

# **Theoretische Grundlagen**

## **Ökophysiologie der Pflanzen**

**PD Dr. Manfred Forstreuter  
AG Ökologie der Pflanzen  
Institut für Biologie  
Altensteinstr. 6, 14195 Berlin  
[manfred.forstreuter@fu-berlin.de](mailto:manfred.forstreuter@fu-berlin.de)**

# Inhaltsverzeichnis

<b>A</b>	<b>EINLEITUNG .....</b>	<b>9</b>
	A.1.1 <i>Atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration.....</i>	9
	A.1.2 <i>Globaler Kohlenstoffkreislauf.....</i>	10
	A.1.3 <i>Treibhauseffekt.....</i>	11
	A.1.4 <i>Klimaänderungen.....</i>	12
	A.1.5 <i>Veränderungen in Ökosystemen .....</i>	14
	A.1.6 <i>Globale Kohlenstoffvorräte .....</i>	14
	A.1.7 <i>Photosynthese und Wachstum.....</i>	14
	A.1.8 <i>Stickstoffhaushalt .....</i>	16
	A.1.9 <i>Wasserhaushalt .....</i>	17
	A.1.10 <i>Funktionale Zusammenhänge und ökologischen Wechselwirkungen.....</i>	17
	A.1.11 <i>Wissenschaftliche Fragenkomplexe .....</i>	18
<b>B</b>	<b>UNTERSUCHUNG DER ABIOTISCHEN FAKTOREN .....</b>	<b>20</b>
<b>B.1</b>	<b>STRAHLUNGSBILANZ.....</b>	<b>20</b>
	B.1.1 <i>Was passiert physikalisch beim Auftreffen der Strahlung auf das Blatt? .....</i>	20
	B.1.2 <i>Photosynthetisch aktive Strahlung .....</i>	20
	B.1.3 <i>Messung der spektralen Eigenschaften eines Blattes: .....</i>	20
	B.1.4 <i>Das Blatt im Zentrum der Strahlungsflüsse .....</i>	22
	B.1.5 <i>Aufstellung einer Strahlungsbilanz.....</i>	23
<b>B.2</b>	<b>ENERGIEBILANZ.....</b>	<b>24</b>
	B.2.1 <i>Möglichkeiten zum Ausgleich der Strahlungsbilanz.....</i>	24
	B.2.2 <i>Energieumwandlung .....</i>	24
	B.2.3 <i>Wärmeleitung .....</i>	25
	B.2.4 <i>Wärmespeicherung .....</i>	25
	B.2.5 <i>Wärmeaustausch (Konvektion) .....</i>	25
	B.2.6 <i>Energieverlust durch Umwandlung .....</i>	25
	B.2.7 <i>Strahlungsextinktion in Pflanzenbeständen .....</i>	26
	B.2.8 <i>Zusammenfassung der wichtigsten Strahlungsmessfehler.....</i>	28
	B.2.9 <i>Der Strahlungsmesser (Light Meter) .....</i>	28
<b>B.3</b>	<b>TEMPERATUR.....</b>	<b>32</b>
	B.3.1 <i>Methoden der Temperaturmessung.....</i>	33
<b>B.4</b>	<b>LUFTFEUCHTE.....</b>	<b>39</b>
	B.4.1 <i>Methoden der Luftfeuchtemessung .....</i>	42
<b>B.5</b>	<b>WIND .....</b>	<b>48</b>
	B.5.1 <i>Schätzungen der Windgeschwindigkeit nach der Beaufort-Skala.....</i>	48
	B.5.2 <i>Schalenkreuz-Anemometer.....</i>	49
	B.5.3 <i>Hitzdraht-Anemometer.....</i>	50
	B.5.4 <i>Sonic-Anemometer .....</i>	51
	B.5.5 <i>Messung und Interpretation von Windprofilen .....</i>	51
<b>B.6</b>	<b>ANALYSEMETHODEN FÜR CO<sub>2</sub>.....</b>	<b>53</b>
	B.6.1 <i>CO<sub>2</sub>-Bestimmung durch Ultrarotabsorption.....</i>	53
<b>C</b>	<b>UNTERSUCHUNG DER BIOTISCHEN FAKTOREN .....</b>	<b>55</b>
<b>C.1</b>	<b>ERNTEMETHODEN.....</b>	<b>55</b>
	C.1.1 <i>Bestimmung der pflanzlichen Biomasse mit der Erntemethode.....</i>	55
	C.1.2 <i>Bestimmung von Phytomasse in Strauch- und Baumbeständen .....</i>	55
	C.1.3 <i>Bestimmung de Feinwurzelmasse .....</i>	58

C.1.4	<i>Gewichtsbestimmung</i>	61
C.1.5	<i>Bestimmung der Blattfläche</i>	61
C.1.6	<i>Bestimmung des Blattflächenindex</i>	63
C.1.7	<i>Bestimmung des Blattmassenwertes pro Blattflächeneinheit (LMA)</i>	64
<b>C.2</b>	<b>GASWECHSEL</b>	<b>66</b>
C.2.1	<i>Einführung in die Grundmechanismen der Photosynthese</i>	66
C.2.2	<i>Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der Pflanzen</i>	75
C.2.3	<i>Berechnung der Gaswechselfparameter</i>	87
C.2.4	<i>Berechnung des molaren Flusses <math>u_e</math></i>	90
C.2.5	<i>Berechnung der Transpirationsrate <math>E</math></i>	91
C.2.6	<i>Berechnung der Nettophotosyntheserate <math>NP</math></i>	95
C.2.7	<i>Berechnung des ALVPD</i>	98
C.2.8	<i>Berechnung der H<sub>2</sub>O-Leitfähigkeit des Blattes <math>g_{H_2O}</math></i>	99
C.2.9	<i>Berechnung der CO<sub>2</sub>-Leitfähigkeit des Blattes <math>g_{CO_2}</math></i>	100
C.2.10	<i>Berechnung des interzellulären CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteils, des interzellulären CO<sub>2</sub>-Partialdruckes und des externen CO<sub>2</sub>-Partialdruckes</i>	101
C.2.11	<i>Gewicht als Bezugsgröße</i>	102
<b>C.3</b>	<b>KOHLHYDRATSTOFFWECHSEL</b>	<b>105</b>
C.3.1	<i>Strukturelle und Funktionelle Grundlagen</i>	105
C.3.2	<i>Probenentnahme und Auswahl der Proben</i>	111
C.3.3	<i>Aufbewahrung und Trocknung der Proben</i>	112
C.3.4	<i>Trockenmassenbestimmung</i>	112
C.3.5	<i>Probenaufbereitung und Extraktion</i>	112
C.3.6	<i>Enzymatische Bestimmung der Kohlenhydrate</i>	114
<b>C.4</b>	<b>DAS PHLOEM</b>	<b>122</b>
C.4.1	<i>Anatomie des Phloems</i>	122
C.4.2	<i>Mechanismus des Siebröhrentransports</i>	122
C.4.3	<i>Probenentnahme und Gewinnung der Phloemexsudate</i>	125
C.4.4	<i>Behandlung der Rinde nach der Exsudation</i>	127
C.4.5	<i>Bestimmung der Invertaseaktivität</i>	128

## Tabellenverzeichnis

Tabelle A-1:	Thermoelektrische Spannungsreihe von Metallen.	37
Tabelle A-2:	Thermoelemente und ihre Thermospannung im biologischen Temperaturbereich.	38
Tabelle A-3:	Skala von Beaufort.	49
Tabelle B-1:	Pipettierschema zur Bestimmung des D-Glucose-, D-Fructose- und Saccharosegehaltes.	116
Tabelle B-2:	Pipettierschema zur Bestimmung des Stärkegehaltes.	117

## Abbildungsverzeichnis

Abbildung A.1-1: Messanordnung für die Messung der optischen Eigenschaften von Blättern mit Hilfe einer integrierten Ulbricht-Kugel. ....	21
Abbildung A.1-2: Spektrale Eigenschaften eines Blattes von <i>Nerium oleander</i> . ....	21
Abbildung A.1-3: Modellhafte Darstellung der Strahlungsflüsse, die ein Blatt treffen und die von ihm ausgehen. ....	22
Abbildung A.1-4: Strahlungsbilanz eines Modellblattes .....	23
Abbildung A.2-1: Energieflüsse einer Pflanze in einem offenen Gelände.....	26
Abbildung A.2-2: Strahlungsabschwächung in einer Mähwiese, Tirol.....	27
Abbildung A.2-3: Spectral Response Curve.....	31
Abbildung A.3-1: Thermograph. ....	33
Abbildung A.3-2: Funktionsprinzip eines Thermoelements.....	36
Abbildung A.4-1: Sättigungsdampfdruck für Temperaturen von 0 bis 49°C.....	41
Abbildung A.4-2: Hygrograph.....	43
Abbildung A.4-3: Das Assmann-Psychrometer.....	44
Abbildung A.4-4: Psychrometertafel zur Bestimmung der relativen Luftfeuchte.....	47
Abbildung A.5-1: Kombinierte Messung von Windgeschwindigkeit und Windrichtung .....	50
Abbildung A.5-2: Hitzdraht-Anemometer.....	50
Abbildung A.5-3: Funktionsschema eines Sonic-Anemometers.....	51
Abbildung A.5-4: Windprofil in einer Wiese .....	53
Abbildung A.6-1: Funktionsschema eines Ultraabsorptionsschreibers.....	54
Abbildung B.1-1: Abhängigkeit der ober- und unterirdischen Biomasse in Relation zum Brusthöhendurchmesser .....	57
Abbildung B.1-2: Zusammenhang zwischen Brusthöhendurchmesser (DBH) und ober- bzw. unterirdischer Biomasse bei der Buche .....	57
Abbildung B.2-1: Aufbau des Chlorophyllmoleküls.....	68
Abbildung B.2-2: Absorptionsspektren der Chlorophylle a und b .....	69
Abbildung B.2-3: Elektronentransportkomponenten.....	71
Abbildung B.2-4: Vektorieller Transport und gekoppelte ATP-Synthese .....	72
Abbildung B.2-6: Schema des nichtcyclischen Elektronentransportes in Pflanzen. ....	73
Abbildung B.2-7: Übersichtschema des Calvin-Zyklus .....	74
Abbildung B.2-8: Schematische Beziehung zwischen den Lichtreaktionen und der photosynthetischen Kohlenstoffassimilation.....	74

Abbildung B.2-9: Der prinzipielle Verlauf der Lichtfluß-Effektkurve der apparenten Photosynthese in Nullpunktnähe.....	78
Abbildung B.2-10: Lichtabhängigkeit der Nettophotosyntheserate .....	79
Abbildung B.2-12: Stark vereinfachtes Schema des Calvin-Zyklus und seine Anbindung an den CO <sub>2</sub> -Blattgasaustausch.....	80
Abbildung B.2-13: Prinzipien der pneumatischen Verbindungen in geschlossenen und offenen Gaswechsel-Messsystemen .....	84
Abbildung B.2-15: Empfindlichkeitsfaktor h der H <sub>2</sub> O-Differenzmessung in Abhängigkeit von der H <sub>2</sub> O-Grundkonzentration.....	94
Abbildung B.2-16: Empfindlichkeitsfaktor c der CO <sub>2</sub> -Differenzmessung in Abhängigkeit von der CO <sub>2</sub> -Grundkonzentration.....	98
Abbildung B.3-1: Vereinigung der Monosaccharide D-Glucose und D-Fructose durch formale Abspaltung eines Moleküls Wasser zum Disaccharid Saccharose .....	107
Abbildung B.3-2: Umsetzung von Triosephosphat zu Saccharose.....	108
Abbildung B.3-3: Schematische Darstellung des Kohlenhydratstoffwechsels. ....	110
Abbildung B.3-4: Arbeitsschritte zur Probenaufbereitung und Extraktion .....	113
Abbildung B.3-5 : Extinktion von NAD <sup>+</sup> und NADH+H <sup>+</sup> in Abhängigkeit der Wellenlänge.....	114
Abbildung B.4-1: Schematischer Querschnitt durch einen holzigen Dicotyledonen.....	122
Abbildung B.4-2: Schema zur Saccharose-Spaltung durch Invertase .....	125
Abbildung B.4-3: Ausstechen der Rindenstücke mit dem Korkbohrer.....	125
Abbildung B.4-4: Entnahme des Rindenstückes aus dem Korkbohrer. ....	125
Abbildung B.4-5: Abspülen des Rindenstückes mit EDTA-Lösung.....	126
Abbildung B.4-6: Überführen des Rindenstückes in ein Reagenzgefäß mit 0,8ml Inkubationslösung. ....	126
Abbildung B.4-7: Chelatkomplex [Ca(EDTA)] <sup>2-</sup> .....	126
Abbildung B.4-8: Schematische Darstellung der Aufbereitung und Exsudation des Pflanzenmaterials .....	127
Abbildung B.4-9: Ablaufschema zur Bestimmung der Invertaseaktivität in der Rinde und im Phloemexsudat der Buche ( <i>Fagus sylvatica</i> ).....	129

## A Einleitung

### A.1.1 Atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration

Seit der industriellen Revolution hat der Ausstoß von Kohlendioxid in die Atmosphäre kontinuierlich zugenommen. Untersuchungen an eingeschlossenen Luftblasen in antarktischen Eisbohrkernen ergaben eine vorindustrielle atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration von  $280 \pm 5 \mu\text{mol mol}^{-1}$  um das Jahr 1750 (Neftel et al. 1985). Kontinuierliche Messungen der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration werden seit 1958 am Mauna Loa Observatorium auf Hawaii durchgeführt (Abbildung A.1.1-1).

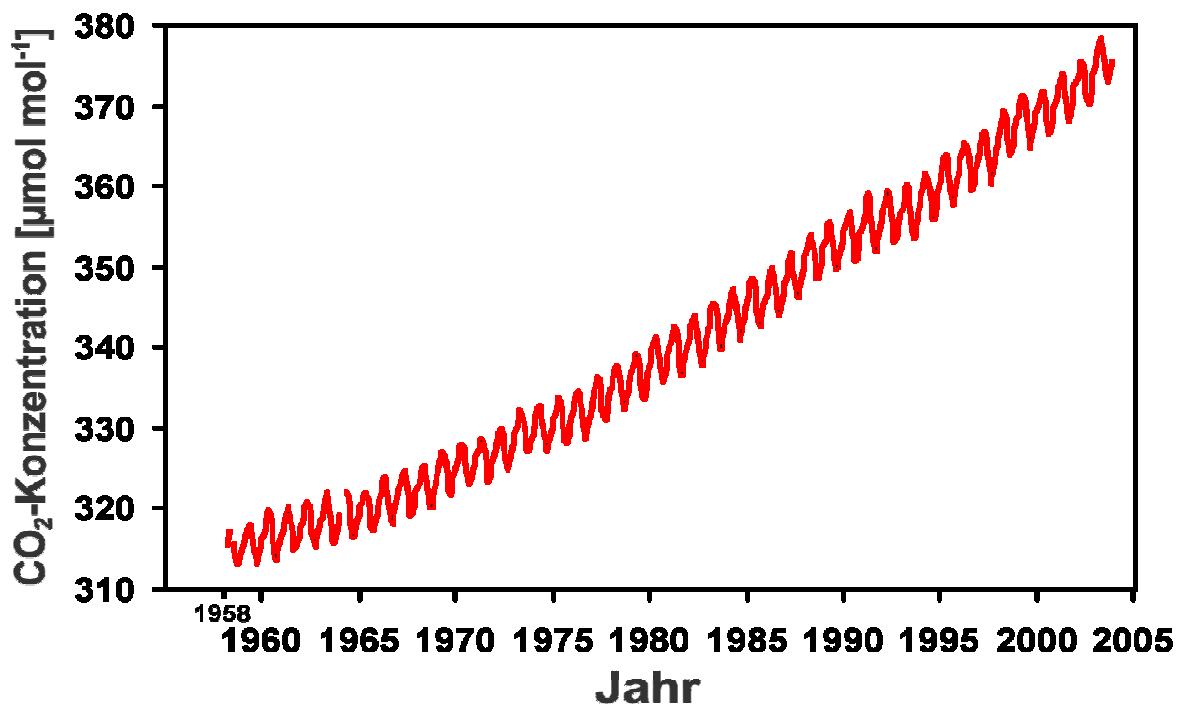


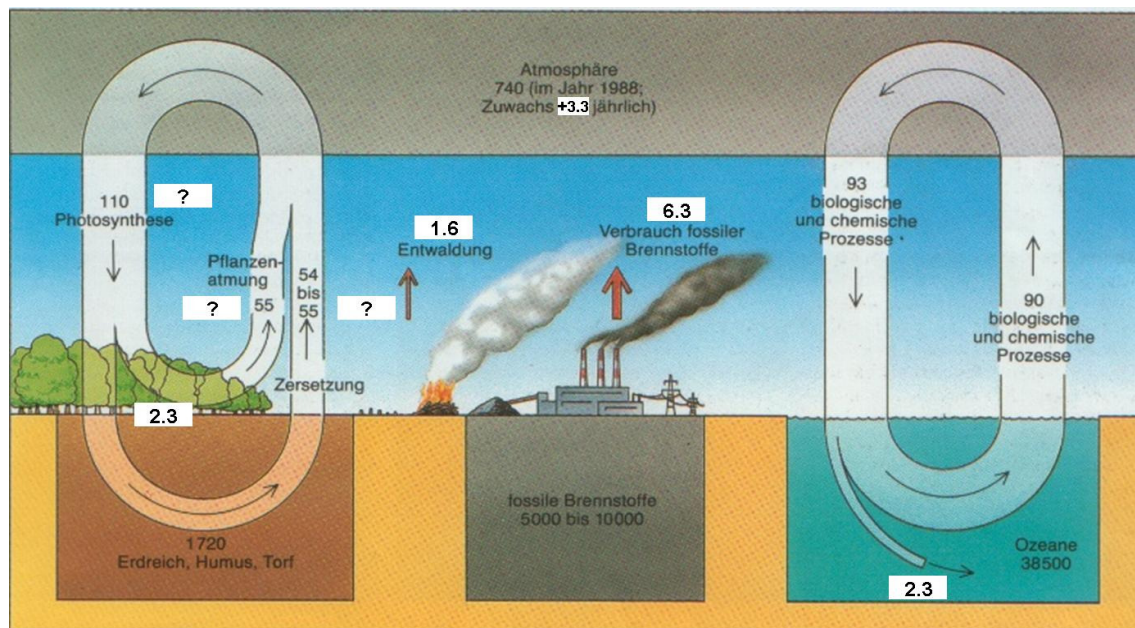
Abbildung A.1.1-1: Monatliche mittlere atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration [ $\mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub>] am Mauna Loa Observatorium (Hawaii) von März 1958 bis Dezember 2003 (Daten von Keeling & Whorf 2004).

Sie belegen für die Zeitspanne von 1958 bis 2003 eine Zunahme der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration von  $315 \mu\text{mol mol}^{-1}$  auf  $376 \mu\text{mol mol}^{-1}$  um 19%, wobei die höchste jährliche Anstiegsrate mit  $2.9 \mu\text{mol mol}^{-1}$  von 1997 bis 1998 zu verzeichnen war (Keeling & Whorf 2004). Sowohl das inzwischen erreichte Niveau, als auch die aktuellen Anstiegsraten sind für die letzten 20.000 Jahre einzigartig (Barnola et al. 1995, Etheridge et al. 1996, Indermühle et al. 1999).

Die Konzentrationserhöhungen der Treibhausgase (Kohlendioxid (CO<sub>2</sub>), Methan (CH<sub>4</sub>) und Distickstoffoxid (N<sub>2</sub>O)) lassen sich nahezu ausschließlich auf menschliche Aktivitäten zurückführen.

## A.1.2 Globaler Kohlenstoffkreislauf

Die anthropogenen  $\text{CO}_2$ -Emissionen betragen für den Zeitraum 1989 bis 1998  $7.9 \text{ Gt C a}^{-1}$  (Watson et al. 2000). Annähernd  $6.3 \pm 0.6 \text{ Gt C a}^{-1}$  stammen aus der Verbrennung fossiler Rohstoffe (Kohle, Gas, Öl) und der Zementproduktion (Marland et al. 1999), während  $1.6 \pm 0.8 \text{ Gt C a}^{-1}$  auf Landnutzung bzw. Landnutzungsänderungen (Houghton 1999, Houghton 2000), insbesondere auf das Abholzen der tropischen Wälder zurückzuführen ist (**Abbildung A.1.2-1**). Von den anthropogenen  $\text{CO}_2$ -Emissionen verbleiben langfristig etwa 43% ( $3.3 \pm 0.3 \text{ Gt C a}^{-1}$ ) in der Atmosphäre (Keeling & Whorf 1999), während gleichgroße Anteile von den Weltmeeren ( $2.3 \pm 0.8 \text{ Gt C a}^{-1}$ ) (Harvey et al. 1997) und der terrestrischen Biosphäre ( $2.3 \pm 1.3 \text{ Gt C a}^{-1}$ ) aufgenommen werden. Die terrestrischen Ökosysteme der nördlichen Breiten fungieren hierbei als bedeutende Kohlenstoffsенке (Tans et al. 1990, Cias et al. 1995).



**Abbildung A.1.2-1: Globaler Kohlenstoffkreislauf, Angabe der jährlichen Flüsse von Kohlendioxid in Giga (Milliarden) Tonnen Kohlenstoff pro Jahr ( $\text{Gt C a}^{-1}$ ) sowie die Menge des in jedem Reservoir gespeicherten Kohlenstoffs in Giga Tonnen (Gt), verändert nach Schneider (1989).**

Die meisten Berechnungen zeigen, dass sich die Treibhausgaskonzentrationen ohne entsprechende Klimaschutzmaßnahmen im 21. Jahrhundert sogar noch drastisch erhöhen werden. Ohne aktives Gegensteuern könnte eine Verdoppelung der Kohlendioxidkonzentration (im Vergleich zum vorindustriellen Wert von  $280 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) bereits Mitte dieses Jahrhunderts erreicht werden. Bis Ende des Jahrhunderts könnte die Kohlendioxidkonzentration sogar bis auf  $1000 \mu\text{mol mol}^{-1}$  ansteigen (IPCC 1995, IPCC 2000). 1992 unterzeichneten 159 Staaten auf der UN-Klimakonferenz über Umwelt und Entwicklung in Rio de Janeiro eine Konvention zum Schutz des Erdklimas. Beim Klimagipfel von Kyoto 1997 hatten sich die Industriestaaten zur Senkung des  $\text{CO}_2$ -Ausstoßes verpflichtet. Würden die technischen Maßnahmen zur Verringerung der Treibhausgase weltweit umgesetzt, käme es zu einer Verringerung der globalen Treibhaus-Emissionen, die in den nächsten hundert Jahren Kohlendioxidkonzentrationen in der Atmosphäre zwischen  $550$  und  $750 \mu\text{mol mol}^{-1}$  erwarten lassen (UBA 2001).

### A.1.3 Treibhauseffekt

Infolge der Zunahme des CO<sub>2</sub>-Gehaltes in der Atmosphäre kommt es zu einer Verstärkung des "Treibhauseffektes", jenem Prozess in der Erdatmosphäre, bei dem Kohlendioxid, Wasserdampf und verschiedene andere Spurengase die kurzwellige Sonnenstrahlung ungehindert zur Erdoberfläche passieren lassen, die emittierte langwellige Wärmestrahlung der Erde aber absorbieren und so zu einer Erwärmung der oberflächennahen Schichten der Troposphäre führen (Hupfer 2001).

Tabelle A-1: Gegenwärtige Konzentration ausgewählter Treibhausgase.

Treibhausgase		vorindustrielle Konzentration (1750)	heutige troposphärische Konzentration (2003)	Verweildauer in der Atmosphäre (Jahren)
CO <sub>2</sub>	ppm	280	374.9	5 - 200
CH <sub>4</sub>	ppb	730/688	1852/1730	12
N <sub>2</sub> O	ppb	270	319/317	114
O <sub>3</sub> (troposphärisch)	ppb	25	34	Stunden-Tage

Quelle: Blasing & Jones 2005

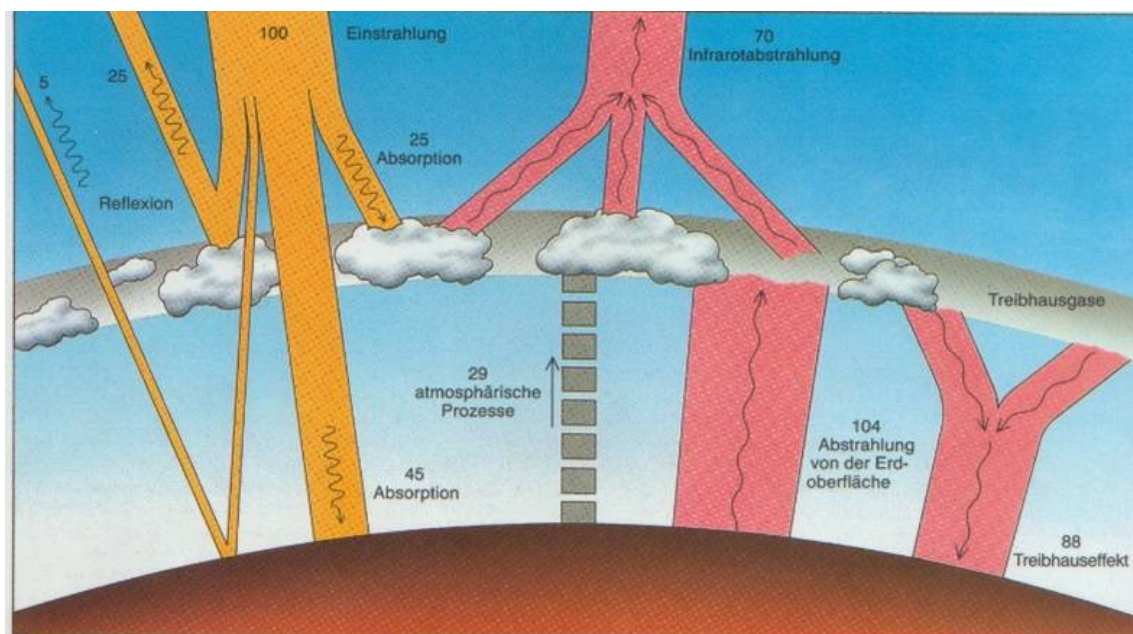




Abbildung A.1.3-1: Treibhauseffekt und Energiebilanz der Erde. Quelle: Schneider (1989) .

### A.1.4 Klimaänderungen

Die Emission von Treibhausgasen in die Atmosphäre führt zu einer schnellen Klimaänderung. Untersuchungen des Klimas der vergangenen 100 Jahre lassen einen globalen Anstieg der Temperatur um etwa 0.5°C erkennen (Folland et al. 1990, Houghton 1997, Wigley et al. 1997). Dabei handelt es sich um die stärkste Temperaturerhöhung während der letzten 1000 Jahre auf der nördlichen Erdhalbkugel. Bis zum Jahre 2100 ist ein Temperaturanstieg zwischen 1°C bis 3.5 °C wahrscheinlich (IPCC 1995). Wigley et al. (1997) berechneten eine Temperaturerhöhung von 1.5°C bis 4.5°C bei einer Verdoppelung der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration. Eine solche Temperaturänderung wäre größer als alle während der letzten Jahrhunderte beobachteten natürlichen Temperaturschwankungen und würde mit einer Schnelligkeit erfolgen, wie sie in den letzten 10.000 Jahren nicht vorkam.

### Variations of the Earth's surface temperature for:

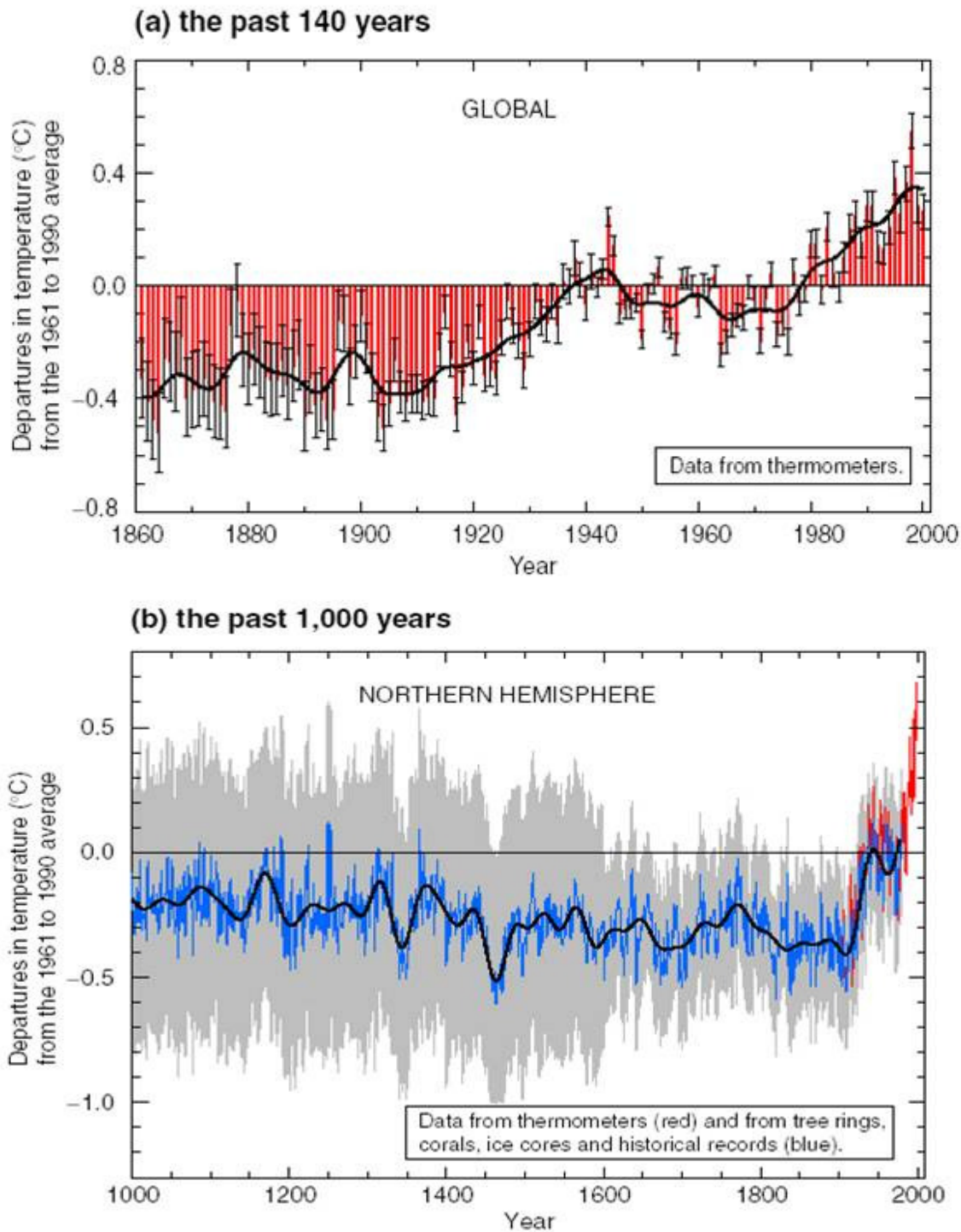


Abbildung A.1.4-1: Schwankungen der globalen Oberflächentemperatur der Erde a) in den letzten 140 Jahren und b) des letzten Jahrtausends (Quelle: IPCC 2001).

In den kontinentalen Breiten der Nordhemisphäre wird für die Sommermonate eine Abnahme der Niederschläge und Bodenfeuchtigkeit, sowie eine zunehmende Häufigkeit von Trockenperioden erwartet (Enquete-Kommission 1994, Houghton 1997). Für die letzten 30 Jahre er-

mittelten Schönwiese et al. 1993 für Europa eine Zunahme der Temperaturen in den Wintermonaten um 1.5°C (bei kaum veränderten Temperaturen im Sommer) und eine Abnahme der Niederschläge in den Sommermonaten um 30 mm.

### **A.1.5 Veränderungen in Ökosystemen**

Selbst geringfügige Klimaänderungen können nach Ansicht von Houghton (1997) zu großen Veränderungen in Ökosystemen führen. Die natürlichen Stoffkreisläufe, insbesondere der Kohlenstoff-, der Nährstoff- und der Wasserkreislauf zwischen der Atmosphäre, der Biosphäre und den Ozeanen war lange Zeit geprägt durch natürliche Ereignisse und werden derzeit durch zunehmende menschliche Aktivitäten auf lokaler, regionaler und globaler Ebene sehr stark beeinflusst (Bazzaz 1996).

Hier stellt sich die Frage, welche Auswirkungen die atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentration auf terrestrische Ökosysteme bzw. Pflanzen besitzt.

Aufgrund der anthropogen verursachten Zunahme der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration und weiterer daraus z. T. resultierenden globalen Umweltveränderungen sind Veränderungen der Stoffkreisläufe in Ökosystemen zu erwarten (Forstreuter 1993, Schlesinger 1997, Mooney et al. 1999, Morison & Lawlor 1999). Da biologische Systeme nicht als geschlossene, sondern als offene Systeme fungieren, die Energie und Materie mit der Umwelt austauschen, sind direkte und indirekte Auswirkungen auf verschiedenen Organisationsebenen wahrscheinlich (Strain 1985). Dazu gehören Auswirkungen der erhöhten atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration auf primäre physiologisch-molekulare Reaktionen, Auswirkungen auf Wachstums- und Reproduktionsprozesse sowie auf Konkurrenzbeziehungen, ebenso wie Einflüsse auf Interaktionen mit anderen Organismen. Aber auch CO<sub>2</sub>-Effekte auf evolutionssteuernde Prozesse bis hin zu Veränderungen auf der Ökosystemebene werden diskutiert (Ward & Strain 1999).

### **A.1.6 Globale Kohlenstoffvorräte**

Die globalen Kohlenstoffvorräte der terrestrischen Ökosysteme, die in der Vegetation und im Boden akkumuliert sind, werden mit 2 477 Gt C angegeben (IPPC 2000, Etheridge et al. 1996), wovon sich annähernd die Hälfte (46%) der Vorräte in den Waldökosystemen (1146 Gt C) befindet. Die Bäume der Erde binden mehr als 3/4 der von Landpflanzen festgelegten Kohlenstoffmengen, die sich auf 359 Gt C belaufen (Larcher 1994). Der größte Anteil mit 787 Gt C befindet sich in den Böden der Waldökosysteme und bildet eine bedeutende CO<sub>2</sub>-Senke (IPCC 2000).

### **A.1.7 Photosynthese und Wachstum**

Das atmosphärische Kohlendioxid ist ein entscheidendes Substrat im grundlegenden Prozess der Photosynthese, bei dem Kohlendioxid aus der Atmosphäre gebunden wird und während des Pflanzenwachstums mit Wasser und darin gelösten Nährstoffen aus dem Boden die pflanzliche Biomasse aufbaut.

Pflanzen bestehen zu rund 47% ihrer Trockensubstanz aus Kohlenstoff. Der aus dem CO<sub>2</sub> stammende Kohlenstoff wird entweder kurzzeitig in den Blättern, oder längerfristig im Holz und in den Wurzeln der Bäume gespeichert. Aber auch der Kohlenstoffpool im Boden bildet eine bedeutende CO<sub>2</sub>-Senke: Wurzeln, abgestorbene Pflanzenreste und Lebewesen im Boden bilden dort riesige Kohlenstoffvorräte. Der natürliche CO<sub>2</sub>-Austausch zwischen den Kohlenstoffpools erfolgt über die Prozesse der Photosynthese, der Respiration, der Dekomposition und der Verbrennung.

Durch eine erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration in der Troposphäre kommt den Pflanzen und insbesondere den langlebigen Bäumen aufgrund der möglichen Steigerung der Photosynthese in der Frage des Kohlenstoffhaushaltes eine besondere Rolle zu.

Seit langem ist bekannt, dass C<sub>3</sub>-Pflanzen auf eine kurzfristige Erhöhung der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration mit einer Steigerung der Photosyntheseraten reagieren (Godlewsky 1873, Farquhar et al 1980, Strain & Cure 1985, Eamus & Jarvis 1989, Overdieck 1993, Sage 1994, Körner et al. 1997). Insbesondere Holzpflanzen können die zusätzliche Kohlenstoffquelle in der Atmosphäre über eine erhöhte CO<sub>2</sub>-Aufnahme durch die Photosynthese nutzen (Forstreuter 1996). Untersuchungen an jungen Holzpflanzen, die bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration entweder in "open-top"-Kammern, Mikrokosmen oder "FACE"-Ringen (Free Air Carbon Dioxide Enrichment) aufwuchsen, wiesen vergleichbare positive Steigerungen der ober- und unterirdischen Wachstumsraten und der Kohlenstoffakkumulation bis zu 60% auf (Saxe et al. 1998, Norby et al. 1999).

Bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration translozierten Holzpflanzen mehr Kohlenstoff in die unterirdische Biomasse (Wang et al. 1998). Dieses zieht voraussichtlich aufgrund einer gesteigerten Bildung von Wurzelmasse, insbesondere der Feinwurzelmasse eine Zunahme der Aktivität der Mikroorganismen und der Mykorrhiza im Boden nach sich. Über eine vermehrte Bildung von Detritus wäre eine Akkumulation der organischen Substanz im Boden denkbar (Rey 1996, Rey & Jarvis 1997).

Die Ergebnisse einer Meta-Analyse aus bestehenden Experimenten bei CO<sub>2</sub>-Konzentrationserhöhung an europäischen laubwerfenden und immergrünen Bäumen wiesen eine mittlere Zunahme der Kohlenstoffakkumulation von 54% auf (Medlyn et al. 1999a). Hierbei waren keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der CO<sub>2</sub>-Effekte zwischen den Laub- und Nadelbäumen, sowie in den Experimenten mit geringen bzw. erhöhten Stressfaktoren nachweisbar. Vergleichbare Ergebnisse wiesen die Meta-Analysen an nordamerikanischen Baumarten auf (Curtis & Wang 1998, Peterson et al. 1999a). Auch bei erniedrigter Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit war der CO<sub>2</sub>-Effekt in etwa so groß wie bei ausreichender Versorgung.

In Experimenten mit erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration an juvenilen Bäumen zeigte sich eine schnellere Wachstumsentwicklung. Bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration waren die Nettphotosyntheseraten im Vergleich zu den Kontrollpflanzen immer größer. Daten der Meta-Analyse, die überwiegend an Bäumen aus der temperierten Zone nach Wachstum bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gewonnen wurden, zeigten für die enzymatischen Schlüsselparameter der Photosynthesekapazität ein Absinken um durchschnittlich 12%, wobei der Stickstoffgehalt der Blattoorgane zu gleichen Anteilen abnahm. Die stomatare Leitfähigkeit war annähernd um 15% herabgesetzt, verbunden mit einer Zunahme der Nutzungseffizienz von Stickstoff und Wasser (Curtis 1996, Curtis & Wang 1998, Peterson et al. 1999a, Medlyn et al. 1999).

Es existieren nur wenige CO<sub>2</sub>-Langzeitexperimente an Bäumen über eine Laufzeit von mehr als drei Jahren hinaus. Langzeituntersuchungen an Beständen dieser langlebigen Holzpflanzen, bei denen ein Kronenschluss erreicht wurde, fehlen gänzlich (Norby et al. 1999). Es ist fraglich, inwieweit die bisher an Einzelbäumen ermittelten Parameter für erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration auch für ältere geschlossene Pflanzenbestände gelten. Somit bleibt der Aspekt unbeantwortet, ob eine gesteigerte Wachstumsrate bei juvenilen Bäumen dazu führt, dass Bestände, die bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration heranwachsen, früher das adulte Stadium erreichen. Wäre dieses z.B. der Fall, könnte aufgrund kürzerer forstlicher Umtriebszeiten in Wald-(Forst)beständen mehr Kohlenstoff gespeichert werden, und Holzpflanzen wären somit durch den vermehrten Aufbau von Biomasse eine bedeutende Senke für zusätzliches CO<sub>2</sub> (Jarvis 1998).

Einige Untersuchungsergebnisse weisen darauf hin, dass die anfänglich positiven CO<sub>2</sub>-Effekte langfristig abklingen und bei adulten Bäumen nicht mehr nachweisbar sind, die Bäume insgesamt jedoch deutlich mehr Kohlenstoff umgesetzt haben (Hättenschwiler et al. 1997). Diese Fragen können teilweise durch Langzeituntersuchungen beantwortet werden (Ellsworth 1999), jedoch sind Untersuchungen zu CO<sub>2</sub>-Umsatzraten bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration auf Bestandesebene notwendig, um gültige Aussagen zu treffen.

### A.1.8 Stickstoffhaushalt

Auch dürfen weitere Faktoren, die sowohl positiv als auch negativ auf die CO<sub>2</sub>-Aufnahme eines Bestandes bzw. Ökosystems wirken, bei diesen Untersuchungen nicht vernachlässigt werden. Insbesondere ist der Kohlenstoffhaushalt eng mit dem Stickstoffhaushalt verknüpft (Schulze 2000), da Stickstoff in vielen Ökosystemen als wachstumslimitierender Faktor angesehen werden kann. Aber auch wachstumshemmende Wirkungen von Stickstoff- und Schwefelverbindungen, die den Säureeintrag in Ökosysteme steigern und zur Bodenversauerung beitragen, müssen berücksichtigt werden. Ebenso sollte in Langzeituntersuchungen die wachstumshemmende Wirkung der oberflächennahen Ozonkonzentrationen im Bestand Berücksichtigung finden (Matyssek et al. 1999).

Aus dem oben Dargestellten leiten sich nun zwei grundlegende Fragen ab:

- Haben unsere Wälder bereits auf bestehende Umweltveränderungen reagiert?
- Wie reagieren die langlebigen Waldbäume auf die prognostizierten Umweltveränderungen?

Untersuchungen an forstlich genutzten Baumarten weisen positive Zuwachstrends an verschiedenen Standorten in Europa auf (Spiecker et al. 1996), die von bestehenden Ertragsstufewerten abweichen. Insbesondere bei der Buche (*Fagus sylvatica* L.) werden vielfach Zuwachsstärkungen in Europa beobachtet, die im Zusammenhang mit Klimaänderungen als mögliche Ursache diskutiert werden (Köhl 1996, Pretzch 1996, Skovsgaard & Henriksen 1996, Schieler & Sterba 1994, Untheim 1996, Zingg 1996). Aus diesen Untersuchungen lassen sich die direkten Wirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration nicht ableiten, da sich an den verschiedenen Standorten eine Vielzahl von Faktorenkomplexen verändert hatte.

Die Wirksamkeit von Wäldern als Kohlenstoffspeicher bei den prognostizierten Umweltveränderungen ist bislang umstritten. So ist die Verweildauer des Kohlenstoffs in den Senken

noch nicht vorhersagbar und die Größe einer Senke kann bisher nicht berechnet werden. Waldökosysteme können kaum unendlich als Kohlenstoffsенke fungieren, sie können jedoch als "biologische Pumpe" wirken und über Dekompositionsprozesse die langfristige Speicherung des Kohlenstoffes in verschiedene Humusfraktionen des Bodens eröffnen (Kögel-Knabner 2001). Eine Änderung der Remineralisierungsrate muss bei steigender CO<sub>2</sub>-Konzentration in Betracht gezogen werden, da in Untersuchungen eine Veränderung der Elementkonzentration in der Pflanzensubstanz auftrat (Overdieck 1993b). Der Abbau von organischem Material und insbesondere die Bodenatmung spielen hierbei eine wichtige Rolle und entscheiden darüber, ob Waldökosysteme langfristig als Senken- oder Quellen wirken können. Ein drastischer Anstieg der Bodenatmung ist in Folge einer globalen Erwärmung zu erwarten. In diesem Fall würden große Mengen CO<sub>2</sub> aus dem Bodenspeicher freigesetzt und die Wälder würden zu Kohlenstoffquellen und nicht zu Senken werden.

### **A.1.9 Wasserhaushalt**

Einen weiteren wichtigen Aspekt in der Erforschung der direkten Auswirkungen einer erhöhten atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration zeigen Untersuchungsergebnisse aus Kurzzeit- und Langzeitexperimenten hinsichtlich des Wasserhaushaltes an einzelnen Blättern und Pflanzen. Mit steigender atmosphärischer CO<sub>2</sub>-Konzentration nahm die stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf pro Blattfläche signifikant ab, wodurch die Transpirationsrate sank (Morrison 1987, Saxe et al. 1998, Mooney et al. 1999, Curtis & Wang 1998, Medlyn et al. 2001a). Die Abnahme der Transpiration bei gleichzeitiger Steigerung der Photosyntheseraten bedeutet eine Erhöhung der Wassernutzungs-Effizienz (Forstreuter 1996).

Fast unerforscht ist noch, inwieweit der Wasserhaushalt ganzer Pflanzenbestände bei erhöhter atmosphärischer CO<sub>2</sub>-Konzentration beeinflusst wird. Änderungen im hydrologischen Kreislauf, z.B. eine Verringerung der Evapotranspirationsraten von Beständen (Overdieck & Forstreuter 1994), könnten zu einer Änderung der Bodenwasserverhältnisse führen (Field et al. 1995), welche wiederum eine Veränderung in der Vegetationsdecke wahrscheinlich macht. Abgesehen von den klimatischen Auswirkungen einer reduzierten Abgabe von Wasserdampf an die Atmosphäre sind Verschiebungen im Artenspektrum der Flora und damit einhergehend der Fauna zu erwarten (Bazzaz 1996).

### **A.1.10 Funktionale Zusammenhänge und ökologischen Wechselwirkungen**

Ökologische Systeme zeichnen sich durch ihren extremen Komplexitätsgrad mit einer großen Zahl von wechselwirkenden Einzelteilen aus. Das Verhalten des ganzen Systems kann nicht aufgrund der räumlichen und zeitlichen Variabilität geradlinig aus Einzeluntersuchungen an individuellen Teilen verstanden werden (Bazzaz 1996).

Systembezogen sollten deshalb folgende Aspekte der zu erwartenden Umweltveränderungen untersucht werden:

- Welche Rolle spielt der Anstieg der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration?
- Gibt es Interaktionen zwischen erhöhten Stickstoff-Emissionen und einem Temperaturanstieg?

- Können sich die Wälder der temperierten Breiten an die schnellen Klimaveränderungen anpassen?

Natürliche Systeme sind aufgrund ihrer begrenzten Anpassungsfähigkeit für Klimaänderungen besonders anfällig. Einige von ihnen werden dauerhaft (irreversibel) geschädigt, andere ökologische Systeme werden in ihrer Struktur und Funktion verändert.

Diese Sichtweise erfordert einen Experimentieransatz, der diesen ökologischen Komplexitätsgrad berücksichtigt, gleichzeitig eine Simplifizierung dieses Systems vornimmt und die Beschreibung wichtiger Verhaltensweisen mit Hilfe weniger aber entscheidender Parameter ermöglicht (Bazzaz 1996, Brunold et al. 2001, Schulze et al. 1994, Wofsy et al. 1993).

In den vorliegenden Untersuchungsmethoden wird daher ein integrierender mechanistischer Ansatz gewählt, der die grundlegenden physiologischen Prozesse, die funktionalen Zusammenhänge und die ökologischen Wechselwirkungen in einem terrestrischen "Modell-Ökosystem" beschreibt, um die Umsatzraten bei zukünftig herrschenden Umweltbedingungen zu prognostizieren. Über einen hierarchischen Ansatz ("bottom up") sollen mit Hilfe von Modellrechnungen die komplexen Vorgänge möglichst realitätstreu nachgebildet (Harley & Balocchi 1995, Tenhunen et al. 1993, Falge 1997) und mit Messungen auf der Bestandesebene verifiziert werden ("top-down").

In den vorliegenden Studien werden "Modell-Ökosysteme", die nach Tansley (1935) die wesentlichen abiotischen und biotischen Faktorenkomplexe eines Ökosystems beinhalten, auf die Auswirkungen der erhöhten atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration hin untersucht. In die Untersuchungen werden Reaktionen auf die abiotischen Faktoren wie Temperatur, Licht, Wasserdampfgehalt, Bodenwassergehalt und Stickstoffversorgung einbezogen. Dabei wird von der Vorstellung ausgegangen, dass die physikalischen, chemischen und biologischen Prozesse eines Ökosystems als Massen- oder Energieflüsse beschrieben werden können.

Die gewonnenen Parametersätze an Pflanzenbeständen werden eingesetzt, um mit Hilfe eines mechanistischen Ansatzes zur Modellierung ökophysiologischer Teilprozesse, die CO<sub>2</sub>-Effekte auf Modell-Ökosysteme bei veränderten Umweltbedingungen zu quantifizieren. Diese Vorgehensweise ermöglichte es, die Reaktionen von Pflanzenbeständen bei veränderten Umweltbedingungen abzubilden, ohne mit enormem experimentellen und hohem finanziellen Aufwand ganze Ökosysteme einer erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration auszusetzen.

### **A.1.11 Wissenschaftliche Fragenkomplexe**

In den vorliegenden Untersuchungen werden biochemische, physiologische und ökologische Prozesse auf der Ebene von Minuten über Stunden und Tage, über Wochen und Monate bis hin zu ganzen Jahresverläufen berücksichtigt. In die Messungen werden sowohl relevante Pflanzenkompartimente (Blatt, Spross, Wurzeln), einzelne Pflanzen und ganze Bestände, als auch relevante Bodenfaktoren (Bodenwasser, Atmungsaktivitäten) einbezogen, um Antworten auf folgende Fragenkomplexe zu gewinnen:

- Nimmt bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration der Kohlenstoffpool eines "Modell-Ökosystems" langfristig zu, und stellen somit diese Ökosysteme langfristig eine Senke für anthropogen emittierte Kohlenstoffmengen dar?

- Welche Rolle spielen neben der Photosynthese (Senkenwirkung) die Prozesse der Pflanzen-, sowie Bodenatmung (Quellenwirkung)?
- Welche Wachstumsparameter innerhalb eines "Modell-Ökosystems" ändern sich bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration und beeinflussen das Allokationsmuster der Pflanzen? Gelten bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration veränderte allometrische Beziehungen zur Beschreibung der Biomassenallokation der Pflanzen?
- Zeigen unterschiedliche Pflanzenherkünfte ein verändertes Konkurrenzverhalten bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration?
- Ist die chemische Zusammensetzung (z.B. C/N) der Pflanzensubstanz (Blatt- bzw. Holzmasse) bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration verändert? Sind Abbauprozesse davon betroffen?
- Beeinflusst die erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration die phänologische Entwicklung der Pflanzen?
- Treten bei der Pflanze physiologische oder morphologische Anpassungsstrategien (modulative, modifikative Adaptation) auf der Organebene, sowie strukturelle Anpassungen auf der Bestandesebene bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration auf, und wie beeinflussen diese den Stoffhaushalt (CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O-Gaswechsel) der Modell-Ökosysteme?
- Können mit Hilfe biochemischer und ökophysiologischer Parameter die Teilprozesse auf der Organebene (Photosynthese, Respiration, Transpiration, etc.) mit Strukturparametern auf der Bestandesebene in einem mechanistischen Modellansatz verknüpft werden und zur Beschreibung des CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>O-Gaswechsels von "Modell-Ökosystemen" bei veränderten Umweltbedingungen herangezogen werden? Welchen Einfluss üben dabei Temperaturerhöhung und Nährstoffversorgung (insbesondere Stickstoff) auf den CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O-Gaswechsel aus?
- Werden aufgrund der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration Änderungen im Wasserhaushalt der "Modell-Ökosysteme" beobachtet und wird die Evapotranspiration der Pflanzenbestände bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gesteigert? Verbrauchen Modell-Ökosysteme bei erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration mehr Wasser?

Die Notwendigkeit solcher Langzeituntersuchungen an Bäumen und der dringende Forschungsbedarf hinsichtlich der Auswirkungen von Klimaänderungen auf Waldökosysteme wurde immer wieder betont, da nur aus diesen realistische Aussagen über Veränderungen ganzer Bestände und damit einhergehende Veränderungen auf dem Ökosystemniveau getroffen werden können (Enquete-Kommission "Schutz der Erdatmosphäre" des Deutschen Bundestages 1994). Wichtig sind diese Untersuchungen zudem, um mögliche Rückkopplungseffekte auf globale ökologische Stoffkreisläufe, auf den Kohlenstoff- und Wasserkreislauf, zu quantifizieren und um die Auswirkungen globaler Umweltveränderungen auf die menschliche Gesundheit, nachhaltige Entwicklung und Erhaltung der biologischen Diversität zu bewerten.

Mit den nachfolgenden Methoden werden die abiotischen und biotischen Faktoren auf der Blatt-, Pflanzen- bis hin zur Bestandesebene untersucht.



## B Untersuchung der abiotischen Faktoren

### *B.1 Strahlungsbilanz*

Die Gesamtstrahlung (engl. incident radiation) ist der wichtigste abiotische Faktor für die Pflanze. Die Gesamtstrahlung besteht aus der **Globalstrahlung** und der **thermischen Strahlung**.

#### **B.1.1 Was passiert physikalisch beim Auftreffen der Strahlung auf das Blatt?**

Wie jeder Körper kann das Blatt die auftreffende Strahlung reflektieren, absorbieren und transmittieren. Was im Einzelnen geschieht und wie sich Absorption, Reflexion und Transmission zueinander verhalten, hängt von den Eigenschaften des Körpers und von der Wellenlänge ab. Da das Blatt sowohl im Auflicht als auch im Durchlicht grün erscheint, muss nicht nur die auftreffende Strahlung im Grünlicht besonders stark reflektiert und transmittiert werden, sondern auch die Strahlung in den übrigen Spektralbereichen absorbiert werden.

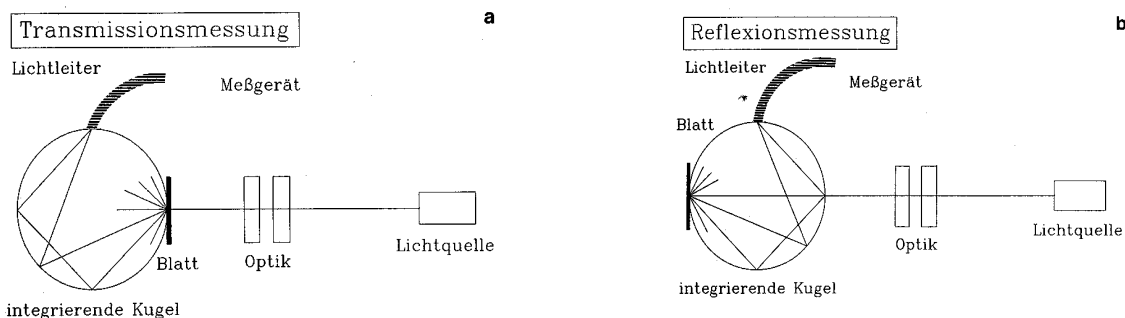
Die Summe der Absorption, der Reflexion und der Transmission muss bei einer bestimmten Wellenlänge oder aber in einem bestimmten Wellenlängenbereich immer gleich 1 sein.

#### **B.1.2 Photosynthetisch aktive Strahlung**

Für Messungen der Photosynthese wird weniger die Gesamtstrahlung von Bedeutung sein als der Anteil und Bereich der Gesamtstrahlung, der durch die Photosynthese genutzt werden kann. Dieser Spektralbereich umfasst die Wellenlängen 400-700 nm und wird die **photosynthetisch aktive Strahlung** (PAR = photosynthetic active radiation) genannt. Da die Photosynthese ein Photochemischer Prozess ist, wird weniger die Energie der Strahlung als die Photonenflussdichte der Strahlung wichtig sein. Die **photosynthetisch aktive Photonenflussdichte** wird **PPFD** (photosynthetic photon flux density) abgekürzt und meint die auf die Einheitsfläche auftreffende PAR. Die Absorption dieser Strahlung ist jedoch nicht direkt messbar, sondern wird indirekt über die Reflexion und Transmission bestimmt.

#### **B.1.3 Messung der spektralen Eigenschaften eines Blattes:**

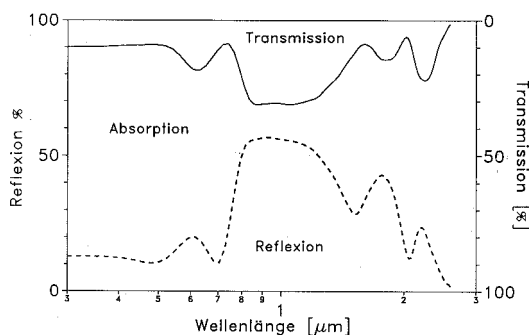
Für die Messung benötigt man eine starke Lichtquelle und die dazugehörige Optik, die monochromatisches Licht mit einer engen Bandbreite liefert, eine integrierte Kugel (Ulbricht-Kugel) und ein Messgerät. Die Ulbricht-Kugel ist für Messungen im sichtbaren Bereich innen mit einem speziellen Pulver, welches hauptsächlich Bariumsulfat enthält, beschichtet. Bei Messungen im IR-Bereich besteht die Beschichtung der Kugel aus einer diffus reflektierenden Goldschicht. Die Beschichtungen sorgen dafür, dass der eintretende Strahl innerhalb der Kugel so lange reflektiert wird, bis er in den Lichtleiter eintritt, an dem das Messgerät angeschlossen ist (Abbildung B.1.3-1).



**Abbildung B.1.3-1: Messanordnung für die Messung der optischen Eigenschaften von Blättern mit Hilfe einer integrierten Ulbricht-Kugel.** a) Messung der Transmission b) Messung der Reflexion (nach WILLERT et al. 1995).

Für die *Messung der **Transmission*** wird das Blatt vor der Kugel befestigt. Der auftreffende Lichtstrahl wird vom Blatt reflektiert, absorbiert und ein Teil transmittiert. Die Strahlen die transmittiert werden, treten in die Ulbricht-Kugel ein und werden mit dem Messgerät gemessen.

Bei der *Messung der **Reflexion*** wird das Blatt im Versuchsaufbau hinter der Kugel befestigt. Der Lichtstrahl des Monochromators tritt in die Kugel ein und trifft an der gegenüberliegenden Seite auf das Blatt, welches ein Teil der Strahlung reflektiert. Die reflektierte Strahlung wird dann vom Messgerät aufgezeichnet.



**Abbildung B.1.3-2: Spektrale Eigenschaften eines Blattes von *Nerium oleander*.** Gemessen wird das Transmissionsvermögen (t) und das Reflexionsvermögen (r). Das Absorptionsvermögen (a) ergibt sich dann immer als Ergänzung auf 100%, da  $a + r + t = 1$  ist. Das Absorptionsvermögen des Blattes ist durch die Fläche zwischen den beiden Linien charakterisiert (nach WILLERT et al. 1995).

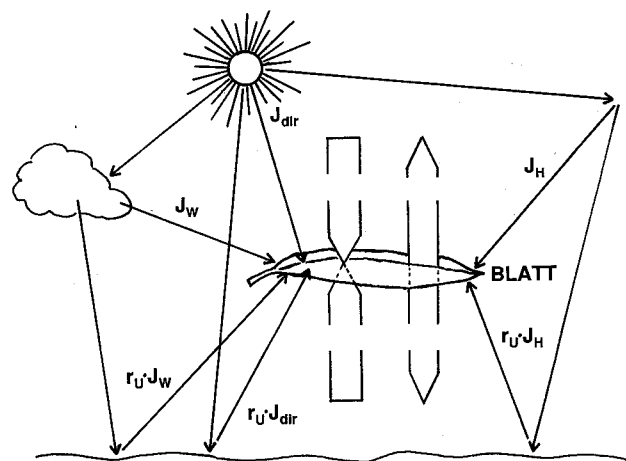
Die **Absorption** im sichtbaren Bereich zwischen 400-700 nm ist aufgrund der spezifischen Absorption der Blattpigmente sehr hoch und beträgt ca. 80%. Im grünen Bereich ist eine starke Transmission und Reflexion zu erkennen. In dem Wellenlängenbereich von 700-1200 nm, indem der Großteil der Globalstrahlung liegt, ist die Absorption besonders niedrig, wodurch das Blatt nur gering von dieser Strahlung belastet wird. Bei Wellenlängen über 2000 nm, also im Bereich der thermischen Strahlung, erreicht die Absorption fast 100 %.

Als grobe Faustregel kann für ein „Normalblatt“ festgehalten werden, dass im Bereich der Globalstrahlung von 300-3000 nm ca. 55-65% der Globalstrahlung absorbiert werden.

### B.1.4 Das Blatt im Zentrum der Strahlungsflüsse

Stellt man sich ein horizontal ausgerichtetes Blatt vor, so ist das Blatt im Bereich der kurzwelligen Strahlung sechs Strahlungsflüssen ausgesetzt:

1. direkte Sonnenstrahlung ( $J_{dir}$ )
2. das Himmelslicht ( $J_H$ )
3. das Wolkenlicht ( $J_W$ )
4. reflektierte Sonnenstrahlung ( $r_U * J_{dir}$ )
5. reflektiertes Himmelslicht ( $r_U * J_H$ )
6. reflektiertes Wolkenlicht ( $r_U * J_W$ )



**Abbildung B.1.4-1: Modellhafte Darstellung der Strahlungsflüsse, die ein Blatt treffen und die von ihm ausgehen.** Dünne Pfeile kennzeichnen die kurzwellige Strahlung, dicke Pfeile die langwellige Strahlung (nach WILLERT et al. 1995).

Im Bereich der langwelligen thermischen Strahlung liegen zwei Strahlungsflüsse vor:

1. atmosphärische Gegenstrahlung
2. Wärmestrahlung der Umgebung

Das Blatt strahlt im langwelligen thermischen Strahlungsbereich aufgrund seiner Oberflächentemperatur ab. Somit liegt als dritter Strahlungsfluss eine *Abstrahlung* vom Blatt vor.

### B.1.5 Aufstellung einer Strahlungsbilanz

Die Gesamtheit der Strahlungsflüsse, die am Tag vom Blatt absorbiert bzw. emittiert, ist in einer Strahlungsbilanz in zwei Möglichkeiten zusammengefasst:

1. Nettostrahlung = absorbierte Strahlung - emittierte Strahlung
2. Nettostrahlung = absorbierte Globalstrahlung + absorbierte langwellige thermische Strahlung - emittierte Strahlung

Die Nettostrahlung kann größer, gleich oder kleiner als Null sein. Am Tage ist sie wegen der Globalstrahlung immer größer als Null, in klaren windstillen Nächten nimmt sie vielfach negative Werte an, was dann zu Tau- oder Eisbildung auf den Blättern führen kann und in extremen Fällen zum Durchfrieren des Blattes trotz einer Lufttemperatur über 0°C.

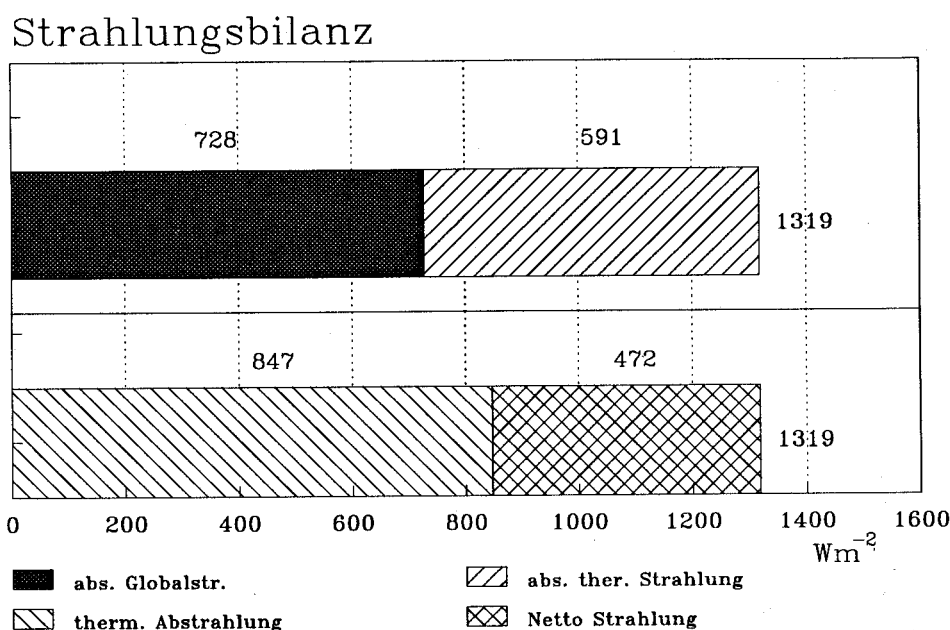


Abbildung B.1.5-1: Strahlungsbilanz eines Modellblattes (nach WILLERT et al. 1995).

## B.2 Energiebilanz

Da Strahlung immer im Zusammenhang mit Energie steht, ist es wichtig die Energieflüsse der Pflanze zu betrachten. Eine positive Strahlungsbilanz, also ein Energieüberschuss würde zu einer kontinuierlichen Temperaturerhöhung und schließlich zum Hitzetod der Pflanze führen.

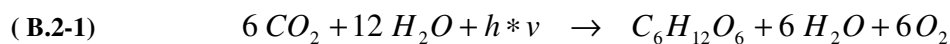
### B.2.1 Möglichkeiten zum Ausgleich der Strahlungsbilanz

Grundsätzlich kann eine Pflanze Energie:

- a) *umwandeln* (Photosynthese, Atmung)
- b) *weitergeben* (Wärmeleitung)
- c) *speichern* (Wärmespeicherung)
- d) *mit der Umgebung austauschen* (Konvektion)
- e) *durch Umwandlung verlieren* (Transpiration)

### B.2.2 Energieumwandlung

Die Bruttogleichung der Photosynthese zeigt, dass pro Mol CO<sub>2</sub>, das assimiliert wird, 477 kJ aus der photosynthetisch aktiven Strahlung (PPFD) umgewandelt werden:



$$\Delta G^{\circ\prime} = +2863 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$$

Die gesamte Energiemenge, die in der Photosynthese festgelegt wird, ist das Produkt aus der Photosyntheserate und der Energiefestlegung pro Mol CO<sub>2</sub>. Von den meisten Pflanzen werden zwischen 5-10 W \* m<sup>-2</sup> Strahlungsenergie festgelegt, welches nur etwa 1-2% der absorbierten Globalstrahlung entspricht! Somit spielt die Energieumwandlung in der Energiebilanz keine wesentliche Rolle beim Ausgleich der positiven Nettostrahlung.

Die Erzeugung metabolischer Wärme spielt bei den Pflanzen eine ganz untergeordnete Rolle. Nur wenige Pflanzen sind zur *Thermogenese* fähig. Vertreter der Familie der *Araceae* (Aronstabgewächse) sind in der Lage, zur Blütezeit den Elektronentransport in den Mitochondrien von der normalerweise anschließenden ATP-Bildung abzukoppeln, so dass die gesamte Energie der Substratoxidation als Wärme frei wird. Aber auch wenn die Wärmeproduktion erheblich sein kann (es wurden von bis zu 15 K Übertemperatur berichtet!) ist dies für die Energiebilanzbetrachtung bei den Pflanzen zu vernachlässigen.

### B.2.3 Wärmeleitung

Unter Wärmeleitung versteht man den massefreien Transport von Wärme entlang einer Strecke. Doch ein jeder weiß, dass ein Holzlöffel im Gegensatz zu einem Silberlöffel in einem Glas mit kochendem Wasser nicht heiß wird. Holz ist also ein sehr schlechter Wärmeleiter. Die Wärmeleitung ist also in der Energiebilanz unbedeutend.

### B.2.4 Wärmespeicherung

Die Wärmespeicherung eines Mediums hängt von der Masse und der *spezifischen Wärmekapazität* des Speichermediums ab. Für das Laubblatt kommt als Speichermedium nur das in ihm enthaltene Wasser in Frage. Die Wärmespeicherkapazität des Laubblattes ergibt sich aus der Masse pro Flächeneinheit und der Wärmespeicherkapazität des Wassers. Speichert ein Laubblatt pro Sekunde die maximal mögliche Energiemenge von  $838 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{K}^{-1}$ , so erwärmt es sich innerhalb einer Sekunde um 1 K, innerhalb einer Minute um 60K. Dies ist jedoch vollkommen unrealistisch. Wenn man davon ausgeht, dass das Blatt sich in einer Stunde um ein Grad erwärmt, so ist die Energie die dadurch aufgefangen wird so gering, dass sie für die Energiebilanz keine Rolle spielt.

### B.2.5 Wärmeaustausch (Konvektion)

Die Konvektion besteht genau genommen aus 3 Teilschritten: die Wärmeübertragung vom Blatt an die angrenzende Luft, die Wärmediffusion in der Grenzschicht und die Wärmeabfuhr durch ein bewegtes Medium, also ein Wärmeausgleich durch Massenfluss. Dabei bestimmt die Temperaturdifferenz zwischen der Oberfläche des Blattes und der Umgebung die Größe des Wärmeaustausches. Durch die Konvektion kann entweder Energie abgeführt werden oder, wenn die Luft wärmer ist als das Blatt, auch aufgenommen werden. Der Wärmeaustausch zwischen Blatt und Umgebung vergrößert sich mit zunehmender Windgeschwindigkeit, verkleinert sich aber mit zunehmender Blattgröße.

Je nach Temperaturdifferenz zwischen Blatt und Umgebung, Windgeschwindigkeit und Blattgröße spielt die Konvektion eine entscheidende Rolle beim Ausgleich der positiven Strahlungsbilanz. So kann in klaren Nächten der Wind ein starkes Absinken der Blattemperatur mit der Gefahr des Durchfrierens verhindern.

### B.2.6 Energieverlust durch Umwandlung

Transpiration ist die Abgabe von Wasserdampf an die Umgebung. Dazu muss das Wasser aus der flüssigen Phase in die gasförmige Phase überführt werden. Dieser Phasenübergang erfordert Energie, die Verdampfungsenthalpie des Wassers. Diese Energie muss aus der unmittelbaren Umgebung des Verdampfungsortes bezogen werden, sprich dem Blatt, wodurch es sich abkühlt. Kennt man die Transpirationsraten der Pflanzen, kann der Energieaufwand berechnet werden. Wasserdampf kann aber auch auf Flächen kondensieren, wobei Wärme freigesetzt wird. Das heißt bei der Taubildung auf dem Blatt wird dem Blatt Energie zugeführt.

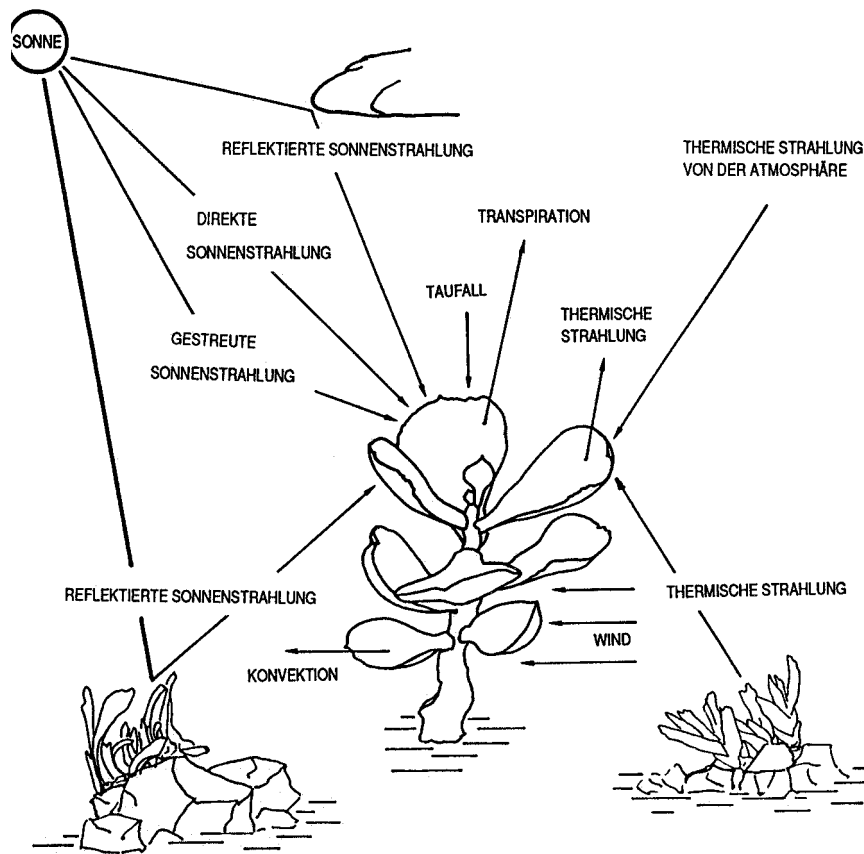


Abbildung B.2.6-1: Energieflüsse einer Pflanze in einem offenen Gelände (nach WILLERT et al. 1995).

### B.2.7 Strahlungsextinktion in Pflanzenbeständen

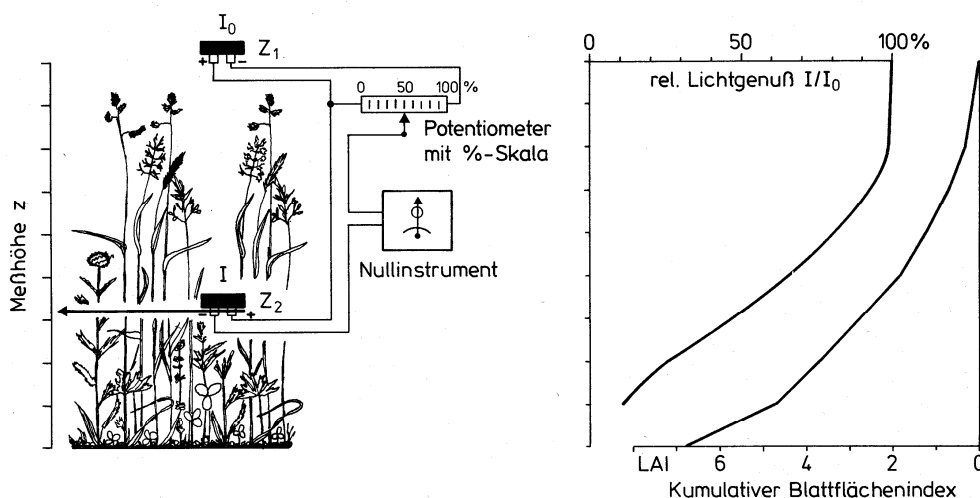
In Abbildung B.2.7-1 sind die in Pflanzenbeständen auftretenden Strahlungsströme sowie eine Messanordnung für die Erfassung der räumlichen Strahlungsverteilung schematisch dargestellt. Das Strahlungsklima eines Pflanzenbestandes wird ganz wesentlich von den Strahlungsverhältnissen außerhalb des Bestandes bestimmt (Sonnenhöhe und -azimut, Intensität von I und H). Daher ist es sinnvoll, die Strahlungsmesswerte im Bestand in Prozent der Messwerte im Freien anzugeben, z. B. als relativen Lichtgenuss (L), relative Strahlungsintensität oder relative Photonenflußdichte.

(B.2-2) 
$$L = \frac{\text{Photonenflußdichte im Bestand}}{\text{Photonenflußdichte im Freien}} * 100 (\%)$$

Durch Messung der relativen Strahlungsintensität (rel. Lichtgenuss, rel. Photonenflussdichte) in verschiedenen Bestandshöhen erhält man die so genannte Strahlungsextinktionskurve (Abbildung B.2.7-1). In homogen aufgebauten, geschlossenen Pflanzenbeständen lässt sich dabei häufig eine exponentielle Strahlungsabschwächung analog zum Lambert-Beer'schen Gesetz nachweisen:

(B.2-3)

$$I_x = I_0 * e^{-k * LAI_x}$$



**Abbildung B.2.7-1: Strahlungsabschwächung in einer Mähwiese, Tirol.** Links ist ein Schaltschema eines Messgerätes zur direkten Messung des relativen Lichtgenusses in Pflanzenbeständen dargestellt. Die Messung ist dabei von Strahlungsschwankungen außerhalb des Bestandes weitgehend unabhängig. Rechts ist der Verlauf des relativen Lichtgenusses und des kumulativen Blattflächenindex dargestellt (nach JANETSCHEK 1982).

Dabei ist LAI<sub>x</sub> der kumulative Blattflächenindex über dem Messpunkt x im Bestand (das ist die Summe aller Blattflächen über dem Messpunkt x bezogen auf die Bodenfläche, vgl. Kap. Ernte, I<sub>0</sub> die Strahlungsintensität über dem Bestand, I<sub>x</sub> jene im Bestand an der Stelle x und k der Extinktionskoeffizient. K ist abhängig vom Pflanzenbestand (Wuchsform, Blattneigung, optische Eigenschaften der Blätter, Bestandesdichte), von der Wetterlage (wolkenlos, heiter, bedeckt) und von Sonnenhöhe und -azimut.

In Abbildung B.2.7-1 ist ein einfaches Gerät dargestellt, das eine rasche Aufnahme der Strahlungsextinktionskurve ermöglicht. Es besteht aus zwei Photonenflußmessfühlern (Fa. Lambda, Lincoln, Nebraska, USA), von denen einer zur Messung von I<sub>0</sub> knapp über dem Pflanzenbestand montiert ist und der zweite zur Extinktionsmessung in den einzelnen Bestandesschichten vertikal auf und ab bewegt werden kann. Die Extinktionsmessung erfolgt in den einzelnen Bestandesschichten. Die Bestimmung des Extinktionskoeffizienten (k) erfolgt graphisch. Dazu wird die relative Photonenflussdichte gegen den kumulativen Blattflächenindex aufgetragen. Entsprechend Gleichung (B.2-3) ergibt sich dann die Extinktionskurve als Gerade aus deren Steigung k berechnet werden kann.

In Pflanzenbeständen treten häufig sehr große räumliche und zeitliche Strahlungsschwankungen auf, die zu Messfehlern führen können. Bei Strahlungsmessungen in Beständen sollte man daher darauf beachten:

Stets mehrere Strahlungsextinktionskurven an verschiedenen Stellen des Bestandes aufnehmen und Mittelwert bilden.



Bei automatischen Strahlungsmessungen mittels Schreibern, Datenerfassungsanlagen und dergl. muss die Messhäufigkeit genügend groß gewählt werden. So muss z. B. bei heiterem Wetter im Freien mindestens alle 7 und im Bestand sogar alle 2 min eine Messung erfolgen, damit der Tagesmittelwert (!) keinen größeren relativen Fehler als 5% aufweist (CERNUSCA 1972). Bei kürzeren Mittelungsintervallen ist die Messhäufigkeit entsprechend zu steigern. Die besten Ergebnisse erhält man bei kontinuierlicher Strahlungsintegration.

Lineare Messfühler von 50 – 100 cm Länge (wie z. B. das Röhrenpyranometer nach Szeicz) eignen sich für die Erfassung der mittleren Strahlungsintensität in einer Bestandesschicht besser als punktförmige Messfühler. Eine flächenmäßige Abtastung einer Bestandesschicht kann auch mittels punktförmiger Messfühler erfolgen, die automatisch längs einer Messstrecke im Bestand hin- und herbewegt werden, wobei ihr Ausgangssignal elektronisch gemittelt wird. Nach Untersuchungen von NORMAN und JARVIS (1974) muss z. B. in einem *Picea stichensis*-Wald eine Messlänge von 10- 15 cm abgetastet werden, um brauchbare Strahlungsmittelwerte im Bestandesinneren zu erhalten.

## **B.2.8 Zusammenfassung der wichtigsten Strahlungsmessfehler**

**Cosinusfehler:** Ein standardisierter Strahlungsmessfühler muss auf schräg einfallende Strahlung entsprechend dem Cosinusgesetz ansprechen. Zahlreiche Messfühler (z. B. Photonenflußmessfühler der Fa. Lambda) sind durch entsprechende Filtervorsätze korrigiert.

**Azimutfehler:** Der Eichfaktor des Strahlungsmessfühlers ist vom Sonnenazimut abhängig.

**Temperaturfehler:** Der Eichfaktor ist temperaturabhängig. Das Registriergerät kann zusätzlich dazu einen Temperaturfehler aufweisen.

**Alterung bzw. Ermüdung:** Der Eichfaktor ändert sich mit der Zeit (besonders stark bei Selen-elementen). Daher Strahlungsmessfühler mindestens einmal jährlich naheichen (lassen).

**Falsche Aufstellung des Strahlungsmessfühlers:** Im gesamten „Gesichtsfeld“ des Messfühlers muss eine Störung der natürlichen Strahlungsverhältnisse vermieden werden (Reflexionen, Beschattungen durch Messgestelle, Wetterhütten und dergl.). Bei der Messung der vom Pflanzenbestand (Boden) ausgehenden Strahlungsströme (E und R) ist zu beachten, dass ein Messfühler in 1 m Höhe über einer Fläche bis zu einer Entfernung von 10 – 20 m mittelt.

## **B.2.9 Der Strahlungsmesser (Light Meter)**

Gerät zur Messung der Photonenflussdichte (PPFD) im Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) und der Beleuchtungsstärke.

### **B.2.9.1 Funktion**

Das Gerät lässt sich mit zwei Messköpfen verwenden.

1. Messkopf für die Photonenflussdichte (PPFD) im Bereich PAR.

Dieser Messkopf (Sensor) trägt die Aufschrift „Quantum“. Er misst die Photonenflussdichte im Wellenlängenbereich des sichtbaren Lichtes von 400-700 nm (PAR). Die Maßeinheit ist  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (1 mol =  $6,023 \cdot 10^{23}$  Photonen) (Abbildung B.2.9-1).

Nicht senkrecht zur Messfläche einfallende Strahlung wird weitgehend im richtigen Verhältnis berücksichtigt (sog. Cosinus-Korrektur, d.h., Strahlung, die in einem bestimmten Winkel auf die Messfläche fällt, geht als um den Faktor Cosinus dieses Winkels verringert in die Messung ein). Der relative Messfehler beträgt  $\pm 5\%$ . Volles Sonnenlicht entspricht etwa  $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

2. Messkopf für Beleuchtungsstärke (wird hier nicht verwendet)

Er trägt die Aufschrift „Photometric“ und misst die Beleuchtungsstärke im Bereich der größten (durchschnittlichen) Empfindlichkeit des menschlichen Auges (550 nm Wellenlänge) (siehe Kurve). Die Beleuchtungsstärke ist direkt in Lux ablesbar. (Im oben angegebenen Wellenlängenbereich entsprechen einem Watt Strahlungsenergie 680 Lumen. 1 Lux = 1 Lumen  $\text{m}^{-2}$ ).

### ***B.2.9.2 Bedienung***

Die Messfläche der Messköpfe möglichst sauber halten (auch an den Kanten), da Verschmutzungen die Messgenauigkeit beeinträchtigen. Da das Deckglas des Messgerätes druckempfindlich ist, dieses nicht belasten.

1. Nulljustierung: Erfolgt bei mindestens eine Minute lang bei ausgeschaltetem Gerät durch Drehen der Schraube unter der Skalenmitte.
2. Batterietest: Stellung des Funktionsschalters auf „Batt.“. Die Anzeige muss über die Marke „Batt. Min.“ hinausgehen.
3. Messkopf (sensor) anschließen: Hierbei darauf achten, dass der Stift in der Buchse in die Aussparung des Steckers fasst. Keine Gewalt anwenden. Für PPFD-Messung den Messkopf mit der Aufschrift „Quantum“ verwenden.
4. Wichtig: Messbereichswahlschalter „Range“ auf den größten Messbereich ( $3 \cdot 10^4$ ) stellen.
5. Funktionsschalter entsprechend angeschlossenem Messkopf auf „Quantum“ schalten.
6. Messkopf plazieren: Genaues waagerechtes Ausrichten zum Erzielen gut vergleichbarer Werte ist Hilfe des mit einer Wasserwaage versehenen Fußes möglich.
7. „Range“-Schalter so lange drehen, bis die Anzeige maximalen Ausschlag im Skalenbereich ergibt.

8. AbleSEN: Der eingestellte „Range“-Wert gibt den Messwert bei Skalenvollaus-schlag an. Steht der Range-Schalter auf 3, 30, 300, 3000 oder  $3 * 10^4$ , so ist die untere Skala abzulesen, bei 10, 100, 1000 oder  $1 * 10^4$  die obere Skala. Man kann auch nur die obere Skala benutzen, und den abgelesenen Wert mit dem „Range“-Wert multiplizieren.

Achtung: Die obere Skala geht von 0 bis 1,0. Bei Luxmessung geht immer noch der Faktor 10 ein.

9. Wichtig: Sofort nach Gebrauch Funktionsschalter auf „Off“ (Batterien)!

Als Messelemente dienen Silizium-Photowiderstände. Einfallendes Licht vermag in einem Kristallgitter des Halbleiters Elektronenpaarbindungen zu lösen und so eine Anzahl von Ladungsträgern (negative Elektronen und positive „Löcher“ (Defektstellen) zur Verfügung zu stellen. Durch Anschluss des Messelementes an ein Widerstandsmessgerät lässt sich die Einstrahlung, die proportional zur Widerstandsänderung ist, bestimmen. Geeignete Interferenz- und gefärbte Glasfilter geben den Messelementen die gewünschten Messeigenschaften. An den Kurven für die hier verwendeten Messköpfe kann man die Anpassung der spektralen Empfindlichkeit ablesen.

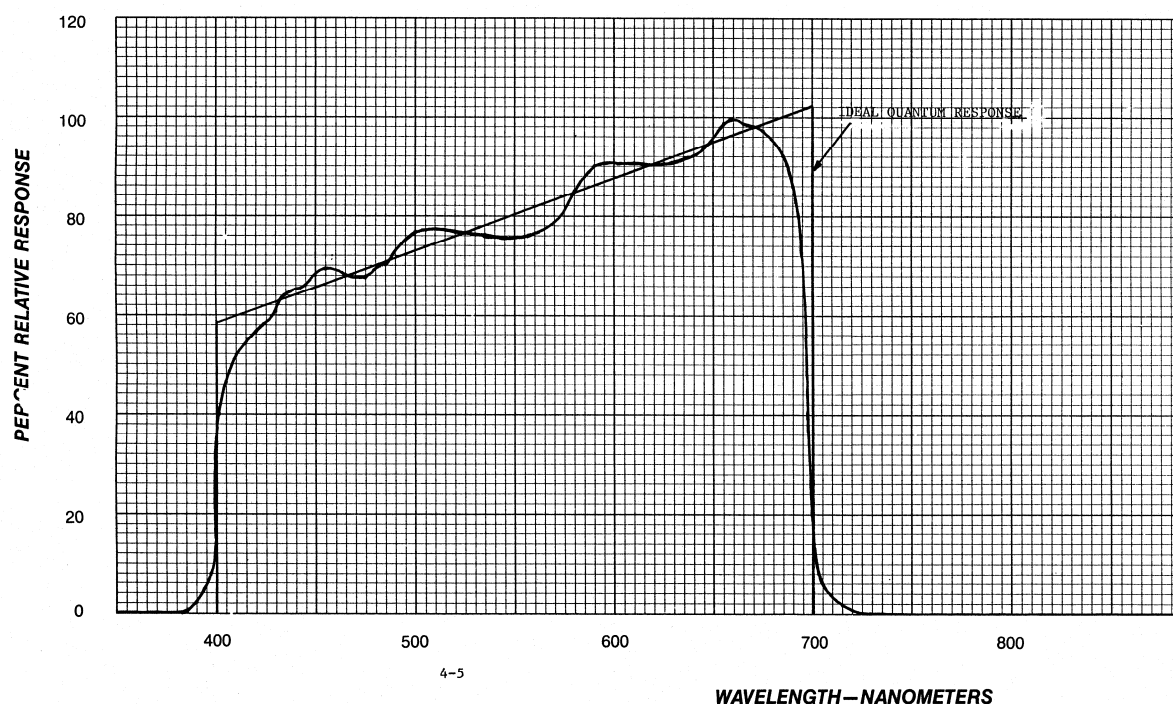


Abbildung B.2.9-1: Spectral Response Curve. Gemessen mit einem LI-COR Quantum Sensor bei einer Messempfindlichkeit von 0,030 – 0,070 nm.

### ***B.3 Temperatur***

Anders als bei der Strahlung sind uns Messung und Angabe von Temperaturen als etwas Alltägliches vertraut. Verschieden Temperaturen spiegeln unterschiedliche Erwärmungen wider, wobei letztere aus der Sonnenstrahlung oder anderen Energieumsetzungen folgen. Da eine enge Kopplung zwischen Energie, Temperatur und Wärmeübertragung besteht, bietet die Messung der Temperatur die Möglichkeit, den Wärmehaushalt von Pflanzen zu charakterisieren. Die Kenntnis der Temperatur ist aber auch zur Beurteilung der physiologischen Aktivität und des die Pflanzen umgebenden Mikroklimas unentbehrlich. Die folgenden Abschnitte behandeln daher verschiedene, für ökologische Fragestellungen relevante Prinzipien der Temperaturmessung. Als Bezugseinheit zur Temperaturmessung wird im allgemein die international amtliche Skala nach Celsius benutzt, allerdings ist in den angelsächsischen Ländern mehr noch die Skala nach Fahrenheit gebräuchlich. Zur Umrechnung der beiden Bezugsgrößen dienen folgende Formeln:

$$(B.3-1) \quad ^\circ C = \frac{5}{9} (^{\circ}F - 32)$$

$$(B.3-2) \quad ^\circ F = 32 + \frac{9}{5} ^\circ C$$

Bisweilen ist es sinnvoll, die Temperaturskala zu benutzen, die vom absoluten Nullpunkt (-273 °C) ausgeht. Ihre Einheit wird Kelvin (K) genannt. Zwischen der absoluten Skala und der absoluten Skala lautet die Umrechnung:

$$(B.3-3) \quad K = ^\circ C + 273,15$$

$$(B.3-4) \quad ^\circ C = K - 273,15$$

Indirekt lassen sich mit Hilfe von Temperaturmessungen gute Informationen über andere Messgrößen gewinnen, z. B. über Wind oder Feuchte. Es existieren demnach unterschiedliche Verfahren, aus denen je nach der speziellen Zielsetzung gewählt werden kann. Als Grundlage für die Temperaturbestimmung werden folgende physikalische Eigenschaften herangezogen:

1. Ausdehnung von Körpern: Flüssigkeitsthermometer, Bimetallthermometer
2. Thermoelektrischer Effekt: Thermoelement
3. Elektrischer Widerstand: Widerstandsthermometer, Thermistor
4. Strahlungsemission von Oberflächen: Strahlungsthermometer
5. Wärmebedingte Drehung der Polarisations Ebenen von Zuckerlösungen: Zuckerinversion

Setzt man einen Messkörper der Sonnenstrahlung aus, so weicht seine Temperatur um so mehr von der Lufttemperatur ab, je höher der Energiegewinn durch Strahlungsprozesse und je kleiner die Wärmeübergangszahl ist. Soll die Lufttemperatur, das heißt, die mittlere kinetische

Energie der Luftmoleküle, erfasst werden, so muss der direkte Strahlungseinfluss ausgeschaltet werden. Strahlungsschutz durch Beschattung bieten Wetterhütten. Aus dem gleichen Grund werden Messfühler mit einer gut reflektierenden Umhüllung versehen und oft zusätzlich durch einen Aspirator ventiliert. Schließlich versucht man, durch eine drastische Reduktion der Messfühlergröße den Strahlungsfehler möglichst gering zu halten.

### B.3.1 Methoden der Temperaturmessung

#### B.3.1.1 Thermograph

Mechanische Registrierung der Lufttemperatur:

Das klassische Instrument zur Registrierung der Lufttemperatur ist der Thermograph.

Als Messinstrument dient ein Bimetallring (Abbildung B.3.1-1). Hierunter versteht man zwei miteinander verlötete, ringförmig gebogene Metallstreifen von unterschiedlicher Wärmeausdehnung. Jede Temperaturänderung führt daher zur Deformation des Metallringes. Ein Hebelmechanismus überträgt diese Formänderungen auf einen Schreibarm, an dessen Ende eine Schreibfeder sitzt, die ihrerseits einer rotierenden Metalltrommel anliegt. Die Stellung der Schreibfeder zeichnet sich auf dem um die Trommel gelegten Registrierstreifen ab. Dieser weist eine Einteilung in °C (Zentigrade) sowie eine Stunden- bzw. Tagesangabe auf. Das per Hand aufzuziehende Laufwerk der Trommel ist gleichzeitig Messwerke für Hygrograph und Thermograph (= Thermohygrograph).

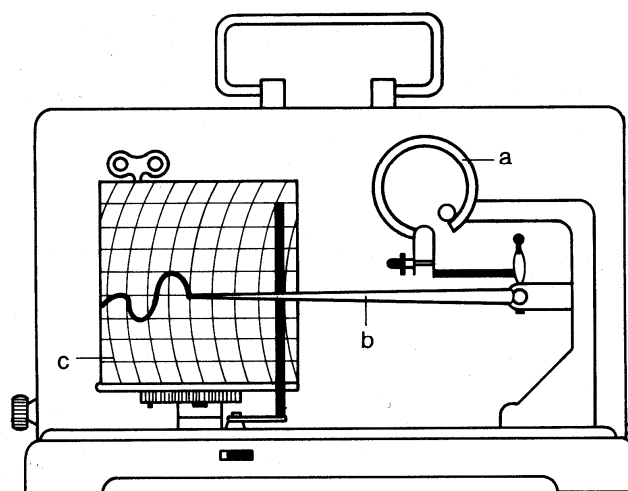


Abbildung B.3.1-1: Thermograph. a = Bimetallring, b = Schreibarm, c = Trommel mit Schreibstreifen (nach STEUBING et. al 1992).

#### B.3.1.2 Infrarot-Thermometer

Das Funktionsprinzip des IR-Thermometers basiert auf dem Stefan-Boltzmann-Gesetz, wonach jeder Körper entsprechend seiner Oberflächentemperatur eine langweilige Wärmestrahlung aussendet. Die absorbierte Wärmestrahlung wird im Messgerät in Temperaturwerte umgerechnet. Es sind Sensoren erhältlich, die aus einigen Zentimetern Entfernung die Tempera-

tur einer ca. 1 mm<sup>2</sup> großen Oberfläche erfassen können. Allerdings kann es in der Praxis schwierig sein, bei kontinuierlichen Messungen im Freiland sehr kleine Oberflächen exakt anzuvisieren (Windbewegung). Außerdem kann die Wärmestrahlung benachbarter Objekte stören und die oft erforderlichen Temperaturlösungen von 0,1 K erschweren. Noch erscheinen solche Fehler auch für den Einbau in komplexe Messsysteme wenig geeignet. Trotzdem lassen sich IR-Thermometer gut einsetzen, wenn unter dem natürlichen Mikroklima innerhalb kurzer Zeitspannen rasche (diskontinuierliche) Temperaturmessungen an möglichst vielen, nicht zu kleinen Blättern erfolgen sollen.

### **B.3.1.3 Widerstandsthermometer und Thermoelemente**

Heute sind in der experimentellen Pflanzenökologie elektrische Widerstandsthermometer und Thermoelemente weit verbreitet. Sie bestehen aus Metallen oder Halbleitern, deren Thermosensoren sich bis auf Durchmesser von weniger als 1 mm begrenzen lassen und über elektrische Zuleitungen mit Registriergeräten verbunden sind. Solche Fühler sind daher auch an schlecht zugänglichen Stellen komplexer Messsysteme und in pflanzlichen Geweben positionierbar. Aufgrund der geringen Masse und spezifischen Wärme der verwendeten Materialien reagieren die Fühler fast verzögerungsfrei auf kleine Temperaturschwankungen und können eine Temperaturlösung von 0,1 K erreichen (je nach Rahmenbedingungen kann die Auflösung sogar < 0,1 K sein). Diese Thermometer eignen sich damit sehr gut für präzise und punktuelle Temperaturmessungen und zur Steuerung von empfindlichen Temperaturregelsystemen in Messapparaturen. Meist werden Widerstandsthermometer zur Temperaturmessung in Wärmetauschern oder der Luft eingesetzt, Thermoelemente dagegen zur Bestimmung von Oberflächentemperaturen. Wir wollen zunächst auf die Widerstandsthermometer eingehen.

#### **B.3.1.3.1 Widerstandsthermometer**

Dieser Thermometertyp lässt sich in zwei Gruppen unterteilen, die PTC-Thermometer und die NTC-Thermometer. Die erstere Gruppe besitzt metallische Sensoren, deren elektrischer Widerstand bei Temperaturanstieg zunimmt (*positive temperature coefficient*), während die Widerstände der aus Halbleitern bestehenden zweiten Gruppe mit zunehmender Temperatur abnehmen (*negative temperature coefficient*). Das Ausmaß der Widerstandsänderungen wird bedingt durch die Temperaturabhängigkeit des spezifischen elektrischen Widerstandes des verwendeten Materials. Dieser leitet sich nach dem Ohmschen Gesetz ab als:

$$(B.3-5) \quad U = R * I$$

$$(B.3-6) \quad U = \sigma * \frac{\ell}{O} * I$$

$\sigma$  ist der spezifische elektrische Widerstand des Leiters und eine materialspezifische Größe,  $\ell$  stellt die Länge und  $O$  die Querschnittsfläche des Leiters dar.

*Was bestimmt die gegensätzliche Temperaturabhängigkeit von  $\sigma$  in Metallen und Halbleitern?*

Bekanntlich sind in Metallen die Valenzelektronen nicht einzelnen Atomen zugeordnet, sondern bewegen sich als Elektronenwolke in der atomaren Gitterstruktur. Dieses Elektronenver-

halten ist die Ursache der guten elektrischen Leitfähigkeit und Wärmeleitfähigkeit der Metalle. Bei Erwärmung nehmen die Schwingungen der Atome in der Gitterstruktur zu. Dadurch werden die Strecken eines unbehinderten Elektronenflusses in der Gitterstruktur verringert, was sich im erhöhten elektrischen Widerstand des Metalls bei Temperaturanstieg äußert (PTC).

In vielen Fällen gilt die Beziehung:

$$(B.3-7) \quad \sigma \sim T^{3/2}$$

Den Spezialfall eines PTC-Thermometers stellt das Pt-100-Thermometer dar. Dies ist ein Platindraht (Pt) mit zwei vorteilhaften Eigenschaften:

1. Bei 0°C beträgt sein elektrischer Widerstand 100 Ohm (100);
2. Der Widerstand ändert sich im biologischen Temperaturbereich praktisch linear.

Das Pt-100-Thermometer findet daher in der experimentellen Pflanzenökologie eine weite Anwendung.

Im Gegensatz zu den Metallen bedarf es in den ebenfalls kristallinen Halbleitern (z.B. Si) einer Energiezufuhr, um die Valenzelektronen von den einzelnen Atomen zu lösen und energetisch in das so genannte Leitungsband zu heben. Hier sind die Elektronen frei beweglich. Dies erklärt, warum in Halbleitern mit zunehmender Temperatur der elektrische Widerstand abnimmt (NTC). Der spezifische elektrische Widerstand von Halbleitern folgt meist der exponentiellen Beziehung:

$$(B.3-8) \quad \sigma \sim e^{(A/T)}$$

A ist eine materialspezifische Konstante.

Mit Ausnahme des Pt-100-Thermometers korrelieren nach den Beziehungen die elektrischen Widerstände von PTC-Thermometer und NTC-Thermometer nicht unbedingt linear mit der Temperatur. Durch Neuentwicklung von Metall-Legierungen und Halbleiterforschung werden Materialien verfügbar, deren Widerstände sich im biologischen Temperaturbereich annähernd linear verhalten.

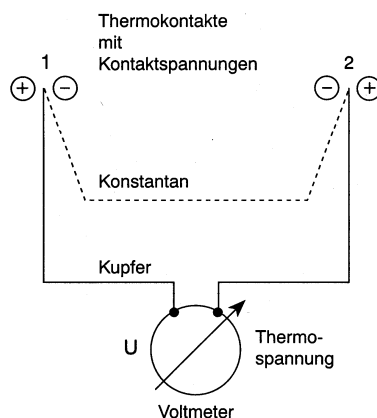
#### B.3.1.3.2 Thermoelement

Abbildung B.3.1-2 zeigt ein einfaches Thermoelement. Zwei sehr dünne Kupferdrähte (Drahtdurchmesser 0,05 mm bis 0,1 mm) sind mit jeweils einem Ende an ein Voltmeter angeschlossen, während die beiden anderen Enden über einen Draht der Metall-Legierung Konstantan verbunden sind. Wir erhalten die beiden miteinander zu einer Kugel verlöteten oder verschweißten Thermokontakte 1 und 2. Die Kugel (Messstelle) wird federnd an das Blatt angedrückt. Der Nachteil ist, dass nur ein Teil der Kugel am Blatt anliegt, der andere Teil ist der Umgebung ausgesetzt. Damit wird eine Temperatur zwischen Blatt- und Umgebungstemperatur gemessen. Der Messfehler wird umso größer, je größer der Temperaturunterschied



zwischen Blatt- und Umgebungstemperatur. Diese geben eine Thermospannung im Voltmeter aus, die zur Temperaturdifferenz zwischen ihnen proportional ist.

**Thermoelemente messen stets Temperaturdifferenzen zwischen (mindestens zwei) Thermokontakten und unterscheiden sich somit von der Erfassung absoluter Temperaturen anderer Thermometer.**



**Abbildung B.3.1-2: Funktionsprinzip eines Thermoelements (z.B. aus Kupfer und Konstantan, letztere eine Kupfer/Nickel-Legierung).** Die Berührungspunkte der beiden Metallarten bilden die Thermokontakte 1 und 2, in denen sich abhängig von der jeweils herrschenden Temperatur eine Kontaktspannung aufbaut. Die Differenz dieser Spannungen wird am Ausgang des Thermoelements als Thermospannung gemessen und ist proportional zur Temperaturdifferenz zwischen 1 und 2. Thermoelemente messen stets Temperaturdifferenzen (nach WILBERT et al. 1995).

*Wie erklärt sich diese Funktionsweise von Thermoelementen?*

Sollen einem Metall (oder einer Legierung) Elektronen entzogen werden, muss eine material-spezifische Austrittsarbeit (Galvani-Spannung) an den Elektronen verrichtet werden. Entsprechend dieser Galvani-Spannung lassen sich die Metallarten in einer thermoelektrischen Spannungsreihe anordnen (Tabelle B-1). Metallarten mit hoher erforderlicher Austrittsarbeit geben weniger leicht Elektronen ab und erscheinen damit positiver als Metallarten mit niedriger Austrittsarbeit. Der Nullpunkt dieser Spannungsreihe ist in Tabelle B-1 willkürlich Platin zugeordnet. Berühren sich zwei verschiedene Metallarten, so treten in der Kontaktfläche Elektronen aus dem Metall mit der niedrigen erforderlichen Austrittsarbeit in das Metall mit der hohen über. Entlang der Kontaktfläche baut sich daher eine elektrische Potentialdifferenz auf, die Kontaktspannung. Sie ist temperaturabhängig und entspricht pro Temperaturänderung von 1K der Spannungsdifferenz zwischen Metallpaaren in Tabelle B-1. Die Kontaktspannung stellt energetisch die Differenz der Austrittsarbeiten zwischen den Elektronen zweier Metallarten dar. In Abbildung B.3.1-2 treten Kontaktspannungen jeweils zwischen den beiden Metallarten an den Thermokontakten 1 und 2 auf. Wärmezufuhr aus der Umgebung der Kontakte erleichtert die Austrittsarbeit der Elektronen und erklärt so die Temperaturabhängigkeit der Kontaktspannung. Die Wärmezufuhr erhöht also die Energie pro Elektron (=Ladungseinheit).

**Tabelle B-1: Thermoelektrische Spannungsreihe von Metallen.** Die Potentialdifferenz zwischen jeweils zwei Metallen ergibt die entsprechende Kontaktspannung in  $\mu\text{Volt}$  pro 1 K (z.B.  $14 \mu\text{V} \cdot \text{K}^{-1}$  zwischen Fe und Al). Der Nullpunkt dieser Reihe ist willkürlich, Platin zugeordnet. Die Angabe der Kontaktspannung pro K ist nur für den biologischen Temperaturbereich gültig.

Metall oder Legierung	thermoelektrisches Potential [ $\mu\text{V}$ ]		
Chromnickel	22	(Legierung)	
Eisen	18		
Wolfram	8		
Kupfer	7,5		
Silber	7...7,5		
Zink	7		
Zinn	4...4,5		
Blei	4...4,5		
Aluminium	4		
Platin	0		
Nickel	-15...-16		
Konstantan (Kupfernichel)	-34...-35		(Legierung)

Konstantan ist der Industriename einer Legierung aus Kupfer und Nickel. Da sich die Bezeichnung Konstantan allgemein durchgesetzt hat, werden wir sie im Folgenden beibehalten.

Der Quotient Energieeinheit/Ladungseinheit stellt aber auch die Definition der Einheit Volt dar:

$$(B.3-9) \quad \text{Volt} = \text{Joule/Coulomb}$$

Diese Beziehung ist unabhängig von der Größe betrachteter Flächen, in denen sich die Elektronen befinden. Somit ist auch die Kontaktspannung nur von der Energiebeladung der Elektronen, nicht aber von der Größe der Kontaktfläche zwischen den Metallarten abhängig.

Nur aus messtechnischen Gründen sollten die Kontaktflächen möglichst kleingehalten werden, um bei punktuellen Temperaturmessungen Temperaturgradienten innerhalb der Thermokontakte zu vermeiden.

Unterschiedliche Temperaturen an den Thermokontakten 1 und 2 resultieren somit in unterschiedlichen Kontaktspannungen, deren Differenz ihrerseits die im Voltmeter messbare Thermospannung des gesamten Thermoelements ergibt.

### Beispiel:

Herrscht an beiden Kontakten genau die gleiche Temperatur, so ergeben sich im Kontakt 1 entsprechend dem Potentialgradienten zwischen Kupfer und dem thermoelektrisch negativen Konstantan  $-42,5 \mu\text{V} \cdot \text{K}^{-1}$ , und in 2 bei umgekehrtem Potentialgradienten zwischen Konstantan und Kupfer  $+42,5 \mu\text{V} \cdot \text{K}^{-1}$ . Im Thermoelement ist also keine Thermospannung messbar. Ist die Temperatur in 2 um 1 K erhöht, so gilt in 1 weiterhin  $-42,5 \mu\text{V} \cdot \text{K}^{-1}$ , aber in 2  $(42,5 + 42,5) \mu\text{V} \cdot \text{K}^{-1}$ . Es resultiert nun im Thermoelement eine Thermospannung von  $+42,5 \mu\text{V} \cdot \text{K}^{-1}$ . Das Vorzeichen der Thermospannung kehrt sich um, werden am Voltmeter die Anschlüsse des Thermoelements vertauscht.

Die Thermospannung pro 1 K Temperaturdifferenz zwischen zwei Thermokontakten ist in Tabelle B-2 für einige gebräuchliche Thermoelemente aufgelistet. Die Messauflösung eines Thermoelementes nimmt zu mit der  $\mu$ Volt-Ausbeute pro K.

**Tabelle B-2: Thermoelemente und ihre Thermospannung im biologischen Temperaturbereich.** Die Angaben verstehen sich für eine Temperaturdifferenz  $\Delta T = 1\text{K}$  zwischen zwei Thermokontakten eines Thermoelements (Thermoelementanordnung wie in Abbildung B.3.1-2).

Thermoelement (aus Metall und Legierung)	Thermospannung nach DIN- Standart [ $\mu\text{V}\cdot\text{K}^{-1}$ ]	Typ
Cu – Konstantan	42,5	T
Fe – Kanstantan	53,7	J
Ni – Chromnickel	40,4	
Pt - Platinrhodium	6,4	S

*Wieso braucht man zwei Thermokontakte in einem Thermoelement?*

Würde man z.B. nur den Kontakt 1 zur Messung verwenden, müsste der CuNi-(Konstantan-) Draht direkt an das Voltmeter angeschlossen werden. An dieser Klemme würde nun Konstantan mit der Kupferleitung des Voltmeters in Berührung kommen –und man erhielte im Messgerät den zweiten Thermokontakt. Dieser würde jedoch aufgrund seiner unkontrollierten Temperatur die Messung des Kontakts 1 verfälschen. Die gezeigte Anordnung in Abbildung B.3.1-2 bietet dagegen den Vorteil, dass nur Kupferdrähte an das Voltmeter gelangen. Sich berührende gleiche Metallarten (in Voltmeter wie Zuleitungen), bauen jedoch nur vernachlässigbare Kontaktspannungen auf (bedingt nur durch unterschiedliche Metall-Reinheitsgrade).

Was geschähe aber, wenn im gezeigten Thermoelement anstatt Kupfer Eisen verwendet würde und die Eisenzuleitungen an den Kupferklemmen des Voltmeters befestigt wären? In diesem Falle wären die Kontaktspannungen an beiden Klemmen des Voltmeters zueinander entgegengesetzt polarisiert. Ist der Temperaturgradient zwischen den Klemmen des Voltmeters außerdem vernachlässigbar, was durch enge Zusammenlegung und eine gemeinsame Isolierung der Klemmen erreicht wird, sind die beiden entgegengesetzt polarisierten Kontaktspannungen auch gleich groß. Damit heben sich die Kontaktspannungen an den Klemmen des Voltmeters auf, und die Temperatur des Voltmeters beeinflusst die Messung der Kontakte 1 und 2 nicht. Die Berechtigung der in Abbildung B.3.1-2 gezeigten Messanordnung eines Thermoelements mit zwei Thermokontakten wird somit deutlich: Im Englischen wird ein Thermoelement treffend als "thermocouple" bezeichnet.

Wenngleich Thermoelemente aus (mindestens) zwei Thermokontakten aufgebaut sind, sind dennoch Adaptationen zur Messung absoluter Temperaturen möglich. Halten wir nämlich den Kontakt 1 in ein Eisbad bei  $0^\circ\text{C}$ , so ergibt die Temperaturdifferenz zu Kontakt 2 eine absolute Celsius-Temperatur. Kontakt 1 fungiert somit als Thermo-Nullstelle des Thermoelements. Wir können Kontakt 1 aber auch an einem elektrischen Widerstandsthermometer befestigen, das die absolute Lufttemperatur erfasst. Addieren wir nun die Differenz zwischen 1 und 2 zur Temperaturmessung des Widerstandsthermometers, so erhalten wir mit Kontakt 2 ebenfalls absolute Temperaturen. Wichtig ist also bei absoluten Temperaturmessungen mit Thermoelementen, dass ein Thermokontakt bei einer bekannten Referenztemperatur gehalten wird.

Wegen ihrer einfachen Verarbeitung (Löten) sind Thermoelemente aus Kupfer-Konstantan weit verbreitet. Da Thermodrähte mit 0,1 mm Durchmesser verfügbar sind, lassen sich ent-

sprechend kleine Thermokontakte herstellen. Dies bedingt die besondere Eignung der Thermoelemente zur Messung von Oberflächentemperaturen. Solch kleine Sensoren lassen sich nämlich weitgehend störungsfrei in die Luftgrenzschicht der Oberflächen einführen, wodurch die Temperatur am Messpunkt nicht beeinflusst wird. Auch die Wärmeleitung im Sensor zwischen Messpunkt und Umgebung ist unbedeutend. Zum einen sind die Drahtdurchmesser der Kontaktzuleitungen sehr gering, was die Wärmeleitung minimiert, zum anderen können diese dünnen Drähte über eine gewisse Distanz (1 - 2 cm) der Oberfläche innerhalb der Luftgrenzschicht anliegen, bevor sie zum Voltmeter geführt werden. Somit tritt der ohnehin geringe Wärmeaustausch mit der Umgebung durch Wärmeleitung in den Drähten erst in einiger Entfernung vom Thermokontakt auf. Der Einfluss der kurzwelligen Sonnenstrahlung auf die Temperaturmessung bleibt bei der geringen Masse des Sensors ebenfalls unbedeutend. Thermoelemente bieten daher eine zuverlässige Temperaturmessung auch an kleinen Oberflächen, wie etwa Koniferennadeln, wo der Thermokontakt meist nicht beschattet ist. Die Absolutmessung der Blatt- und Nadeltemperaturen wird durch Anbringung des zweiten Thermokontaktes an ein elektrisches Widerstandsthermometer zur Lufttemperaturmessung erzielt, wie dies bereits oben erläutert wurde. Wir haben somit vier verschiedene Thermometertypen kennen gelernt, die alle in der experimentellen Pflanzenökologie angewandt werden. Messobjekte und erforderliche Genauigkeiten bestimmen in der Praxis die Auswahl der Sensoren.

## B.4 Luftfeuchte

### Theoretische Grundlagen und Maßeinheiten

Entsprechend den vielseitigen Problemstellungen, bei denen die Luftfeuchtigkeit eine Rolle spielt, gibt es eine ganze Reihe von Feuchtemaßen, von denen hier nur die bei Ökosystemanalysen üblicherweise verwendeten dargestellt werden sollen.

### Wasserdampfdruck

Der Wasserdampfdruck ( $e$ ) ist der Partialdruck des Wasserdampfes der Luft. Er wurde früher in Torr, neuerdings nur mehr in mbar bzw. Pascal (SI-Einheit) angegeben (1 Torr = 1,333 mbar = 13,33 Pascal).  $e$  liegt zwischen 0 mbar (wasserdampffreie Luft) und dem Sättigungsdampfdruck ( $e_{\text{sat}}$ ).

Für die Berechnung des Sättigungsdampfdrucks ( $e_{\text{sat}}$ ) bei gegebener Temperatur  $T$  in [K] und Standardluftdruck  $P_s$  wird die Goff-Gratch-Gleichung (LIST 1966) verwendet.

$$(B.4-1) \quad e_{\text{sat}} = P_s \cdot 10^{(A \cdot (1 - \frac{T_s}{T}) + C \cdot (1 - 10^{D \cdot (1 - \frac{T}{T_s})}) + E \cdot (10^{F \cdot (1 - \frac{T_s}{T})})^{-1})} \cdot \left(\frac{T_s}{T}\right)^B$$

mit	$P_s$	Standardluftdruck	= 101,325 kPa
	$T_s$	Siedepunkt von Wasser bei $p_s$	= 373,15 K
	$A$	Konstante	= 7,90298
	$B$	Konstante	= 5,02808
	$C$	Konstante	= $1,3816 \cdot 10^{-7}$
	$D$	Konstante	= 11,344

$$E \quad \text{Konstante} \quad = 8,1328 \cdot 10^{-3}$$

$$F \quad \text{Konstante} \quad = 3,49149$$

Die Werte der Konstanten  $A$ - $F$  sind nur für  $e_{sat}$  über flüssigem Wasser gültig.

**Sättigungswasserdampfdruck (in kPa) für Temperaturen von 0 bis 49 °C**

°C	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
0	0,611	0,615	0,620	0,624	0,629	0,633	0,638	0,643	0,647	0,652
1	0,657	0,661	0,666	0,671	0,676	0,681	0,686	0,690	0,695	0,700
2	0,705	0,711	0,716	0,721	0,726	0,731	0,736	0,742	0,747	0,752
3	0,758	0,763	0,768	0,774	0,779	0,785	0,790	0,796	0,802	0,807
4	0,813	0,819	0,824	0,830	0,836	0,842	0,848	0,854	0,860	0,866
5	0,872	0,878	0,884	0,890	0,897	0,903	0,909	0,915	0,922	0,928
6	0,935	0,941	0,948	0,954	0,961	0,967	0,974	0,981	0,988	0,994
7	1,001	1,008	1,015	1,022	1,029	1,036	1,043	1,050	1,058	1,065
8	1,072	1,079	1,087	1,094	1,102	1,109	1,117	1,124	1,132	1,140
9	1,147	1,155	1,163	1,171	1,179	1,187	1,195	1,203	1,211	1,219
10	1,227	1,235	1,244	1,252	1,261	1,269	1,277	1,286	1,295	1,303
11	1,312	1,321	1,329	1,338	1,347	1,356	1,365	1,374	1,383	1,392
12	1,402	1,411	1,420	1,430	1,439	1,449	1,458	1,468	1,477	1,487
13	1,497	1,507	1,517	1,527	1,537	1,547	1,557	1,567	1,577	1,587
14	1,598	1,608	1,619	1,629	1,640	1,650	1,661	1,672	1,683	1,693
15	1,704	1,715	1,726	1,738	1,749	1,760	1,771	1,783	1,794	1,806
16	1,817	1,829	1,841	1,852	1,864	1,876	1,888	1,900	1,912	1,924
17	1,937	1,949	1,961	1,974	1,986	1,999	2,012	2,024	2,037	2,050
18	2,063	2,076	2,089	2,102	2,115	2,129	2,142	2,156	2,169	2,183
19	2,196	2,210	2,224	2,238	2,252	2,266	2,280	2,294	2,308	2,323
20	2,337	2,352	2,366	2,381	2,396	2,411	2,426	2,441	2,456	2,471
21	2,486	2,501	2,517	2,532	2,548	2,563	2,579	2,595	2,611	2,627
22	2,643	2,659	2,675	2,692	2,708	2,725	2,741	2,758	2,775	2,792
23	2,809	2,826	2,843	2,860	2,877	2,895	2,912	2,930	2,947	2,965
24	2,983	3,001	3,019	3,037	3,056	3,074	3,092	3,111	3,130	3,148
25	3,167	3,186	3,205	3,224	3,243	3,263	3,282	3,302	3,321	3,341
26	3,361	3,381	3,401	3,421	3,441	3,462	3,482	3,503	3,523	3,544
27	3,565	3,586	3,607	3,628	3,649	3,671	3,692	3,714	3,736	3,758
28	3,780	3,802	3,824	3,846	3,869	3,891	3,914	3,937	3,959	3,982
29	4,005	4,029	4,052	4,075	4,099	4,123	4,147	4,171	4,195	4,219
30	4,243	4,267	4,292	4,317	4,341	4,366	4,391	4,417	4,442	4,467
31	4,493	4,518	4,544	4,570	4,596	4,622	4,649	4,675	4,702	4,728
32	4,755	4,782	4,809	4,836	4,864	4,891	4,919	4,947	4,974	5,003
33	5,031	5,059	5,087	5,116	5,145	5,174	5,203	5,232	5,261	5,290
34	5,320	5,350	5,380	5,410	5,440	5,470	5,500	5,531	5,562	5,593
35	5,624	5,655	5,686	5,718	5,749	5,781	5,813	5,845	5,877	5,910
36	5,942	5,975	6,008	6,041	6,074	6,107	6,141	6,174	6,208	6,242
37	6,276	6,311	6,345	6,380	6,414	6,449	6,484	6,520	6,555	6,591
38	6,626	6,662	6,698	6,735	6,771	6,808	6,845	6,881	6,919	6,956
39	6,993	7,031	7,069	7,107	7,145	7,183	7,222	7,261	7,299	7,338
40	7,378	7,417	7,457	7,497	7,537	7,577	7,617	7,658	7,698	7,739
41	7,780	7,821	7,863	7,905	7,946	7,988	8,031	8,073	8,116	8,159
42	8,202	8,245	8,288	8,332	8,375	8,419	8,464	8,508	8,553	8,597
43	8,642	8,687	8,733	8,778	8,824	8,870	8,916	8,963	9,010	9,056
44	9,103	9,151	9,198	9,246	9,294	9,342	9,390	9,439	9,487	9,536
45	9,585	9,635	9,684	9,734	9,784	9,835	9,885	9,936	9,987	10,038
46	10,089	10,141	10,193	10,245	10,297	10,350	10,403	10,456	10,509	10,562
47	10,616	10,670	10,724	10,778	10,833	10,888	10,943	10,998	11,054	11,110
48	11,166	11,222	11,279	11,336	11,393	11,450	11,507	11,565	11,623	11,682
49	11,740	11,799	11,858	11,917	11,977	12,037	12,097	12,157	12,218	12,278

---

**Abbildung B.3.1-1: Sättigungsdampfdruck (in kPa) für Temperaturen von 0 bis 49°C** (nach Steubing et al. 1992).

## Absolute Luftfeuchtigkeit

Mit absoluter Luftfeuchtigkeit bezeichnet man die Masse des Wasserdampfes je Volumeneinheit Luft. Übliche Maßeinheit: g Wasserdampf/m<sup>3</sup> Luft.

## Spezifische Feuchte

Die spezifische Feuchte ( $q$ ) ist das Verhältnis der Masse des Wasserdampfes zur Gesamtmasse der feuchten Luft des gleichen Volumens. Dabei gilt:

$$(B.4-2) \quad q = \frac{0,623 * e}{p - 0,377 * e}$$

wobei der Luftdruck ( $p$ ) und der Wasserdampfpartialdruck ( $e$ ) in gleichen Druckeinheiten angegeben werden.

## Relative Luftfeuchtigkeit

Die relative Luftfeuchtigkeit ( $rH$ ) ergibt sich aus dem Verhältnis des aktuellen Wasserdampfpartialdruckes ( $e$ ) zum Sättigungsdampfdruck ( $e_{sat}$ ) bei der Lufttemperatur nach der Formel:

$$(B.4-3) \quad rH = \frac{e}{e_{sat}} * 100\%$$

Achtung: Für eine vollständige Angabe der Luftfeuchtigkeit ist neben der Angabe der relativen Luftfeuchtigkeit auch noch die Lufttemperatur nötig.

## Taupunkt

Als Taupunkt bezeichnet man die Temperatur in °C, bei der Wasserdampfkondensation eintritt (relative Luftfeuchte wird 100%). Die Taupunkttemperatur in °C ist niedriger als die Lufttemperatur, nur bei einer relativen Luftfeuchte von 100% sind die beiden Temperaturwerte gleich groß.

### B.4.1 Methoden der Luftfeuchtemessung

Die im Folgenden vorgestellten Feuchtefühler lassen sich abhängig davon gruppieren, ob sie primär die relative oder absolute Feuchte ermitteln.

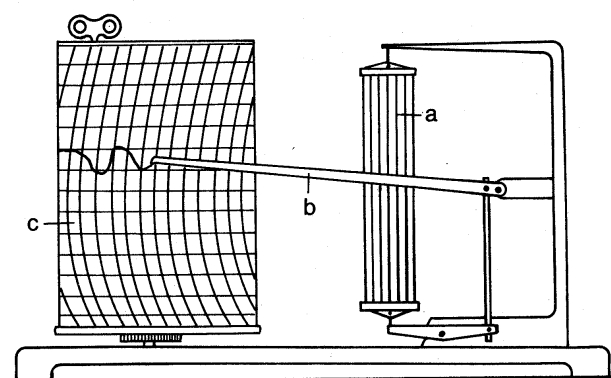
#### *B.4.1.1 Messmethoden der relativen Feuchte am Beispiel des Haarhygrometers*

Die Haarhygrometer, welche die feuchteabhängige Längsquellung von Haaren, Kunstfasern oder Folien mechanisch übersetzen und durch geeignete Kalibration als relative Luftfeuchte ausgeben. Besonders Menschenhaar erlaubt zwischen einer Umgebungstemperatur ( $T_U$ ) von -10 bis +50°C eine weitgehend verzerrungsfreie Angabe von  $rH$  zwischen 40-90%. Die Messgenauigkeit von etwa  $\pm 5\%$   $rH$  wird durch Kalibration der Geräte in Klimäräumen erreicht. Haarhygrometer werden meist im Thermohygrographen, einem meteorologischen Standardgerät, verwendet. In diesem werden  $rH$  und  $T_U$  (letzteres gemessen mit einem Bime-

tallstreifen) auf eine uhrwerkgetriebene, mit Registrierpapier bespannte Walze übertragen (Laufzeit meist eine Woche).

#### B.4.1.1.1 Hygrometrische Messung der relativen Luftfeuchtigkeit mit einem Haarhygrometer

Die größte Verbreitung unter den Haarhygrometern besitzt der Hygrograph (Abbildung B.4.1-1), der den Tages- oder Wochenverlauf der relativen Luftfeuchtigkeit registriert. Gemessen wird die Längenänderung einer aus mehreren Haaren bestehenden Haarharfe. Eine Hebelmechanik sorgt dafür, dass die Längenänderungen mit einer möglichst großen Amplitude übertragen werden. Die Mechanik endet mit einer Achse, an deren Spitze die Schreibfeder steckt. Die Registrierung erfolgt auf einem Papierstreifen, der um eine langsam rotierende Trommel gelegt ist. Sehr oft findet man in einem Gerät gleichzeitig Messwerke für Hygrograph und Thermograph (= Thermohygrograph).



**Abbildung B.4.1-1: Hygrograph.** A = Haarharfe, b = Schreibarm, c = Trommel mit Schreibstreifen (nach STEUBING et al. 1992).

Der Hygrograph wird im meteorologischen Dienst vielfach in den Wetterhütten eingesetzt, findet sich aber auch oft zur Raumkontrolle z. B. in Gewächshäusern. Da eine erschütterungsfreie Aufstellung gewährleistet sein muss, ist der Hygrograph für Geländearbeiten ungeeignet, doch leistet er gute Dienste bei Aufstellung an einer Bezugsmessstation für Klimadaten.

#### B.4.1.1.2 Hygrometrische Messung der relativen Luftfeuchte mit Kondensatorfühlern

Während bei den Haarhygrometern das Haar in ständigem Wasserdampfaustausch mit der Luft steht, wird bei elektrischen Hygrometern meist eine auf beiden Seiten mit einer wasserdampfdurchlässigen Membran bedampfte Kunststoff-Folie für den gleichen Zweck benutzt. Die Folie dient als Dielektrikum, während die beiden Metallschichten die Funktion von Kondensatorplatten haben. Infolge der hohen Dielektrizitätskonstanten des Wassers ändert sich die Kapazität des Kondensators mit dem Wassergehalt der Luft, also mit der relativen Luftfeuchtigkeit.

Diese elektrischen Hygrometer sind sehr handliche, schnell ansprechende Geräte mit Digitalanzeige, häufig noch mit einem Thermofühler gekoppelt, so dass relative Luftfeuchte und Temperatur mit dem gleichen Gerät messbar sind.



**B.4.1.2 Messmethoden der absoluten Luftfeuchte am Beispiel des Assmann-Psychrometers**

Der Klassiker zur Bestimmung von  $e$  ist das Assmann-Psychrometer (Abbildung B.4.1-2). Es besteht aus zwei parallel angeordneten Flüssigkeitsthermometern, dem Trocken- und Feuchtthermometer sowie einem uhrwerkgetriebenen Ventilator. Der Bulbus des Feuchtthermometers ist mit einem wassergetränkten Strumpf überzogen. Bei laufendem Ventilator stellt sich aufgrund der Verdunstung am feuchten Thermometer eine konstante Temperaturdifferenz zum trockenen Thermometer ein, aus der sich  $e$  ermitteln lässt.

Die Verdampfung, das heißt, der Wechsel von der flüssigen zur gasförmigen Phase ist, wie im ersten Abschnitt ausgeführt, ein energieverbrauchender Vorgang. Man bezeichnet diese Wärme- oder Energie- oder Enthalpiemenge  $H_{\text{verd}}$  auch als latente, verborgene Wärme.

Lässt man vom befeuchteten Bulbus des Feuchtthermometers Wasser verdampfen, so wird die notwendige Verdampfungsenthalpie der Umgebung, das heißt, in erster Linie dem Bulbus, entzogen und damit ihr Wärmezustand verändert, sie wird sich abkühlen. Dabei ist die gesamte verbrauchte Enthalpiemenge  $H_{\text{verd}}$  der gesamten verdunsteten Wassermenge direkt proportional. Der Proportionalitätsfaktor ist die molare Verdampfungsenthalpie  $\Delta H_{\text{verd}}$  [ $\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}$ ].

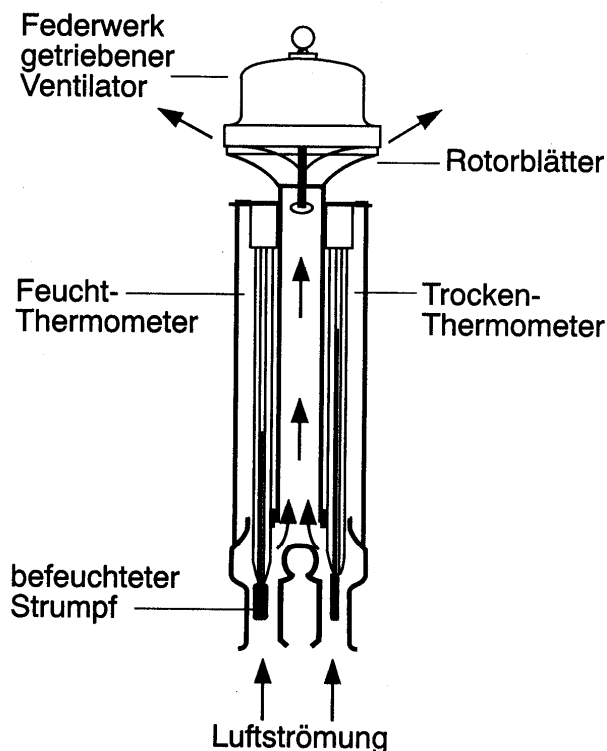


Abbildung B.4.1-2: Das Assmann-Psychrometer.

Wir können schreiben

(B.4-4) 
$$H_{verd} = X_W * \Delta H_{verd}$$

Da die Evaporation einen Diffusionsvorgang darstellt, muss die Menge des verdampften Wassers nach dem 1. Fickschen Gesetz wiederum dem Gradienten der Wasserdampfkonzentration direkt proportional sein. Direkt an der Wasseroberfläche wird die Wasserdampfkonzentration dem Sättigungsdampfdruck  $e_{sat}(T_f)$  bei der Oberflächentemperatur des Feuchtthermometers  $T_f$  entsprechen, weiter entfernt von diesem aber der absoluten Luftfeuchtigkeit  $e$ .

Die Menge des verdunsteten Wassers lässt sich somit angeben als

$$(B.4-5) \quad X_w = \frac{e_{sat}(T_f) - e}{P}$$

Je größer nun die Differenz, das heißt, je trockener die Luft ist, desto mehr Wasser wird verdampfen und desto mehr Energie - Wärme - wird hierfür verbraucht. Dem Bulbus und letztendlich der in Oberflächennähe befindlichen Luft wird solange Energie entzogen, bis sich ein Gleichgewicht zwischen der Wärmenachlieferung aus der Luft und dem Wärmeverbrauch durch die Verdampfung eingestellt hat.

Die der Luft entzogene Wärmemenge  $H_U$  ("fühlbare Wärme") ist dem Temperaturgradienten zwischen der Umgebungsluft  $T_U$  und der Temperatur der Feuchtthermometeroberfläche  $T_f$  wiederum direkt proportional. Der Proportionalitätsfaktor ist hierbei die molare Wärmekapazität oder Molwärme  $C_p$  der Luft. Es gilt

$$(B.4-6) \quad H_U = C_p * (T_U - T_f)$$

Auch die Molwärme selbst ist eine Funktion der absoluten Temperatur, kann aber ebenso wie die Verdampfungsenthalpie in dem wichtigen Temperaturintervall von 0 bis 50°C in guter Annäherung als konstant angesehen werden. Nach Erreichen eines dynamischen Gleichgewichtes lautet die Bedingung:

$$(B.4-7) \quad H_U = H_{verd}$$

Eingesetzt ergibt sich daraus

$$(B.4-8) \quad C_p * (T_U - T_f) = \frac{e_{sat}(T_f) - e}{p} * \Delta H_{verd}$$

Wenn man diese Gleichung nach  $e$  auflöst, ergibt dies:

$$(B.4-9) \quad e = e_{sat}(T_f) - \frac{C_p * P}{\Delta H_{verd}} * (T_U - T_f)$$

Die Größe  $(C_p * P) / \Delta H_{verd}$  wird oft auch als *Psychrometerkonstante*  $\gamma$  bezeichnet und besitzt bei 20°C und 0,1 MPa Gesamtdruck einen Wert von 65 Pa \* K<sup>-1</sup>. Dieser variiert mit Druck und Temperatur von 65 Pa \* K<sup>-1</sup> bei 0°C bis 67 Pa \* K<sup>-1</sup> bei 40°C.

Die Psychrometrie bietet also die Möglichkeit, auf relativ einfache Weise über die Bestimmung der Temperatur der Umgebungsluft und der einer befeuchteten Oberfläche die absolute Feuchte der Luft zu errechnen. Die gezeigte Herleitung stellt eine Vereinfachung dar, da eigentlich nicht die Gesamtänderungen von Enthalpie und Wassermenge, sondern deren zeitliche Änderung, also Flüsse, betrachtet werden müssten, da es sich um einen dynamischen Prozess handelt. Doch erscheint dieser Weg ausreichend genau, da sich letztendlich ein Gleichgewicht einstellt.

Man verwechsle allerdings nicht  $e_{sat}(T_f)$  mit  $e_{sat}(T_U)$  (der maximalen Feuchte bei  $T_U$ ) und  $T_f$  mit  $\tau$  (der Taupunkttemperatur der absoluten Feuchte  $e_{sat}$ ).

**B.4.1.2.1 Durchführung**

An den Untersuchungsstandorten wird das Psychrometer in einer definierten Messhöhe aufgehängt und waagrecht aufgelegt. Die Luftansaugöffnung des Instrumentes sollte nicht dem Ableser zugewandt sein. Nach der Befeuchtung des Gazestrumpfes – eine Benutzung des Hüllrohres muss vermieden werden – wird das Uhrwerk für den Aspirator aufgezogen. Nach 2 bis 3 Minuten wird das Quecksilber in dem feuchten Thermometer seinen tiefsten Stand erreicht haben, und man liest die Höhe der Quecksilbersäule in beiden Thermometern ab. Auch bei der Ablesung sollte Abstand vom Messgerät gehalten werden, um die Temperaturanzeige nicht durch Körperwärme oder Atemluft zu beeinflussen.

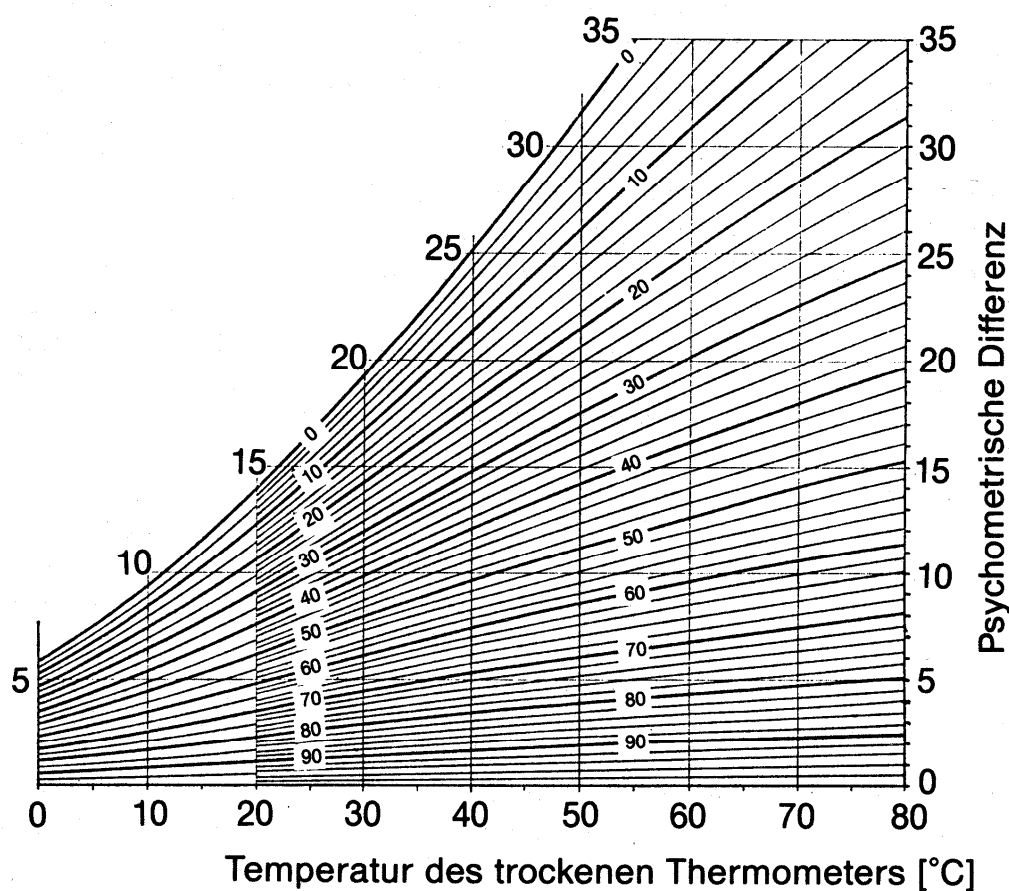


Abbildung B.4.1-3: Psychrometertafel zur Bestimmung der relativen Luftfeuchte (nach STEUBING et al. 1992).

#### *B.4.1.2.2 Auswertung*

Nach Errechnung der Temperaturdifferenz zwischen den beiden Thermometern sucht man auf der Abszisse der Psychrometertafel (Abbildung B.4.1-3) den Temperaturwert des trockenen Thermometers auf, dann auf der Ordinate den errechneten Wert der psychrometrischen Differenz. Am Abszissen- und am Ordinaten-Fixpunkt werden rechte Winkel angelegt und bis zum gegenseitigen Schnittpunkt verlängert. Liegt dieser auf der in das Ordinatensystem eingezeichneten Kreisbogenskala der relativen Feuchte, so kann man direkt – andernfalls nach entsprechender Interpolation – die relative Feuchte in % ablesen, z. B.:

Temperatur des trockenen Thermometers = 24,5 °C

Temperatur des feuchten Thermometers = 21,4 °C

psychrometrische Differenz = 3,1

relative Feuchte = 76%

### **B.5 Wind**

Der Wind ist einer der wichtigsten mikroklimatischen Umweltfaktoren, der vor allem die Temperatur-, Niederschlags- und Verdunstungsverhältnisse beeinflusst. Windgeschwindigkeit und Windrichtung steuern aber auch den Austausch von Wärme, Luftfeuchtigkeit, Sauerstoff und CO<sub>2</sub> zwischen den Lebewesen und ihrer Umgebung und bestimmen so maßgeblich die Lebensbedingungen für Pflanzen und Tiere.

Wind entsteht in der Atmosphäre durch Luftdruckgegensätze. Diese beruhen vornehmlich auf unterschiedlicher Erwärmung bzw. Abkühlung von Oberflächen, die eine großräumige (z.B. Land- und Seewind) oder kleinräumige (z.B. Hang- und Talwind) Luftmassenverschiebung bewirken. Wind ist ein Vektor, d.h. zu seiner Charakterisierung ist neben der Angabe der Windgeschwindigkeit auch noch die Windrichtung notwendig. Meist wird die Windrichtung mit Windfahnen angezeigt, während zur Bestimmung der Windgeschwindigkeit Anemometer dienen.

An der Erdoberfläche wird der Wind durch Reibung gebremst. Je größer die Rauigkeit des Bodens durch das Relief oder durch verschiedenartige Pflanzenbestände ist, desto höher wird die Minderung der Strömungsgeschwindigkeit der Luft sein. Die deutlichsten Unterschiede in den klimatischen Bedingungen verschiedener Stand- oder Wuchsorte (Mikro- und Ökoklima) sind bei Windruhe gegeben.

#### **B.5.1 Schätzungen der Windgeschwindigkeit nach der Beaufort-Skala**

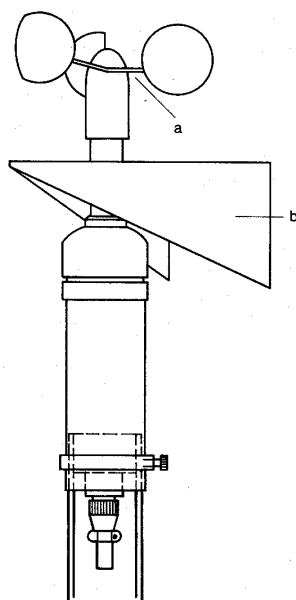
Ohne jegliche technischen Hilfsmittel lässt sich die Windgeschwindigkeit nach der in 12 Grade geteilten Skala von Beaufort abschätzen (Tabelle B-3). Die Angaben in m s<sup>-1</sup> beruhen auf Messungen in 10 m Höhe über dem Boden.

**Tabelle B-3: Skala von Beaufort** (nach STEUBING & FANGMEIER, 1992).

Beaufort-Skala	Bezeichnung	Windwirkung	Windgeschwindigkeit in $m \cdot sec^{-1}$
0	windstill		0 bis 0,5
1	leiser Zug	Windrichtung angezeigt nur durch leicht abgelenkten Rauch, aber nicht durch eine Windfahne	0,3 bis 1,5
2	leichte Brise	schwache Bewegung von Blättern; hebt leichten Wimpel an	1,8 bis 3,3
3	schwache Brise	bewegt Blätter und dünne Zweige; streckt einen Wimpel	3,4 bis 5,4
4	mäßige Brise	bewegt dünne Zweige und Äste; wirbelt Staub auf	5,5 bis 7,9
5	frische Brise	bewegt größere Äste und kleine Bäume	8,0 bis 10,7
6	starker Wind	bewegt stärkere Äste; wird an Häusern und anderen festen Gegenständen hörbar	10,8 bis 13,8
7	steifer Wind	bewegt Bäume; fühlbarer Widerstand beim Gehen gegen den Wind	13,9 bis 17,1
8	stürmischer Wind	bricht Zweige ab; erheblicher Widerstand beim Gehen gegen den Wind	17,2 bis 20,7
9	Sturm	bricht größere Äste ab; beschädigt Hausdächer	20,8 bis 24,4
10	schwerer Sturm	entwurzelt Bäume; bedeutende Schäden an Häusern	24,5 bis 28,4
11	orkanartiger Sturm	zerstörende Wirkungen schwerer Art	28,5 bis 32,6
12	Orkan	schwerste Verwüstungen	32,7 bis 36,9

### B.5.2 Schalenkreuz-Anemometer

Schalenkreuz-Anemometer messen die Horizontalkomponenten der Windgeschwindigkeit. Die Geräte tragen auf einer senkrechten Achse einen Stern aus 3 bis 4 halbkuguligen Schalen (Abbildung B.5.2-1). In einer horizontalen Luftströmung rotieren diese um ihre Achse.



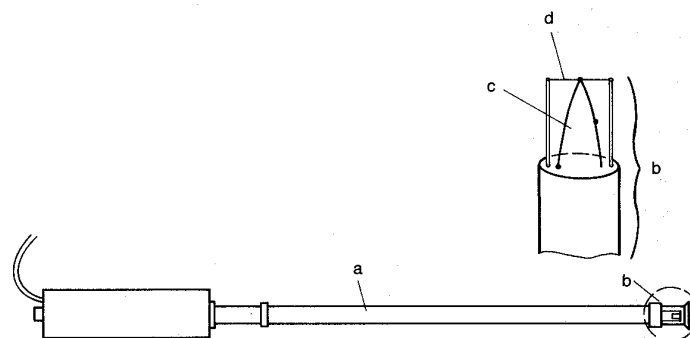
**Abbildung B.5.2-1: Kombinierte Messung von Windgeschwindigkeit und Windrichtung** (STEUBING & FANGMEIER, 1992). a = Schalenkreuz-Anemometer, b = Windfahne

Die Schalen sind so angeordnet, dass der Wind immer gleichzeitig auf eine konkave und konvexe Halbkugel trifft. Hierbei wird dann auf die konkave Fläche mehr Druck als auf die konvexe ausgeübt. Infolge dessen beginnt sich der Stern zu drehen. Die Drehfrequenz in einer bestimmten Zeit ist proportional zur Windgeschwindigkeit. Wegen des Reibungswiderstandes werden bei zahlreichen Schalenkreuz-Anemometern unter  $0,2 - 0,5 \text{ m s}^{-1}$  überhaupt nicht und etwas darüberliegende ungenau gemessen. Ein weiterer Nachteil ist ihr

Trägheit, die bei böigem Wind zu einer Glättung der Windregistrierung führt. Trotz dieser Mängel werden Schalenkreuz-Anemometer in der Ökologie häufig verwendet, da sie sehr handlich und wenig stör anfällig sind. Eine elektrische Anzeige ist über eingebaute Impulskontakte (Kontaktanemometer), die z.B. nach jeder Umdrehung (oder über eine Übersetzung nach jeweils 100 Umdrehungen) einen elektrischen Kontakt auslösen, möglich. Die elektrische Kontakte können dann in elektromagnetische Impulszähler (Telefonzähler) aufsummiert werden. Bei Schalenkreuz-Anemometer mit eingebautem Dynamo wird eine elektrische Spannung erzeugt, die der Windgeschwindigkeit proportional ist.

### B.5.3 Hitzdraht-Anemometer

Heizt man einen Körper (Heizdraht) elektrisch mit konstanter Leistung, so hängt die Differenz zwischen Körpertemperatur und Lufttemperatur von der Wärmeübergangszahl und damit von Windgeschwindigkeit ab. Bei dem Hitzdraht-Anemometer wird die windbedingte Abkühlung eines frei aufgespannten, beheizten, dünnen Edelmetalldrahtes gemessen (Abbildung B.5.3-1).

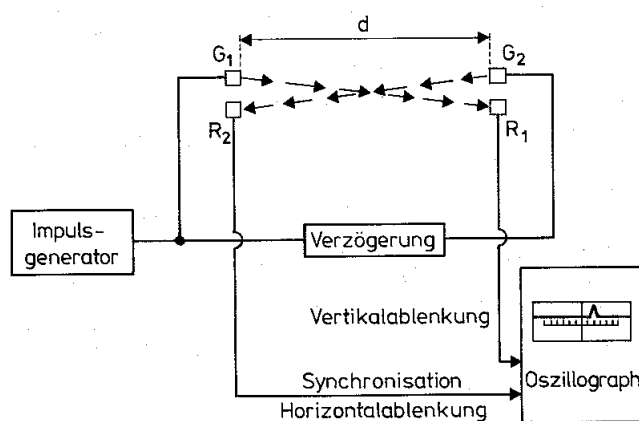


**Abbildung B.5.3-1: Hitzdraht-Anemometer** (nach STEUBING & FANGMEIER, 1992). a = Führungsstab, b = Messkopf, c = Thermoelement mit unbeheizter Messstelle, d = Hitzdraht mit beheizter Lötstelle

Bei festgelegter Heizleistung dient die Temperaturdifferenz zwischen Draht und Luft als Maß für die vorhandene Windgeschwindigkeit. Thermische Windmesser eignen sich daher besonders die für die Messung kleiner Windgeschwindigkeiten wie sie vor allem im Inneren von geschlossenen Pflanzenbeständen auftreten.

### B.5.4 Sonic-Anemometer

Mit Hilfe von Sonic-Anemometern kann die Windgeschwindigkeit trägheitslos gemessen werden. Abbildung B.5.4-1 zeigt das Funktionsprinzip eines derartigen Anemometers.



Sonic-Anemometer

Abbildung B.5.4-1: Funktionsschema eines Sonic-Anemometers (nach JANETSCHKE, 1982).

Längs einer Messstrecke ( $d$ ) sind je zwei Schallgeber (G<sub>1</sub>, G<sub>2</sub>) und Schallempfänger (R<sub>1</sub>, R<sub>2</sub>) so angeordnet, dass in beide Richtungen der Messstrecke eine Schallwelle (Schallimpuls) ausgestrahlt und empfangen werden kann. Bei Windstille wird die elektronische Verzögerung so eingestellt, dass der periodisch ausgestrahlte Schallimpuls genau in der Mitte des Oszillographenschirmes erscheint. Bei Auftreten von Wind in Richtung der Messstrecke wird der eine Schallimpuls, der in Windrichtung läuft, beschleunigt, der andere verzögert. Dadurch kommt es zu einer Signalverschiebung am Oszillographenschirm, aus der die Windgeschwindigkeit berechnet werden kann. Zur Erfassung von Windgeschwindigkeit und -richtung sind drei dieser Schallmessstrecken notwendig. Sonic-Anemometer sind sehr teuer und werden daher nur bei sehr hochgezüchteten Ökosystemanalysen (vor allem bei Austauschmessungen nach der Wirbel-Korrelationsmethode) verwendet.

### B.5.5 Messung und Interpretation von Windprofilen

Der Wind, der über das Gelände streicht, wird in seiner Bewegung durch die Reibung an der Geländeoberfläche behindert. Die Abnahme der Windgeschwindigkeit mit der Höhe, das Windprofil, wird von der Höhe und Dichte des Pflanzenbestandes wesentlich beeinflusst (Abbildung B.5.5-1). Bei adiabatischer Schichtung (= vertikale Temperaturabnahme von 1°C je 100 m Höhenanstieg) ergibt sich über Pflanzenbeständen eine logarithmische Abnahme der Horizontalkomponente ( $u$ ) der Windgeschwindigkeit mit der Höhe ( $z$ ):



( B.5-1)

$$u(z) = \frac{u^+}{k} \ln \frac{z-d}{z_0}$$

Dabei ist (d) die Verdrängungshöhe (ist ca. 2/3 der Bestandeshöhe), ( $u^+$ ) die Schubspannungsgeschwindigkeit, (k) die v. Karman'sche Konstante ( $k = 0,41$ ) und ( $z_0$ ) der Rauigkeitsparameter (ein Maß für die aerodynamische Rauigkeit der Pflanzendecke).

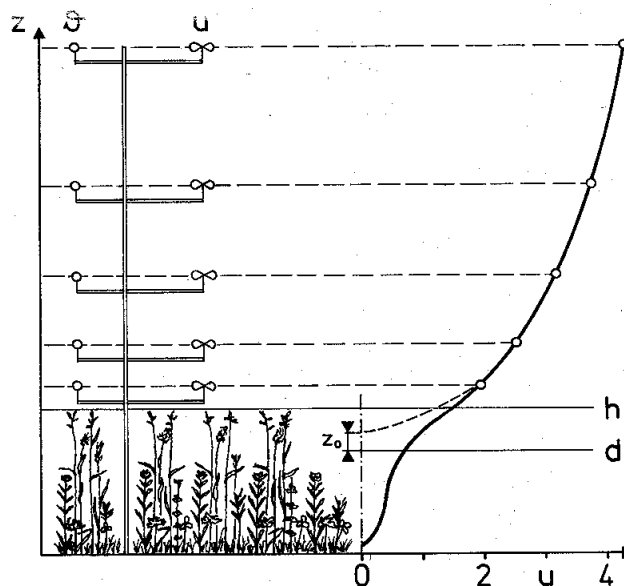


Abbildung B.5.5-1: Windprofil in einer Wiese (aus JANETSCHKE, 1982 nach CERNUSCA, 1977).

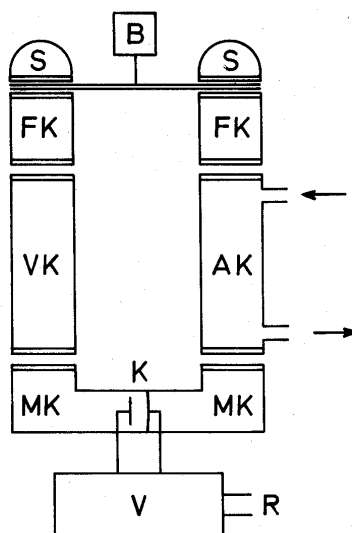
Die Bestimmung der Parameter  $u^+$ ,  $d$  und  $z_0$  des Windfeldes erfolgt nach Gleichung ( B.5-1) durch Messung der Horizontalkomponente der Windgeschwindigkeit in mindestens 4 Höhen über dem Bestand. In den gleichen Höhen sollten auch Temperaturmessungen erfolgen, da Gleichung ( B.5-1) nur bei adiabatischer Schichtung gilt. Außerdem muss darauf geachtet werden, dass die sog. „Fetch-Länge“ in Windrichtung genügend groß ist. Unter Fetch-Länge versteht man jene maximale Entfernung in Windrichtung innerhalb welcher sich Inhomogenitäten in der Gestaltung der Bodenoberfläche (Pflanzendecke) störend auf das örtlich gemessene Windprofil auswirken. Als Richtwert gilt, dass die Fetch-Länge 100 – 200mal so groß ist, wie die Profilhöhe sein muss. Wird z.B. das Windprofil bis in 2m Höhe über dem Pflanzenbestand gemessen, so muss sich der Bestand mindestens 200 – 400 m in Windrichtung erstrecken.

## B.6 Analysemethoden für $CO_2$

Für die Bestimmung des  $CO_2$ -Gehaltes der Luft im geschlossenen oder offenen Messsystem oder in der freien Atmosphäre zur Berechnung des Gasumsatzes der Pflanzen gibt es verschiedene Analysemethoden (Übersicht Sesták, Catský und Jarvis 1971), von denen hier nur eine kurz beschrieben werden soll.

### B.6.1 $CO_2$ -Bestimmung durch Ultrarotabsorption

Seit 1950 hat ein neues physikalisches Messverfahren zur  $CO_2$ -Analyse der Luft in die pflanzenphysiologische und -ökologische Forschung Eingang gefunden, das allen bisher beschriebenen Methoden überlegen ist und eine vollautomatische und lückenlose Registrierung des  $CO_2$ -Gehaltes strömender Luft mit höchster Genauigkeit ermöglicht (Egle und Ernst 1949). Es beruht auf der Tatsache, dass Dipolgase wie  $CO_2$  im Infrarot ein charakteristisches Absorptionsspektrum aufweisen.



**Abbildung B.6.1-1: Funktionsschema eines Ultraabsorptionsschreibers.** S: Infrarotstrahler, B: Blendenrand, FK: Filterkammer, VK: Vergleichskammer, AK: Analysenkammer, MK: Messkammer, K: Membrankondensator, V: Verstärker, R: Registriergerät (Schreiber). Weitere Erklärungen im Text (nach JANETSCHKE 1982).

Im Ultraabsorptionsschreiber (URAS, IGRA) sind im Strahlengang von 2 Ultrarotstrahlern (S) röhrenförmige Absorptionskammern nebeneinander angeordnet (Abbildung B.6.1-1). In der Vergleichskammer (VK) befindet sich Stickstoff, welcher die Strahlen ungehindert durchlässt. Durch die Analysenkammer (AK) strömt die zu analysierende Luft, welche die Strahlung entsprechend ihrem  $\text{CO}_2$ -Gehalt schwächt. Hinter den beiden Absorptionskammern befindet sich eine mit  $\text{CO}_2$  gefüllte Messkammer (MK), deren Hälften durch einen Membrankondensator (K) voneinander getrennt sind. Die in die Messkammerhälften eintretende Strahlung wird vom  $\text{CO}_2$  absorbiert, das sich dadurch erwärmt und ausdehnt. Die daraus resultierende Druckdifferenz ist dem  $\text{CO}_2$ -Gehalt der Luft in der Analysenkammer proportional; sie bewirkt eine Ausdehnung der Membran und führt zu einer Kapazitätsänderung des Kondensators. Nachdem der Strahlengang durch ein Blendenrad (B) periodisch unterbrochen wird, kommt es zu Schwingungen der Membrane, die in Spannungsschwankungen umgewandelt, verstärkt (V) und mit einem Schreiber (S) aufgezeichnet werden.

Ultrarotgasanalysatoren werden heute von einigen Firmen in verschiedener Ausführung erzeugt. Für  $\text{CO}_2$ -Gaswechsellmessungen an Pflanzen hat sich ein Messbereich von 250 – 350 ppm  $\text{CO}_2$  bewährt, also mit unterdrücktem Nullpunkt, bei dem noch eine  $\text{CO}_2$ -Differenz von 1 ppm abgelesen werden kann. Die Eichung erfolgt im Werk, soll jedoch durch Eichgase oder Gasmischpumpen in gewissen Zeitabständen kontrolliert werden.

Neben der URAS mit geschlossener, mit Stickstoff gefüllter Vergleichskammer, der sich für Absolutmessungen des  $\text{CO}_2$ -Gehaltes der Luft eignet, gibt es auch einen Differenz-URAS, bei dem beide Kammern mit Luft durchströmt werden. Schickt man durch die eine Kammer die Vergleichsluft, durch die andere die Küvettenluft, lässt sich die  $\text{CO}_2$ -Differenz unmittelbar bestimmen; sie ist dann unabhängig von der Höhe der  $\text{CO}_2$ -Konzentration der Außenluft.

## C Untersuchung der biotischen Faktoren

Pflanzen bestehen zu rund 47% ihrer Trockensubstanz aus Kohlenstoff. Der aus dem CO<sub>2</sub> stammende Kohlenstoff wird entweder kurzzeitig in den Blättern, oder längerfristig im Holz und in den Wurzeln der Bäume gespeichert. Aber auch der Kohlenstoffpool im Boden bildet eine bedeutende CO<sub>2</sub>-Senke: Wurzeln, abgestorbene Pflanzenreste und Lebewesen im Boden bilden dort bedeutende Kohlenstoffvorräte.

Die Pflanzendecke erfüllt eine wichtige Aufgabe im Kreislauf der Mineralstoffe. Diese werden den tiefen Bodenschichten durch die Wurzeln entzogen, in der Pflanze über Bodenniveau gehoben und durch den Laubfall dem Boden wieder zurückgegeben. Vor dem Laubfall wandern Eiweißabbauprodukte aus den Blättern in die Sprossachsen und werden dort gespeichert. Aus diesen Aminosäuren- und Proteindepots wird im folgenden Jahr der Frühjahrsaustrieb versorgt. So kann mit zunehmendem Blattalter ein Teil des Stickstoffes in Gewebe mit höherem Stickstoffbedarf verschoben werden. Besonders während der Seneszenz der Blattorgane wird der gesamte Stickstoff, bis auf die immobilisierbaren Stickstoffanteile, in die verbleibenden lebenden Organe der Pflanze transportiert.

### C.1 Erntemethoden

#### C.1.1 Bestimmung der pflanzlichen Biomasse mit der Erntemethode

Obwohl die Erntemethode der einfachste Weg ist, pflanzliche Biomasse und Produktion zu bestimmen, ist sie arbeitsaufwendig und teuer. Bei ihrer Anwendung sollte klar sein, wozu die Biomasse und die Produktion einer bestimmten Pflanzengesellschaft bekannt sein müssen. Die Biomasse als oberirdischer Trockensubstanzvorrat pro Oberflächeneinheit ist der genaueste Parameter zur Beschreibung der Mengenrelationen in einer Pflanzengesellschaft.

Der zweite Aspekt (Struktur und Funktion) stellt einerseits die Verbindung zwischen der vertikalen Biomassenschichtung und dem Lichtklima im Bestand unter einer engen Beziehung der Ausweisung ökologischer Nischen her. Dazu wird die Biomasse in Schichten abgeerntet und das Ergebnis in Blockdiagrammen dargestellt.

Die Biomasse wird als pflanzliche Biomasse, pflanzlicher Bestandesvorrat oder Phytomasse bezeichnet und definiert als „dry matter of living organisms present at a given time per unit of earth's surface“ (LIETH & WHITTAKER 1975, S. 4).

#### C.1.2 Bestimmung von Phytomasse in Strauch- und Baumbeständen

Flächenmäßiges Abernten kommt für Baum- und Strauchbestände überhaupt nicht in Betracht, und die einfachste Methode besteht darin, die Bäume in der Versuchsfläche zu zählen, einige als Stichprobe zu fällen, deren Phytomasse zu bestimmen und den Mittelwert zu berechnen. Dieser wird mit der Anzahl der Bäume multipliziert und so die Bestandesphytomasse

geschätzt. Die jährliche Holzproduktion wird aus Holzmasse durch Alter, das durch Jahresringzählung ermittelt wird, bestimmt, die Laub- und Zweigproduktion durch Abernten der Neutriebe. In Laubwäldern finden Fangtrichter häufig Verwendung, die eine Schätzung des Laubfalls und somit der Laubproduktion ermöglichen (vgl. NEWBOULD 1967, CHAPMAN 1976). Dieser „mean-tree approach“ (WHITTAKER & MARK 1975) setzt aber voraus, dass die Bäume gleich alt und ungefähr gleich groß sind, eine Bedingung, die allenfalls Plantagen erfüllen, aber kaum natürliche oder naturnahe Wälder. Diese sind häufig geschichtet und aus mehreren Arten zusammengesetzt, die Bäume verschieden alt und groß. Hier kommt eine Methode zur Anwendung, die in Europa und Japan als „Allometrie“, in Nordamerika als „dimension analysis“ bekannt ist (BASKERVILLE 1972).

### C.1.3 Allometrie

Die Allometrie (allo metron (griechisch): das fremdartige Maß) ist ein wichtiges Verfahren um aus einer bekannten biologischen Größe eine unbekannte biologische Größe abzuleiten bzw. zu schätzen. Das Prinzip der Allometrie besteht darin, dass eine repräsentative Anzahl von Bäumen als Stichprobe gezählt wird und Relationen zwischen leicht messbaren Größen, wie z. B. Stammdurchmesser in Brusthöhe (DBH in 1,3 m Höhe) und Phytomasse bzw. Produktion, ermittelt werden.

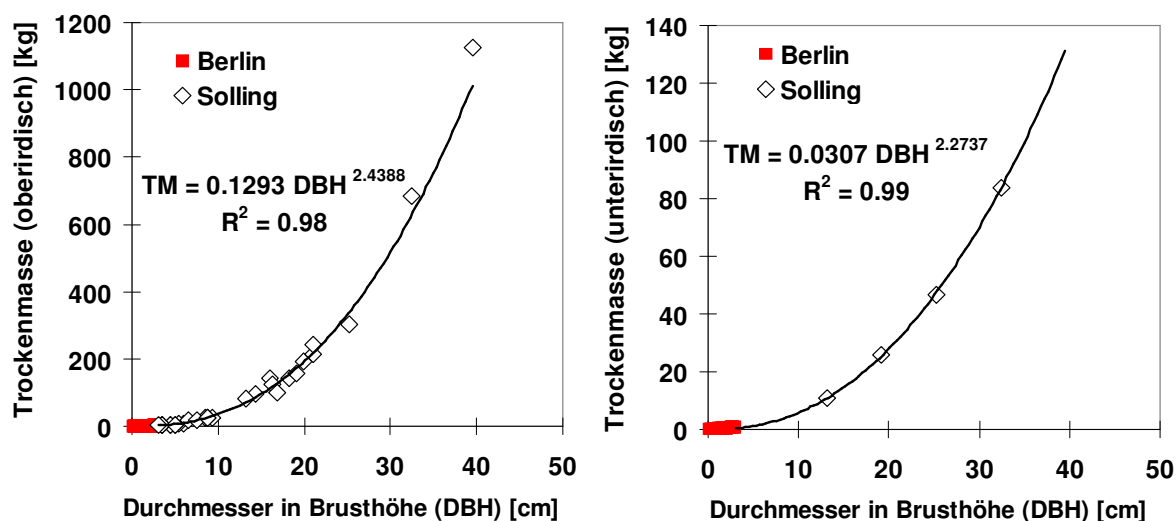
Nach den von ELLENBERG et al (1986) im Solling-Projekt und von Forstreuter (2002) ermittelten Biomassendaten ergeben sich zum Beispiel für die oberirdische und unterirdische Biomasse der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) folgende Abhängigkeiten in Relation zum Brusthöhendurchmesser in 1,3 m Höhe (DBH). Dieser Zusammenhang zwischen ober- und unterirdischen Parametern wird meist mit dem klassischen allometrischen Potenzmodell beschrieben (**Abbildung C.1.3-1**). Mit Hilfe der Regressionsanalyse wird die beste Funktion durch die Punktwolke berechnet, entsprechend der Gleichung:

$$(C.1-1) \quad TM = a * DBH^b$$

TM: Trockenmasse [kg]

DBH: Brusthöhendurchmesser [cm] in 1,3 m Höhe

a, b: Konstanten (empirische Parameter)



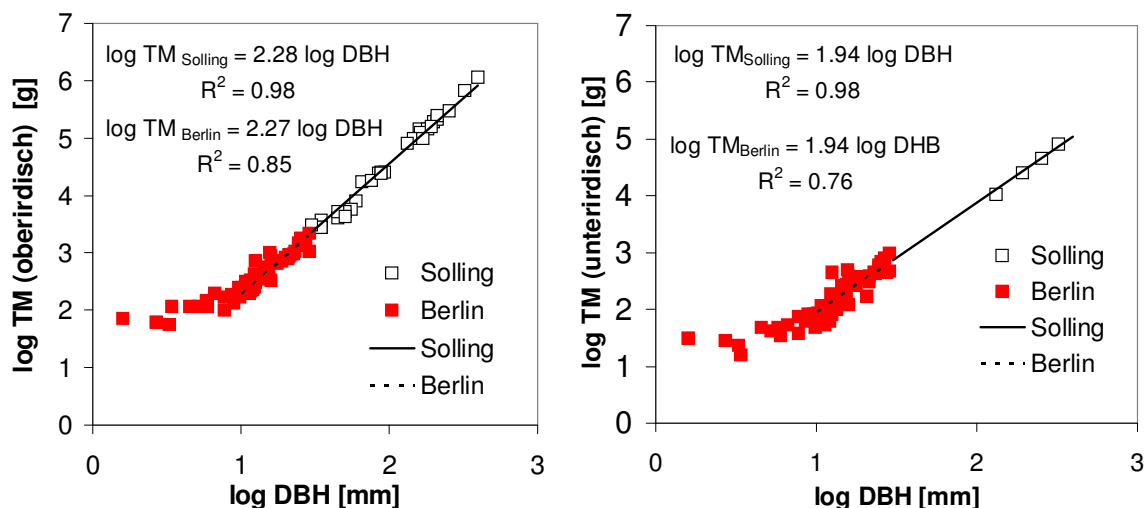
**Abbildung C.1.3-1: Abhängigkeit der ober- und unterirdischen Biomasse in Relation zum Brusthöhen-durchmesser (DBH in 1,3 m Höhe) auf Grundlage der Daten von adulten Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) aus dem Solling-Projekt (Ellenberg et al. 1986) und juvenilen Rotbuchen in Berlin-Dahlem (Forstreuter 2002).**

Das logarithmische Auftragen der Datenpunkte führt zu einem einfachen linearen Zusammenhang (**Abbildung C.1.3-2**). Nach logarithmischer Transformation der Daten können die beiden Parameter der Geradengleichung, der Schnittpunkt *a* und die Steigung *b*, mit Hilfe der linearen Regression bestimmt werden. Aus der bekannten Geradengleichung kann die gesuchte Trockenmasse durch Potenzieren des ermittelten Wertes von  $\log_{10}(TM)$  (Umkehrfunktion des Logarithmus) berechnet werden:

$$(C.1-2) \quad \log_{10}(TM) = a + b * \log_{10}(DBH)$$

$$(C.1-3) \quad TM = 10^{\log_{10}(TM)}$$

- TM: die zu berechnenden Trockenmasse [g]
- DBH: der gemessene Brusthöhendurchmesser [mm] in 1,3 m Höhe
- a: Schnittpunkt bzw. Verschiebung auf der y-Achse relativ zum Ursprung
- b: Steigung der Geraden
- log dekadische Logarithmus



**Abbildung C.1.3-2: Linearer Zusammenhang der ober- und unterirdischen Biomasse zum Brusthöhen-durchmesser (DBH in 1,3 m Höhe) auf Grundlage der Daten von adulten Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) aus dem Solling-Projekt (Ellenberg et al. 1986) und juvenilen Rotbuchen in Berlin-Dahlem (nach Forstreuter 2002).**

In sehr heterogenen Beständen wird die Gleichung für verschiedene Größenkategorien, Arten und Artengruppen getrennt ermittelt. Auch der Baum selbst muss kompartimentiert werden, da die einzelnen Teile nicht mit der gleichen Methode bestimmt werden können.

Bestimmt man nun in einer Probefläche z.B. den Durchmesser in Brusthöhe für jeden Baum, ordnet diesen einer bestimmten Kategorie zu, für die eine eigene Regressionsgleichung gilt, berechnet Phytomasse und Produktion, summiert diese Werte auf, so wird das Endergebnis die Flächenmasse bzw. Flächenproduktion sein. Beachtet werden muss dabei die Fehler-

fortpflanzung, denn die Transformation verursacht unter anderem einen systematischen Fehler, der zu Unterschätzung der Endwerte um ca. 10 – 20% führt. Für viele Zwecke wird es genügen, passende Regressionsgleichungen aus der Literatur zusammenzustellen, welche an Bäumen erarbeitet wurden, die in Wuchsform und Wachstumsrhythmus den Untersuchungsobjekten ähnlich sind oder zur gleichen Gattung zählen (JANETSCHEK 1982).

### C.1.4 Bestimmung der Feinwurzelmasse

Die vertikale Verteilung der lebenden Feinwurzeln wird in den Pflanzenbeständen mit der Bohrstockmethode untersucht. Es werden jeweils mindestens drei Bodenkerne mit einem Bohrstock (nach Pürckhauer) oder Probennehmer (siehe **Abbildung C.1.4-1**) entnommen.

**Tabelle C-1: Einteilung der Wurzeln in Durchmesserfraktionen (nach Bolte et al. 2003)**

Ø>50 mm	Starkwurzeln	
Ø>20-50 mm	Derbwurzeln	Grobwurzeln im weiteren Sinn Ø>2 mm
Ø>10-20 mm	Grobwurzeln	
Ø>5-10 mm	Mittelwurzeln	
Ø>2-5 mm	Schwachwurzeln	
Ø<1-2 mm	Feinwurzeln im engeren Sinn	Feinwurzeln im weiteren Sinn
Ø≤1 mm	Feinstwurzeln	Ø≤ 2 mm



**Abbildung C.1.4-1: Probenentnahme zur Wurzelmassenbestimmung und Auswaschung der Feinst- bzw. Feinwurzeln.**

Die gewonnenen Bodenprofile werden nach Tiefe in Horizonte (0-10 cm, 10 bis 20 cm, 20 bis 30 cm, 30 bis 40 cm und 40 bis 50 cm usw.) unterteilt.

Die Bodenproben werden Portionsweise mit Hilfe eines Siebes (1 mm Maschenweite) über einem Auffanggefäß unter einem laufenden Wasserstrahl oder mittels einer Handstrahldüse grob von Bodenpartikeln gereinigt. Die Proben werden anschließend in einem Wasserbad aufgeschwemmt und alle Wurzeln mit Hilfe eines Siebes (1 mm Maschenweite) und einer Pinzette ausgewaschen und aussortiert. Die ausgewaschenen Wurzeln werden nach ihrem Durchmesser klassifiziert und verschiedene Stärkeklassen (Feinstwurzeln  $\varnothing \leq 1$  mm, Feinwurzeln  $\varnothing > 1-2$  mm, Schwach- oder Grobwurzel  $\varnothing > 2$  mm) zugeordnet.

Eine Einteilung nach lebenden und toten Fraktionen wird aufgrund des zusätzlich erforderlichen hohen Zeitaufwandes nicht vorgenommen.

Zur Wurzelmassenbestimmung werden alle Wurzeln in einem Trockenschrank bei 85° C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und die Masse mit Hilfe einer Analysenwaage bestimmt. Die Wurzelmassen werden mit Hilfe des Innendurchmessers des Bohrstockes (1.8 cm) auf eine Grundfläche von 1 m<sup>2</sup> hochgerechnet.



Tabelle C-2: Probenentnahme zur Bestimmung der lebenden Feinwurzelmasse

Standort	Tiefenstufen cm	Durchmesserfraktionen der Wurzeln						übrige org. Substanz		Bemerkungen
		Ø≤1 mm		Ø<1-2 mm		Ø>2 mm		Probe	TM [mg]	
		Probe	TM [mg]	Probe	TM [mg]	Probe	TM [mg]			
	0-10									
	10-20									
	20-30									
	30-40									
	40-50									
	50-60									
	60-70									
	70-80									
	80-90									
	90-100									

## C.1.5 Untersuchung spezifischer Feinwurzelparameter

### C.1.5.1 Erfassung von Wurzelspitzenhäufigkeit und Mykorrhizierungsgrad

Zur Untersuchung der Wurzelspitzenhäufigkeit werden an einer Stichprobe von 10 lebenden Feinwurzelsträngen die vorhandenen Wurzelspitzen unter dem Stereomikroskop gezählt (ohne Unterscheidung, ob die Spitzen mykorrhiziert sind oder nicht). Berücksichtigt sollten dabei nur Wurzelspitzen werden, die physiognomisch intakt sind. Die Anzahl der so erfassten Wurzelspitzen kann auf die Trockenmasse bzw. Länge des Feinwurzelstranges bezogen werden und ergibt eine spezifische Wurzelspitzenhäufigkeit.

Schwieriger ist die Bestimmung des Mykorrhizierungsgrades der Feinwurzeln. Eine echte Quantifizierung des Mykorrhizierungsgrades der Wurzelspitze eines Feinwurzelstranges ist nur bei Ektomykorrhizen möglich und erfolgt optisch unter dem Stereomikroskop. Tatsächlich ist jedoch nicht immer eindeutig zu erkennen, ob eine Wurzelspitze ektomykorrhiziert ist oder nicht. Die Ansprache sollte deshalb eher konservative durchgeführt werden.

## C.1.6 Gewichtsbestimmung

Die Phytomasse wird als Trockensubstanz bestimmt. Die Temperatur, bei der das Material getrocknet werden soll, ist 85 °C. Von der früheren und z. T. heute noch üblichen Trockentemperatur von 105 °C ist man vor allem deshalb abgekommen, weil verschiedene Pflanzensubstanzen (z. B. ätherische Öle) bei dieser Temperatur sich verflüchtigen oder thermisch zersetzt werden. Wichtig ist, dass das Material schnell abgetötet wird, um Atmungsverluste auszuschließen. Das Trocknen erfolgt in einem Trockenschrank bis zur Gewichtskonstanz, was durch einen Vorversuch ermittelt werden muss. Einfach eine Zeit festzulegen, kann verhältnismäßig große Fehler verursachen.

## C.1.7 Bestimmung der Blattfläche

Die Bestimmung der Blattfläche kann einerseits direkt nach der Ernte der Einzelblätter (destruktive Methode) mit Hilfe eines Blattflächenmessgerätes ermittelt werden oder andererseits während der laufenden Versuchsreihen zerstörungsfrei durch allometrische Verfahren (nicht destruktive Methode).

Die direkten Messungen der einfachen Blattfläche werden mit Hilfe der Blattflächenmessgeräte (Portable Area Meter, Modell LI-3000, LiCor, USA, **Abbildung C.1.7-1, links**) und (Modell Li-3100, LiCor, USA, **Abbildung C.1.7-1, rechts**) durchgeführt. Vor jeder Messreihe werden die Geräte mittels einer bekannten Fläche kalibriert (Messwertabweichung <2%). Die Blattflächen werden falls möglich direkt nach der Entnahme im Feld ermittelt, um etwaige „Schrumpfungseffekte“ der Blätter so gering wie möglich zu halten.



**Abbildung C.1.7-1: Die direkten Messungen der einfachen Blattfläche werden mit Hilfe der Blattflächenmessgeräte (Links: Portable Area Meter, Modell LI-3000, LiCor, USA) und (Rechts: Modell Li-3100, LiCor, USA) durchgeführt.**

Die Blätter werden zur Blattflächenbestimmung mit dem tragbaren Blattflächenmessgerät (Typ LI300, Fa. Li-Cor) zwischen zwei durchsichtige Folien gelegt und durch den Messkopf des Gerätes gezogen. An der äußeren Kante des Messkopfes sind Rotlicht-emittierenden Leuchtdioden mit geringer Wellenlängen-Bandbreite in einer Reihe im Abstand von 1 mm über eine Länge von 12,8 cm angeordnet. Darunter befindet sich eine Reihe Linsen-Photodioden, die nur auf Rotlicht mit der Bandbreite der Leuchtdioden reagiert. Die Breite des Blattes wird bestimmt, indem das Blatt zwischen Photodiode und Leuchtdiode hindurchgezogen wird. Die Zahl der bedeckten Leuchtdioden entspricht der Blattweite in mm. Streu- und Tageslicht haben aufgrund der schmalen Bandbreite der Leucht- und Photodiode keinen Einfluss auf das Messergebnis.

Eine Schnur, die mit dem Blatt mitgezogen wird, löst einen 'flying-spot-scan' der Leuchtdioden aus, so dass jede der 128 Leuchtdioden in 3,5 ms Abständen einmal aufblitzt. Dieser 'flying-spot-scan' wiederholt sich jeden Millimeter, den die Schnur herausgezogen wird. Die Zahl der insgesamt durch ein Blatt bedeckten Leuchtdioden entspricht demnach der Blattfläche in mm<sup>2</sup>.

Zur Blattflächenbestimmung wird jedes Blatt mehrmals gemessen und der arithmetische Mittelwert berechnet. Die Blattflächen-Mittelwerte werden mit dem täglich neu bestimmten Kalibrierfaktor korrigiert. Das Messgerät wird kalibriert, indem eine Kalibrierschraube auf eine leere Folie so eingestellt wird, dass kein Wert angezeigt wird. Mit einem Papierstück definierter Fläche  $L$  wird ein Kalibrierfaktor  $f$  berechnet. Die Fläche des Eichpapiers wird zehnmal gemessen. Der Kalibrierfaktor berechnet sich als Quotient von tatsächlicher Fläche  $L$  und arithmetischem Mittel der gemessenen Werte  $L_{x10}$

$$(C.1-4) \quad f = \frac{L}{L_{x10}}$$

Die nicht-destruktive Bestimmung erfolgt über eine allometrische Beziehung von leicht messbaren Größen wie z.B. den Blattlängen und –breiten zur Blattfläche. Die Blattlängen und –breiten werden mittels eines Lineals (1 mm Einteilung) gemessen. Im Vorfeld werden Mes-

sungen an einer repräsentativen Anzahl von Blättern durchgeführt und die Koeffizienten der Beziehung anhand einer Regressionsgleichung analysiert und der Korrelationskoeffizient für die Beziehung angegeben. Die einfache Blattfläche wird aus Gleichung mit den zu bestimmenden Koeffizienten berechnet:

$$y = c_0 + c_1 * x$$

$$x = L_1 * L_2$$

mit

y:	einfache Blattfläche [cm <sup>2</sup> ]
c <sub>0</sub> , c <sub>1</sub> :	zu bestimmende Koeffizienten
L <sub>1</sub> :	Länge des Blattes [cm]
L <sub>2</sub> :	Breite des Blattes [cm]

### C.1.8 Bestimmung des Blattflächenindex

Die Größe des Blattapparates in Bezug auf Transpiration und Nettoassimilation wird durch den Blattflächenindex (leaf area index = LAI, auch BFI) beschrieben. Der Blattflächenindex (ist ein dimensionsloses Maß für den Überdeckungsgrad der Bodenfläche durch lebende Blattschichten (vgl. LARCHER 1980) und wird aus dem Verhältnis von einseitiger Blattfläche zur Bodenfläche bestimmt. Er bezieht sich ausschließlich auf die einfache Blattfläche bzw. projizierte Blattfläche bei dreidimensionalen Blättern wie Nadeln, Rollblättern usw.

Eine Erweiterung wurde als Grünflächenindex durch GEYGER (1964, 1971) eingeführt (green area index = GAI) und berücksichtigt die Tatsache, dass in Wiesen ein großer Anteil assimilierender Oberfläche grünen Stängeln, Blattscheiden, Knospen und Infloreszenzen zuzurechnen ist. Der GAI entspricht der Summe aller Blattflächen (einfach) plus der projizierten Fläche aller nicht „zweidimensionalen“ Teile. Es ist deshalb hier auch unbedingt notwendig, genau klarzustellen, wie der Index berechnet wurde, ansonsten ist der Wert nicht interpretierbar.

Für die direkte Bestimmung werden Proben abgeerntet und mittels der automatischen Blattflächenmessgeräte bestimmt (z. B. LI-300 Area Meter, **Abbildung C.1.7-1**).

Die indirekte Bestimmung benutzt, vergleichbar der Allometrie, Relationen zwischen Oberfläche und leichter messbaren Parametern (z. B. Blattlänge, am zweckmäßigsten aber Blatttrockengewicht). Bei nicht zu kleinen (>0,5 cm<sup>2</sup>) und zugleich flachen Blättern werden Blattscheiben ausgestanzt, deren Durchmesser nach Maßgabe der Größe des Blattes, Dichte und Ausprägung der Nervatur gewählt wurde (**vgl. Kap. C.1.7**). Das Trockengewicht dieser Blattscheiben wird in Relation zu deren Fläche gesetzt (SLA = specific leaf area). Aus dieser Verhältniszahl und dem Blatttrockengewicht der entnommenen Gesamtprobe wird die Gesamtblattfläche berechnet, wobei wiederum auf die Fehlerfortpflanzung zu achten ist.

### Bestimmung der Blattmasse und -fläche auf der Bestandesebene

Die Gesamtblattmassen werden entweder aus den Ergebnissen der Ernten oder aber des Laubfalles ermittelt. Während des herbstlichen Laubfalles werden die Blätter in Streufalltrichter aufgefangen und die Blattmassen und -flächen bestimmt.

Die Berechnung des Blattflächenindex erfolgt dann nach der Gleichung:

$$(C.1-5) \quad LAI = \frac{\text{Gesamtsummen der Blattflächen}}{\text{Bodenfläche}} \quad [m^2 m^{-2}]$$

### C.1.9 Bestimmung des Blattmassenwertes pro Blattflächeneinheit (LMA)

Bei vielen einheimischen Gehölzen unterscheidet man zwei morphologisch verschiedene Blatttypen, die von der Pflanze als Reaktion auf unterschiedlichen Lichtgenuss ausgebildet werden. Sie stellen in ihren charakteristischen Merkmalen Extremfälle dar. Bei der Rotbuche sind die so genannten Sonnenblätter überwiegend in der Peripherie des Baumes zu finden, wo sie der vollen Sonneneinstrahlung ausgesetzt sind. Schattenblätter werden hingegen in Bereichen mit geringer Lichtintensität ausgebildet. Der Übergang zwischen beiden Formen ist fließend; die entsprechenden Blatttypen werden auch als Halbschattenblätter bezeichnet.

Das wichtigste Kriterium für die Auswahl der Blätter eines Blatttyps in der Praxis ist die Schichthöhe, in der sie innerhalb der Baumstruktur wachsen. Bei der theoretischen Auswertung dient die spezifische Blattfläche (SLA) als exakteres Einteilungskriterium der verschiedenen Blatttypen in „Sonnen-“, „Halbschatten-“, und „Schattenblätter“. Bei Beständen nimmt die spezifische Blattfläche in der Vertikalstruktur von oben nach unten deutlich zu. In oberen Schichten liegen die SLA-Werte zwischen 140 und 220 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> TM; in den unteren Schichten zwischen 250 und 350 cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup> Trockenmasse.

Zur Charakterisierung von verschiedenen Blatttypen innerhalb des Kronenraumes eines Bestandes werden die Blattkennwerte LMA bzw. SLA ermittelt. Der Blattmassenwert (LMA, leaf mass per area) [g m<sup>-2</sup>] wird an allen geernteten Blättern über die Beziehung aus Trockenmasse pro Blattflächeneinheit bestimmt.

$$(C.1-4) \quad LMA = \frac{\text{Blattmasse [g]}}{\text{Blattfläche [m}^2\text{]}}$$

Der reziproke Wert des LMA kann auch als spezifische Blattfläche pro Blattmasseneinheit (SLA) angegeben werden:

$$(C.1-5) \quad SLA = \frac{\text{Blattfläche [cm}^2\text{]}}{\text{Blattmasse [g]}}$$

Aus den frisch geernteten Blättern werden in der Regel jeweils drei Scheibchen mit definierter Blattfläche (1.28 bzw. 1.01 cm<sup>2</sup>) mit Hilfe eines Korkbohrers ausgestochen (**Abbildung C.1.9-1**). Ein Scheibchen dient zur Bestimmung des LMA-Wertes und für die anschließende Blattstickstoffanalyse. Zwei weitere Blattscheibchen dienen den TNC-Analysen (der löslichen Kohlenhydrate und Stärke) bzw. weiteren chemischen Analysen, z.B. der Chlorophyllbestimmung.



**Abbildung C.1.9-1: Entnahme von Blattscheibchen mit dem Korkbohrer zur Bestimmung der Blattmassenwerte am Beispiel eines Buchenblattes.**

Die Scheibchen werden nach dem Ausstechen sofort in flüssigen Stickstoff getaucht und anschließend bis zur Weiterverarbeitung im Kälteschrank gelagert. Die Frischmasse- bzw. Trockenmassebestimmung der Scheibchen erfolgt mit einer Feinwaage. Zur Bestimmung der Trockenmasse werden die Scheibchen wie bei 85°C für etwa 12 Stunden getrocknet. Nach dieser Methode ist eine wiederholte Probenentnahme an denselben Blättern möglich, die nicht abgeerntet, sondern am Ast belassen werden. Hier muss die Entnahme jeweils eines Blattscheibchens auf einer Blatthälfte erfolgen, ohne die Mittelrippe anzustechen. Bei dieser Vorgehensweise dürfte die Entnahme eines Blattscheibchens mit dem vielbeobachteten Lochfraß eines Insektes gleichzusetzen sein.

### **Bestimmung der Nettoprimärproduktion**

Die Nettoprimärproduktion (NPP) drückt aus, wieviel Pflanzentrockenmasse pro m<sup>2</sup> Grundfläche pro Jahr, hier in [g m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>] angegeben, in den Pflanzenbeständen akkumuliert wurde. Die Produktionsleistung an organischer Substanz pro Zeiteinheit und Fläche bezeichnet man als Produktivität (Nettoproduktion). Diese wird gewöhnlich in g Trockensubstanz (TM) pro Grundfläche [m<sup>2</sup>] und Jahr [a] ausgedrückt. Dabei sind zu unterscheiden (Lieth et al. 1965, Lieth 1965): erstens die Primärproduktion (die Menge an Biomasse, die von einer autotrophen Pflanzengesellschaft pro Einheit Grundfläche und Zeiteinheit gebildet wird) und zweitens die Sekundärproduktion (die Biomassenerzeugung der heterotrophen Organismen einer Biozönose).

Die Primärproduktion wird als Bruttoproduktion ( $P_b$ ) teilweise sofort wieder für die Atmung der Pflanzenbestände (Respiration  $R$ ) verwendet. Der Rest, die Nettoproduktion ( $P_n$ ) steht für

den Pflanzenwuchs und damit für die Vergrößerung der lebenden Phytomasse des Ökosystems zur Verfügung. Die Produktionsgleichung lautet:

$$P_n = P_b - R$$

Die Veränderung der Phytomasse ( $\Delta B$ ) ist ebenfalls abhängig von den Verlusten durch tierische Konsumenten ( $V_k$ , z.B. durch Fraß phytophager Insekten) und durch Produktion von Bestandesabfall ( $V_a$ , z.B. oberirdischer Abwurf von Blättern, Blüten, Früchten und abgestorbenen Ästen, sowie der unterirdische Anteil an abgestorbenen Wurzeln und Abgaben von Assimilaten in Form von Wurzelexsudaten).

$$\Delta B = P_n - (V_a + V_k)$$

Da der Term ( $V_a + V_k$ ) als sehr gering oder bekannt eingestuft werden kann, lässt sich die Nettoprimärproduktion in den Modell-Ökosystemen aus der Biomassenzunahme zwischen den zwei Ernteterminen berechnen.

Die Nettoprimärproduktion (NPP) der Pflanzenbestände kann zum einen aus den Ergebnissen der Gesamttrockenmassen direkt bestimmt und zum anderen aus den Messungen des Stammdurchmessers (DBH) und den allometrischen Relationen von Stammdurchmesser (DBH) zu oberirdischer und unterirdischer Phytomasse (Kap. 3.2.1) für einzelne Jahre abgeleitet bzw. errechnet.

Die Angabe der Produktivität in Form von Trockensubstanz, Kohlenstoff oder Kohlendioxid pro Flächen- und Zeiteinheit kann wie folgt ineinander umgerechnet (Lieth 1963, Lieth 1965, Forstreuter 1993, Forstreuter 2002):

$$1 \text{ g Trockensubstanz Pflanze} \approx 0.46 \text{ g Kohlenstoff} \\ \approx 1.68 \text{ g Kohlendioxid (2.9)}$$

Diese einfache Beziehung kann über die Messungen der Kohlenstoffgehalte in der Pflanzensubstanz aufgestellt, wobei die Pflanzenmasse durchschnittlich  $46 \pm 3$  % Kohlenstoff bei einem Aschegehalt von etwa 2% enthält.

Die CO<sub>2</sub>-Gaswechselbilanzen können aufgrund der obigen stöchiometrischen Beziehungen mit dem Faktor 0.59 umgerechnet, um aus diesen Messungen eine Phytomassenentwicklung zu erhalten.

## **C.2 Gaswechsel**

### **C.2.1 Einführung in die Grundmechanismen der Photosynthese**

In dem als „Photosynthese“ bezeichneten Gesamtprozess wird Lichtenergie der Sonne von höheren Pflanzen und photosynthetischen Bakterien in chemisch gebundene Energie umgewandelt. Einzelne Lichtquanten werden dabei von den Antennenpigmenten absorbiert und zu den sogenannten Reaktionszentren (RC) weitergeleitet. In den RC findet eine photoinduzierte Ladungstrennung statt, wobei pro absorbiertem Lichtquant maximal ein Elektron über die Photosynthesemembran transportiert werden kann. Der Elektronentransport ist meistens mit einem Photonentransport über die Membran gekoppelt. Auf diese Weise wird ein photochemisch erzeugtes elektrochemisches Potential über die Membran aufgebaut, das in einer Serie von nachgeschalteten Dunkelreaktionen in Redoxäquivalente und chemische Energie in Form von ATP überführt wird. In weiteren Dunkelreaktionen entstehen stabile chemische Verbindungen. Der hier global beschriebene Prozess der Photosynthese besteht jedoch aus einer Vielzahl komplexer Einzelreaktionen.

C.2.1.1 Die Lichtabsorption

Bei der Absorption eines Lichtquants durch ein Chlorophyllmolekül erhöht sich dessen Energiegehalt um einen dem Lichtquant entsprechenden Energiebetrag. Durch diese Energiezufuhr geht das Pigmentmolekül in einen energetisch angeregten Zustand über. Diese Anregung besteht letztendlich darin, dass durch die absorbierte Lichtenergie ein  $\pi$ -Elektron in ein energiereicheres Orbital gehoben wird. Bei Chlorophyll existieren gemäß seinem Absorptionsspektrum zwei angeregte Zustände, die in ihrem Energiegehalt blauen bzw. roten Lichtquanten entsprechen. Der energiereichere so genannte 2. Singulettzustand ist mit einer Lebensdauer von  $10^{-12}$  Sekunden zu instabil, als dass seine Energie in Form von photochemischer Energie nutzbar gemacht werden könnte. Er fällt daher in den energieärmeren 1. Singulettzustand zurück, der mit seiner Energiedifferenz von  $171 \text{ kJ mol}^{-1}$  zum Grundzustand, dem Energiebetrag der roten Lichtquanten entspricht. Mit einer Lebensdauer von  $10^{-8}$  Sekunden ist der 1. Singulettzustand hinreichend stabil, um die in ihm enthaltene Energie für photochemische Arbeit, d.h. das Erzeugen eines chemischen Potentials, zur Verfügung zu stellen. Der verbleibende Teil der beim Übergang in den Grundzustand freiwerdenden Energie wird als Wärme oder in Form von Licht (Fluoreszenz, Phosphoreszenz) abgegeben (vgl. Box Jablonski-Diagramm).

**Box 1.1 Jablonski-Diagramm**

Im Jablonski-Diagramm werden schematisch alle relevanten elektronisch/vibronischen Zustände eines Moleküls (Systems) sowie die photophysikalischen und photochemischen Prozesse, welche die Zustände miteinander verbinden (wie z. B. strahlungslose Relaxation, Energietransfer, Elektronentransfer etc.), wiedergegeben (Abb. 1.2). Gleichzeitig bildet das Jablonski-Diagramm eine äußerst wichtige Grundlage für das Verständnis und die Interpretation optisch-spektroskopischer Messungen an **Photosystemen**. Wir werden daher in der folgenden Darstellung sehr häufig auf das Jablonski-Diagramm Bezug nehmen. Die Aufklärung des photophysikalisch/pho-

tochemischen Verhaltens eines Moleküls oder auch eines komplexen Systems wie eines ganzen Photosystems besteht darin, die relative energetische Lage der beteiligten elektronischen Zustände im Jablonski-Diagramm sowie die **Geschwindigkeitskonstanten** aller relevanten Prozesse festzulegen. In diesem Sinne kann man sagen, daß die qualitative und schließlich quantitative Aufklärung bzw. Beschreibung des Jablonski-Diagramms eines Systems den entscheidenden Punkt für das Verständnis seiner photochemischen/photophysikalischen Eigenschaften und seines Gesamtverhaltens darstellt.

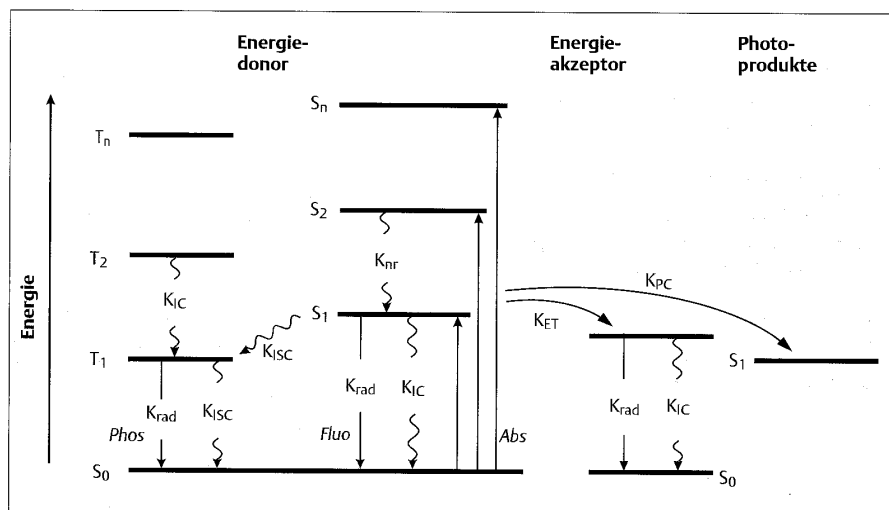


Abb. 1.2 Jablonski-Diagramm. Es sind die relevanten elektronischen Zustände (Singulettzustände  $S_0 \dots S_n$ ; Triplettzustände  $T_1 \dots T_n$ , als horizontale Striche) sowie die photophysikalischen und photochemischen Prozesse, welche die verschiedenen Zustände miteinander verbinden, als Pfeile eingezeichnet. Gerade Pfeile: Strahlungsprozesse (Absorption, Fluoreszenz,

Phosphoreszenz mit Geschwindigkeitskonstante  $k_{rad}$ ; gewellte Pfeile: Strahlungslose Prozesse (mit Geschwindigkeitskonstanten  $k_{IC}$  für interne Konversion und  $k_{ISC}$  für Intersystem Crossing); rote Pfeile: photochemische Prozesse und Elektronentransfer (Geschwindigkeitskonstante  $k_{PC}$ ) bzw. Energietransfer (Geschwindigkeitskonstante  $k_{ET}$ ).

(aus HÄDER 1999)



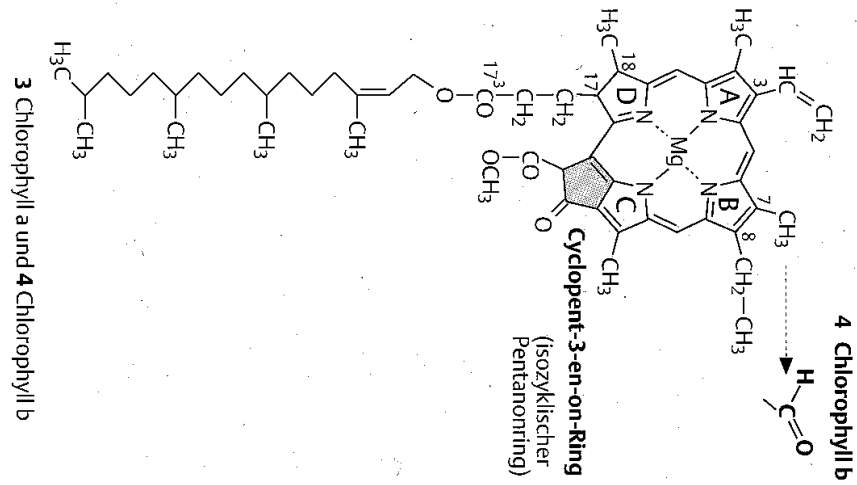


Abbildung C.2.1-1: Aufbau des Chlorophyllmoleküls (nach RICHTER 1998).

Das Reaktionszentrum (RC) ist ein komplexe photochemische molekulare Maschine, die in einem membrangebundenen Pigment-Proteinkomplex einige wenige lichtabsorbierende Cofaktoren enthält, zwischen denen nach Lichtanregung Elektronen übertragen werden können. Im Prinzip ist das RC in der Lage, alle für die Photosynthese essentiellen photochemischen Primärprozessen, d.h. die Ladungstrennung über die Membran, und damit den Aufbau des photochemisch erzeugten elektronischen Potentials, ausführen. Da ein solcher RC Komplex mit seinen wenigen Cofaktoren (typischerweise 6-8) jedoch nur einen sehr kleinen Absorptionsquerschnitt für sichtbares Licht besitzt, wäre die Umsatzrate (turnover rate) bei den in der Natur auftretenden typischen Lichtintensitäten jedoch sehr klein (größenordnungsmäßig zwischen ca.  $1 - 10 \text{ min}^{-1}$ ). Unter diesen Umständen die mit erheblichen Energieaufwand synthetisierte molekulare Maschine RC nur sehr ineffizient genutzt werden. Es war daher während der Evolution der Photosynthese notwendig, die Umsatzrate erheblich zu erhöhen. Praktisch alle Photosynthese treibenden Organismen haben daher Antennensysteme entwickelt, die ihre absorbierte Energie über schnelle Energietransferprozesse zum RC leiten.

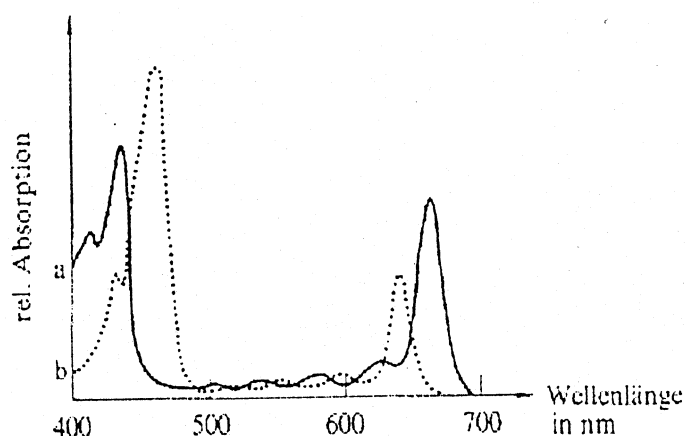


Abbildung C.2.1-2: Absorptionsspektren der Chlorophylle a und b (nach WILLERT 1995)

### C.2.1.2 Die Lichtreaktion

Der photosynthetische Elektronentransport bei oxygenen Organismen (von Cyanobakterien bis höheren Pflanzen) stellt die Redoxäquivalente (NADPH) und Energieäquivalente (ATP) für die Assimilation von C, N, und S zur Verfügung. Er ist in den Thylakoidmembran der Chloroplasten lokalisiert und besteht aus integralen und peripheren Proteinen, an die Pigmente und die prosthetischen Gruppen der Redoxkomponenten gebunden sind. Die Proteine des Elektronentransportsystems sind in drei integralen Membrankomplexen organisiert: Photosystem I, Photosystem II und der Cytochrom  $b_6/f$  – Komplex. Die Komplexe sind durch in der Membran bewegliche Komponenten miteinander verknüpft (Plastochinon, Plastocyanin und Ferredoxin). Im nichtzyklischen Elektronentransport sind alle drei Komplexe beteiligt, im zyklischen nur zwei (Abbildung C.2.1-3).

**Box 3.2 Aufbau von Chloroplasten**

Abbildung 3.3a zeigt einen typischen **Chloroplasten**, der von zwei Hüllmembranen, der äußeren und inneren Hüllmembran, umgeben ist. Sie sind durch den Zwischenmembranraum getrennt und bilden die Chloroplastenhülle, im englischen Sprachraum „envelope“ genannt.

Die interne Grundsubstanz, das „**Stroma**“, enthält meist lösliche Bestandteile, wie z. B. die Enzyme des Calvinzyklus, die zur Fixierung von CO<sub>2</sub> und der Synthese der Zuckerbausteine und Stärke dienen, Enzyme der Nitrit- und Sulfatreduktion, die chloroplasteneigene DNA (Plastom), Ribosomen vom 70 S Typ, tRNA und mRNA, über die die chloroplastencodierten Proteine synthetisiert werden, sowie Plastoglobuli und Stärke. Bei Algen und einigen Moosen, wie z. B. dem Hornmoos *Anthoceros* enthalten die Chloroplasten Pyrenoide, Aggregationen der Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase (Rubisco).

Im Stroma eingebettet liegen die internen Membranen (Abb. 3.3b), die Thylakoide, die ein einziges anastomosierendes Membransystem bilden, dessen Binnenraum, das Thylakoidlumen, ein Kontinuum darstellt. Die Thylakoide sind der Ort der photosynthetischen Lichtreaktionen; sie tragen die photochemischen Reaktionszentren mit den dazu gehörenden Antennen, die Enzyme und Redoxsysteme der photosynthetischen Elektronentransportkette und die ATP-Synthase. Dieses Membransystem kann, abhängig von Zellart und Organismus, unterschiedliche Formen ausbilden; die Membranen können einzeln im Stroma liegen, bei einzelnen Algengruppen zu zweit oder zu dritt assoziiert auftreten oder teilweise gestapelt und ungestapelt vorliegen, wie es bei Chloroplasten höherer Pflanzen der Fall ist. Ein typischer Chloroplast höherer Pflanzen wird in Abbildung 3.4 in schematischer zwei- und dreidimensionaler Darstellung gezeigt.

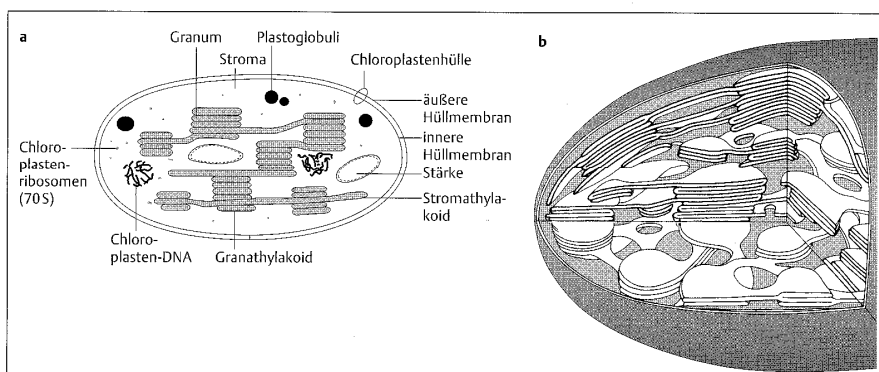


Abb. 3.4 Schematisches Modell eines Chloroplasten höherer Pflanzen (a). Räumliches Bild eines Chloroplasten, das die Topographie der Granathylakoide und Stromathylakoide zeigt (b); die Stromabestandteile

sind der Übersicht halber weggelassen. Granathylakoide und Stromathylakoide bilden ein großes zusammenhängendes Membransystem (nach Wehrmeyer, 1978).

(aus HÄDER 1999)

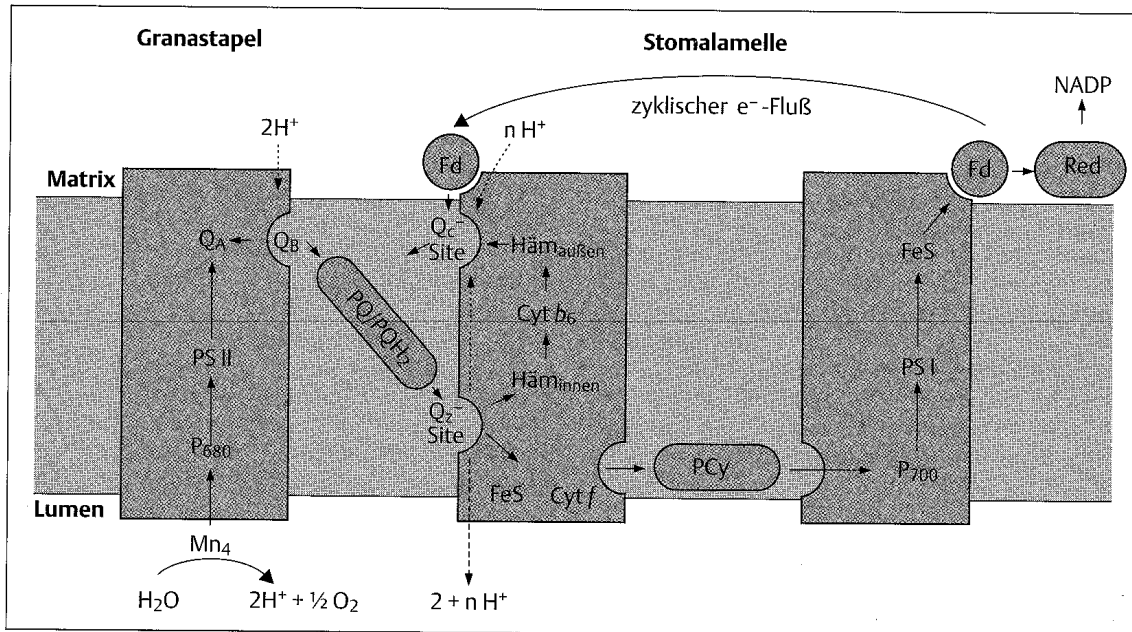


Abbildung C.2.1-3: Elektronentransportkomponenten sind in drei integralen Membrankomplexen zusammengefasst. Bewegliche Redoxkomponenten (Plastochinon, Plastocyanin und ferredoxin) verbinden die Komplexe miteinander (nach HÄDER 1999).

C.2.1.2.1 Die Photolyse des Wassers

Durch lichtbedingte Anregung der Reaktionszentren (Fallenpigmente) in den Photosystemen I und II wird ein Elektronentransport von einem Molekül Wasser zu einem Molekül NADP<sup>+</sup> ausgelöst. Wasser liefert Elektronen, während das Coenzym NADP<sup>+</sup> als Elektronenakzeptor fungiert. Der Elektronentransport ist dabei gegen ein Energiegefälle gerichtet; die dafür nötige Energie wird in Form von Licht zugeführt. Da die Absorption eines Lichtquants zur Überwindung der Energiedifferenz zwischen Wasser und NADP<sup>+</sup> nicht ausreicht, sind die beiden Photosysteme so in Serie geschaltet, dass die absorbierten Lichtenergien zweier Quanten sich gewissermaßen addieren (

Abbildung C.2.1-4). Der Elektronenakzeptor NADP<sup>+</sup>, der Elektronenspender Wasser und die beiden Photosysteme sind über Elektronentransportketten miteinander verbunden. Die beteiligten Proteinverbindungen, werden gemäß ihrer Befähigung zur Elektronenaufnahme bzw. -abgabe, als Redoxsysteme bezeichnet. Startpunkt des photosynthetischen Elektronentransportes ist das Reaktionszentrum des Photosystems II. Nach Anregung gibt dort das P 680 ein Elektron an ein benachbartes Redoxsystem ab. Die so entstandene Elektronenlücke wird aus dem Wasser gedeckt. Als Folge des lichtbedingten Elektronenentzugs wird Wasser in Protonen und Sauerstoff gespalten (Abbildung C.2.1-5). Man bezeichnet diesen Vorgang daher als Photolyse des Wassers.

C.2.1.2.2 Photophosphorylierung (ATP-Bildung)

Vom angeregten P680 zum P700 im Grundzustand erfolgt der Elektronenfluss über eine Elektronentransportkette entlang dem Energiegefälle (Abbildung C.2.1-5). Dies ist mit einem Protonentransport über die Thylakoidmembran gekoppelt, wobei der resultierende Protonengradient die Synthese von ATP ermöglicht. Da hier die Bildung von ATP an die Absorption von Licht gekoppelt ist, spricht man von Photophosphorylierung.

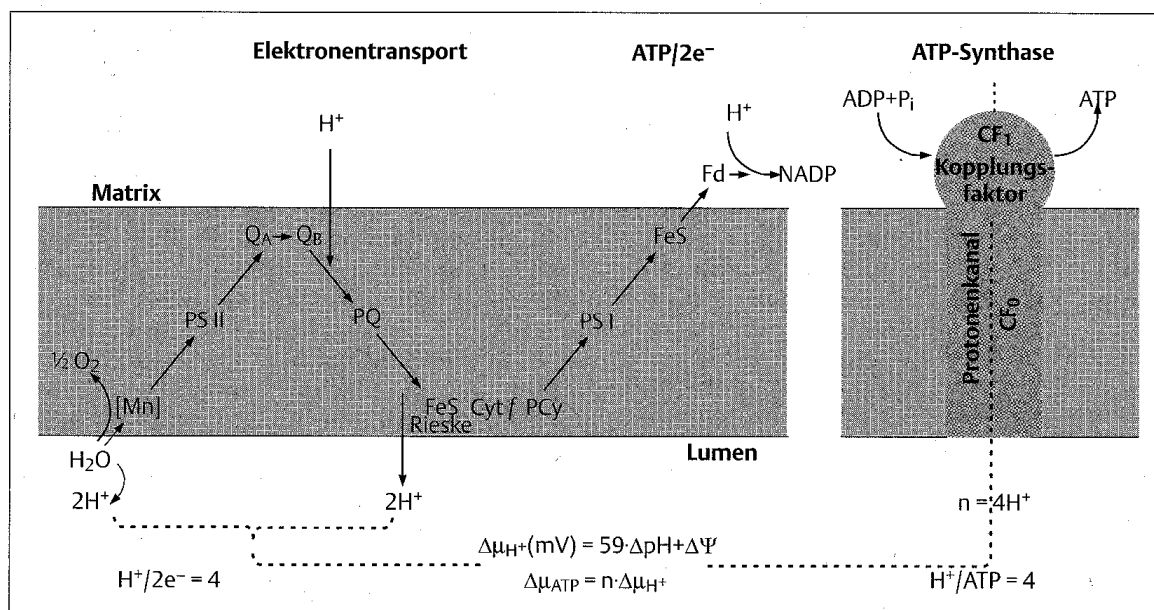
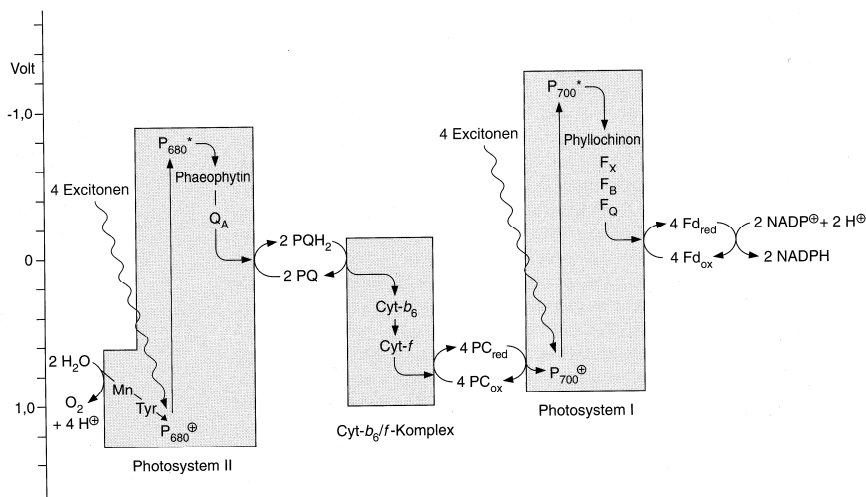


Abbildung C.2.1-4: Vektoreller Transport und gekoppelte ATP-Synthase (nach HÄDER 1999).

C.2.1.2.3 Reduktion des Coenzym NADP<sup>+</sup>

Die Lichtabsorption am Photosystem I führt zum angeregten P700, welches dann Elektronen auf NADP<sup>+</sup> überträgt. Gleichzeitig werden Protonen angelagert, so dass als Endprodukt des photosynthetischen Elektronentransports das reduzierte Coenzym NADPH + H<sup>+</sup> entsteht (Abbildung C.2.1-5).



**Abbildung C.2.1-5: Schema des nichtcyclischen Elektronentransportes in Pflanzen.** Die Reaktionspartner sind nach ihrem Redoxpotential und nach ihrer Zugehörigkeit in den drei am Elektronentransport beteiligten Komplexen aufgetragen. Ein Stern symbolisiert einen angeregten Zustand. Der Elektronentransport zwischen dem Photosystem-II-Komplex und dem Cyt-b<sub>6</sub>/f-Komplex erfolgt durch Plastohydrochinon (PQH<sub>2</sub>), das dabei zum Plastochinon (PQ) oxidiert wird und dann weiter zum Photosystem-I-Komplex durch Plastocyanin (PC) (nach HELDT 1997).

C.2.1.3 Der Calvin-Zyklus

Der Calvin-Zyklus, auch reduktiver Pentosephosphat-Zyklus genannt, ist ein autokatalytischer Kreisprozess, der die CO<sub>2</sub>-Assimilation in photosynthetischen und chemoautotrophen Bakterien und Pflanzen katalysiert. Dieser Stoffwechselweg ist in Prokaryoten im Cytosol der Bakterien und in Eukaryoten im Stroma der Chloroplasten lokalisiert.

Die Reduktion des Kohlendioxids zu Kohlenhydraten ist ein lichtunabhängiger Prozess; in ihm erfolgt der CO<sub>2</sub>-Einbau unter Verwendung der in der Lichtreaktion hergestellten ATP- und NADPH + H<sup>+</sup>-Moleküle. Die photosynthetische Bildung von Kohlenhydraten erfolgt im so genannten Calvin-Zyklus (Abbildung C.2.1-6). Hier erfolgt zunächst, mit Hilfe des Enzyms RuBisCO, die Bindung des Kohlendioxids an Ribulose-1,5-biphosphat unter Bildung von Phosphoglycerinsäure; diese wird dann unter ATP- und NADPH + H<sup>+</sup>-Verbrauch zu Glycerinaldehydphosphat reduziert. Aus im Laufe dieser Reduktion aus dem Zyklus ausscheidenden Zwischenverbindungen erfolgt der Aufbau verschiedener Kohlenhydrate wie Glucose und Stärke. Letztendlich wird das Akzeptormolekül Ribulose-1,5-biphosphat, ebenfalls unter Verbrauch von ATP, regeneriert.

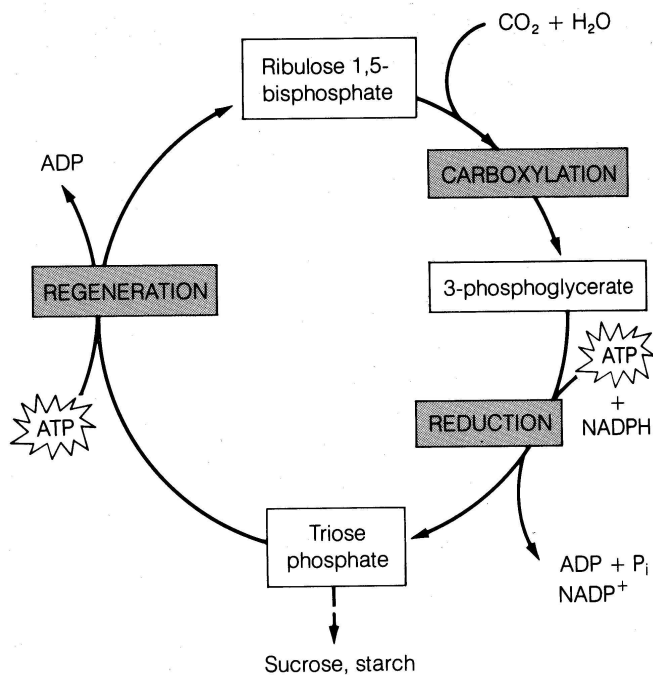


Abbildung C.2.1-6: Übersichtschema des Calvin-Zyklus (nach TAIZ & ZEIGER 1991).

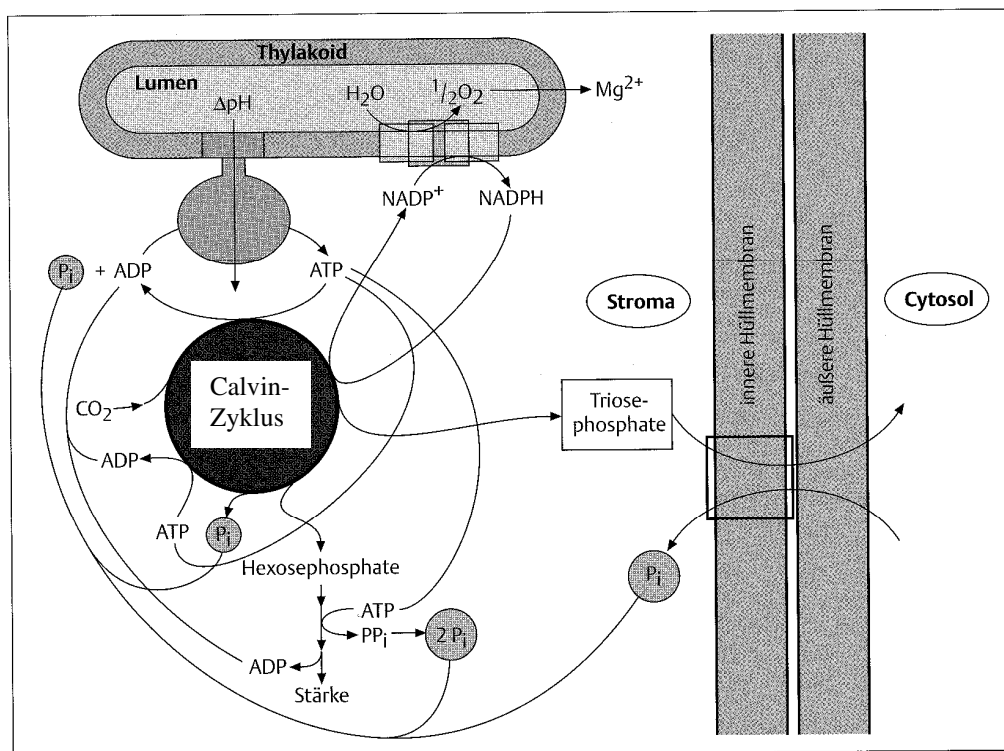
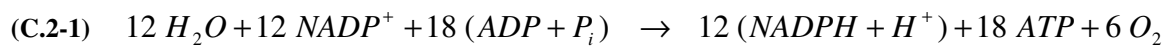


Abbildung C.2.1-7: Schematische Beziehung zwischen den Lichtreaktionen (Elektronentransport, der Photophosphorylierung) und der photosynthetischen Kohlenstoffassimilation (nach HÄDER 1999).

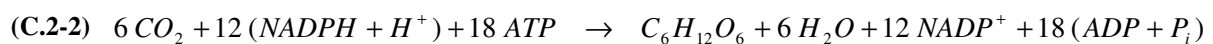
#### C.2.1.4 Bilanz der Photosynthese

Die Bilanz von Licht- und Dunkelreaktion ergibt zusammengefasst folgende Grundgleichung der Photosynthese:

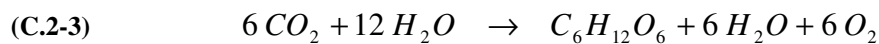
##### Lichtreaktion:



##### Dunkelreaktion:



##### Gesamtbilanz:



Der Einbau von CO<sub>2</sub> in die Pflanze ist also an die Zufuhr von chemischer Energie, welche in Form von Lichtenergie von den Photosynthesepigmenten zur Verfügung gestellt wird, gekoppelt.

## C.2.2 Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der Pflanzen

### C.2.2.1 Einführung: Die Bedeutung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels für die Primärproduktion

Die Stoffproduktion der Pflanzendecke terrestrischer Ökosysteme (Primärproduktion) basiert auf der Photosynthese der grünen Pflanzen, vornehmlich der Blätter. Bei diesem Vorgang wird unter Verwertung absorbierter Sonnenenergie in einer komplizierten Kette von Reaktionen aus CO<sub>2</sub> und H<sub>2</sub>O Zucker gebildet und O<sub>2</sub> abgegeben. Die Landpflanzen ziehen den benötigten Ausgangsstoff CO<sub>2</sub> fast ausschließlich aus der Luft, obwohl diese davon nur 0,035 Volumenprozent (350 ppm) enthält. Im gegenläufigen Vorgang der Atmung (Respiration) wird die im Zucker gespeicherte Energie zur Erhaltung anderer Lebensvorgänge nach Bedarf stufenweise wieder freigesetzt, wobei O<sub>2</sub> aufgenommen und als Endstoffe wieder CO<sub>2</sub> und H<sub>2</sub>O von der Pflanze an die Luft zurückkehren.

Die Pflanzen stehen also mit der umgebenden Luft in einem ständigen Gaswechsel, dessen Intensität von äußeren Faktoren (Licht, Temperatur usw.) und von den in der Pflanze selbst gegebenen Bedingungen (Blattbau, Stomataweite usw.) abhängt. In der heutigen Messpraxis wird die Photosynthese und Atmung von Landpflanzen am Standort<sup>1</sup> hauptsächlich über den

<sup>1</sup> Diese Methode beschränkt sich auf Methoden zur Bestimmung der Photosynthese und Atmung von Landpflanzen unter natürlichen Standortbedingungen. Bezüglich Wasserpflanzen wird auf Simonis (1960) und Myers (1960) verwiesen. Eine umfassende, auf den neuesten Stand der Technik gebrachte Übersicht über alle, auch auf das Laboratorium beschränkte Messmethoden der Photosynthetischen Produktion geben Sesták, Catský und Jarvis (1971).



CO<sub>2</sub>-Gaswechsel bestimmt, weil der CO<sub>2</sub>-Gehalt der Luft mit rund 0,035 Volumenprozent viel niedriger als der O<sub>2</sub>-Gehalt (20,95%) und man daher die geringen, durch die Pflanzen bewirkten Veränderungen des Gasgehalts der Luft über das CO<sub>2</sub> der Luft genauer bestimmen kann.

Die Nettoprimärproduktion einer Pflanze oder eines Pflanzenbestandes ergibt sich aus der Summe der Nettophotosynthese der Laubmasse während der hellen Tagesstunden abzüglich der Laubatmung bei Nacht und der Atmung der nicht grünen Pflanzenteile, wie verholzte Sprossachse und Wurzeln, während des ganzen Zeitraumes. Bestimmt man ferner die Laubatmung während der hellen Tageszeit, lässt sich auch die Bruttoprimärproduktion abschätzen.

Die laufende Registrierung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels der Blätter, Sprossachsen und Wurzeln ermöglicht darüber hinaus auch eine genaue Kausalanalyse der Primärproduktion. Aus Tagesgängen der Photosynthese und Atmung kann der zeitliche Verlauf der Stoffproduktion mit einer durch andere Methoden (z. B. NAR) nicht erreichten Genauigkeit erfasst werden. Damit ist es möglich, die Auswirkungen von Umwelteinflüssen zu analysieren und die Bedeutung einzelner Bestandeselemente (Artenzusammensetzung und Struktureigenschaften der Bestände) für die Gesamtstoffproduktion der Pflanzendecke kennen zu lernen.

### C.2.2.2 *Brutto- und Nettophotosynthese*

**Der CO<sub>2</sub>-Kompensationspunkt  $\Gamma$ .** Auch die photoautotrophen Mesophyllzellen des Blattes verfügen über die Enzyme für die oxidative Dissimilation organischer Moleküle. Der hierdurch bedingte respiratorische Gaswechsel lässt sich an verdunkelten Blättern ohne Schwierigkeiten messen. Im Licht findet in diesem Organ beständig Dissimilation statt, welche sich dem photosynthetischen Stoffwechsel überlagert. Hält man ein Blatt in einem abgeschlossenen Luftvolumen stellt sich eine bestimmte CO<sub>2</sub>-Konzentration ein, welche sich auch langfristig nicht mehr ändert, obwohl das Blatt weiterhin beständig CO<sub>2</sub> fixiert. Es muss also unter diesen Bedingungen ein Gleichgewicht zwischen Photosynthese (CO<sub>2</sub>-Aufnahme) und Atmung (CO<sub>2</sub>-Abgabe) herrschen. Die sich einstellende Gleichgewichtskonzentration an CO<sub>2</sub> bezeichnet man als *CO<sub>2</sub>-Kompensationspunkt  $\Gamma$*  (Gamma).

**Der Lichtkompensationspunkt.** Ein Gleichgewicht zwischen photosynthetischem und dissimilatorischem CO<sub>2</sub>-Gaswechsel lässt sich auch durch Variation des Lichtfaktors erzielen. Man hält ein Blatt bei konstanter CO<sub>2</sub>-Konzentration (Luft) und bestimmt denjenigen Lichtfluss, bei dem die CO<sub>2</sub>-Aufnahme gerade gleich der CO<sub>2</sub>-Abgabe ist. Dieser Lichtfluss wird als *Lichtkompensationspunkt* der Photosynthese definiert. Besitzt ein Blatt (oder eine Pflanze) einen hohen Lichtkompensationspunkt, so benötigt sie relativ viel Licht, um ihre Atmung durch Photosynthese auszugleichen. Umgekehrt kann ein Blatt (oder eine Pflanze) mit niedrigem Kondensationspunkt noch bei relativ geringem Lichtfluss eine photosynthetisch kompen-sierte Kohlenstoffbilanz aufrechterhalten. Diese Größe charakterisiert also die Leistungsfähigkeit des Blattes hinsichtlich der Ausnützung des Lichtes. Sie gibt den minimalen Lichtfluss für das langfristige Überleben einer photoautotrophen Pflanze an.

Der Lichtkompensationspunkt variiert innerhalb weiter Grenzen. In der Regel misst man bei Pflanzen lichtarmer Standorte („Schattenpflanzen“) niedrige Werte (3-10  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), während lichtexponierte Pflanzen („Sonnenpflanzen“) hohe Werte (10-40  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) zeigen. Häufig unterscheiden sich auch Schatten- und Sonnenblätter einer Pflanze (z. B. eines Baumes) um mehrere  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Bei dichter Belaubung kann der Lichtfluss im Innern einer

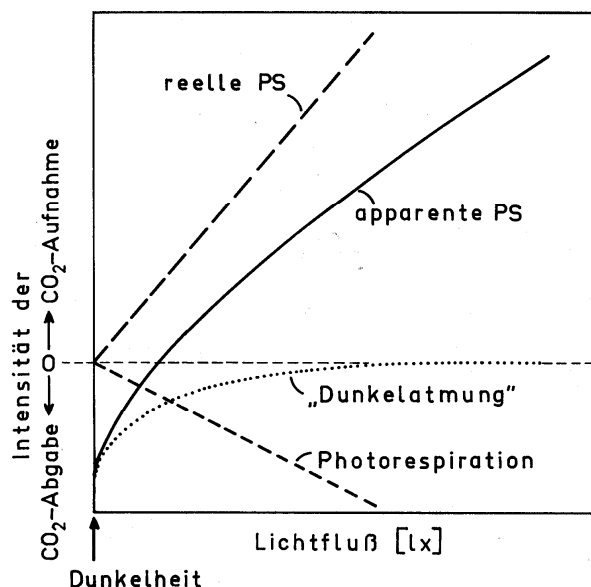
Baumkrone selbst bei hellem Sonnenschein unter dem Kompensationspunkt liegen, was meist zur frühzeitigen Seneszenz der dort lokalisierten Blätter führt.

**Reelle und apparente Photosynthese.** Nach dem oben Gesagten ist klar, dass die Nettphotosyntheseleistung des Blattes nicht mit der tatsächlichen Produktionsintensität des Photosyntheseapparates in den Chloroplasten identisch ist. Es kommt vielmehr darauf an, welcher Anteil des Brutto-Photosyntheseproduktes nach Abzug der Atmungsverluste übrig bleibt. Man bezeichnet die Brutto- und Netto-Photosynthese auch als *reelle* (wahre) bzw. *apparente* Photosynthese. Es gilt:

$$(C.2-4) \left( \frac{\text{mol } CO_2 \text{ fixiert}}{\Delta t} \right)_{\text{apparent}} = \left( \frac{\text{mol } CO_2 \text{ fixiert}}{\Delta t} \right)_{\text{reell}} - \left( \frac{\text{mol } CO_2 \text{ produziert}}{\Delta t} \right)_{\text{reell}}$$

An den Kompensationspunkten der Photosynthese für  $CO_2$  bzw. Licht ist die apparente Photosynthese gleich Null, unabhängig davon, wie groß die reelle Photosynthese und die Atmung sind.

**Licht- und Dunkelatmung.** Das Verhältnis zwischen reeller und apparenter Photosynthese hängt von einer Vielzahl von Faktoren ab und ist daher sehr variabel. Eine wichtige Frage in diesem Zusammenhang ist, welchen Umfang die respiratorische  $CO_2$ -Bildung der Pflanze im Licht annimmt. Man kann wohl bei den meisten Pflanzen davon ausgehen, dass die mitochondriale Atmung (Citratcyclus, Atmung) im belichteten Blatt mehr oder minder stark gehemmt ist (Kok-Effekt). Dafür sprechen z. B. Untersuchungen, in denen mit Hilfe von Isotopenmarkierung der photosynthetische und der respiratorische Gaswechsel getrennt gemessen wurden. An die Stelle der mitochondrialen Atmung tritt im hellen Licht die 2-5mal intensivere Photorespiration, welche bis zu 50% des frisch gebildeten Photosyntheseprodukts wieder in die anorganischen Komponenten zerlegen kann. In Abbildung C.2.2-1 ist die Überlagerung der beteiligten Gaswechselprozesse schematisch dargestellt.



**Abbildung C.2.2-1: Der prinzipielle Verlauf der Lichtfluss-Effektkurve der apparenten Photosynthese in Nullpunktnähe.** Reelle Photosynthese und Photorespiration steigen von Null proportional mit dem Lichtfluss an. Die mitochondriale Atmung („Dunkelatmung“) ist im Dunkeln maximal und wird mit zunehmenden Lichtfluss gehemmt. Durch Addition der 3 Kurven erhält man die Lichtfluss-Effektkurve der apparenten Photosyntheseintensität. Der relative Beitrag der einzelnen Gaswechselprozesse zur apparenten Photosyntheseintensität dürfte bei verschiedenen Pflanzen stark variieren (nach Mohr & Schopfer 1978).

### C.2.2.3 *Begrenzende Faktoren der apparenten Photosynthese*

Die Intensität der apparenten Photosynthese des Blattes unter natürlichen Bedingungen wird durch eine Vielzahl äußerer und innerer (organismuseigener) Faktoren beeinflusst:

*Licht, CO<sub>2</sub>-Konzentration, O<sub>2</sub>-Konzentration, Temperatur, Luftzirkulation, Wasserzustand, Ionenversorgung, Entwicklungszustand, Blattmorphologie, Chlorophyllgehalt, usw.*

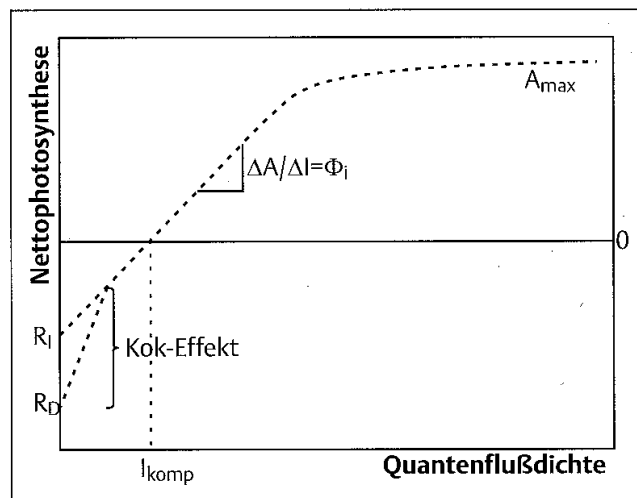
Diese Faktoren zeigen nicht nur eine unterschiedlich ausgeprägte zeitliche Stabilität, sondern häufig auch eine komplexe gegenseitige Wechselwirkung. Es ist daher praktisch unmöglich, dieses Multifaktorensystem, welches treffend als ein „*circulus vitosus*“ von einander abhängiger Engpässe“ bezeichnet wurde, als Ganzes quantitativ zu erfassen. Realisierbar ist dagegen der folgende prinzipielle Ansatz: 1. Man hält alle (bekannten und unbekannt) Faktoren konstant, mit Ausnahme eines einzigen, welcher als experimentelle Variable dient. 2. Man bestimmt unter steady state-Bedingungen den quantitativen Zusammenhang zwischen der Dosis des variierenden Faktors und der erzielten physiologischen Wirkung (*Dosis-Effektkurve*) auf dem Hintergrund der Wirkung der anderen (konstanten) Faktoren. 3. Man versucht, anhand dieser Kurve zu einer möglichst einfachen mathematischen Gleichung für die Dosis-Effekt-Beziehung zu kommen, in welcher nur solche Größen vorkommen, die physiologisch relevant und operational definierbar sind. Diese Beziehung, welche das Verhalten des Systems bei beliebiger Dosis quantitativ beschreibt, gilt natürlich zunächst nur unter den Bedingungen, welche durch die konstant gehaltenen Faktoren festgelegt sind. Eine weitergehende Gültigkeit der aufgestellten Beziehung – und damit ein zunehmender Gesetzescharakter – kann erreicht werden, wenn es gelingt, weitere Faktoren als Variable in die Gleichung einzubeziehen. Das Ziel dieses system-analytischen Ansatzes ist es, eine quantitative Beschreibung (meist in Form einer mathematischen Formel) zu finden, welche es erlaubt, das Verhalten des Systems unter einem veränderten Satz der Faktoren zu berechnen. Außerdem gibt diese Beschreibung wertvolle Hinweise über die möglichen Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Faktoren.

Die Aufstellung einer allgemeinen Gleichung für das System Blatt, welche die Photosyntheseintensität als Funktion auch nur der wichtigsten äußeren und inneren Faktoren beschreibt, erscheint – zumindest heute noch – als praktisch unlösbares Problem. Wir müssen uns hier darauf beschränken, das Prinzip der Faktorenanalyse auf zwei einfache Beispiele anzuwenden.

#### C.2.2.3.1 *Die Lichtabhängigkeit der Nettophotosynthese*

Erniedrigt man über einem photosynthetisch voll induzierten Blatt das zunächst sättigend eingestellte, photosynthetisch aktive Licht ( $I = \text{photo irradiance}$ ) in kleinen Schritten derart, dass erst dann der Messwert abgelesen wird, wenn er (und das Messsystem) im Fließgleichgewicht

stehen (meist nach 1-3 min), dann erhält man eine Sättigungskurve wie sie in Abbildung C.2.2-2 dargestellt ist.



**Abbildung C.2.2-2: Lichtabhängigkeit der Nettophotosyntheserate eines Blattes von der Quantenflußdichte (photon irradiance) im photosynthetisch aktiven Wellenlängenbereich des Lichtes**(nach HÄDER 1999).  $A_{max}$  Photosyntheseaktivität,  $I_{komp}$  Lichtkompensationspunkt,  $R_D$  mitochondriale „Dunkelatmung“,  $R_i$  mitochondriale „Dunkelatmung“ im Licht,  $\phi_i$  Quantenausbeute der Nettophotosynthese bezogen auf eingestrahktes Licht

Von einem in normalen Luft (mit  $350 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \text{mol}^{-1}_{\text{Luft}}$  und  $210 \text{mmol}_{\text{O}_2} \text{mol}^{-1}_{\text{Luft}}$ ) beobachteten Sättigungswert  $A_{max}$  fällt  $A$  in einem linearen Anfangsbereich ab, der jedoch, entgegen vielfältiger anderer Darstellung, nicht bis zum Erreichen von Dunkelheit linear bleibt, sondern in Bereich des Kok-Effekts deutlich abknickt. Im linearen Bereich oberhalb des Kok-Effekts reagiert  $A$  auf jede Veränderung von  $I$  proportional. Da sowohl Elektronentransport als auch der gesamte Calvin-Zyklus im Fließgleichgewicht stehen bestimmt die Rate, mit der PGS phosphoryliert und reduziert wird, die Rate der Carboxylierung und damit die Nettophotosynthese  $A$ . Die Reduktionsrate von PGS selbst hängt aber von der Bildungsrate von ATP und NADPH und damit unmittelbar von der Rate der Summenaktionen der Elektronentransportkette. Dabei niedrigen  $I$  das Licht selbst die Rate des Elektronentransport bestimmt, entspricht  $\Delta A/\Delta I$  oberhalb des Kok-Effekts in Abbildung C.2.2-2 der Quantenausbeute  $\phi_i$  für eingestrahktes Licht ( $i = \text{incident}$ ).

Der von KOK beobachtete Effekt, der bei vielen Blätter deutlich erkennbar und keinesfalls bei der gaswechselanalytischen Bestimmung von  $\phi_i$  vernachlässigt werden darf, beruht auf einer Lichtreaktion der Mitochondrien: Deren Decarboxylierungsrate wird oberhalb einer geringen Einstrahlung (z.B.  $30 \text{mmol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) deutlich verringert und bleibt danach annähernd konstant. Der Effekt kann sich auch schon oberhalb des Lichtkompensationspunktes bemerkbar machen, also wenn  $I > I_{komp}$ , insbesondere bei Schattenblättern.

Während  $R_D$  die tatsächliche Dunkelatmung (dark respiration) angibt, lässt sich die mitochondriale „Dunkelatmung“ im Licht (nicht mit der Photorespiration zu verwechseln) durch Verlängerung des linearen Bereichs als  $R_i$  bestimmen (Abbildung C.2.2-2). Dieses  $R_i$  gilt allerdings nur für Lichtwerte oberhalb des Kok-Effekts. BROOKS und FARQUAR (1995) führen vor, wie die Dunkelatemungsrate im Licht,  $R_i$ , bei verschiedenen  $I$  gemessen werden kann.

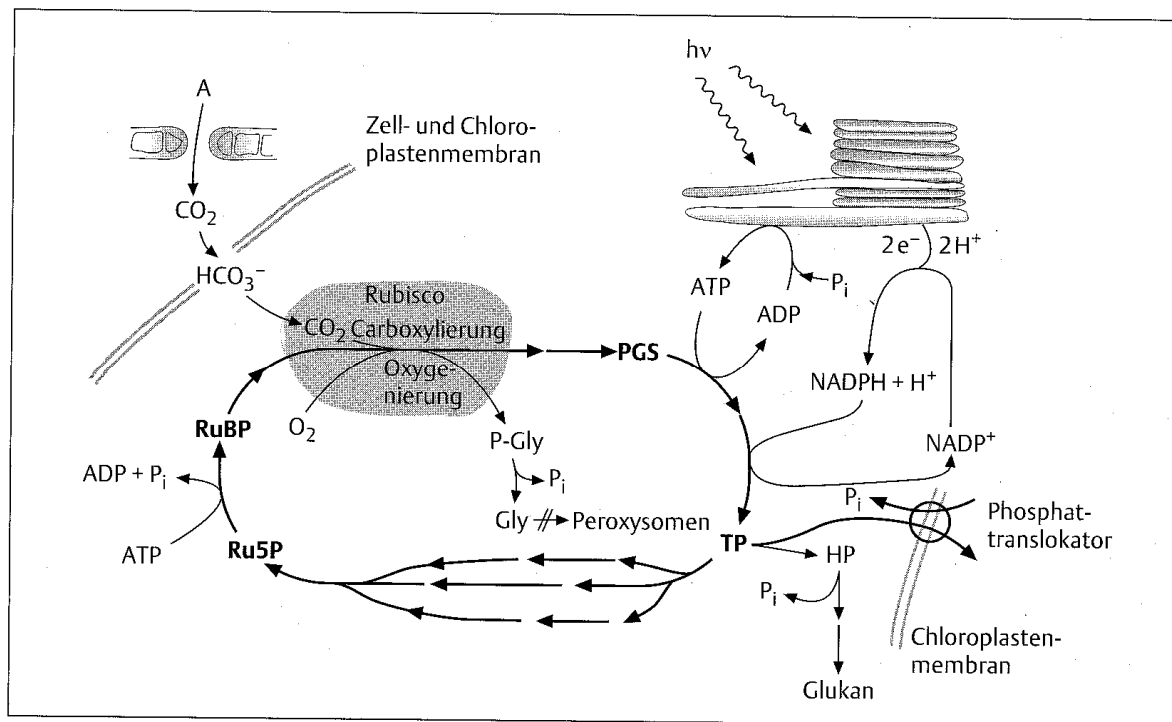


Abbildung C.2.2-3: Stark vereinfachtes Schema des Calvin-Zyklus und seine Anbindung an den CO<sub>2</sub>-Blattgasaustausch, die Lichtreaktion der Photosynthese in den Thylakoiden, die Photorespiration und die Stärkebildung im Chloroplasten (nach HÄDER 1999).

Während die Absenkung von R<sub>D</sub> auf R<sub>I</sub> ein mitochondrialer Effekt ist und im Bereich der linearen Beziehung A eindeutig durch Licht (I) limitiert wird, ist es zunächst unklar, wodurch die Lichtsättigung A<sub>max</sub> hervorgerufen wird: Denkbar wäre, dass die Elektronentransportkette in starkem Licht nicht schnell genug arbeitet und damit die Reduktion von Phosphoglycerat (PGS) zu Triosephosphat limitiert, was sich schließlich hemmend auf die Regeneration des CO<sub>2</sub>-Akzeptors Ribulose-Bisphosphat (RuBP) auswirkt (Abbildung C.2.2-3), oder aber, dass andere Prozesse im Calvin-Zyklus selbst nicht schnell genug arbeiteten, um RuBP in ausreichender Menge anzuliefern. Schon eine Erhöhung des CO<sub>2</sub>-Gehaltes der Luft (C<sub>q</sub>) auf etwas 1000 μmol mol<sup>-1</sup>, die entsprechend der Diffusionsgleichung bei geöffneter Stomata sofort C<sub>i</sub> erhöht, bewirkt einen Anstieg von A<sub>max</sub>. Dies zeigt, dass der Elektronentransport viel schneller arbeiten kann, was auch in vitro nachgewiesen worden ist. Damit muss die Ursache für die Sättigung in der Trägheit des Calvin-Zyklus liegen.

C.2.2.3.2 Die CO<sub>2</sub>-Abhängigkeit der Nettophotosynthese und die Photorespiration

Welches C<sub>i</sub> und damit C<sub>q</sub> notwendig ist, um die Photorespiration weitgehend auszuschalten, kann man anhand der CO<sub>2</sub>-Abhängigkeitskurve der Nettophotosyntheserate ermitteln. Da diese Funktion eine der wichtigsten Schlüsselgrößen der Gaswechselanalyse liefert, wird ihre Ermittlung und ihre Aussagekraft im Folgenden ausführlicher besprochen (siehe Box).

**Box 2.2 Ermittlung von A/C<sub>i</sub>-Kurven**

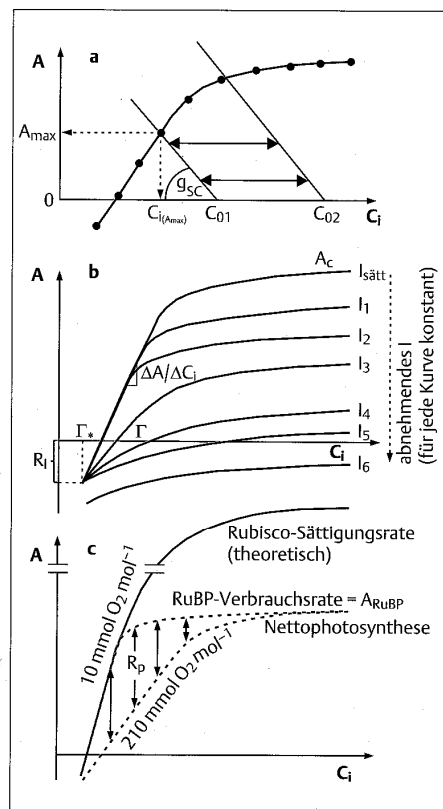


Abb. 2.7 CO<sub>2</sub>-Abhängigkeit der Nettophotosynthese A. (a) Konstruktion der Kurve (biochemische, potentielle „Verbrauchsfunktion“) aus gemessener Nettophotosynthese (A) und berechneter interzellulärer CO<sub>2</sub>-Konzentration (C<sub>i</sub>). Die stomatäre Leitfähigkeit (g<sub>sc</sub>) gibt die Steigung einer Geraden an, die mathematisch die CO<sub>2</sub>-Diffusion durch die Stomata beschreibt (sog. „Versorgungs“-Gleichung 2.21, aufgelöst nach A; vgl. z.B. Raschke, 1979). Der Schnittpunkt von Versorgungs- und Verbrauchsfunktion gibt die jeweilige Lage von A mit dem zugehörigen C<sub>i</sub> bei von außen vorgegebener CO<sub>2</sub>-Konzentration der Luft (C<sub>0</sub>) an. Zur Konstruktion wird C<sub>0</sub> verändert (z. B. C<sub>01</sub> und C<sub>02</sub> etc.), A gemessen, C<sub>i</sub> berechnet und die Kurve durch die Punkte (A/C<sub>i</sub>) gelegt. A<sub>max</sub> ist bei Lichtsättigung angegeben und ansonsten bei denselben mikroklimatischen Bedingungen identisch zu A<sub>max</sub> aus der „Lichtkurve“ von A (vgl. Abb. 2.4). Das zugehörige C<sub>i(Amax)</sub> ist ebenfalls eingetragen. Vorteil der „Verbrauchsfunktion“, auch „A/C<sub>i</sub>-Kurve“ genannt, ist der Einblick in das Meso-phyll, also „hinter“ die Stomata, ohne das Blatt verletzen zu müssen. (b) Eine Schar von A/C<sub>i</sub>-Kurven, gemessen unter konstanten mikroklimatischen Bedingungen,

Für ein intaktes Blatt wird die Funktion (sog. **A/C<sub>i</sub>-Kurve**) konstruiert, indem man C<sub>0</sub> künstlich verändert, A für jedes C<sub>0</sub> misst und über die ebenfalls gemessene Transpiration E die zugehörige stomatäre Leitfähigkeit für CO<sub>2</sub>, g<sub>sc</sub> (unter Berücksichtigung des Grenzschichtwiderstandes und der spezifischen Diffusivität von Kohlendioxid und Wasserdampf) bestimmt und dann über die Diffusionsgleichung für CO<sub>2</sub> in das Blatt das zugehörige C<sub>i</sub> berechnet (s. Kap. 2.1.3.2). Für jedes C<sub>0</sub> erhält man so einen Punkt mit den Koordinaten A/C<sub>i</sub>, der mit dem theoretischen Wert A = 0 und C<sub>i</sub> = C<sub>0</sub> auf der Abszisse über die mathematische Steigung g<sub>sc</sub> der linearen Gleichung (A = -g<sub>sc</sub>·C<sub>i</sub> + const; abgeleitet aus Gleichung 2.21) verbunden ist (Abb. 2.7 a). Verbindet man grafisch sämtliche so ermittelten A/C<sub>i</sub>-Punkte, ergibt sich die CO<sub>2</sub>-Abhängigkeitsfunktion der Nettophotosynthese (Abb. 2.7 a). Für Lichtsättigung und bei hohem g<sub>sc</sub> ist dann A<sub>max</sub> identisch mit A<sub>max</sub> aus Abb. 2.4.

aber von Kurve zu Kurve (in der Reihenfolge I<sub>sätt.</sub>, I<sub>1</sub> bis I<sub>6</sub>) schrittweise reduziertem Licht, ausgehend von Lichtsättigung von A bei I<sub>sätt.</sub>. Alle Quantenstromdichten I<sub>1</sub> bis I<sub>5</sub> liegen oberhalb, diejenige von I<sub>6</sub> dagegen im Bereich des „Kok“-Effektes (vgl. Abb. 2.4). A<sub>c</sub> (Photosynthese-Kapazität bei sättigendem oder zumindest sehr hohem C<sub>i</sub>; demnach gilt A<sub>c</sub> > A<sub>max</sub>); R<sub>i</sub> (mitochondriale „Dunkelatmung“ im Licht, identisch mit R<sub>i</sub> in Abb. 2.4), ΔA/ΔC<sub>i</sub> (Steigung im linearen Bereich der A/C<sub>i</sub>-Kurve bei niedrigem C<sub>i</sub>), Γ\* (lichtunabhängiger CO<sub>2</sub>-Kompensationspunkt), Γ (lichtabhängiger CO<sub>2</sub>-Kompensationspunkt). (c) Bestimmung einer apparenten Photorespiration (R<sub>p</sub>) über den Vergleich zweier A/C<sub>i</sub>-Kurven, die bei unterschiedlichem Sauerstoffgehalt der Luft außerhalb des Blattes (10 bzw. 210 mmol O<sub>2</sub> mol<sub>Luft</sub><sup>-1</sup>) gemessen worden sind. Da bei niedrigem O<sub>2</sub>-Gehalt der Luft die Oxygenierung an der Rubisco unterdrückt wird, gibt die so erhaltene Kurve gleichzeitig die RuBP-Verbrauchs- bzw. -regenerationsrate (A<sub>RuBP</sub>) im Steady state an, wenn hierzu noch der Betrag von R<sub>i</sub> addiert wird. Aus ΔA/ΔC<sub>i</sub> für 10 mmol O<sub>2</sub> mol<sub>Luft</sub><sup>-1</sup> (entspricht 1% Luftsauerstoff) kann die theoretische Sättigungsrate für die Carboxylierung an der Rubisco errechnet werden (analog zur Michaelis-Menten-Kinetik). Diese Sättigungsrate liegt weit über dem A<sub>c</sub> des Calvinzyklus. Bei R<sub>p</sub> handelt es sich um eine apparente Photorespiration, die den wahren Wert unterschätzt, denn selbst bei niedrigem O<sub>2</sub>-Partialdruck in der Luft wird ein unbekannter Teil von O<sub>2</sub> aus der Photolyse des Wassers sofort wieder in die Photorespiration eingeschleust. Nun liegt in normaler Luft ein 1000fach höherer O<sub>2</sub>- als CO<sub>2</sub>-Gehalt vor. Dieser Unterschied wird in den Interzellularen bei Belichtung sogar noch größer, trotzdem läuft die Oxygenierung aber nur in Umsatzraten ab, die der Carboxylierung entsprechen. Demnach sollte der unbekannte Teil von R<sub>p</sub> (trotz überschüssigem Elektronentransport im Vergleich zu A<sub>c</sub>) klein bleiben. Eine endgültige Klärung steht jedoch noch aus.

(aus HÄDER 1999)

Werden für eine konstante Blatttemperatur bei jeweils konstanten aber verschiedenen Lichtintensitäten A/C<sub>i</sub>-Kurven ermittelt, erhält man eine Kurvenschar, wie sie in der Box Abb. 3b dargestellt ist. Zunächst fällt auf, dass der annähernd gesättigte Bereich der Nettophotosynthese A<sub>c</sub>, bei Verringerung des Lichtangebotes absinkt. Dies ist eine unmittelbare Folge der verminderten Elektronentransportrate, die hier tatsächlich die Carboxylierungsrate limitiert (Abbildung C.2.2-3). Da bei hohem C<sub>i</sub> die Oxygenierung weitgehend ausgeschaltet ist, gibt A<sub>c</sub> gleichzeitig die Rate an, mit der RuBP regeneriert und auch verbraucht wird. Bei niedrigem C<sub>i</sub> fällt ein Bereich auf, in welchem A linear auf C<sub>i</sub> reagiert (Box Abb. 3a und b). Seine Steigung, ΔA/ΔC<sub>i</sub>, wird überwiegend durch die Summenaktivität der Rubisco bestimmt, wie

in vitro Untersuchungen gezeigt haben.  $\Delta A/\Delta C_i$  ist somit auch ein Maß für den Induktionszustand des Photosyntheseapparates. Dieser bleibt bei hohem Lichtangebot (z.B.  $I_{\text{satt}}$  bis  $I_2$  Abbildung 2.7b) konstant hoch, selbst wenn die RuBP-Verbrauchsrate bei hohem  $C_i$  schon absinkt. Erst bei geringerer Bestrahlungsstärke (z.B.  $I_3$ - $I_5$ ) beginnt auch  $\Delta A/\Delta C_i$  abzusinken, weil Rubisco in einen niedrigeren Induktionszustand übergegangen ist. In Abhängigkeit von diesem Induktionsstatus ändert sich auch der  $\text{CO}_2$ -Kompensationspunkt deutlich.

Auffällig ist, dass sich alle linearen Abschnitte,  $\Delta A/\Delta C_i$ , in einem Punkt,  $\Gamma$ , treffen. Dieser stellt den lichtunabhängigen  $\text{CO}_2$ -Kompensationspunkt dar und ist eine Konstante des Moleküls Rubisco, die für alle bisher untersuchten Pflanzenarten identisch ist. Sie wird durch das Verhältnis von Oxygenierung zu Carboxylierung bestimmt:  $\Gamma$  gibt dasjenige  $C_i$  bei  $210 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{O}_2$  in der Luft an, bei dem die Nettocarboxylierung null ist (obwohl ständig RuBP verbraucht wird), sich folglich Oxygenierung und Carboxylierung exakt die Waage halten und damit unabhängig vom Licht, d.h. unabhängig von der Elektronentransportrate, ablaufen. Sinkt das Lichtangebot schließlich soweit ab, dass sich der Kok-Effekt bemerkbar macht ( $I_6$  in Box Abb. 3b), dann trifft die zugehörige  $A/C_i$ -Kurve nicht mehr auf den Punkt ( $R_i, \Gamma$ ), da sich durch Veränderung von  $R_i$  die gesamte Kurve zu tieferen Werten hin verschiebt.

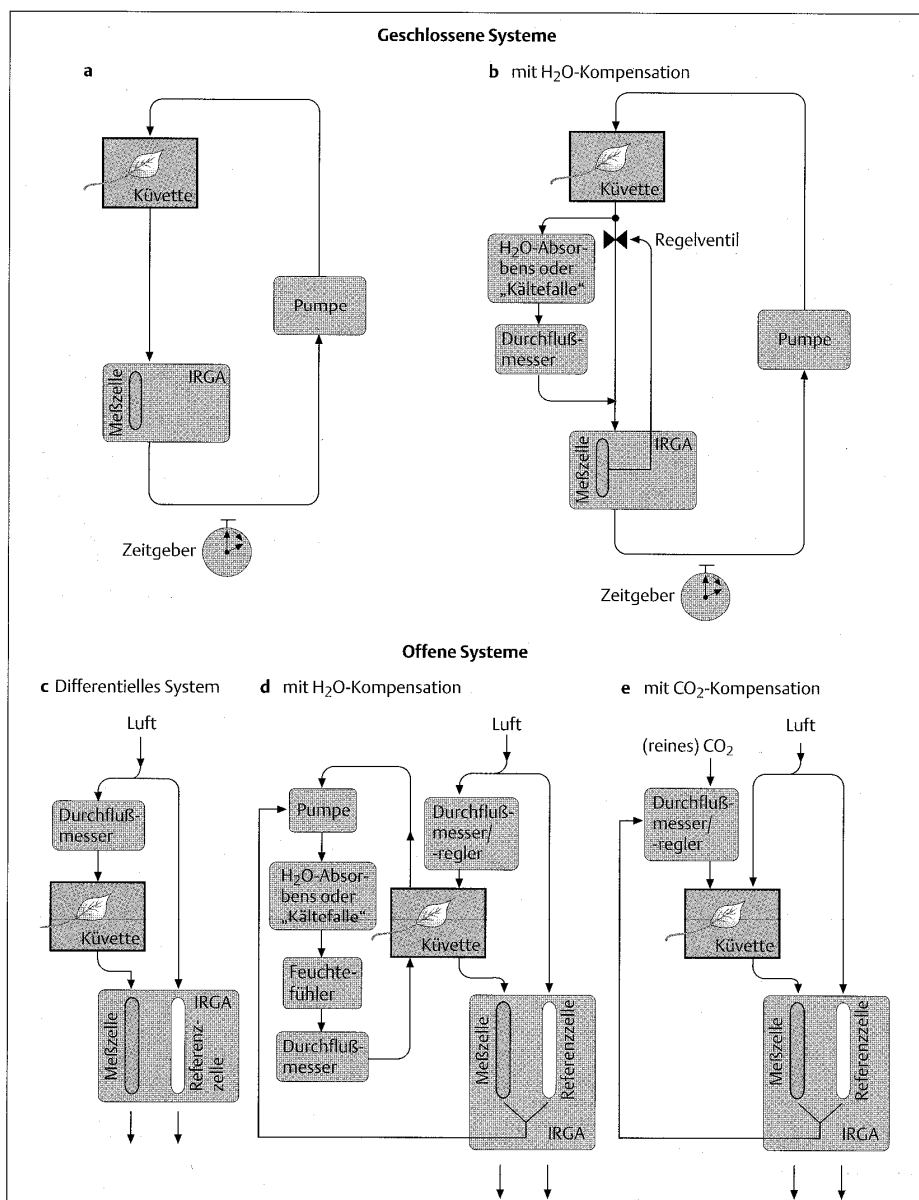
Bei der Steigung  $\Delta A/\Delta C_i$  handelt es sich um eine Summenaktivität, die sich aus der Menge an Rubisco-Molekülen im Blatt und deren mittlerer Carboxylierungsaktivität ergibt. Die tatsächliche Aktivität ist aber höher, da sie neben der Carboxylierung noch die Oxygenierung umfasst. Sie wird am Besten über den Verbrauch von RuBP als  $\Delta$  (RuBP-Verbrauchsrate) /  $\Delta C_i$  angegeben und kann bestimmt werden, indem man die Nettophotosynthese,  $A$ , bei  $10 \text{ mmol mol}^{-1} \text{O}_2$  in Abhängigkeit von  $C_i$  misst: Man erhält dann eine arte  $A/C_i$ -Kurve, die wesentlich steiler als bei normalen  $\text{O}_2$ -Gehalt der Luft ansteigt und direkt die RuBP-Verbrauchsrate angibt, da nahezu alles RuBP zur Carboxylierung verwendet wird. Der Sättigungsbereich von  $A$  muss sowohl bei  $10$  als auch bei  $210 \text{ mmol mol}^{-1} \text{O}_2$  identisch sein, da bei hohem  $C_i$  die Carboxylierung kompetitiv eine Oxygenierung unterdrückt. Unter der Annahme, dass bei niedrigem Luftsauerstoff und niedrigem  $C_i$  die Steigung in Box Abb. 3c vollständig der Rubisco-Aktivität entspricht, lässt sich über eine Michaelis-Menten-Kinetik die potentielle Sättigungsrate des Enzyms berechnen. Diese liegt weit höher als es der gemessenen höchsten RuBP-Verbrauchsrate entspricht (Box Abb. 3c). Daraus folgt, dass letztlich Prozesse im Calvin-Zyklus die höchsten Carboxylierungsraten limitieren und nicht das Enzym Rubisco. Der durch Pfeile angedeutete Differenzbereich beider Kurven aus Box Abb. 3c entspricht dem Unterschied in der RuBP-Verbrauchsrate und der Carboxylierungsrate (also der Oxygenierungsrate) und gibt somit direkt in C-Äquivalenten die Photorespiration,  $R_p$ , an. Wie man sieht, ist diese im hohen Maße von  $C_i$  abhängig und kann nicht in einem konstanten Bruchteil der Photosynthese angegeben werden.

#### C.2.2.4 Messung der Photosyntheseintensität

Unter der *Photosyntheseintensität* (= „Photosyntheserate“ oder „-geschwindigkeit“) versteht man den photosynthetischen Stoffumsatz pro Zeiteinheit. Die Grundgleichung gibt an, welche Messgrößen für den Stoffumsatz in Frage kommen. Es sind dies praktisch die *O<sub>2</sub>-Abgabe*, die *CO<sub>2</sub>-Aufnahme* und die *Produktion an organischem Material* („Trockenmasse“). Die *O<sub>2</sub>-Abgabe* charakterisiert im Wesentlichen die Intensität des offenkettigen Elektronentransports, während die *CO<sub>2</sub>-Aufnahme* die Intensität des Calvin-Zyklus widerspiegelt.

C.2.2.4.1 Gasdifferenzverfahren

Die Pflanze oder der Pflanzenteil wird in eine durchsichtige Gaswechsellkammer (Küvette) eingeschlossen, durch welche Luft strömt (offenes System). Man misst die CO<sub>2</sub>-Konzentration am Ausgang der Kammer (Kammerluft) und vergleicht sie mit der CO<sub>2</sub>-Konzentration der Außenluft (Vergleichsluft) (Abbildung C.2.2-4c). Die Konzentrationsdifferenz ist von der Intensität des pflanzlichen Gaswechsels und von der in der Zeiteinheit durchgeleiteten Luftmenge abhängig. Dieses Verfahren hat den Vorteil, dass die Gaskonzentration nur wenig von der natürlichen abweicht und dass bei einer ausreichenden Strömungsmenge die Austauschverhältnisse zwischen Blatt und Luft den natürlichen Verhältnissen nahe kommen. Es erfordert jedoch empfindliche Gasanalysegeräte, weil die auftretenden Konzentrationsdifferenzen entsprechend klein sind.





**Abbildung C.2.2-4: Prinzipien der pneumatischen Verbindungen in geschlossenen und offenen Gaswechsel-Messsystemen** (nach HÄDER 1999).

Zu diesem Messverfahren kann auch das Kompensationsverfahren gezählt werden, bei dem die durch Photosynthese der eingeschlossenen Pflanze hervorgerufene Abnahme des CO<sub>2</sub>-Gehaltes in der Kammer durch Zufuhr von CO<sub>2</sub> kompensiert wird (Abbildung C.2.2-4e). Die hierfür benötigte Menge dient als Maß für den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel. Die eingeschlossene Pflanze bleibt dadurch stets dem natürlichen CO<sub>2</sub>-Gehalt der Luft ausgesetzt.

Dem offenen System kann noch ein geschlossener Kreislauf zugeordnet sein (halboffenes System) (Abbildung C.2.2-4d). Lässt man die Luft in diesem Bypass rasch zirkulieren, erreicht man in der Kammer eine hohe Strömungsgeschwindigkeit, ohne die CO<sub>2</sub>-Konzentrationsdifferenz am Anfang und Ende des offenen Systems zu erniedrigen. Im Bypass lassen sich auch Vorrichtungen zur Regelung der Temperatur und Feuchte in der Messkammer unterbringen.

**C.2.2.5 Photosynthesemessung**

Die Photosynthese ist einer der zentralen Prozesse für die ökosystemaren Stoffkreisläufe der Erde. Aufgrund dieser hohen Bedeutung sind Geräte zur Photosynthesemessung in den letzten Jahren ständig weiter entwickelt worden. Mittlerweile existieren Gaswechsellmesssysteme, die eine problemlose Messung auch im Freiland erlauben.

**C.2.2.5.1 Prinzip der Methode**

Die gebräuchlichen offenen Gaswechsellmesssysteme zur Photosynthesemessung stellen erweiterte Porometer dar. Neben Fühler(n) zur Messung der Feuchte besitzen sie CO<sub>2</sub>-Sensoren (IRGA = Infrared Gas Analyzer), die eine Berechnung der CO<sub>2</sub>-Aufnahme oder -Abgabe durch die untersuchten Pflanzenorgane erlauben. Die gleichzeitige Messung von Stomata-Verhalten und Photosynthese bietet viele Vorteile; so lässt sich die interne CO<sub>2</sub>-Konzentration (= c<sub>i</sub>) im Mesophyll aus Leitwert, Nettphotosyntheserate und äußerer CO<sub>2</sub>-Konzentration berechnen:

$$(C.2-5) \quad c_i = c_a - \frac{NP}{g_c} \quad (\text{vgl. Gleichung (C.2-46 für genaue Berechnung)})$$

mit NP = Nettphotosyntheserate [mol \* m<sup>-2</sup> \* s<sup>-1</sup>]

c<sub>a</sub> = äußere CO<sub>2</sub>-Konzentration [mol \* mol<sup>-1</sup>]

g<sub>CO<sub>2</sub></sub> = Leitwert für CO<sub>2</sub> [mol \* m<sup>-2</sup> \* s<sup>-1</sup>]; es gilt annähernd: g<sub>CO<sub>2</sub></sub> = g<sub>H<sub>2</sub>O</sub>/1,6;

g<sub>H<sub>2</sub>O</sub> = Leitwert für H<sub>2</sub>O

Wie bei den Porometern zur Erfassung von Transpiration und stomatärem Leitwert lassen sich anhand der Funktionsweise mehrere Typen von Gaswechsellmesssystemen unterscheiden: geschlossene und offene Systeme, wobei offene Systeme wiederum in Differenz- und Kompensationssysteme eingeteilt werden können.

In geschlossenen Gaswechselsystemen (Abbildung C.2.2-4a) zirkuliert Luft in einem geschlossenen Kreislauf durch die Messküvette. Wenn das eingespannte Pflanzenorgan Photosynthese betreibt, sinkt der CO<sub>2</sub>-Gehalt im System. Die Abnahme der CO<sub>2</sub>-Konzentration pro Zeiteinheit dient zur Berechnung der Nettophotosynthese NP:

$$(C.2-6) \quad NP [\text{mol CO}_2 * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}] = \frac{(c_b - c_s) * V}{LA * \Delta t}$$

mit  $c_b$  = CO<sub>2</sub>-Konzentration [mol \* mol<sup>-1</sup>] bei Messbeginn

$c_s$  = CO<sub>2</sub>-Konzentration [mol \* mol<sup>-1</sup>] bei Ende der Messung

$V$  = Luftmenge im System [mol]

$LA$  = Blattoberfläche [m<sup>-2</sup>]

$\Delta t$  = Messdauer [s]

Im offenen System mit Differenzmessung (Abbildung C.2.2-4) wird ständig Außenluft angesaugt und in zwei Luftströme geteilt, von denen einer durch die Messküvette am Blatt vorbei, der andere über ein integriertes Ausgleichsgefäß zum IRGA fließt. Durch die Photosynthese (oder Atmung) des in die Küvette eingespannten Blattes bzw. Pflanzenorgans ändert sich der CO<sub>2</sub>-Gehalt des ersten Teilstroms; die Differenz zum ersten Referenzstrom dient zur Berechnung der Nettophotosyntheserate (bzw. Respiration) NP:

$$(C.2-7) \quad NP [\text{mol CO}_2 * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}] = \frac{(c_e - c_o)u}{LA}$$

mit  $u$  = molare Flussrate aller Gase [mol \* s<sup>-1</sup>]

$c_e$  = CO<sub>2</sub>-Konzentration [mol \* mol<sup>-1</sup>] am Küvetteneingang

$c_o$  = CO<sub>2</sub>-Konzentration [mol \* mol<sup>-1</sup>] am Küvettenausgang

$LA$  = Blattoberfläche [m<sup>-2</sup>]

Neben der Messung mit (unveränderter) Außenluft erlauben einige Geräte, die nach dem oben beschriebenen System arbeiten, auch die Kontrolle von mikroklimatischen Bedingungen in der Messküvette (relative Feuchte, Temperatur, PAR, CO<sub>2</sub>-Konzentration). Das gleiche gilt für Kompensationssysteme, bei denen die CO<sub>2</sub>-Aufnahme in der Küvette durch das zu untersuchende Blatt bzw. Organ durch CO<sub>2</sub>-Addition über einen Regelkreis kompensiert wird. Die CO<sub>2</sub>-Addition entspricht dann genau der Nettophotosyntheserate.

### C.2.2.6 Messung von Transpiration, stomatärem Leitwert und Diffusionswiderstand

Durch die technische Entwicklung der letzten Jahre stehen mittlerweile Porometer zur Verfügung, mit denen sich stomatärer Leitwert, Diffusionswiderstand und Transpiration von Pflanzen schnell und genau messen lassen. Die porometrische Messung dieser Parameter bietet den Vorteil, dass sie nicht-destruktiv an intakten, an der Pflanze belassenen Blättern oder Nadeln

in ihrer natürlichen Exposition erfolgt. Dadurch werden auch länger- bis langfristige Wiederholungsmessungen an denselben Blättern möglich, so z. B. für die Erfassung eines Tagesganges oder der Veränderung des Stomataverhaltens im Verlauf der Blattentwicklung.

#### C.2.2.6.1 Prinzip der Methode

Unabhängig von der Bauart beruht das Messprinzip aller gebräuchlichen Porometer auf der Erfassung der relativen Luftfeuchte in einer kleinen Kammer (Küvette), in die das transpirierende Blatt (oder Pflanzenorgan allgemein) für die Messung eingespannt wird.

Wird ein „offenes“ Messsystem benutzt, bei dem Luft am eingespannten Blatt vorbei strömt, so lässt sich die Transpiration als transpirierte Wassermenge  $E$  berechnen nach:

$$(C.2-8) \quad E [\text{mol H}_2\text{O} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}] = \frac{u (w_o - w_e)}{LA}$$

mit  $u$  = molare Flussrate aller Gase [ $\text{mol} * \text{s}^{-1}$ ]

$w_e$  = Molverhältnis Wasserdampf/andere Gase am Küvetteneingang

$w_o$  = Molverhältnis Wasserdampf/andere Gase am Küvettenausgang

$LA$  = eingespannte Blattoberfläche [ $\text{m}^2$ ]

Je nach eingesetztem Feuchtesensor lässt sich  $w_a$  bzw.  $w_e$  nach der Gasgleichung entweder aus dem Wasserdampfpotentialdruck (=  $e$ ) oder der relativen Luftfeuchte (=  $rH$ ) berechnen:

Berechnung aus  $e$ :

$$(C.2-9) \quad w = \frac{e}{P}$$

mit  $e$  = Wasserdampfpartialdruck [kPa]

$P$  = Luftdruck [kPa]

Berechnung aus  $rH$ :  $w = rH * \frac{e_{sat}}{P * 100}$

mit  $e_{sat}$  = Sättigungswasserdampfdruck [kPa]

$rH$  = relative Feuchte [%]

Die molare Flussrate  $u$  wird aus messtechnischen Gründen (Undichtigkeiten der Küvette usw.) meist nur am Küvetteneingang erfasst ( $u_e$ ) und  $u_o$  berechnet aus:

$$(C.2-10) \quad u_o - u_e = u_o * w_o - u_e - w_e.$$

Nach Umformung ergibt sich:

$$(C.2-11) \quad u_o = u_e * \frac{l - w_e}{l - w_o}$$

Ersetzt man  $u_o$  in der ersten Gleichung durch diesen Term, so erhält man die endgültige Formel zur Berechnung der Transpiration E:

$$(C.2-12) \quad E [\text{mol H}_2\text{O} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}] = \frac{u_e (w_o - w_e)}{lA(1 - w_o)}$$

Die Leitfähigkeit für Wasserdampf (=  $g_{\text{H}_2\text{O}}$ ) ist definiert als Quotient aus Transpiration E und Wasserdampfdruck-Differenz zwischen Blattinnerem aus Außenluft ALVPD (air to leaf vapor pressure deficit):

$$(C.2-13) \quad g_{\text{H}_2\text{O}} = \frac{E}{ALVPD}$$

Je nachdem, welche Einheiten für ALVPD gewählt werden, erhält man verschiedene Einheiten für den Leitwert  $g_{\text{H}_2\text{O}}$ . Bislang findet man  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  in der Literatur vorwiegend in  $\text{m} * \text{s}^{-1}$  oder  $\text{cm} * \text{s}^{-1}$ , basierend auf der Angabe der Transpiration E in  $\text{g} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$  und der Wasserdampfdruckdifferenz ALVPD als Konzentrationsgradient in  $\text{g} * \text{m}^{-3}$ .

Teilweise wird allerdings die Angabe von  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  in  $\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$  bevorzugt, da diese Angabe als Grundlage für die Berechnung des internen  $\text{CO}_2$ -Partialdruckes und anderer Größen dienen kann. Für die Berechnung von  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  in  $\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$  muss E in  $\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}$  und  $\Delta W$  in  $\text{mol} * \text{mol}^{-1}$  angegeben werden (ALVPD lässt sich berechnen als  $w_i - w_o$ ;  $w_i$  = Molverhältnis Wasserdampf : andere Gase im Blattinnern [ $\text{mol} * \text{mol}^{-1}$ ], wobei Wasserdampfsättigung angenommen werden kann;  $w_o$  = Molverhältnis Wasserdampf : andere Gase am Küvettenausgang; zur Berechnung s. o.).

Die beiden verschiedenen Angaben des Leitwertes können ineinander umgerechnet werden:

$$(C.2-14) \quad g_{\text{H}_2\text{O}} [\text{mol} * \text{m}^{-2} * \text{s}^{-1}] = g_{\text{H}_2\text{O}} [\text{cm} * \text{s}^{-1}] * 0,446 * \frac{T_o}{T} * \frac{P}{P_o}$$

mit  $T_o$  = Standard-Temperatur = 273,15 K

$T$  = Temperatur [K]

$P_o$  = Standard-Druck = 101,325 kPa

$P$  = Luftdruck [kPa]

### C.2.3 Berechnung der Gaswechselfparameter

In diesem Praktikum werden die Gaswechselfmesssysteme HCM-1000 und CMS 400 der Firma Walz verwendet. Die hier beschriebenen Berechnungen entsprechen der Analyse-Software des HCM 1000. Für das CMS 400 werden die Parameter analog berechnet, nur dass hier keine Korrektur durch die Druckveränderung in der Küvette stattfindet ( $P_{\text{cuv}} = \text{Press}$ ).

***C.2.3.1 Eingangsgrößen für die Berechnungen***

Nachfolgend sind die Größen, die Eingang in die Formeln finden und von dem HCM-1000 (CMS400) direkt erfasst werden, aufgelistet. In der Tabelle sind ebenfalls die Einheiten, mit denen die Größen abgespeichert werden, angegeben.

Messgröße	Kurzdefinition	Einheit
MP <sub>H<sub>2</sub>O</sub> *)	H <sub>2</sub> O-Differenzwert eines Messpunktes MP	ppm
ZP <sub>H<sub>2</sub>O</sub> *)	H <sub>2</sub> O-Differenzwert eines Nullpunktes ZP (ZB oder ZC)	ppm
MP <sub>CO<sub>2</sub></sub> *)	CO <sub>2</sub> -Differenzwert eines Messpunktes MP	ppm
ZP <sub>CO<sub>2</sub></sub> *)	CO <sub>2</sub> -Differenzwert eines Nullpunktes ZP (ZB oder ZC)	ppm
c <sub>e</sub>	CO <sub>2</sub> -Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang	ppm
T <sub>cuv</sub>	Temperatur in der Messküvette	°C
T <sub>leaf</sub>	Blatttemperatur	°C
T <sub>dp</sub> **)	Taupunkttemperatur	°C
RH	Relative Feuchte in der Messküvette	%
Flow	Durchflussmenge am Messküvetteneingang	ml/min
Press	Barometrischer Luftdruck	hPa = mbar

\*) Die Messung mit dem Gasanalysator ist druckabhängig. Prinzipiell werden hiermit molare Dichten erfasst, die erst bei Berücksichtigung des Druckes in einen Stoffmengenanteil umgerechnet werden können. Während dies bei der Absolutmessung problemlos möglich ist, kommt bei der Differenzmessung erschwerend hinzu, dass sich die Empfindlichkeit mit der Grundkonzentration ändert. Dieser Effekt kann manchmal erst nachträglich verrechnet werden. Deshalb werden sämtliche Differenzmesswerte unkorrigiert abgespeichert, die Einheit ppm ist somit nicht ganz richtig. Erst nach Durchführung der Druck- und Empfindlichkeitskorrektur handelt es sich um echte Stoffmengenanteile.

\*\*) nur bei CSM 400

Neben diesen gemessenen Größen findet noch die Bezugsgröße LA (für „Leaf area“) Eingang in die Berechnungen, hierbei kann es sich um eine Fläche oder um ein Gewicht handeln. Die Herleitung der Formeln bezieht sich zunächst auf eine Fläche für die Bezugsgröße LA. Die Blattfläche LA ergibt sich durch die Größe des Messflächenausschnittes (HCM-1000) oder muss bestimmt werden (CSM 400). Wenn das Gewicht als Bezugsgröße dient muss das stets extra ermittelt werden. Die Fläche geht mit der Einheit cm<sup>2</sup> und das Gewicht mit der Einheit mg in die Berechnungen ein.

Die berechneten Gaswechselfparameter werden so hergeleitet, dass sie in ihren gebräuchlichen Einheiten mit dem üblichen Vorsatzzeichen herauskommen (Vorsatzzeichen einer Einheit = Zeichen für dezimale Vielfache oder Teile von Einheiten, z.B. M für Mega, m für milli,  $\mu$  für mikro). Wenn Umrechnungen der Einheit oder des Vorsatzzeichens notwendig waren, um die gewünschte Einheit der berechneten Größe zu erhalten, wurden Umrechnungsfaktoren eingefügt. Dadurch sind alle Formeln so gehalten, dass die Messgrößen oder die berechneten Zwischengrößen mit ihrer ursprünglichen Einheit direkt eingegeben werden können. Alle Poten-

zen und Einheiten lassen sich dann kürzen, übrig bleibt die gewünschte Einheit der berechneten Größe.

### C.2.4 Berechnung des molaren Flusses $u_e$

Ein elektronisch-thermischer Massendurchflussmesser erfasst den Durchsatz am Messküvetteneingang ( $u_e$ ). Im DA-1000 wird diese Messgröße als „Flow“ mit der Einheit „ml/min“ dargestellt und auch so abgespeichert. Diese Einheit hat sich eingebürgert, ist aber nicht korrekt, da der Massendurchflussmesser keinen Volumen-, sondern bereits einen Massenfluss liefert. Deshalb muss diese Messgröße zunächst in ihre korrekte Einheit umgerechnet werden.

Es gilt:

$$(C.2-15) \quad P * V = n * R * T \quad (\text{vgl. 2-8 - 2.12})$$

- mit
- P = Druck des Gases [Pa],
  - V = Volumen des Gases [m<sup>3</sup>]
  - n = Stoffmenge des Gases [mol]
  - R = Gaskonstante [J mol<sup>-1</sup> K<sup>-1</sup>]
  - T = absolute Temperatur [K].

Durch Umformen von (C.2-15) ergibt sich:

$$(C.2-16) \quad n = V * \frac{P}{R * T}$$

Wird Gleichung (C.2-16) durch die Zeit t dividiert, erhält man den molaren Fluss n/t in Abhängigkeit von dem Volumenfluss V/t:

$$(C.2-17) \quad \frac{n}{t} = \frac{V}{t} * \frac{P}{R * T}$$

Nun lässt sich der molare Fluss am Messküvetteneingang  $u_e$  (=n/t) in Abhängigkeit vom Flow (= V/t) berechnen. Da ein Massendurchflussmesser verwendet wird, ist die Messung druck- und temperaturunabhängig, d. h. die beiden Faktoren P und T sind Konstanten. Mit R = 8,31441 J mol<sup>-1</sup> K<sup>-1</sup>, P = 101,3 kPa und T = 273,16 K folgt:

$$(C.2-18) \quad u_e = \text{Flow} * \frac{101,3 \text{ kPa}}{8,31441 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1} * 273,16 \text{ K}}$$

- mit
- $u_e$  = molarer Fluss am Messküvetteneingang [mmol s<sup>-1</sup>],
  - Flow = Durchflussmenge [ml/min].

Durch Kürzen der Einheiten und Ausmultiplizieren ergibt sich der molare Fluss  $u_e$  in Abhängigkeit von der Messgröße Flow:

$$(C.2-19) \quad u_e = Flow * 0,74338 * 10^{-3} \frac{mmol * min}{s * ml}$$

## C.2.5 Berechnung der Transpirationsrate E

### C.2.5.1 Allgemeine Formel zur Berechnung der Transpirationsrate nach Caemmerer und Farquhar

Nach Caemmerer und Farquhar (1981) wird die Transpirationsrate nach folgender Formel berechnet:

$$(C.2-20) \quad E = \frac{u_e * (w_0 - w_e)}{LA * (1 - w_0)}$$

mit  $E$  = Transpirationsrate [mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>]

$u_e$  = molarer Fluss am Messküvetteneingang während eines Messpunktes MP [mmol s<sup>-1</sup>],

$w_0$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm] (die alte Bezeichnung für Stoffmengenanteil lautet Molenbruch),

$w_e$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

$LA$  = Bezugsgröße, hier als Blattfläche [cm<sup>2</sup>]

Die Größe  $u_e$  wird nach Formel (C.2-19) berechnet. Die Bezugsgröße  $LA$  stellt eine Eingangsgröße dar (siehe Kap.B.1.4). Die Größe  $w_0$  und der Ausdruck  $(w_0 - w_e)$  werden nicht direkt gemessen und müssen hergeleitet werden (siehe Kap.C.2.5.2 und C.2.5.3)

### C.2.5.2 Berechnung des Stoffmengenanteils $w_0$

Die Formel für die Größe  $w_0$  lautet:

$$(C.2-21) \quad w_0 = \frac{e_{sat}(T_{cuv}) * RH}{P_{cuv}}$$

mit  $w_0$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],

$e_{sat}(T_{cuv})$  = Sättigungsdampfdruck bei Messküvetten temperatur  $T_{cuv}$  während eines Messpunktes MP [hPa]

$rH$  = Relative Feuchte in der Messküvette während eines Messpunktes MP [%]



$P_{cuv}$  = Gesamtdruck in der Messküvette während eines Messpunktes MP  
[hPa]

Der Sättigungsdruck  $e_{sat}(T_{cuv})$  lässt sich entweder durch Berechnung (B.4-3) oder durch Tabelle (Abbildung B.3.1-1) ermitteln. Multipliziert man den Sättigungsdampfdruck  $e_{sat}(T_{cuv})$  mit der Messküvettenfeuchte rH, dann ergibt sich der Wasserdampfpartialdruck in der Messküvette. Dieser muss durch den in der Messküvette herrschenden Gesamtdruck  $P_{cuv}$  dividiert werden, um den Stoffmengenanteil  $w_o$  zu erhalten.  $P_{cuv}$  ergibt sich aus dem gemessenen barometrischen Luftdruck  $P_{ress}$  und dem Überdruck in der Messküvette, der abhängig vom Flow ist. Die durchsatzabhängige Komponente wurde durch eine lineare Regression angenähert. Sie basiert auf Messergebnissen von mehreren Messsystemen HCM-1000:

$$(C.2-22) \quad P_{cuv} = P_{ress} - 4.1025 \text{ hPa} + Flow * 0,01869297 \frac{\text{hPa} * \text{min}}{\text{ml}}$$

mit  $P_{cuv}$  = Gesamtdruck in der Messküvette [hPa],

$P_{ress}$  = barometrischer Luftdruck während eines Messpunktes MP [hPa],

Flow = Durchflussmenge während eines Messpunktes MP [ml/min].

Bei der CMS 400 wird auf diese Korrektur verzichtet ( $P_{cuv} = P_{ress}$ ).

Führt man in Formel (C.2-21) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-23) \quad w_o = \frac{e_{sat}(T_{cuv}) * RH}{P_{cuv}} * \frac{10^4 \text{ ppm}}{\%}$$

### C.2.5.3 Berechnung der H<sub>2</sub>O-Differenz ( $w_o - w_e$ )

Bei dem HCM-1000 und dem CMS 400 wird zur Bestimmung der Nettophotosynthese- und Transpirationsrate die Differenzmethode eingesetzt. Der Ausdruck ( $w_o - w_e$ ) ergibt sich demnach als Differenz aus einem Messpunkt MP und einem Nullpunkt ZP, bei dem es sich entweder um einen Bypass-Nullpunkt ZB oder um einen Messküvettennullpunkt ZC handeln kann. Die Differenzmessung ist abhängig von der Grundkonzentration, außerdem ist die Messung mit dem Gasanalysator druckabhängig. Deshalb müssen ein Empfindlichkeitsfaktor eingeführt und eine Druckkorrektur vorgenommen werden. Die Differenz ( $w_o - w_e$ ) lässt sich wie folgt beschreiben:

$$(C.2-24) \quad (w_o - w_e) = (MP_{H_2O} - ZP_{H_2O}) * \frac{1}{h} * \frac{P_{norm}}{P_{H_2O-Ref.-seite}}$$

mit  $w_o$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],

$w_e$  = H<sub>2</sub>O -Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

$MP_{H_2O}$  = H<sub>2</sub>O -Differenzwert eines Messpunktes MP [ppm],

$ZP_{H_2O}$  = H<sub>2</sub>O -Differenzwert eines Nullpunktes NP (entweder ZB oder ZC) [ppm],

h = Empfindlichkeitsfaktor der H<sub>2</sub>O -Differenzmessung in Abhängigkeit von der H<sub>2</sub>O -Grundkonzentration (dimensionslos),

$P_{norm}$  = Druck, auf den der BINOS-100/4PS bei der Kalibrierung normiert ist (= 1013 hPa) [hPa],

$P_{H_2O-Ref.-seite}$  = Gesamtdruck in der H<sub>2</sub>O -Referenzseite des BINOS-100/4PS während eines Messpunktes MP [hPa].

### Herleiten des Empfindlichkeitsfaktors von HCM-1000:

Da bei dem HCM-1000 zunächst die H<sub>2</sub>O-Messseite und dann die H<sub>2</sub>O-Referenzseite durchströmt werden, liefert der Gasanalysator bei der Differenzmessung umgekehrte Werte als man normalerweise erwarten würde. Der Anwender merkt hiervon jedoch nichts, da die Werte invertiert werden, bevor sie im DA-1000 angezeigt werden bzw.- abgespeichert werden. Der Empfindlichkeitsfaktor h wird in Abhängigkeit von der H<sub>2</sub>O-Grundkonzentration angegeben. Diese entspricht dem H<sub>2</sub>O-Partialdruck in der H<sub>2</sub>O-Referenzseite des BINOS-100/4PS und ergibt sich folgendermaßen:

$$(C.2-25) \quad p_{H_2O} = w_o * P_{H_2O-Ref.-seite}$$

mit  $p_{H_2O}$  = H<sub>2</sub>O-Partialdruck in der H<sub>2</sub>O-Referenzseite des BINOS-100/4PS = H<sub>2</sub>O-Grundkonzentration [hPa],

$w_o$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],

$P_{H_2O-Ref.-seite}$  = Gesamtdruck in der H<sub>2</sub>O-referenzseite des BINOS-100/4PS während eines Messpunktes MP [hPa]

Der Gesamtdruck in der H<sub>2</sub>O-Referenzseite des BINOS-100/4PS ergibt sich aus dem gemessenen barometrischen Luftdruck *Press* und dem Überdruck in der H<sub>2</sub>O-Referenzseite, der abhängig vom Flow ist. Die durchsatzabhängige Komponente wurde durch eine lineare Regression angenähert. Die Messwerte hierfür basieren auf mehrere Messsysteme HCM-1000:

$$(C.2-26) \quad P_{H_2O-Ref.-seite} = Press - 3,401399 \text{ hPa} + Flow * 0,01345927 \frac{\text{hPa} * \text{min}}{\text{ml}}$$

mit  $P_{H_2O-Ref.-seite}$  = Gesamtdruck in der H<sub>2</sub>O-Referenzseite des BINOS-100/4PS während eines Messpunktes MP [hPa],

*Press* = barometrischer Luftdruck während eines Messpunktes MP [hPa],

*Flow* = Durchflussmenge während eines Messpunktes MP [ml/min].

Führt man in Formel (C.2-25) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-27) \quad p_{H_2O} = w_0 * \frac{10^{-6}}{ppm} * P_{H_2O-Ref.-seite}$$

Mit dem H<sub>2</sub>O-Partialdruck  $p_{H_2O}$  lässt sich nun der Empfindlichkeitsfaktor  $h$  ermitteln. Zugrunde gelegt ist eine idealisierte Kurve, die durch eine Polynomregression dritten Grades gewonnen wird. Die Polynomregression basiert auf Messwerten von mehreren Gasanalysatoren BINOS-100/4PS. Bei der Ermittlung der Messwerte wurde berücksichtigt, dass mit dem HCM-1000 die H<sub>2</sub>O-Differenz in umgekehrter Weise gemessen wird (Messseite vor und Referenzseite hinter der Messküvette). Das Polynom für den Empfindlichkeitsfaktor  $h$  lautet:

$$(C.2-28) \quad h = 1,8847 - p_{H_2O} * 0,1069 \text{ hPa}^{-1} + p_{H_2O}^2 * 0,0036056 \text{ hPa}^{-2} - p_{H_2O}^3 * 0,000046539 \text{ hPa}^{-3}$$

mit  $h$  = Empfindlichkeitsfaktor der H<sub>2</sub>O-Differenzmessung (dimensionslos),

$p_{H_2O}$  = H<sub>2</sub>O-Partialdruck in der H<sub>2</sub>O-Referenzseite [hPa].

Der Kurvenverlauf des Empfindlichkeitsfaktors  $h$  ist in Abbildung C.2.5-1 wiedergegeben.

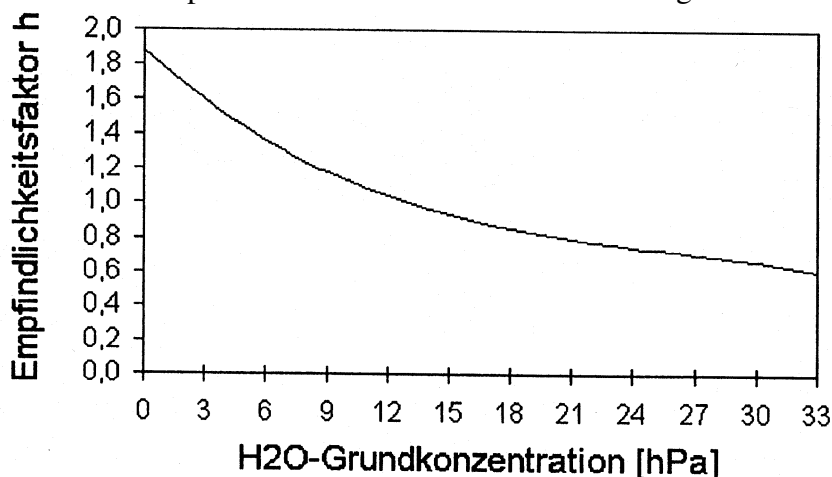


Abbildung C.2.5-1: Empfindlichkeitsfaktor  $h$  der H<sub>2</sub>O-Differenzmessung in Abhängigkeit von der H<sub>2</sub>O-Grundkonzentration

#### C.2.5.4 Formel zur Berechnung der Transpirationsrate mit Umrechnungsfaktoren für Einheiten

Führt man in Formel (C.2-20) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-29) \quad E = \frac{u_e * (w_0 - w_e)}{LA * (1 - w_0 * \frac{10^{-6}}{ppm})} * \frac{10^{-2} \text{ cm}^2}{ppm * m^2}$$

## C.2.6 Berechnung der Nettophotosyntheserate NP

### C.2.6.1 Allgemeine Formel zur Berechnung der Nettophotosyntheserate nach Caemmerer und Farquhar

Bei dem HCM-1000 wird kein Messgaskühler vor der CO<sub>2</sub>-Referenz- und CO<sub>2</sub>-Messseite, der den transpirationsbedingten Verdünnungseffekt eliminiert, verwendet. Nach Caemmerer und Farquhar (1981) lautet die Formel zur Berechnung der Nettophotosynthese deshalb:

$$(C.2-30) \quad NP = \frac{u_e}{LA} * \frac{1 - w_e}{1 - w_o} * (c_e - c_o) - E * c_e$$

mit NP = Nettophotosyntheserate [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ],

$u_e$  = molarer Fluss am Messküvetteneingang während eines Messpunktes MP [ $\text{mmol s}^{-1}$ ],

LA = Bezugsgröße, hier als Blattfläche [ $\text{cm}^2$ ],

$w_e$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

$w_o$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],

$c_e$  = CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

$c_o$  = CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],

E = Transpirationsrate, berechnet nach Kap. C.2.5 [ $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ].

Die Größe  $u_e$  wird nach Formel (C.2-19) berechnet. Die Bezugsgröße LA stellt eine Einganggröße dar (siehe Kap.B.1.4). bei einer CO<sub>2</sub>-Absolutmessung wird die Größe  $c_e$  direkt gemessen. Die Größe  $w_o$  ist in Kap. C.2.5.2 hergeleitet und die Transpirationsrate E ergibt sich nach Kap. C.2.5. Um die Nettophotosyntheserate NP berechnen zu können, ist noch die Herleitung der Größe  $w_e$  und des Ausdrucks  $(c_e - c_o)$  notwendig (Kap.C.2.6.2 und C.2.6.3).

### C.2.6.2 Berechnung des Stoffmengenanteils $w_e$

Es gilt:

$$(C.2-31) \quad w_o - w_e = w_o - w_e$$

oder umgeformt:

$$(C.2-32) \quad w_e = w_o - (w_o - w_e)$$

mit  $w_o$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],

$w_e$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm].

Da sowohl die Größe  $w_o$  als auch die Differenz ( $w_o - w_e$ ) bereits bekannt sind (siehe Kap. C.2.5.2 und C.2.5.3), lässt sich  $w_e$  nach Formel (C.2-32) berechnen.

### C.2.6.3 Berechnung der $CO_2$ -Differenz ( $c_e - c_o$ )

Bei dem HCM-1000 wird zur Bestimmung der Nettophotosynthese- und Transpirationsrate die Differenzmethode eingesetzt. Der Ausdruck ( $c_e - c_o$ ) ergibt sich als Differenz aus einem Messpunkt MP und einem Nullpunkt ZP, bei dem ein sich entweder um einen Bypass-Nullpunkt ZB oder um einen Messküvetten-Nullpunkt ZC handeln kann. Die Differenzmessung ist abhängig von der Grundkonzentration, außerdem ist die Messung mit dem Gasanalytator druckabhängig. Deshalb müssen ein Empfindlichkeitsfaktor eingeführt und eine Druckkorrektur vorgenommen werden. Die Differenz ( $c_e - c_o$ ) lässt sich wie folgt beschreiben:

$$(C.2-33) \quad (c_e - c_o) = (ZP_{CO_2} - MP_{CO_2}) * \frac{1}{c} * \frac{P_{norm}}{P_{CO_2-Meßseite}}$$

mit  $c_e$  =  $CO_2$ -Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

$c_o$  =  $CO_2$ -Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],

$ZP_{CO_2}$  =  $CO_2$ -Differenzwert eines Nullpunktes ZP (entweder ZB oder ZC) [ppm],

$MP_{CO_2}$  =  $CO_2$ -Differenzwert eines Messpunktes MP [ppm],

$c$  = Empfindlichkeitsfaktor der  $CO_2$ -Differenzmessung in Abhängigkeit von der  $CO_2$ -Grundkonzentration (dimensionslos),

$P_{norm}$  = Druck, auf den der BINOS-100/4PS bei der Kalibrierung normiert ist (= 1013 hPa) [hPa],

$P_{CO_2-Messseite}$  = Gesamtdruck in der  $CO_2$ -Messseite des BINOS-100/4PS während eines Messpunktes MP [hPa]

### Herleitung des Empfindlichkeitsfaktors $c$ :

Da bei dem HCM-1000 zunächst die  $CO_2$ -Messseite und dann die  $CO_2$ -Referenzseite durchströmt werden, liefert der Gasanalysator bei der Differenzmessung umgekehrte Werte als man normalerweise erwarten würde. Der Anwender merkt hiervon jedoch nichts, da die Werte invertiert werden, bevor sie im DA-1000 angezeigt bzw. abgespeichert werden. Der Empfindlichkeitsfaktor  $c$  wird in Abhängigkeit von der  $CO_2$ -Grundkonzentration angegeben. Diese entspricht dem  $CO_2$ -Partialdruck in der Messseite des BINOS-100/4PS und ergibt sich folgendermaßen:

$$(C.2-34) \quad p_{CO_2} = c_e * P_{CO_2-Meßseite}$$

mit  $p_{CO_2}$  =  $CO_2$ -Partialdruck in der  $CO_2$ -Messseite des BINOS-100/4PS [hPa],

$c_e$  =  $CO_2$ -Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

$P_{\text{CO}_2\text{-Messseite}}$  = Gesamtdruck in der  $\text{CO}_2$ -Messseite des BINOS-100/4PS während eines Messpunktes MP [hPa].

Führt man in die Formel (C.2-34) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-35) \quad p_{\text{CO}_2} = c_e * \frac{10^{-6}}{\text{ppm}} * P_{\text{CO}_2\text{-Meßseite}}$$

Der Gesamtdruck in der  $\text{CO}_2$ -Messseite des BINOS-100/4PS ergibt sich aus dem gemessenen barometrischen Luftdruck *Press* und dem Überdruck in der  $\text{CO}_2$ -Messseite, der abhängig vom Durchsatz *Flow* ist. Die durchsatzabhängige Komponente wurde durch eine lineare Regression angenähert, die Messwerte hierfür basieren auf mehreren Messsystemen HCM-1000:

$$(C.2-36) \quad P_{\text{CO}_2\text{-Meßseite}} = \text{Press} - 4,77941 \text{ hPa} + \text{Flow} * 0,02267541 * \frac{\text{hPa} * \text{min}}{\text{ml}}$$

mit  $P_{\text{CO}_2\text{-Messseite}}$  = Gesamtdruck in der  $\text{CO}_2$ -Messseite des BINOS-100/4PS während eines Messpunktes MP [hPa],

*Press* = barometrischer Luftdruck während eines Messpunktes MP [hPa],

*Flow* = Durchflussmenge während eines Messpunktes MP [ml/min].

Mit dem  $\text{CO}_2$ -Partialdruck  $p_{\text{CO}_2}$  lässt sich nun der Empfindlichkeitsfaktor  $c$  ermitteln. Zugrunde gelegt ist eine idealisierte Kurve, die durch eine Polynomregression siebten Grades gewonnen wurde. Die Polynomregression basiert auf Messwerten von mehreren Gasanalytoren BINOS-100/4PS. Bei der Ermittlung der Messwerte wurde berücksichtigt, dass mit dem HCM-1000 die  $\text{CO}_2$ -Differenz in umgekehrter Weise ermittelt wird (Messseite vor und Referenzseite hinter der Messküvette). Das Polynom für den Empfindlichkeitsfaktor  $c$  lautet:

$$(C.2-37) \quad \begin{aligned} c = & 1,7081 - p_{\text{CO}_2} * 3,3969 \text{ hPa}^{-1} + p_{\text{CO}_2}^2 * 5,3394 \text{ hPa}^{-2} \\ & - p_{\text{CO}_2}^3 * 5,4023 \text{ hPa}^{-3} + p_{\text{CO}_2}^4 * 3,2248 \text{ hPa}^{-4} \\ & - p_{\text{CO}_2}^5 * 1,0497 \text{ hPa}^{-5} + p_{\text{CO}_2}^6 * 0,15475 \text{ hPa}^{-6} \\ & - p_{\text{CO}_2}^7 * 0,0048182 \text{ hPa}^{-7} \end{aligned}$$

mit  $c$  = Empfindlichkeitsfaktor der  $\text{CO}_2$ -Differenzmessung (dimensionslos),

$p_{\text{CO}_2}$  =  $\text{CO}_2$ -Partialdruck in der Referenzseite [hPa].

Den Kurvenverlauf des Empfindlichkeitsfaktors  $c$  zeigt Abbildung C.2.6-1.

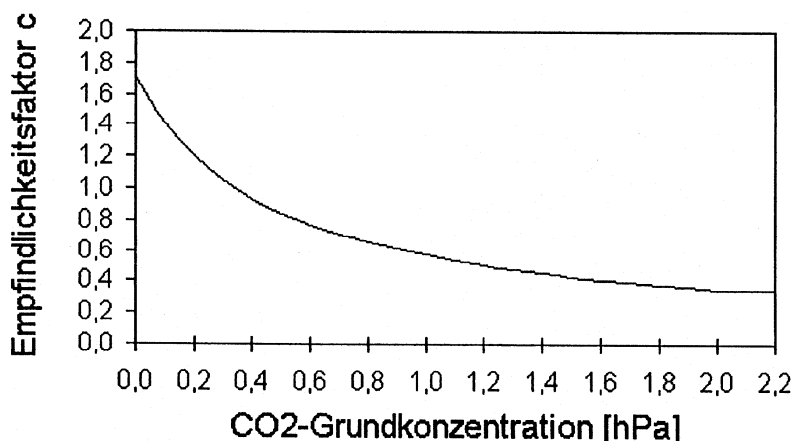


Abbildung C.2.6-1: Empfindlichkeitsfaktor c der CO<sub>2</sub>-Differenzmessung in Abhängigkeit von der CO<sub>2</sub>-Grundkonzentration.

**C.2.6.4 Formel zur Berechnung der Nettophotosyntheserate mit Umrechnungsfaktoren für Einheiten**

Führt man in Formel (C.2-30) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$\begin{aligned}
 (C.2-38) \quad NP &= \frac{u_e}{s} * \frac{1 - w_e * \frac{10^{-6}}{ppm}}{1 - w_o * \frac{10^{-6}}{ppm}} * (c_e - c_o) * \frac{10 \mu mol * cm^2}{m^2 * mmol * ppm} \\
 &- E * c_e * \frac{10^{-3} \mu mol}{mmol * ppm}
 \end{aligned}$$

**C.2.7 Berechnung des ALVPD**

Das ALVPD (Air-to-Leaf-Vapor-Pressure-Difference) kennzeichnet den Wasserdampfgradienten zwischen Blatt und Luft. Die Formel hierfür lautet (nach Caemmerer und Farquhar, 1981):

$$(C.2-39) \quad ALVPD = \frac{w_i - w_a}{1 - \frac{w_i + w_a}{2}}$$

- mit ALVPD = Wasserdampfgradient zwischen Blatt und Luft [Pa/kPa],
- w<sub>i</sub> = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil innerhalb des Blattes [ppm],
- w<sub>a</sub> = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil außerhalb des Blattes [ppm].

Es herrscht eine geteilte Meinung darüber, ob der Term  $1 - \frac{w_i + w_a}{2}$  dem ALVPD hinzuzuziehen ist oder nicht. Bei den Berechnungen mit dem DA-1000 beinhaltet das ALVPD diesen Term, er erscheint somit nicht mehr bei der Berechnung der H<sub>2</sub>O-Leitfähigkeit des Blattes.

Herleitung von  $w_i$ :

Die Größe  $w_i$  berechnet sich nach folgender Formel:

$$(C.2-40) \quad w_i = \frac{e_{sat}(T_{leaf})}{P_{cuv}}$$

mit  $w_i$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil innerhalb des Blattes [ppm],

$e_{sat}(T_{leaf})$  = Sättigungsdampfdruck bei Blatttemperatur  $T_{leaf}$  während eines Messpunktes MP [hPa],

$p_{cuv}$  = Gesamtdruck in der Messküvette während eines Messpunktes MP [hPa].

Der Sättigungsdampfdruck bei Blatttemperatur  $e_{sat}(T_{leaf})$  lässt sich entweder durch Berechnung mit der in Kap. B.4 aufgeführten Formel oder durch Ablesen aus einer Tabelle (Abbildung B.3.1-1) ermitteln. Dieser muss durch den in der Messküvette herrschenden Gesamtdruck  $P_{cuv}$  dividiert werden, um den Stoffmengenanteil  $w_i$  zu erhalten. Die Berechnung von  $P_{cuv}$  erfolgt nach Formel (C.2-22).

Führt man in Formel (C.2-40) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-41) \quad w_i = \frac{e_{sat}(T_{leaf})}{P_{cuv}} * 10^6 \text{ ppm}$$

Herleitung von  $w_a$ :

Die Größe  $w_a$  stellt nichts anders als den Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang  $w_o$ , berechnet nach Formel (C.2-23), dar und kann mit ihm gleichgesetzt werden.

Führt man in Formel (C.2-38) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-42) \quad ALVPD = \frac{w_i - w_a}{1 - \frac{(w_i + w_a) * 10^{-6} * ppm^{-1}}{2}} * \frac{10^{-3} Pa}{ppm * kPa}$$

### C.2.8 Berechnung der H<sub>2</sub>O-Leitfähigkeit des Blattes $g_{H_2O}$

Nach Caemmerer und Farquhar berechnet sich die H<sub>2</sub>O-Leitfähigkeit des Blattes wie folgt:

$$(C.2-43) \quad g_{H_2O} = \frac{E}{ALVPD}$$

mit  $g_{H_2O}$  = H<sub>2</sub>O-Leitfähigkeit des Blattes [mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>],



$E$  = Transpirationsrate [ $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ],

$ALVPD$  = Wasserdampfgradient zwischen Blatt und Luft [ $\text{pa/kPa}$ ].

Die Eingangsgrößen  $E$  und  $ALVPD$  sind bereits aus Kap. C.2.5 und C.2.7 bekannt. An dieser Stelle sei noch einmal darauf hingewiesen, dass der Term  $1 - \frac{w_i + w_a}{2}$  bereits im  $ALVPD$  enthalten ist (siehe Formel (C.2-39)) und er deshalb nicht mehr bei der Berechnung der  $\text{H}_2\text{O}$ -Leitfähigkeit erscheint. Manche Wissenschaftler rechnen diesen Term nicht dem  $ALVPD$  zu und berücksichtigen ihn dann in der Formel für die  $\text{H}_2\text{O}$ -Leitfähigkeit.

Führt man in Formel (C.2-43) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-44) \quad g_{H_2O} = \frac{E}{ALVPD} * \frac{10^3 Pa}{kPa}$$

Es ist zu beachten, dass  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  die Gesamtleitfähigkeit des Blattes wiedergibt, die sich aus Grenzschichtleitfähigkeit, stomatärer und cuticulärer Leitfähigkeit zusammensetzt. In der Messküvette des HCM-1000 können sowohl amphi- als auch hypostomatische Blätter eingespannt werden. Für hypostomatische Blätter wird  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  theoretisch richtig berechnet. Für amphistomatische Blätter würde  $G_{\text{H}_2\text{O}}$  nur dann korrekt berechnet, wenn das  $ALVPD$  auf beiden Seiten gleich groß wäre. Sobald das  $ALVPD$  auf beiden Seiten unterschiedlich ist, müssten  $ALVPD$  und Transpirationsströme getrennt für beide Seiten bekannt sein, um  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  berechnen zu können. Dies würde aber den messtechnischen Aufwand verdoppeln. In der Praxis wird aber kein allzu großer Unterschied zwischen dem  $ALVPD$  beider Seiten existieren, so dass man einen gut angenäherten Wert für  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  erhält. Diese Tatsache wirkt sich natürlich auch auf die Berechnung der interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentration (Kap. C.2.10) aus.

### C.2.9 Berechnung der $\text{CO}_2$ -Leitfähigkeit des Blattes $g_{\text{CO}_2}$

Die  $\text{CO}_2$ -Leitfähigkeit  $g_{\text{CO}_2}$  unterscheidet sich von der  $\text{H}_2\text{O}$ -Leitfähigkeit nur durch einen Faktor und wird deshalb bei den Datensätzen nicht aufgeführt. Die Formel lautet:

$$(C.2-45) \quad g_{CO_2} = \frac{g_{H_2O}}{1,56}$$

mit  $g_{\text{CO}_2}$  =  $\text{CO}_2$ -Leitfähigkeit des Blattes [ $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ],

$g_{\text{H}_2\text{O}}$  =  $\text{H}_2\text{O}$ -Leitfähigkeit des Blattes [ $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ],

1,56 = Diffusionskoeffizient (dimensionslos)

Die Anmerkungen zur  $\text{H}_2\text{O}$ -Leitfähigkeit  $g_{\text{H}_2\text{O}}$  (siehe Kap. C.2.8) beziehen sich auch auf die  $\text{CO}_2$ -Leitfähigkeit.

### C.2.10 Berechnung des interzellulären CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteils, des interzellulären CO<sub>2</sub>-Partialdruckes und des externen CO<sub>2</sub>-Partialdruckes

Die Berechnung der interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentration setzt eine übers Blatt gleichmäßig verteilte H<sub>2</sub>O- bzw. CO<sub>2</sub>-Leitfähigkeit voraus. Da aber, vor allem unter Stressbedingungen, die Stomata eines Blattes eine unterschiedliche Öffnungsweite besitzen können, ist die Berechnung der interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentration in die Diskussion geraten und teilweise umstritten. Hierauf soll nicht weiter eingegangen werden, da dies nicht Aufgabe einer Anleitung ist. Es sei aber noch mal ausdrücklich darauf hingewiesen, dass die folgende Formel zur Berechnung des interzellulären CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteils eine gleichmäßige verteilte Leitfähigkeit zugrunde gelegt. Hierbei ist zu beachten, dass die Stomatadichte bei amphistomatischen Blättern auf beiden Seiten stark unterschiedlich sein kann. Dies hat den gleichen Effekt wie eine inhomogene Stomataöffnungsweise.

$$(C.2-46) \quad c_i = \frac{(g_{CO_2} - \frac{E}{2}) * c_e - NP}{g_{CO_2} + \frac{E}{2}}$$

mit  $c_i$  = interzellulärer CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil [ppm],

$g_{CO_2}$  = CO<sub>2</sub>-Leitfähigkeit des Blattes [mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>],

$E$  = Transpirationsrate [mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>],

$c_e$  = CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

$NP$  = Nettophotosyntheserate [μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>].

Sämtliche Eingangsgrößen sind bereits aus den vorherigen Kapiteln bekannt. Führt man in Formel (C.2-46) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-47) \quad c_i = \frac{(g_{CO_2} - \frac{E}{2}) * c_e - NP * \frac{10^3 \text{ mmol} * \text{ppm}}{\mu\text{mol}}}{g_{CO_2} + \frac{E}{2}}$$

Für die Beurteilung der Pflanzenreaktion ist nicht der interzelluläre CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil (Einheit: ppm) relevant, sondern der interzelluläre CO<sub>2</sub>-Partialdruck. Um diesen zu erhalten, muss der CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil mit dem Gesamtdruck in der Messküvette multipliziert werden:

$$(C.2-48) \quad p_{ci} = c_i * P_{cuv}$$

mit  $p_{ci}$  = interzellulärer CO<sub>2</sub>-Partialdruck [μb] bzw. [dPa],

$c_i$  = interzellulärer CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil [ppm],

$P_{cuv}$  = Gesamtdruck in der Messküvette während eines Messpunktes MP [hPa].

Führt man in Formel (C.2-48) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-49) \quad p_{c_i} = c_i * P_{cuv} * \frac{10^{-3} \text{ dPa}}{\text{ppm} * \text{hPa}}$$

Analog zur Berechnung des interzellulären CO<sub>2</sub>-Partialdruckes kann man auch die externe CO<sub>2</sub>-Konzentration statt als CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil  $c_e$  als CO<sub>2</sub>-Partialdruck angeben, der für viele Betrachtungen die korrektere Bezugsgröße darstellen mag.

$$(C.2-50) \quad p_{c_a} = c_e * P_{cuv}$$

mit  $p_{c_a}$  = CO<sub>2</sub>-Partialdruck außerhalb des Blattes [ $\mu\text{b}$ ] bzw. [dPa],

$c_e$  = CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

$P_{cuv}$  = Gesamtdruck in der Messküvette während eines Messpunktes MP [hPa].

Führt man in Formel (C.2-50) die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten ein, ergibt sich:

$$(C.2-51) \quad p_{c_a} = c_e * P_{cuv} * \frac{10^{-3} \text{ dPa}}{\text{ppm} * \text{hPa}}$$

### C.2.11 Gewicht als Bezugsgröße

Die Abkürzung LA, die für „Leaf area“ steht, wurde beibehalten, auch wenn es sich bei der Bezugsgröße um ein Gewicht handelt.

Berechnung der Transpirationsrate E:

Die Formel (C.2-20) zur Berechnung der Transpirationsrate E (siehe Kap.C.2.5) ist weiterhin gültig, es ändern sich nur die Dimensionen der Bezugsgröße LA und der berechneten Transpirationsrate E. Die Größen  $u_e$  und  $w_o$  sowie der Term  $(w_o - w_e)$  werden wie zuvor hergeleitet berechnet. Durch die Dimensionsänderung der Bezugsgröße LA ändern sich die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten, die Formel für die gewichtsbezogene Transpirationsrate ergibt sich wie folgt:

$$(C.2-52) \quad E = \frac{u_e * (w_o - w_e)}{LA * (1 - w_o * \frac{10^{-6}}{\text{ppm}})} * \frac{\text{mg} * \mu\text{mol}}{\text{ppm} * \text{mmol} * \text{g}}$$

mit  $E$  = Transpirationsrate [ $\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ],

$u_e$  = molarer Fluss am Messküvetteneingang während eines Messpunktes MP [ $\text{mmol s}^{-1}$ ],

$w_o$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],

$w_e$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

LA = Bezugsgröße, hier als Gewicht [mg].

**Berechnung der Photosyntheserate NP:**

Die Formel (C.2-30) zur Berechnung der Nettophotosyntheserate NP (siehe Kap.C.2.6) ist weiterhin gültig, es ändern sich nur die Dimensionen der Bezugsgröße LA und der berechneten Nettophotosyntheserate NP. Die Größen  $u_e$ ,  $w_e$ ,  $w_o$  und  $c_e$  sowie der Term  $(c_e - c_o)$  werden wie zuvor hergeleitet berechnet. Für die Größe E muss natürlich die gewichtsbezogene Transpirationsrate, wie in diesem Kapitel hergeleitet, eingesetzt werden. Durch die Dimensionsänderung der Bezugsgröße LA ändern sich die Umrechnungsfaktoren für die Einheiten, die Formel für die gewichtsbezogene Nettophotosyntheserate ergibt sich wie folgt:

$$(C.2-53) \quad NP = \frac{u_e}{LA} * \frac{1 - w_e * \frac{10^{-6}}{ppm}}{1 - w_o * \frac{10^{-6}}{ppm}} * (c_e - c_o) * \frac{10^3 \text{ nmol} * \text{mg}}{\text{g} * \text{mmol} * \text{ppm}} - E * c_e * \frac{10^{-3} \text{ nmol}}{\mu\text{mol} * \text{ppm}}$$

- mit NP = Nettophotosyntheserate [ $\text{nmol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ],
- $u_e$  = molarer Fluss am Messküvetteneingang während eines Messpunktes MP [ $\text{mmol s}^{-1}$ ],
- LA = Bezugsgröße, hier als Gewicht [mg],
- $w_e$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],
- $w_o$  = H<sub>2</sub>O-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],
- $c_e$  = CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],
- $c_o$  = CO<sub>2</sub>-Stoffmengenanteil am Messküvettenausgang [ppm],
- E = Transpirationsrate, berechnet nach Kap. C.2.11 [ $\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ].

**Berechnung des ALVPD:**

Die Berechnung des ALVPD ist unabhängig von der Dimension der Bezugsgröße s und wird wie in Kap. C.2.7 hergeleitet berechnet.

**Berechnung der H<sub>2</sub>O- und CO<sub>2</sub>-Leitfähigkeit  $g_{H_2O}$  und  $g_{CO_2}$ :**

Mit dem ALVPD und der gewichtsbezogenen Transpirationsrate ergibt sich für die H<sub>2</sub>O-Leitfähigkeit folgende Formel einschließlich der Umrechnungsfaktoren:

$$(C.2-54) \quad g_{H_2O} = \frac{E}{ALVPD} * \frac{10^3 \text{ Pa}}{\text{kPa}}$$

- mit  $g_{H_2O}$  = H<sub>2</sub>O-Leitfähigkeit des Blattes [ $\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ],

$E$  = Transpirationsrate [ $\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ],

$ALVPD$  = Wasserdampfgradient zwischen Blatt und Luft [Pa/kPa].

Die  $\text{CO}_2$ -Leitfähigkeit ergibt sich dann nach folgender Formel:

$$(C.2-55) \quad g_{\text{CO}_2} = \frac{g_{\text{H}_2\text{O}}}{1,56}$$

mit  $g_{\text{CO}_2}$  =  $\text{CO}_2$ -Leitfähigkeit des Blattes [ $\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ],

$g_{\text{H}_2\text{O}}$  =  $\text{H}_2\text{O}$ -Leitfähigkeit des Blattes [ $\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ],

1,56 = Diffusionskoeffizient (dimensionslos).

### Berechnung des internen $\text{CO}_2$ -Stoffmengenanteils $c_i$ :

Mit der gewichtsbezogenen Nettophotosyntheserate, Transpirationsrate und  $\text{CO}_2$ -Leitfähigkeit sowie dem  $\text{CO}_2$ -Stoffmengenanteil  $c_e$  lässt sich die Formel für  $c_i$  einschließlich Umrechnungsfaktoren wie folgt angeben:

$$(C.2-56) \quad c_i = \frac{(g_{\text{CO}_2} - \frac{E}{2}) * c_e - NP * \frac{103 \mu\text{mol} * \text{ppm}}{\text{nmol}}}{g_{\text{CO}_2} + \frac{E}{2}}$$

mit  $c_i$  = interzellulärer  $\text{CO}_2$ -Stoffmengenanteil [ppm],

$g_{\text{CO}_2}$  =  $\text{CO}_2$ -Leitfähigkeit des Blattes [ $\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ],

$E$  = Transpirationsrate [ $\mu\text{mol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ],

$c_e$  =  $\text{CO}_2$ -Stoffmengenanteil am Messküvetteneingang [ppm],

$NP$  = Nettophotosyntheserate [ $\text{nmol g}^{-1}\text{s}^{-1}$ ].

Der Wert für  $c_i$  ist von der Bezugsgröße  $s$  unabhängig, da sich diese in der Formel herauskürzt.

### Berechnung der $\text{CO}_2$ -Partialdrücke $p_{ci}$ und $p_{ca}$ :

Für die Berechnung der  $\text{CO}_2$ -Partialdrücke  $p_{ci}$  und  $p_{ca}$  gelten die Formeln (C.2-49) und (C.2-51) aus Kap. C.2.10 unverändert, da sich bei der Eingangsvariablen  $c_i$  die Bezugsgröße herausgekürzt hat.

### ***C.3 Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese (WUE)***

Die Effektivität verschiedener Pflanzenbestände hinsichtlich des Wasserhaushaltes wird in der Literatur als Wassernutzungseffizienz (WUE, water use efficiency) beschrieben. Diese ist das Verhältnis zwischen produzierte Pflanzenmasse und der im gleichen Zeitraum abgegebene Wassermenge (Teare et al. 1973, Fischer & Turner 1978, Tanner 1981, Kramer 1983, Forstreuter 1993).

Eine äußerst wichtige Kenngröße zur Quantifizierung der pflanzenspezifischen Leistungsfähigkeit unter einer limitierten Wasserversorgung ist der Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese (Larcher 1994). In physiologisch ausgerichteten Studien werden dabei die molaren Mengen des in der Nettophotosynthese aufgenommenen Kohlendioxids und des in der Transpiration abgegebenen Wassers miteinander in Beziehung gesetzt (Lösch 2001):

$$(C.3-1) \quad WUE = \frac{NP}{E}$$

mit NP = Nettophotosyntheserate (siehe Kap. C.2.5) [ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ],

E = Transpirationsrate (siehe Kap. C.2.5) [ $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ].

Die WUE gibt den Kohlenstoffgewinn pro transpirierte Wassermenge an, also die Effizienz bzw. Produktivität des Wasserverbrauchs bei der Netto-CO<sub>2</sub>-Aufnahme, und kann in  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$  angegeben werden. Ihr Zahlenwert liegt meist zwischen 1 und 10.

Der auch verwendete Kehrwert der WUE, der Transpirationskoeffizient (TK) veranschaulicht die in der Regel 100- bis 1000-mal größere Abgabe von Wassermolekülen gegenüber der gleichzeitigen Netto-Aufnahme von CO<sub>2</sub>-Molekülen.

$$(C.3-2) \quad TK = \frac{E}{NP}$$

## ***C.4 Kohlenhydratstoffwechsel***

### **Strukturelle und Funktionelle Grundlagen**

#### ***C.4.1.1 Bedeutung der Kohlenhydrate für die Pflanze***

Kohlenhydrate sind ein Hauptbestandteil aller lebenden Organismen und nehmen mengenmäßig den größten Anteil an organischen Verbindungen auf der Erde ein. Die Pflanze selbst ist in der Lage, über die Photosynthese Kohlenhydrate aufzubauen. Innerhalb der Pflanze erfül-

len die Kohlenhydrate verschiedene Funktionen. In der niedermolekularen Form, als Monosaccharide, sind sie für die meisten Zellen die wichtigste, leicht erschließbare Energiequelle. Oligosaccharide sind die Transportform von Kohlenhydraten in höheren Pflanzen. In Form von Polysacchariden sind sie als Reservestoffe (Stärke) und Gerüstsubstanzen (Zellulose) zu finden. Der Anteil an Kohlenhydraten einer Pflanze beträgt meist um 60% ihrer Trockenmasse (LARCHER 1994).

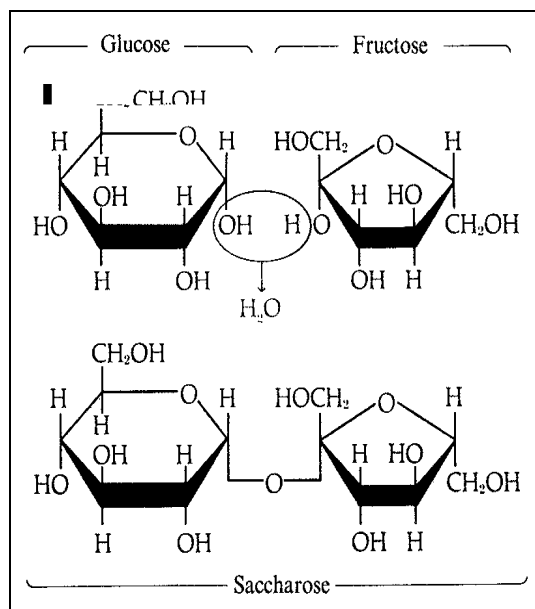
#### C.4.1.2 D-Glucose und D-Fructose

Die Aldose Glucose ist im Energiestoffwechsel als Endprodukt der Photosynthese und der Gluconeogenese sowie als Ausgangsstoff der Glycolyse und zur Synthese vieler Polysaccharide von zentraler Bedeutung. D-Glucose und D-Fructose nehmen sehr oft in phosphorylierter Form am Stoffwechsel, wie z.B. am CALVIN-Zyklus, teil. Ebenfalls wichtige aktive Formen dieser Kohlenhydrate sind die Zucker-Nucleotide, wie z.B. Uridin-di-Phosphat-Glucose (UDP-Glucose).

Nach KRUGER (1990) stammen die freien Hexosen D-Glucose und D-Fructose der Pflanzen hauptsächlich aus der Spaltung des Disaccharids Saccharose oder aus der Hydrolyse des Polysaccharids Stärke und werden in die entsprechenden Hexose-6-Phosphate umgewandelt.

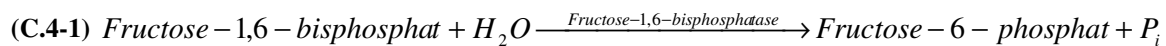
#### C.4.1.3 Transportform der Kohlenhydrate

Als Haupttransportform zur Versorgung der nicht grünen Teilen der Pflanze dient das Disaccharid Saccharose, aufgebaut durch  $\beta$ -1,4-glykosidische Verknüpfung von D-Glucose und D-Fructose. Die Synthese von Saccharose findet im Cytosol der Mesophyllzellen aus den Produkten der photosynthetischen  $\text{CO}_2$ -Reduktion, den Triosephosphaten, statt.

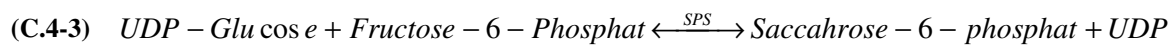
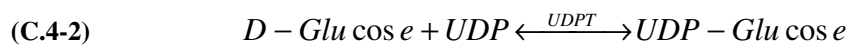


**Abbildung C.4.1-1: Vereinigung der Monosaccharide D-Glucose und D-Fructose durch formale Abspaltung eines Moleküls Wasser zum Disaccharid Saccharose (RAVEN 1988).**

Durch Kondensation zweier Triosephosphate mit Hilfe einer Aldolase entsteht zunächst das Monosaccharid Fructose-1,6-bisphosphat. Die folgende irreversible Reaktion ist ein wichtiger Schritt im Kontrollmechanismus der Saccharosesynthese:

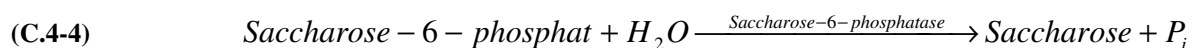


Da Fructose- und Glucosephosphate sowohl in Chloroplasten als auch im Cytosol ineinander überführt werden können, liefern die enzymatischen Reaktionen von Glucose-6-phosphat und Fructose-6-phosphat die Synthesebausteine für Saccharose. Zunächst erfolgt jedoch eine Aktivierung einer Glucoseeinheit durch Übertragung auf UDP (Uridindiphosphat) mit Hilfe einer Uridilytransferase (UDPT). Die Saccharosephosphat-Synthetase (SPS) katalysiert die Übertragung des Glucoserestes von UDP-Glucose auf Fructose-6-P:



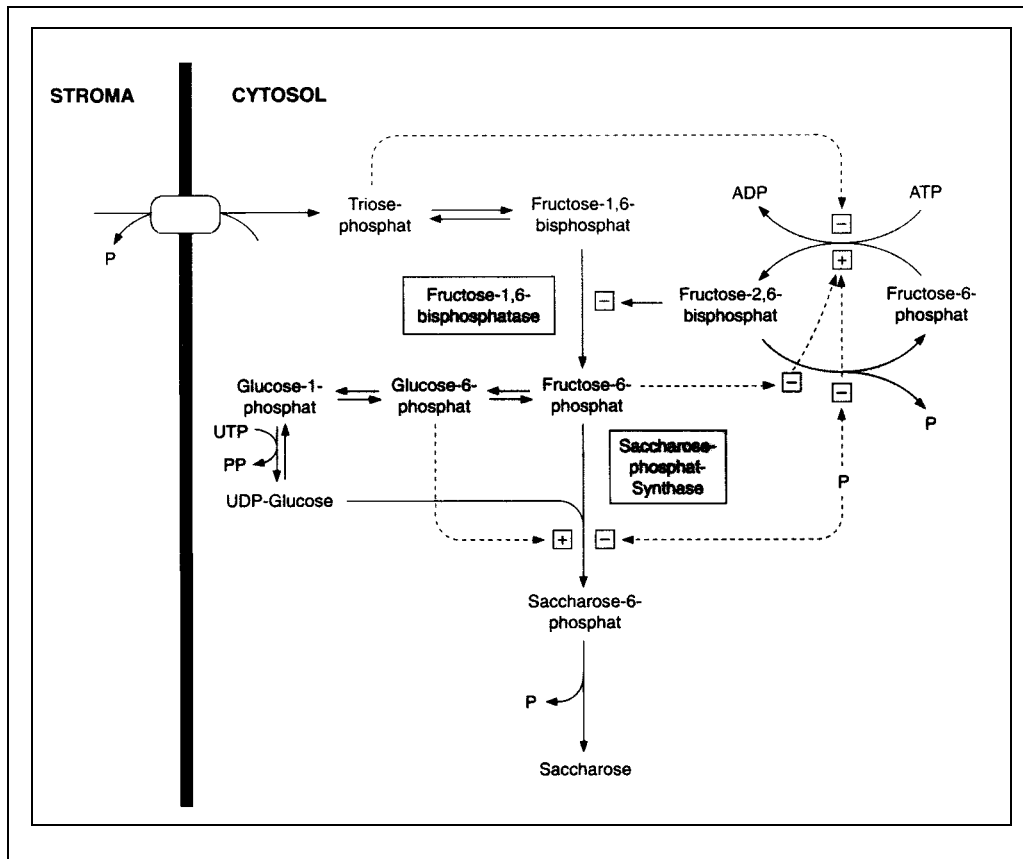
Damit ist SPS eines der wichtigsten Enzyme für die Saccharosesynthese. Es katalysiert die Reaktion bei welcher der Kohlenstoff aus den phosphorylierten Nebenprodukten entnommen wird und überführt es in ein Kohlenhydrat. Die SPS-Aktivität wird durch zwei Mechanismen kontrolliert. Die „Grobkontrolle“ erfolgt mit Hilfe von Proteinmodifikationen, welche die Enzymaktivität langsamer ändern, die „Feinkontrolle“ erfolgt durch Metaboliten wie z.B. Glucose-6-Phosphat oder  $P_i$ , die kurzzeitig die Katalyse hemmen bzw. aktivieren (STITT et al. 1987). Diese Mechanismen erlauben also die Regulation zwischen Stärke- und Saccharose-synthese bzw. der Bildung von Triosephosphaten. Diese Prozesse finden im Cytoplasma statt. Saccharose kann in geringer Menge in der Vakuole gespeichert werden.

In der abschließenden Reaktion wird durch die Saccharose-6-Phosphatase Saccharose-6-phosphat hydrolysiert und durch diesen irreversiblen Schritt dem Gleichgewicht der Saccharosephosphat-Synthasereaktion entzogen.



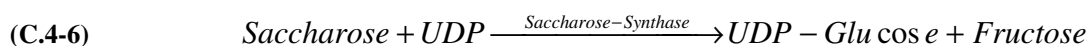
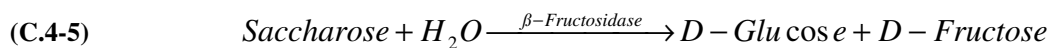
Die entstandene Saccharose wird mittels eines Translokators ohne Zwischenspeicherung aus den Blattzellen in die Leitungsbahnen des Assimilattransportes überführt.





**Abbildung C.4.1-2: Umsetzung von Triosephosphat zu Saccharose.** Die gestrichelten Linien sollen die Regulation einzelner Reaktionen durch Metabolite verdeutlichen; - bedeutet Hemmung, + Aktivierung (HELDT 1997).

Der Abbau der Saccharose in dem nicht photosynthetisch aktiven Gewebe kann entweder durch das Enzym  $\beta$ -Fructosidase oder durch das Enzym Saccharosesynthase erfolgen:



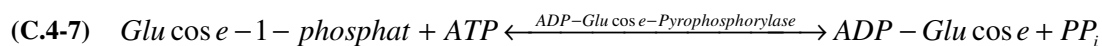
Die freien Hexosen D-Glucose und D-Fructose werden als Zwischenprodukte beim Abbau von Saccharose und Stärke synthetisiert und stellen somit einen Pool von Stoffwechszwischenprodukten dar.

#### C.4.1.4 Speicherform der Kohlenhydrate

Da Monosaccharide osmotisch aktiv sind, eignen sie sich nicht als Speicherform. Zellen sind jedoch in der Lage, viele Glucoseeinheiten über deren Polymerisation in die Form der osmotisch nicht aktiven Stärke zu überführen. Stärke ist das häufigste Reservepolysaccharid der Pflanzenwelt und ist in allen wichtigen Organen der höheren Pflanzen, wie Pollen, Früchten, Blättern, Stamm und Wurzeln, vertreten. Dem Homoglykan Stärke liegen zwei Molekülformen zugrunde: Amylose und Amylopektin. Beide sind Makromoleküle, bestehend aus  $\beta$ -D-Glucose-Einheiten, die  $\beta$ -1,4 glykosidisch verknüpft sind. Die Amylose bildet aus 200-1000 Glucoseeinheiten unverzweigte, schraubig aufgewundene Ketten. Bei Amylopektin dagegen

trägt die Hauptkette zusätzlich über  $\beta$ -1,6-Glykosidbindungen Seitenketten unterschiedlicher Länge. Es wird zwischen Assimilationsstärke (transitorische, primäre Stärke) und Reservestärke unterschieden. Bis zu 30 % der Photosyntheseprodukte werden mittelfristig als transitorische Stärke in den Chloroplasten gespeichert, wenn der Abtransport mit der Produktion der Photosyntheseprodukte nicht Schritt halten kann. Während der Dunkelperiode wird diese dann zur Atmung oder Saccharosesynthese remobilisiert, so dass der Saccharoseexport während der Nacht fortgeführt werden kann. In den nicht grünen Pflanzenteilen wird die Stärke in Amyloplasten aus der Transportform der Kohlenhydrate polymerisiert und in Form von Stärkekörnern gelagert.

Ein entscheidender Schritt für die Stärkesynthese ist die Aktivierung von Glucose-1-phosphat mit Hilfe des Enzyms ADP-Glucose-Pyrophosphorylase in einer reversiblen Reaktion mit ATP zu ADP-Glucose unter Freisetzung von Pyrophosphat:



Von der ADP-Glucose wird der Glucoserest durch die Stärke-Synthase (ADP-Glucose-Stärke-Glycosyl-Transferase) auf die OH-Gruppe in der 4. Position des endständigen Glucosemoleküls der wachsenden Polysaccharidkette übertragen.

Der Abbau von Stärke erfolgt durch Amylasen, die das Polymer hydrolytisch spalten.

#### ***C.4.1.5 Regulation zwischen Saccharose- und Stärkesynthese***

Der Transfer von Zucker zwischen Cytosol und Chloroplast erfolgt über einen Phosphattranslokator, der einen eins-zu-eins Austausch von Triosephosphat und  $P_i$  katalysiert (Abbildung C.4.1-3). Dieser Translokator ist somit an der Regulation zwischen Saccharose- und Stärkesynthese maßgeblich beteiligt. Nach STITT (1990) hat Fructose-

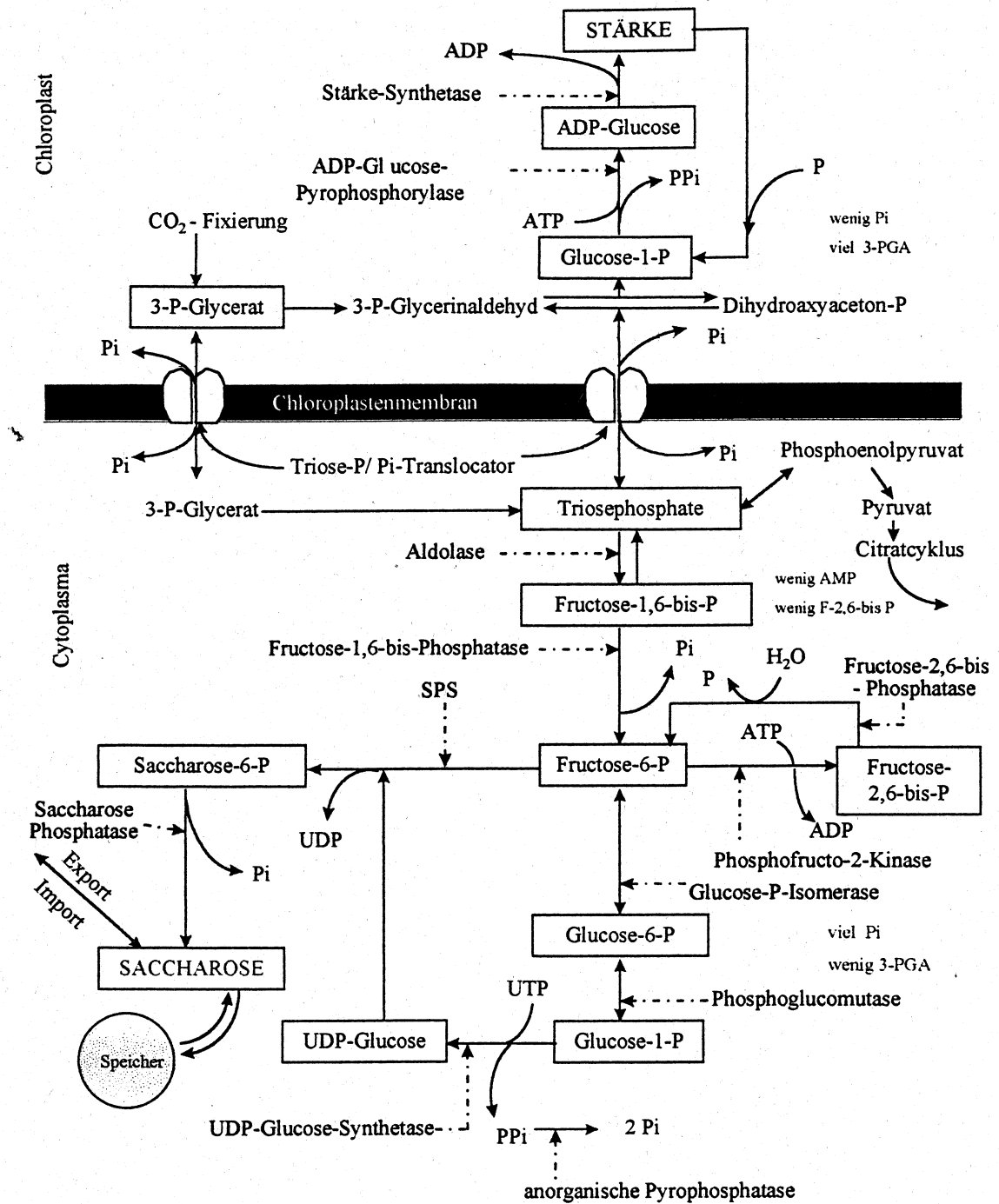


Abbildung C.4.1-3: Schematische Darstellung des Kohlenhydratstoffwechsels. ESCHERICH & HEYSER (1984). Ergänzt nach STRASBURGER (1991).

2,6-bis-Phosphat (Fructose-2,6-bis-P) ebenfalls eine sehr wichtige Funktion inne; es inhibiert die cytosolische Funktion von Fructose-1,6-bis-Phosphatase, welches die erste irreversible Reaktion der Saccharosesynthese katalysiert. Die Fructose-2,6-bis-Phosphat synthetisierende Phosphofructo-2-Kinase wird von Fructose-6-Phosphat und  $\text{P}_i$  stimuliert und von Triosephosphat und  $\text{P}_i$  inhibiert. Dem entgegengesetzt wird Glucose-P-Isomerase, welches Fructose-2,6-bis-Phosphat abbaut, durch Fructose-6-Phosphat und anorganisches  $\text{P}_i$  gehemmt.

Ein hoher Fructose-2,6-bis-Phosphat-Pegel begünstigt die Glykolyse, ein niedriger die Gluconeogenese. Bei hohen Triosephosphat- und niedrigen Fructose-6-Phosphat-Konzentrationen erfolgt eine verstärkte Produktion des Pyruvats; bei umgekehrten Voraussetzungen erfolgt eine vermehrte Saccharosesynthese. Wenn die Triosephosphatkonzentration hoch, die Saccharosesynthese gesättigt und die Pyruvatbildung gehemmt ist, erfolgt ein Anstau von Zucker im Chloroplasten. Dies führt zur Produktion von Stärke.

#### ***C.4.1.6 Nichtstrukturbildende Kohlenhydrate***

Der Begriff „nonstructural carbohydrates“ (NC; nichtstrukturbildende Kohlenhydrate) wurde von SMART et al. (1994) übernommen und bezeichnet die Summe der verschiedenen Kohlenhydrate, wie D-Glucose, D-Fructose, Saccharose und Stärke. In der Literatur werden meist die Gehalte der „total nonstructural carbohydrates“ (TNC; Gesamtheit der nichtstrukturbildenden Kohlenhydrate) angegeben, welche die Gesamtmenge aller nichtstrukturbildender Kohlenhydrate zusammenfasst. Im Vergleich zu den NC werden bei den TNC noch Fructane und andere Monosaccharide berücksichtigt, deren Gehalt meist sehr gering ist. Die Konzentration der TNC bzw. NC kann als Indikator für veränderte Photosynthese- und Transportaktivitäten gesehen werden.

#### ***C.4.1.7 Assimilatverteilung in Bäumen***

Da Blätter im Prozess der Photosynthese Kohlenhydrate aufbauen, bezeichnet man diese als source (Quelle). Das aufgebaute organische Material muss von den Quellen über den Ferntransport zu den sinks (Senken) transportiert werden. Sinks sind definiert als Organe, die Assimilate erhalten. Jedes Organ verhält sich im Laufe seiner Entwicklung irgendwann als ein Sinkorgan. Generell können aufgrund der Weiterverarbeitung der importierten Kohlenhydrate zwei verschiedene Arten von Senken unterschieden werden - die Nutz- und Speichersenken (HO 1988). Das Meristem ist z.B. eine Nutzsenke, bei der die Saccharose fast vollständig für Wachstum und Stoffwechsel verarbeitet und nur wenig kurzfristig gespeichert wird. Die Aufnahme von Saccharose aus dem Phloem ist abhängig vom sofortigen Verbrauch. Bei den Speichersenken, wie Früchten, Stamm und Wurzeln, kontrolliert der Aufbau der Stärke die Einfuhr von Saccharose.

Die Fähigkeit einer Senke, Assimilate aufzunehmen, bezeichnet HO (1988) als Senkenstärke (sink strength). Der Transport der Saccharose im Phloem ist vom Konzentrationsgradienten, also von der Senkenstärke, und der Phloementladungsgeschwindigkeit abhängig (ESCHRICH 1995). Eine Änderung der Senkenstärke führt zu einer Änderung der Priorität der Assimilatverteilung innerhalb der Pflanze. Im Sommer werden vorrangig Blüten, Früchte und Kambium mit Assimilaten beliefert. In fortgeschrittener Vegetationsperiode dagegen werden die Assimilate in Äste, Stamm und Wurzeln verlagert und gespeichert (LARCHER 1994).

### **C.4.2 Probenentnahme und Auswahl der Proben**

Es werden Pflanzen aus Beständen entnommen. Nach dem Auswaschen der Wurzeln werden die Pflanzen in Feinwurzeln ( $\varnothing < 2$  mm), Grobwurzeln ( $\varnothing > 2$  mm), Stamm, Äste 1. und 2. Ordnung, Knospen und Blätter getrennt. Anschließend wird das Frischgewicht und die Länge

der einzelnen Organe bestimmt. Für die Untersuchungen wird jeweils 1 Pflanze pro Teilnehmer ausgewählt.

### **C.4.3 Aufbewahrung und Trocknung der Proben**

Die Proben werden sofort nach der Ernte im Trockenschrank (Ut 6120, Heraeus Instruments) bei 85°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

### **C.4.4 Trockenmassenbestimmung**

Die Bestimmung der Trockenmasse erfolgt mit einer Analysenwaage mit einer maximalen Abweichung von  $\pm 0,1$  mg.

### **C.4.5 Probenaufbereitung und Extraktion**

Die nachgetrockneten Holzproben werden gegebenenfalls mit Hammer und Stechbeitel auf Streichholzgröße zerkleinert und anschließend 90 sec in einer Retschmühle homogenisiert. Bis zur Extraktion werden die gemahlten Proben im Exikkator aufbewahrt. Die Extraktion und die anschließende enzymatische Bestimmung erfolgt mit einer zur Einwaage proportional verwendeten Lösungsmittel- bzw. Aktivkohlenmenge.

Die Extraktion der alkohollöslichen Kohlenhydrate (Abbildung C.4.5-1) erfolgt aus dem Pflanzenmaterial in 1 ml 80%-iger Ethanollösung im Thermobad (Thermolyne, DRJ-Bath) bei 60°C für 30 min. Die Suspension wird anschließend 15 min. bei 1500 U min<sup>-1</sup> und einer Temperatur von 0°C zentrifugiert (Megafuge 1OR, Heraeus Instruments mit Rotor # 3041 für Reaktionsgefäße). Der Überstand enthält neben den löslichen Zuckern Phenole, Pigmente und andere Verunreinigungen. Die schwerlösliche Stärke verbleibt dagegen im Pellet. Da Phenole, Pigmente und andere Inhaltsstoffe die enzymatische Analyse bei der photometrischen Messung beeinflussen, wird die Lösung zunächst mit 25 mg Aktivkohle bei Raumtemperatur gereinigt.

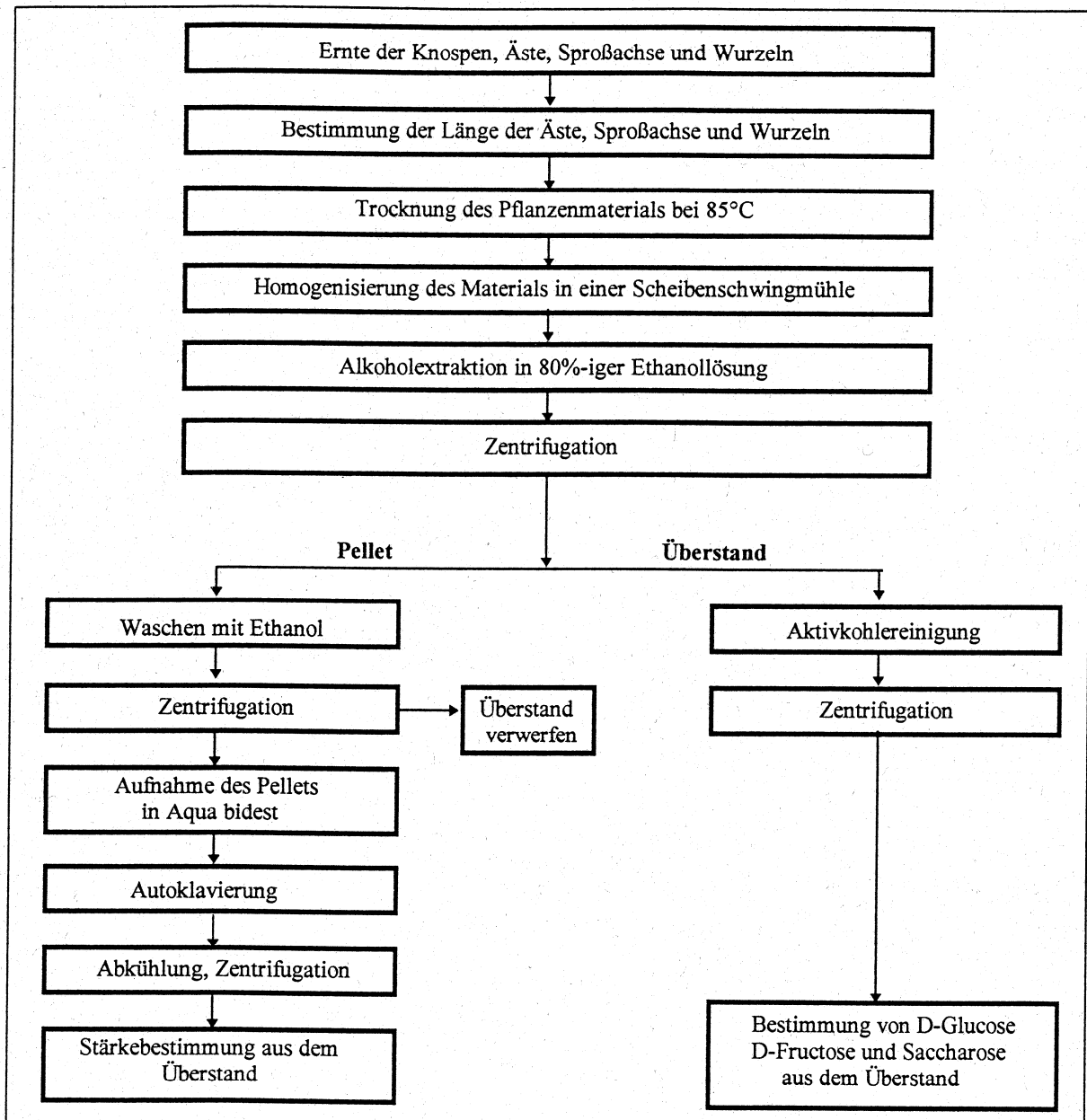


Abbildung C.4.5-1: Arbeitsschritte zur Probenaufbereitung und Extraktion

Nach einer 20-minütigen Inkubationszeit wird die Suspension wiederum zentrifugiert. Aus der erhaltenen klaren Lösung erfolgt in weiteren Arbeitsschritten die enzymatische Bestimmung von D-Glucose und Saccharose (Kap. C.4.6).

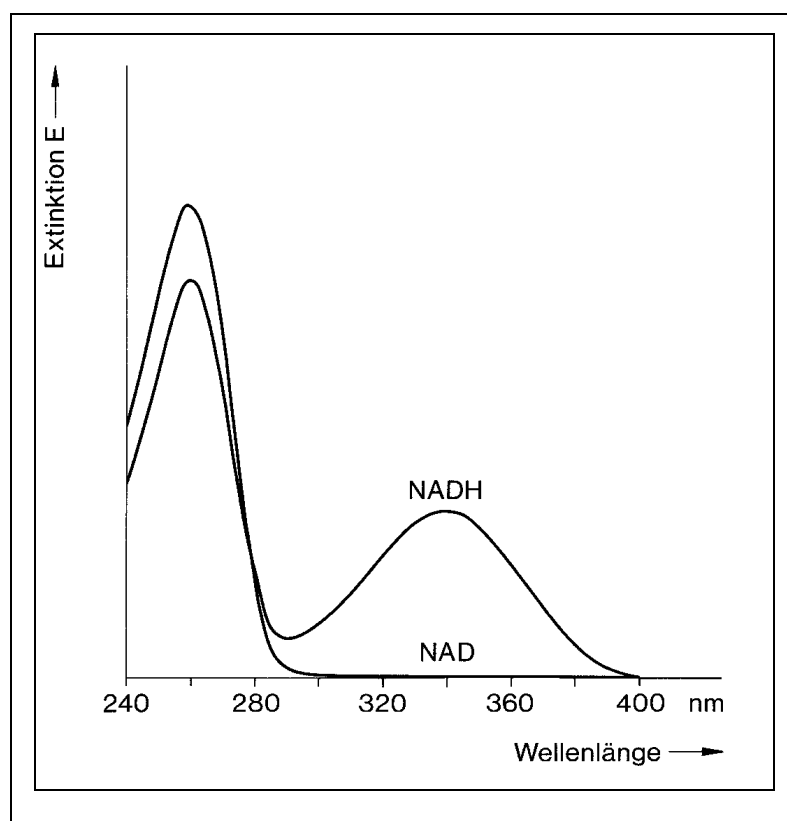
Das Stärke enthaltende Pellet wird mit 1 ml 80%-iger Ethanollösung gewaschen, zentrifugiert und in 1 ml Aqua bidest aufgenommen. Durch 60-minütiges Autoklavieren (Modell B-C-H. Webeco Vertikal Autoklav) der Pellets bei 120°C und 100 kPa geht die Stärke in Lösung. Nach Zentrifugation erhält man die zur enzymatischen Bestimmung notwendige klare Stärkelösung.

## C.4.6 Enzymatische Bestimmung der Kohlenhydrate

### C.4.6.1 Prinzip der enzymatischen Bestimmung

Das Gebiet der enzymatischen Analyse umfasst eine Gruppe von biochemischen Untersuchungsmethoden, bei denen Enzyme anhand ihrer katalytischen Aktivität gemessen oder zur spezifischen Messung von Metaboliten eingesetzt werden (SCHOPFER 1986). In der lebenden Zelle stellen Enzyme wichtige biologische Katalysatoren dar, die über eine hohe Reaktionspezifität verfügen. In der enzymatischen Analyse ermöglicht diese hohe Spezifität die Bestimmung von Metaboliten, wie z.B. Kohlenhydrate im Pflanzenmaterial, ohne verlustreiche chemische Analyseverfahren durchführen zu müssen.

Die meisten Reaktionen des Intermediär-Stoffwechsels sind Redox-Reaktionen, in denen die wasserstoffübertragenden Coenzyme  $\text{NAD}^+$  oder  $\text{NADP}^+$  zu  $\text{NADH}+\text{H}^+$  bzw.  $\text{NADPH}+\text{H}^+$  reduziert werden (Dehydrogenase-Reaktionen). Hierbei unterscheiden sich die Absorptionsspektren der reduzierten Pyridinnucleotide von den Spektren der oxidierten Formen durch ein zusätzliches Absorptionsmaximum bei 340 nm (Abbildung C.4.6-1).



**Abbildung C.4.6-1** : Extinktion von  $\text{NAD}^+$  und  $\text{NADH}+\text{H}^+$  in Abhängigkeit der Wellenlänge.  $\text{NADP}^+$  und  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  zeigen dieselben Kurven (BERGMEYER 1977)

Anhand der Extinktionszunahme bzw. -abnahme bei 340 nm kann eine Dehydrogenasereaktion spektralanalytisch verfolgt und quantitativ gemessen werden. Diese Messung der Lichtabsorption, die für chemische Verbindungen spezifisch ist, stellt eine Grundlage für viele Unter-

suchungsmethoden dar und wird unter dem Begriff Photometrie zusammengefasst (SCHOPFER 1986). Grundlage der enzymatischen Substratbestimmung ist der stöchiometrische Umsatz zwischen Substrat und Coenzym. Ist das Verhältnis bekannt, ist die umgesetzte Substratmenge proportional zur Zu- und Abnahme der Absorption.

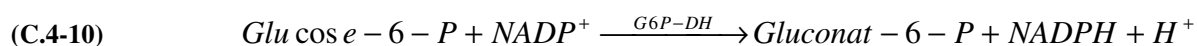
Die enzymatische Bestimmung der Kohlenhydrate D-Glucose, D-Fructose, Saccharose und Stärke erfolgt in mehreren aufeinanderfolgenden Schritten, da keines der Kohlenhydrate oder deren Reaktionspartner direkt der Messung über  $\text{NADP}^+$  zugänglich ist. Die so genannten Hilfsreaktionen, bei denen die zu analysierende Substanz umgesetzt wird, ermöglichen erst eine Kopplung mit einem Dehydrogenase-System (BERGMEYER 1977). Die eigentliche Messung erfolgt in einer so genannten Indikatorreaktion, in der das durch Hilfsreaktionen erhaltene Produkt in einer Dehydrogenasereaktion umgesetzt wird. Die Anzahl der Hilfsreaktionen ist für die Bestimmung irrelevant.

#### C.4.6.2 Bestimmung des D-Glucose, D-Fructose- und Saccharosegehaltes

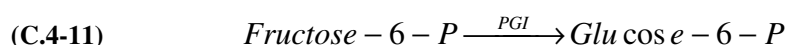
Die Bestimmung der drei Kohlenhydrate D-Glucose, D-Fructose und Saccharose erfolgt nach Methoden der Firma Boehringer (BOEHRINGER 1995). In dem Bestimmungsansatz wird zunächst der Triethanolaminpuffer mit dem pH-Wert 6,9, der sowohl Adenosin-Triphosphat (ATP) als auch Nicotinamid-adenin-dinucleotid-phosphat ( $\text{NADP}^+$ ) enthält, und die Probelösung in eine Zelle pipettiert (Tabelle C-3). Durch Zugabe von Enzymsuspension, bestehend aus Hexokinase (HK) und Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase (G6P-DH), wird eine Hilfsreaktion gestartet, bei der zunächst die Phosphorylierung der D-Glucose bzw. D-Fructose erfolgt. Dabei reagiert D-Glucose bzw. D-Fructose mit Hilfe des Enzyms Hexokinase und ATP zu Glucose-6-phosphat (Glucose-6-P) bzw. Fructose-6-phosphat (Fructose-6-P) unter gleichzeitiger Bildung von Adenosin-Diphosphat (ADP).



Im direkten Anschluss an die Hilfsreaktionen erfolgt die Indikatorreaktion, bei der das Glucose-6-P in Gegenwart des Enzyms G6P-DH von  $\text{NADP}^+$  zu Gluconat-6-phosphat (Gluconat-6-P) oxidiert wird.



Die während der Reaktion gebildete Konzentration des reduzierten Coenzym ist der Glucosekonzentration äquivalent und wird aufgrund der Absorption bei 340 nm mit dem Microplate reader (Dymex Technology GmbH, MRX) gemessen. Erst nach der Zugabe von einer Phosphoglucose-Isomerase-Suspension (PGI) wird das Fructose-6-P zu Glucose-6-P umgewandelt, das dann wiederum mit Hilfe von  $\text{NADP}^+$  zu Gluconat-6-P oxidiert wird.



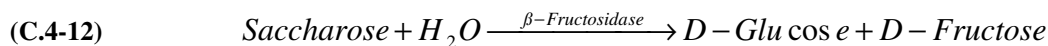
Die nun gebildete  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ -Konzentration ist der Fructosekonzentration äquivalent und wird bei 340 nm mit dem Photometer gemessen.



**Tabelle C-3: Pipettierschema zur Bestimmung des D-Glucose-, D-Fructose- und Saccharosegehaltes.** Dabei ist  $E_0$  die Extinktion der Küvetten vor Reaktionsablauf,  $E_1$  die Extinktion der  $\text{NADPH}+\text{H}^+$ -Konzentration nach dem enzymatischen Abbau von D-Glucose,  $E_2$  die Extinktion der  $\text{NADPH}+\text{H}^+$ -Konzentration nach dem enzymatischen Abbau von D-Fructose und  $E_3$  die Extinktion von  $\text{NADPH}+\text{H}^+$ -Konzentration nach dem enzymatischen Abbau von Saccharose.

in Küvette pipettieren:	Messküvette	Leerküvette
Puffer pH 6,9	280 $\mu\text{l}$	280 $\mu\text{l}$
80% Ethanol- lösung	---	15 $\mu\text{l}$
Extrakt	15 $\mu\text{l}$	---
	Mischen, nach 3 min $E_0$ messen	
HK/G6P-DH	2 $\mu\text{l}$	2 $\mu\text{l}$
	Mischen, nach 5 min $E_1$ messen	
PGI	2 $\mu\text{l}$	2 $\mu\text{l}$
	Mischen, nach 15 min $E_2$ messen	
$\beta$ -Fructosidase	2 $\mu\text{l}$	2 $\mu\text{l}$
	Mischen, nach 45 min $E_3$ messen	

Die Saccharosekonzentration wird ebenfalls über Glucoseeinheiten bestimmt, indem die Saccharose durch das Enzym  $\beta$ -Fructosidase zu D-Glucose und D-Fructose hydrolysiert wird.



Die D-Fructose wird wiederum durch die schon in der Lösung enthaltene PGI zu D-Glucose überführt. Die Glucosebestimmung erfolgt nach dem o.g. Prinzip. Aus der Differenz vor und nach dem enzymatischen Abbau der Saccharose lässt sich der Saccharosegehalt ermitteln (BOEHRINGER 1995).

#### C.4.6.3 Bestimmung des Stärkegehaltes

Die Bestimmung des Stärkegehaltes erfolgt ebenfalls nach einer Methode der Firma Boehringer (BOEHRINGER 1995). Zunächst wird die Stärke bei einer Inkubationstemperatur von  $55^\circ\text{C}$  durch das Enzym Amyloglucosidase bei einem pH-Wert von 4,6 in D-Glucoseeinheiten gespalten. Dazu werden die Probelösungen und das Enzym Amyloglucosidase in eine Einwegküvette pipettiert. (Tabelle C-4) Nach 20 min. wird die gebildete D-Glucose nach Zugabe des Triethanolaminpuffers mit den Enzymen HK und G6P-DH bestimmt, wobei die Glucose zunächst phosphoryliert und dann von  $\text{NADP}^+$  oxidiert wird. Die während der Reaktion gebildete  $\text{NADPH}+\text{H}^+$ -Konzentration ist proportional zur Glucosekonzentration, die durch die Hydrolyse der Stärke gebildet wird, und kann aufgrund der Absorption bei 340 nm gemessen werden (BOEHRINGER 1995).

**Tabelle C-4: Pipettierschema zur Bestimmung des Stärkegehaltes.**  $E_0$  ist die Extinktion der Küvetten vor Reaktionsablauf und  $E_1$  die Extinktion der NADPH+H<sup>+</sup>-Konzentration nach dem enzymatischen Abbau von Stärke.

<b>in Küvette pipettieren:</b>	<b>Messküvette</b>	<b>Leerküvette</b>
Amylo glucosidase	30 µl	30 µl
Aqua bidest	---	15 µl
Extrakt	15 µl	---
	20 min bei 55 °C inkubieren	
Puffer pH 6,9	250 µl	250 µl
	mischen, nach 3 min $E_0$	
HK/G6P-DH	2 µl	2 µl
	mischen, nach 30 min $E_1$	

#### C.4.6.4 Berechnung des Kohlenhydratgehaltes

Die Absorption einer Substanz (Pigment) wird durch die Differenz von den einfallenden zu den transmittierten Photonen (Quanten im Spektralbereich von 200 bis 1000 nm) bestimmt. Dieser Untersuchungsmethode liegt ein einfaches Gesetz, das LAMBERT-BERRSche Gesetz zugrunde, welches die Absorption als Funktion der Schichtdicke und der Pigmentkonzentration quantitativ beschreibt (SCHOPFER 1986).

Bestrahlt man die zu bestimmende Lösung mit senkrecht einfallendem, parallelem Licht ( $I_0$ ), wird ein Teil dieser Strahlung von der absorbierenden Substanz (hier NADPH+H<sup>+</sup>) absorbiert. Das Verhältnis zwischen dem transmittierten Licht ( $I$ ) und  $I_0$  bezeichnet man als Transmission:

$$(C.4-13) \quad T = \frac{I_0}{I}$$

T = Transmission

I = transmittiertes Licht

$I_0$  = auftreffendes Licht

Im LAMBERT-BEERSchen Gesetz besteht zwischen der Extinktion  $E$  (Logarithmus der Transmission) und der Konzentration  $c$  des gelösten Stoffes eine lineare Abhängigkeit.

$$(C.4-14) \quad \lg \frac{I_0}{I} = E = \varepsilon * c * d$$

$E$  = Extinktion

$\varepsilon$  = Extinktionskoeffizient [ $\text{cm}^2 \mu\text{mol}^{-1}$ ]

$c$  = Konzentration des gelösten Stoffes [ $\mu\text{mol cm}^{-3}$ ]

$d$  = Schichtdicke [cm]

Die Extinktion stellt eine dimensionslose Größe dar und ist unabhängig vom Photonenfluss. Die Schichtdicke der Küvette wird mit  $d$  bezeichnet und in cm gemessen. Der Extinktionskoeffizient  $\varepsilon$  hängt von der Art der Lichtquelle ab und ist eine Funktion der Wellenlänge  $\lambda$ . Bei einer vorgegebenen Messfrequenz des Spektrometers (hier 340 nm) ist der Extinktionskoeffizient eine wichtige Stoffkonstante des Pigments, die dessen "Absorptionsstärke" bei der Wellenlänge  $\lambda$  charakterisiert (SCHOPFER 1986). In der Biochemie werden die Extinktionskoeffizienten sehr häufig in  $\text{cm}^2 \mu\text{mol}^{-1}$  und entsprechend die Konzentration  $c$  in  $\mu\text{mol cm}^{-3}$  ( $\mu\text{mol ml}^{-1} = \text{mM}$ ) angegeben.

Die Konzentration eines Stoffes in einer Lösung lässt sich demnach anhand der Extinktion messen, wenn die Parameter  $\varepsilon$  und  $d$  bekannt sind.

$$(C.4-15) \quad c = \frac{\Delta E}{\varepsilon * d} \cdot [\mu\text{mol}^{-1} \text{cm}^3]$$

$\varepsilon$  = Extinktionskoeffizient [ $\text{cm}^2 \mu\text{mol}^{-1}$ ]

$\Delta E$  = Extinktionsdifferenz (ohne Dimension)

$d$  = Schichtdicke der Küvette [cm]

Voraussetzung für diese Berechnung ist, dass das LAMBERT-BEERSche Gesetz streng gültig ist. Insbesondere muss der Extinktionskoeffizient  $\varepsilon$  konzentrationsunabhängig sein, was im Allgemeinen nur bei geringen Konzentrationen gegeben ist.

Nach der Gleichung (C.4-15) kann nun die bei dem enzymatischen Abbau gebildete NADPH+H<sup>+</sup>-Konzentration bestimmt werden. Da die gebildete NADPH+H<sup>+</sup>-Konzentration proportional zu der zu ermittelnden Kohlenhydratkonzentration ist, kann auf die Konzentration der Kohlenhydrate rückgeschlossen werden, wenn die gesamte Substratmenge umgesetzt wurde.

In die allgemeine Berechnungsformel der Konzentration der Kohlenhydrate geht zusätzlich noch die Molmasse des Kohlenhydrates, das Volumen der Küvette und das Probevolumen ein:

$$(C.4-16) \quad c = \frac{\Delta E * V * M}{\epsilon * d * 1000 * v} [g l^{-1}]$$

V = Testvolumen [ml]

M = Molmasse [g mol<sup>-1</sup>]

v = Probevolumen [ml]

Bei der Berechnung der Konzentration von Saccharose muss zusätzlich berücksichtigt werden, dass hierbei das Verhältnis NADH+H<sup>+</sup> zur Saccharose 2:1 ist. Folglich muss die berechnete Konzentration noch durch 2 dividiert werden.

Die durch die Gleichung (C.4-16) erhaltene Konzentration gibt die Konzentration des Kohlenhydrates im Extrakt an. Unter Berücksichtigung der Einwaage des Pflanzenmaterials wird die Konzentrationsangabe in mg g<sup>-1</sup> TM berechnet.

**Berechnung der Kohlenhydrate im Überblick:**

Bestimmung der Konzentration :

Es gilt:

$$c_{NADH2} = \frac{\Delta E}{\epsilon * d}$$

$\epsilon$  = Extinktionskoeffizient [cm<sup>2</sup>/μmol]= 6,3 cm<sup>2</sup>/μmol  
 $\Delta E$  = Extinktionsdifferenz (ohne Dimension)  
 $d$  = Schichtdicke der Küvette [cm] = 1 cm

$$\Rightarrow c_{NADH2} = \frac{\Delta E}{6,3 \text{ cm}^2/\mu\text{mol} * 1 \text{ cm}} = \frac{\Delta E \text{ } \mu\text{mol}}{6,3 \text{ cm}^3} = \frac{\Delta E \text{ } \mu\text{mol}}{6,3 \text{ ml}} = \frac{\Delta E \text{ mmol}}{6,3 \text{ l}}$$

In die allgemeine Berechnungsformel der Konzentration des Kohlenhydrats geht noch die Molmasse des Kohlenhydrates, das Volumen der Küvette und das Probevolumen ein:

$$c = \frac{\Delta E * V * M}{\epsilon * d * v}$$

$V$  = Testvolumen [ml]  
 $M$  = Molmasse [g/mol]  
 $v$  = Probevolumen [ml]

**Beispiel zur Konzentrationsbestimmung von Glucose:**

$\Delta E = 0,3$   $V = 3,02 \text{ ml}$   
 $M (\text{Glu}) = 180,16 \text{ g/mol}$   $\epsilon = 6,3 \text{ cm}^2/\mu\text{mol}$   
 $d = 1 \text{ cm}$   $v = 0,1 \text{ ml}$

$$c_{GLU} = \frac{0,3 * 3,02 \text{ ml} * 180,16 \text{ g/mol}}{6,3 \text{ cm}^2/\mu\text{mol} * 1 \text{ cm} * 0,1 \text{ ml}}$$

$$c_{GLU} = \frac{0,3 * 3,02 * 180,16 \text{ g/mol}}{6,3 \text{ l / mmol} * 0,1} = \frac{0,3 * 3,02 * 180,16 \text{ g/mol}}{6,3 * 1000 \text{ l/mol} * 0,1} = 0,259 \text{ g/l}$$

Untersucht wurde aber nur eine Trockenmasse (TM) von 100 mg in einem Extraktionsvolumen von 10 ml. Nun muss die Konzentration noch in g pro g TM umgerechnet werden und zwar mit dem Umrechnungsfaktor (Herleitung b.w.):

Der Umrechnungsfaktor (UF) lässt sich vereinfacht so berechnen:

UF = Einwaage / Extraktionsvolumen (ohne Einheiten, da diese hier abstrakte Größen darstellen)

In diesem Beispiel: UF = 100 / 10 = 10

Die Konzentration wird nun durch den Umrechnungsfaktor geteilt und man erhält den Glucoseanteil in g/g TM:

$$m_{\text{GLU}} = 0,259 \text{ g/l} / \text{UF} = 0,259 \text{ g/l} / 10 = 0,0259 \text{ g/g TM}$$

Um auf mg/g TM zu kommen, multipliziert man nun mal 1000:

$$m_{\text{GLU}} = 0,0259 \text{ g/g TM} * 1000 = \underline{25,9 \text{ mg/g TM}}$$

Bei der Berechnung von Fructose, Saccharose und Stärke, muss die jeweilige Molmasse eingesetzt werden. Zusätzlich muss bei der Berechnung von Saccharose die Konzentration noch durch 2 geteilt werden, da Saccharose ein Disaccharid ist (Verhältnis Glucose zu NADPH<sub>2</sub> wichtig!)

Herleitung des Umrechnungsfaktors:

Mit der oben genannten Formel erhält man die Glucose-Konzentration von z.B. 0,259 g/l = 0,259 mg/ml.

⇒ in 10 ml: 2,59 mg / 10 ml (Extraktionsvolumen)

⇒ in 100 mg Trockenmasse (TM) sind folglich 2,59 mg Glucose

Frage: Wieviel Glucose sind in 1 g TM?

$$\Rightarrow \frac{2,59 \text{ mg Glucose}}{100 \text{ mg TM}} = \frac{x \text{ mg Glucose}}{1 \text{ g TM}} = \frac{x \text{ mg Glucose}}{1000 \text{ mg TM}}$$

$$\Rightarrow \frac{2,59 \text{ mg} * 1000 \text{ mg}}{100 \text{ mg}} = x = 25,9 \text{ mg}$$

Folglich sind 25,9 mg Glucose in 1 g Trockenmasse.

**Zusammenfassend erhält man mit folgender Formel den Kohlenhydratanteil in einem g Trockenmasse:**

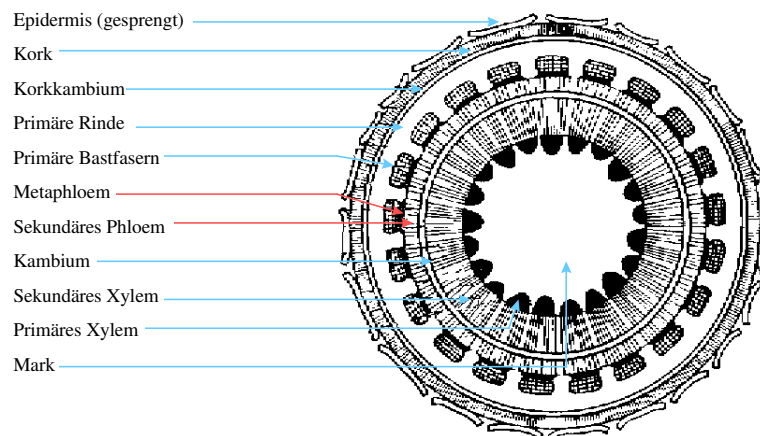
$$m = \frac{\Delta E * V * M}{\text{UF} * 1000} \text{ [mg/g TM]}$$

$\varepsilon * d * v * 1000$

## C.5 Das Phloem

### C.5.1 Anatomie des Phloems

Der Siebteil oder primäres Phloem bildet mit dem primären Xylem die Leitungsbahnen, die das im Zentrum der Sprossachse befindliche Mark umgeben (Abbildung C.5.1-1). Aus diesen Leitungsbahnen entsteht ein nahezu geschlossener Leitzylinder durch frühzeitige seitliche Verschmelzung der Prokambiumstränge.



**Abbildung C.5.1-1: Schematischer Querschnitt durch einen holzigen Dicotyledonen.** Vereinfacht nach STRASBURGER (1991).

Die Siebelemente des Bastes setzen jene des primären Phloems fort und dienen ebenfalls als Transportbahn der Assimilate. Der jeweils aktive Teil des Bastes macht nur einen geringen Anteil von weniger als 0,5 mm Dicke aus und wird auch Saffthaut genannt. Die Siebröhren bilden ein verzweigtes, kommunizierendes System, das die ganze Pflanze durchzieht. Die in Längsreihen angeordneten Siebröhren haben schräg gestellte Querwände, die aufgrund lokaler Zellwandauflösungen siebartig durchbrochen sind (Siebplatten). Die Poren der Siebplatten werden von Plasmasträngen durchzogen und ermöglichen somit den Transport der Assimilate (JAKOB et al. 1990). Aus gemeinsamen Ursprung mit den Siebröhrengliedern, nämlich durch inäquale Teilung der Siebröhren-Mutterzelle, entstehen die plasmareichen Geleitzellen. Allerdings löst sich bei den Siebröhren der Zellkern in der Regel vollständig auf und Mitochondrien und Endoplasmatisches Reticulum verlagern sich in den wandnahen Cytoplasma-Bereich. Die Siebröhren sind mit Callose ausgekleidet und im Zustand der Winterruhe sogar vollständig damit verschlossen (HUBER 1956). Dies führt dazu, dass die Siebröhren selten länger als eine Vegetationsperiode tätig bleiben.

### C.5.2 Mechanismus des Siebröhrentransports

Der Transport der Assimilate (Translokation) erfolgt von den Orten der Produktion organischer Substanz (Quelle) zu den Orten der Stoffwechselaktivität oder durch Überführung in einen anderen Reaktionsraum (z.B. Speicherung) aus dem Konzentrationsgefälle ausscheidet (Senke).

Verschiedene Hinweise führen zu der Vermutung, dass bei den höheren Pflanzen mehrere Mechanismen zur Phloembeladung entwickelt wurden, von denen zwei näher erforscht sind (SJÖLUND 1997). Eine Möglichkeit bietet das Modell des **symplastischen Beladens** der Siebröhren. Danach gelangt die in den Mesophyllzellen produzierte Saccharose über den Symplasten zu den Siebröhrengliedern (CAMPBELL 1997). Die Saccharose diffundiert demnach vom Mesophyll in spezielle Geleitzellen (Transferzellen), deren Zelloberfläche durch fingerförmige Fortsätze beträchtlich vergrößert ist (CAMPBELL 1997). In diesen Transferzellen kann die Saccharose zusammen mit Galactose zur Bildung größerer Moleküle wie z.B. Stachyose oder Raffinose genutzt werden (SJÖLUND 1997). Diese großen Moleküle sind nach SJÖLUND (1997) ebenfalls fähig in die Siebröhre zu diffundieren, aber zu schmal, um zurück in das Mesophyll zu gelangen.

Nach der **Apoplasttheorie der Phloembeladung** gelangt das Transportkohlenhydrat Saccharose von den Quellen, dem Cytoplasma des Blattparenchyms, zuerst in den freien Diffusionsraum der Apoplasten (*free space*), da die Komplexe aus Siebröhren und Geleitzellen keine Tüpfelverbindungen zum Phloem-Parenchym haben (ESCHRICH & HEYSER 1984). Die Siebröhren werden nun aktiv beladen. Das heißt, dass ein Carrier-Protein im Plasmalemma des Siebelementes durch ein Proton so aktiviert wird, dass ein Saccharosemolekül wie ein positiv geladenes Ion das Plasmalemma durchquert. Die Energie für diesen Transport liefert eine ATP-getriebene Protonenpumpe. Diese bewirkt einen  $H^+$ -Export aus den Siebröhren in den Apoplasten und erreicht somit den Aufbau eines Membranpotentials.

KÖRNER et al. (1995) postulieren das Vorkommen beider Modelle und unterteilen Pflanzen in zwei Typen der Phloembeladung: Einerseits die Pflanzen, die das Phloem auf dem symplastischen Wege beladen (hauptsächlich die krautigen Pflanzen einschließlich der meisten Getreide) und andererseits die den apoplastischen Weg nutzenden Gewächse (die meisten Bäume und Sträucher).

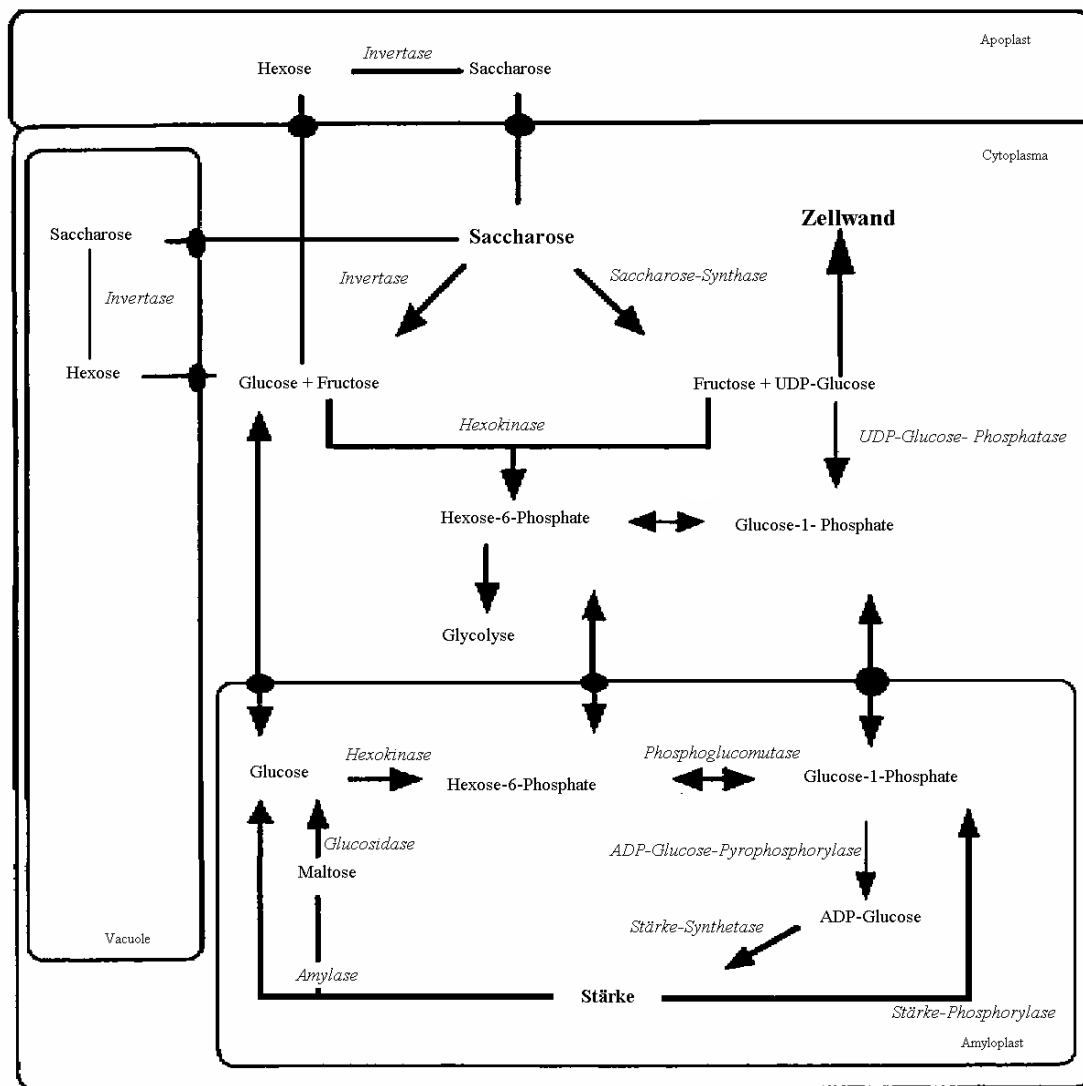
Für den Langstreckentransport im Phloem bieten sich wiederum zwei Modelle als Erklärungsansatz an. Die meisten Autoren vertreten die **Druckstromhypothese**, die bereits 1930 von MÜNCH dargestellt wurde. Nach dieser Theorie ist für den Transport in den Siebröhren eine Massenströmung zuständig. Als Motor dieser Massenströmung in den Siebröhren wirkt ein Konzentrationsgefälle osmotisch wirksamer Substanzen in Richtung des Transportes (HEB 1991). Die Druckstromhypothese basiert auf den Annahmen, dass einerseits entlang des Transportweges ein Druckgradient verläuft und andererseits gleichzeitig Wasser und Saccharose transportiert werden (KUTSCHERA 1995). Diese Theorie geht von der guten Durchlässigkeit der Siebröhren aus. Nach HEB (1991) befindet sich aber an den Siebporen ein Ring aus Callose, der ungefähr 10 % des Siebporendurchmessers einnimmt; außerdem ziehen neben dem Plasmalemma noch fibrilläre Proteine durch die Poren von Siebröhre zu Siebröhre. 1972 formulierte ESCHRICH deshalb die alternative **Volumenstromhypothese** (MOHR & SCHOPFER 1992). Danach kann Saccharose theoretisch an jedem beliebigen Punkt in die Siebröhren be- oder entladen werden, worauf ein osmotischer Nachstrom von Wasser bis zum Ausgleich der Wasserpotentialdifferenz zwischen Apoplast und Siebröhrenlumen erfolgt. Der Saccharosetransport im Phloem wird bei der Volumenstromhypothese also durch einen transversalen Gradienten im osmotischen Druck (KUTSCHERA 1995), was einem hohen Strömungswiderstand in den Siebröhren eher verträglich ist. Vermutlich ist in den Pflanzen eine Kombination beider Modelle zu finden.



Bei der Entladung des Phloems an den Orten des Verbrauchs sind nach ESCHRICH (1995) drei Verfahren denkbar. Eine Möglichkeit wäre die **apoplastische Phloementladung mit Steuerung durch Invertase**. Hier erfolgt der Transport der Saccharose durch die Plasmamembran über einen Ionen-Cotransport in den Apoplasten. Es existiert eine in der Zellwand gebundene Invertase, die die Saccharose pH-Wert-abhängig spaltet. Glucose und Fructose werden nicht in die Siebröhre zurückgeladen. Nur wenn die beiden Hexosen verbraucht wurden, kann weitere Saccharose entladen werden (MOHR & SCHOPFER 1992).

Bei der **symplastischen Phloementladung im ER-Desmotubulus-System** wird das ER der Siebröhren als Transportbahn genutzt. Es ist auch möglich, dass sich Saccharose durch den Desmotubulus der Plasmodesmen bis zum Tonoplasten bewegt. Dort kann Tonoplasten-Invertase wirksam sein, wobei die Glucose dann in der Vakuole gespeichert oder die Fructose in Form von Fructanen wie Inulin deponiert wird (MOHR & SCHOPFER 1992).

Als letzte Möglichkeit wird noch die **symplastische Phloementladung im Cytoplasma-Plasmodesmenannulus-System** erwähnt. Hier erfolgt die Phloementladung im cytoplasmatischen Annulus. Die Saccharose wird, um für den Zellstoffwechsel verwendbar zu werden, von cytoplasmatischer Invertase gespalten (Abbildung C.5.2-1).



**Abbildung C.5.2-1: Schema zur Saccharose-Spaltung durch Invertase** (verändert nach SONNEWALD 1997).

Die in den Pflanzen vorkommende Invertase wird charakterisiert nach dem Ort, an dem sie lokalisiert ist, nach ihrem optimalen pH-Wert und nach ihrem isoelektrischen Punkt (ROITSCH & TANNER 1996). Neben verschiedenen intrazellulären Invertaseformen besitzen Pflanzen extrazelluläre Invertase, die ionenartig an die Zellwand gebunden ist und durch einen sauren pH-Wert (Optimum bei pH 4,7) sowie einen hohen isoelektrischen Punkt charakterisiert ist (ROITSCH & TANNER 1996).

### C.5.3 Probenentnahme und Gewinnung der Phloemexsudate

Die Entnahme der Rindenstücke aus den Buchenstämmchen erfolgt nach einer Modifikation einer Methode von KING & ZEERVART (1974). Es werden in vier bzw. fünf verschiedenen Höhen (Stammbasis, 30 cm, 50 cm, 70 cm bzw. 90 cm Höhe) Rindenstücke mit einem Korkbohrer von 0,5 cm Durchmesser entnommen (Abbildung C.5.3-1 und Abbildung C.5.3-2). Sofort nach der Entnahme werden die Proben mit einer 10 mM Lösung des Natriumsalzes der Ethylendiamintetraessigsäure (EDTA) abgespült, um Verunreinigungen der Inkubationslösung durch Zellinhalte aus verletzten Rindenzellen zu minimieren (Abbildung C.5.3-3). Die Rindenstücke werden in 0,8 ml Inkubationslösung, bestehend aus 10 mM EDTA und 0,015 mM Chloramphenicol, (SCHNEIDER et al. 1996) überführt (Abbildung C.5.3-4). Das Chloramphenicol dient zum Abtöten von Bakterien.



**Abbildung C.5.3-1: Ausstechen der Rindenstücke mit dem Korkbohrer.**



**Abbildung C.5.3-2: Entnahme des Rindenstückes aus dem Korkbohrer.**



Abbildung C.5.3-3: Abspülen des Rindenstückes mit EDTA-Lösung.



Abbildung C.5.3-4: Überführen des Rindenstückes in ein Reagenzgefäß mit 0,8ml Inkubationslösung.

(Fotos: M. Forstreuter)

EDTA bildet mit zweiwertigen Ionen wie z.B.  $Mg^{2+}$  und  $Ca^{2+}$  einen Chelatkomplex (Abbildung C.5.3-5) und hemmt die Callose-Synthetase, die normalerweise durch in die Zelle einströmendes  $Ca^{2+}$  aktiviert wird.

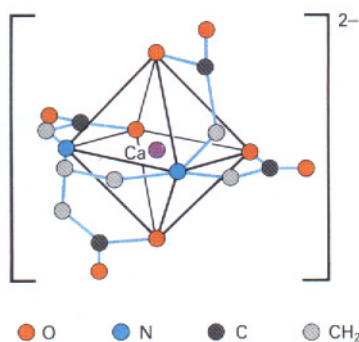


Abbildung C.5.3-5: Chelatkomplex  $[Ca(EDTA)]^{2-}$  (AMANN et al. 1989)

Die Callose, ein Glucan mit 1,3-Bindung der Monomeren, verschließt die verletzten Siebröhren (STRASBURGER 1991) und verhindert somit, dass der Phloemsaft ungehindert in die Inkubationslösung diffundieren kann.

Die Inkubation der Rindenstücke erfolgt bei Raumtemperatur über 5 Stunden. Bei längerer Inkubationszeit verunreinigen aufgrund osmotischer Schäden ausfließende Zellinhalte das Exsudat (SCHNEIDER et al. 1996).

Nach der Exsudation werden die Rindenstücke aus der Inkubationslösung entnommen und bei  $85^{\circ}C$  ca. 5 Stunden im Trockenschrank (T6030, HERAEUS) bis zur Gewichtskonstanz ge-

trocknet. Die Trockenmassen werden mit einer Analysenwaage (AC-Waage, SARTORIS) bestimmt.

Die Inkubationslösung wird mit 40 mg Polyvinylpolypyrrolidone (PVPP) versetzt und für mindestens zwei Stunden geschüttelt (Schüttler, HEIDOLPH), um sie von störenden Stoffen wie z.B. Tannin (Gallusgerbsäure) mit dem PVPP Komplexe bildet (FALLE & REGNITZ 1992) zu befreien.

Nach der Reinigung durch das PVPP werden die Proben bis zur Kohlenhydratanalyse nach BOEHRINGER (1994a) (Kapitel C.4.6) bei  $-80^{\circ}\text{C}$  tiefgefroren.

### C.5.4 Behandlung der Rinde nach der Exsudation

Die zuvor exsudierten und danach getrockneten Rindenstücke werden in einer Schwingmühle (Typ MM-2, RETSCH) für max. 20 Minuten gemahlen. Die Extraktion der alkohollöslichen Kohlenhydrate aus den ca. 5 mg Trockenmasse erfolgt für 15 Minuten mit 0,5 ml 80%-igem Rotisol. Die Proben werden mit 15000 U/min für 10 Minuten zentrifugiert (MEGAFUGE 1.O.R). Damit befinden sich die alkohollöslichen Zucker, Pigmente und Phenole im Überstand und die wasserlösliche Stärke verbleibt im Pellet. Der Überstand wird dekantiert und mit 12,5 mg Aktivkohle (LENZ et al. 1995) gereinigt. Nach einer weiteren zehnminütigen Zentrifugation mit 15000 U/min wird nun der Gehalt an D-Glucose, D-Fructose und Saccharose anhand der Kohlenhydratanalyse nach BOEHRINGER (1994a) enzymatisch bestimmt (Kapitel C.4.6.2).

Das stärkehaltige Pellet wird noch zweimal mit 80%-igem Rotisol gewaschen und jeweils zentrifugiert. Der Überstand wird dekantiert. Anschließend werden die Proben mit 0,5 ml Aqua bidest. für eine Stunde bei  $120^{\circ}\text{C}$  autoklaviert. Nach dem Abkühlen und nochmaligem Zentrifugieren erfolgt die enzymatische Bestimmung des Stärkegehaltes nach BOEHRINGER (1994a) (Kapitel C.4.6.3).

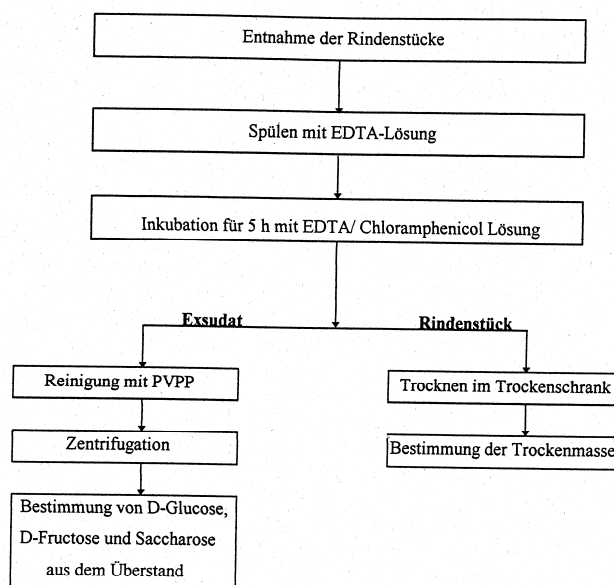


Abbildung C.5.4-1: Schematische Darstellung der Aufbereitung und Exsudation des Pflanzenmaterials

### C.5.5 Bestimmung der Invertaseaktivität

Die Verunreinigung des Phloemexsudats mit Zellinhalten wird anhand der Invertaseaktivität bestimmt. Dafür wird die Invertaseaktivität im Exsudat und in den Rindenstücke vor und nach der Exsudation gemessen (Abbildung C.5.5-1).

Es werden vier Rindenstücke in mittlerer Höhe von einem Baum entnommen. Von den vier Proben werden zwei Rindenstücke für 5 Stunden mit 0,8 ml EDTA/Chloramphenicol-Lösung inkubiert. Von den Exsudaten wird eines gekocht, das andere nicht. Sowohl die Rindenstücke aus dem Exsudat als auch die beiden weiteren Rindenstücke werden mit 0,8 ml EDTA-Lösung (10 mM) gemahlen. Die Homogenate werden mit 15000 U/min für 10 Minuten zentrifugiert. Die Proben werden dekantiert und je ein Überstand wird gekocht. Man erhält insgesamt sechs verschiedene Proben (Abbildung C.5.5-1).

Pro Ansatz werden 200 µl des Überstandes mit 100 µl Citratpuffer und 100 µl 0,2 molarer Saccharose versetzt und mit Aqua bidest. auf 1 ml aufgefüllt. Die Lösung wird für 30-120 min bei 28 C inkubiert.

Der Citratpuffer setzt sich wie folgt zusammen:

88 mg Zitronensäure H<sub>2</sub>O

170 mg Na<sub>3</sub>-Citrat 2 H<sub>2</sub>O

Der Puffer wird mit Aqua bidest. auf 20 ml aufgefüllt und auf pH-Wert 4,0 eingestellt.

Nach der Inkubation werden die Proben mit 0,5 M NaOH neutralisiert und für 5 min. gekocht, wodurch das Enzym Invertase denaturiert wird. Die Menge an vorhandener D-Glucose und D-Fructose wird anhand der Kohlenhydratanalyse nach BOEHRINGER (1994a) (Kapitel C.4.6.2) bestimmt. Die D-Glucose-/D-Fructosemenge zeigt die Menge an umgesetzter Saccharose an. Aus der Differenz zwischen gekochten und ungekochten Proben wird die Invertaseaktivität errechnet. Die Invertaseaktivität in den Phloemexsudaten wird in Prozent der Aktivität der Invertase in der frischen Rinde ausgedrückt.

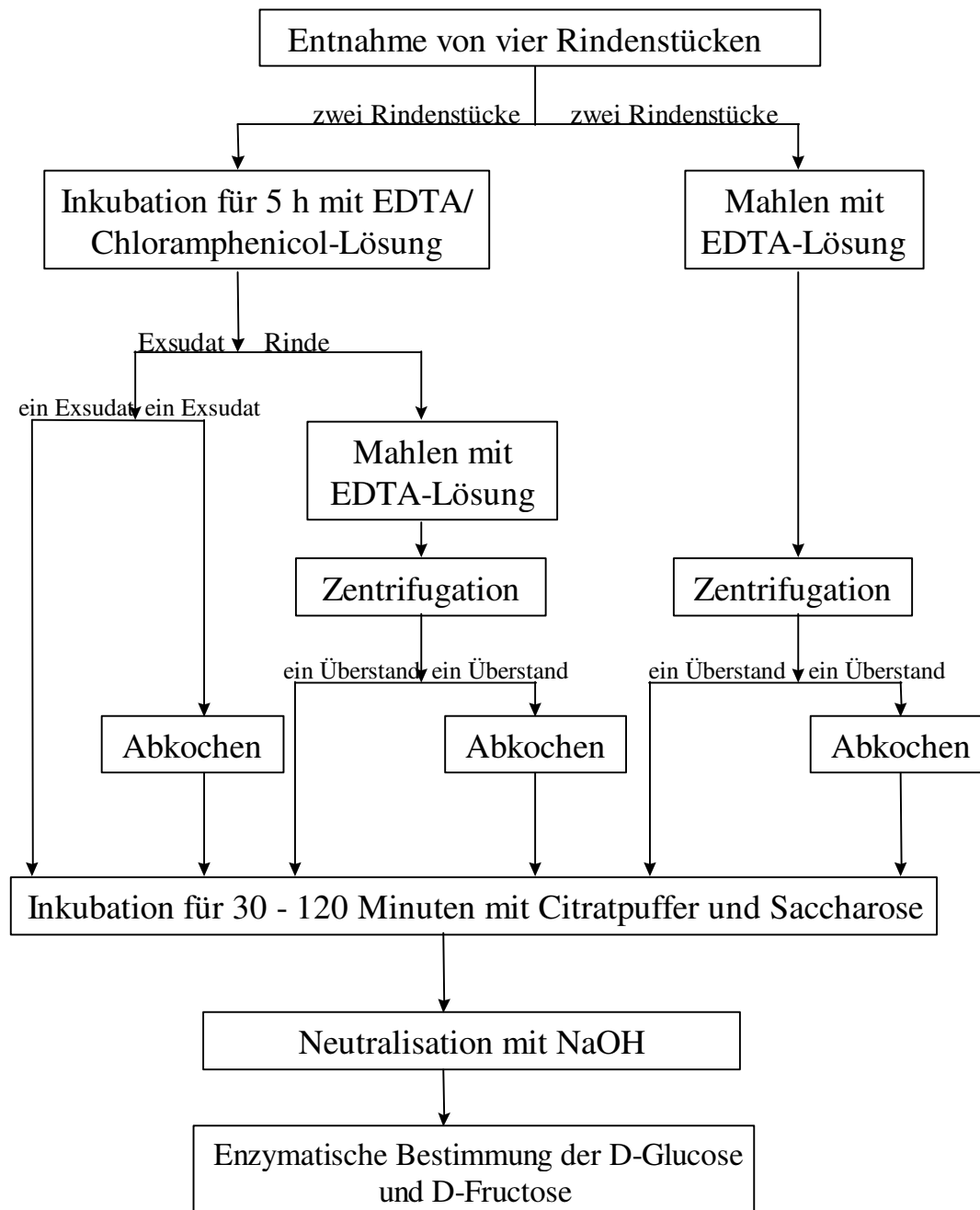


Abbildung C.5.5-1: Ablaufschema zur Bestimmung der Invertaseaktivität in der Rinde und im Phloemexsudat der Buche (*Fagus sylvatica*).a).

## D Literatur

- AMANN, W., EISNER, W., GIETZ, P., MAIER, J., SCHIELE, W., STEIN, R. (1989) Elemente Chemie II; Unterrichtswerk für die Sek. II. Ernst-Klett-Verlag, Stuttgart.
- BERGMAYER, H.U. (1977) Grundlagen der enzymatischen Analyse. 1.Aufl. - Verlag Chemie, Weinheim, New York, 41-57.
- BOEHRINGER MANNHEIM GMBH (1995) Methoden der enzymatischen BioAnalytik und Lebensmittelanalytik mit Testkombinationen.
- BÖHM, W. (1979) Methods of studying root systems. Springer, Berlin, 187 S.
- BOLTE, A, HERTEL, D., AMMER, C., SCHMID, I. NÖRR, R. KUHR, M., REDDE, N. (2003) Freilandmethoden zur Untersuchung von Baumwurzeln. Forstarchiv 74, 240-262.
- BROOKS, A. & FARQUAR, G.D. (1985) Effect of temperature on the CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* 165: 397-406.
- BRUINSMA, J. (1963) The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. *Photochem. Photobiol.* 2, 291-294.
- CAMPBELL, N. A. (1997) *Biologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, Oxford.
- CHANG, W. (1974) Carbon Dioxide and Senescence in Cotton Plants. *Plant Physiology* 55,
- DELUCIA, E., SASEK, T., SRAIN, B. (1985) Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Research* 7, 175-184
- ESCHRICH, W. & HEYSER, R. (1984) Saccharosetransport im Phloem. *Biologie in unserer Zeit* 5: 133 - 139.
- ESCHRICH, W. (1995): *Funktionelle Pflanzenanatomie*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- FARQUHAR, G.D. & VON CAEMMERER, S. (1982) Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: *Encyclopedia of plant physiology*.

O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, and H. Ziegler, eds. Springer-Verlag, Berlin, Vol.1, pp. 549-587.

FARQUHAR, G.D., VON CAEMMERER, S., BERRY, J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149:78-90.

FIELD, C. B., BALL, J. T., BERRY, J. A. (1989): Photosynthesis: principles and field techniques. In: *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation* (ed. by Pearcy, R. W., Ehleringer, J., Monney, H. A., Rundel, P. W.). Chapman and Hall, London-New York, 209-253.

HÄDER, D.-P. (HRSG) (1999) *Photosynthese*. Georg Thieme Verlag. Stuttgart.

HELDT, H.W. (1996) *Pflanzenbiochemie*. Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg.

HEß, D. (1991) *Pflanzenphysiologie*. Ulmer-Verlag, 9. Auflage, Stuttgart.

HISCOX, J.D. (1979) A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration *Can. J. Bot.* 57

HO, L.C. (1988) Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Ann.Rev.Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39: 355-378.

HUBER, B. (1956) *Die Saftströme der Pflanzen*. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg: 75 - 115.

JACOB, F., JÄGER, E. J., OHMANN, E. (1990) *Botanik*. Gustav-Fischer-Verlag, 3. Auflage, Jena.

JANETSCHEK, H. (1982) *Ökophysiologische Feldmethoden*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, pp. 174

KING, R. W. & ZEEVAART (1974) Enhancement of Phloem Exudation from Cut Petioles by Chelating Agents. *Plant Physiologie* 53: 96 - 103.

KNUDSON, L.L. (1977) Measurements of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration *Plant Physiology* 60 , 606-608

KÖRNER, C., PELAEZ-RIDEL, S. & VAN BEL, A.J.E. (1995) CO<sub>2</sub> responsiveness of plants: A possible link to phloem loading. *Plant, Cell and Environment* 18: 595 - 600.



- KRUGER, N. J. (1990) Carbohydrate synthesis and degradation. In DENNIS D. T. & TURPIN, D. H. (eds.): *Plant Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*, Longman Scientific and Technical, Essex: 59 - 76.
- KUTSCHERA, U. (1995) *Kurzes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie*. Quelle & Meyer Verlag, Wiesbaden.
- LARCHER, W. (1994) *Ökophysiologie der Pflanzen*. Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co, Stuttgart, pp. 394.
- LENZ, B., Overdieck, D., FORSTREUTER, M. 1995: Atmosphärische CO<sub>2</sub>-Konzentrationserhöhung und Kohlenhydratgehalte von Buchenblättern. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 24: 319 - 321.
- LÜTTGE, U., KLUGE, M., BAUER, G. (1988) *Botanik*. VCH Weinheim, 600 S.
- MACKINNEY, G. (1941) Absorption of light by chlorophyll solutions. *Journal Bio.Chem.* 40.
- MASAROVICOVA, E. & STEFANCIK, L. (1990) Some Ecophysiological Features in Sun and Shade Leaves of Tall Beech Trees. *Biologia Plantarum* 32 (5): 374-387.
- MOHR, H. & SCHOPFER, P. (1978) *Lehrbuch der Pflanzenpyhsologie*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 608.
- MORAN, R. (1981) Formulae for Determination of Chlorophyllous Pigments Extracted with N,N-Dimethylformamide *Plant Physiology* 69: 1376-1381.
- RAVEN, P.H., EVERT, R.F., CURTIS, H. (1988) *Biologie der Pflanzen*. 2. Aufl. Walter de Gruyter. Berlin.
- RICHTER, G. (1998) *Stoffwechselphysiologie der Pflanzen*. 6. Auflage, Thieme Verlag, Stuttgart.
- ROITSCH, T. & TANNER, W. (1996) Cell Wall Invertase: Bridging the Gap. *Botanica Acuta* 109: 90 - 93.
- SCHNEIDER, S., GEBLER, A., WEBER, P. (1996) Soluble N compounds in trees exposed to high loads of N: a comparison of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) grown under field conditions. *New Phytol.* 134: 104 - 114.
- SCHOPFER, P. (1986) *Experimentelle Pflanzenphysiologie*. Band 1: Einführung in die Methoden. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

- SCHULZE, E. D., HALL, A. E., LANGE, O. L., WALZ, H. (1982): A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapour exchanges of leaves under natural conditions. *Oecologia* 53, 141-145.
- SESTAK, Z., CATSKY, J., JARVIS, P.G. (1971) *Plant Photosynthetic Production - Manual of Methods*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, pp. -818.
- SJÖLUND, R. D. (1997) The Phloem Sive Element: A River Runs through it. *The Plant Cell* Vol. 9: 1137 - 1146.
- SMART, D. R., CHATTERTON, N. J. & BUGBEE, B. (1994) The influence of elevated CO<sub>2</sub> on non-structural carbohydrate distribution and fructan accumulation in wheat canopies. *Plant, Cell and Environment* 17: 435 - 442.
- SONNEWALD, U. (1997) Modulation of sucrose metabolism. In: FOYER, CH. H., QUICK, W. P. (eds.): *A Molecular Approach to Primary Metabolism in Higher Plants*. Taylor & Francis Ltd.: 63 - 77.
- STEUBING, L. & FANGMEIER, A. (1992) *Pflanzenökologisches Praktikum*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, pp. 205.
- STITT, M. (1990) The flux of Carbon between the chloroplast and cytoplasm. In DENNIS D. T. & TURPIN, D. H. (eds.): *Plant Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*, Longman Scientific and Technical, Essex: 309 - 326.
- STITT, M., HUBER, S. & KERR, P. (1987) Control of photosynthetic sucrose formation. In: Hatch, M. D. & Boardman, N. K.: *The Biochemistry of Plants* Vol. 10, Academic Press, London: 327 - 409.
- STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENCK, H., SCHIMPER & SITTE, P.B. (1991) *Lehrbuch der Botanik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 657.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. (1991) *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, New York, pp. -565.
- VON CAEMMERER, S., FARQUHAR, G. D. (1981): Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153, 376-387.
- VON WILLERT, D.J., MATYSSEK, R. & HERPPICH, W.B. (1995) *Experimentelle Pflanzenökologie*. Thieme Verlag, Stuttgart, pp. -344.

## E Anhang

Tabelle E-1: Das Griechische Alphabet

alpha	$\alpha$	<i>A</i>	ny	$\nu$	<i>N</i>
beta	$\beta$	<i>B</i>	xi	$\xi$	$\Xi$
gamma	$\gamma$	$\Gamma$	omikron	<i>o</i>	<i>O</i>
delta	$\delta$	$\Delta$	pi	$\pi$	$\Pi$
epsilon	$\epsilon$	<i>E</i>	rho	$\rho$	<i>P</i>
zeta	$\zeta$	<i>Z</i>	sigma	$\sigma$	$\Sigma$
eta	$\eta$	<i>H</i>	tau	$\tau$	<i>T</i>
theta	$\theta$	$\Theta$	ypsilon	<i>v</i>	<i>Y</i>
iota	$\iota$	<i>I</i>	phi	$\varphi$	$\Phi$
kappa	$\kappa$	<i>K</i>	chi	$\chi$	<i>X</i>
lambda	$\lambda$	$\Lambda$	psi	$\psi$	$\Psi$
my	$\mu$	<i>M</i>	omega	$\omega$	$\Omega$

Tabelle E-2: Vorsätze bei Einheiten

Vorsatz	Bedeutung	Zeichen	Faktor, mit dem die Einheit multipliziert wird
Dezi-	Zehntel	d	$0,1 = 10^{-1}$
Zenti-	Hunderstel	c	$0.01 = 10^{-2}$
Milli-	Tausendstel	m	$0,001 = 10^{-3}$
Mikro-	Millionstel	$\mu$	$0,000\ 001 = 10^{-6}$
Nano-	Milliardenstel	n	$0,000\ 000\ 001 = 10^{-9}$
Pico-	Billionstel	p	$0,000\ 000\ 000\ 001 = 10^{-12}$
Femto-	Billiardenstel	f	$10^{-15}$
Vorsatz	Bedeutung	Zeichen	Faktor, mit dem die Einheit multipliziert wird
Deka-	Zehn	D	$10^1 = 10$
Hekto-	Hundert	h	$10^2 = 100$
Kilo-	Tausend	k	$10^3 = 1000$
Mega-	Million	M	$10^6 = 1000\ 000$
Giga-	Milliarde	G	$10^9 = 1000\ 000\ 000$
Tera-	Billion	T	$10^{12} = 1000\ 000\ 000\ 000$
Peta-	Billiarde	P	$10^{15}$