abb. 4.41: Induktionszustand nach 1 min Dunkelheit in Relation zur Sukzessionsklasse. Die Regressionsgerade mit zugehörigen Parametern zeigt, daß keine signifikante Korrelation zwischen den Variablen besteht.

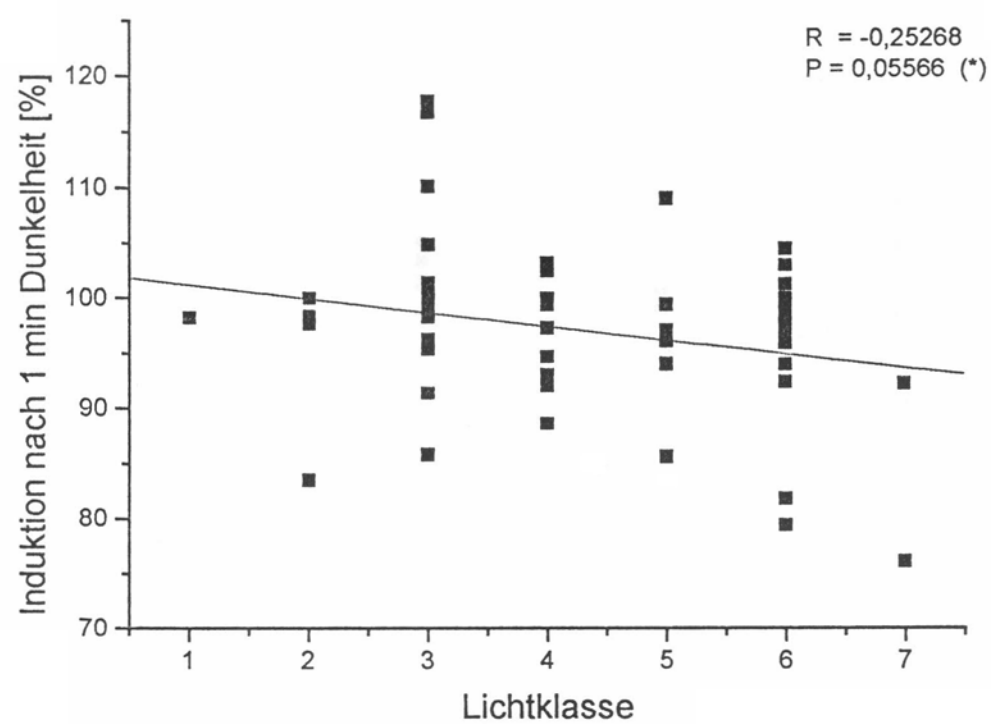


Abb. 4.42: Induktionszustand nach 1 min Dunkelheit in Abhängigkeit von der Licht-
klasse. Die Regressionsgerade mit dazugehörigen Parametern zeigt eine vorhandene
Korrelation dieser Variablen, die jedoch nur relativ schwach signifikant ist.

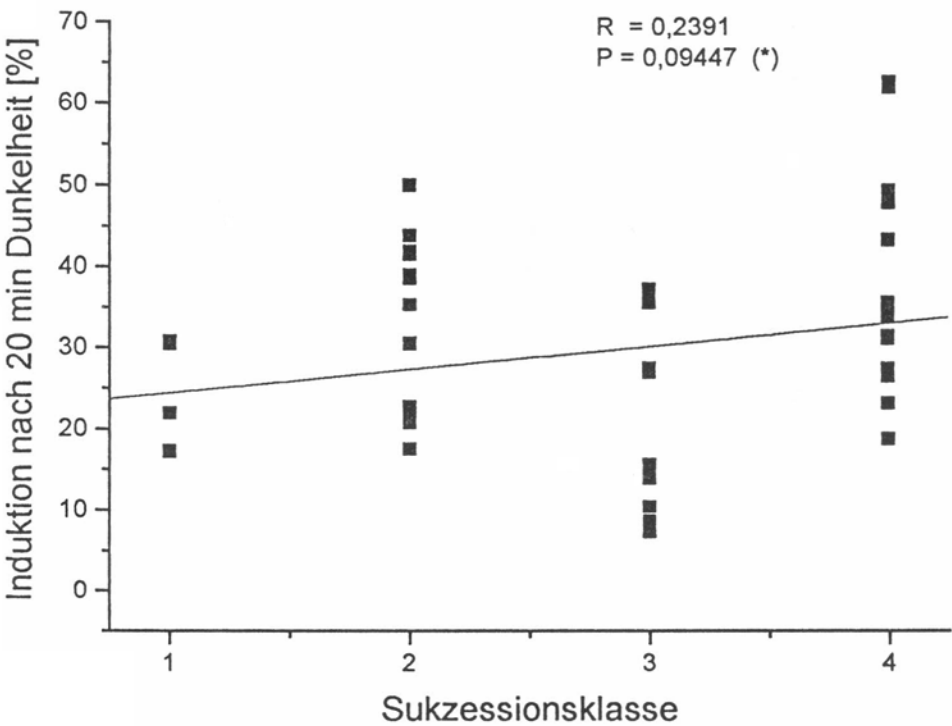


Abb. 4.43: Induktionszustand nach 20 min Dunkelheit gegen die Sukzessionsklasse aufgetragen. Die Regressionsgerade mit zugehörigen Parametern zeigt eine Korrelation dieser Variablen mit schwacher Signifikanz.

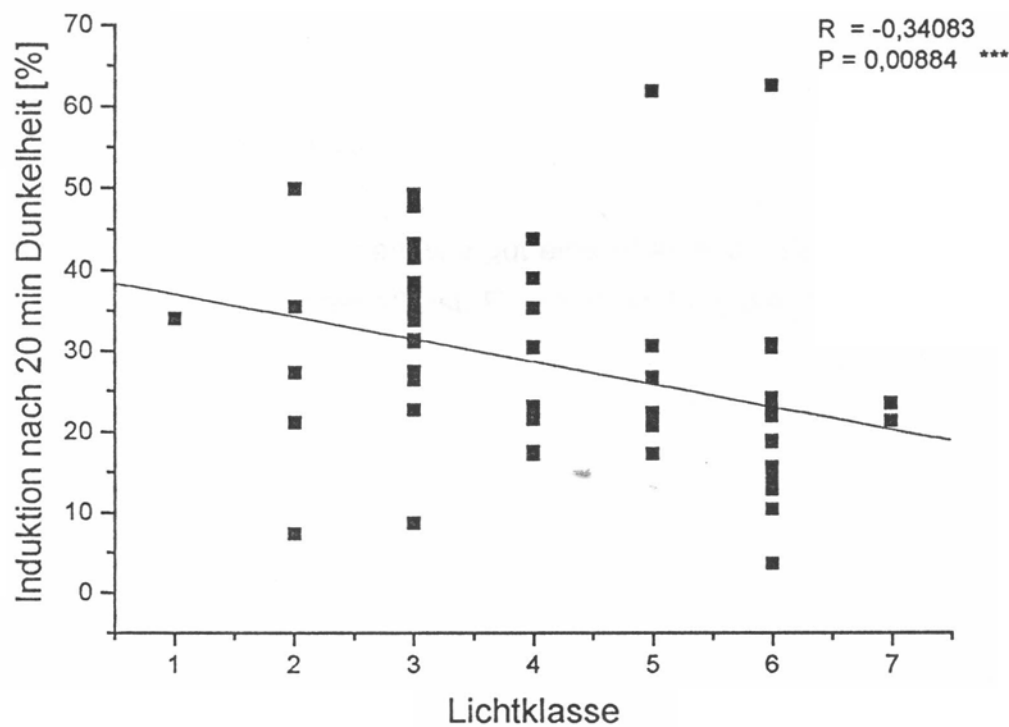


Abb. 4.44: Induktionszustand nach 20 min Dunkelheit in Relation zur Lichtklasse. Die Regressionsgerade mit dazugehörigen Parametern zeigt eine Korrelation dieser Variablen von hoher Signifikanz.

4. 3. 3. 3. Induktionsabnahme auf 50 %

Wie im vorhergehenden Abschnitt wird auch hier die Induktionsabnahme des Photosyntheseapparates betrachtet, wobei aber nun die Zeitdauer der Dunkelphase, die nötig ist, um den Induktionszustand eines Blattes von Vollinduktion auf 50 % abzusinken, berechnet wurde. Mit Hilfe dieses einen Parameters ist es sehr gut möglich, eine Aussage darüber zu machen, wie gut eine Pflanze an die dynamischen Lichtverhältnisse im Unterwuchs angepaßt ist. Eine Betrachtung dieses Parameters in Relation zur Sukzessionsklasse bzw. dem Lichtklima am Standort kann Hinweise auf die Ursachen der unterschiedlichen physiologischen Verhaltensweisen der Pflanzen bei der Induktion des Photosyntheseapparates geben.

Die Berechnung dieses Parameters erfolgte aus den Meßwerten zur Induktionsabnahme (siehe 3.6.2.) mittels polynominaler Regression.

Die Auftragung gegen die Sukzessionsklasse (Abb. 4.45) zeigt, daß zwischen den beiden Variablen so gut wie keine Korrelation besteht. Daraus kann man folgern, daß die Sukzessionsklasse kaum eine Bedeutung für die Adaption an dynamische Lichtverhältnisse im Unterwuchs durch die Optimierung dieses Parameters hat.

Die Abb. 4.46 zeigt im Gegensatz dazu eine hochsignifikante Korrelation zwischen der Induktionsabnahme auf 50 % und dem Lichtklima am Pflanzenstandort; d.h., je schattiger der Standort einer Pflanze ist, um so länger kann diese einen relativ hohen Induktionszustand aufrechterhalten. Aus diesen Ergebnissen kann man ableiten, daß das Lichtklima am Wuchsstandort sich erheblich auf das Induktionsverhalten der Pflanzen in Dunkelphasen auswirkt, wohingegen artspezifische Eigenschaften nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß das Lichtklima am Pflanzenstandort sich bedeutend stärker auf die photosynthetischen Eigenschaften von Pflanzen zur Nutzung dynamischer Lichtverhältnisse auswirkt als artspezifische Einflüsse, die in der sukzessionalen Stellung einer Art ihren Ausdruck finden. Untersuchungen von KÜPPERS et al. (1995) in mitteleuropäischen und tropischen Wäldern zu diesem Thema bestätigen die obigen Ergebnisse auf einer breiten Basis.

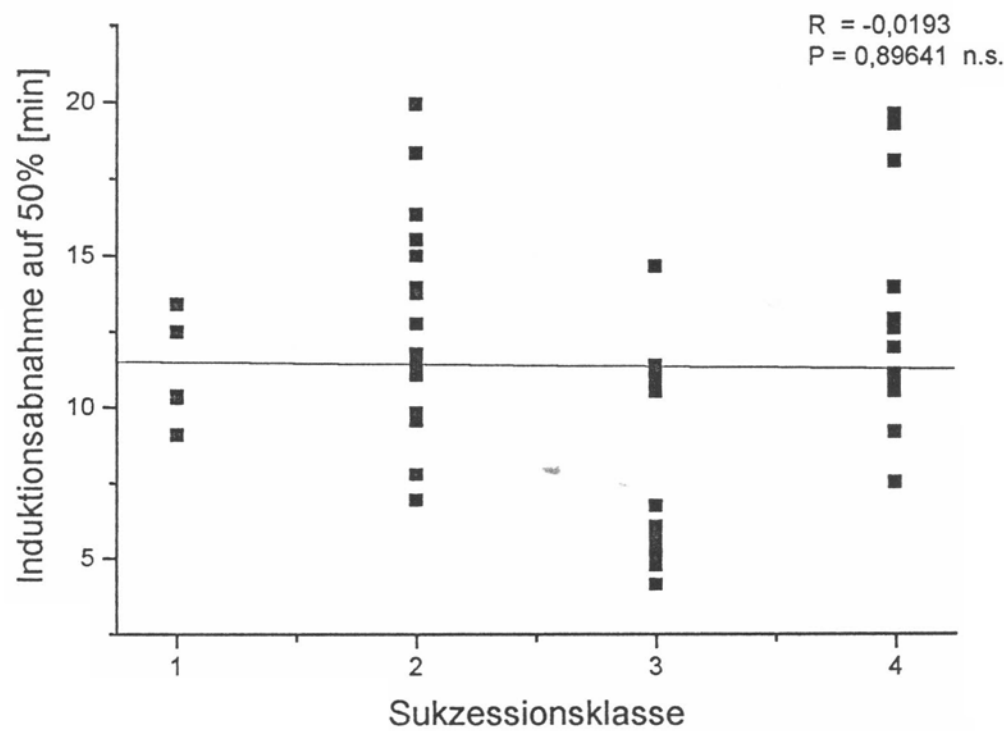


Abb. 4.45: Induktionsabnahme auf 50 % in Relation zur Sukzessionsklasse. Die Regressionsgerade mit dazugehörigen Parametern zeigt keine signifikante Korrelation der Variablen.

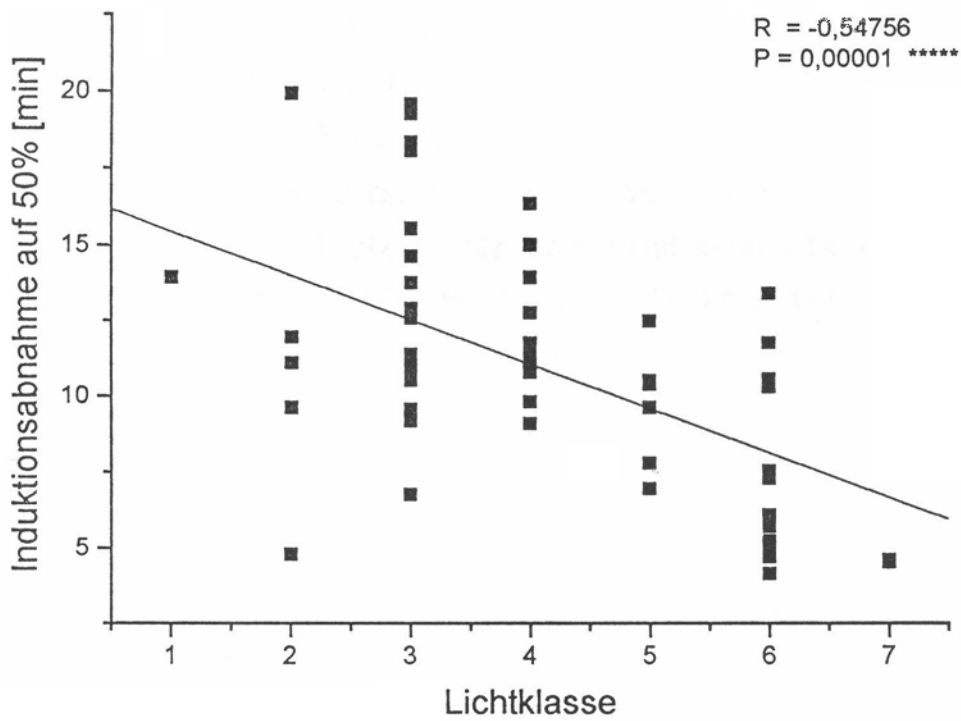


Abb. 4.46: Induktionsabnahme auf 50 % aufgetragen gegen die Lichtklasse. Die Regressionsgerade mit zugehörigen Parametern zeigt eine hochsignifikante Korrelation der Variablen.

5. Diskussion

Im Unterwuchs eines tropischen Regenwaldes herrschen im Regelfall sehr geringe Lichtintensitäten vor. Die Möglichkeit für Pflanzen, unter solch diffizilen Lichtverhältnissen zu überleben, wird durch meist nur kurzzeitig auftretende Lichtflecken, verursacht z.B. durch Windbewegungen im Kronendach, beträchtlich erhöht. Dies liegt darin begründet, daß Lichtflecken, trotz ihrer meist kurzen Dauer (meist unter 0,5 min), bis zu 80 % zu der gesamten eingestrahlten Lichtmenge im Unterwuchs beitragen (PEARCY 1983; CHAZDON & FETCHER 1984; CHAZDON 1986). In einem natürlichen Waldbestand findet man eine Vielzahl von Standorten mit unterschiedlichen Lichtklimata, da er sich aufgrund fortwährend bildender Bestandslücken (durch Baum - und Astfall) und deren Wiederbesiedelung in einem ständigen Fließgleichgewicht befindet (WHITMORE 1993). Die Untersuchung des Blattgaswechsels eines weiten Artenspektrums unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Lichtklimata am Wuchsstandort sowie der sukzessionalen Stellung der Art soll aufzeigen, wie groß der Einfluß dieser Parameter auf das Photosyntheseverhalten in Lichtflecken ist.

Die sukzessionale Stellung einer Art zeigt in Relation zum Lichtklima am Pflanzenstandort eine signifikante Korrelation (Abb. 4.34), wobei Arten mit Pioniercharakter im Durchschnitt an lichtreicheren Standorten existieren als jene mit Klimaxcharakter. Dies entspricht den Erwartungen, da Sukzessionen im allgemeinen nicht über Veränderungen der Wuchsformen oder physiologischer Eigenschaften einiger weniger Arten, sondern durch Ersatz von Lebensformen über den Austausch von Arten erfolgen (KÜPPERS 1982). Die Abb. 4.34 zeigt jedoch auch, daß die sukzessional späteren Arten teilweise durchaus in der Lage sind, sowohl an schattigen als auch an lichtreicheren Standorten zu überdauern, während die frühen Arten überwiegend nur auf die lichtreicheren Standorte beschränkt sind. Dies steht im Widerspruch zu den Beobachtungen von BAZZAZ & CARLSON (1982), die bei Untersuchungen in Nordamerika bei sukzessional früheren Pflanzen eine höhere photosynthetische „Plastizität“ als bei sukzessional späteren Pflanzen fanden. Dagegen fand ABRAMS (1995) bei der Untersuchung von drei nordamerikanischen Baumarten die höchste photosynthetische „Plastizität“ bei einer Art von mittlerer sukzessionaler Stellung, was die obigen Beobachtungen zumindest teilweise stützt.

Die Messungen von Tagesgängen des Blattgaswechsels unter natürlichen Lichtverhältnissen erfolgten, den obigen Ergebnissen nach erwartungsgemäß, an einer sukzessional späten Art im Unterwuchs und an einer Pionierart in einem „Gap“. Die Meßwerte für die Klimaxart *P. salticola* sowie für die Pionierart *M. longipes* zeigen aufgrund der unterschiedlichen Wetterverhältnisse an den Meßtagen natürlich quantitative Abweichungen (Abb. 4.1 - 4.4). Dies läßt dennoch qualitative Aussagen zu. So ist z.B. in allen Fällen eine hochsignifikante Korrelation zwischen Quantenstromdichte und CO_2 - Assimilationsrate zu erkennen (Abb. 4.9 - 4.12). Die ermittelten Tagesbilanzen von CO_2 - Aufnahme und Quantenstromdichte zeigen für *P. salticola*, daß eine Verdoppelung der Gesamtlichtmenge, hauptsächlich bedingt durch intensive Lichtflecken (Abb. 4.1), zu einer fünfmal höheren CO_2 - Aufnahme führt. Dies zeigt, wie wichtig die Ausnutzung von Lichtflecken für die Photosynthese von Pflanzen im Unterwuchs ist, da davon auszugehen ist, daß es, bei einer Applikation dieser doppelten Lichtmenge über den Tag verteilt durch Erhöhung des diffusen Lichtes, zu einer geringeren Zunahme der CO_2 - Assimilation kommt. Der Vergleich zwischen Tagesgängen von *P. salticola* zu *M. longipes* zeigt bei kaum abweichenden Gesamtlichtmengen eine vierfach höhere CO_2 - Assimilation bei *M. longipes*. Dies ist auf die höhere Photosynthesekapazität von *M. longipes* zurückzuführen, hauptsächlich verursacht durch den im Durchschnitt bedeutend lichtreicheren Gapstandort. Diese Akklimatisation an unterschiedliche Lichtverhältnisse ist schon längere Zeit bekannt (z.B. PEARCY 1987; SIMS & PEARCY 1994).

Bestätigt wird die Korrelation zwischen Photosynthesekapazität und Lichtklima am natürlichen Standort (Lichtklasse) auch durch die Ergebnisse der Versuche unter kontrollierten dynamischen Lichtbedingungen (Abb. 4.36). Hier ist eine hochsignifikante Korrelation dieser Parameter zu erkennen. Dies stimmt mit den Ergebnissen vieler früherer Untersuchungen überein (z.B. BJÖRKMAN 1981; EVANS 1987; WALTERS & FIELD 1987; CHOW & ANDERSON 1987; PEARCY 1987; SEEMANN et al. 1987; THOMPSON et al. 1988; FERRAR & OSMOND 1986), in denen für eine große Anzahl von Arten die Anpassung der Photosynthesekapazität an unterschiedliche Lichtklimata beschrieben wurde. SIMS & PEARCY (1989) fanden bei der tropischen Unterwuchsart *Alocasia macrorrhiza* heraus, daß die höhere Photosynthesekapazität von Sonnenblättern im Gegensatz zu Schattenblättern sowohl auf eine Mehrinvestition in die Enzyme des Calvin - Zyklus und in die Elektronentransportkette als auch auf eine höhere stomatäre Leitfähigkeit zurückzuführen ist. Bei der Betrachtung der Photosynthe-

sekapazität in Relation zur Sukzessionsklasse zeigt sich auch eine signifikante negative Korrelation (Abb. 4.35). Dies stimmt mit früheren Beobachtungen aus gemäßigten Zonen (KÜPPERS 1984; KOIKE 1987) und aus den Tropen (BAZZAZ & PICKETT 1980; OBERBAUER & STRAIN 1984) überein, die solch eine Korrelation zwischen der Photosynthesekapazität und der sukzessionalen Stellung der Art, jeweils bei Sonnenblättern, fanden. Aufgrund der Tatsache, daß bei dieser Untersuchung nicht ausschließlich Sonnenblätter gemessen wurden, und da bekannt ist, daß gerade bei sukzessional späteren Arten hinsichtlich der Photosynthesekapazität zwischen Sonnen- und Schattenblättern enorme Unterschiede auftreten können (BAZZAZ & PICKETT 1980), muß man das obige Ergebnis jedoch relativieren. Auch die Beobachtungen von HUC et al. (1994), die bei sukzessional späten Baumarten im tropischen Regenwald Französisch - Guyanas ähnlich hohe Photosynthesekapazitäten fanden wie bei sukzessional frühen Arten, zeigen, daß in diesem Zusammenhang noch weiterer Forschungsbedarf besteht. Zusammengefaßt ist festzustellen, daß die Photosynthesekapazität einer Pflanze in erster Linie durch das Lichtklima am Wuchsstandort beeinflußt wird. Die Bedeutung der sukzessionalen Stellung in diesem Zusammenhang erscheint eher untergeordnet, wobei dies noch genauer Klärung bedarf.

Bei Betrachtung der Photosynthesekapazität in Relation zum LUE - Wert bei 1s Lichtflecken (Abb. 4.30) ist eine hochsignifikante negative Korrelation dieser Parameter zu beobachten. Dies bedeutet, daß Pflanzen, die kurze Lichtflecken sehr effizient nutzen können, im allgemeinen eine geringere Photosynthesekapazität besitzen. Der Grund für dieses Verhalten ist, daß die höchsten LUE - Werte im allgemeinen bei Schattenpflanzen beobachtet werden (PEARCY 1990), deren Photosynthesekapazität, wie oben ausgeführt, meist niedriger als bei Sonnenpflanzen ist. Die hohen LUE - Werte der Schattenpflanzen sind als Akklimation an die diffizilen Lichtverhältnisse im Unterwuchs zu werten, die es ermöglichen, kurze Lichtflecken bedeutend effizienter zu nutzen als dies Pflanzen unter günstigeren Lichtbedingungen vermöchten. In dieser Untersuchung wurden für 1s Lichtflecken LUE - Werte von bis zu 430 % gemessen. In der Literatur gibt es hierfür noch keine Vergleichswerte. CHAZDON & PEARCY (1986) beobachteten bei der tropischen Unterwuchsart *A. macrorrhiza* LUE - Werte von ca. 160 % für Schattenblätter, während Sonnenblätter nur ca. 120 % erreichten, wobei jeweils ein 5s Lichtfleck bei vollem Induktionszustand des Photosyntheseapparates gegeben wurde. Dies stimmt in etwa mit den LUE - Werten für 5s in dieser Untersuchung überein (nicht gezeigt), die jedoch, aufgrund der vielen gemes-

senen Arten, eine größere Streuung zwischen 95 und 220 % zeigten. Der Grund für die – im Vergleich zu „steady state“- Phasen von gleicher Länge – ungleich höhere CO_2 - Fixierung in Lichtflecken liegt in der postilluminativen CO_2 - Aufnahme. Während eines Lichtflecks werden dabei Intermediate des Calvin - Zyklus wie Triose - phosphat und Ribulose - biphosphat angehäuft (SHARKEY et al. 1986), was dazu führt, daß in einer anschließenden Dunkelphase durch den Abbau dieser Intermediate noch für eine begrenzte Zeit CO_2 assimiliert werden kann.

Von großem Interesse für die Entwicklung vereinfachter Meßmethoden zur Photosynthese sowie von Simulationsprogrammen erscheint die Beziehung zwischen der Photosynthesekapazität und dem lichtfleckbedingten Netto - CO_2 - Gewinn (Abb. 4.31). Jeweils für eine Lichtflecklänge aufgetragen, zeigte sich in allen Fällen eine hochsignifikante positive Korrelation dieser Parameter, wobei der CO_2 - Gewinn im Lichtfleck erwartungsgemäß mit ansteigender Photosynthesekapazität einer Pflanze zunahm. Es sollte möglich sein, mit Hilfe dieser bekannten Zusammenhänge, allein durch die Messung der Photosynthesekapazität, relativ sichere Vorhersagen zur CO_2 - Assimilation von Pflanzen unter dynamischen Lichtverhältnissen machen zu können. Dabei muß jedoch gleicher Induktionszustand der Pflanzen sowie gleiche Lichtflecklänge vorausgesetzt werden.

Weiterhin wurde in Relation zur Photosynthesekapazität auch der relative prozentuale Anteil des postilluminativen CO_2 - Gewinns am Gesamt - CO_2 - Gewinn betrachtet (Abb. 4.33). Auch hier zeigte sich eine hochsignifikante, jetzt aber negative Korrelation dieser Parameter: Je niedriger die Photosynthesekapazität einer Pflanze ist, um so mehr CO_2 wird postilluminativ fixiert. Dieses Ergebnis läßt Raum für Spekulationen offen. So ist es zwar wahrscheinlich, daß die postilluminative CO_2 - Fixierung eher eine allgemeine Folge der Organisation des Photosyntheseapparates als eine spezifische Anpassung zur Nutzung von wechselnden Lichtverhältnissen ist. Es erscheint aber möglich, daß durch quantitative Änderungen in dieser Organisation eine Optimierung dieser Fähigkeit bei Pflanzen, die variablen Lichtbedingungen unterworfen sind, stattgefunden hat (PEARCY 1988).

Der Induktionszustand des Photosyntheseapparates eines Blattes ist abhängig von dem Lichtklima, das zuvor geherrscht hat. Es ist schon seit langem bekannt, daß der Photosyntheseapparat nach einer längeren Dunkelphase erst einige Zeit benötigt, um

wieder seine maximale CO₂ - Assimilationsrate zu erreichen (OSTERHOUT & HASS 1918; RABINOWITCH 1956). Es wurde die Zeitdauer des Induktionsanstiegs auf 50 bzw. 100 % sowohl in Relation zur Sukzessionsklasse als auch zur Lichtklasse jeder Pflanze betrachtet (Abb. 4.37 - 4.40). Aus keiner dieser Betrachtungen konnte auf eine signifikante Korrelation der jeweiligen Parameter geschlossen werden. Dies würde bedeuten, daß weder die sukzessionale Stellung einer Art noch das Lichtklima am natürlichen Standort einer Pflanze Einfluß auf die Induktionsgeschwindigkeit haben. Eine frühere Untersuchung von SCHNEIDER et al. (1993) an Arten aus einem mitteleuropäischen Buchenwald zeigte dagegen eine klare Korrelation zwischen sukzessionaler Stellung und Induktionsanstieg auf 50 %, wobei mit zunehmender Sukzessionsklasse der Induktionsanstieg schneller ablief. Bei dieser Studie waren jedoch Lichtklimaunterschiede durch identische Anzucht im Gewächshaus ausgeschlossen. Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß ein tropischer Regenwald eine weitaus komplexere Struktur besitzt und deshalb ein Vergleich der Ergebnisse nur bedingt möglich ist. Eine vergleichbare Studie von STÖBER (1994) aus dem Regenwald Südindiens ergab eine gut signifikante Korrelation zwischen Lichtklasse am Pflanzenstandort und Induktionsanstieg auf 100 %, während die Sukzessionsklasse nur schwach mit dem Induktionsanstieg korreliert war. Es erscheint möglich, daß die aus versuchstechnischen Gründen vorgenommene komplette Abdunkelung des Blattes vor der Vollinduzierung der tatsächlichen Situation am Pflanzenstandort nicht gerecht wird. Dort sind die Pflanzen einer Grundeinstrahlung zwischen 5 und 20 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ausgesetzt, weshalb eine veränderte Induktionsdynamik unter diesen Umständen nicht ausgeschlossen erscheint. Weiterhin haben POORTER und OBERBAUER (1993) bei einem Vergleich einer Pionier - und einer Klimaxbaumart im Regenwald Costa Ricas festgestellt, daß die Induktionszunahme tagesabhängigen Schwankungen unterworfen ist, wobei der Pionier zu manchen Zeitpunkten schneller induziert war als die Klimaxart, obwohl im Durchschnitt die Klimaxart in kürzerer Zeit induziert wurde. Dies ist bei der Betrachtung der hier gezeigten Ergebnisse zu berücksichtigen, da aus zeitlichen Gründen die Messungen nicht alle zur gleichen Tageszeit erfolgen konnten.

Die Induktionsabnahme auf 50 % zeigte in Relation zur sukzessionalen Stellung einer Art bzw. zum Lichtklima am Pflanzenstandort sehr unterschiedliche Ergebnisse. Bezüglich der Sukzessionsklasse konnte keine signifikante Korrelation der Parameter festgestellt werden (Abb. 4.45). Dahingegen ist bezüglich der Lichtklasse eine hochsignifikante Korrelation zu beobachten (Abb. 4.46), wobei ein hoher Induktionszu-

stand um so länger aufrechterhalten wird, je schattiger der Standort einer Pflanze ist. Dies ist als eine Anpassung der Pflanzen an das Lichtklima am Standort zu sehen. Durch die möglichst lange Aufrechterhaltung eines hohen Induktionszustandes kann eine Pflanze, die variablen Lichtverhältnissen im Unterwuchs ausgesetzt ist, dadurch möglichst schnell auf Lichtflecken mit einer hohen Photosyntheserate reagieren; d.h. das Blatt ist bestrebt, den größten Teil der CO_2 - Fixierung in die Lichtphase des „Sonnenflecks“ zu legen. Die artspezifischen Eigenschaften haben hingegen kaum einen Einfluß auf die Fähigkeit, den Induktionszustand für möglichst lange Zeit aufrecht zu erhalten. Dieses Verhalten wird auch durch die Messungen zum Induktionszustand nach 20 Minuten bestätigt (Abb. 4.43 u. 4.44). Setzt man diese in Relation zu Sukzessionsklasse und Lichtklasse, so sind die Ergebnisse analog zu den obigen. STÖBER (1994) fand in seinen Untersuchungen zur Induktionsabnahme auf 50 % weder in Relation zur Sukzessionsklasse noch zur Lichtklasse Korrelationen von guter Signifikanz. TIMM (1994) und STEGEMANN (1994), die eine Pionier - und eine Klimaxart im selben Gebiet untersuchten, in dem die vorliegende Arbeit entstand, konnten keine schnellere Induktionsabnahme bei der Pionierart feststellen, obwohl diese an lichtreicheren Standorten wuchs. Im Gegensatz dazu beobachteten POORTER und OBERBAUER (1993) bei einem Vergleich einer Pionier - und einer Klimaxart im Tieflandregenwald von La Selva (Costa Rica) bei der Klimaxart *Dipteryx panamensis*, die an schattigeren Standorten wuchs, einen langsameren Induktionsverlust als bei der Pionierart *Cecropia obtusifolia*. Diese unterschiedlichen Ergebnisse zeigen, daß hinsichtlich des Induktionsverhaltens tropischer Arten noch Forschungsbedarf besteht.

Die Induktionsgeschwindigkeit der untersuchten Pflanze zeigt klare Hinweise auf einen mehrphasigen Induktionsverlauf (Abb. 4.37 u. 4.39). Ein Großteil der untersuchten Pflanzen erreichte 50 % Induktion schon nach 2 - 4 min, während bis zur Vollinduktion meist weitaus längere Zeiträume nötig waren. Zu entsprechenden Ergebnissen führten auch die Untersuchungen von KURSAR und COLEY (1993), durchgeführt an acht Unterwuchsarten des tropischen Regenwaldes in Panama. Dieses Induktionsverhalten liegt in den unterschiedlichen Komponenten begründet, die für die Induktion verantwortlich sind. Zum einen spielen biochemische Vorgänge und zum anderen die Öffnungsdynamik der Stomata eine bedeutende Rolle bei der Induktion, wobei die biochemische Seite im Bereich von Sekunden bis max. 15 Minuten nach einem Lichtfleck den Induktionszustand beeinflußt, während die Stomata frühestens

nach mehreren Minuten reagieren (KIRSCHBAUM und PEARCY 1988; PEARCY 1990; PEARCY et al. 1994).

Die vorliegende Arbeit zeigt im Vergleich, wie sich eine Anzahl von Arten des tropischen Regenwaldes, von der Pionier - bis zur Klimaxart, in ihrem Gaswechselverhalten unter dynamischen Lichtbedingungen am natürlichen Standort unterscheidet. Als wichtigster den Blattgasaustausch beeinflussender Faktor konnte dabei das Lichtklima am natürlichen Standort der Pflanze ausgemacht werden. Die Beobachtungen hinsichtlich der Anpassung der Photosynthesekapazität und divergierende Untersuchungsergebnisse bezüglich der Induktionszustandes des Photosyntheseapparates zeigen auf, in welche Richtungen zukünftige Untersuchungen gehen könnten.

6. Zusammenfassung

Im prämontanen tropischen Regenwald Costa Ricas wurde ein weites Spektrum an Arten, von Pionier - bis hin zu spätsukzessionalen Arten, auf ihre Fähigkeit hin untersucht, unter dynamischen Lichtverhältnissen Photosynthese zu betreiben. Besonders wurde dabei das Lichtklima am Wuchsstandort sowie die sukzessionale Stellung der Art berücksichtigt. Sämtliche Messungen zum Blattgasaustausch wurden mit einer hochauflösenden Gaswechselmeßanlage durchgeführt, so daß auch Reaktionen im Sekundenbereich untersucht werden konnten.

Die Aufzeichnung von Tagesgängen an zwei von der sukzessionalen Stellung her unterschiedlichen Arten an Standorten im Unterwuchs bzw. in einem „Gap“ zeigte in beiden Fällen, daß die Nutzung von Lichtflecken eine große Bedeutung für die Photosynthese bei diesen Pflanzen hat. Durch die Aufstellung von Tagesbilanzen für die Netto - CO_2 - Assimilation und die Quantenstromdichte konnte gezeigt werden, daß die Pionierart *M. longipes* bei vergleichbarer Lichtmenge etwa das vierfache an CO_2 assimilierte wie die sukzessional späte Art *P. salticola*. Dies ist auf die höhere Photosynthesekapazität von *M. longipes*, bedingt durch den im Durchschnitt weitaus helleren Standort, zurückzuführen. Der Vergleich zweier unterschiedlicher Tagesgänge von *P. salticola* ist ein weiterer Beweis für die Wichtigkeit effektiver Lichtflecknutzung. Eine gut doppelt so große Lichtmenge im Tagesverlauf, hauptsächlich verursacht durch intensive Lichtflecken, zog eine verfünffachung der gesamten Netto - CO_2 - Assimilation nach sich.

Durch Messungen des Blattgasaustausches in kontrolliertem dynamischem Licht wurden einige ökophysiologische Parameter untersucht, die das Blattgaswechselverhalten der Pflanzen charakterisieren. Die Betrachtung der Photosynthesekapazität und diverser Induktionszustände erfolgte in Relation zu den Lichtverhältnissen am Wuchsstandort und zur sukzessionalen Stellung der Art. Dabei wurde deutlich, daß die photosynthetischen Eigenschaften von Pflanzen zur Nutzung dynamischer Lichtverhältnisse in erster Linie von dem Lichtklima am Pflanzenstandort beeinflußt werden, während die sukzessionale Stellung der Art nur eine untergeordnete Rolle spielt.

7. Summary

In the submontane tropical rain forest of Costa Rica a series of early -, mid and late - successional plants were studied, concerning their photosynthetic performance under a dynamic light regime. The light climate at natural sites and the successional position of the species were especially taken into account. For all measurements of leaf gas exchange a fast responding $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ - Porometer was used, allowing to study plant reactions in the scale of seconds.

Diurnal courses of an early - and a late - successional species were recorded at their natural sites in a gap respectively in the understory. In both cases it was evident, that the utilization of lightflecks is a main factor for the plant's photosynthesis. The daily balance of photon flux density and net carbon gain showed, that, for nearly identical quantities of received light, the pioneer species *M. longipes* assimilated about four times as much carbon as the late - successional species *P. salticola*. The reason for that is a higher photosynthetic capacity of *M. longipes*, due to an average brighter microsite. The comparison of two different diurnal courses of *P. salticola* is another evidence for the importance of an effective lightfleck utilization. At the first day *P. salticola* received twice as much light than on the second day, mostly due to intensive lightflecks. The result was a net carbon gain of five times as much on the first day than on the second day.

The measurements of leaf gas exchange under a controlled dynamic light situation were made to study some ecophysiological parameters which characterize the leaf gas exchange of plants. The photosynthetic capacity and diverse states of induction were studied in relation to the light climate at the habitats and successional position of the species. These results showed, that photosynthetic qualities of plants to utilize dynamic light are mainly influenced by light regime at the natural site, whereas the successional position of species is of minor importance.

8. Literatur

ABRAMS M.D., MOSTOLLER S.A. (1995): Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology* 15: 361 - 370

BARTHOLOMEW G.A., VLECK D., VLECK C. M. (1981): Instantaneous measurements of oxygen consumption during pre - flight warmup and post - flight cooling in sphingid and saturniid moths. *J. exp. Biol.* 90: 17 - 32

BAZZAZ F.A. (1979): The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351 - 371

BAZZAZ F.A., CARLSON R.W. (1982): Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313 - 316

BAZZAZ F.A., PICKETT S.T.A. (1980): Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287 - 310

BJÖRKMANN O. (1981): Responses to different quantum flux densities. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H. (Hrsg.): *Encyclopedia of Plant Physiology*, new Ser., Vol. 12A, pp 57 - 107. Springer Verlag, Berlin

BRECKLE S.W. (1994): Tropenökologische Forschung in Costa Rica - San Ramon News - Allgemeine Informationen, laufende und geplante deutsche Forschungsaktivitäten an der Biologischen Station San Ramon (Stand Febr. 1994).

BURGER W. (1977): *Flora Costaricensis*. In: *Fieldiana, Botany* Vol. 40, Field Museum of Natural History Chicago

BURGER W. (1986): *Flora Costaricensis*. In: *Fieldiana, Botany, New Series* No. 18, Field Museum of Natural History Chicago

BURGER W. (1991): Biological Station: Reserva Forestal de San Ramón. In: Ortiz R.: Memoria de Investigacion Reserva Forestal de San Ramón. Serie Catedra Universitaria. Universidad de Costa Rica

VON CAEMMERER S., FARQUHAR G.D. (1981): Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376 - 387

CHAZDON R.L. (1986): Light variation and carbon gain in rainforest understory palms. *J. Ecol.* 74: 995 - 1012

CHAZDON R.L. (1988): Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv. Ecol. Res.* 18: 1 - 63

CHAZDON R.L., FETCHER N. (1984): Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest of Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 553 - 564

CHAZDON R.L., PEARCY R.W. (1986): Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. *Oecologia* 69: 524 - 531

CHAZDON L., PEARCY R.W. (1991): The importance of sunflecks for forest understory plants. *Bio Science*, Vol.41, No.11: 760 - 766

CHOW W.S., ANDERSON J.M. (1987): Photosynthetic responses of *Pisum sativum* to an increase in irradiance during growth. II. Thylakoid membrane components. *Aust. J. Plant Physiol.* 14: 9 - 19

EVANS J.R. (1987): The relationship between electron transport components and photosynthetic capacity in pea leaves grown at different irradiances. *Aust. J. Plant Physiol.* 14: 157 - 170

FARQUHAR G.D., SHARKEY T.D. (1982): Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 317 - 345

- FERRAR P.J., OSMOND C.B. (1986): Nitrogen supply as a factor influencing photoinhibition and photosynthetic acclimation after transfer of shade grown *Solanum dulcamara* to bright light. *Planta* 168: 563 - 570
- FIELD C.B. (1988): On the role of photosynthetic responses in constraining the habitat distribution of rainforest plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 343 - 358
- HORN H.S. (1971): The adaptive geometry of trees. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. pp. 144
- HUC R., FERHI A., GUEHL J.M. (1994): Pioneer and late stage tropical rainforest species (French Guiana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential. *Oecologia* 99: 297 - 305
- JANZEN D.H. (1983): Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press, Chicago and London
- JORDAN C.F. (1981): Tropical Ecology, Part 1: Species richness of the tropics. Benchmark Papers in Ecology Vol. 10. Hutchinson Ross Publishing Company, Pennsylvania
- KIRSCHBAUM M.U.F., PEARCY R.W. (1988): Gas exchange analysis of the fast phase of photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiol.* 87: 818 - 821
- KOIKE T. (1987): Photosynthesis and expansion in leaves of early, mid, and late successional tree species, Birch, Ash, and Maple. *Photosynthetica* 21: 503 - 508
- KÜPPERS M. (1982): Kohlenstoffhaushalt, Wasserhaushalt, Wachstum und Wuchsform von Holzgewächsen im Konkurrenzgefüge eines Heckenstandortes. Dissertation Universität Bayreuth
- KÜPPERS M. (1984): Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow: I. Photosynthetic characteristics. *Oecologia* 64: 332-343



KÜPPERS M., SCHNEIDER H., SWAN A.G. (1993): Leaf gas exchange of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in lightflecks: A system for measuring rapid changes in CO₂ partial pressures. *Photosynthesis Research* 35: 299 - 304

KÜPPERS M., SCHNEIDER H. (1993): Leaf gas exchange of beech seedlings in lightflecks: effect of fleck length and leaf temperature in leaves grown in deep and partial shade. *Trees* 7: 160 - 168

KÜPPERS M., TIMM H.C., ORTH F., STEGEMANN J., STÖBER R., SCHNEIDER H., PALIWAL K., KARUNAICHAMY K.S.T.K., ORTIZ R. (1995): Leaf gas exchange in lightflecks and the effects of light environment and successional status on lightfleck use in understorey plants of temperate and tropical forests. *Tree Physiology* (in press)

KURSAR T.A., COLEY P.D. (1993): Photosynthetic induction times in shade - tolerant species with long and short - lived leaves. *Oecologia* 93: 165 - 170

LAISK A., KIRATS O., OJA V. (1984): Assimilatory power (postillumination CO₂ uptake) in leaves. Measurement, environmental dependences and kinetic properties. *Plant Physiol.* 76: 723 - 729

OBERBAUER S.F., STRAIN B.R. (1984): Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *Photosynthesis Research* 5: 227 - 232

OSTERHOUT W.J., HASS J.R.C. (1918): On the dynamics of photosynthesis. *J. Gen. Physiol.* 1: 1 - 16

PEARCY R.W. (1983): The light environment and growth of C₃ and C₄ tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58: 26 - 32

PEARCY R.W. (1987): Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro environments. *Funct. Ecology* 1: 169 - 178

PEARCY R.W. (1988): Photosynthetic utilisation of lightflecks by understory plants. *Austr. J. of Plant Phys.* 15: 223 - 238

PEARCY R.W. (1990): Sunflecks and Photosynthesis in Plant Canopies. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 41: 421 - 453

PEARCY R.W., OSTERYOUNG K., CALKIN H.W. (1985): Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian trees. Plant Physiol. 79: 896 - 902

PEARCY R.W., CHAZDON R.L., GROSS L.J., MOTT K.A. (1994): Photosynthetic utilization of sunflecks: A temporally patchy resource on a time scale of seconds to minutes. In: Caldwell M.M., Pearcy R.W. (Hrsg.): Exploitation of environmental heterogeneity by plants, pp. 175 - 208. Academic Press Inc.

PFITSCH W.A., PEARCY R.W. (1989): Steady - state and dynamic photosynthetic response of *Adenocaulon bicolor* in its redwood forest habitat. Oecologia 80: 471 -476

POORTER L., OBERBAUER S.F. (1993): Photosynthetic induction responses of two rainforest tree species in relation to light environment. Oecologia 96: 193 - 199

RABINOWITCH E.J. (1956): Photosynthesis and related processes, Vol. 2, Part 2. Interscience Publishers, New York

REMMERT H. (1992): Ökologie. 5. Auflage. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York

SCHNEIDER H. (1991): CO₂ - und H₂O - Gaswechsel der Blätter von Buchenkeimlingen (*Fagus sylvatica* L.) in variablem Licht. Diplomarbeit TH Darmstadt

SCHNEIDER H., PALIWAL K., KÜPPERS M. (1993): Blattgasaustausch in Lichtflecken von Jungpflanzen unterschiedlicher sukzessionaler Stellung aus dem Unterwuchs eines mitteleuropäischen Buchenwaldes - eine analytische Grundlage für die Ellenberg-schen Licht - Zeigerwerte?. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band 22

SEEMANN J.R., SHARKEY T.D., WANG J.L. AND OSMOND C.B. (1987): Environmental effects on photosynthesis, nitrogen - use efficiency and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. Plant Physiol. 84: 796 - 802

SHARKEY T.D., SEEMANN J.R., PEARCY R.W. (1986): Contribution of metabolites of photosynthesis to postillumination CO₂ Assimilation in response to lightflecks. *Plant Physiol.* 82: 1063 - 1068

SIMS D.A., PEARCY R.W. (1989): Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrasting light environments. *Oecologia* 79: 53 - 59

SIMS D.A., PEARCY R.W. (1994): Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole - plant performance - I. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant, Cell and Environment* 17: 881 - 887

SPRENGER A. (1992): Populationsökologische Untersuchung von *Plinia salticola* (Myrtaceae) im prämontanen Regenwald der Cordillera de Tilarán. Diplomarbeit Universität Bielefeld

STEGEMANN J. (1994): Blattgaswechsel der Pionier - Baumart *Heliocarpus appendiculatus* (Turcz.) unter den dynamischen Lichtverhältnissen am natürlichen Standort im tropischen Regenwald von Costa Rica. Diplomarbeit TH Darmstadt

STÖBER R. (1994): Photosyntheseverhalten von Unterwuchspflanzen des tropischen Regenwaldes der Westernghats Südindiens unter variablem Licht. Diplomarbeit TH Darmstadt

THOMPSON W.A., STOCKER G.C. AND KRIEDMANN P.E. (1988): Growth and photosynthetic response to light and nutrients of *Flindersia brayleyana*. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 299 - 315

TIMM H.C. (1994): Blattgasaustausch und Kohlenstoffökonomie einer „Klimax“-Baumart am Beispiel von *Salacia petenensis* (Lundell) im tropischen Regenwald von Costa Rica. Diplomarbeit TH Darmstadt

TURNBULL M.H., DOLEY D., YATES D.J. (1993): The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quantity and quality in three Australian rainforest tree species. *Oecologia* 94: 218 - 228

VARGAS G. (1991): Algunas consideraciones geograficas y ecologicas de La Cuenca del Rio San Lorenzo, San Ramón, Alajuela, Costa Rica. In: Ortiz R.: Memoria de Investigacion Reserva Forestal de San Ramón. Serie Catedra Universitaria. Universidad de Costa Rica

WALKER D.A. (1981): Photosynthetic induction. In: Akoyonoglou G. (Hrsg.): Proceedings of the 5 th international congress of photosynthesis, Bd. IV. Balaban International Sci. Series, Philadelphia: 189 - 202

WALTERS M.B., FIELD C.B. (1987): Photosynthetic light acclimation in two rainforest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia* 72: 449 - 456

WALZ H. (1991): Handbuch Kompakt CO₂/H₂O - Porometer. Ausgabe 3, Januar 1991

WHITMORE T.C. (1993): Tropische Regenwälder, eine Einführung. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, New York

Artname	Lichtklasse	Ass.max [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$]	LUE bei 1s LF	LUE bei 30s LF
Wercklea insignis	5	5,04	1,73	1,05
Wercklea insignis	6	9,16	0,97	0,95
Myriocarpa longipes	6	5,37	1,81	0,87
Myriocarpa longipes	6	5,86	2,45	0,91
Myriocarpa longipes	5	4,33	2,14	0,89
Myriocarpa longipes	4	3,16	1,93	0,81
Hoffmannia dotae	4	2,91	2,25	1,22
Hoffmannia dotae	4	1,9	2,33	1,22
Hoffmannia dotae	4	2,04	3,5	1,54
Hoffmannia dotae	5	3,8	2,63	0,88
Hoffmannia dotae	5	2,6	3,15	0,9
Hoffmannia dotae	4	2,53	2,09	1,2
Spatacanthus hoffmannii	3	3,14	1,7	0,88
Jacarata dolichaula	4	5,05	2,13	0,91
Jacarata dolichaula	4	3,94	2,82	0,93
Jacarata dolichaula	3	2,47	1,75	0,99
Jacarata dolichaula	3	2,45	3,13	1,15
Ardisia brenesii	3	3,4	1,31	0,77
Ardisia brenesii	2	3,01	1,34	0,66
Ardisia brenesii	3	2,4	2,07	0,88
Ardisia brenesii	2	1,7	3,72	0,99
Ardisia brenesii	5	3,08	1,68	0,8
Ardisia brenesii	4	1,41	2,9	1,02
Ardisia brenesii	5	2,41	2,48	0,89
Justicia crenata	3	3,3	2,88	0,85
Justicia crenata	3	2,07	4,04	1,18
Justicia crenata	3	2,8	2,01	0,89
Justicia crenata	2	3,8	1,7	0,87
Sloanea faginea	6	3,6	2,41	0,66
Sloanea faginea	6	4,42	1,91	0,33
Sloanea faginea	6	4,28		1,44
Sloanea faginea	6	4,79	1,5	0,75
Psychotria graciliflora	3	1,37	1,5	0,7
Psychotria graciliflora	3	1,5	2,3	0,98
Psychotria graciliflora	2	1,17	2,24	0,83
Psychotria graciliflora	1	0,91	3,25	0,89
Pentagonia costaricensis	6	5,55	2,1	1,21
Pentagonia costaricensis	5	4,66	2,04	0,99
Pentagonia costaricensis	3	3,68	2	1,11
Pentagonia costaricensis	6	4,7	1,49	0,78
Pentagonia costaricensis	5	2,55	2,87	0,91
Guarea glabra	3	2,3	1,82	1,04
Guarea glabra	3	2,15	2,07	1,08
Guarea glabra	2	1,15	2,5	1,28
Guarea glabra	6	4,05	3,25	1,05
Plinia salticola	3	1,17	3,04	0,98
Plinia salticola	4	2,38	3,15	1,29
Plinia salticola	3	1,21	3,35	1,08
Plinia salticola	3	1,68	2	0,81
Xylosma sp.	6	1,67	3,32	1,48
Xylosma sp.	6	2,03	2,52	0,96
Allopylus psilospermus	7	6,44	1,44	0,87
Allopylus psilospermus	6	4,98	1,91	0,82
Allopylus psilospermus	6	5,33	1,77	0,89
Blakea gracilis	7	5,08	1,81	0,65
Blakea gracilis	6	2,41	4,36	1,25
Blakea gracilis	6	3,07	2,33	0,65

Tabelle aller untersuchten Pflanzen mit gemessenen bzw. berechneten Parametern

Artname	Ctot 1s LF[$\mu\text{mol}/\text{m}^2$]	Ctot 2s LF	Ctot 3s LF	Ctot 5s LF	Ctot 10s LF	Ctot 20s LF	Ctot 30s LF
W. insignis	8,66	10,465	14,501	21,723	44,943	91,658	142,348
W. insignis	6,533	13,838	24,628	39,058	72,906	152,258	240,145
M. longipes	9,766	16,47	18,847	24,776	41,21	86,971	140,253
M. longipes	14,006	13,092	19,043	26,189	47,06	98,659	157,547
M. longipes	9,176	9,26	14,897	18,293	33,579	75,558	114,733
M. longipes	6,185	8,425	10,401	14,05	25,082	52,169	77,366
H. dotae	5,507	7,706	11,24	18,097	32,91	64,205	89,885
H. dotae	3,491	5,94	7,956	10,514	20,848	35,277	54,924
H. dotae	4,25	6,52	7,594	12,418	19,838	38,713	55,905
H. dotae	10,126	15,11	19,556	15,66	33,995	63,05	101,588
H. dotae	7,281	5,919	11,239	13,397	19,731	34,608	61,84
H. dotae	4,389	6,893	7,288	14,213	21,829	41,843	75,711
S. hoffmannii	6,054	5,549	10,017	15,683	25,13	52,187	83,786
J. dolichaula	10,756	15,463	19,148	22,538	42,676	93,757	137,867
J. dolichaula	11,172	13,335	15,914	21,946	38,035	74,354	108,338
J. dolichaula	4,289	7,146	9,124	14,078	29,245	58,543	72,448
J. dolichaula	7,787	10,435	10,946	15,298	28,222	55,613	85,937
A. breneisii	4,46	6,833	9,023	15,708	24,663	50,338	78,126
A. breneisii	3,354	8,197	8,44	13,2	20,51	40,23	60,062
A. breneisii	4,775	5,019	6,121	10,177	19,879	36,341	60,7
A. breneisii	6,143	6,38	8,488	12,137	18,944	33,581	49,108
A. breneisii	5,346	7,999	9,993	15,479	21,737	46,057	77,21
A. breneisii	4,067	3,804	4,624	8,518	12,066	26,377	42,693
A. breneisii	6,196	6,788	6,909	11,114	18,104	38,123	67,148
J. crenata	9,829	11,24	10,554	13,464	23,777	54,97	87,182
J. crenata	6,865	7,85	11,059	13,985	24,929	42,37	60,419
J. crenata	5,138	7,448	8,337	18,662	24,648	49,84	67,972
J. crenata	6,457	8,617	12,268	18,664	27,62	64,463	98,71
S. faginea	8,563	9,566	10,702	12,669	20,995	40,855	70,459
S. faginea	8,411	9,805	12,614	12,663	23,152	48,605	43,58
S. faginea	10,231	10,861	13,004	21,359	32,038	57,358	86,398
S. faginea	7,199	10,892	12,692	19,351	33,348	68,057	108,431
P. graciliflora	1,946	3,623	3,002	7,028	8,833	17,553	27,265
P. graciliflora	2,87	4,7	5,79	6,739	12,92	24,318	36,671
P. graciliflora	2,683	3,539	3,851	6,236	8,181	20,538	30,007
P. graciliflora	2,935	3,489	2,89	6,802	8,089	16,37	24,095
P. costaricensis	8,435	12,404	16,001	22,615	41,035	89,096	145,109
P. costaricensis	9,591	15,938	17,818	24,852	47,187	95,492	139,219
P. costaricensis	6,273	9,109	16,307	19,816	36,554	70,598	105,027
P. costaricensis	7,084	9,796	12,551	16,788	29,824	64,714	111,467
P. costaricensis	7,319	6,665	8,738	12,992	22,882	49,309	69,465
G. glabra	3,644	6,495	9,236	11,073	23,081	39,673	62,461
G. glabra	3,34	8,443	11,709	14,739	20,713	39,733	66,604
G. glabra	1,91	4,08	5,69	11,965	25,07	18,836	38,44
G. glabra	13,249	15,538	16,945	26,769	43,302	82,435	128,992
P. salticola	3,593	6,128	8,254	8,457	16,055	25,876	34,865
P. salticola	5,182	5,384	6,211	11,031	21,7	38,278	65,585
P. salticola	4,043	4,138	7,2	8,741	18,651	29,062	38,935
P. salticola	3,374	5,395	5,14	8,463	19,283	27,142	41,182
Xylosma sp.	3,382	4,557	6,656	10,879	14,681	27,94	45,232
Xylosma sp.	4,31	6,158	6,094	8,938	16,008	31,297	49,048
A. psilospermus	8,218	16,087	18,269	27,278	46,435	94,567	149,348
A. psilospermus	9,543	13,096	17,077	22,984	43,047	78,934	123,345
A. psilospermus	8,591	14,491	16,06	22,955	40,527	82,406	129,487
B. gracilis	9,399	12,941	13,076	17,04	33,35	57,228	101,488
B. gracilis	6,125	7,309	10,696	15,872	18,545	32,518	52,337
B. gracilis	7,222	9,423	11,888	16,189	18,732	37,429	60,739

Tabelle aller untersuchten Pflanzen mit gemessenen bzw. berechneten Parametern
(Fortsetzung)

Artname	Ind.Anst.50%[min]	Ind.Anst.100%[min]	Ind.Abn.50%[min]	Ind. 1min Dunkel[%]	Ind. 20min Dunkel[%]
W. insignis	2,8	12,7	10,39	109	17,3
W. insignis	2,3	11,6	10,3	95,9	21,9
M. longipes	2	7,3	13,39	97,1	30,4
M. longipes	1,7	15,7	13,39	99,4	30,8
M. longipes	2,3	9,2	12,49	97,1	30,6
M. longipes	1,2	15,3	9,09	100	17,2
H. dotae	6	28,3	11,78	93,1	30,5
H. dotae	12,6	28,5	13,93	88,6	39
H. dotae	1,6	17,7	15	97,3	35,3
H. dotae	3,8	29,9	6,94	94,1	20,8
H. dotae	3,7	30,7	7,79	85,6	22,3
H. dotae	2,5	35	11,06	92,1	30,4
S. hoffmannii	20,2	54,2	15,54		41,5
J. dolichaula	3,1	8,6	9,81	94,7	17,5
J. dolichaula	1,6	6,3	12,76	102,5	21,5
J. dolichaula	2,5	11,6	11,38	96	35,5
J. dolichaula	1,5	8,3	10,53	104,9	27,4
A. brenesii	3,3	31,7	9,55	85,8	22,7
A. brenesii	11,7	35,3	9,63	100	21,1
A. brenesii	2	12,1	13,75	98,3	38,5
A. brenesii	1	8,4	19,93	98	49,9
A. brenesii	2,1	20,5		96,1	
A. brenesii	2,7	13,7	16,35	102,9	43,8
A. brenesii	10,7	36,3	9,63	99,4	20,7
J. crenata	5,4	22,8	6,76	95,4	8,6
J. crenata	2,6	27,1	14,64	95,9	37,2
J. crenata	1,9	38,3	10,98	91,4	26,9
J. crenata	18,2	46,6	4,79	83,5	7,3
S. faginea	4,7	24,1	5,69	96,9	10,4
S. faginea	9,5	20,4	4,16	79,4	15,6
S. faginea			5,24	98,7	14,7
S. faginea	7,4	20,7	5,96	98,2	14,6
P. graciliflora	2	11,2	9,18	98,9	26,4
P. graciliflora	2,7	12,2	9,18	100	31,5
P. graciliflora	2,7	14,5	11,1	97,7	27,3
P. graciliflora	2,1	10,3	13,93	98,2	34
P. costaricensis	2,1	12,9		100	62,5
P. costaricensis	1,9	21,2		97	61,8
P. costaricensis	17	35,2	12,59	95,9	31,1
P. costaricensis	5,1	30,9	7,52	92,4	18,7
P. costaricensis	4	9,3	10,53	94	26,7
G. glabra	2,8	18,3	12,9	100,8	33,8
G. glabra	4,2	16,4	10,55	96,3	34,9
G. glabra	1,8	9,7	11,96	98,4	35,5
G. glabra	15,2	33,3	6,09	94	13,9
P. salticola	1,8	11,2	19,26	116,7	47,8
P. salticola	1,9	10	10,79	103,2	23,1
P. salticola	2	5,6	18,06	117,7	43,2
P. salticola	2,4	7,3	19,58	110,1	49,2
Xylosma sp.	2,4	12,2	5,02	81,8	3,6
Xylosma sp.	2,2	5,5	10,57	104,5	23
A. psilospermus	14,7	36,3	4,61	92,3	21,3
A. psilospermus	3,7	24,6	11,78	96,2	24
A. psilospermus	3	20,8	4,7	94	12,8
B. gracilis	2,5	21,1	4,53	76,1	23,5
B. gracilis	0,9	13,5	7,3	103	18,9
B. gracilis	1,4	7,5	7,3	101,3	24,1

Tabelle aller untersuchten Pflanzen mit gemessenen bzw. berechneten Parametern
(Fortsetzung)

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Diplomarbeit
selbständig und nur unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel
angefertigt habe.

Darmstadt, den 30. September 1995

Frank Orth

