

**Die stomatäre Reaktion von *Sambucus nigra* und
Aegopodium podagraria in Abhängigkeit von
Licht und Luftfeuchte**

***In-situ*-Beobachtungen und Gaswechsellmessungen
im Freiland**

Dissertation zur Erlangung des
naturwissenschaftlichen Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von
Hartmut Kaiser

Kiel 1999

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung.....	4
1.1. Einführung.....	4
1.2. Die Funktion der Stomata und ihre Erforschung	5
1.3. Fragestellung und Aufbau dieser Arbeit.....	10
2. Material und Methoden	12
2.1. Versuchspflanzen.....	12
2.2. Pflanzenmaterial und Untersuchungsstandort	13
2.3. Mikroklimamessungen.....	14
2.4. Datenerfassung	15
2.5. Die Anlage zur in-situ-Beobachtung von Stomata mit gleichzeitiger Gaswechselformung	15
2.5.1. Übersicht	15
2.5.2. Gaswechselformungen	16
2.5.2.1. Die Gaswechselformkuvette	18
2.5.2.2. Messung der Transpiration und der Blattleitfähigkeit in der Kuvette.....	19
2.5.2.3. Photosynthesemessung	22
2.5.2.4. Porometrische Messung der Transpiration und der Blattleitfähigkeit.....	24
2.5.3. Lichtquellen.....	24
2.5.4. Mikroskopische In-situ-Beobachtung	24
2.5.4.1. Maße für die stomatare Apertur	27
2.6. Versuchsdurchführung	29
2.6.1. Allgemeine Aspekte der Versuchsdurchführung.....	29
2.6.2. Auswahl der Blätter.....	29
2.6.3. Auswahl der Stomata.....	30
3. Ergebnisse und Diskussion.....	32
3.1. Methodische Aspekte	32
3.1.1. Ist das stomatare Verhalten in der Meßkuvette repräsentativ für das Freiland? 32	
3.1.1.1. Kontrolle der Repräsentativität durch Vergleichsmessungen	34
3.1.2. Genauigkeit der Aperturmessung.....	36
3.2. Variabilität der stomatären Reaktionen.....	36
3.2.1. Zeitliche Konstanz individueller stomatärer Merkmale.....	39
3.2.2. Die räumliche Verteilung unterschiedlicher Öffnungsgrade	43
3.3. Grundlegende Eigenschaften der beiden Arten	46
3.4. Die Beziehung zwischen Apertur Blattleitfähigkeit und Photosynthesekapazität.....	47
3.4.1. Diskussion: Die Kontrolle des Gaswechsels durch die stomatare Apertur.....	50
3.4.1.1. Übereinstimmung mit theoretischen Modellen	50
3.4.1.2. Die stomatare Kontrolle der Transpiration und der Photosynthesekapazität ...	56
3.5. Die Lichtabhängigkeit der stomatären Reaktion: Gleichgewichtsreaktionen und die Rolle der stomatären Variabilität	59
3.5.1. Diskussion: Rolle der stomatären Variabilität bei der Anpassung der Blattleitfähigkeit an die Photosyntheserate.	61

3.6. Dynamische Eigenschaften der stomatären Reaktion: ein Ansatz zur Simulation....	63
3.7. Die diurnale Änderung der Öffnungsbereitschaft	67
3.7.1. Morgendliches Öffnen	68
3.7.2. Zyklische Änderung der Empfindlichkeit für Lichtreize	68
3.7.3. Diskussion: Der Einfluß der endogenen circadianen Rhythmik	69
3.8. Die Licht- und Luftfeuchteabhängigkeit der stomatären Reaktionen von <i>Aegopodium podagraria</i>	73
3.8.1. Die Reaktion von <i>Aegopodium podagraria</i> im natürlichen Mikroklima.	73
3.8.2. Die Reaktion von <i>Aegopodium podagraria</i> auf unterschiedlich lange Lichtflecken	81
3.8.3. Der Einfluß der Luftfeuchte auf die dynamische stomatäre Reaktion von <i>Aegopodium podagraria</i> auf PPFD-Änderungen.....	82
3.8.3.1. Schnellere Bewegungen in trockener Luft: Positive Rückkopplungskomponente über hydraulische Mechanismen.....	85
3.8.3.2. Diskussion: Ursachen für die schnellere Reaktion in trockener Luft.....	86
3.9. Die Licht- und Luftfeuchteabhängigkeit der stomatären Reaktionen von <i>Sambucus nigra</i>	86
3.9.1. Die Reaktion von <i>Sambucus nigra</i> im natürlichen Mikroklima	86
3.9.2. Die stomatäre Gleichgewichtsreaktion in der Wechselwirkung von Licht und Luftfeuchte.....	92
3.9.3. Der Einfluß der Luftfeuchte auf die dynamische stomatäre Reaktion auf PPFD-Änderungen bei <i>Sambucus nigra</i>	94
3.9.4. Oszillationen: Regelschwingungen im untersten Öffnungsbereich	96
3.9.4.1. Bedingungen für das Auftreten von Oszillationen	97
3.9.5. Die Änderung der Apertur und des Schließzellvolumens während stomatärer Oszillationen.....	100
3.9.5.1. Diskussion: Der Mechanismus der Oszillationen	105
3.9.5.2. Die Rolle der Variabilität stomatärer Eigenschaften für die Vermeidung von Oszillationen.....	108
4. Die Bedeutung der stomatären Reaktionen im Rahmen unterschiedlicher Lebensstrategien.....	111
5. Zusammenfassung	118
6. Literaturverzeichnis.....	122

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen

A = Nettophotosyntheserate

A_{\max} = Maximale Nettophotosyntheserate bei Lichtsättigung

E = Transpirationsrate

g_L = Blattleitfähigkeit für Wasserdampf

$g_{L\max}$ = Maximale Blattleitfähigkeit bei weitestmöglich geöffneten Spaltöffnungen

g_S = stomatäre Leitfähigkeit

g_C = cuticuläre Leitfähigkeit

g_B = Grenzschichtleitfähigkeit

r_S = stomatärer Diffusionswiderstand für Wasserdampf

PPFD = Photosynthetisch wirksame Photonenflußdichte

Δ_W = Wasserdampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Luft

rH = relative Luftfeuchte

C_A = CO_2 -Konzentration der Umgebungsluft

C_i = CO_2 -Konzentration in den Interzellularen des Mesophylls

WUE = Wassernutzungseffizienz (= **w**ater **u**se **e**fficiency), Quotient aus A und E

T = Temperatur

1. Einleitung

1.1. Einführung

In der Auseinandersetzung der Pflanze mit ihrer Umwelt spielen Spaltöffnungen eine zentrale Rolle. Sie ermöglichen den Blattorganen, verschiedene Funktionen mit einander widersprechenden Ansprüchen auszuüben. Vorteilhaft für die Photosynthese ist eine große Blattfläche, die über andere Pflanzen erhoben ist, um möglichst viel Lichtenergie einzufangen. Eine große der Atmosphäre exponierte Fläche bedeutet aber auch Austrocknung, welche die auf einen engen Wasserpotentialbereich beschränkten physiologischen Funktionen gefährdet. Die Entwicklung einer Cuticula, die vor unkontrollierter Verdunstung schützt, war daher die Voraussetzung um erfolgreich die Landoberfläche zu besiedeln. Allerdings würde eine vollkommen geschlossenen Cuticula auch die Diffusion von CO₂ zu den Chloroplasten und damit die Photosynthese unterbinden. Die evolutionäre Lösung (Ziegler 1987; Edwards *et al.* 1998) für dieses Dilemma waren die Spaltöffnungen, die durch ihre veränderlichen Porenweiten die gegenläufigen Gasströme kontrollieren (Raschke 1976).

Analog zum Ohm'schen Gesetz ist die Diffusionsrate proportional dem Konzentrationsgradienten und umgekehrt proportional zum Diffusionswiderstand, der maßgeblich durch den Öffnungsgrad der Spaltöffnungen kontrolliert wird. Für die Transpirationsrate (E) heißt das:

$$E = \frac{\Delta_w}{r_s} \left[\frac{\text{mmol}}{\text{m}^2 \cdot \text{s}} \right]$$

mit

$$\Delta_w = \text{Wasserdampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Luft} \left[\frac{\text{mmol}}{\text{mol}} \right]$$

$$r_s = \text{stomatärer Diffusionswiderstand} \left[\frac{\text{m}^2 \cdot \text{s}}{\text{mmol}} \right]$$

Der Kehrwert des stomatären Widerstandes ist die stomatäre Leitfähigkeit g_s . Da diese mit der Transpirationsrate linear verknüpft ist, wird sie aus Gründen der Anschaulichkeit meist verwendet.

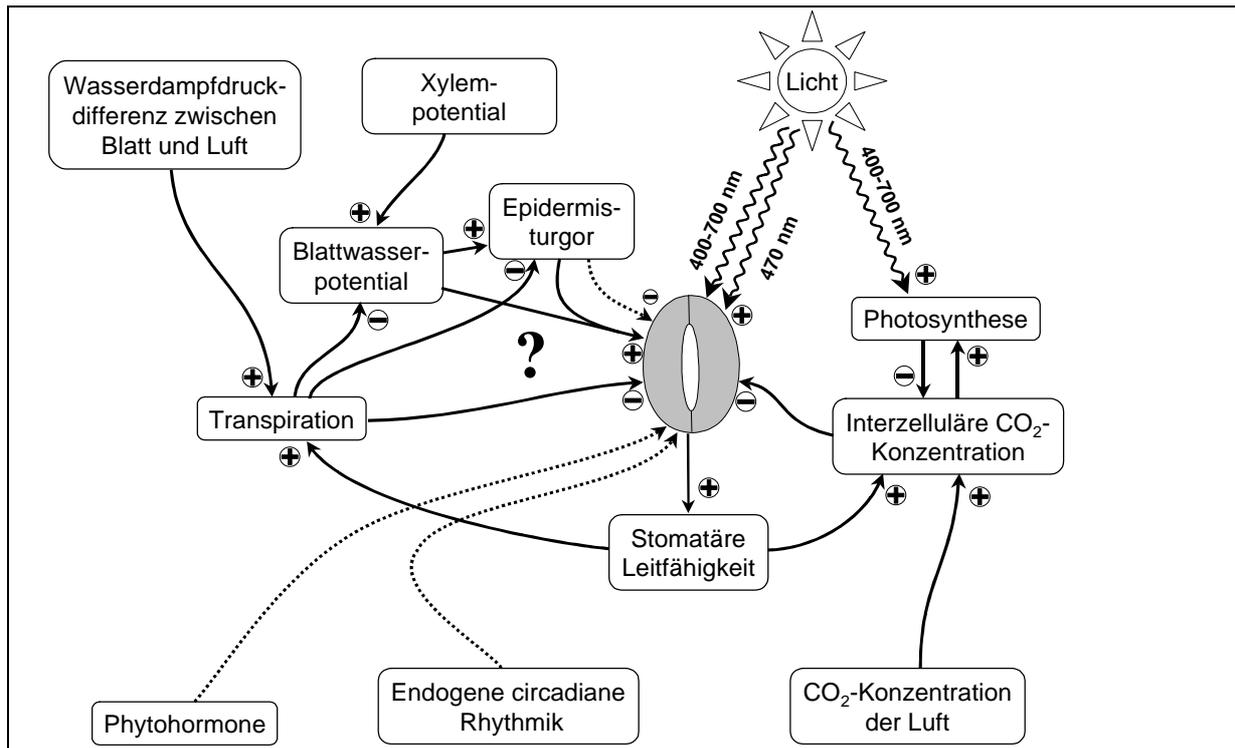
Spaltöffnungen können – situationsabhängig – bei ausreichender Wasserversorgung die Stomata öffnen und eine hohe Photosyntheserate ermöglichen oder bei Wasserknappheit schließen und auf Kosten des Kohlenstoffgewinns eine Gefährdung der Pflanze durch Austrocknung vermeiden. Hiermit sind nur zwei Extremsituationen vorgestellt. In der Regel gilt es irgendwo zwischen diesen Extremen den optimalen Kompromiß zwischen

Wasserverlust und CO₂-Fixierung zu finden (Cowan 1977). Wo dieses "Optimum" im Einzelfall liegt, hängt von vielen Faktoren ab: Lebensstrategie, Wuchsform, Standort, wechselnde Mikroklimaverhältnisse, Bodenwasserverhältnisse usw. Damit haben die Stomata eine sehr komplexe Aufgabe: Eine Vielzahl von Signalen enthalten Informationen über den Stand des Kohlenstoff- und Wasserhaushalte: Lichtintensität, Luftfeuchte, Temperatur, Windgeschwindigkeit, Wasserverfügbarkeit im Boden, CO₂-Gehalt der Luft sind Reize, die zu einer einheitlichen Antwort, der Änderung der Porenweite, verarbeitet werden müssen (Kearns & Assmann 1993). Eine Übersicht über die kontrollierenden Größen und die Regelung der Spaltweite im Zusammenhang des Blattgaswechsels wird in Abb. 1 gegeben.

Die globale Bedeutung dieser biologischen Kontrolle von Austauschprozessen ergibt sich aus der Größe der geschätzten gesamten Blattfläche der Erde von ca. $644 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ (Whittaker & Likens 1975). Die von Spaltöffnungen bedeckte Fläche ist damit größer als die Fläche der Erdoberfläche selbst ($510 \cdot 10^6 \text{ km}^2$). Damit üben Spaltöffnungen eine wesentliche Kontrolle auf zwei der wichtigsten Stoffkreisläufe der Erde aus, den Wasser- und den Kohlenstoffkreislauf. Von den 120 GT/a photosynthetisch fixiertem Kohlenstoff (Luo & Mooney 1996) werden ca. 70% auf den Landflächen fixiert (Whittaker & Likens 1975). Dieser Anteil des Kohlenstoff-Flusses nimmt weitgehend den Weg durch Stomata, da die Produktion von Flechten, Moosen und Algen auf Landflächen gegenüber der von höheren Pflanzen sehr gering ist. Die Kontrolle der Wasserverdunstung durch Stomata ist ebenfalls bedeutend: Von Landflächen verdunsten jährlich ca. $71400 \text{ km}^3/\text{a}$. das sind ca. 14% der globalen Verdunstung (Baumgartner & Reichel 1975). Dieser Anteil nimmt wiederum zum größeren Teil den Weg durch die Spaltöffnungen, denn zwischen 80 und 95% der Verdunstung von Landflächen besteht aus Transpiration der Pflanzen (Larcher 1994). Damit ist das globale, insbesondere aber auch das regionale Klimageschehen nicht ohne Kenntnis der Kontrolle durch die Spaltöffnungen zu verstehen.

1.2. Die Funktion der Stomata und ihre Erforschung

Der Mechanismus des Öffnens und Schließens ist erstmals durch *von Mohl* (1856) erkannt worden, der in einer wegweisenden Arbeit die grundlegende Funktionsweise der Stomata beschrieb. Er erkannte, daß ein osmotisch bedingtes Anschwellen der Schließzellen durch die spezielle Morphologie der Schließzellen zu einer Öffnung des Spaltes führt. Er zeigte auch, daß zwischen den Epidermis- und den Schließzellen ein Druckantagonismus besteht, der den Öffnungsgrad der Stomata bestimmt. Diese Grundthesen sind bis heute gültig und wurden und werden mit fortschreitend besseren Methoden weiter verfeinert und um Details ergänzt (Meidner 1987).

**Abb. 1**

Die Kontrolle der stomatären Reaktion. Verändert nach Raschke (1979), Zeiger (1990) und Kearns & Assmann (1993). Die Darstellung beschränkt sich auf die wesentlichen Einflußgrößen. Jeder Pfeil kennzeichnet einen Einfluß auf eine andere Größe. Ein \ominus kennzeichnet eine reziproke Wirkung. Das heißt ein hoher Wert der steuernden Größe führt zu einem niedrigen Wert der gesteuerten Größe. Z.B. führt eine hohe Photosyntheserate zu einer niedrigen interzellulären CO_2 -Konzentration. Ein \oplus kennzeichnet eine nichtreziproke Wirkung. Das Licht wirkt auf zwei verschiedene Sensoren in der Schließzelle: Ein Blaulichtrezeptor reagiert bereits auf geringe Intensitäten blauen Lichts. Das ganze Spektrum des weißen Lichtes stimuliert über die Schließzellchloroplasten das Öffnen (Zeiger 1990). Das Licht wirkt aber auch indirekt indem es über die photosynthetische CO_2 -Fixierung im Mesophyll eine Absenkung der CO_2 -Konzentration in den Interzellularen des Mesophylls (C_i) bewirkt, was dann das Öffnen induziert (Morison 1987). C_i wird weiterhin durch die atmosphärische CO_2 -Konzentration beeinflusst und hängt von der stomatären Leitfähigkeit ab. Hier ergibt sich ein negativ rückgekoppelter Regelkreis: Das durch niedriges C_i ausgelöste Öffnen der Stomata führt zu einem Anstieg von C_i , wodurch der öffnende Reiz geringer wird. Der Wasserdampfdruckgradient, der die Transpiration antreibt, beeinflusst auch die Spaltöffnungsreaktion (Huygen & Poortvliet 1993). Hier ergibt sich ein zweiter negativ rückgekoppelter Regelkreis, indem die Stomata auf einen Anstieg der Transpiration mit Schließen reagieren. Der Mechanismus dafür ist nicht genau bekannt (z.B. Nonami *et al.* 1991; Saliendra *et al.* 1995; Bunce 1996), was durch das Fragezeichen in diesem Bereich gekennzeichnet ist. Daneben gibt es auch die Annahme einer direkten "feedforward"-Reaktion der Stomata auf die Luftfeuchte (Lange *et al.* 1971; Farquhar 1978; Schulze *et al.* 1987). Diese ist hier nicht dargestellt, da deren Existenz wenig gesichert ist und Überprüfungen nicht standgehalten hat (Mott & Parkhurst 1991; Monteith 1995; Franks *et al.* 1997). Das Blattwasserpotential kann bei plötzlichen Änderungen der Transpirationsrate beispielsweise durch eine plötzliche Änderung der Luftfeuchte unmittelbar über den hydraulischen Antagonismus zwischen Epidermis- und Schließzellen eine "transient response" (Kappen *et al.* 1987) hervorrufen (gestrichelte Linie): Eine Turgoränderung der Epidermiszellen führt vorübergehend zum Öffnen der Stomata, bevor die über negative Rückkopplung gesteuerte Schließbewegung einsetzt. Stomata sind weiterhin sensitiv für Phytohormone, insbesondere Abscisinsäure (Hartung *et al.* 1998), aber auch Auxin (Lohse & Hedrich 1995). Die physiologische Aktivität der Spaltöffnungen unterliegt einem circadianen Rhythmus (Webb 1998), der einerseits die Empfindlichkeit der Spaltöffnungen steuert, aber auch eine autonome Bewegung hervorruft.

Der Antagonismus zwischen Schließ- und Epidermiszellen ist die Grundlage für das Verständnis der mechanischen Vorgänge bei der stomatären Bewegung. Stålfelt (1927) unterschied folglich zwei Phasen der stomatären Reaktion: Die Spannungsphase, in der das Volumen der Schließzelle zunimmt, aber noch nicht den Gegendruck überwinden kann um den Spalt zu öffnen, und die Motorphase, in der nach Überwinden dieser Schwelle weiteres Anschwellen der Stomata zum Öffnen des Spaltes führt. Die Entdeckung, daß die Zellwände der Schließzellen in bestimmter Weise mizelliert sind (Ziegenspeck 1938) war die Basis für detaillierte mechanische Modelle, welche die Zusammenhänge zwischen Schließzellturgor, Volumen, Form und Öffnungsgrad der Schließzellen beschreiben (Übersicht in Sharpe *et al.* 1987). Durch die Entwicklung von Drucksonden ergab sich die Möglichkeit, diese Modelle zu verifizieren (Meidner & Edwards 1975; Franks *et al.* 1995; Franks *et al.* 1998).

Die Erforschung der osmotischen Verhältnisse der Schließzellen war lange Zeit durch das Fehlen feiner analytischer Methoden gehemmt. Obwohl schon früher die hohe Konzentration von Kalium in Schließzellen bemerkt worden war, erkannte erst Fischer (1968a) die zentrale Bedeutung der Akkumulation von K^+ Ionen. Inzwischen hat sich ein differenziertes Bild der beteiligten Osmotika und ihrer Regulation ergeben : Hauptosmotika sind K^+ , Cl^- und Malat-Anionen (Allaway 1973; Travis & Mansfield 1977). Daneben spielen Sucrose (Talbot & Zeiger 1996) und andere Zucker (Ritte *et al.* 1999) eine Rolle.

Die Entwicklung elektrophysiologischer Techniken, insbesondere der patch-clamp-Technik (Hedrich & Schroeder 1989), bei der die Aktivität spezifischer Kanäle und Protonenpumpen gemessen werden kann, hat die Kenntnis der Membranprozesse von Schließzellen enorm erweitert (Grabov & Blatt 1998). Molekularbiologische Techniken erlaubten die Charakterisierung wichtiger Stufen der Signalverarbeitung auf molekularer Ebene. Hieran sind z.B. Ca^{2+} -Ionen (McAinsh *et al.* 1990), G-Proteine (Assmann 1996) und cGMP (Cousson & Vavasseur 1998) beteiligt. Gegenwärtig wird vor allem an der Aufklärung der Signalketten und -kaskaden geforscht, (z.B. Leckie *et al.* 1998; Pei *et al.* 1998; Assmann & Shimazaki 1999) die an der intrazellulären Signalverarbeitung mitwirken und die vielfältigen Signale in eine einheitliche Reaktion integrieren.

Die ökophysiologische Funktion der stomatären Reaktion wurde durch die Forschung von Francis Darwin (1898; 1916) erstmals in den Mittelpunkt gerückt. Mit dem ersten einfachen Gerät zur Messung der stomatären Transpiration, einem Horn-Hygrometer, beschrieb er die Abhängigkeit der stomatären Reaktion von der Wasserversorgung, der Luftfeuchte, der Windgeschwindigkeit und der Tageszeit. Die stomatäre Kontrolle der Gasdiffusion stand dann lange Zeit im Zentrum der Forschung an Stomata. Wichtige Beiträge lieferte Stålfelt (1929a; 1932a; 1932b; 1935b; 1935a), der u.a. den Effekt der stomatären Öffnung auf die Transpiration quantifizierte und den Zusammenhang zur Photosynthese herstellte. In den folgenden Jahren wurden nur geringe Fortschritte in der Untersuchung der

ökophysiologischen Rolle der Stomata erzielt. Erst durch die Entwicklung neuer Gaswechseltechniken, die durch die Messung definierter physikalischer Meßgrößen unter genau kontrollierten Bedingungen den Gaswechsel messen konnten, wurde die Grundlage für quantitative reproduzier- und vergleichbare Untersuchungen geschaffen (Koch *et al.* 1968; Beardsell *et al.* 1972; Schulze *et al.* 1982).

Die weite Verbreitung solcher Geräte ermöglichte eine Vielzahl von auf Gaswechselfmessungen basierenden ökophysiologischen Untersuchungen und erweiterte das Verständnis der ökologischen Funktion der Stomata stark. Methodisch und thematisch entwickelten sich zwei divergierende Forschungszweige: Auf der eine Seite stehen Untersuchungen der zellulären und molekularen Mechanismen, die zwar sehr detailliert, aber wenig repräsentativ für natürliche Verhältnisse sind. Auf der anderen Seite stehen die Untersuchungen des Gasaustausches ganzer Blätter, Pflanzen oder Bestände, die zwar unter natürlichen Bedingungen durchgeführt werden können, aber als integrierende Messungen nur noch wenig über die Details und die Vielfalt der stomatären Reaktion aussagen. Der Ansatz auf der Ebene einzelner Stomata die Reaktionen zu beobachten wurde zunehmend vernachlässigt. Versuche mit einzelnen Stomata wurden in der Regel an abgezogenen Epidermisstreifen gemacht und nur in einigen Ausnahmen an intakten Blättern und Pflanzen (Omasa *et al.* 1985; Kappen *et al.* 1987; Omasa *et al.* 1990; Kappen & Haeger 1991; Kappen *et al.* 1994). Der vereinzelt Ansatz Stomata unter natürlichen Bedingungen im Freiland zu beobachten (Woolley 1983), um eine große Aussagekraft für ökologische Fragestellungen zu erreichen, wurde nicht weiterverfolgt.

Die einfache Verfügbarkeit von Gaswechseltechniken verleitete dazu, die über alle Stomata eines Blattes integrierte Gaswechselreaktion praktisch mit der stomatären Reaktion gleichzusetzen. Dies geschah meist unter der Annahme einer einfachen linearen Beziehung zwischen der Spaltweite und der stomatären Leitfähigkeit. Für die Annahme dieser Linearität sprechen zwar theoretische Modelle (Parlange & Waggoner 1970), es gibt aber nur wenige experimentelle Belege.

Die Reaktionen einzelner Stomata wurden neuerdings im Zusammenhang mit dem Phänomen "stomatal patchiness" wieder interessant: Eine räumlich heterogene Verteilung der Aperturen (Beyschlag 1992; Beyschlag & Eckstein 1998) verursacht hierbei eine ungleichmäßige Versorgung des photosynthetisch aktiven Mesophylls mit CO₂ (Terashima 1992; Meyer & Genty 1998). Dadurch war die Gültigkeit vieler aus Gaswechselfmessungen abgeleiteten Berechnungen in Frage gestellt (Mott 1995). Die Suche nach den Ursachen dieses Phänomens regte einige Arbeiten zu den stomatären Reaktionen im funktionellen Zusammenhang des intakten Blattgewebes an (Mott *et al.* 1997; Kaiser *et al.* 1999).

Kontrovers diskutiert wurde seit den 70er Jahren die Frage nach dem Mechanismus der stomatären Reaktion auf die Luftfeuchte. Während die meisten Beobachtungen mit der

Hypothese einer Regulation der Transpiration über negative Rückkopplung im Einklang stehen, gab es auch Berichte über eine "feedforward"-Reaktion, die dazu führt, daß in sehr trockener Luft die Transpiration abnimmt (Farquhar & Raschke 1978). Dies wurde als Beweis für eine direkte Reaktion auf die Luftfeuchte, unabhängig von der Transpiration gesehen.

Obwohl versucht wurde, einen Mechanismus für eine solche Feuchtereaktion zu beschreiben, (Nonami et al. 1991) wird heute zunehmend die Existenz einer "feedforward" Reaktion auf Luftfeuchte verneint (Mott & Parkhurst 1991; Monteith 1995; Franks et al. 1997).

Die Auffassung der Stomata als nach kybernetischen Prinzipien über Rückkopplung regulierte Systeme, verbesserte das Verständnis der Dynamik der stomatären Reaktionen (Raschke 1966; Cowan 1972).

Neue theoretische Ansätze die auf dem Konzept der Optimierung der Wassernutzungseffizienz (WUE= water use efficiency, das Verhältnis der Photosyntheserate zur Transpirationsrate) beruhten (Cowan 1977), befruchteten die Erforschung der ökophysiologischen Funktion der Stomata. Das führte zur Entwicklung von Modellen, welche die Rolle der Stomata bei der Optimierung des biochemisch-physikalischen Systems Blatt beschreiben (Farquhar *et al.* 1980a; Farquhar & Wong 1984).

Während diese Ansätze zunächst auf "steady-state"-Reaktionen basierten, also Reaktionen nach Erreichen einer stabilen stomatären- und Photosynthesereaktion, traten später auch die dynamischen Aspekte in den Vordergrund. Die stomatäre Reaktion ist meist deutlich langsamer, als die Schwankungen der mikroklimatischen Bedingungen, insbesondere der Photonenflußdichte (PPFD)(Percy 1985). Daher ist nur selten ein Gleichgewichtszustand möglich. Meist befinden sich die Stomata in einer Reaktion zu einem neuen Gleichgewicht, das aber nicht erreicht wird, weil sich die Bedingungen inzwischen geändert haben. Die sich über einen längeren Zeitraum ergebende Photosynthese- oder Transpirationssumme wird unter solchen Bedingungen wesentlich von den dynamischen Eigenschaften der stomatären Reaktion beeinflusst (Knapp & Smith 1990).

Blätter im Unterwuchs von Kronendächern haben ein besonders stark schwankendes Lichtklima: Kurze Lichtflecken, die in unregelmäßigen Abständen das schwache diffuse Hintergrundlicht unterbrechen, machen einen Großteil der verfügbaren Lichtenergie aus. In dieser Situation entscheidet die Fähigkeit zur schnellen Photosyntheseinduktion über die Effizienz der Nutzung dieser Energie (Küppers *et al.* 1996; Küppers *et al.* 1997).

Die photosynthetische Induktion beruht auf verschiedenen Prozessen, die unterschiedlich schnell ablaufen: Die Menge an Calvin-Zyklus-Zwischenprodukten muß dem größeren Umsatz angepaßt werden (Kirschbaum & Percy 1988a; Sassenrath-Cole & Percy 1992), die Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase muß aktiviert werden (Seemann *et al.* 1988) und die Stomata müssen öffnen um Die CO₂-Limitierung der Photosynthese zu

beseitigen (Kirschbaum *et al.* 1988; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1992; 1993). Während die biochemischen Anpassungen innerhalb von Sekunden oder wenigen Minuten abgeschlossen sind, kann die vollständige Beseitigung der stomatären Limitierungen viele Minuten bis zu einer Stunde dauern. Der Beitrag der Stomata zur Photosynthetischen Induktion ist daher entscheidend für die Photosynthese und wurde in einer Reihe von Arten untersucht (Woods & Turner 1971; Kirschbaum & Pearcy 1988b; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1992; Ögren & Sundin 1996; Valladares *et al.* 1997; Han *et al.* 1999).

Die Rolle der stomatären Reaktion für die Stabilisierung des Wasserhaushaltes von Holzpflanzen ist in den letzten Jahren verstärkt untersucht wurden. Die Wasserfäden im Xylem stehen in der transpirierenden Pflanze nach der Kohäsionstheorie (Dixon 1914) unter einer Zugspannung. Dieser metastabile Zustand wird bei zu niedrigen Xylempotentialen gefährdet: Durch Embolien, das heißt Bildung von Luftbläschen können Xylemgefäße irreversibel die hydraulische Leitfähigkeit verlieren (Tyree & Sperry 1989). Nachdem zunächst deskriptiv festgestellt wurde, daß das Schließen der Stomata sich an der Kavitationsschwelle orientiert (z.B. Hacke & Sauter 1995), wurden zunehmend auch die funktionellen Zusammenhänge, die das Schließen der Stomata an den Wasserhaushalt koppeln, untersucht (Saliendra *et al.* 1995; Fuchs & Livingston 1996).

1.3. Fragestellung und Aufbau dieser Arbeit

Der Grundgedanke dieser Arbeit ist es, die Reaktionen von Pflanzenorganen auf Umweltreize als auf zellulärer Ebene ablaufende Prozesse aufzufassen. Die Sensorik und die Reaktionsmechanismen sind zum großen Teil zellulär lokalisiert. Die ökophysiologische Auswirkung wird erst bei der Skalierung auf ganze Blätter oder Pflanzen sichtbar, die über alle Einzelreaktionen integriert. Um die ökophysiologische Relevanz zellulärer Reaktionen beurteilen zu können, ist eine große Realitätsnähe der Versuchsbedingungen erforderlich, die üblicherweise bei Untersuchungen auf zellulärer Ebene nicht gegeben ist.

Das Ziel dieser Arbeit bestand daher zunächst darin, die methodischen Voraussetzungen zu schaffen, um an intakten Pflanzen am natürlichem Standort *in-situ* die stomatären Reaktionen mikroskopisch zu beobachten und gleichzeitig den CO₂-H₂O-Gaswechsel desselben Blattes zu messen. Dabei sollte die Möglichkeit geschaffen werden, eine genügend große Anzahl von Stomata wiederholt zu untersuchen um bei der hohen Variabilität der stomatären Reaktionen zu statistisch gesicherten Aussagen zu kommen.

Als Voraussetzung zum Verständnis der stomatären Regulation des CO₂-/H₂O-Gaswechsels mußten sodann einige grundsätzliche Fragen bearbeitet werden, die aufgrund des bisherigen Fehlens geeigneter Methoden nicht befriedigend beantwortet waren:

- Wie hängt der Gaswechsel von der Apertur ab?

- Wie hängt die Apertur von der Reizstärke ab?
- Wie werden diese Zusammenhänge durch die räumliche und zeitliche Variabilität beeinflusst?

Das Hauptziel dieser Arbeit war die Charakterisierung der stomatären Reaktion von *Aegopodium podagraria* und *Sambucus nigra*, zweier Arten unterschiedlicher Wuchsform und unterschiedlicher Standorte. Dazu war zunächst die Beobachtung der unter natürlichem Mikroklima auftretenden stomatären und Gaswechselreaktionen notwendig.

Die Wechselwirkung der beiden vermutlich maßgeblichen steuernden Reize Licht und Luftfeuchtigkeit sollte unter der Hypothese, daß die Stomata den Gasaustausch im Sinne einer optimalen Wassernutzungseffizienz optimieren, untersucht werden.

Die dynamischen Eigenschaften der stomatären Reaktion wurden in Hinsicht auf die Regulation des Gaswechsels unter wechselnden Mikroklimaverhältnissen untersucht.

Bei *A. podagraria* stellte sich insbesondere die Frage nach der Rolle der stomatären Reaktion für die Photosynthese im von Lichtflecken geprägten Lichtklima. Bei *S. nigra* stand die stomatäre Kontrolle der Transpiration einer als stenohydr bekannten Holzpflanze im Vordergrund.

Eine weitere Frage, die sich während der Untersuchungen ergab, war die nach dem Mechanismus der bei *S. nigra* oft auftretenden stomatären Oszillationen und dem Zusammenhang mit dem Mechanismus der stomatären Reaktion auf die Luftfeuchte.

2. Material und Methoden

2.1. Versuchspflanzen

Der **Schwarze Holunder** (*Sambucus nigra* L.) gehört zur Familie der Caprifoliaceae. Der flachwurzelnende baumartige Strauch kann bis ca. sieben m hoch werden und einen Stammdurchmesser von 20-30 cm erreichen. Er ist allgemein verbreitet in feuchten Wäldern,

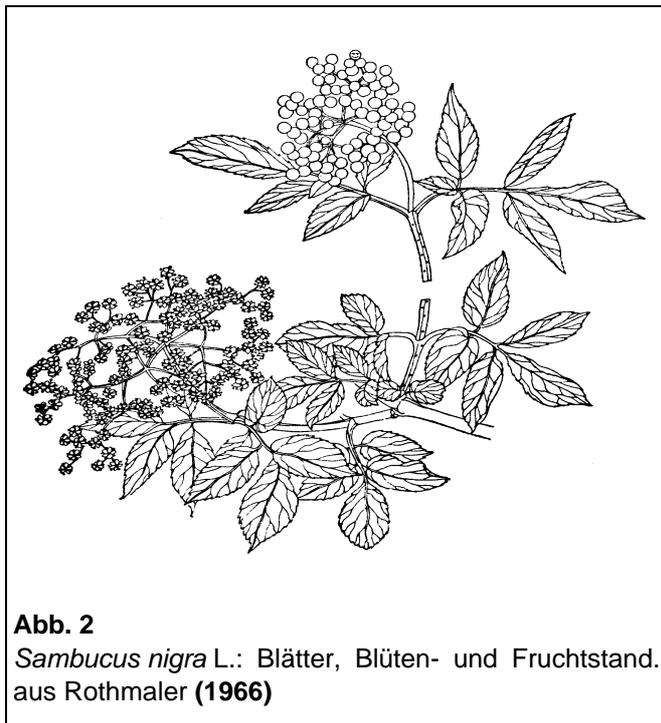


Abb. 2
Sambucus nigra L.: Blätter, Blüten- und Fruchtstand.
aus Rothmaler (1966)

auf Waldlichtungen, in Hecken und Gebüschern, an Ufern, an Wegrändern, besonders häufig in Siedlungsnähe, auf frischen, nährstoffreichen, humosen tiefgründigen Ton- oder Lehmböden, auch auf Rohaubeböden (Hegi 1966; Oberdorfer 1990). Als ausschlagfähige Art ist er in Schleswig-Holstein in Knicks weit verbreitet.

Er ist Verbands-Charakterart des Arctio-Sambucion *nigrae* Doing 1962, das Waldlichtungsgesellschaften und Vorwaldstadien reicherer Standorte zusammenfaßt. In dominanter Ausprägung bildet er das Sambucetum *nigrae* Oberd. (1967) 1973 (Pott 1992),

das bezeichnend für hypertrophierte Böden im Siedlungsbereich in meist siedlungsnahen Lagen sowie für entwässerte Erlenbruchwald- und Auenstandorte ist. Nach (Ellenberg 1992) ist *S. nigra* eine Halblichtpflanze. Er zeigt aber in dieser Hinsicht eine große ökologische Amplitude und kann sowohl an offenen als auch an schattigen Standorten im Unterwuchs von Wäldern vorkommen. *S. nigra* ist aufgrund der Größe und Morphologie der Stomata für mikroskopische *in-situ*-Beobachtung besonders geeignet (Schultz 1990).

Der **Giersch** oder Geißfuß (*Aegopodium podagraria* L.) gehört zur Familie der Apiaceae und ist eine ausdauernde Kryptophyt, der über unterirdische Rhizome weitverzweigte Polykormone bildet (Hegi 1926). Er ist Verbands-Charakterart des Aegopodion *podagrariae* R. Tx. 1967, den Giersch-Saum-Gesellschaften (Pott 1992). Das sind natürliche oder naturnahe Saumgesellschaften stickstoffreicher und frisch-feuchter Waldränder. *A. podagraria* ist aber durch seine starke Konkurrenzkraft allgemein häufig an Ufern, in



Gärten, Wegrändern usw., auf grund- oder sickerfrischen nährstoff- und basenreichen, lockeren, tiefgründigen mild-mäßig sauren humosen Lehm und Tonböden (Oberdorfer 1990) zu finden.

Er wird als Halbschatt-Schattpflanze charakterisiert (Ellenberg 1992), hat aber in dieser Beziehung eine breite ökologische Amplitude und kann auch an tiefschattigen oder offenen Standorten vorkommen. Seine Eignung für die in-situ-Beobachtung der Spaltöffnungen wurde durch Schultz (1990) festgestellt.

2.2. Pflanzenmaterial und Untersuchungsstandort

Die Untersuchungen wurden an intakten Pflanzen der Arten *Sambucus nigra* L. und *Aegopodium podagraria* L. an ihrem Freilandstandort durchgeführt. *S. nigra* wurde an einem süd-ost-exponierten Strauch am Rande einer Baum-/Strauchgruppe im Neuen Botanischen Garten der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel untersucht (Abb. 4). Die Einzelstämme dieses mehrstämmigen Holunderstrauches hatten einen Umfang von ca. 40 cm und er hatte eine Höhe von ca. 5 m.

Für Messungen in der Klimakammer wurden ca. 1 m hohe Sträucher von *S. nigra* aus der Baumschule besorgt und in Kübeln von 50 cm Ø in Gartenerde gepflanzt. Die Pflanzen wurden nach Bedarf gegossen und ausreichend mit Nährstoffen versorgt (Poly Crescal, Aglukon GmbH, D). Diese Pflanzen wurden in der Klimakammer unter einer kombinierten Beleuchtung mit Leuchtstoffröhren (Philips TLD 58W/83) und Weißlichtstrahlern (HQI-T Power Star, Osram, 400W) unter einer 12-stündigen Lichtphase und bei einer Temperatur von 18°C gehalten.

Die Messungen an *A. podagraria* wurden ebenfalls im Neuen Botanischen Garten in einem dichten und einheitlichen Bestand von überwiegend nicht blühenden Pflanzen im Unterwuchs eines Baumbestandes durchgeführt. Das etwa 12 m hohe relativ dichte Kronendach wurde durch *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *Alnus glutinosa* und *Populus tremulus* gebildet. Der Boden an beiden Standorten war sandig-schluffig. Das Bodenwasserpotential wurde durch zwei Tensiometer im Wurzelbereich der Pflanzen in ca. 40 cm. Tiefe (*S. nigra*) bzw. 25 cm Tiefe (*A. podagraria*) kontrolliert. Wenn in längeren niederschlagsfreien Perioden das Bodenwasserpotential unter -400 hPa absank, wurde es durch großflächige Beregnung wieder angehoben.



Abb. 4

Der Freilandmeßplatz für die Messungen an *S. nigra*. Die Küvette mit der mikroskopischen Einrichtung sowie Teile der Feuchteregelung der Küvette und die Mikroklimasensorik befanden sich auf einem Gerüst am untersuchten Strauch. Die Regeltechnik für die Gaswechsellanlage und die Rechner zur Datenerfassung und Bildverarbeitung waren in einem Bauwagen untergebracht. Die Messungen wurden an dem in der Bildmitte sichtbaren Strauch in einer Höhe von 2 bis 4 m Höhe durchgeführt.

2.3. Mikroklimamessungen

Die Photosynthetisch wirksame Photonenflußdichte (PPFD) wurde über dem Bestand und innerhalb der Küvette direkt am Blatt gemessen. Der Sensor über dem Bestand war eine GaAIAs Photodiode (Typ G1116, Hamamatsu, Japan) die nach dem Entwurf von Pontailier

(1990) in ein Gehäuse eingebaut war. Dieser Sensor war an einem Mast in ca. 6 m Höhe so angebracht, daß er bei allen Sonnenständen, mit Ausnahme der flachsten, voll beschienen wurde. Die PPF-D-Messungen in der Küvette wurden ebenfalls mit einer GaAlAs Photodiode mit einer Sensorfläche von 1.3 x 1.3 mm (Typ G2711-01, Hamamatsu, Japan) durchgeführt, die direkt auf der Blattklammer in der Küvette in ca. 12 mm Abstand zur mikroskopisch beobachteten Region befestigt war. Der Freilandsensor wurde mit Hilfe einer Referenzlichtquelle kalibriert (optical radiation calibrator model LI 1880-02, Licor, U.S.). Der Sensor in der Küvette wurde durch Vergleich mit einem kalibrierten Licor Quantumsensor kalibriert. Messungen der PPF-D wurden jede Sekunde durchgeführt und jede Minute das Minimum, Maximum und das arithmetische Mittel der letzten 60 Messungen gespeichert.

Die Blattemperatur in der Küvette wurde mit einem 0.2 mm dicken Thermoelement gemessen, das gut an der Unterseite des Blattes anlag.

Relative Luftfeuchte und Lufttemperatur wurden mit einem strahlungsgeschützten Luftfeuchte/Temperatur Sensor (Typ HMP 35 AC, Vaisala, FI) gemessen. Zur Messung des Bodenwasserpotentials dienten zwei Tensiometer (Gruler & Trapp, Kiel, D).

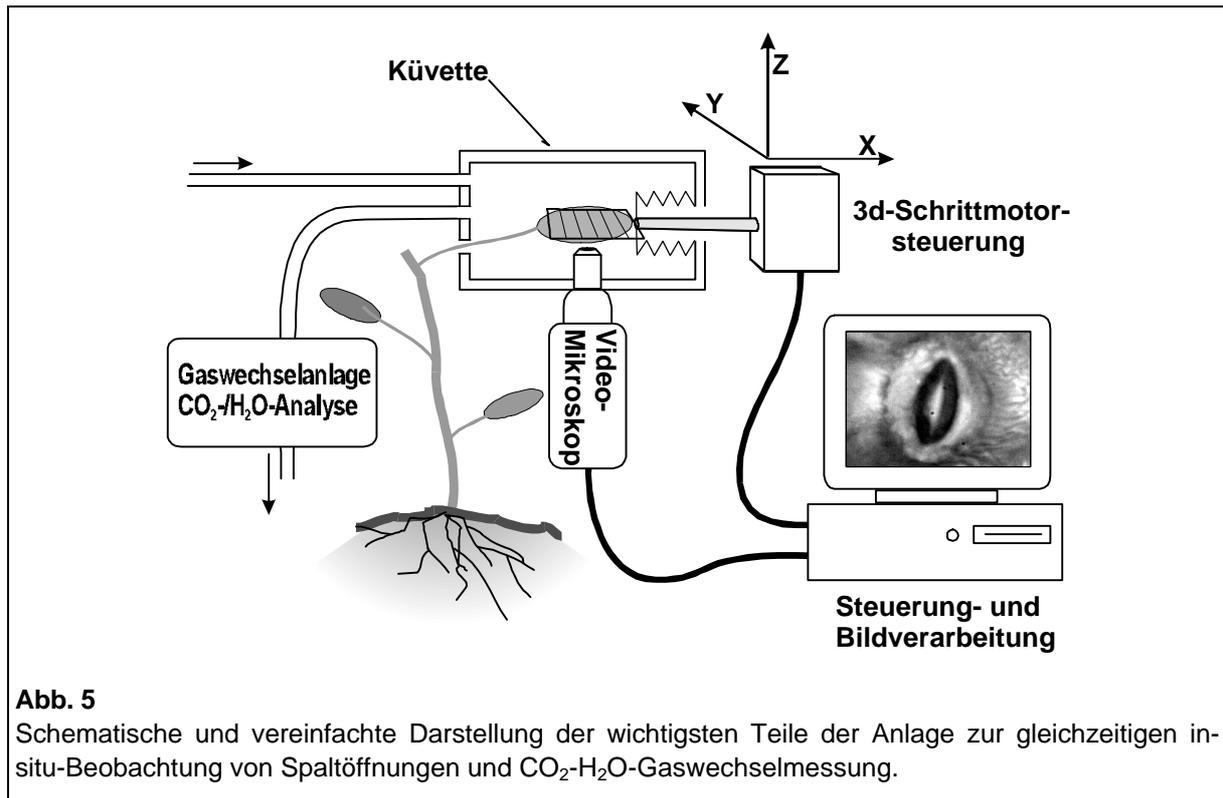
2.4. Datenerfassung

Zur Datenerfassung diente ein Datalogger (Typ 21 XL, Campbell Scientific, U.K.) der zur Erhöhung der verfügbaren Analogeingänge durch einen Relais-Multiplexer (Typ AM 416, Campbell Scientific, U.K.) ergänzt wurde. Dieser Logger zeichnete die Mikroklimadaten und die Daten der Gaswechselformung mit einem Meßintervall von 1 min auf. Das Meßprogramm des Loggers berechnete aus den Gaswechselrohdaten abgeleitete Größen wie Blattleitfähigkeit und Photosyntheserate. Diese Daten konnten zur Versuchskontrolle über einen angeschlossenen Rechner unter Verwendung des Programms "Graphterm" (Campbell Scientific, Sheffield, U.K.) in Echtzeit auf einem Monitor dargestellt werden.

2.5. Die Anlage zur in-situ-Beobachtung von Stomata mit gleichzeitiger Gaswechselformung

2.5.1. Übersicht

In die klimatisierte Küvette einer Gaswechselformung mit Transpirations- und CO₂-Differenzmessung ist ein inverses Mikroskop integriert, mit dem die Blattunterseite eines in einer ferngesteuerten Blattklammer befestigten Blattes beobachtet werden kann (Abb. 5).



Unter kontrollierten Licht-, Luftfeuchte-, und Lichtverhältnissen kann so die stomatäre Reaktion an intakten Blättern und Pflanzen direkt untersucht werden. Diese Anlage ist am Lehrstuhl für Ökophysiologie der Pflanzen des Botanischen Institutes der Universität Kiel in mehreren Entwicklungsstufen entstanden (Andresen 1985; Kappen et al. 1987; Schultz 1990; Vanselow 1990; Kaiser 1994; Kappen et al. 1994; Kaiser & Kappen 1997) und wurde im Rahmen dieser Arbeit durch eine modernisierte Bildverarbeitung, durch eine automatisierte Steuerung der Schrittmotoren zur Bewegung der Blattklammer und durch eine elektronische Datenerfassung der Gaswechsel- und Mikroklimadaten verbessert. Ferner wurde die Anlage durch Schutzmaßnahmen gegen Witterungseinflüsse freilandtauglich gemacht, um Pflanzen an ihrem natürlichen Standort untersuchen zu können.

2.5.2. Gaswechselformungen

Die Gaswechselanlage (Walz, Effeltrich, D) zur Messung der Transpiration und der Photosynthese mißt im offenen System, d.h. die Meßküvette wird mit einem konstanten Luftdurchsatz von 3-4 l/min durchströmt. Die Luft wurde bei den Klimakammerexperimenten außerhalb des Gebäudes angesaugt. Bei den Freilandexperimenten wurde sie an der Obergrenze des Bestandes (bei *A. podagraria*) oder an der Spitze eines 6 m hohen Mastes (*S. nigra*) angesaugt. So wurde sichergestellt, daß die Luftfeuchte und der CO_2 -Gehalt der angesaugten Luft repräsentativ für die untersuchte Pflanze war.

Die angesaugte Luft passiert zunächst ein Puffergefäß, um kurzfristige Schwankungen der CO₂-Konzentration auszugleichen. Mit Pumpen wird die Luft angesaugt und durch einen Meßgas- und einen Vergleichsgasweg geleitet, die gleiche Schlauchlängen haben. Im Meßgasweg befindet sich die Meßkuvette mit dem untersuchten Blatt. Im Vergleichsgasweg wird eine leere Vergleichskuvette mit dem gleichen Volumen wie die Meßkuvette durchströmt.

Der Stiel des Blattes wird durch eine Öffnung in der Meßkuvettenwand geführt, die mit einem Stopfen verschlossen und mit einer Dichtungsmasse (Terostat-IX, Teroson, Heidelberg, D) abgedichtet wird. Nach Passieren der Meßkuvette wird die Luft zu einem Infrarot-CO₂-Analysator (Binos 2, Leybold Heraeus, Hanau, D) geleitet. Dieses mißt die Differenz der CO₂-Konzentration zwischen der Luft im Meßgasstrom und dem Vergleichsgasstrom aus der

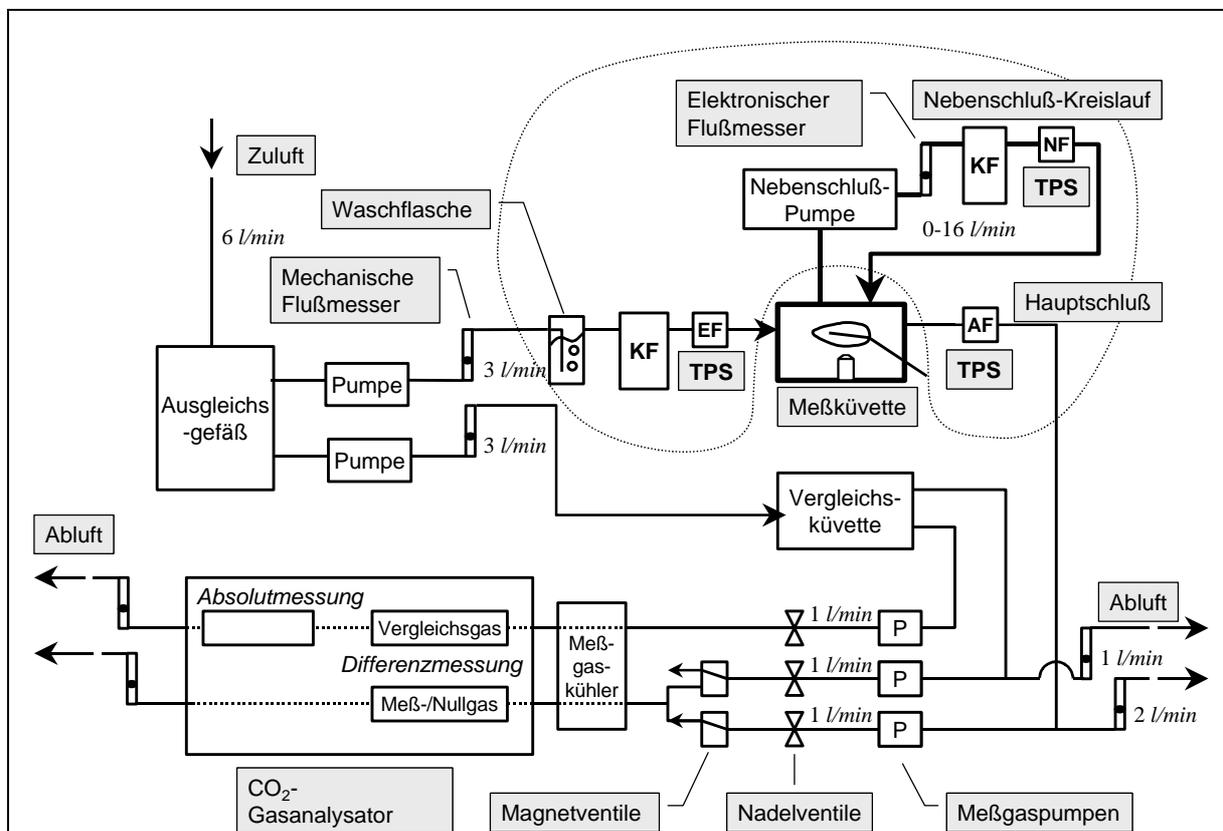


Abb. 6

Schematische Darstellung der wesentlichen Teile der Gaswechsellanlage und der Gaswege der Meß- und Vergleichsgase. Abkürzungen: KF = Kältefalle, TPS = Taupunktspiegel, EF = Eingangsfeuchte, NF = Nebenefeuchte, AF = Ausgangsfeuchte. Typische Flußraten der Gaswege sind eingetragen. Die Waschflasche und die Kältefalle für die Eingangsfeuchte wurden nur in Experimenten in den Gasstrom geschaltet, wenn der Versuch kontrollierte Feuchte vorsah, die Feuchte also nicht den Außenbedingungen folgte. Die durch die gestrichelte Linie eingeschlossenen Komponenten der Feuchteregelelung und Transpirationmessung waren während der Freilandmessungen in unmittelbarer Nähe der Kuvette in einer Aluminiumkiste untergebracht. Alle anderen Teile (außer der Meßkuvette) und die hier nicht dargestellten Meß- und Regeleinheiten befanden sich in einem Bauwagen.

unbeeinflussten Küvette. Die Messung basiert auf der CO₂-abhängigen Infrarotabsorption und damit Ausdehnung der Luft. Da Wasserdampf ebenfalls Infrarotstrahlung absorbiert und so die Messung verfälschen würde, wird in er in einem vorgeschalteten Meßgaskühler kondensiert.

Die gesamte Verschlauchung der Anlage anschließend an die Kältefalle zur Einstellung der Eingangsfeuchte bestand entweder aus PTFE oder Polypropylen. Beide Materialien weisen eine nur minimale Wasser- und CO₂-absorption auf (Parkinson & Day 1990). So wird die Aufnahme und Abgabe von Wasser durch die Wände des Meßsystems minimiert, die eine Transpiration vortäuschen können.

Die Transpiration wird nach dem Kompensationsverfahren durch Entfernen des in der Küvette hinzugekommenen Transpirationswassers in einem Nebenschlußkreislauf gemessen. Die aus der Atmosphäre angesaugte Luft wird zunächst in einer Waschflasche auf 100% Luftfeuchte gesättigt und strömt dann durch eine peltiergekühlte Kältefalle, in dem sie bis zu einem einstellbaren Taupunkt abgekühlt und getrocknet wird. Wenn im Freiland die Küvette auf Umgebungsbedingungen eingestellt werden soll, wird die Waschflasche und erste Kältefalle weggelassen. Der Taupunkt der in die Küvette strömenden Luft wird anschließend von einem peltiergekühlten Taupunktspiegel registriert (Eingangsfeuchte). Hinter der Küvette wird durch einen zweiten Taupunktspiegel die Ausgangsfeuchte registriert. Transpiriert die Pflanze, so liegt die Ausgangsfeuchte höher als die Eingangsfeuchte. Diese Differenz wird elektronisch in ein Signal umgesetzt, das den Durchsatz eines Nebenschlusses regelt. In diesem Nebenschluß wird durch eine zweite Kältefalle, deren Taupunkt (NF) niedriger eingestellt ist, als derjenige der Eingangsfeuchte, das von der Pflanze abgegebene Wasser abgeschieden. Das System wird von der Regelelektronik auf ein Gleichgewicht eingeregelt, in dem der Durchsatz im Nebenschluß so groß ist, daß alles von der Pflanze abgegebene Wasser abgeschieden wird und Eingangsfeuchte und Ausgangsfeuchte gleich sind. In diesem Zustand ist der Durchsatz im Nebenschluß [l/min] die Meßgröße für die Transpiration.

2.5.2.1. Die Gaswechselmeßküvette

Die verwendete Gaswechselmeßküvette aus Polymethyl-methacrylat ("Plexiglas") ist eine Eigenkonstruktion (Kaiser 1994) und enthält die mechanischen und optischen Komponenten, die zur *in-situ*-Beobachtung der Stomata notwendig sind. (Abb. 9). Da Polymethyl-methacrylat die ungünstige Eigenschaft hat, große Mengen von Wasser zu absorbieren (Parkinson & Day 1990) wurden die Innenflächen der Küvette mit selbstklebender PTFE-Folie beklebt. Die einzige Ausnahme hiervon war der Küvettendeckel, der zum Erhalt einer guten Lichtdurchlässigkeit nicht beklebt werden konnte.

Um eine gleichmäßige Umströmung des Blattes zu erreichen, wurden Leitflächen aus Polymethyl-methacrylat in der Küvette installiert (Abb. 7). Diese wurden ebenfalls mit PTFE-Folie beklebt. Die Windgeschwindigkeit in der Küvette parallel zur Blattoberfläche wurde unter realistischen Bedingungen (Deckel geschlossen) mit einem Hitzdrahtanemometer

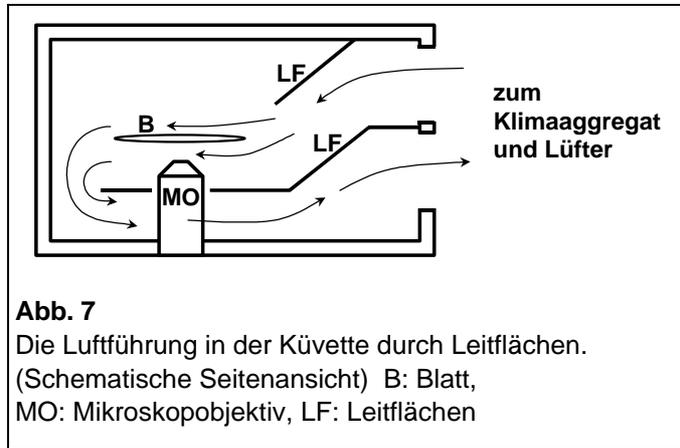


Abb. 7
Die Luftführung in der Küvette durch Leitflächen. (Schematische Seitenansicht) B: Blatt, MO: Mikroskopobjektiv, LF: Leitflächen

(Alnor, U.S.) gemessen. Sie betrug in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit des Innenlüfters zwischen 0.4 und 1.1 m/s. In den Experimenten wurde in der Regel eine mittlere Lüftergeschwindigkeit gewählt, die Windgeschwindigkeit betrug hierbei 0.9 m/s. Die Grenzschichtleitfähigkeit wurde mit einem dicken wassergesättigten Filterpapier bestimmt, das einseitig

mit Folie beklebt war. Dieses wurde wie ein normales Blatt in die Blattklammer eingebaut. Aus der gemessenen Evaporationsrate und der Wasserdampfdruckdifferenz zwischen Filterpapier und Luft (Δ_w) errechnete sich die Leitfähigkeit der Grenzschicht nach den gleichen Formeln die zur Berechnung der Blattleitfähigkeit benutzt werden (s.u.). Diese Grenzschichtleitfähigkeit betrug bei einer Windgeschwindigkeit von 0.9 m/s ca. 900 mmol/m²*s. In Experimenten, in denen die Küvettenklimatisierung das natürliche Mikroklima reproduzierte, wurde eine geringere Windgeschwindigkeit eingestellt, die einer Grenzschichtleitfähigkeit von 600 mmol/m²*s entsprach.

Die Küvette ist an ein Klimaaggregat mit Innenlüfter angeflanscht, das mit Peltierelementen die Innentemperatur bis auf wenige zehntel Grad genau temperieren kann. Dieses Aggregat enthält auch die zur Regelung der Temperatur notwendigen Platintemperatursensoren (Pt100). Die Küvettemperatur kann entweder auf einen vorgegebenen Wert temperiert, oder im "Nachlauf" der Außentemperatur angeglichen werden. Die Küvette enthält als Blattertemperatursensor ein Thermoelement (Cu/CuNi, 0.2 mm), das durch die in der Blattklammer gespannten Fäden an die Blattunterseite angedrückt wurde. Zur Messung der PPFDF befindet sich ein Lichtsensor auf der Blattklammer.

2.5.2.2. Messung der Transpiration und der Blattleitfähigkeit in der Küvette

Die Berechnung der Wasserdampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Luft (Δ_w), der Transpirationsrate, der Blattleitfähigkeit und der Wassernutzungseffizienz (WUE) aus den

Meßwerten der Taupunktspiegel, des Blattertemperatursensors, und des Flußmessers im Nebenschlußkreislauf wird in diesem Abschnitt beschreiben.

Aus den Taupunkttemperaturen, die mit den Taupunktspiegeln gemessen wurden, wurde mit folgender Formel aus einer meteorologischen Formelsammlung (Pelz 1972) der Dampfdruck bei einer gegebenen Taupunkttemperatur T berechnet (Goff-Gratch-Gleichung):

$$n_{sat} = 10^{a \cdot \left(1 - \frac{T_0}{T_0 + T}\right) - b \cdot \log_{10} \left(\frac{T_0 + T}{T_0}\right) + c \cdot 10^{-4} \cdot \left(1 - 10^{d \cdot \left(\frac{T}{T_0} - 1\right)}\right) + e \cdot 10^{-3} \cdot \left(10^{f \cdot \left(1 - \frac{T_0}{T_0 + T}\right)} - 1\right) + g} \quad [Pa]$$

mit

$T = \text{Taupunkttemperatur } (^{\circ}C)$

$T_0 = 273.16$

$a = 10.79574$

$b = 5.028$

$c = 1.50475$

$d = -8.2969$

$e = 0.42837$

$f = 4.79655$

$g = 2.78614$

Der Dampfdruck wird umgerechnet in eine molare Konzentration:

$$w_{sat} = \frac{n_{sat}}{P} \left[\frac{mol}{mol} \right]$$

mit

$P = \text{Luftdruck } [Pa]$

Die Wasserdampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Luft (Δ_w) ist die Differenz der molaren Konzentrationen in den Blattinterzellularen und der freien Atmosphäre. Für die interzelluläre Atmosphäre wird Sättigung angenommen, hier ergibt sich die molare Konzentration aus dem Sättigungsdampfdruck bei der Blattertemperatur. Die molare Konzentration der freien Atmosphäre ergibt sich aus dem Sättigungsdampfdruck bei ihrer Taupunkttemperatur, die mit dem Taupunktspiegel der Ausgangsfeuchte gemessen wird (Abb. 6).

$$\Delta_w = (w_i - w_a) \cdot 1000 \left[\frac{mmol}{mol} \right]$$

mit

$w_i = \text{molare Konzentration in den Interzellularen}$

$w_a = \text{molare Wasserdampfkonzentration in der freien Atmosphäre}$

Die Transpirationsrate errechnet sich aus den Gasflüssen durch den Hauptschluß und dem Nebenschluß multipliziert mit den Differenzen der molaren Wasserdampfkonzentrationen.

$$E = \frac{(w_a - w_n) \cdot u_N + (w_a - w_e) \cdot u_H \cdot 1000}{L_a} \left[\frac{mmol}{m^2 \cdot s} \right]$$

mit

w_a = molare Wasserdampfkonzentration am Küvettenausgang

w_n = molare Wasserdampfkonzentration am Ausgang des Nebenschlußkreislaufes

w_e = molare Wasserdampfkonzentration am Küvetteneingang

u_N = Fluß durch den Nebenschluß $\left[\frac{mol}{s} \right]$

u_H = Fluß durch den Hauptschluß $\left[\frac{mol}{s} \right]$

L_a = einseitige Blattfläche $\left[m^2 \right]$

Die Blattfläche wurde mit einem Planimetriergerät (Licor Li 3050/A), oder an gescannten Bildern von Blättern mit Hilfe der Bildanalysesoftware SigmaScan (SPSS Inc., Richmond, Ca.) bestimmt.

Die Blattleitfähigkeit ist im ersten Ansatz der Quotient aus Transpiration und Δ_w

$$g_L = \frac{E}{\Delta_w} \left[\frac{mmol}{m^2 \cdot s} \right]$$

für die Berechnungen in dieser Arbeit wurde eine Formel benutzt, die einen Korrekturterm für die Interaktion der unterschiedlichen Gasmoleküle enthält (Ball 1987):

$$g_L = \frac{E \cdot \left(1 - \frac{w_i + w_a}{2} \right)}{\Delta_w} \left[\frac{mmol}{m^2 \cdot s} \right]$$

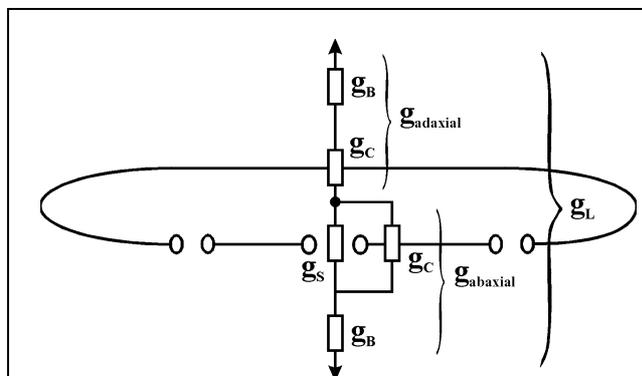


Abb. 8

Die Komponenten der Blattleitfähigkeit, aufgetrennt nach adaxialer (ohne Stomata) und abaxialer Blattoberfläche (mit Stomata).

In einigen Experimenten wurde die stomatare Leitfähigkeit bestimmt. Sie setzt sich aus unterschiedlichen Komponenten zusammen, die in Abb. 8 skizziert werden. Daher kann sie nicht direkt gemessen werden, sondern muß aus der gemessenen Blattleitfähigkeit und den ebenfalls gemessenen oder abgeschätzten Einzelkomponenten berechnet werden.

Die astomatäre adaxiale und die abaxiale Seite haben unterschiedliche Wege der Wasserdiffusion und werden daher getrennt behandelt. Auf der adaxialen Blattseite wirken cuticuläre und die Grenzschichtleitfähigkeit in Reihe. Auf der abaxialen Blattseite wirken stomatäre und cuticuläre Leitfähigkeit parallel und gemeinsam in Reihe mit der Grenzschichtleitfähigkeit. Für das gesamte Blatt ergibt sich als Summe der Leitfähigkeiten der beiden Blattseiten folgende Beziehung:

$$g_L = \frac{1}{\underbrace{\frac{1}{g_B} + \frac{1}{g_C}}_{g_{adaxial}}} + \frac{1}{\underbrace{\frac{1}{g_S + g_C} + \frac{1}{g_B}}_{g_{abaxial}}}$$

mit

g_S = stomatäre Leitfähigkeit

g_B = Grenzschichtleitfähigkeit (bezogen auf eine Blattseite)

g_C = cuticuläre Leitfähigkeit (bezogen auf eine Blattseite)

$g_{adaxial}$ = einseitige Leitfähigkeit der adaxialen Blattseite

$g_{abaxial}$ = einseitige Leitfähigkeit der abaxialen Blattseite

Hierbei war g_B aus der Bestimmung der Grenzschichtleitfähigkeit in der Küvette bekannt (siehe S. 19) und g_C wurde als die Hälfte der minimalen Leitfähigkeit eines Blattes bei völlig geschlossenen Stomata geschätzt.

umgeformt nach g_S ergibt sich:

$$g_S = \frac{1}{\frac{1}{g_L - \frac{1}{\frac{1}{\frac{1}{g_B} + \frac{1}{g_C}}}} - \frac{1}{g_B}} - g_C$$

2.5.2.3. Photosynthesemessung

Zur Bestimmung der Assimilationsrate des in der Küvette eingebauten Blattes, wurde ein Infrarot-Absorptionsmeßgerät (BINOS 2, Leybold-Heraeus, Hanau) benutzt. Dieses Gerät mißt nach dem Prinzip der Differenzmessung im offenen System die Differenz der CO₂ Konzentration zwischen der Meßküvette mit dem untersuchten Objekt und einer leeren Vergleichsküvette (Koch et al. 1968). Daneben wird der absolute CO₂ -Gehalt der Atmosphäre in µmol/mol gemessen.

Die Nettphotosyntheserate A wurde nach folgender Formel berechnet:

$$A = \frac{\Delta CO_2 \cdot u_H}{L_a} \left[\frac{mmol}{m^2 \cdot s} \right]$$

mit

$$\Delta CO_2 = \text{Differenz der } CO_2\text{-Gehalte von Me\ss\ und Vergleichsgas} \left[\frac{mmol}{mol} \right]$$

$$u_H = \text{Durchsatz durch die Gaswechselk\uvette} \left[\frac{mol}{s} \right]$$

$$L_a = \text{Blattoberfl\ache} \left[m^2 \right]$$

Bei pl\otzlichen \u00c4nderungen der Nettophotosyntheserate, wie sie z.B. bei Licht-Dunkel-Wechseln auftreten, bewirkte das relativ gro\sse K\uvettenvolumen (ca. 4500 cm³), da\ss sich das CO₂-Signal nur allm\u00e4hlich der tats\u00e4chlichen Photosyntheserate ann\u00e4herte. Nach der bei K\u00fcppers, Schneider & Swan (1993) beschriebenen Methode wurde das effektive K\uvettenvolumen bestimmt und ein korrigiertes CO₂-Signal berechnet. Danach entsprach die zeitliche Aufl\u00f6sung der Messung dem Me\ssintervall (2 min).

$$C_{eq} = C_t + \frac{C_{t+\Delta t} - C_t}{1 - e^{-\left(\frac{F \cdot \Delta t}{V_{eff}}\right)}}$$

mit

C_{eq} = CO₂ - Konzentration im Gleichgewicht

C_t = gemessene CO₂ - Konzentration zum Zeitpunkt t

$C_{t+\Delta t}$ = gemessene CO₂ - Konzentration zum Zeitpunkt $t + \Delta t$

F = Flu\ssrate durch die K\uvette $\left[\frac{l}{min} \right]$

V_{eff} = effektives K\uvettenvolumen $[l]$

Die **Wassernutzungseffizienz** ("water use efficiency"- WUE) ist der Quotient aus Nettophotosyntheserate und Transpiration:

$$WUE = \frac{A}{E} \left[\frac{mmol CO_2}{mmol H_2O} \right]$$

Die Berechnung der CO₂-Konzentration in den Interzellularen des Mesophylls (C_i) erfolgte mit folgender Formel:

$$C_i = \frac{\left(\frac{g_L}{1.6} - \frac{E}{2}\right) \cdot C_a - A * 1000}{\frac{g_L}{1.6} + \frac{E}{2}} \left[\frac{\text{mmol}}{\text{mol}} \right]$$

mit

$$C_a = \text{CO}_2 - \text{Konzentration der Atmosphäre} \left[\frac{\text{mmol}}{\text{mol}} \right]$$

2.5.2.4. Porometrische Messung der Transpiration und der Blattleitfähigkeit

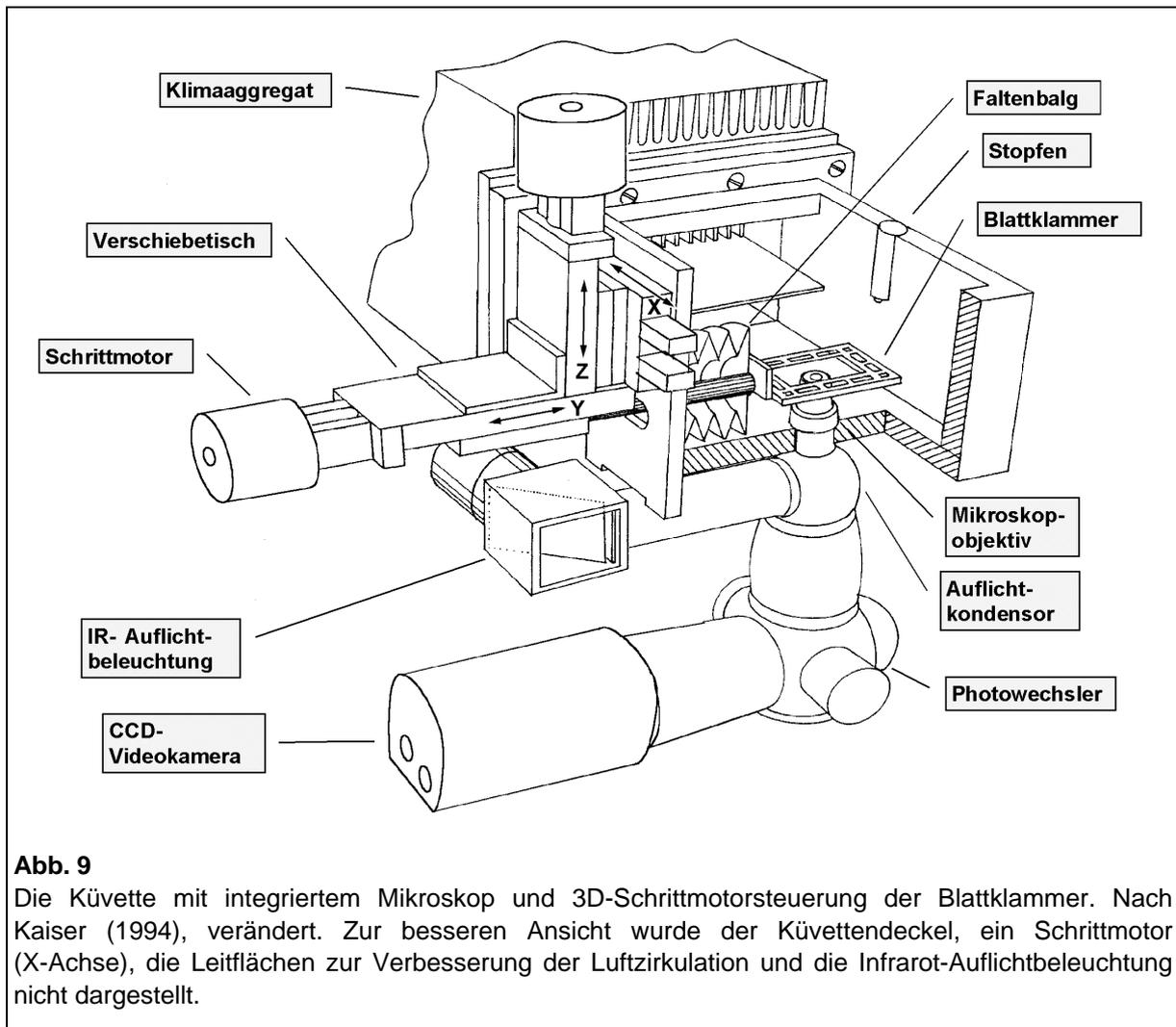
An einzelnen Versuchstagen wurde zusätzlich zu den Küvettenmessungen an Blättern in der Umgebung der Küvette die Transpiration und Blattleitfähigkeit mit einem steady-state-Porometer (LI 1600, Licor, U.S.) gemessen. Dieses Porometer mißt ebenfalls nach einem Kompensationsprinzip die Transpiration (Beardsell et al. 1972): Die Luftfeuchte in der Meßkammer wird dadurch konstant gehalten, daß ein Luftstrom trockener Luft hinzugefügt wird, der die vom Blatt transpirierte Wassermenge ausgleicht. Wenn die Regelelektronik einen Gleichgewichtszustand hergestellt hat, errechnet sich aus der Flußrate dieses Luftstroms die Transpiration. Aus der mit einem kapazitiven Luftfeuchtesensor gemessenen Luftfeuchte, der Flußrate der hinzugefügten trockenen Luft und der mit einem Thermoelement gemessenen Blattertemperatur errechnet sich analog zu den oben angegebenen Formeln die Blattleitfähigkeit.

2.5.3. Lichtquellen

In Experimenten mit kontrollierter PPFD wurde das Blatt entweder durch eine Kaltlicht-Fiberleuchte (FL-400, mit Spezial Faseroptik 400-F, Walz, Effeltrich) oder durch fünf Halogen-Kaltlicht-Leuchten (50W, Osram, D) beleuchtet. Letztere waren in einem Rahmen montiert, der auf der Küvette aufgesetzt werden konnte. Eine Streuplatte sorgte für eine gleichmäßige Ausleuchtung der Küvette. Hiermit war maximal eine PPFD von 700 mmol/m²*s möglich. Durch An- und Abschalten von Lampen ließ sich die PPFD stufenweise einstellen.

2.5.4. Mikroskopische In-situ-Beobachtung

In den Boden der Küvette ist ein Mikroskopobjektiv (LD Epiplan 40/0,6 Zeiss) eingelassen. Dieses hat einen Arbeitsabstand von 2.4 mm zum Blatt, das über dem Objektiv in einer Blattklammer befestigt ist (Abb. 9). Um die Beeinflussung der laminaren Grenzschicht des Blattes zu minimieren, wurde die Blattklammer nur zur Beobachtung der Stomata in die Fokusebene abgesenkt. In den Zeiträumen zwischen den Beobachtungen wurde das Blatt automatisch auf einen Abstand von ca. 7 mm zum Objektiv angehoben. Die Blattklammer



besteht aus einem unteren Aluminiumrahmen und einem oberen Rahmen aus Polymethylmethacrylat, zwischen die das Blatt mit leichtem Druck eingeklemmt wird. Um das Blatt plan zu halten sind in den oberen und den unteren Rahmen im Abstand von 5 mm dünne Nylonfäden gespannt. Die Blattklammer ist an einem massiven Aluminiumarm befestigt, der durch ein Loch in der Küvettenwand von den außerhalb der Küvette montierten Verschiebetischen bewegt wird. Die Abdichtung des Armes gegen die Küvettenwand wird durch einen PTFE-Faltenbalg (Sonderanfertigung Fa. Fluortech, Ahaus, D) gewährt, der mit dem Flansch gasdicht an der Küvettenwand verschraubt ist und mit dem anderen Ende mit der Blattklammer verbunden ist (Abb. 9).

Die Küvette enthält weiterhin eine Infrarotbeleuchtung, zur Beobachtung der Stomata im Schwachlicht oder in Dunkelheit. Dazu dient eine GaAlAs IR-Emitter Diode (model OD880F, Optek, U.S.), diese emittiert im nahen Infrarot mit einem Maximum bei 880 nm. Das Emissionsspektrum überlappt nur minimal mit dem Absorptionsspektrum der Dunkelrot-Form von Phytochrom (P_{FR}) und hat keine Überlappung mit der Hellrot-Form (P_R). Daher kann davon ausgegangen werden, daß die Beleuchtung mit dieser Lichtquelle physiologisch unwirksam ist. Die Diode ist an einem drehbaren Arm befestigt, der ferngesteuert über einen

Hubmagnet in die Position über dem Objektiv geschwenkt wurde. Um bei Beobachtung im Schwachlicht die Beschattung durch die Diode zu minimieren, wurde die Diode nur kurzfristig während der Beobachtung über das Blatt geschwenkt.

Außerhalb der Küvette schließt sich an das Objektiv ein Auflichtkondensor an, der das Einspiegeln von Infrarotlicht zur Beleuchtung des Objektes erlaubt. Diese Möglichkeit der Beleuchtung wurde allerdings nicht genutzt und wird daher hier nicht näher beschrieben. Die weiteren Bestandteile des Mikroskops sind der Mikroskopkörper, ein Photowechsler, der das Licht in den Phototubus umlenkt. Hieran ist die CCD Videokamera (FK 6990-IQ, Pieper GmbH, Schwerte) befestigt. Diese Kamera zeichnet sich durch gute Restlichtverstärkung und eine automatische Helligkeitskontrolle aus.

Die Videobilder wurden während des Versuchs von einer Bildverarbeitungskarte (Pcgrab G2, Matrix-Vision, Oppenweiler, D) digitalisiert und auf der Festplatte des Bildverarbeitungsrechners für die spätere Auswertung gespeichert.

Die Bewegung des Blattes über dem Objektiv zur seitlichen Positionierung und zur Fokussierung erfolgte durch kreuzrollengelagerte Verschiebetische (OWIS, Staufen) mit maximalen Bewegungsstrecken von 50 mm und 25 mm. Damit ergibt sich eine 1250 mm² große, durch das Objektiv beobachtbare Fläche. Die Verschiebetische wurden durch Schrittmotoren angetrieben, die durch eine 3-Achsen-Schrittmotorsteuerung (MCL3, Märzhäuser, Hüttenberg, D) ferngesteuert wurden. Diese Schrittmotorsteuerung erlaubt sowohl ein manuelles Ansteuern der Motoren durch einen Steuerhebel, als auch die Kontrolle durch einen Rechner. Die manuelle Kontrolle durch den Steuerhebel wurde vor allem zum Feinpositionieren und Fokussieren vor dem Speichern eines digitalisierten Bildes genutzt. Zur Ansteuerung der Schrittmotorsteuerung durch den Rechner wurde ein auf die Versuchsanforderungen zugeschnittenes Programm geschrieben. Dieses steuert außerdem die Bildverarbeitungskarte und bietet eine einheitliche Oberfläche, unter der die komplizierten und häufig wiederholten Vorgänge bei der Versuchsdurchführung weitgehend automatisiert und damit schnell abgewickelt werden können. Dieses Programm hat folgende Grundfunktionen:

- Speichern der X, Y und Z-Koordinaten beliebig vieler Stomata in einer Positionsdatei
- Diese Positionen können wiederholt zyklisch angefahren werden. Dabei wird nach jedem manuellen Fokussieren die Positionsdatei aktualisiert, um die durch Turgoränderungen bedingten Verschiebungen des Blattes auszugleichen.
- Speichern von digitalisierten Bildern
- Zeitpunkt und Position der Bilder werden im Hintergrund zusammen mit dem automatisch vergebenen Dateinamen der Bilddatei für die spätere Auswertung protokolliert.
- Mit einer Kartierfunktion kann die räumliche Lage der Stomata zur Nervatur erfaßt werden (siehe Abb. 22).

- Daneben gibt es weitere Funktionen, die Versuchsdurchführung erleichtern, z.B. die Möglichkeit in einer vorgegebenen Fläche Positionen zufällig auszuwählen, oder die Positionen der Stomata in der Positionsdatei in einer Reihenfolge anzuordnen, daß der Fahrweg für die Schrittmotoren minimiert wird. Dies beschleunigt, insbesondere bei Untersuchung vieler weit auseinanderliegender Stomata, die Beobachtung erheblich.

Zum Speichern jedes Bildes muß die Fokussierung korrigiert und das Speichern des Bildes ausgelöst werden, automatisch wird dann die nächste Position angefahren. Auf diese Weise können mit etwas Übung in der Minute Bilder von 16 Stomata gespeichert werden. Diese Geschwindigkeit erlaubt es z.B. innerhalb von 3 Minuten ca. 50 Spaltöffnungen zu beobachten. In diesem Zeitraum ändert sich die Apertur meist nur so wenig, daß die Stomata praktisch kontinuierlich beobachtet werden können.

Das mikroskopische Bild wurde immer auf die engste Stelle der Pore fokussiert, um den Porenquerschnitt zu messen, der die stomatäre Leitfähigkeit am stärksten bestimmt.

Zur Auswertung der digital gespeicherten Bilder (Abb. 11) mit Hilfe der kommerziellen Bildverarbeitungssoftware ImageC (Imtronic, Berlin, D) wurde zunächst eine automatische Kontrastverstärkung durchgeführt, die Kontur des Zentralspaltes von Hand mit dem Mauszeiger umfahren und anschließend vom Bildverarbeitungsprogramm ausgemessen. Alternativ läßt sich auch eine automatische Erkennung der Pore anhand einer Grauwertschwelle durchführen. Allerdings sind hierbei die Meßfehler viel größer, so daß ausschließlich die wesentlich arbeitsaufwendigere, aber genauere, manuelle Meßmethode verwendet wurde.

2.5.4.1. Maße für die stomatäre Apertur

Bei der Auswertung der digitalisierten Bilder von Spaltöffnungen ergab sich als Meßwert die Porenfläche in μm^2 . Gleichzeitig wurden Länge und Weite des Spaltes protokolliert. In der Literatur wird zur Angabe des Öffnungsgrades üblicherweise die Porenweite angegeben, das ist die Länge der kurzen Achse der elliptischen Pore. Dieses Maß ergab sich vor allem aus der verbreiteten Verwendung von Meßokularen mit Strichskalen (Stälfelt 1929a; Weyers & Meidner 1990). Der Diffusionswiderstand wird neben der Weite der Pore auch durch ihre Länge bestimmt (Parlange & Waggoner 1970) und daher ist die Porenfläche, obwohl ungebräuchlicher, das geeignetere Maß. Deshalb wird in allen Experimenten, in denen es um die Relation des Öffnungsgrades zur stomatären Leitfähigkeit geht, die Fläche der Pore angegeben. In Fällen, in denen es um den Vergleich der physiologischen Reaktion geht, ist aber die absolute Fläche wenig aussagekräftig. Die Spaltlänge unterliegt einer großen Variation und die absoluten Flächenwerte einzelner Stomata können daher nicht direkt

verglichen werden. Darum wurde als ein von der Größe unabhängiges Maß für die stomatäre Öffnung der "relative Öffnungsgrad" verwendet. Dieser ist als das Verhältnis von Weite zu Länge definiert und wird in Prozent ausgedrückt. Zur Berechnung des Öffnungsgrades wurde, statt der ebenfalls gemessenen Weite, die Porenfläche herangezogen, die mit größerer Genauigkeit gemessen wurde, da sie auf zahlreichen Einzelbestimmungen der Porenkontur beruht. Unter der Annahme eines elliptischen Porenquerschnittes ergibt sich aus der Formel für die Fläche einer Ellipse die folgende Formel zur Berechnung des Öffnungsgrades:

$$\text{Öffnungsgrad} = \frac{400 \cdot F}{p \cdot L^2} \quad [\%]$$

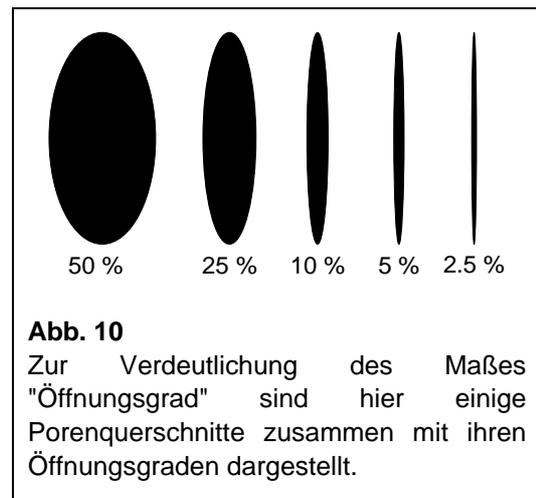
mit

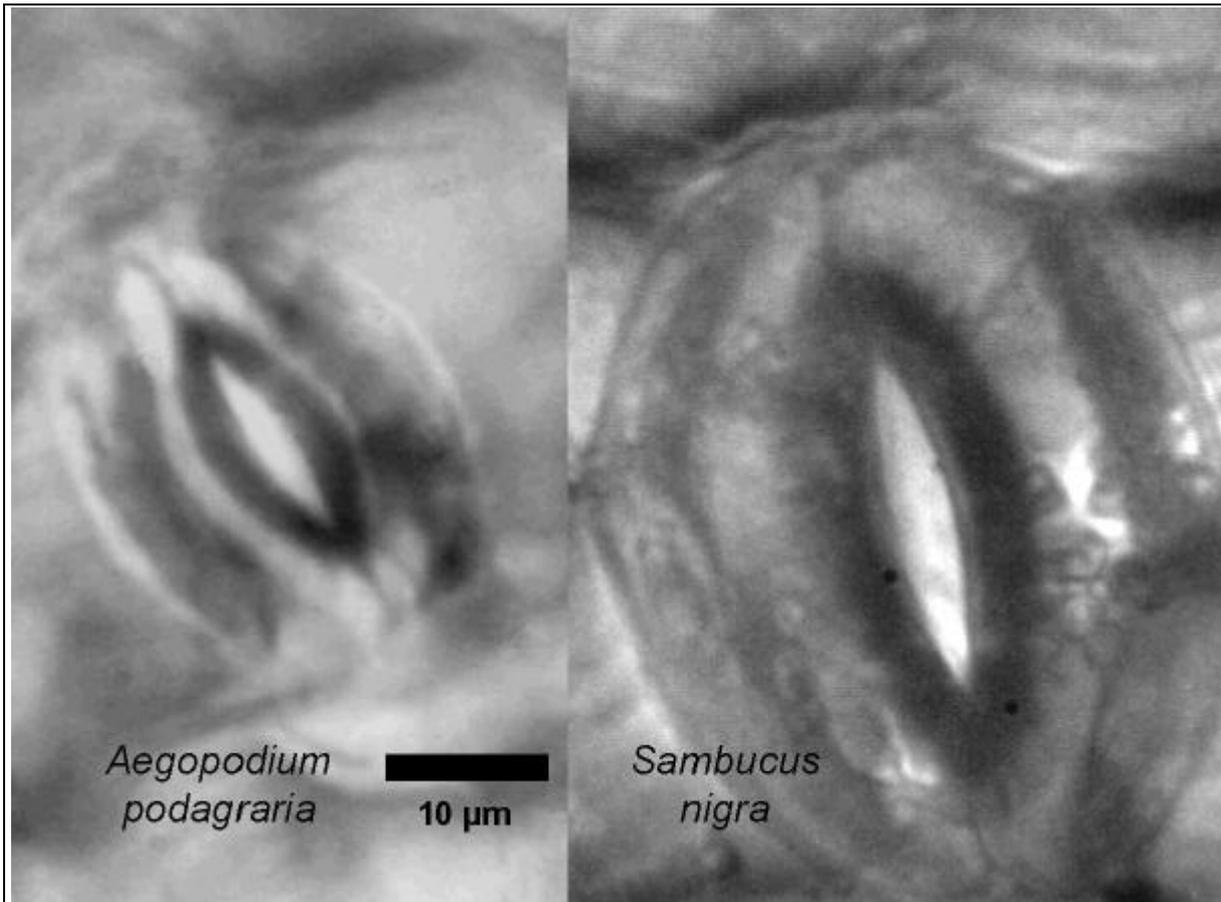
F = Porenfläche

L = Länge der Pore

Ein Öffnungsgrad von 100% würde also eine kreisrunde Pore bedeuten. Tatsächlich traten maximal Öffnungsgrade von ca. 40% auf. Durch die Verwendung dieses Maßes lassen sich nicht nur die Öffnungsweiten unterschiedlich großer

Stomata vergleichen (Abb. 11). Zusätzlich wird der Anteil der Variation einer Stichprobe, der auf den Größenunterschieden beruht, eliminiert, so daß die Unterschiede des physiologisch bedingten Anteils der Variation in statistischen Tests schärfer unterschieden werden können. Allerdings ist diese Maß weniger anschaulich, als die absoluten Flächen- oder Porenweiten. Daher werden als Legende für die in dieser Arbeit präsentierten Daten in Abb. 10 einige Porenquerschnitte zusammen mit ihrem Öffnungsgrad dargestellt.



**Abb. 11**

Stomata der beiden untersuchten Arten, wie sie auf dem Bildschirm gesehen werden. Es wurde eine Kontrastverstärkung durchgeführt. Die abgebildete Spaltöffnung von *A. podagraria* hat eine Porenfläche von $21 \mu\text{m}^2$, die von *S. nigra* eine von $66 \mu\text{m}^2$. Beide haben einen Öffnungsgrad (Verhältnis von Weite zu Länge der Pore) von 19%.

2.6. Versuchsdurchführung

2.6.1. Allgemeine Aspekte der Versuchsdurchführung

Die Mehrzahl der Experimente wurde im Freiland durchgeführt, nur wenn dies ausdrücklich bei den Ergebnissen gekennzeichnet ist, wurde das Experiment an getopften Pflanzen in einer Klimakammer (BBC, York) durchgeführt.

2.6.2. Auswahl der Blätter

Für die Versuche wurden gesunde voll entfaltete Blätter ausgewählt. Bei *S. nigra* stammten sie generell aus der äußersten Krone des Strauches in einer Höhe von 2-4 m Höhe. Da *S. nigra* auch nach dem Frühjahrsaustrrieb bis spät in den Sommer hinein junge Blätter treibt,

konnten bis in den September Experimente mit etwa gleichaltrigen, noch nicht seneszenten, Blättern durchgeführt werden. Bei *A. podagraria* wurden ausschließlich einzelne, direkt am Rhizom ansetzende Blätter nichtfertiler Pflanzen ausgewählt. Diese Blätter bildeten einen dichten Bestand, in dem es kaum blühende Pflanzen gab. Da die Versuche an *A. podagraria* Mitte Juli 1996 abgeschlossen wurden, kann ebenfalls davon ausgegangen werden, daß die verwendeten Blätter noch nicht seneszent waren.

Nach dem Einbau der Blätter in die Küvette wurde einen Tag lang gewartet, um sicherzugehen, daß die durch den Einbauvorgang verursachten Störungen der stomatären Reaktion abgeklungen waren. Dies erschien notwendig, da die Erfahrung gemacht wurde, daß unmittelbar nach dem Einbau die Stomata häufig schlossen, auch wenn die Licht- und Feuchteverhältnisse für das Öffnen günstig waren. Danach wurden in einer etwa einwöchigen bis zehntägigen Periode mit diesem Blatt Experimente durchgeführt. Die Küvettenklimatisierung folgte dabei die meiste Zeit dem äußeren Mikroklima. Nur während der Versuche wurden die Licht-, Luftfeuchte- und Temperaturverhältnisse kontrolliert. Die Versuche wurden in der Regel zwischen 8.00 und 15.00 Uhr durchgeführt. Wurden mehrere Varianten eines Versuchs an aufeinanderfolgenden Tagen durchgeführt, wurde darauf geachtet, sie zur gleichen Uhrzeit durchzuführen. Dies ist notwendig, da die stomatäre Empfindlichkeit für Umweltreize einer endogenen circadianen Rhythmik unterliegt (z.B. Hennessey & Field 1991). So konnte ausgeschlossen werden, daß Unterschiede der Reaktion zwischen den Versuchsvarianten durch ein unterschiedliches Stadium der circadianen Rhythmik verursacht wurden.

2.6.3. Auswahl der Stomata

Für die Versuche wurden, je nach Fragestellung, 5 bis 50 Stomata ausgewählt. Eine Beprobung der gesamten Blattfläche war nicht möglich, da die begrenzte Flexibilität des Blattstiels entsprechend weite Bewegungen der Blattklammer nicht erlaubte. Daher wurden Stomata aus einer Fläche von ca. 1-2 cm² in der Mitte einer Fiederspreite neben der Mittelrippe ausgewählt. Die Auswahl erfolgte zunächst nach einem Zufallsprinzip: Per Zufallsgenerator wurde eine Reihe von XY-Koordinaten erzeugt und mit der Schrittmotorsteuerung angefahren. Die zu diesen Positionen nächstgelegenen Stomata wurden ausgewählt. In einem weiteren Auswahlschritt wurden dann aus dieser Gruppe diejenigen Stomata ausgewählt, die weder extrem klein waren, noch geneigt in der Epidermis lagen, da bei diesen die Pore nicht eindeutig fokussiert werden konnte. Dieses Verfahren war notwendig, da sonst keine genaue Messung der Porenfläche möglich gewesen wäre. Die ausgewählte Stichprobe dürfte dadurch tendenziell eine systematische Abweichung (Bias) zu größeren Spaltöffnungen haben. Bei *A. podagraria* zeigten viele Spaltöffnungen nur sehr geringe Öffnungsgrade, oder öffneten überhaupt nicht. Daher wurde

in einigen Experimenten, bei denen die Dynamik der Reaktionen im Vordergrund stand, mit Stomata gearbeitet, die aus früheren Experimenten für ihre große Öffnungsbereitschaft bekannt waren.

Mit der ausgewählten Gruppe von Stomata wurden alle Versuche an dem jeweiligen Blatt durchgeführt, da es in der Regel problemlos möglich war, dieselben Stomata auch an Folgetagen wieder aufzusuchen.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Methodische Aspekte

3.1.1. Ist das stomatäre Verhalten in der Meßküvette repräsentativ für das Freiland?

Die Beobachtung stomatärer Bewegungen an intakten Blättern im Freiland erfordert einen erheblichen technischen Aufwand und ist mit Schwierigkeiten und Unsicherheiten durch die wechselnden Witterungseinflüsse verbunden.

Der Vorteil ist aber eine im Vergleich zu Laboruntersuchungen höhere Repräsentativität der beobachteten Reaktionen für natürliche Verhältnisse. Diese war einerseits dadurch gegeben, daß die Pflanzen sich am Standort entwickeln konnten. Dadurch entfallen zahlreiche Quellen für Artefakte, die durch die Anzucht von Pflanzen in Gewächshäusern entstehen können (Assmann 1992; Talbott *et al.* 1996; Kaiser & Kappen 1997). Der Versuch im Freiland angezogene getopfte Pflanzen in eine Klimakammer zu bringen und dort mit Spaltöffnungen

zu experimentieren, hat bei *S. nigra* und *Betula pubescens* zu sehr uneinheitlichen Ergebnissen gebracht (Potrykus 1992), die auf eine erhebliche Beeinflussung der Reaktionen durch den Umgebungswechsel hinweisen. Diese Möglichkeit für Artefakte wurde durch das Experimentieren am Standort ausgeschaltet.

Die Mikroklimabedingungen in der Küvette gleichen weitgehend denen außerhalb. Die Lufttemperatur und Luftfeuchte können innerhalb einer engen Toleranz den Außenbedingungen nachgefahren werden (Abb. 13).

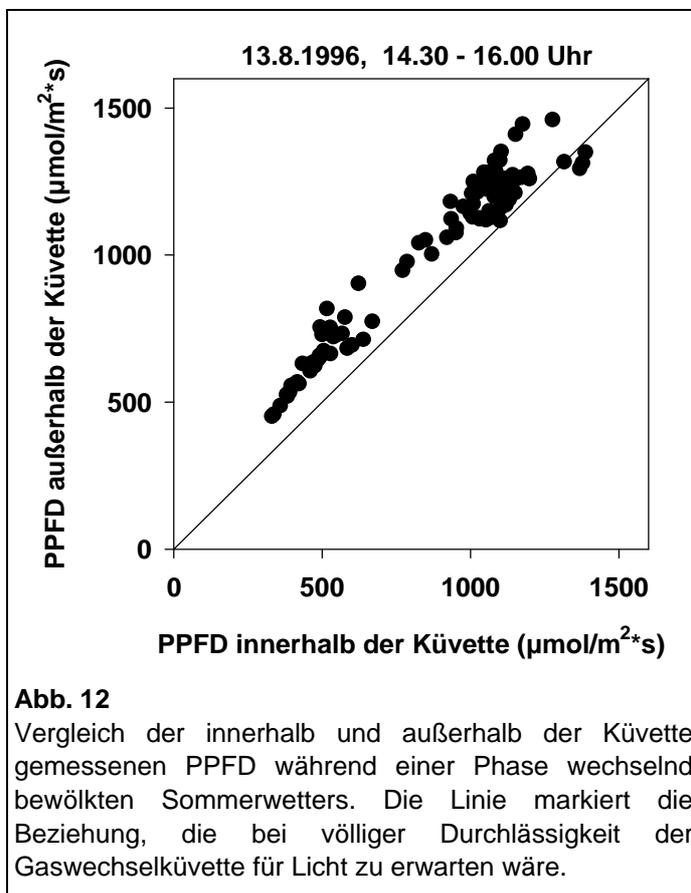
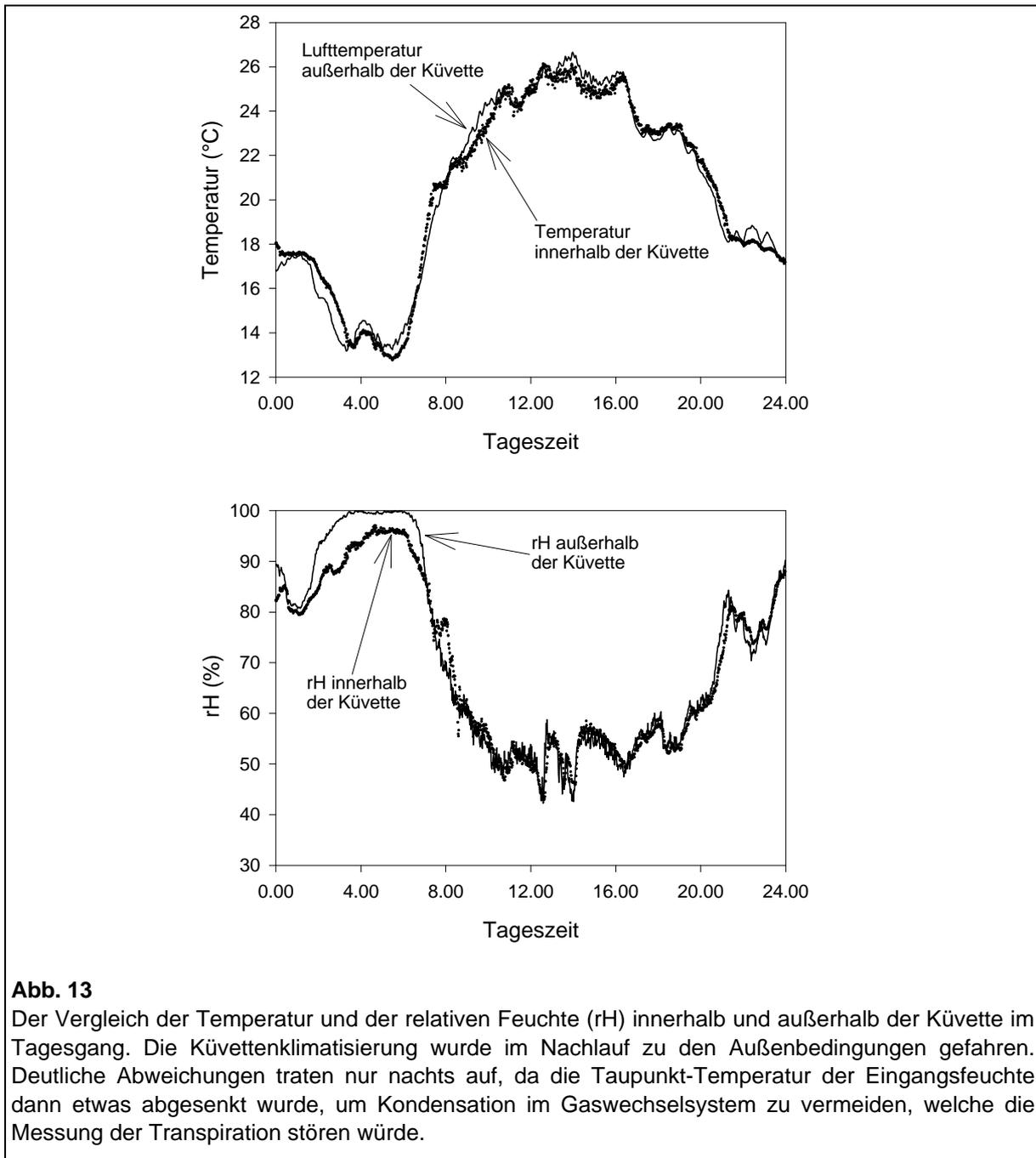


Abb. 12

Vergleich der innerhalb und außerhalb der Küvette gemessenen PPFD während einer Phase wechselnd bewölkten Sommerwetters. Die Linie markiert die Beziehung, die bei völliger Durchlässigkeit der Gaswechselküvette für Licht zu erwarten wäre.

**Abb. 13**

Der Vergleich der Temperatur und der relativen Feuchte (rH) innerhalb und außerhalb der Küvette im Tagesgang. Die Küvettenklimatisierung wurde im Nachlauf zu den Außenbedingungen gefahren. Deutliche Abweichungen traten nur nachts auf, da die Taupunkt-Temperatur der Eingangsfeuchte dann etwas abgesenkt wurde, um Kondensation im Gaswechselsystem zu vermeiden, welche die Messung der Transpiration stören würde.

Eine leichte Abschwächung der PPFD durch den Küvettendeckel war unvermeidlich. Diese Änderung war allerdings gering verglichen mit den wetterbedingten und durch wechselnde Beschattung verursachten Schwankungen der PPFD (Abb. 12). Durch die Messung der PPFD innerhalb der Küvette nahe am Ort der beobachteten Stomata wurde sichergestellt, daß der tatsächliche Stimulus für die beobachteten Stomata gut erfaßt wurde. Durch die räumliche Inhomogenität der PPFD im Bestandeslichtklima war allerdings die punktuell am Blatt gemessenen PPFD nicht immer repräsentativ für die PPFD auf der gesamten Blattfläche. Es erscheint also wahrscheinlich, daß in solchen Fällen die beobachteten Stomata zwar gut die Stomata der engeren Umgebung mit gleichen Lichtverhältnissen repräsentieren, aber in anders belichteten Blattregionen andere Reaktionen auftraten.

Die größte Abweichung zu den Mikroklimaverhältnissen außerhalb der Küvette stellt die durch den internen Küvettenlüfter erzeugte konstante Luftströmung am Blatt dar. Die eingestellte Windgeschwindigkeit von ca. 0.6 - 0.9 m/s reicht aus, um eine gute Durchmischung der Luft in der Küvette zu gewährleisten, die unabdingbar für eine exakte Klimatisierung und Gaswechsellmessung ist. Andererseits wurde sie so niedrig wie möglich gehalten, um einen völligen Verlust des Grenzschichtwiderstandes und mögliche stomatäre Reaktionen zu vermeiden (Aphalo & Jarvis 1993).

Eine Änderung der Luftströmungen zwischen Objektiv und Blatt ist aufgrund des geringen Abstandes von 2.4 mm zu erwarten. Dabei wäre einerseits eine Herabsetzung der Windgeschwindigkeit durch Reibung denkbar. Andererseits könnte die Luftgeschwindigkeit durch die Querschnittsverengung nach der Kontinuitätsgleichung¹ auch erhöht sein.

Direkte Messungen der Windgeschwindigkeit zur Überprüfung der tatsächlichen Strömungsverhältnisse waren technisch nicht möglich. Daher wurde als Vorsichtsmaßnahme, um etwaige Effekte zu minimieren, einerseits die Umströmung des Blattes durch Leitflächen optimiert (Abb. 7), andererseits aber auch die Blattklammer in den Beobachtungspausen automatisch auf einen Abstand von 6 mm zum Objektiv angehoben. Da eine Beobachtungsphase jeweils nur eine Minute dauerte und während dieser Zeit das Blatt über dem Objektiv immer wieder bewegt wurde, kann davon ausgegangen werden, daß die Beeinflussung der Grenzschicht keinen nennenswerten Einfluß auf die stomatäre Reaktion ausübte.

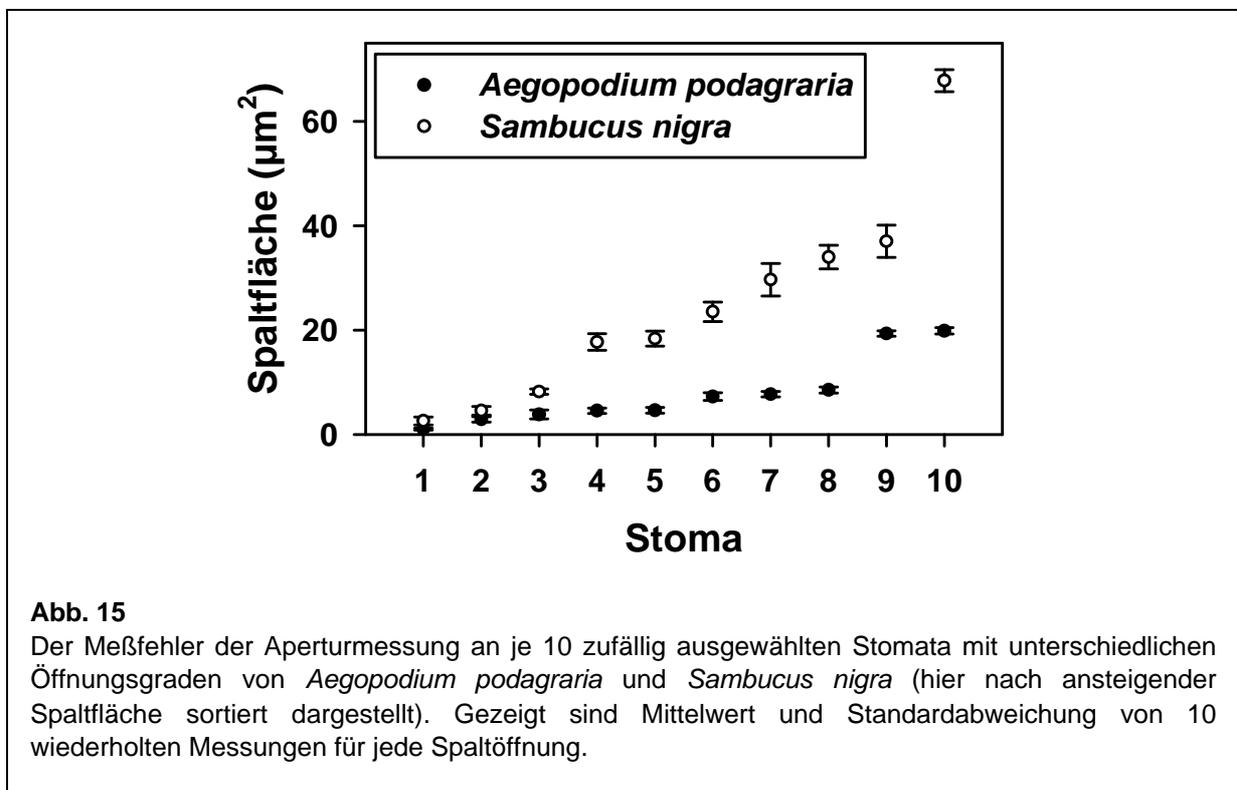
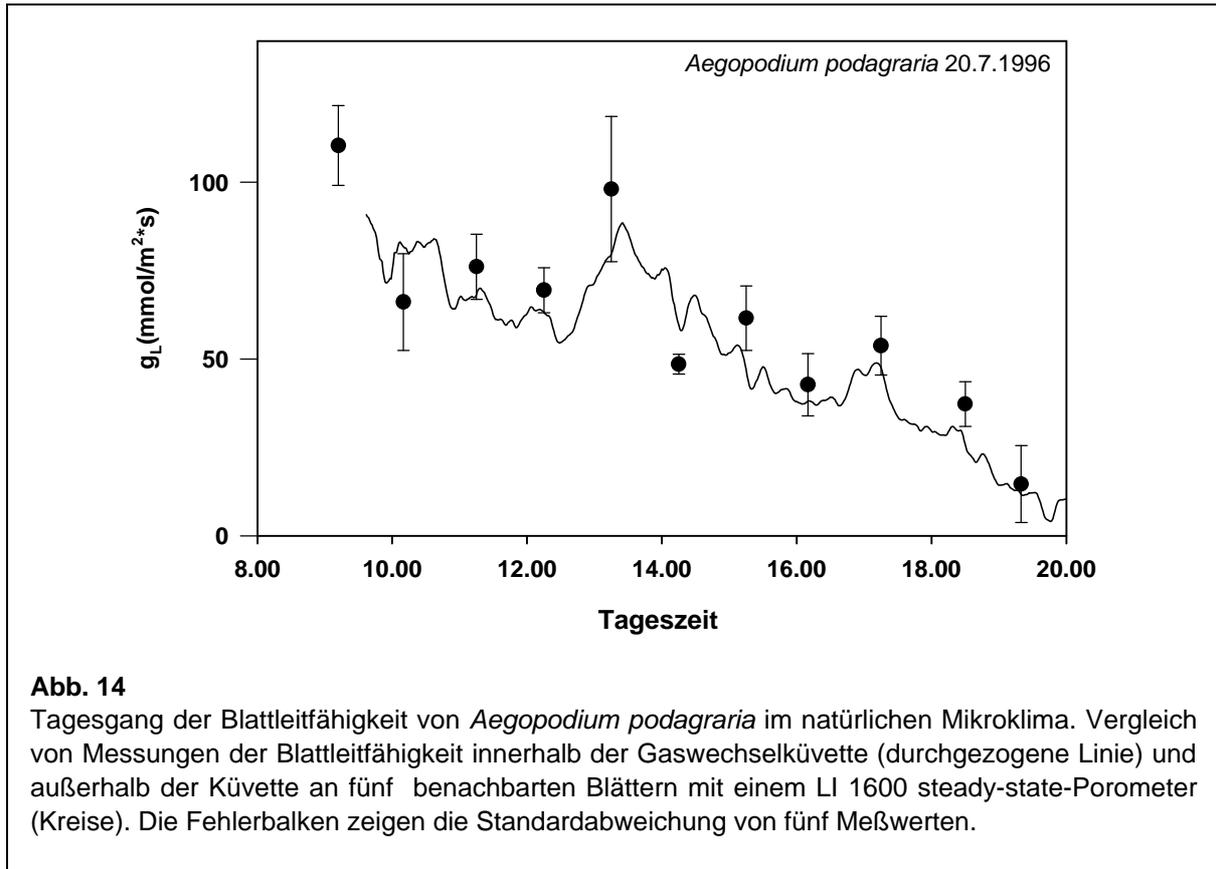
3.1.1.1. Kontrolle der Repräsentativität durch Vergleichsmessungen

Um zu überprüfen, ob die Reaktionen von in der Küvette eingeschlossenen Blättern durch die unvermeidlichen geringen Veränderungen des Mikroklimas beeinflusst wurden, wurden parallel zu der Küvettenmessung der Blattleitfähigkeit an einem Blatt von *A. podagraria* außerhalb der Küvette an fünf benachbarten Blättern mit einem Licor 1600 steady state Porometer Vergleichsmessungen durchgeführt (Abb. 14). Die Messungen zeigen sowohl eine geringe Abweichung der Blätter untereinander, als auch eine geringe Abweichung der Küvettenmessungen zu den Porometermessungen. Daraus ist zu folgern, daß das Einschließen der Blätter in die Küvette die stomatären Reaktionen höchstens unerheblich beeinflusst und die beobachteten Reaktionen repräsentativ sind.

¹ $v_1 \cdot A_1 = v_2 \cdot A_2$ mit

A_n = Strömungsquerschnitt

v_n = Strömungsgeschwindigkeit



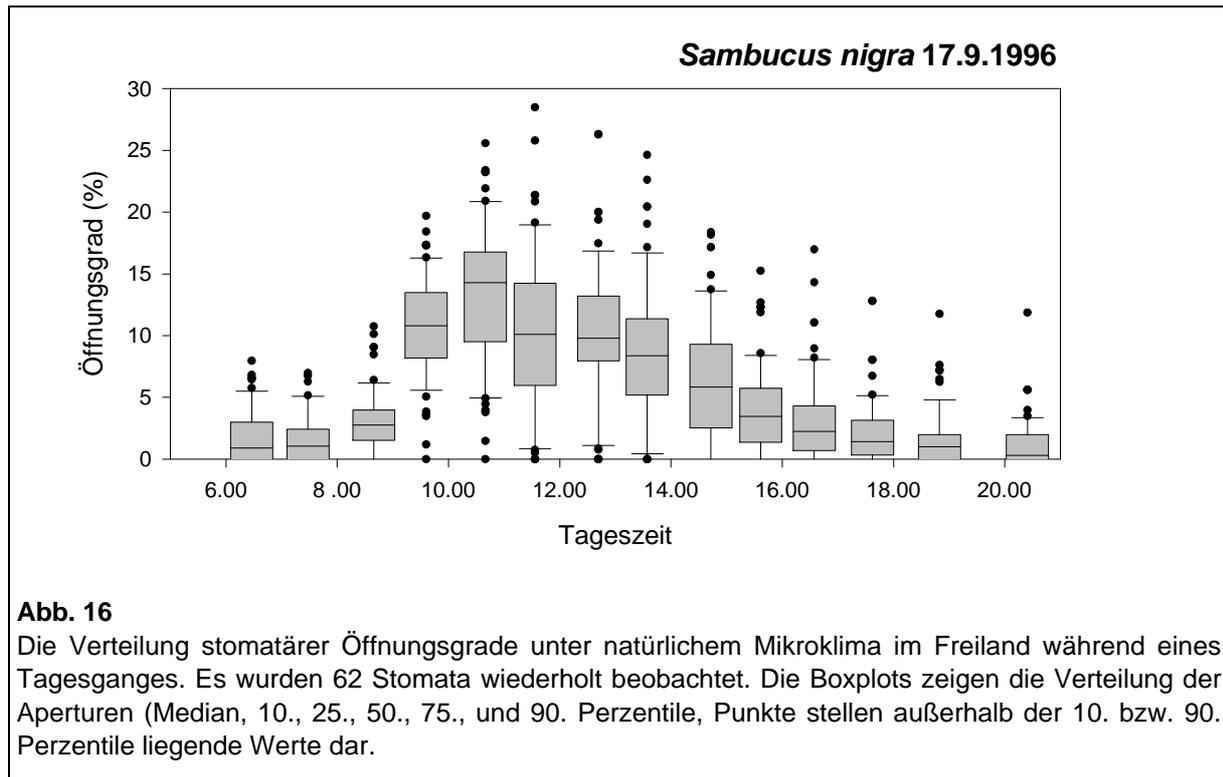
3.1.2. Genauigkeit der Aperturmessung

Bei der Bestimmung der Spaltfläche können verschiedene Fehler auftreten. Bei der Abspeicherung des Bildes einer Pore kann die Fokusebene in verschiedenen aufeinanderfolgenden Bildern nicht einheitlich gewählt, und damit unterschiedlich weite Porenquerschnitte im Fokus abgebildet werden. Durch konsequentes Fokussieren auf den engsten Teil der Pore konnte dieser Fehler weitgehend ausgeschaltet werden. Ein weiterer Fehler ist der Meßfehler bei der Aperturbestimmung durch Zeichnen der Konturlinie mit der Maus. Um diesen Fehler abzuschätzen wurden von beiden untersuchten Arten 10 Bilder verschiedener Stomata zufällig ausgewählt und die Apertur jeweils 10 mal unabhängig voneinander in einer Zufallsfolge ausgemessen (Abb. 15). Die Standardabweichung Der Meßwerte war bei *Sambucus* deutlich höher als bei *Aegopodium*, was auf einer im allgemeinen weniger gut definierten Porenkontur beruhte. Daneben gibt es auch Unterschiede der Meßgenauigkeit zwischen einzelnen Stomata. Der absolute Fehler der Messung nahm, insbesondere bei *S. nigra* mit steigender Apertur leicht zu. Dennoch ist der relative Fehler bei geringen Öffnungsgraden am größten

3.2. Variabilität der stomatären Reaktionen

Ein in allen Versuchen mit Stomata wichtiges Phänomen ist die große Variabilität der stomatären Reaktionen. Diese ist wichtig für das Verständnis vieler Ergebnisse, die im in dieser Arbeit beschrieben werden. Deshalb wird das Phänomen "stomatäre Variation" zunächst in einem eigenen Abschnitt an Beispielen beschrieben und quantifiziert und außerdem in den einzelnen Abschnitten konkret auf Einzelaspekte der Variation hingewiesen.

Die Variabilität der Porenflächen setzt sich aus mehreren Komponenten zusammen. Die unterschiedliche Porenlänge trägt natürlich dazu bei. Diese Komponente bleibt aber bei stomatären Bewegungen konstant und läßt sich durch die Verwendung des von der Länge unabhängigen Maßes "Öffnungsgrad" (siehe S. 27) eliminieren. Die Variation des Öffnungsgrades wird dann vor allem durch die hier interessierende Variation der physiologischen Aktivität bestimmt.



Zur Demonstration der typischen Variation in einem Tagesgang der stomatären Reaktion, werden die Öffnungsgrade einer Gruppe von 62 Stomata als Boxplots dargestellt (Abb. 16). Bei größeren Öffnungsgraden waren die Aperturen symmetrisch um den Mittelwert verteilt, bei geringen Öffnungsgraden, wurde die Verteilung mit zunehmendem Anteil geschlossener Stomata zunehmend schiefer. Die Gesamtvariation ergibt sich durch eine sehr unterschiedliche Öffnungsbereitschaft der Stomata, aber auch durch individuell unterschiedliche Öffnungsverläufe. Die Bandbreite möglicher Reaktionen auf identische Mikroklimabedingungen zeigt Abb. 17.

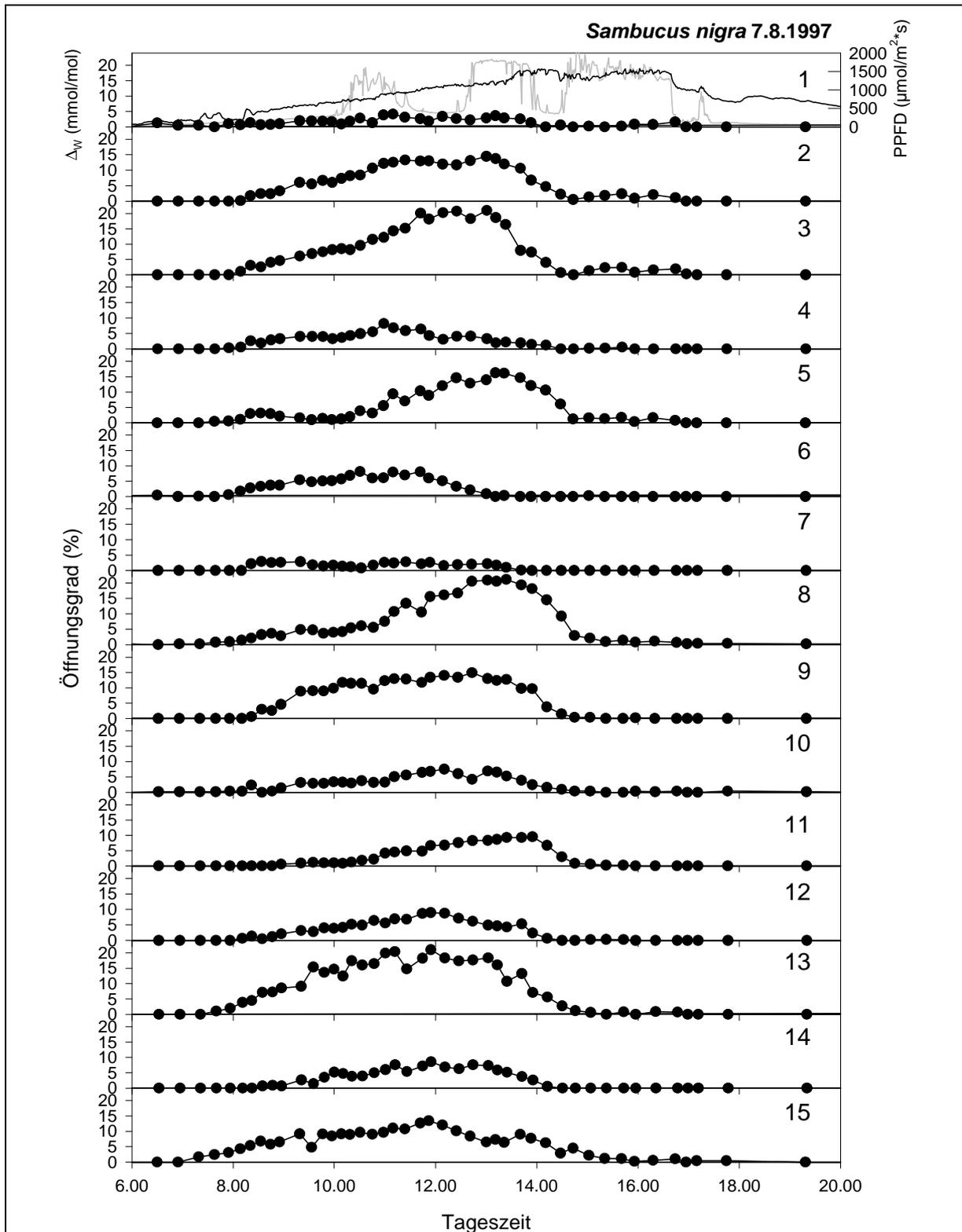


Abb. 17

Die Reaktionen von 15 Stomata im Tagesgang unter natürlichem Mikroklima. Im Diagramm von Stoma 1 sind zusätzlich die PPFD (graue Linie) und das Δ_w (schwarze Linie) als wesentliche Mikroklimaparameter abgebildet.

Die Stomata unterscheiden sich in Eigenschaften wie Reaktionsgeschwindigkeit, Ausmaß des Öffnens, Stetigkeit der Reaktion, Zeitpunkt der maximalen Öffnungsweite.

Die Abhängigkeit der Reaktion einzelner Stomata von den wechselwirkenden Faktoren Licht und Luftfeuchte unterlag ebenfalls einer großen Variabilität. Diese Wechselwirkung wurde durch Messung der Apertur unter verschiedenen Kombinationen von PPFD und Δ_w untersucht (zu Details siehe S. 92) und kann für individuelle Stomata sehr unterschiedlich aussehen. In Abb. 18 wird für zwei Stomata (mit 7 mm Abstand auf der Blattfläche) die Reaktion auf die wechselwirkenden Faktoren Licht und Luftfeuchte beschrieben. Ohne die Variation dieser Eigenschaften zu quantifizieren, zeigen diese Beispiele, daß einzelne Stomata sich nicht nur individuell in der Höhe der erreichbaren Öffnungsgrade unterscheiden, sondern auch in der Steigung und Sättigungscharakteristik der Licht- und Luftfeuchteabhängigkeit.

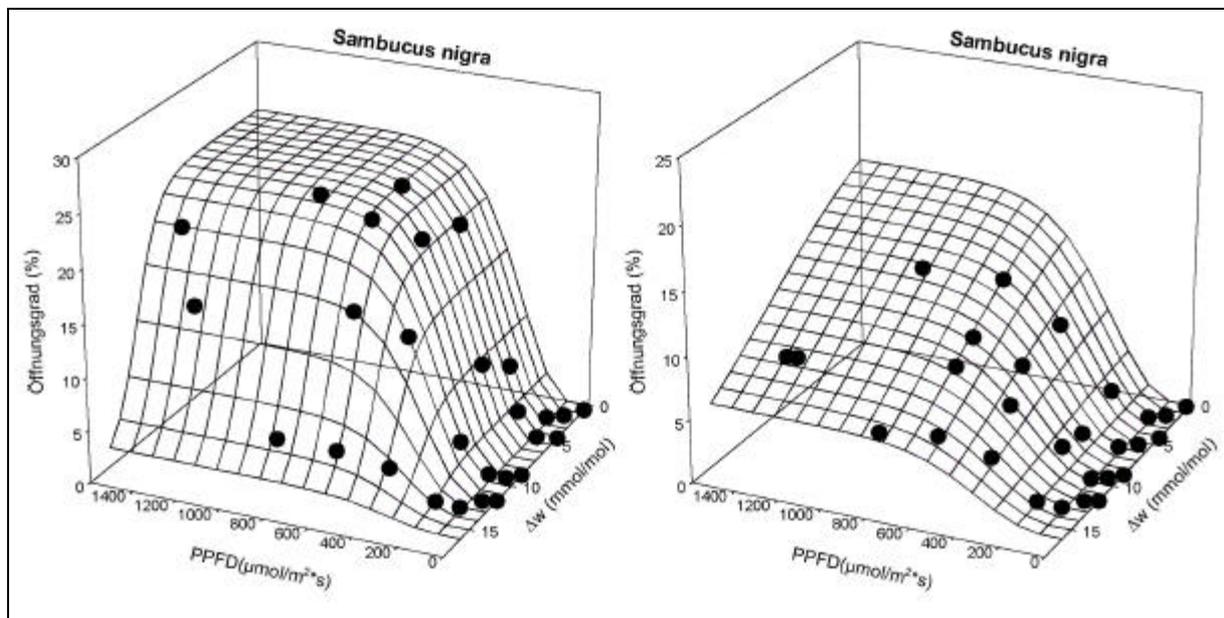


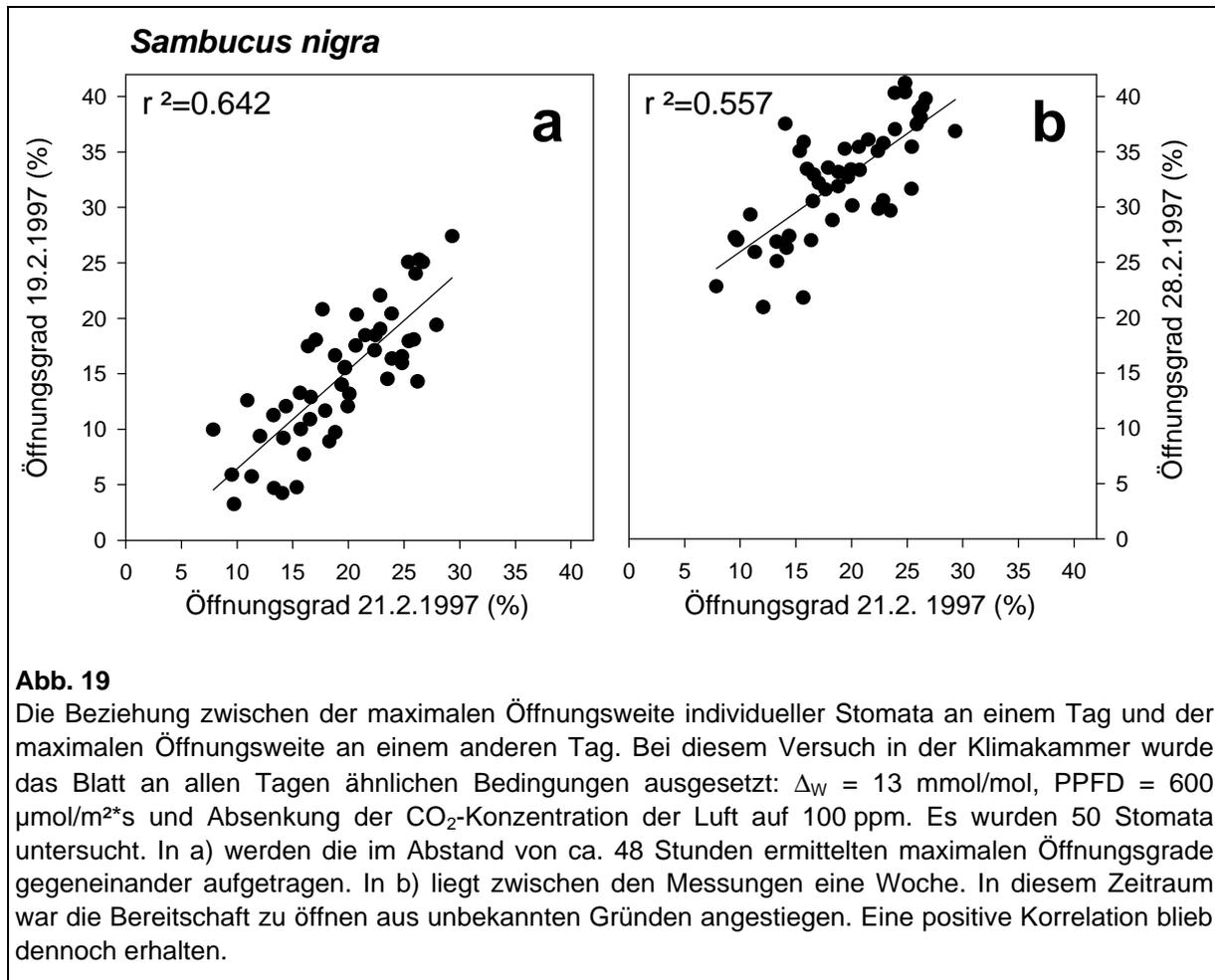
Abb. 18

3-D-Darstellung der stomatären steady-state Reaktion auf PPFD und Δ_w zweier einzelner Stomata auf demselben Blatt unter identischen Versuchsbedingungen. Sowohl die Abhängigkeit der Öffnungsweite von der PPFD bei einer bestimmten Δ_w , als auch die Abhängigkeit der Öffnungsweite von Δ_w bei einer bestimmten PPFD wurden durch sigmoide Funktionen beschrieben. Die Punkte zeigen die experimentellen Daten, die zum Anpassen des Modells dienten. Für die Korrelation zwischen den errechneten und den gemessenen Werten ergeben sich Korrelationskoeffizienten von $r = 0.967$ (linke Grafik) bzw. $r = 0.958$. Der Standardfehler des Modells zu den experimentell ermittelten Werten beträgt 0.41% (linke Grafik) bzw. 0.215%.

3.2.1. Zeitliche Konstanz individueller stomatärer Merkmale

Da in der Mehrzahl der Versuche über Versuchsperioden von ca. einer Woche mit denselben Stomata gearbeitet wurde, ergab sich die Möglichkeit die zeitliche Konstanz individueller stomatärer Eigenschaften zu untersuchen. Dazu wurde der maximale Öffnungsgrad, der an

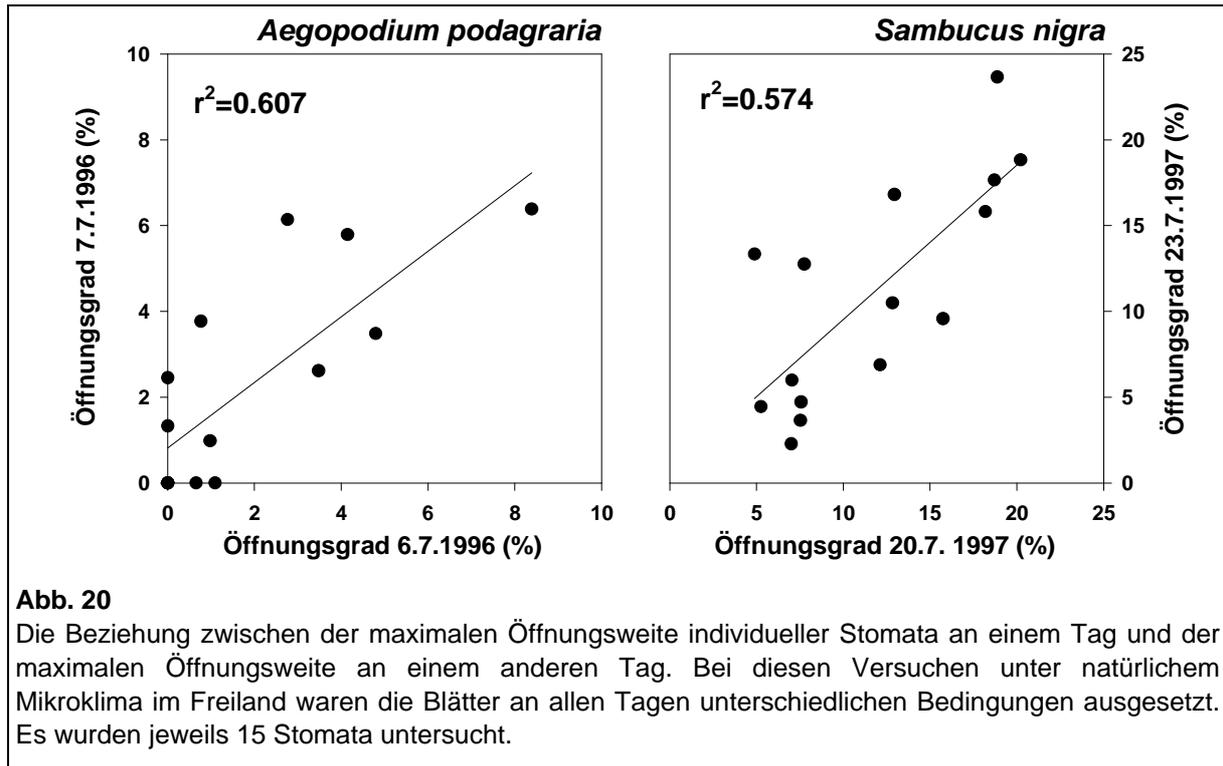
einem Tag erreicht wurde, als Maß für die Eigenschaft "Öffnungsbereitschaft" gewählt. Der Anteil der Variation der durch die unterschiedliche Porengröße verursacht wurde, ist also bereits eliminiert (siehe S. 27). Diese Auswertung wurde an Daten aus Klimakammer- und



Freilandexperimenten durchgeführt.

Allgemein zeigte sich eine positive Korrelation zwischen den Öffnungsgraden verschiedener Tage (Abb. 19). Das Bestimmtheitsmaß r^2 , das hier angibt, wie weit der Öffnungsgrad eines Tages durch den Öffnungsgrad eines anderen Tages determiniert ist, schwankte zwischen 0.3 und 0.7, lag aber meist bei 0.5. In diesem Wert sind auch die Meßfehler der Flächenbestimmung enthalten, so daß er tatsächlich etwas höher liegen dürfte. Diese Korrelation wurde in der Klimakammer über Zeiträume von bis zu einer Woche beobachtet (Abb. 19). Obwohl die Stomata in diesem Fall insgesamt höhere Öffnungsgrade erreichten, was vermutlich ein Adaptationsphänomen ist (Kaiser 1994), wirkte sich dieser allgemeine Anstieg der Apertur auf alle Stomata in gleichem Maße aus, so daß die Korrelation erhalten blieb.

Ein r^2 von ca. 0.5 wurden auch in Freilandexperimenten unter natürlichem Mikroklima an beiden untersuchten Arten beobachtet. Obwohl die Mikroklimaverhältnisse an den einzelnen



Tagen völlig unterschiedliche Verläufe hatten, gab es dennoch eine positive Korrelation der maximalen Öffnungsgrade (Abb. 20).

Dieses Ergebnis läßt sich so interpretieren: Eine Spaltöffnung die an einem Tag weit öffnet, öffnet tendenziell auch an einem anderen Tag weit. Damit ist erstmals gezeigt, daß Stomata als Individuen anzusehen, deren physiologische Eigenschaften eine, wenn auch nicht absolute, zeitliche Konstanz haben. Solche individuellen Eigenschaften, die über Zeiträume von mindestens einer Woche beobachtet wurden, machen ca. 50% an der aktuellen Variation der Aperturen aus. Die andere Hälfte wird durch Schwankungen der stomatären Öffnungsbereitschaft zwischen verschiedenen Tagen bedingt.

Dieses Ergebnis wirft verschiedene Fragen auf, die im Rahmen dieser Arbeit nur teilweise geklärt werden können.

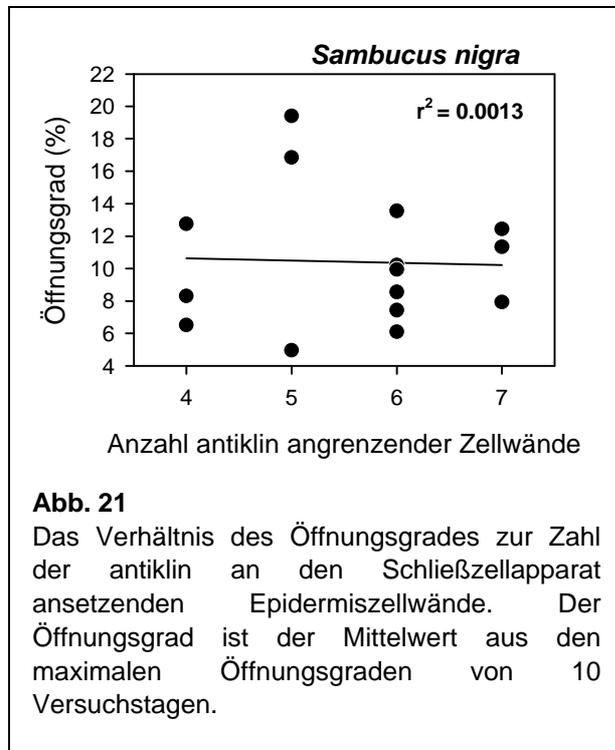
Worauf beruhen diese Unterschiede zwischen individuellen Spaltöffnungen. Ist es ein physiologischer oder ein morphologischer Unterschied?

Denkbar wäre ein mechanischer Einfluß durch die unterschiedliche Einbettung in die umgebenden Epidermiszellen. Einige Schließzellapparate haben nur vier angrenzende Epidermiszellen, andere bis zu sieben. Die unterschiedliche Anzahl antiklin an den Schließzellapparat angrenzender Epidermiszellwände könnte einen unterschiedlichen mechanischen Widerstand für das Schwellen der Schließzellen bewirken.

Diese Vermutung scheint plausibel, da Commelinaceen die eine sehr gleichförmige Epidermisstruktur und identisch und regelmäßig aufgebaute Nebenzellkomplexe haben (Kappen & Haeger 1991), eine wesentlich geringere Variabilität der Aperturen aufweisen als

S. nigra und *A. podagraria*. Dies wurde z.B. an *Tradescantia spec.*, (Pannewitz 1999, unveröffentlicht) und an *Commelina communis* (Saxe 1979) gezeigt.

Die Hypothese des mechanischen Einflusses der antiklinen Epidermiszellwände wurde an



einem Datensatz der maximalen Aperturen von 15 Stomata von *S. nigra* an 10 Versuchstagen überprüft (Abb. 21). Als Maß für die Öffnungsbereitschaft wurde der Mittelwert der Maxima der einzelnen Versuchstage gegen die Zahl der antiklin ansetzenden Zellwände aufgetragen. Da sich keine Korrelation des Öffnungsgrades zur Zahl der antiklin ansetzenden Zellwände ergab, hat dieses einfach meßbare morphologische Merkmal wahrscheinlich keinen entscheidenden Einfluß auf die stomatäre Variation. Nicht auszuschließen ist aber, daß subtilere morphologische Unterschiede, wie Dicke oder Elastizität der Schließzellwände das

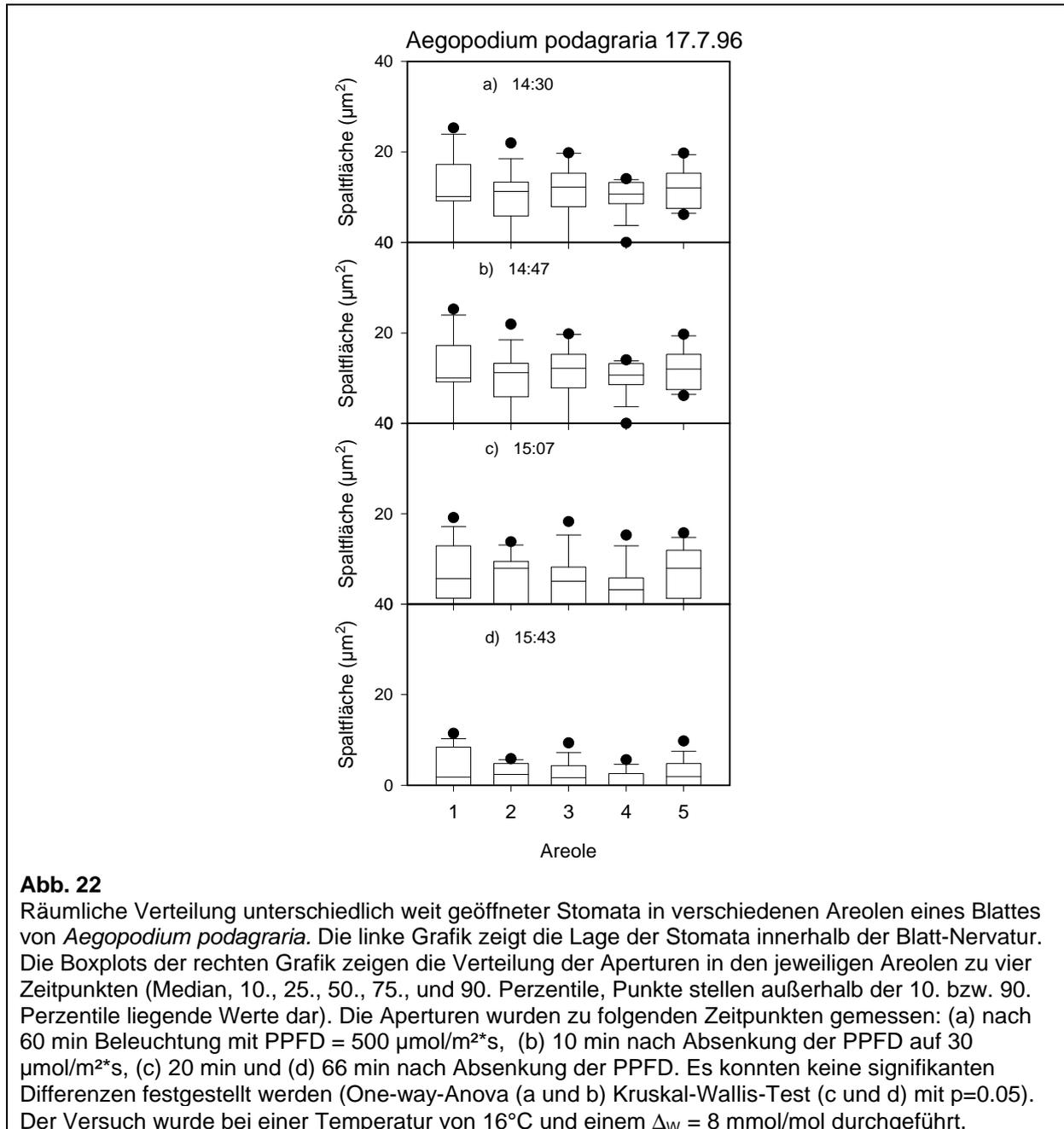
unterschiedliche Öffnen bestimmen.

Auch individuelle physiologische Unterschiede könnten maßgeblich sein. Da alle Schließzellen die gleiche genetische Ausstattung haben, die auch während der Zelldifferenzierung nicht verlorengeht (Hall *et al.* 1996; Hall 1998), müssen sekundäre physiologische Merkmale, die während der Differenzierung erworben wurden, verantwortlich sein. Erstaunlich ist dann aber die Konstanz dieser Eigenschaften, die sich auch erhalten, wenn die Gesamtheit der Stomata sich verändert. In Abb. 19 wird z.B. die Zunahme der Apertur unter identischen Versuchsbedingungen innerhalb einer Woche nach Einbau einer Pflanze gezeigt. Obwohl alle Stomata nach einer Woche deutlich weiter öffneten, waren es immer noch dieselben, die relativ geringe Öffnungsgrad erreichten, oder besonders weit öffneten!

Eine weitere Frage die sich angesichts der Individualität stomatärer Eigenschaften stellt, ist die Frage nach dem Einfluß auf die dynamischen Eigenschaften der stomatären Regulation und die Regulation des Blattgaswechsels. Diese Fragen werden an anderer Stelle (Abschnitte 3.5 und 3.9.5) diskutiert.

3.2.2. Die räumliche Verteilung unterschiedlicher Öffnungsgrade

Die räumliche Verteilung der Aperturen wurde hauptsächlich untersucht, um die Repräsentativität der untersuchten Gruppe von Stomata abschätzen zu können. Dies war deshalb notwendig, weil aufgrund der geringen Flexibilität der Petiolen der Bewegungsraum der Blattklammer begrenzt war, und nur Stomata auf einer Fläche von ca. 1-4 cm² in der Blattmitte beobachtet werden konnten. Da damit keine gleichmäßige Beprobung der ganzen Fläche möglich war, stellt sich die Frage nach der Repräsentativität der Stichprobe.



Diese wird insbesondere durch das Auftreten von "stomatal patchiness" also einer inhomogenen räumlichen Verteilung der Aperturen (Weyers & Lawson 1997; Beyschlag & Eckstein 1998) in Frage gestellt.

Daher wurde wiederholt innerhalb der untersuchten Fläche untersucht, ob eine fleckenhafte Verteilung unterschiedlicher Aperturen vorliegt. Bei *A. podagraria*, der einen heterobaren Blattaufbau hat, wurde in fünf verschiedenen Areolen die Aperturen verglichen. Solche Messungen wurden unter unterschiedlichen Bedingungen durchgeführt, die dafür bekannt sind Patchiness auszulösen, wie niedrige Luftfeuchte oder Absenkung der PPFD (Eckstein *et al.* 1996; Eckstein 1997). Abb. 22 zeigt exemplarisch die räumliche Verteilung der Aperturen während eines Schließvorgangs, der durch Absenken der PPFD ausgelöst wurde. Eine Analyse der Varianzkomponenten zeigt, daß in allen untersuchten Fällen die Variation innerhalb einer Areole mehr zur Gesamtvarianz beitrug, als die Variation zwischen den Areolen. Nur in einem Fall aus sieben Messungen ergab sich zwischen zwei Areolen ein signifikanter Unterschied der mittleren Apertur.

Bei *S. nigra* war dieses Verfahren zur Bestimmung räumlicher Inhomogenität nicht anwendbar, da dem homobaren Blatt klar abgegrenzte Areolen fehlen. Daher wurde zur Abschätzung der räumlichen Homogenität ein Verfahren der Geostatistik verwendet (Abb. 23). Dabei wird anhand eines paarweisen Vergleichs aller gemessenen Aperturen das Semivariogramm, ein Maß für die räumliche Kontinuität, als Funktion des trennenden

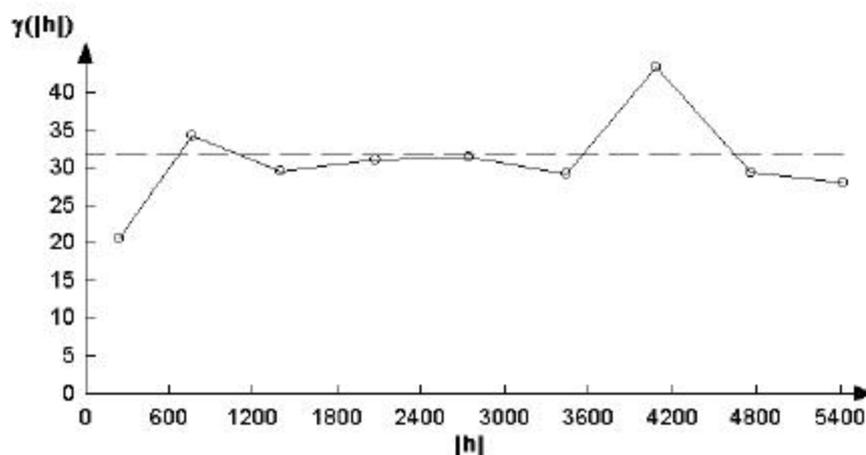


Abb. 23

Omnidirectionales Variogramm für die Variable "relativer Öffnungsgrad" auf einem Blattausschnitt von 5x5 mm. Auf der Ordinate ist der Betrag des Vektors h zwischen zwei Orten aufgetragen. Auf der Abszisse ist das Semivariogramm als Maß für die räumliche Kontinuität aufgetragen (siehe Text). Die gestrichelte Linie zeigt als Referenz die Kovarianz, also den Wert für das Semivariogramm, das unter der Annahme einer völligen Homogenität der Aperturen zu erwarten wäre. Abweichungen nach unten zeigen, daß Stomata die um den Vektor h entfernt sind relativ weniger differieren als bei einer völligen Homogenität zu erwarten wäre. Diese Darstellung beruht auf Aperturmessungen an 62 Stomata.

Vektors h berechnet (Pannatier 1996).

Eine räumliche Häufung besonders großer oder kleiner Aperturen ließe sich als Abweichung der Semivariogramm-Kurve von einem konstanten Werte erkennen. Es ließ sich innerhalb des untersuchten Gebietes von ca. 5x5 mm keine nennenswerte räumliche Inhomogenität nachweisen. Eine Ausnahme bilden evtl. unmittelbar benachbarter Stomata mit einem Abstand unter 500 μm . Deren Aperturen waren geringfügig ähnlicher, als bei einer völligen Homogenität zu erwarten gewesen wäre. Dieser Unterschied war bei einem Vergleich der unmittelbar benachbarten Paare mit allen weiter auseinanderliegenden statistisch allerdings nicht signifikant.

Zusammengefaßt ergeben die stichprobenartigen Untersuchungen der räumlichen Homogenität der Aperturen keinen Hinweis auf "patchiness". Damit ist es unwahrscheinlich, daß eine bei den untersuchten Arten räumliche Inhomogenität der Aperturen in einer Dimension von unter einem Quadratzentimeter auftrat, wie sie für stomatal patchiness typisch ist (Eckstein 1997). Allerdings dürfen diese an begrenzten Blattausschnitten gefundenen Ergebnisse nicht ohne weiteres auf die gesamte Blattfläche übertragen werden. Räumliche Inhomogenitäten in der Größenordnung von mehreren Quadratzentimetern können so durchaus unerkannt geblieben sein.

Es läßt sich also nicht ausschließen, daß die Gruppe der beobachteten Stomata nicht repräsentativ für die Gesamtheit der Stomata des Blattes war. Dieser Bias wirkt sich aber in Experimenten dann nicht aus, wenn in allen Versuchsvarianten dieselbe Gruppe von Stomata untersucht wurde. Da die individuelle Reaktion der Stomata über mehrtägige Zeiträume hinweg bestehen bleibt (siehe S. 39), ist davon auszugehen, daß sich dieser Bias an allen Versuchstagen gleich auswirkt und die Versuchsvarianten also untereinander vergleichbar bleiben.

3.3. Grundlegende Eigenschaften der beiden Arten

Die beiden untersuchten Arten standen an unterschiedlichen Standorten, die sich hauptsächlich durch das Lichtklima unterschieden. Dementsprechend zeigten die beiden Blätter unterschiedliche Eigenschaften (**Tabelle 1**). *A. podagraria* am sehr schattigen

	Sambucus nigra		Aegopodium podagraria	
Photosynthesekapazität ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)	13.6	± 3.1 n=8	7.0	± 1.2 n=4
Max. Blattleitfähigkeit ($\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)	166.6	± 41.0 n=8	136.9	± 21.1 n=4
Stomadichte (Stomata/mm^2)	75.9	± 6.2 n=5	113.3	± 24.6 n=7
Porenlänge (μm)		± 3.96 n=68	11.2	± 2.32 n=50
Max. mittlere Apertur (μm^2)	45.1	± 16.7 n=5	19.7	± 2.2 n=4
Max. Porenanteil (Fläche) (%)	0.34	± 0.127	0.22	± 0.048
Mittelwert \pm Standardabweichung n = Zahl der untersuchten Blätter bzw. Stomata (bei Porenlänge)				

Tabelle 1

Zusammenfassung einiger grundsätzlicher Blatteigenschaften der beiden untersuchten Arten. Die Photosynthesekapazität, die maximale Blattleitfähigkeit, die Porenlänge sowie die maximale mittlere Apertur wurden an den in den Freilandexperimenten untersuchten Blättern bestimmt. Die Stomadichte wurde an anderen Blättern derselben Pflanze (*S. nigra*) bzw. desselben Standortes (*A. podagraria*) gemessen. Der Porenanteil an der Blattfläche bei maximaler Öffnung wurde aus der Stomadichte und der maximalen mittleren Apertur berechnet.

Standort hat nur etwa die halbe Photosynthesekapazität von *S. nigra* am offenen Standort. Mit $7 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ zeigt *A. podagraria* zwar eine Schattenadaptation, ist aber noch keine ausgeprägte Schattenpflanze (Larcher 1994). Diese niedrige Photosynthesekapazität ist vermutlich durch Akklimatisation an die Standortverhältnisse entstanden. *A. podagraria* ist für seine Anpassungsfähigkeit bekannt. Masarovicová & Elia (1986) fanden an den ersten Blättern im Frühjahr, bei noch nicht belaubtem Kronendach, die doppelte Nettophotosyntheserate und eine deutlich höhere Blattleitfähigkeit als im Sommer unter schattigen Verhältnissen.

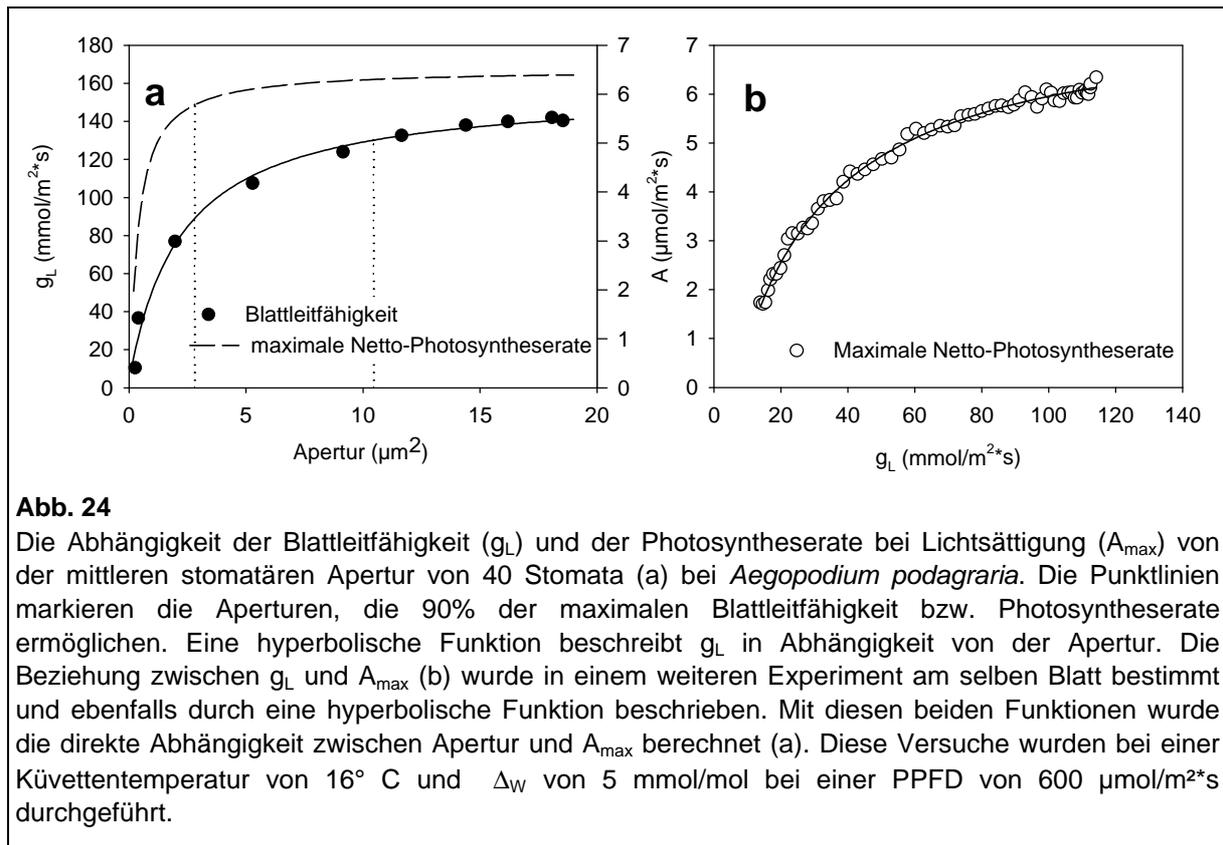
Mit den unterschiedlichen Photosynthesekapazitäten von *A. podagraria* und *S. nigra* korrespondiert die unterschiedliche Blattleitfähigkeit. Diese generell zu findende Abhängigkeit (Wong *et al.* 1979) ist dadurch bedingt, daß eine höhere Photosyntheserate einer höheren Blattleitfähigkeit bedarf, um nicht durch CO_2 -Mangel limitiert zu werden.

Die Stomadichten beider Arten sind vergleichsweise niedrig, was wohl damit zusammenhängt, daß beide Arten relativ große Stomata haben und damit eine ausreichende stomatäre Leitfähigkeit auch bei geringer Stomadichte gegeben ist. Dies gilt insbesondere für *S. nigra*, der mit seinen sehr großen Stomata, trotz einer geringeren Stomadichte, bei maximaler Öffnung einen höheren Porenanteil an der Blattfläche hat und damit eine höhere maximale Blattleitfähigkeit aufweist als *A. podagraria*.

3.4. Die Beziehung zwischen Apertur, Blattleitfähigkeit und Photosynthesekapazität

Die Blattleitfähigkeit hängt direkt vom Öffnungsgrad der Stomata ab. Die Kontrolle der Gasdiffusion erfolgt hierbei durch eine Änderung der für die Gasdiffusion zur Verfügung stehenden Querschnittsfläche. Als Maß dafür ist die Transpiration nicht sehr geeignet, da sie nicht nur unter der Kontrolle durch die Spaltweite steht, sondern auch durch Δ_w beeinflusst wird, welches aufgrund von Änderungen der Blattemperatur durch Einstrahlung und Verdunstungskühlung experimentell kaum genau konstant gehalten werden kann. Deshalb wird hier die Blattleitfähigkeit mit dem stomatären Öffnungsgrad korreliert. In früheren Untersuchungen zur Beziehung zwischen Öffnungsgrad und Blattleitfähigkeit wurde meist die Beziehung zwischen Spaltweite, also der kurzen Achse der elliptischen Pore und der Transpiration verglichen (Stålfelt 1932b; Bange 1953) Dies ergab sich durch die Verwendung von Objektmikrometern, mit denen nur die Weite, aber nicht die Länge der elliptischen Poren gemessen wurde. Dies war insofern korrekt, als die Länge des Spaltes sich bei den stomatären Bewegungen in der Regel ohnehin nicht ändert. Bei konstanter Länge einer Achse einer Ellipse steigt die Fläche linear mit der Länge der veränderlichen Achse an. Daher ist die Blattleitfähigkeit durch die Weite der Spalten bei gegebener Spaltlänge ebenso klar determiniert wie durch die Porenfläche. Dennoch ist natürlich die Diffusion von Gasmolekülen physikalisch von der Querschnittsfläche der Poren abhängig, die durch Länge *und* Weite bestimmt wird (Parlange & Waggoner 1970; Lushnikov *et al.* 1994). Durch die Verwendung digitaler Bildverarbeitung ist es heute leichter möglich, die Fläche der Poren zu bestimmen. Deshalb wird in dieser Arbeit die physikalisch korrektere, aber ungebräuchliche Beziehung zwischen Spaltfläche und Leitfähigkeit dargestellt. Die Verwendung der Porenfläche ermöglicht zudem auch den Vergleich von Blättern mit unterschiedlich langen Spaltöffnungen, wie hier den von *S. nigra* und *A. podagraria*.

Die Beziehung zwischen Spaltfläche und Blattleitfähigkeit wurde durch gleichzeitige Messung zahlreicher Aperturen und der Transpirationsrate während einer langsamen Öffnungsreaktion ermittelt. Dazu wurde ein Blatt nach einer längeren Periode in Dunkelheit einer PPFd im Bereich der Photosynthesesättigung ausgesetzt (Abb. 24a und Abb. 25a). Die Beziehung zwischen g_L und A_{max} wurde in ähnlichen Experimenten am späten Nachmittag



ermittelt, wenn die Öffnungsreaktion sehr langsam verläuft (Abb. 24b und Abb. 25b). Nach mehr als 10 Minuten unter sättigender PPFd war es hier möglich, bei dann abgeschlossener biochemischer Induktion die Photosynthese bei noch immer sehr geringer Blattleitfähigkeit zu messen. Durch dieses Verfahren konnte ein großer Leitfähigkeitsbereich abgedeckt werden. Die Photosynthesemessungen in den ersten 12 Minuten wurden verworfen, da die biochemische Induktion hier als noch nicht beendet angesehen wurde.

Die Beziehung zwischen Apertur und g_L wie auch die zwischen g_L und A_{\max} ließen sich durch hyperbolische Funktionen der Form $f(x) = y_0 + \frac{a \cdot x}{b + x}$ gut beschreiben. Um die Abhängigkeit zwischen A_{\max} und der Apertur zu formulieren wurden die Funktionen $g_L(\text{Apertur})$ und $A_{\max}(g_L)$ kombiniert.

Die Blattleitfähigkeit steigt bei beiden Arten nach Öffnung der Stomata zunächst sehr steil und dann immer flacher an. Bei *Aegopodium podagraria* wurden 90% der maximalen Blattleitfähigkeit bei einer mittleren Apertur von etwa $10\mu\text{m}^2$ erreicht. *Sambucus nigra* erreicht 90% von $g_{L\max}$ bei ca. $23\mu\text{m}^2$.

Da A_{\max} von g_L ebenfalls in Form einer Sättigungskurve abhängt (Abb. 24b und Abb. 25b), ergibt sich für die direkte Abhängigkeit der A_{\max} von der Apertur ein noch steilerer Anstieg bei geringen Aperturen und einen noch früheren Übergang in den Sättigungsbereich (Abb. 24a

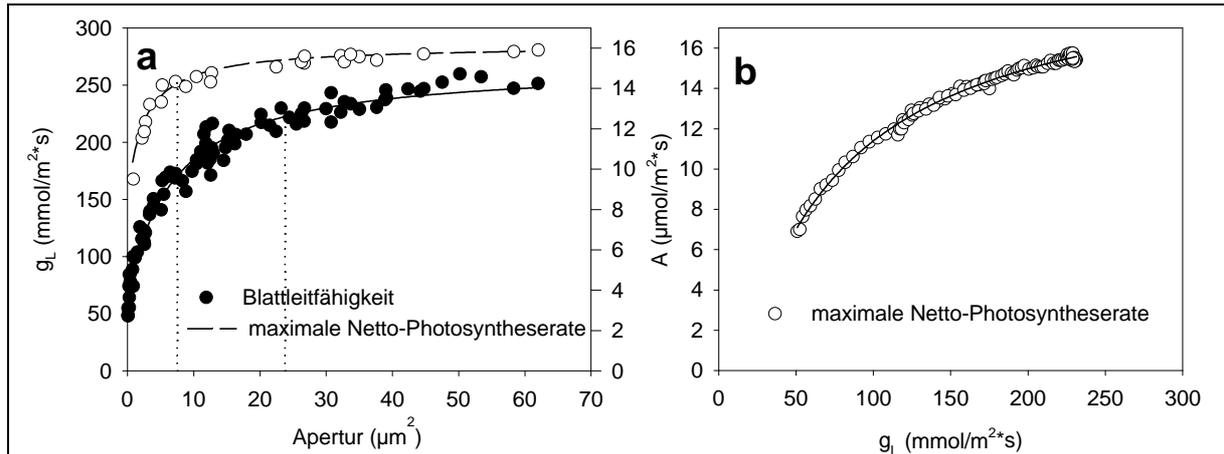


Abb. 25 Die Abhängigkeit der Blattleitfähigkeit (g_L) und der Photosyntheserate bei Lichtsättigung (A_{max}) von der mittleren stomatären Apertur bei *Sambucus nigra* (a). Die Darstellung beruht auf Messungen an 15 Stomata an drei aufeinanderfolgenden Tagen. Die Punktlinien markieren die Aperturen, die 90% der maximalen Blattleitfähigkeit bzw. Photosyntheserate ermöglichen. Eine hyperbolische Funktion beschreibt g_L in Abhängigkeit von der Apertur. Die Beziehung zwischen g_L und A_{max} (b) wurde ebenfalls durch eine hyperbolische Funktion beschrieben. Diese Versuche wurden bei einer Küvettentemperatur von 19° C und bei unterschiedlichem Δ_w an den drei Tagen (10/12/14 mmol/mol) bei einer PPFD von 650 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ durchgeführt.

und Abb. 25a): Eine mittlere Apertur von 3 μm^2 bei *A. podagraria* und 8 μm^2 bei *S. nigra* ermöglichte bereits 90% der maximalen Photosyntheserate.

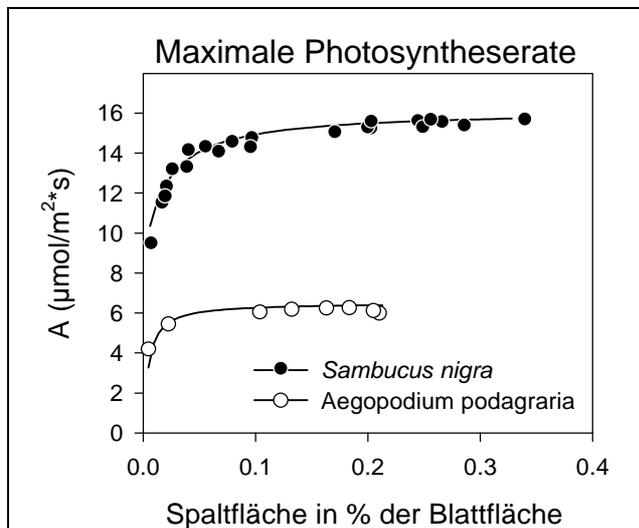


Abb. 26 Die Beziehung zwischen dem Anteil der Spaltflächen an der Blattfläche (%) und der Blattleitfähigkeit, bzw. der maximalen Nettophotosyntheserate bei Lichtsättigung. Gezeigt werden Messungen an zwei repräsentativen Blättern der beiden Arten.

Um die Kontrolle der Photosynthesekapazität durch die stomatäre Apertur trotz der bei den beiden Arten unterschiedlichen Stomadimensionen und -dichten besser vergleichen zu können, wurde die maximale Photosyntheserate auf den Anteil der Porenfläche an der Blattfläche bezogen (Abb. 26). Bei beiden Arten ist im größten Teil des verfügbaren Aperturbereichs die Photosynthese gesättigt. Allerdings werden Unterschiede deutlich: *A. podagraria* erreicht den Bereich der Sättigung schon bei deutlich geringeren Porenanteilen an der Gesamtläche als *S. nigra*.

3.4.1. Diskussion: Die Kontrolle des Gaswechsels durch die stomatäre Apertur

3.4.1.1. Übereinstimmung mit theoretischen Modellen

Die gleichzeitige Messung von Apertur und Transpiration bietet die Möglichkeit, die aus der Diffusionstheorie abgeleiteten Modelle der Beziehung zwischen Apertur und Gasdiffusion durch Stomata zu überprüfen. Die Beziehung zwischen der Spaltöffnungsweite und der Transpiration wurde schon früh mit theoretischen Modellen und Experimenten an Blättern und Blattmodellen untersucht (Brown & Escombe 1900; Darwin 1916; Sierp & Seybold 1929). Stålfelt (1932a; 1935b) und Bange (1953) beschreiben eine den hier präsentierten Ergebnissen entsprechende Beziehung zwischen Spaltweite und Transpirationsrate (bei konstanter Luftfeuchte) nur bei Windstille. In bewegter Luft finden sie dagegen eine fast lineare Abhängigkeit. Allerdings wurden diese Messungen an ausgestanzten Blattstücken oder abgeschnittenen Blättern ausgeführt, was stomatäre Bewegungen auslösen dürfte, und die mikroskopische Aperturbestimmung wurde zeitlich um bis zu 10 min. versetzt zur gravimetrischen Transpirationsmessung durchgeführt, so daß die Repräsentativität der gemessenen Aperturen unsicher ist.

Parlange (1970) publizierte eine Formel für die stomatäre Leitfähigkeit die wesentlichen geometrischen Parameter der stomatären Dimension (Länge, Weite, und Tiefe der Pore und die Stomadichte) berücksichtigt. Diese Formel beschreibt eine nahezu lineare Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit von der Spaltöffnungsweite und wird heute allgemein zur Abschätzung der stomatären Leitfähigkeit aus Aperturdaten oder umgekehrt zur Abschätzung der stomatären Apertur aus gemessener stomatärer Leitfähigkeit verwendet (z.B. Beyschlag 1992; Kerstiens 1996). Mehr oder weniger selbstverständlich wird heute eine lineare Beziehung zwischen der stomatären Leitfähigkeit, wie sie aus Gaswechselfmessungen in Küvetten ermittelt werden kann, und der stomatären Öffnungsweite vorausgesetzt (Kirschbaum et al. 1988; Haefner et al. 1997; Jarvis et al. 1999). Da trotz der Weiterentwicklung der Gaswechselfmeßtechniken seit den genannten früheren Experimenten die Beziehung zwischen Spaltweite und stomatärer Leitfähigkeit mit wenigen Ausnahmen (Nonami et al. 1991) nicht mehr experimentell untersucht wurde, soll hier auch die Übereinstimmung zwischen der aus den Aperturdaten berechneten und der aus den gleichzeitig gemessenen Gaswechselfdaten berechneten (siehe S.21) stomatären Leitfähigkeiten untersucht werden. Dieser Vergleich wird einerseits mit der Formel von Parlange und Waggoner (1970) und andererseits mit einem alternativen Modell von Lushnikov et al. (1994) durchgeführt.

Nach Parlange und Waggoner ergibt sich der stomatäre Widerstand wie folgt:

$$r_s = \frac{d + b \cdot \ln(4 \cdot a/b)}{(D \cdot n \cdot a \cdot b \cdot p)} \quad [\text{s/m}^2]$$

daraus ergibt sich die stomatäre Leitfähigkeit :

$$g_s = \frac{C \cdot 1000}{r_s} \quad [\text{mmol/m}^2 \cdot \text{s}]$$

mit

$$n = \text{Stomadichte} \quad [\text{Stomata/m}^2]$$

$$a = \text{halbe Länge der Pore} \quad [\text{m}]$$

$$b = \text{halbe Weite der Pore} \quad [\text{m}]$$

$$d = \text{Tiefe der Pore} \quad [\text{m}]$$

$$D = \text{Diffusionskonstante von Wasserdampf in Luft}$$

$$C = \text{Molare Konzentration von Luft} \quad [\text{mol/m}_3]$$

Das semiphänomenologische Modell von Lushnikov *et al.* (1994) berücksichtigt den Einfluß der substomatären Höhle, der konvektiven Anteile des Gastransports und die Interferenz zwischen benachbarten Poren unter dem Einfluß einer konstanten Luftströmung parallel zum Blatt:

$$g_s = C_{sto} \cdot D_w \cdot \frac{a}{\frac{1}{g_-} + \frac{1}{g_+} + \frac{L}{p \cdot bs}} \quad \left[\frac{m}{s} \right]$$

dabei ist

$$C_{sto} = \text{Stomadichte} \quad \left[\frac{\text{Stomata}}{\text{m}^2} \right]$$

$$D_w = \text{Diffusionskoeffizient von Wasserdampf in Luft} \quad \left[\frac{\text{m}^2}{\text{s}} \right]$$

$$a = \frac{p^* \cdot a_s}{2 \cdot K}$$

dabei ist

$$a_s = \text{lange Halbachse der Pore} \quad [\text{m}]$$

K ist das vollständige elliptische Integral erster Art als Funktion von

$$e = \sqrt{\frac{a_s^2 - b_s^2}{a_s^2}}$$

mit

$b_s = \text{kurze Halbachse der Pore} \quad [m]$

$$g_+ = \frac{1}{4} + 0.5 \cdot \sqrt{\frac{p \cdot A \cdot v}{D_w}}$$

$g_- = 4$

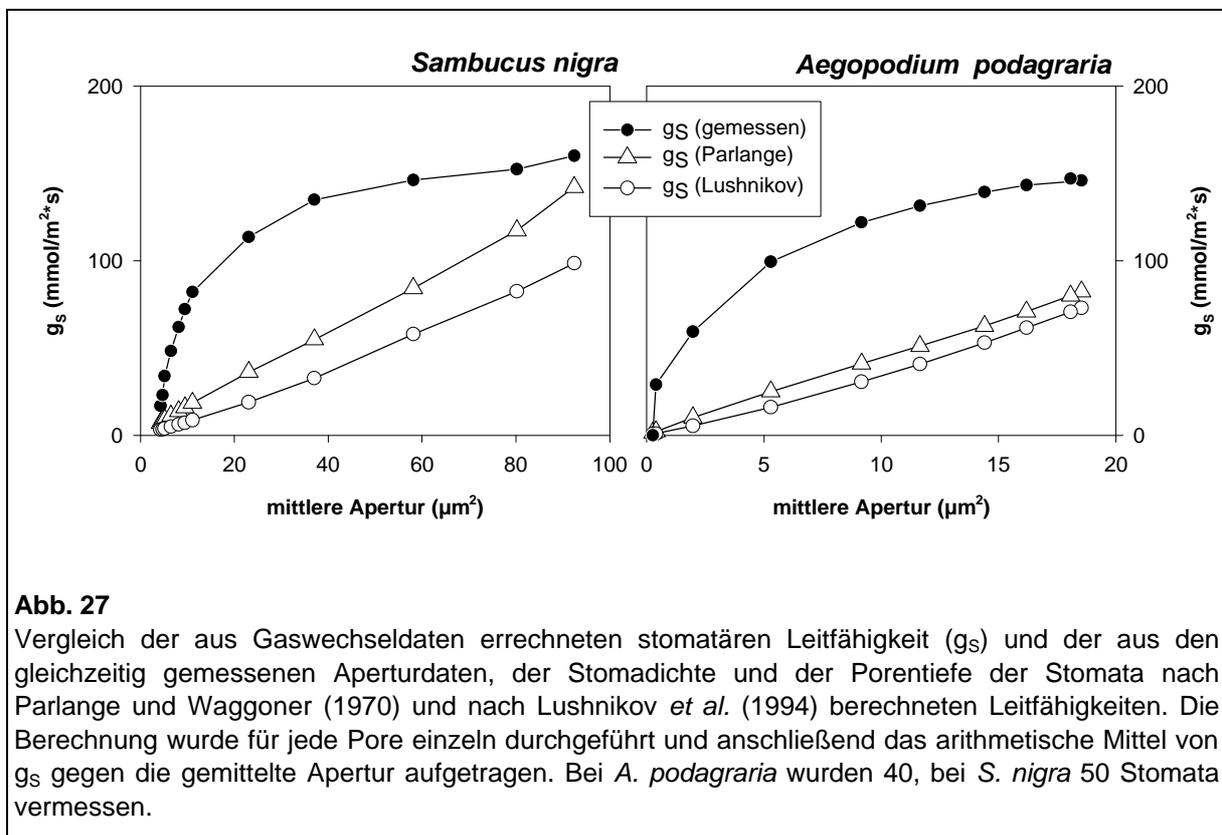
mit

$A = \text{charakteristische Länge des Blattes} \quad [m]$

$v = \text{Windgeschwindigkeit} \quad \left[\frac{m}{s} \right]$

Das vollständige elliptische Integral $K(\epsilon)$, kann mathematischen Formelsammlungen entnommen werden (z.B. Abramowitz & Stegun 1972).

Die aus den gemessenen Stomadimensionen nach diesen Formeln berechneten stomatären Leitfähigkeiten wurden in Abb. 27 dem aus Gaswechseldaten berechnetem g_s (zur Berechnung siehe S. 21) gegenübergestellt. Hierzu muß allerdings bemerkt werden, daß beide Modelle die Diffusion durch relativ weit geöffnete Poren beschreiben, bei denen die mittlere freie Weglänge der Molekülbewegung deutlich kleiner als der Porendurchmesser ist und folglich die Kollisionen der Gasmoleküle mit der Porenwand keine Rolle spielt, Bei Spaltweiten unter $0.1 \mu m$ (Kerstiens 1996) trifft dies nicht mehr zu , hier kommt es zur "Knudsen Diffusion" (Leuning 1983). bei der die Gasmoleküle häufiger mit der Porenwand



kollidieren, als mit anderen Gasmolekülen. Dieser Aperturbereich kann optisch zwar nicht mehr aufgelöst werden und es existieren auch keine anderen Methoden um so geringe Öffnungsgrade einwandfrei zu messen (Kerstiens 1996), aber dennoch ist bei allgemein geringen Öffnungsgraden damit zu rechnen, daß viele Stomata so geringe Aperturen aufweisen. Im unteren Aperturbereich sind diese Berechnungen wegen der Vernachlässigung der Knudsen-Diffusion also nicht ganz korrekt.

Bei beiden Arten ergab sich eine Abweichung der gemessenen von den aus den Aperturen errechneten stomatären Leitfähigkeiten. Beide Modelle unterschätzten die stomatäre Leitfähigkeit deutlich und sagten eine nahezu lineare Abhängigkeit der Leitfähigkeit von der Apertur voraus, gemessen wurde dagegen eine nichtlineare Beziehung, die einer Sättigungskurve entspricht. Am deutlichsten ist der Unterschied bei geringen Aperturen: Der steile Anstieg der Leitfähigkeit nach dem Öffnen spiegelt sich in den Modellen nicht wider. Dagegen nimmt die Übereinstimmung bei größeren Aperturen zu. Der durch die Vernachlässigung der Knudsen-Diffusion erzeugte Fehler bei den Berechnungen kann die Differenz zwischen gemessenen und errechneten Werten nicht erklären da er zu einer Überschätzung der Leitfähigkeit führen sollte und nicht zu einer Unterschätzung (Kerstiens 1996).

Die Gründe für diese Abweichungen sind nicht leicht erkennbar. Meßfehler des Gaswechsels konnten als Ursache ausgeschlossen werden, da die Genauigkeit der Δ_w -Bestimmung durch die Verwendung geeichter Taupunktspiegel und Thermoelemente zur Blatttemperaturmessung sehr hoch ist. Die Genauigkeit der Transpirationmessung wurde durch Wiegen des Wasserverlustes eines wassergefüllten Gefäßes kontrolliert und war ebenfalls sehr hoch. Die Grenzschichtleitfähigkeit, die bei sehr geringen Werten dieses Ergebnis erklären könnte, betrug in der Küvette ca. 900 mmol/m²*s und ist bei der Berechnung der stomatären Leitfähigkeit in Abb. 27 bereits berücksichtigt.

Die qualitative Gültigkeit der gemessenen Beziehung zwischen Apertur und g_L wird durch Nonami, Schulze und Ziegler (1991) gestützt, die eine ähnliche Sättigungsbeziehung an *Tradescantia virginiana* gefunden haben.

Eine mögliche Fehlerquelle könnte eine geringe Repräsentativität der gemessenen Stomata für die Grundgesamtheit sein. Die untersuchten Stomata stammten alle aus einem ca. 1,5 cm² großen Blattausschnitt in der Mitte des Blattes. Eine dadurch verursachte systematische Abweichung der Länge der Poren oder ihres Öffnungsgrades könnte evtl. einen Fehler der Steigung des Kurvenverlaufs zwischen der berechneten und der gemessenen stomatären Leitfähigkeit erklären.

Daher ist als der entscheidende und aus diesen Ergebnissen gesicherte Unterschied, zwischen der empirisch ermittelten und den theoretischen Beziehungen, die Sättigungscharakteristik bei größeren Aperturen zu sehen.

Was könnten die Ursachen für diesen Übergang in die Sättigung sein: Zum einen könnten die mathematischen Modelle die Diffusionsverhältnisse durch die stomatären Poren falsch beschreiben oder zu sehr vereinfachen. Dagegen spricht aber, daß für physikalische Blattmodelle aus perforierten Metallfolien Ergebnisse von Diffusionsversuchen vorliegen (Ting & Loomis 1963; Ting & Loomis 1965), die mit dem Modell von Lushnikov *et al.* (1994) übereinstimmen.

Eine andere Erklärung könnte aber auch sein, daß die Berechnung der stomatären Leitfähigkeit aus der Transpiration und der Wasserdampfdruckdifferenz auf falschen Voraussetzungen beruht. Bei der Berechnung der stomatären Leitfähigkeit wird angenommen, daß in der substomatären Höhle der Wasserdampfdruck nur geringfügig unter dem Sättigungsdampfdruck liegt (Ball 1987), daß also Δ_w tatsächlich in voller Höhe die Diffusion durch die Stomata antreibt. Diese Annahme impliziert einen Diffusionswiderstand im Mesophyll der praktisch gleich null ist. Im Gegensatz dazu zeigen die Arbeiten von Jarvis & Slatyer (1970), Ward & Bunce (1986) und Egorov & Karpushkin (1988), daß der Wasserdampfdruck der Interzellular-Atmosphäre deutlich von der Sättigung abweichen kann. Letztere schätzen, daß die relative Feuchte in den Interzellularen 90-95% oder sogar noch niedriger liegen kann.

Kontrovers diskutiert wird aber, welche Widerstände für den Aufbau von Wasserdampfdruckgradienten in den Interzellularen des Mesophylls verantwortlich sein könnten.

Es ist bekannt, daß die Cuticula bis in die substomatäre Höhle hineinreichen kann (Boyer 1985; Wullschleger & Oosterhuis 1989; Nonami *et al.* 1991), daß sogar teilweise die Epidermiszellen eine Cuticula auf der Seite haben, die der substomatären Höhle zugewandt ist (Pesacreta & Hasenstein 1999). Daher könnte der Hauptverdunstungsort des Wassers tatsächlich in geringerem Maße als früher angenommen (Maercker 1965; Meidner 1975; Meidner 1976; Tyree & Yianoulis 1980), die Schließzelle und die benachbarten Epidermiszellen sein, sondern entfernter von den stomatären Poren liegen (Nonami *et al.* 1991). Dies würde bedeuten, daß der Widerstand für die H₂O-Diffusion in den Interzellularen des Mesophylls nicht mehr zu vernachlässigen wäre. Die Gesamtleitfähigkeit des Blattes, die

sich vereinfacht aus $g_L = \frac{E}{\Delta_w}$ ergibt, würde damit auch Komponenten der

Mesophylleleitfähigkeit enthalten, und die stomatäre Leitfähigkeit nicht korrekt beschreiben. Dies könnte eine Erklärung für den Übergang von g_L in die Sättigung bei höheren Aperturen sein.

Experimentell und rechnerisch ermittelte interzelluläre Leitfähigkeiten für die Diffusion durch das Mesophyll variieren bei verschiedenen Autoren (Nobel 1991; Parkhurst 1994) zwischen 100 und 1000 mmol/m²*s. Diese Werte können aber nicht mehr als einen groben

Anhaltspunkt für die Größenordnung interzellulärer Diffusionswiderstände geben, da zum einen die zur Ermittlung der Mesophyllwiderstände verwendeten experimentellen Anordnungen nur den eindimensionalen direkten Diffusionsweg berücksichtigten und die tatsächlichen Diffusionswege dreidimensional sind. Zum anderen ist der tatsächliche Evaporationsort des Wassers nicht genau bekannt; es gibt darüber widersprechende Meinungen. Wenn der Großteil des Wassers im stomatischen Mesophyll evaporiert (Tyree & Yianoulis 1980), so ist der durchschnittliche Diffusionsweg der Wassermoleküle kürzer als die den genannten Mesophyll-Leitfähigkeiten zugrundeliegende Blattdicke. Sind die Diffusionswege länger, da die substomatäre Höhle z.T. mit einer Cuticula ausgekleidet ist (Boyer 1985; Nonami et al. 1991), dann dürften die Mesophyll-Leitfähigkeiten in der Größenordnung der stomatischen Leitfähigkeiten liegen und bei sehr weit geöffneten Stomata die Transpirationsrate mit beeinflussen.

Ein weiterer Widerstand könnte an der Grenzfläche Mesophyll-Interzellularen vorhanden sein. Diese Grenzfläche besitzt hydrophobe Eigenschaften (Lewis 1948; Sheriff 1977). Scott (1950) beschrieb mit Hilfe von lichtmikroskopischen Untersuchungen eine "Suberinisierung" der internen Oberflächen der Blätter zahlreicher Arten, wobei die chemische Natur dieser Schicht offenblieb. Mit dieser internen Cuticula könnte auch ein Widerstand für den Übertritt aus der flüssigen in die Gasphase einher gehen. Allerdings ist die Hydrophobizität einer Oberfläche nicht gleichzusetzen mit einem erhöhten Widerstand für den Durchtritt von Wassermolekülen (Schreiber, pers. Mittlg.). Das Vorhandensein eines solchen Evaporationswiderstandes wurde in mehreren Arbeiten mit widersprüchlichen Ergebnissen untersucht. (z.B. Fischer 1968b; Jarvis & Slatyer 1970). Diese Widersprüche entstanden z.T. sicherlich durch die damals noch mit Artefakten behaftete Technik der Gaswechselformen. Farquhar & Raschke (1978) und Jones & Higgs (1980) zeigten dann allerdings übereinstimmend, daß der Evaporationswiderstand vernachlässigbar gering ist. Jones & Higgs (1980) verglichen die Evaporation wassergesättigten Filterpapiers mit der von Blattscheiben, denen die Epidermis abgezogen war und ermittelten für diese einen sehr geringen Evaporationswiderstand. Farquhar & Raschke (1978) maßen gleichzeitige die ab- und adaxialen Transpiration amphistomatischer Blätter und die Diffusion von Helium durch die Lamina. Die beteiligten Diffusionswiderstände konnten so abgeschätzt und als Restwiderstand der Wandwiderstand für den Übertritt des Wassers in die Gasphase ermittelt werden. Bei verschiedenen Arten wurde so ein vernachlässigbar kleiner Evaporationswiderstand gemessen und gefolgert, daß der Wasserdampfdruck an der Oberfläche der Mesophyllzellen praktisch gleich dem Sättigungsdampfdruck ist. Wie Boyer (1985) ausführt, zeigen diese Ergebnisse aber auch, daß ein Mesophyllwiderstand für die Diffusion von Wasserdampf durch die Interzellularen existiert. Dieser hat eine

Größenordnung, die eine vorwiegende Evaporation in der Mitte des Blattes und weniger in den substomatären Höhlen vermuten läßt.

Die Annahme von bedeutsamen Diffusions- oder Evaporationswiderständen im Mesophyll könnte also eine Erklärung für den Übergang der Blattleitfähigkeit in die Sättigung bei großen Aperturen sein.

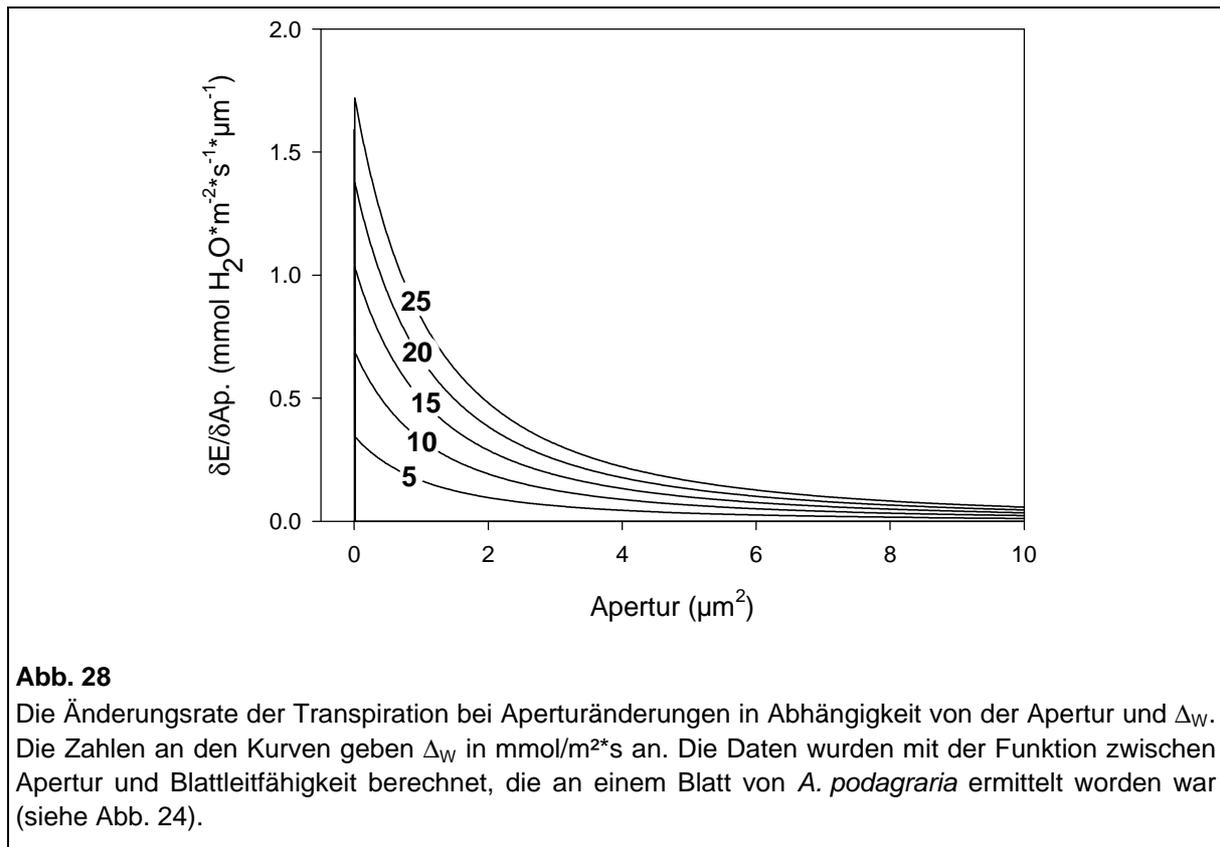
Allerdings müßte dann die beste Übereinstimmung zwischen gemessenen und errechneten Werten bei geringen Aperturen sein – und hier ist die größte Diskrepanz! Daher kann auch über einen noch unbekanntem physikalischen Effekt spekuliert werden, der die relative Wirksamkeit geringer Porenflächen erhöht.

Da im Rahmen dieser Arbeit weder die Gültigkeit der Formeln von Parlange und Waggoner (1970) und Lushnikov *et al.* (1994) noch die Höhe der Mesophyllwiderstände untersucht werden konnten, kann hier nur auf den offensichtlichen Widerspruch der theoretischen Modelle zu den hier vorgestellten Meßergebnissen hingewiesen werden. Eine mögliche Erklärung sind die nicht genau bekannten Evaporationsorte und die damit möglicherweise unterschätzten Diffusionswiderstände im Mesophyll. Eine Optimierung der Modelle zur physikalischen Beschreibung des Gasaustausches durch die Stomata durch Vergleiche mit realen Blättern wäre sicher lohnend, würde aber den Rahmen dieser Arbeit sprengen.

3.4.1.2. Die stomatäre Kontrolle der Transpiration und der Photosynthesekapazität

Die Spaltfläche determiniert die Blattleitfähigkeit. Die Transpiration und die Diffusion von CO₂ ergeben sich als das Produkt aus den Konzentrationsgradienten von Wasserdampf (Δ_w) bzw. Kohlendioxid mit g_L . Diese beiden Konzentrationsgradienten verhalten sich aber sehr unterschiedlich. Δ_w wird hauptsächlich durch das Wasserdampfdruckdefizit der freien Atmosphäre bestimmt wird, da auch bei hoher Transpirationsrate der Wasserdampfdruck im Blattinneren nur leicht absinkt und die freie Atmosphäre als praktisch unbegrenzte Senke angesehen werden kann (Nobel 1991). Dagegen unterliegt der CO₂-Gradient aber auch einem Einfluß durch die CO₂-Flußrate selbst, denn der Photosyntheseapparat ist keine unbegrenzt aufnahmefähige CO₂-Senke. Wird dieser CO₂-gesättigt, steigt die CO₂-Konzentration im Mesophyll an.

Der unterschiedliche Kurvenverlauf von g_L und A_{max} in Abhängigkeit von der Apertur erklärt sich also dadurch, daß der Wasserdampfdruckgradient, der die Transpiration treibt, sich durch das stomatäre Öffnen kaum ändert, der CO₂-Gradient dagegen erheblich. Bei völlig geschlossenen Stomata ist C_i am Kompensationspunkt der Photosynthese. Beim Öffnen der Stomata stellt sich ein Fließgleichgewicht zwischen der Aufnahme in die Chloroplasten und der Diffusion durch die Stomata ein und C_i steigt in dem Maß an, in dem biochemische

**Abb. 28**

Die Änderungsrate der Transpiration bei Aperturänderungen in Abhängigkeit von der Apertur und Δ_w . Die Zahlen an den Kurven geben Δ_w in $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ an. Die Daten wurden mit der Funktion zwischen Apertur und Blattleitfähigkeit berechnet, die an einem Blatt von *A. podagraria* ermittelt worden war (siehe Abb. 24).

Prozesse beginnen die CO_2 -Aufnahme zu limitieren (Farquhar & Sharkey 1982). Dies führt dazu, daß mit dem Öffnen der Stomata insbesondere bei Arten mit niedriger Photosynthesekapazität schon bei geringen Aperturen die CO_2 -Aufnahme gesättigt ist, die Wasserabgabe aber durchaus noch weiter ansteigt.

Der Vergleich der beiden Arten zeigt, daß A_{max} bei *A. podagraria* aufgrund der geringen Photosynthesekapazität bei einem sehr geringen Porenanteil bereits nicht mehr durch die stomatäre Limitierung der CO_2 -Diffusion limitiert ist. *S. nigra* braucht dagegen einen größeren Porenanteil um den CO_2 -Bedarf des leistungsfähigeren Photosyntheseapparates zu decken.

Die positive Korrelation zwischen A_{max} und $g_{L\text{max}}$ (Wong et al. 1979) läßt sich, wie diese beiden Beispiele zeigen, auch auf die Beziehung A_{max} -maximale Apertur übertragen: Eine höhere Photosynthesekapazität bedingt einen größeren Diffusionsquerschnitt. Für Arten mit geringer Photosynthesekapazität wie *A. podagraria* bedeutet dies, daß sehr geringe Öffnungsgrade und daher eine vergleichsweise geringe stomatäre Aktivität ausreichend sind. Natürlich gilt diese Regel nicht absolut, sondern nur bei vergleichbaren Stomadimensionen, und wenn Versenkung der Stomata, Behaarung oder dgl. den Einfluß der stomatären Apertur auf die Blattleitfähigkeit nicht modifiziert.

Die nichtlineare Abhängigkeit zwischen Apertur und Transpiration hat Konsequenzen für die stomatäre Regulation: Eine bestimmte Änderung der Apertur hat in Abhängigkeit vom Öffnungsgrad und Δ_w einen sehr unterschiedlichen Effekt auf die Transpiration (Abb. 28). Bei

großer Apertur und niedrigem Δ_w regulieren Volumenänderungen der Schließzellen die Transpiration viel effektiver, als bei kleiner Apertur und hohem Δ_w . Die Abbildung verdeutlicht zudem die Diskontinuität am Punkt des stomatären Öffnens: Das kontinuierliche Anschwellen der Schließzellen führt erst ab einer gewissen Schwelle zur Überwindung der "Spannungsphase" und zum Öffnen des Spaltes (siehe dazu S. 100). Während der Spannungsphase erfolgt keine Transpiration durch eine Pore; Bewegungen bleiben ohne Auswirkung. Die Transpiration setzt dann plötzlich beim ersten Öffnen des Spaltes ein. Diese Diskontinuität zwischen der physiologischen Reaktion und der Regulation des Gasaustausches hat für die Dynamik der stomatären Bewegungen Konsequenzen. Dieses wird auf S. 100 eingehender diskutiert.

Außerdem macht Abb. 28 klar, daß weit geöffnete Stomata einen erheblich größeren physiologischen Aufwand treiben müssen, um die Blattleitfähigkeit zu steigern, als geringfügig geöffnete Stomata. Eine interessante Frage, die aber über diese Arbeit hinausgeht, schließt sich hier an: Zeigen weit geöffnete Stomata schnellere Bewegungen, um über den gesamten Öffnungsbereich eine gleichmäßige Änderungsrate der Blattleitfähigkeit zu erreichen?

3.5. Die Lichtabhängigkeit der stomatären Reaktion: Gleichgewichtsreaktionen und die Rolle der stomatären Variabilität

Um die Lichtabhängigkeit der stomatären Reaktion zu ermitteln, wurden Experimente mit stufenweise ansteigender Lichtintensität ("Lichttreppen") durchgeführt. In jeder Lichtstufe wurde die Apertur gemessen, sobald kein weiterer Anstieg der Blattleitfähigkeit mehr erfolgte, mindestens aber nach einer Stunde unveränderter PPFD. Das hieß nicht für jede einzelne Spaltöffnung, daß ein stabiler Endzustand erreicht war, da die Öffnungsreaktionen

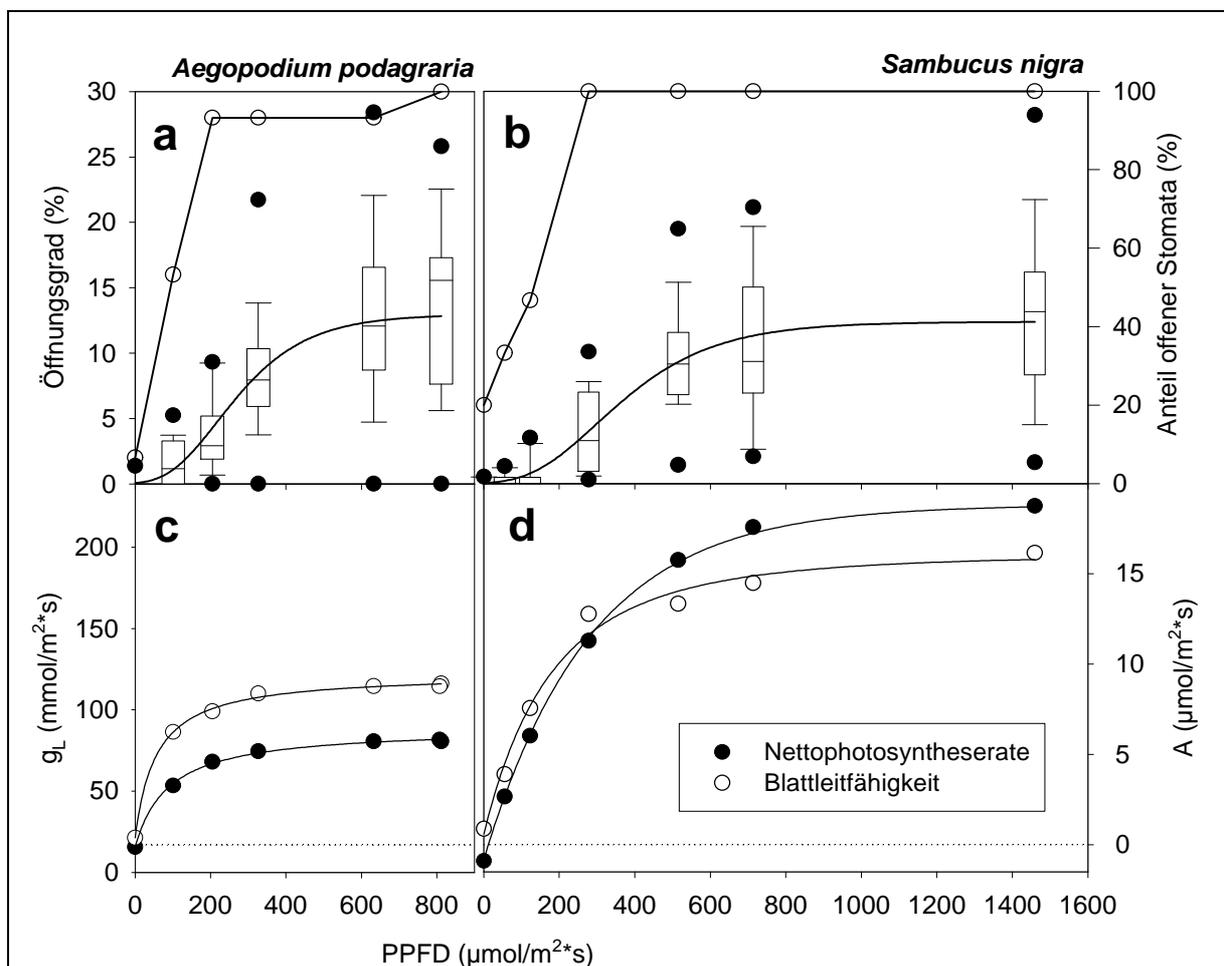


Abb. 29

Die Abhängigkeit der stomatären Gleichgewichtsreaktion, der Nettophotosyntheserate und der Blattleitfähigkeit von der PPFD bei *S. nigra* und *A. podagraria* gezeigt an zwei repräsentativen Blättern. Bei niedrigem Δ_w (4-7 mmol/mol) wurde die PPFD stufenweise erhöht (Lichttreppe) und jeweils nach Erreichen eines stabilen Zustandes des Gaswechsels die Aperturmessungen durchgeführt. Bei beiden Arten wurden 15 Stomata untersucht. a) und b) zeigen als Boxplot die Verteilung der Aperturen (Median, 10., 25., 50., 75. Und 90. Perzentil). Gefüllte Symbole zeigen Aperturen außerhalb des 90. bzw. 10. Perzentils. Die offenen Symbole in a) und b) zeigen den Prozentsatz geöffneter Stomata. In b) und c) wird die zu den Zeitpunkten der Aperturmessung gemessene Blattleitfähigkeit und Nettophotosyntheserate dargestellt.

bei einigen Stomata so langsam verliefen, daß auch nach Stunden kein "steady state" erreicht war, oder da unter bestimmten Bedingungen nicht gedämpfte Oszillationen auftraten.

Es ist daher praktisch undurchführbar, bei der Vielfalt der stomatären Bewegungen, für jede beobachtete Spaltöffnung die Aperturmessung zum Zeitpunkt des Gleichgewichts durchzuführen.

Darum wird Gleichgewicht als konstante Blattleitfähigkeit definiert, die eine stabile Apertur

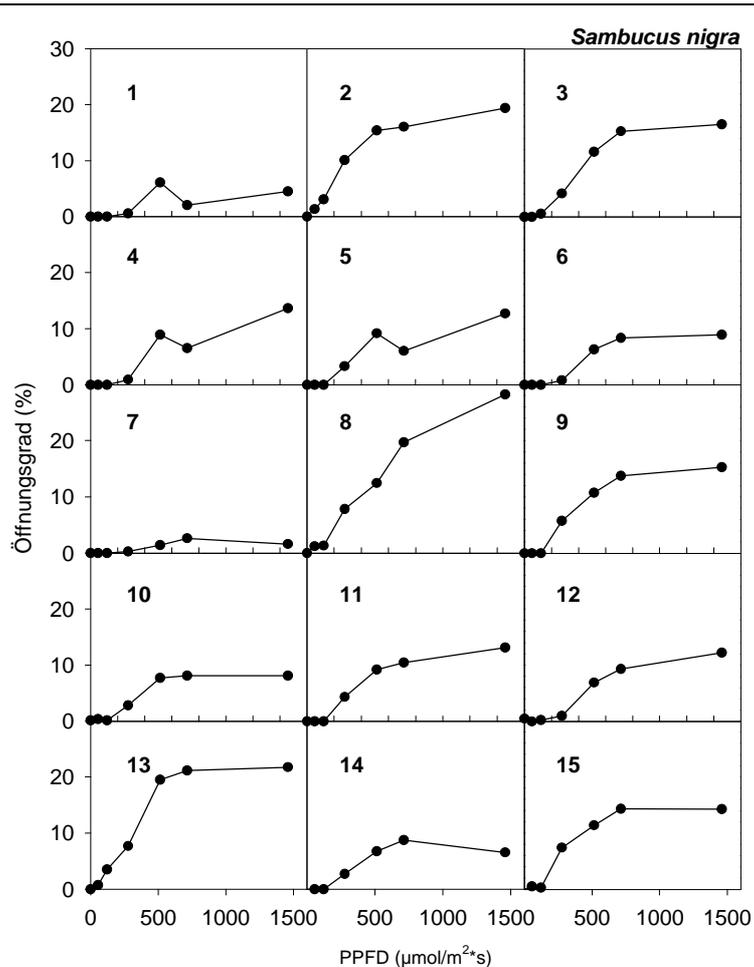


Abb. 30

Lichtabhängigkeit der stomatären Gleichgewichtsreaktion von 15 Stomata von *S. nigra* (dasselbe Experiment wie Abb. 29). Hier wird der individuell unterschiedlichen Kurvenverlauf demonstriert. Auffällig ist insbesondere die unterschiedliche zum Öffnen erforderliche PPFD (Stoma 2 und 9) und die unterschiedliche Charakteristik der Lichtabhängigkeit (z.B. Stomata 7,8,9).

der Mehrheit der Stomata anzeigt.

Die Beziehung zwischen PPFD und mittlerer Apertur läßt sich bei beiden Arten am besten durch eine sigmoide Funktion beschreiben (Abb. 29): Der Anstieg der Apertur ist bei geringer PPFD zunächst flach, zwischen 100 und 600 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ am steilsten und geht bei höherer PPFD in Sättigung über. Die einzelnen Stomata zeigten aber keine sigmoide Abhängigkeit

der Apertur von der PPF, sondern eine Sättigungsbeziehung. Der Beginn des Öffnens erfolgte allerdings bei einer unterschiedlichen Schwellen-PPFD (Abb. 61). Bis zu einer PPF von 200 (*A. podagraria*) bzw. 300 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ (*S. nigra*) sind immer noch einige Stomata geschlossen. Die Blattleitfähigkeit beschreibt in Abhängigkeit von der PPF eine hyperbolische Sättigungskurve, und steht damit deutlich im Gegensatz zur sigmoiden Form der Beziehung zwischen PPF und mittlerer Apertur.

Die Nettophotosyntheserate zeigt eine enge Parallelität zur Blattleitfähigkeit. Der Übergang in die Lichtsättigung erfolgte bei 500 (*A. podagraria*) bzw. 700 (*S. nigra*) $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Dabei erreichten die Blätter, entsprechend der unterschiedlichen Lichtadaptation der beiden Arten unterschiedliche maximale Photosyntheseraten.

3.5.1. Diskussion: Rolle der stomatären Variabilität bei der Anpassung der Blattleitfähigkeit an die Photosyntheserate.

Der sigmoide Kurvenverlauf der Abhängigkeit der mittleren Apertur von der PPF ist in mehrfacher Hinsicht interessant. Zum einen entspricht er nicht der typischen physiologischen Reaktion biologischer Sensoren, die typischerweise die Form eine Sättigungskurve vom Michaelis-Menten-Typ zeigt. Z.B. wurde für Kaliumkanäle von Schließzellen eine solche Form der Abhängigkeit von der Auxinkonzentration gezeigt (Lohse & Hedrich 1995).

Zum andern entspricht die sigmoide Reaktion der mittleren Apertur nicht der Abhängigkeit

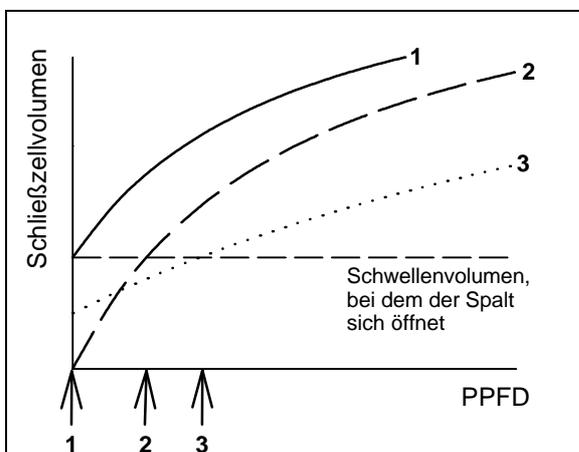


Abb. 31
Schematische Darstellung zur Erklärung unterschiedlicher Schwellenwerte der PPF, bei der Stomata öffnen unter der Annahme, daß das Schließzellvolumen eine hyperbolische Sättigungsfunktion der PPF ist. Die Pfeile markieren die PPF, die die einzelnen Stomata mindestens zum Öffnen benötigen.

der Blattleitfähigkeit von der PPF, die eine typische Sättigungskurve darstellt. Dieser Gegensatz läßt sich leicht durch die steile Zunahme der Blattleitfähigkeit bei geringen Öffnungsgraden erklären (Abb. 25), so daß der geringe Anstieg der Apertur unterhalb einer PPF von ca. $200\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ einen Anstieg von g_L bewirkt, der proportional der Zunahme von A ist. Die Parallelität von g_L und A ist eine Voraussetzung für die stomatäre Optimierung des Gaswechsels (Farquhar & Sharkey 1982). Hingegen die mittlere Apertur in Form einer Sättigungsbeziehung von der PPF ab, ergäbe sich ein wesentlich steilerer Anstieg von g_L bei geringer PPF. Die zunächst flache Zunahme der Apertur mit der PPF ermöglicht dagegen eine bessere

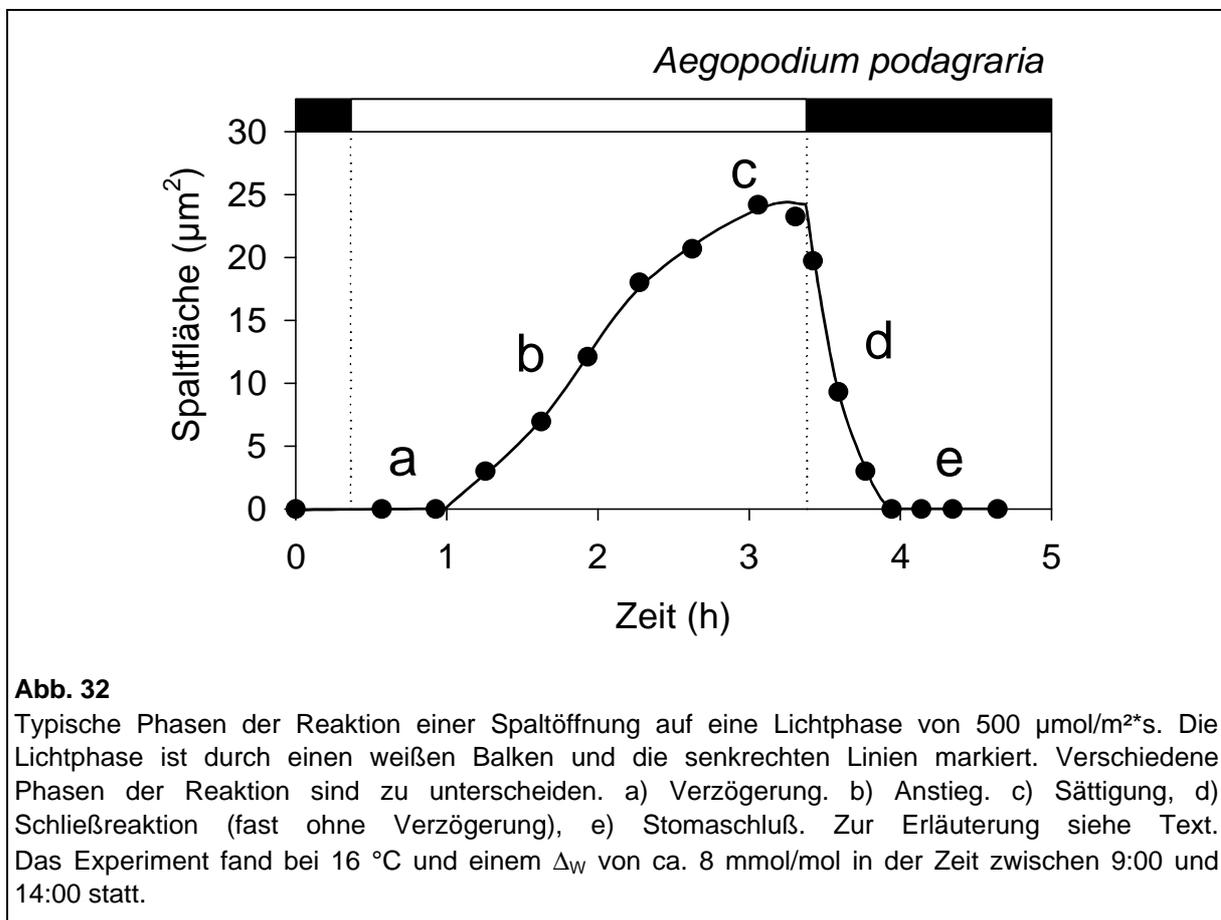
Proportionalität von g_L zu A . Angesichts des steilen Anstiegs von g_L bei geringen Aperturen kann die sigmoide Abhängigkeit der Apertur vom Licht daher als Adaptation zur besseren Anpassung der Blattleitfähigkeit an den CO_2 -Bedarf angesehen werden.

Wie wird aber diese sigmoide Abhängigkeit verwirklicht? Die Lichtabhängigkeit der Reaktion einzelner Stomata zeigt, daß die Apertur jeder Spaltöffnung für sich in Form einer Sättigungsfunktion von der PPFd abhängt (Abb. 30). Allerdings sind viele Stomata bei geringer PPFd geschlossen und öffnen erst oberhalb eines individuell unterschiedlichen Schwellenwertes. Dadurch ergibt sich ein nur geringer Anstieg der *mittleren* Apertur bei geringer PPFd. Die Variation der Schwellenwerte der PPFd die einzelne Stomata für das Öffnen benötigen, ist vermutlich durch die Eigenschaft der Schließzellen bedingt, auch unter das zum Öffnen des Spaltes notwendige Volumen zu schrumpfen (siehe dazu auch Abb. 63). Eine Variation in der Größe dieses Volumenbereiches der "Spannungsphase" hat bei einer vermuteten hyperbolischen Abhängigkeit des Schließzellvolumens von der PPFd eine Variation der zum Öffnen nötigen Schwellen-PPFD zur Folge (Abb. 31). Da die unterschiedlichen Aperturen bei *S. nigra* und *A. podagraria* in der Regel offenbar räumlich homogen verteilt sind (Abb. 22 und Abb. 23), kann man davon ausgehen, daß leicht geöffnete und geschlossene Stomata benachbart auf dem Blatt liegen und das Mesophyll im Bereich einer geschlossenen Spaltöffnung durch laterale Diffusion in den Interzellularen durch die benachbarten leicht geöffneten Stomata mit versorgt wird. Wie weit die kleinräumige Heterogenität der Aperturen eine Differenzierung der interzellulären CO_2 -Konzentration bewirkt ist hängt vom Diffusionswiderstand für CO_2 in den Interzellularen ab, der schwer zu bestimmen, und bei Blättern verschiedener Arten sehr unterschiedlich sein kann (Parkhurst 1994). Einen Hinweis geben aber die bildgebenden Chlorophyllfluoreszenzmessungen an Blättern (z.B. Meyer & Genty 1998). Sie zeigen scharfe Gradienten der Fluoreszenz, die C_1 -Gradienten zugeschrieben werden, nur an Bündelscheiden, die Areolen gasdicht voneinander abgrenzen. Innerhalb der Areolen ist die Fluoreszenz zumindest in der Größendimension von ca. 1 mm^2 homogen. Daher kann man vermuten, daß die laterale Diffusion ausreicht, um die kleinräumigen Aperturunterschiede weitgehend auszugleichen. Die Variation der zum Öffnen notwendigen Reizintensitäten führt also zu einem flacheren Anstieg der Blattleitfähigkeit im unteren Öffnungsbereich. Dies erscheint nicht nur vorteilhaft für die Feineinstellung der Blattleitfähigkeit im unteren Aperturbereich, sondern auch für die dynamischen Eigenschaften der stomatären Reaktion, wie auf S. 108 erläutert.

3.6. Dynamische Eigenschaften der stomatären Reaktion: ein Ansatz zur Simulation

Die stomatäre Reaktion auf Änderung der PPFD zeigt typischerweise verschiedene Phasen (Abb. 32). Nach Erhöhung der PPFD verstreicht eine unterschiedlich lange Zeitspanne, bis die Pore sich öffnet. In dieser Phase sind die Stomata physiologisch nicht inaktiv, vielmehr schwellen die Schließzellen an, befinden sich aber noch in der "Spannungsphase", in der Schließzellturgor nicht zum Öffnen des Spaltes ausreicht. Diese Aktivität ließ sich in anderen Experimenten anhand der Größenänderung des Schließzellapparates nachweisen (Abb. 62). Nach dem Öffnen des Spaltes folgt eine Phase des Öffnens (b). Die Öffnungsreaktion verlangsamt sich schließlich und geht in die Sättigung über (c). Nach Absenkung der PPFD setzt mit geringer Verzögerung die Schließreaktion ein, die sich bei geringen Spaltweiten meist etwas verlangsamt (d). Sind die Stomata geschlossen (e) ist davon auszugehen, daß die Schließzellen noch einige Zeit weiterschrumpfen.

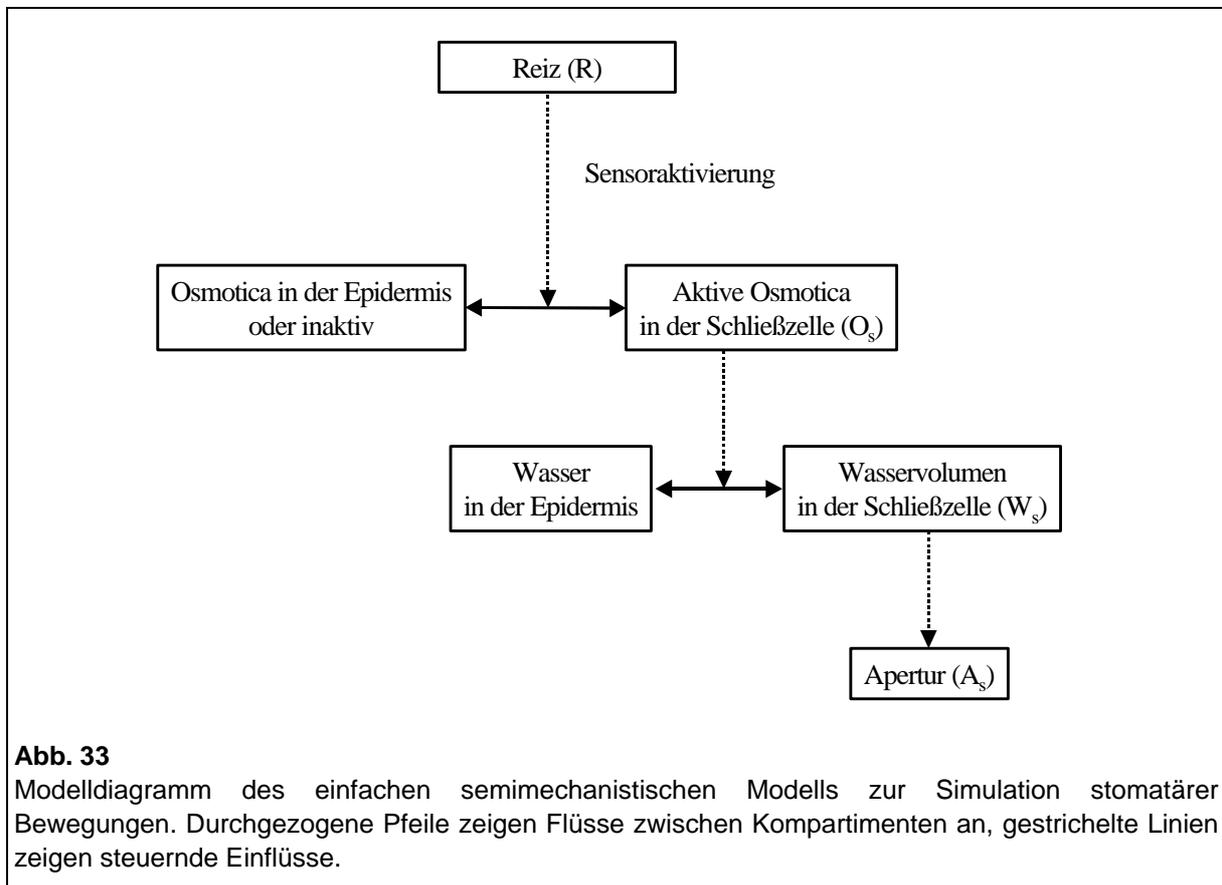
Die der stomatären Reaktion zugrundeliegenden physiologischen Prozesse sind zu kompliziert und gegenwärtig im Detail zu wenig bekannt, um sie explizit in einem mechanistischen Modell der stomatären Reaktion simulieren zu können. Dennoch soll hier ein Ansatz beschrieben werden, wie die grundlegenden Prozesse, die bei der stomatären



Bewegung ablaufen, unter starker Vereinfachung in einem semimechanistischen Modell simuliert werden können. Dieser Ansatz basiert auf einem Modell, das von Kirschbaum *et al.* (1988) entwickelt wurde und die stomatäre Reaktion in drei voneinander abhängende Grundprozesse aufgliedert:

- Ein Sensor reagiert auf eine Erhöhung der Reizstärke durch Umwandlung von einer inaktiven in eine aktive Form.
- Abhängig von dem Aktivierungsgrad des Sensors werden osmotisch aktive Substanzen in der Schließzelle akkumuliert, wodurch sich ein osmotisches Potential aufbaut.
- Von diesem osmotischen Potential getrieben strömt Wasser in die Schließzelle, ihr Volumen nimmt zu und die Pore öffnet sich.

Dieses Modell diente zur Beschreibung der dynamischen Änderung der Blattleitfähigkeit im variablen Lichtklima und wurde daher anhand von Gaswechselfmessungen parametrisiert. Damit leistet es eine Beschreibung des Effektes der integrierten Reaktionen aller Stomata eines Blattes, eignet sich aber nicht zur Voraussage individueller stomatärer Reaktionen. Die Variabilität der individuellen stomatären Reaktionen und die Volumenänderungen in der "Spannungsphase" bei geschlossenen Poren bleiben unberücksichtigt. Ferner wird in diesem Modell angenommen, daß das Schließzellvolumen linear mit der Apertur und der stomatären Leitfähigkeit verknüpft ist. Zur Beschreibung der Aperturbewegungen mußte dieser



Modellansatz also so verändert werden, daß er den tatsächlichen Verhältnissen entspricht. Das Modell wird in Abb. 33 als Diagramm dargestellt.

Die Aktivierung des "Sensors" als primäre biochemische Reaktion wird in diesem Modell als so schnell im Vergleich zu den wesentlich langsameren Schritten des Aufbaus eines osmotischen Potentials angenommen, daß dieser Schritt für die zeitliche Dynamik keine nennenswerte Rolle spielt. Daher wurde vereinfacht angenommen, daß der Reiz direkt die Akkumulationsrate der osmotisch aktiven Substanzen beeinflusst.

$$\frac{\partial O_S}{\partial t} = (R - O_S) * k_1$$

mit

R = Reizintensität

O_S = Konzentration osmotisch aktiver Substanzen

k_1 = Zeitkonstante für den Aufbau des osmotischen Potentials

Entsprechend ist im zweiten Schritt die Einstromrate von Wasser von der Konzentration osmotisch aktiver Substanzen abhängig:

$$\frac{\partial W_S}{\partial t} = (O_S - W_S) * k_2$$

mit

W_S = Wasservolumen in der Schließzelle

k_2 = Zeitkonstante für den Einstrom von Wasser

Die Apertur ist oberhalb eines Schwellenwertes des Volumens linear von diesem abhängig:

$$A_S = \frac{W_S - W_0}{1 - W_0} \quad \text{wenn } W_S \geq W_0$$

$$A_S = 0 \quad \text{wenn } W_S < W_0$$

mit

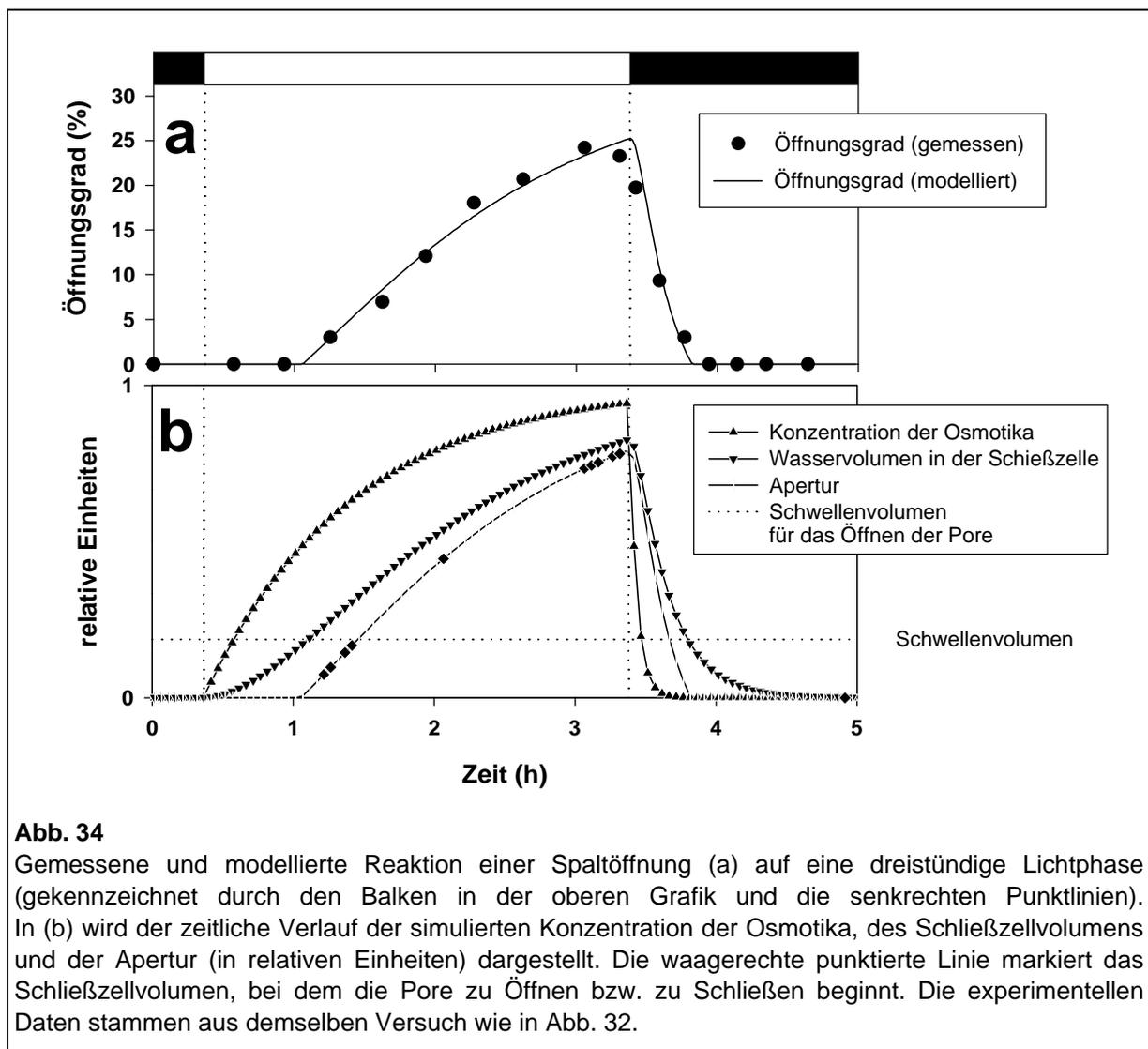
A_S = Apertur

W_0 = Wassergehalt bei dem der Spalt sich zu öffnen beginnt

Da die Konzentration osmotisch aktiver Substanzen und das Schließzellvolumen nicht direkt meßbar waren, erfolgt die Simulation in relativen Einheiten auf der Skala von 0 bis 1. Dabei entspricht der Wert 0 der Konzentration bzw. dem Schließzellvolumen bei weitestmöglicher Schrumpfung der Schließzellen, bedeutet also nicht ein tatsächliches Volumen von Null. Der Wert 1 entspricht der Konzentration von Osmotika bzw. dem Volumen im maximal geöffneten Zustand unter optimalen Öffnungsbedingungen. Die Skalierung der simulierten

Aperturwerte auf Öffnungsgrade erfolgt durch Multiplikation mit dem maximal erreichten Öffnungsgrad der betreffenden Spaltöffnung.

Das Öffnen und das Schließen der Stomata müssen in diesem Modell als getrennte Vorgänge behandelt werden, da sie auf physiologisch anderen Mechanismen beruhen (Kearns & Assmann 1993). Die Akkumulation osmotischer Substanzen beim Öffnen der Stomata ist hauptsächlich durch aktiven Transport über die Zellmembran getrieben, während das Schließen durch das Öffnen von Ionenkanälen passiv geschieht. Das Schließen kann daher viel schneller erfolgen, als das Öffnen. Ebenso ist die Durchlässigkeit der Schließzellmembran für Wasser nicht als konstant anzusehen, sondern kann z.B. durch Änderung der Menge von Aquaporinen während des Schließens vergrößert werden (Sarda *et al.* 1997). Daher wurden unterschiedliche Zeitkonstanten k_1 und k_2 für das Öffnen und Schließen der Stomata gewählt. Die Parameter des Modells wurden mit der Simulationssoftware "Modelmaker" (Cherwell Scientific, Oxford, UK) an experimentelle Daten



einzelner Stomata angepaßt (Abb. 34). Der Vergleich der simulierten Apertur mit den experimentell ermittelten Werten, zeigt, daß das beschriebene einfache Modell die wesentlichen Eigenschaften der stomatären Reaktion richtig beschreiben kann. Die unterschiedliche Verzögerung beim Öffnen und Schließen, wird durch die Einbeziehung der Volumenänderungen bei noch geschlossenen Stomata richtig simuliert. Auch die Tatsache, daß zum Zeitpunkt des ersten Öffnens der Pore die Öffnungsrate sofort hoch ist, wird durch die zu diesem Zeitpunkt bereits hohe Rate der Volumenzunahme erklärt. Weiter verdeutlicht das Modell, daß die hohen Schließraten beim Übergang zum völlig geschlossenen Zustand dadurch bedingt sind, daß das *Volumen* sich an diesem Punkt noch fern vom Minimum befindet und noch nahezu ungebremst abnimmt. Die Einbeziehung der "Spannungsphase" in das Modell erweist sich also als Voraussetzung für die richtige Beschreibung der stomatären Dynamik.

Hiermit wird ein einfaches Modell vorgestellt, das auf der Ebene einzelner Spaltöffnungen ansetzt und damit auch für individuelle Stomata anhand von experimentellen Daten parametrisierbar ist. Damit könnte es im Prinzip zur Vorhersage individuellen stomatären Verhaltens verwendet werden. Allerdings zeigen die Ergebnisse dieser Arbeit (S. 39), daß die Reproduzierbarkeit (und damit auch die Vorhersagbarkeit der individuellen Reaktionen durch Modelle) begrenzt ist. Immerhin ließe sich so ein realitätsnahes Modell der stomatären Reaktionen vieler individuell reagierender Stomata erstellen. Dieses könnte z.B. dazu verwendet werden, um Hypothesen über den Einfluß der stomatären Variabilität auf die Kontrolle des Gaswechsels (S. 59) und auf die Dynamik der stomatären Bewegungen (S. 108) zu testen. Für eine korrekte Beschreibung z.B. der Schwingungsphänomene bei *S. nigra* müßte das Modell um Komponenten negativer Rückkopplung erweitert werden. Dieser realitätsnahe, an einzelnen Stomata parametrisierbare Ansatz könnte weiterhin gut mit anderen Modellen verknüpft werden, welche die Wechselwirkung zwischen den stomatären Reaktionen, der lokalen Transpiration und den hydraulischen Verhältnissen der Epidermis räumlich simulieren (Haefner et al. 1997).

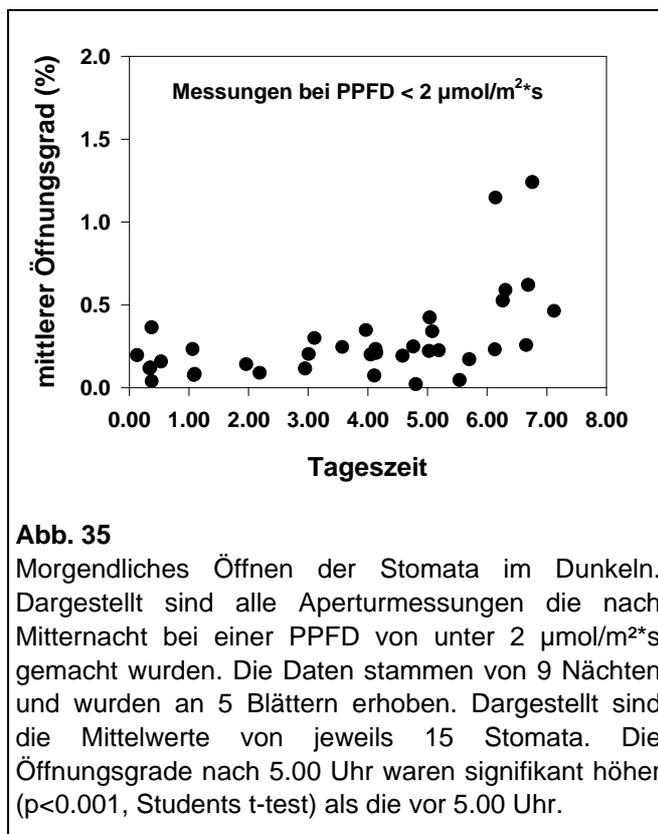
3.7. Die diurnale Änderung der Öffnungsbereitschaft

Die Wirkung von Umweltreizen auf die Stomata ist nicht zu allen Tageszeiten gleich, sondern unterliegt einer Modifikation durch eine endogene Rhythmik (Webb 1998). Diese bewirkt außerdem autonome diurnale Bewegungen, die auch unter völlig konstanten Bedingungen auftreten (Stålfelt 1963; Kaiser & Kappen 1997) Dieser Einfluß läßt sich in Freilandversuchen nur schwer von dem Einfluß der anderen, oft wesentlich stärkeren und schneller schwankenden, Einflüssen unterscheiden. Auf zwei Wegen wurde versucht, dennoch die Wirkung der endogenen Rhythmik zu überprüfen: Zum einen wurden Beobachtungen der stomatären Reaktion zum Teil auch über Nacht fortgesetzt, oder in den

frühen Morgenstunden begonnen, um zu überprüfen, ob die Stomata am Morgen schon im Dunkeln öffnen. Zum anderen wurde an einem Blatt in der Küvette unter konstanten Feuchte- und Temperaturverhältnissen die Reaktion auf Lichtreize zu unterschiedlichen Tageszeiten untersucht.

3.7.1. Morgendliches Öffnen

Insgesamt liegen von 9 Nächten Beobachtungen der stomatären Reaktion von *S. nigra* bei Dunkelheit zwischen 0 und 7 Uhr vor. In Abb. 35 werden alle Beobachtungen dieses



Zeitraumes, die noch bei Dunkelheit (definiert als PPFD < 2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$) gemacht wurden, gegen die Tageszeit aufgetragen. Darunter sind auch Tagesgänge, bei denen es aufgrund dichter Wolkenbedeckung erst ab 7:00 Uhr so hell wurde. Während der Nacht war die Mehrzahl der Stomata geschlossen, meist waren es nur ein oder zwei von 15 Stomata, die noch minimal geöffnet waren, und damit zu einem geringen mittleren Öffnungsgrad führten. Ab ca. fünf Uhr zeigte sich allerdings eine geringe Öffnungstendenz, die zu einem mittleren Öffnungsgrad von bis zu einem Prozent führte.

3.7.2. Zyklische Änderung der Empfindlichkeit für Lichtreize

Um die diurnalen Schwankungen der Reaktionsbereitschaft der Stomata zu untersuchen, wurde die Gaswechselreaktion eines Blattes auf einen regelmäßigen über mehrere Tage fortlaufenden Licht-Dunkelwechsel unter konstanten Temperatur- und Luftfeuchtebedingungen gemessen. Dazu wurde ein Blatt am Abend durch schwarzes Tuch vollständig vom Tageslicht abgeschirmt und eine durch eine Schaltuhr kontrollierte Lichtquelle über der Küvette montiert. Am folgenden Morgen wurde um 6:00 mit einem fortlaufenden Wechsel zwischen einer Stunde Licht (400 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$) und zwei Stunden

Dunkel begonnen. Der gemessene Verlauf der Blattleitfähigkeit (Abb. 36 unten) zeigte eine zyklische Schwankung der innerhalb der einstündigen Lichtphase erreichten Maxima. Die stärkste Reaktion trat zwischen 9:00 und 10:00 auf. Ab 15:00 nahm die Reaktion deutlich ab, und war von 18:00-03:00 sehr gering, um dann ab 6:00 wieder zuzunehmen. Derselbe Verlauf wiederholt sich nach 24 h in etwas abgeschwächter Form.

Da bei diesem Versuch keine direkten Aperturmessungen gemacht wurden, wurde die aus anderen Versuchen an diesem Blatt bekannte Beziehung zwischen mittlerem Öffnungsgrad und Blattleitfähigkeit verwendet, um den mittleren Öffnungsgrad der Stomata abzuschätzen (Abb. 36 oben). Zur Zeit der maximalen Empfindlichkeit um 9:00 –10:00 Uhr erreichten die Stomata danach etwa den zwanzigfachen Öffnungsgrad wie um 24:00 in der folgenden Nacht.

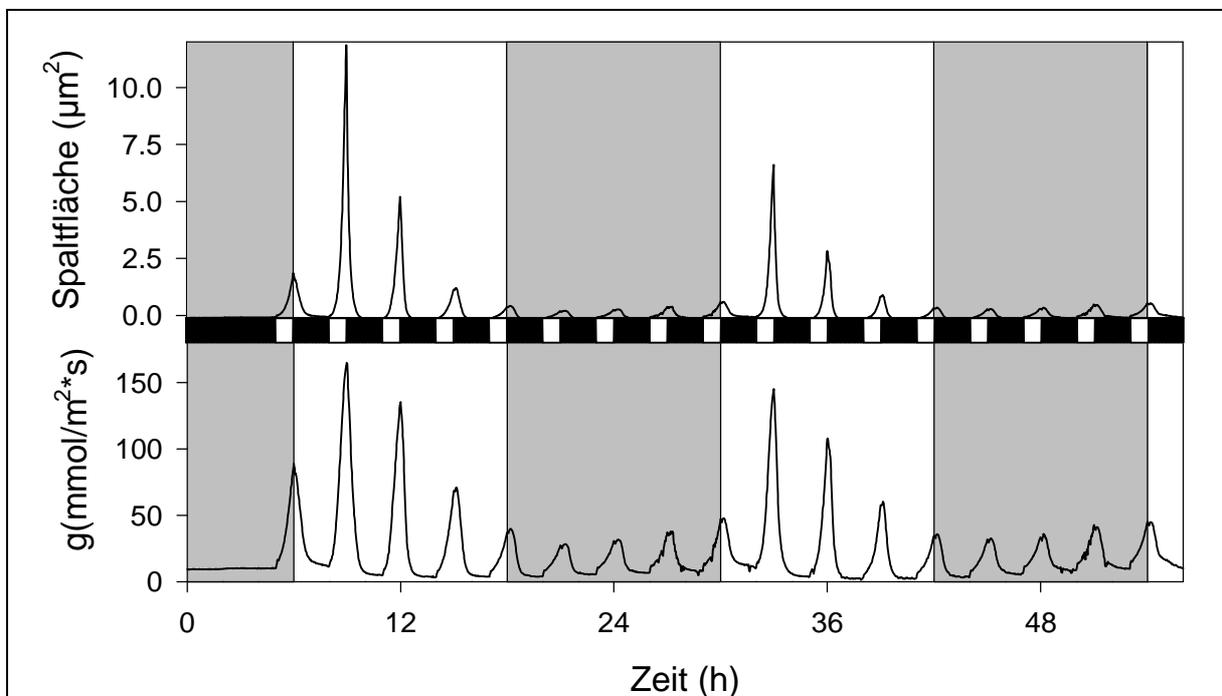


Abb. 36

Ein 60-stündiger Versuch zur Demonstration der diurnalen Schwankung der Reaktionsbereitschaft der Stomata von *S. nigra*. Der Versuch wurde im Freiland an einem Blatt durchgeführt, das vom Tageslicht völlig abgeschirmt wurde. Bei konstanter Temperatur (18°C) und Luftfeuchte ($\Delta_w = 8.5$ mmol/mol) wurde das Blatt einem konstantem Licht-Dunkelwechsel von 1h Licht/ 2h Dunkel ausgesetzt. Im Licht (helle Balken) betrug die PPFD $400 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Die normale Nachtphase ist durch graue Schattierung gekennzeichnet. Die Blattleitfähigkeit wurde mit der zuvor für dieses Blatt ermittelten Beziehung zwischen Apertur und g_L in mittlere Spaltfläche umgerechnet, um ein repräsentativeres Maß für die physiologische Aktivität der Stomata zu gewinnen.

3.7.3. Diskussion: Der Einfluß der endogenen circadianen Rhythmik

Da Transpirationmessungen in den Nacht- und Morgenstunden aufgrund der hohen Luftfeuchte meist versagen, liegen zu der Frage des morgendlichen Öffnens vor

Sonnenaufgang, soweit bekannt, keine Freilandbeobachtungen vor. Die Öffnungstendenz bei *S. nigra* war sehr schwach, und war nicht mit der zu vergleichen, die an anderen Pflanzen in Laborexperimenten festgestellt wurde (Stålfelt 1963; Kaiser 1994; Kaiser & Kappen 1997). Ein Grund dafür mag die niedrige Temperatur in den Morgenstunden sein, die im Freiland die Öffnungsreaktion hemmt, während in Laboruntersuchungen zur endogenen Rhythmik die Temperatur meist Tag und Nacht konstant gehalten wird. Die optimale Temperatur für das stomatäre Öffnen scheint deutlich höher als 30°C zu liegen (Stålfelt 1962; Schulze *et al.* 1973; Willmer 1983) und die Öffnungsgeschwindigkeit ist bei niedrigen Temperaturen geringer (Pepin & Livingston 1997). Daher dürften die morgendlichen Temperaturen die Tendenz zum morgendlichem Öffnen hemmen.

Eine alternative Erklärung zu dem Wirken einer endogenen circadianen Rhythmik wäre, daß bereits die geringe PPFD von 0-2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ stomatäre Reaktionen auslöste. Die Reaktion auf Blaulicht wird durch geringe Photonendichten ausgelöst und wurde für das rasche morgendliche Öffnen verantwortlich gemacht (Zeiger *et al.* 1981; Zeiger *et al.* 1987). Sharkey & Ogawa (1987) zeigen für unterschiedliche Arten Ansprechsschwellen für reines Blaulicht zwischen 1 und 10 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Bei einer PPFD von unter 2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ist es daher unwahrscheinlich, daß der Blauanteil ausreichend ist, um eine Reaktion auszulösen. Die Versuche zur Lichtabhängigkeit zeigen, daß erst ab 50 –100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ weißen Lichtes eine deutliche Öffnungsreaktion auftrat (Abb. 53). Zudem wird die maximale Empfindlichkeit der Stomata, wie in Abb. 36 gezeigt, erst am Vormittag um ca. 10:00 Uhr erreicht. Daher kann davon ausgegangen werden, daß das hier gezeigte morgendliche Öffnen nicht auf den PPFD-Anstieg auf bis zu 2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ zurückzuführen ist.

Obwohl nur ein Teil der Stomata überhaupt sichtbar öffnete, nahm vermutlich der Turgor der Stomata am Morgen relativ zu den Epidermiszellen zu und ermöglichte damit ein schnelleres Öffnen der Stomata. Dies hat Stålfelt (1963) durch Messung der Breite des Schließzellapparates nachgewiesen: Morgens schwellen die Stomata an, auch wenn dies nicht in allen Fällen ausreichte, um ein Öffnen des Spaltes zu bewirken. Interessant ist, daß hierzu nicht nur die Schließzellen selber, sondern auch die umgebenden Epidermiszellen beitragen. Klein *et al.* (1996) fanden an *Vicia faba* eine morgendliche Reduktion des Epidermisturgors vor dem Beginn und am Anfang der Lichtphase. Diese Reduktion fand also zu der Zeit höchster Blattwasserpotentiale statt, zu der eigentlich ein hoher Epidermisturgor zu erwarten wäre und kann als aktive Unterstützung der morgendlichen Öffnungsbewegung gedeutet werden.

Während das autonome Öffnen der Stomata in Dunkeln nur geringe Öffnungsgrade hervorbrachte, ist die diurnale Änderung der Reizempfindlichkeit der wesentlich auffallendere Effekt der endogenen circadianen Rhythmik.

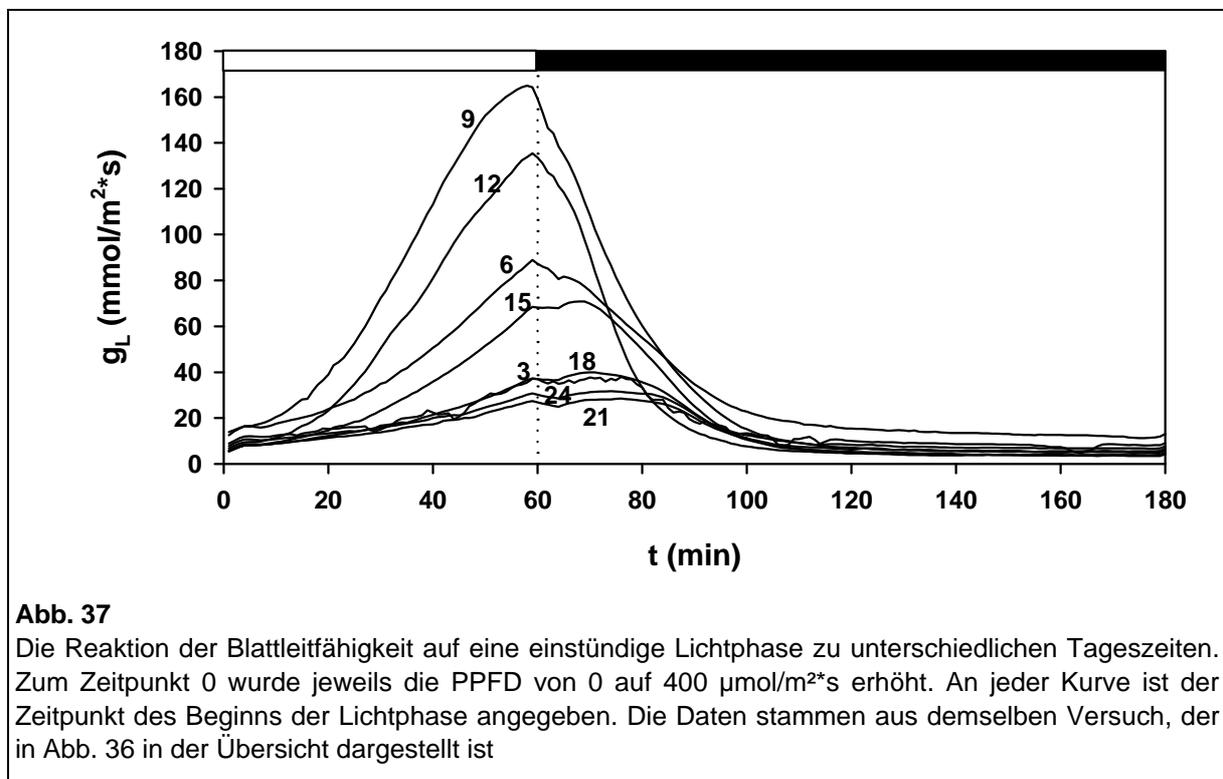
Die Reaktion unter fortlaufendem Licht-Dunkelwechsel unter ansonsten konstanten Verhältnissen (Abb. 36) zeigte eine starke diurnale Schwankung der Reaktionsbereitschaft der Stomata. Eine endogene circadiane Rhythmik der Empfindlichkeit für Lichtreize wurde schon vielfach gezeigt (Mansfield & Heath 1961; Brogardh & Johnsson 1975; Gorton *et al.* 1993; Kaiser 1994; Kaiser & Kappen 1997). Die Ursachen für die hier beschriebene Schwankung der Reaktionsbereitschaft muß aber nicht zwangsläufig eine endogene circadiane Rhythmik der Stomata sein, da auch Einflüsse der ganzen Pflanze, die ja den normalen diurnalen Mikroklimaschwankungen unterworfen war, dieses Verhalten beeinflussen haben könnte. Dagegen spricht allerdings, daß mögliche Einflüsse wie die Verringerung des Xylempotentials (Comstock & Mencuccini 1998), oder Wurzelsignale (Zhang *et al.* 1987) während der größten transpirativen Belastung der Pflanze die stomatäre Öffnungsreaktion eher vermindern als erhöhen sollten.

Eine starke Beteiligung einer endogenen Rhythmik gegenüber einer Kontrolle durch die Gesamtpflanze an diesen Reaktionen ist ferner wahrscheinlich, weil der molekulare Oszillator in einzelnen Zellen lokalisiert ist (Somers 1999). Einzelne Stomata eines Blattes zeigen deshalb eine individuelle Periodik, die nur durch den allen gemeinsame Tag-Nacht-Wechsel koordiniert wird, aber offenbar nicht durch gegenseitige Koordination oder durch eine übergeordnete Kontrolle. An Epidermisstreifen wurde von Gorton *et al.* (1989) der Nachweis erbracht daß einzelne Schließzellapparate individuell unterschiedliche Periodenlängen haben und sich phasenverschoben zueinander bewegen können. Kaiser und Kappen (1997) zeigten, daß auch in intakten Blättern die durch die endogene Rhythmik kontrollierten Bewegungen nah benachbarter Stomata nicht koordiniert sind.

Dies spricht dafür, daß die beobachteten Schwankungen der Öffnungsbereitschaft nicht durch die Gesamtpflanze gesteuert werden, sondern auf der endogen-circadianen Rhythmik beruhen. Zwar kann dies letztlich aus diesem Experiment nicht eindeutig entschieden werden, aber unabhängig von den Ursachen zeigt es die diurnal stark schwankende Aktivität der Stomata.

Zusammengefaßt wirken also zwei Phänomene der endogenen Rhythmik zusammen: Die morgendliche Öffnungstendenz im Dunkeln führt zwar nur bei wenigen Stomata tatsächlich bis zum Öffnen, beschleunigt aber generell das lichtinduzierte Öffnen, da nur noch eine geringe Volumenzunahme bis zum Öffnen des Spaltes erfolgen muß. Dies, zusammen mit der größeren Beweglichkeit der Stomata am Tage ermöglicht das rasche Reagieren auf sich ändernde Reize. Die größte Empfindlichkeit der Stomata für Lichtreize am Vormittag erscheint insofern sinnvoll, als in den tendenziell feuchteren Morgenstunden die größte Wahrscheinlichkeit für hohe Photosyntheseraten bei geringer Transpiration gegeben ist.

Williams & Gorton (1998) haben den Effekt endogener circadianer Rhythmen der Spaltöffnungsreaktion und der Photosyntheseaktivität auf den CO_2 - und Wasserhaushalt abgeschätzt, und kommen am Beispiel einer Sumpfpflanze zu dem Ergebnis, daß er nur unbedeutend sein kann. Allerdings schränken sie selber ein, daß der Effekt bei Pflanzen trockenerer Standorte größer sein könnte. Aber generell scheint es unwahrscheinlich, daß die endogene Rhythmik großen Einfluß auf den CO_2 - und H_2O -Haushalt hat, da die Phasen geringer Reaktionsbereitschaft ohnehin mit den Zeiten zusammenfallen, die für die Photosynthese ungünstig sind. Es stellt sich die Frage nach dem Vorteil einer nächtlichen Unempfindlichkeit der Stomata gegenüber einer zu allen Tageszeiten hohen Empfindlichkeit, da ohnehin während der Nacht die Lichtreize fehlen, die ein Öffnen bewirken könnten.



Evtl. ist aber dieses Phänomen weniger unter dem Aspekt der Optimierung des CO_2 -/ H_2O Austausches als vielmehr unter einem energetischen Gesichtspunkt zu betrachten: Die Aufrechterhaltung eines reaktionsbereiten Zustandes könnte Kosten verursachen, die in der Nacht eingespart werden können. Der Vergleich der Verläufe des Gaswechsels zu verschiedenen Tageszeiten legt in der Tat nahe, daß sich die Schließzellen tags und nachts in völlig verschiedenen physiologischen Zuständen befinden (Abb. 37). So ist nachts die Reaktion insgesamt träger, besonders auch das Schließen, das erst um 20 min verzögert einsetzt. Im Gegensatz dazu setzte das Schließen tagsüber sofort mit dem Beginn der Dunkelheit ein und verläuft insgesamt schneller. Dies könnte als eine generelle nächtliche

Reduzierung der physiologischen Aktivität interpretiert werden. Eine diurnale Umstellung der osmotischen Öffnungsmechanismen wurde von Talbott & Zeiger (1996) beschrieben: Das Öffnen der Stomata vor und am Beginn der Lichtphase wurde vor allem durch K^+ Akkumulation bewirkt. Dagegen nahm am Nachmittag der K^+ -Gehalt ab, und Sucrose wurde das wichtigste Osmotikum.

Auf bedeutende diurnale Änderungen physiologischer Eigenschaften von Schließzellen deuten auch Ergebnisse von Snaith & Mansfield (1985; 1986) hin, die gezeigt haben, daß die Fähigkeit zur Akkumulation von Ionen und die Sensitivität für Lichtreize, niedrige CO_2 -Konzentrationen Indoleessigsäure und Fusicoccin (ein Fungitoxin, welches das Öffnen der Stomata bewirkt) nachts stark reduziert ist. Die Ursache hierfür könnte sein, daß z.B. die Ausstattung der Schließzelle mit zum Öffnen notwendigen Membranproteinen oder die Vorhaltung von Energiepools während der Nacht reduziert wird. Hierüber weiß man sehr wenig. Immerhin wurde beobachtet, daß die Expression von Genen für schließzellspezifische Aquaporine ebenfalls einen diurnalen Zyklus durchläuft, der mit dem Öffnen und Schließen der Stomata korreliert ist: Die höchsten Transkriptionsraten dieser Gene wurden nachmittags gefunden, wenn die Stomata eine stetige Schließbewegung vollführten (Sarda et al. 1997). Die Autoren erklärten dies mit der Erleichterung des Wasserausstroms aus der Schließzelle durch mehr Aquaporine. Auch hier könnte vermutet werden, daß eine nächtliche Reduktion der entsprechenden Proteinsynthese Kosten einspart.

3.8. Die Licht- und Luftfeuchteabhängigkeit der stomatären Reaktionen von *Aegopodium podagraria*

3.8.1. Die Reaktion von *Aegopodium podagraria* im natürlichen Mikroklima.

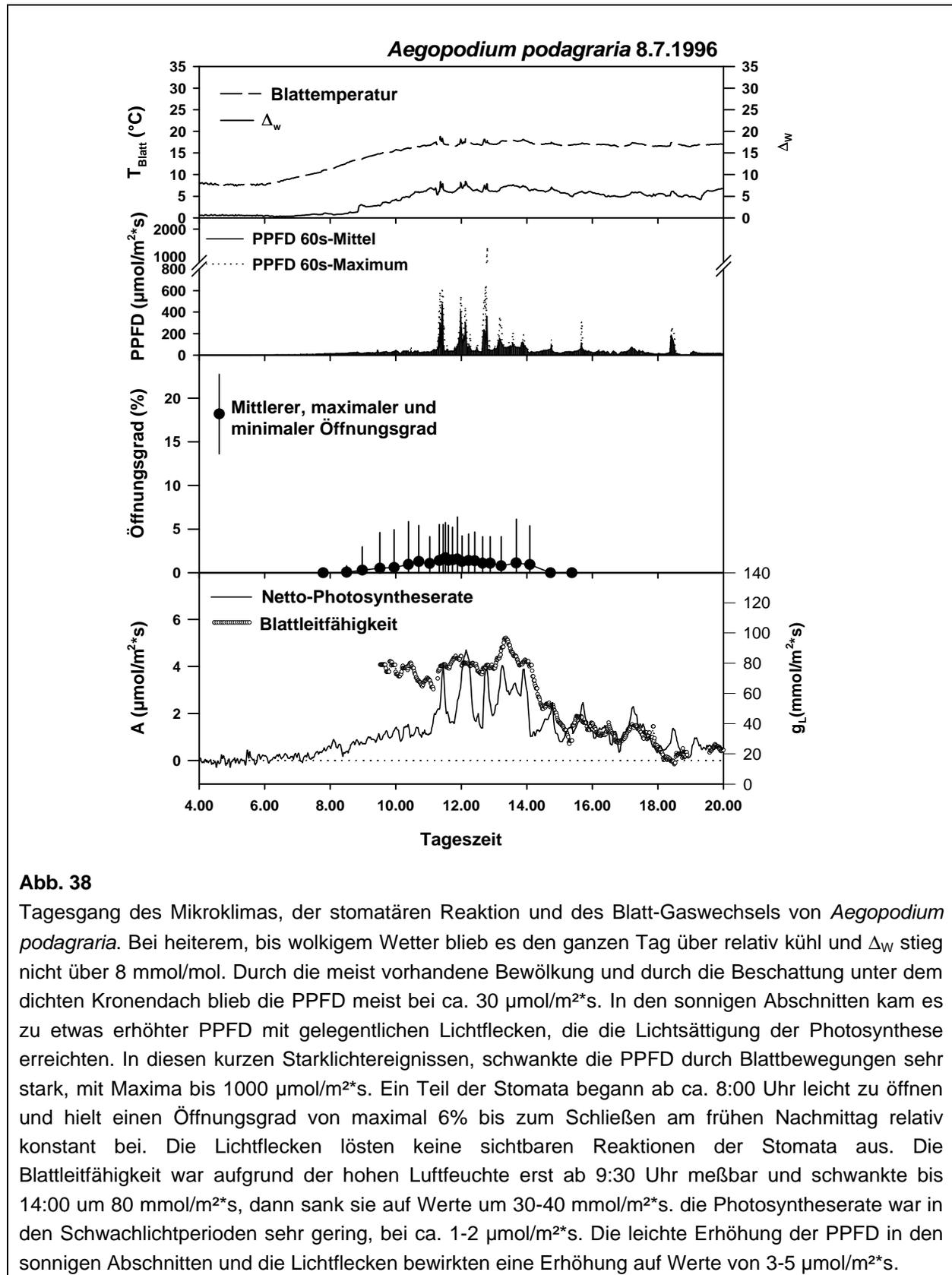
An insgesamt 7 Tagen zwischen dem 4.6. und dem 21.7.1996 wurde die stomatäre Reaktion und der Gaswechsel von *A. podagraria* im Tagesgang unter natürlichem Mikroklima beobachtet. Die Küvette wurde dabei im Nachlauf zu den Außenbedingungen klimatisiert. Die Daten von drei Tagesgängen, die typisch für bestimmte Wetterverhältnisse sind, werden in Abb. 38 bis Abb. 39 gezeigt und geben einen Eindruck von den natürlicherweise auftretenden stomatären Reaktionen.

Am Standort von *Aegopodium podagraria* herrschte meist diffuses Schwachlicht (20 bis 80 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$), das an sonnigen Tagen durch einzelne Lichtflecken unterbrochen wurde, die eine mittlere PPFd zwischen 300 und 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ hatten und damit bis in den Bereich der Photosynthesesättigung reichten (Abb. 38 und Abb. 39). Innerhalb dieser mehrminütigen Perioden schwankte die PPFd durch Blattbewegungen im Kronendach oft sehr stark und mit hoher Frequenz und erreichte Spitzenwerte von über 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Unter diesen Bedingungen erreichten die Spaltöffnungen nur sehr geringe Öffnungsgrade. Die maximale

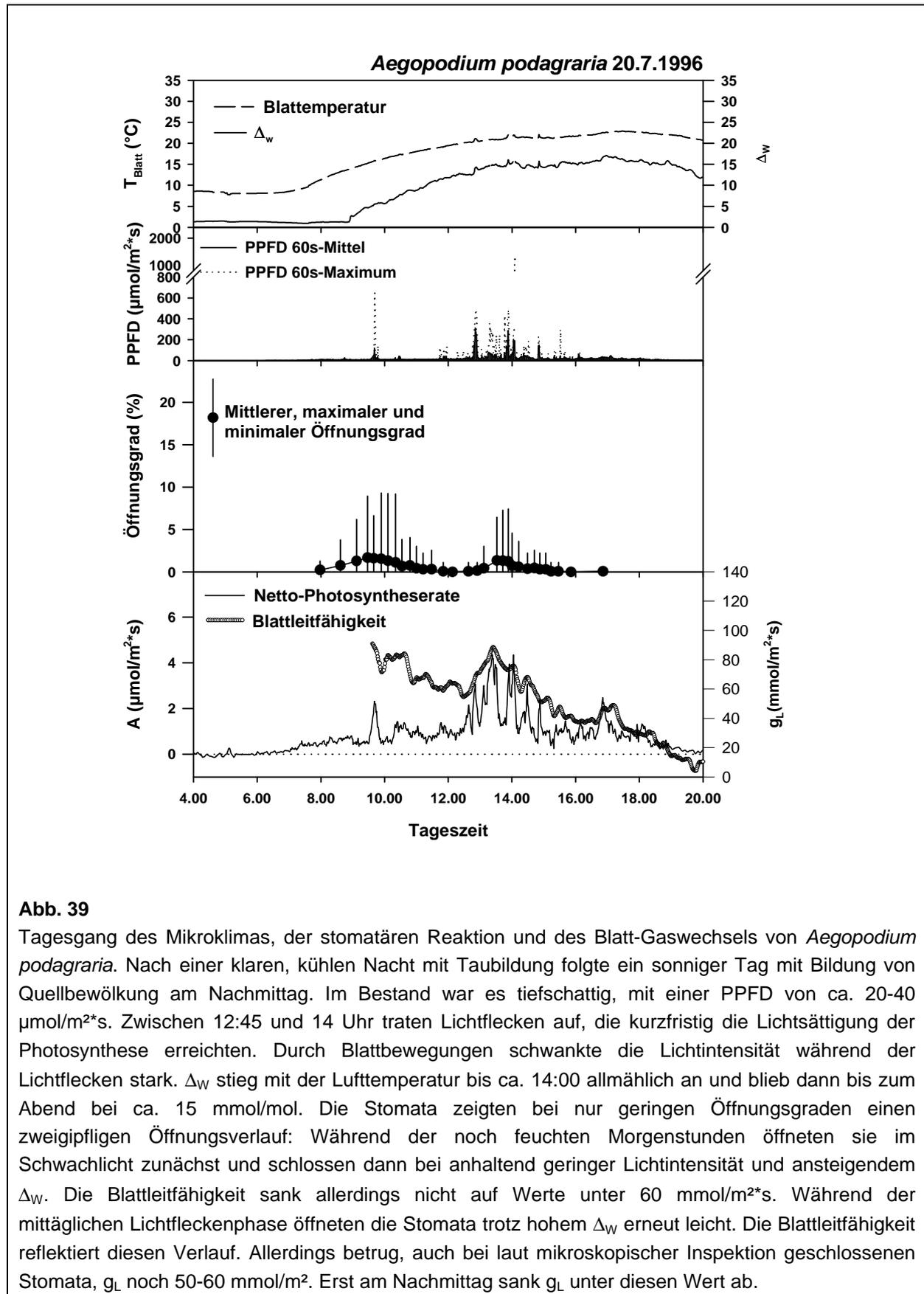
Apertur, die z.B. an einer Spaltöffnung am 20.7.1996 (Abb. 39) gemessen wurde betrug $7 \mu\text{m}^2$. Das ist nur etwa 20% der Apertur, die unter dauernder sättigender PPFD möglich wäre. Viele Stomata öffneten überhaupt nicht sichtbar.

Die stomatären Bewegungen waren sehr langsam verglichen mit den raschen Schwankungen der PPFD. Die Blattleitfähigkeit folgte den beobachteten Bewegungen der Stomata. Sie war allgemein niedrig, mit Maxima um $100 \text{ mmol/m}^2\text{s}$, fiel aber selbst in ausgedehnten Schattenphasen nicht unter $50\text{-}60 \text{ mmol/m}^2\text{s}$.

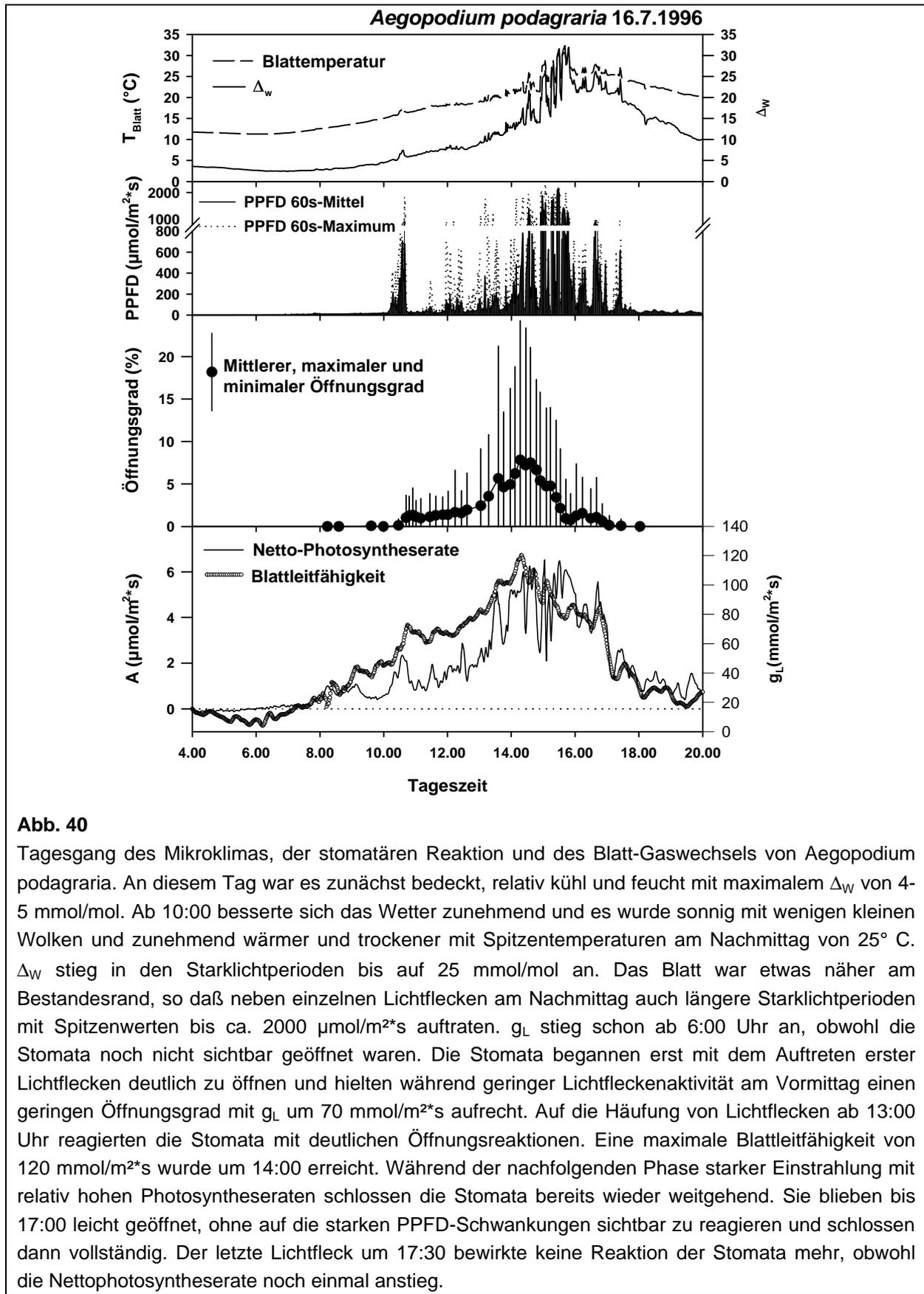
Auffällig ist, daß g_L nicht immer am Minimum von ca. $12 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ war, wenn im mikroskopischen Bild die Stomata geschlossen erschienen, sondern Werte bis $40 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ annehmen konnte. Dies könnte zum einen darauf zurückzuführen sein, daß ein kleiner Anteil aller Stomata noch leicht geöffnet war, dieser aber nicht in der untersuchten Stichprobe repräsentiert war. Zum andern könnte der Stomaschluß tatsächlich nicht vollständig gewesen sein. Sehr kleine Aperturen unterhalb der Auflösungsschwelle des Mikroskops könnten danach zur erhöhten Leitfähigkeit beigetragen haben. Da es lichtmikroskopisch (aber auch mit keiner anderen Methode) möglich ist, den vollständigen Stomaschluß nachzuweisen (Kerstiens 1996) kann zwischen diesen beiden Möglichkeiten nicht entschieden werden.

**Abb. 38**

Tagesgang des Mikroklimas, der stomatären Reaktion und des Blatt-Gaswechsels von *Aegopodium podagraria*. Bei heiterem, bis wolkeigem Wetter blieb es den ganzen Tag über relativ kühl und Δ_w stieg nicht über 8 mmol/mol. Durch die meist vorhandene Bewölkung und durch die Beschattung unter dem dichten Kronendach blieb die PPFD meist bei ca. 30 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. In den sonnigen Abschnitten kam es zu etwas erhöhter PPFD mit gelegentlichen Lichtflecken, die die Lichtsättigung der Photosynthese erreichten. In diesen kurzen Starklichtereignissen, schwankte die PPFD durch Blattbewegungen sehr stark, mit Maxima bis 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Ein Teil der Stomata begann ab ca. 8:00 Uhr leicht zu öffnen und hielt einen Öffnungsgrad von maximal 6% bis zum Schließen am frühen Nachmittag relativ konstant bei. Die Lichtflecken lösten keine sichtbaren Reaktionen der Stomata aus. Die Blattleitfähigkeit war aufgrund der hohen Luftfeuchte erst ab 9:30 Uhr meßbar und schwankte bis 14:00 um 80 $\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$, dann sank sie auf Werte um 30-40 $\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Die Photosyntheserate war in den Schwachlichtperioden sehr gering, bei ca. 1-2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Die leichte Erhöhung der PPFD in den sonnigen Abschnitten und die Lichtflecken bewirkten eine Erhöhung auf Werte von 3-5 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$.

**Abb. 39**

Tagesgang des Mikroklimas, der stomatären Reaktion und des Blatt-Gaswechsels von *Aegopodium podagraria*. Nach einer klaren, kühlen Nacht mit Taubildung folgte ein sonniger Tag mit Bildung von Quellbewölkung am Nachmittag. Im Bestand war es tiefschattig, mit einer PPFD von ca. 20-40 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Zwischen 12:45 und 14 Uhr traten Lichtflecken auf, die kurzfristig die Lichtsättigung der Photosynthese erreichten. Durch Blattbewegungen schwankte die Lichtintensität während der Lichtflecken stark. Δ_w stieg mit der Lufttemperatur bis ca. 14:00 allmählich an und blieb dann bis zum Abend bei ca. 15 mmol/mol. Die Stomata zeigten bei nur geringen Öffnungsgraden einen zweigipfligen Öffnungsverlauf: Während der noch feuchten Morgenstunden öffneten sie im Schwachlicht zunächst und schlossen dann bei anhaltend geringer Lichtintensität und ansteigendem Δ_w . Die Blattleitfähigkeit sank allerdings nicht auf Werte unter 60 mmol/m²*s. Während der mittäglichen Lichtfleckenphase öffneten die Stomata trotz hohem Δ_w erneut leicht. Die Blattleitfähigkeit reflektiert diesen Verlauf. Allerdings betrug, auch bei laut mikroskopischer Inspektion geschlossenen Stomata, g_L noch 50-60 mmol/m². Erst am Nachmittag sank g_L unter diesen Wert ab.



Die Tagesgänge vom 8.7., 16.7. und 20.7.1996 wurden ausgewählt, weil sie typische Reaktionen auf unterschiedliche Mikroklimaverläufe zeigen. Abb. 38 und Abb. 39 zeigen Tagesgänge mit dem für die zentralen Bereiche des Bestandes typischen Lichtklima. An diesen Tagen war das Lichtklima sehr ähnlich in Bezug auf die Häufigkeit von Lichtflecken und die PPFd im Schwachlicht, allerdings war es am 20.7.1996 (Abb. 39) wärmer und trockener als am 8.7.1996. Am diesem feuchteren und kühleren Tag öffneten die Stomata am Morgen in sehr schwachem Licht und behielten unbeeinflusst von gelegentlichen Lichtflecken bis zum frühen Nachmittag einen nahezu konstanten Öffnungsgrad bei. Dagegen folgte am trockeneren Tag mit gleichmäßig ansteigender Temperatur und Δ_w auf eine morgendliche Öffnungsbewegung bei noch hoher Luftfeuchte mit zunehmender Erwärmung bei sehr niedriger PPFd ein Schließen der Stomata. In einer Phase höherer Lichtfleckenaktivität am Mittag öffneten allerdings einige Stomata trotz eines Δ_w von etwa 15 mmol/mol erneut. Diese beiden Tagesgänge demonstrieren also, daß niedrige Luftfeuchte die Apertur von *A. podagraria* in längeren Schwachlichtphasen zwar reduziert, aber in Perioden höherer Lichtfleckenaktivität das Öffnen nicht verhindern. Bei niedriger Luftfeuchte dagegen öffnen die Stomata auch bei niedriger PPFd.

Der dritte Tagesgang (Abb. 40) zeigt die Reaktion an einem zum Nachmittag hin zunehmend sonnigen und heißen Tag. Die untersuchte Pflanze stand im Randbereich des Bestandes, in dem durch Kronenlücken während längerer Perioden volles Sonnenlicht einfallen konnte. Die

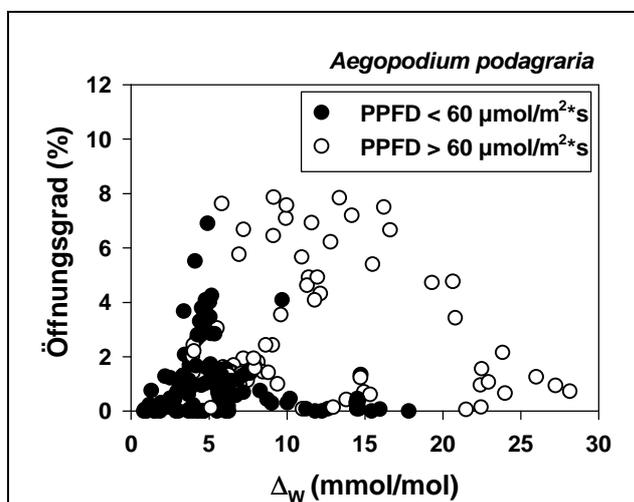


Abb. 41

Die Abhängigkeit der stomatären Reaktion von Δ_w unter natürlichem Mikroklima. Daten aus allen Aperturmessungen aus 8 Tagesgängen Aufgetragen sind die mittleren Öffnungsgrade von 10 oder 15 Stomata gegen das mittlere Δ_w der 20 Minuten vor der Messung. Alle Meßwerte mit unter 60 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ mittlerer PPFd während der vorangegangenen 20 Minuten sind schwarz gefüllt.

stomatäre Reaktion zeigt, daß die Stomata auch bei hohem Δ_w öffnen, wenn die PPFd ausreichend hoch ist. Allerdings galt dies nicht mehr für den späten Nachmittag dieses Tages, an dem die Stomata trotz hoher PPFd vermutlich aufgrund der für Unterwuchsverhältnisse extrem hohen Δ_w von 25 mmol/mol weitgehend schlossen.

Die an diesen Beispielen demonstrierte Art der Interferenz zwischen den Reizen Licht und Luftfeuchte zeigt sich auch, bei der Zusammenfassung der Aperturdaten aus allen an *A. podagraria* gemessenen Tagesgängen. In Abb. 41 wird die Abhängigkeit des Öffnungsgrades von Δ_w bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen gezeigt. Da aufgrund der trägen Reaktion

der Stomata die gemessene Apertur nicht durch das momentane Mikroklima zum Meßzeitpunkt bestimmt wird, sondern durch das Mikroklima der vorangegangenen Zeitperiode, wurde die mittlere PPFD und das mittlere Δ_w der 20 Minuten vor der Messung berechnet. Diese Zeitspanne ergab sich daraus, daß hierbei die beste Korrelation zwischen

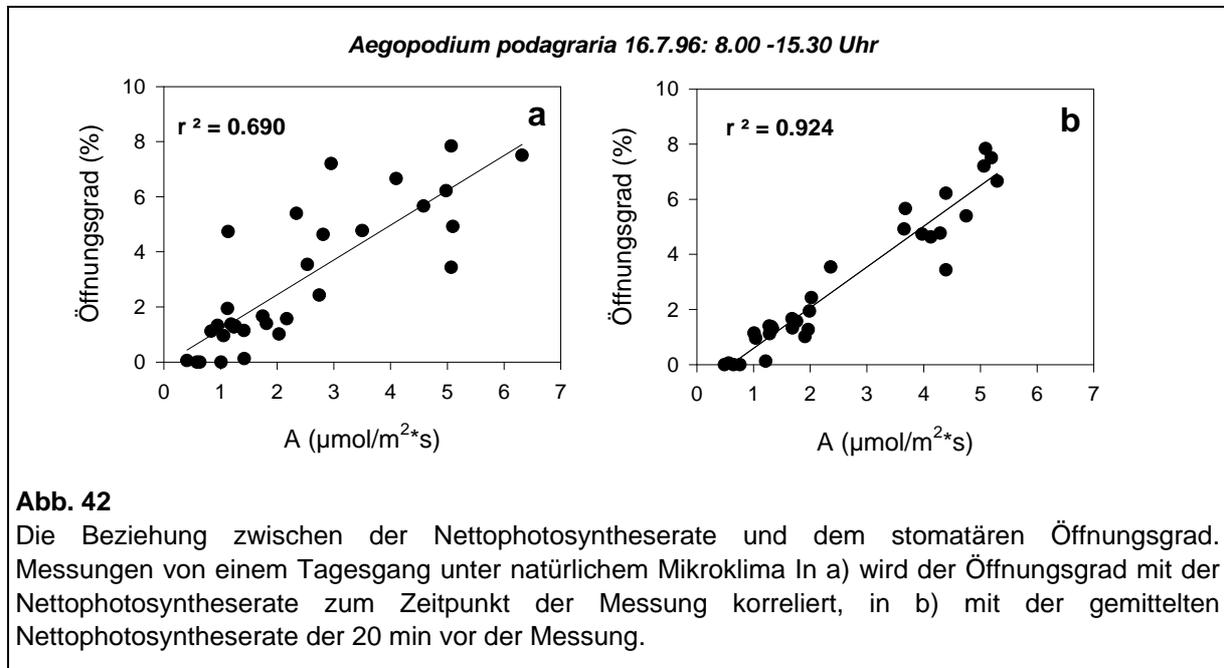


Abb. 42

Die Beziehung zwischen der Nettophotosyntheserate und dem stomatären Öffnungsgrad. Messungen von einem Tagesgang unter natürlichem Mikroklima In a) wird der Öffnungsgrad mit der Nettophotosyntheserate zum Zeitpunkt der Messung korreliert, in b) mit der gemittelten Nettophotosyntheserate der 20 min vor der Messung.

Nettophotosyntheserate und Apertur erreicht wurde (Abb. 42) und wurde aus Gründen der Vergleichbarkeit durchgängig für die Abhängigkeit der Apertur von PPFD, Δ_w und Nettophotosyntheserate gewählt. Die Mittelung über die 20 Minuten vor der Messung erscheint angesichts der Geschwindigkeit der Reaktion vernünftig und ist in jeden Fall sinnvoller, als die Apertur mit dem momentanen Mikroklima zu korrelieren. Diese Werte wären angesichts der raschen Fluktuation des Mikroklimas, insbesondere des Lichtklimas, ziemlich zufällig.

In Abb. 41 wird zwischen zwei Lichtklassen unterschieden: eine umfaßt eine gemittelte PPFD von unter $60 \mu\text{mol}$, die andere alle Werte darüber. Damit werden alle auftretenden Lichtsituationen im Unterwuchs in die "Schwachlichtsituation" (schwaches Hintergrundlicht und geringe Lichtfleckenaktivität) oder die "Starklichtsituation" (hohe Lichtfleckenaktivität und/oder generell erhöhte PPFD) unterteilt. Diese grobe Unterteilung ist dadurch gerechtfertigt, daß die relativ wenigen Meßwerte bei einer mittleren PPFD von über $60 \mu\text{mol}$ keine weitere Unterteilung mehr erlauben und auf diese Weise immerhin die Gruppe der eindeutigen Schwachlichtsituationen klar abgegrenzt ist.

Im Schwachlicht zeigt sich eine klare Abhängigkeit der stomatären Reaktion von Δ_w . Es werden ähnlich hohe Öffnungsgrade erreicht, wie im "Starklicht", dies aber nur bei niedrigem Δ_w . Sobald Δ_w über $10 \text{ mmol}/\text{mol}$ ansteigt, sind die Stomata weitgehend geschlossen.

Im Gegensatz dazu zeigt sich im Starklicht keine eindeutige Abhängigkeit vom Δ_w : Es werden bei hohem Δ_w (bis 20 mmol/mol) noch relativ große Aperturen erreicht. Ob eine Reduktion der Apertur bei noch höheren Δ_w eintritt, wie es sich in der Grafik andeutet, ist unsicher, da hier zu wenige Werte gemessen wurden. Hohes Δ_w reduziert die Apertur also nur bei Schwachlicht und bleibt bei höherer PPFD ohne Wirkung.

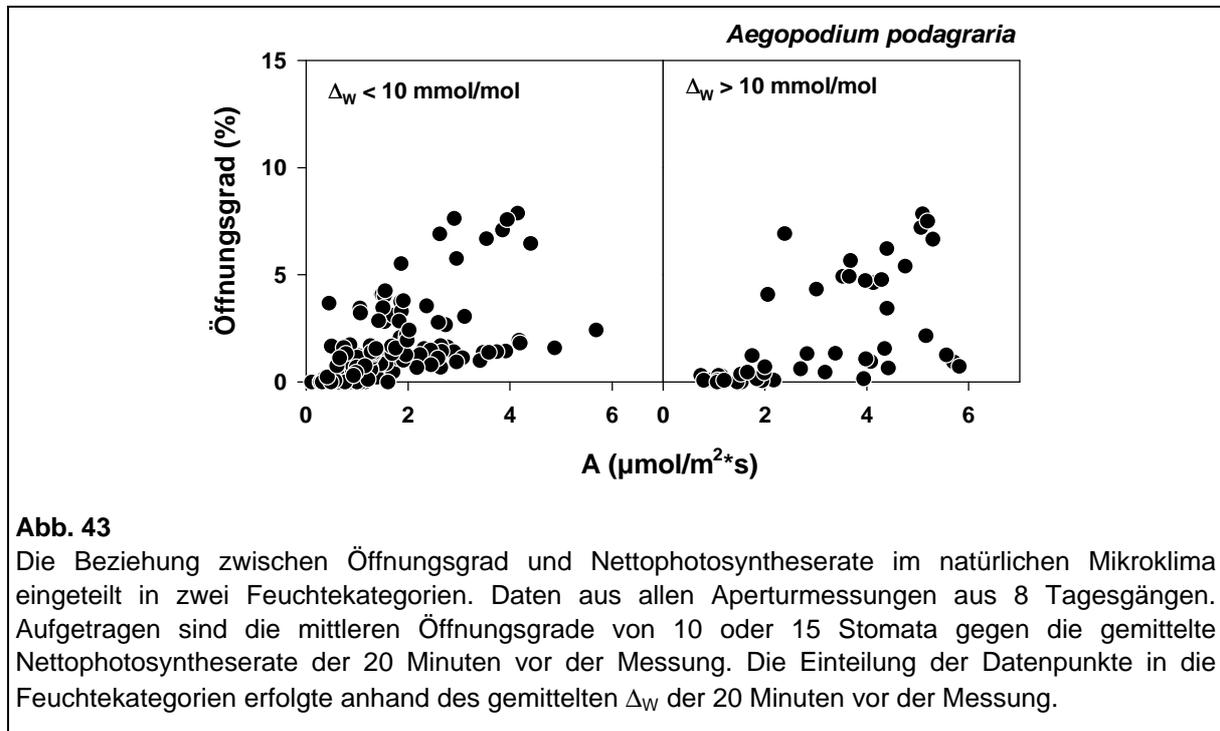


Abb. 43

Die Beziehung zwischen Öffnungsgrad und Nettphotosyntheserate im natürlichen Mikroklima eingeteilt in zwei Feuchtekategorien. Daten aus allen Aperturmessungen aus 8 Tagesgängen. Aufgetragen sind die mittleren Öffnungsgrade von 10 oder 15 Stomata gegen die gemittelte Nettphotosyntheserate der 20 Minuten vor der Messung. Die Einteilung der Datenpunkte in die Feuchtekategorien erfolgte anhand des gemittelten Δ_w der 20 Minuten vor der Messung.

Unter dem Gesichtspunkt, daß stomatäres Öffnen eine erleichterte CO_2 -Diffusion entsprechend dem CO_2 -Bedarf der Photosynthese ermöglichen sollte, ist die Beziehung zwischen Apertur und Nettphotosyntheserate interessant. Diese wird in Abb. 42 an Daten aus einem Tagesgang und in Abb. 43 in der Zusammenfassung aller an *A. podagraria* gemessener Tagesgänge dargestellt.

Auffällig ist in Abb. 43 zunächst, daß auch bei geringen Öffnungsgraden hohe Photosyntheseraten möglich sind. Dies erklärt sich durch die steile Zunahme der maximalen Photosyntheserate bei geringen Aperturen (Abb. 24). Dies bedeutet nicht, daß bei den hohen Photosyntheseraten keine CO_2 -Limitierung durch geringe Aperturen vorliegt. Wie groß diese bei den jeweiligen Einzelmessungen ist, läßt sich aus dieser Darstellung nicht ersehen, da die Photosynthesekapazität selbst einer erheblichen Variation unterliegt und die Abb. 43 Daten von 4 verschiedenen Blättern unter unterschiedlicher PPFD enthält.

Bei Photosyntheseraten über $2 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ist zwischen den beiden Feuchtestufen kein Unterschied feststellbar. Anders bei geringen Photosyntheseraten: Hier kommt es bei Δ_w über 10 mmol/mol zu einer Verminderung der Apertur verglichen mit den Werten bei niedrigerem Δ_w . Hiermit ist natürlich nicht gesagt, daß die Photosyntheserate ein Signal für

die stomatären Reaktionen ist, genauso gut könnte eine parallele Reaktion der Spaltöffnungen und der Photosynthese auf den Reiz PPFd vorliegen. Dennoch ist die Art der Modifikation dieser Beziehung durch die Luftfeuchte auffällig. Hier deutet sich an, daß die Kontrolle der Apertur durch Δ_w nur in Schwachlichtsituationen wirkt, die lediglich geringe Photosyntheseraten erlauben. Die Wirkung auf den $\text{CO}_2\text{-H}_2\text{O}$ -Gaswechsel wird in den folgenden Abschnitten anhand von Versuchen unter kontrollierten Bedingungen genauer untersucht.

3.8.2. Die Reaktion von *Aegopodium podagraria* auf unterschiedlich lange Lichtflecken

Am Standort von *A. podagraria* dominierte ein hochvariables Lichtklima, in dem relativ kurze Lichtflecken vereinzelt vor einem Hintergrund sehr schwacher PPFd auftraten. Deshalb stellte sich die Frage, wie weit die Stomata von *A. podagraria* entsprechend schnelle Reaktionen zeigen. Um dies zu untersuchen, wurde die stomatäre Reaktion auf

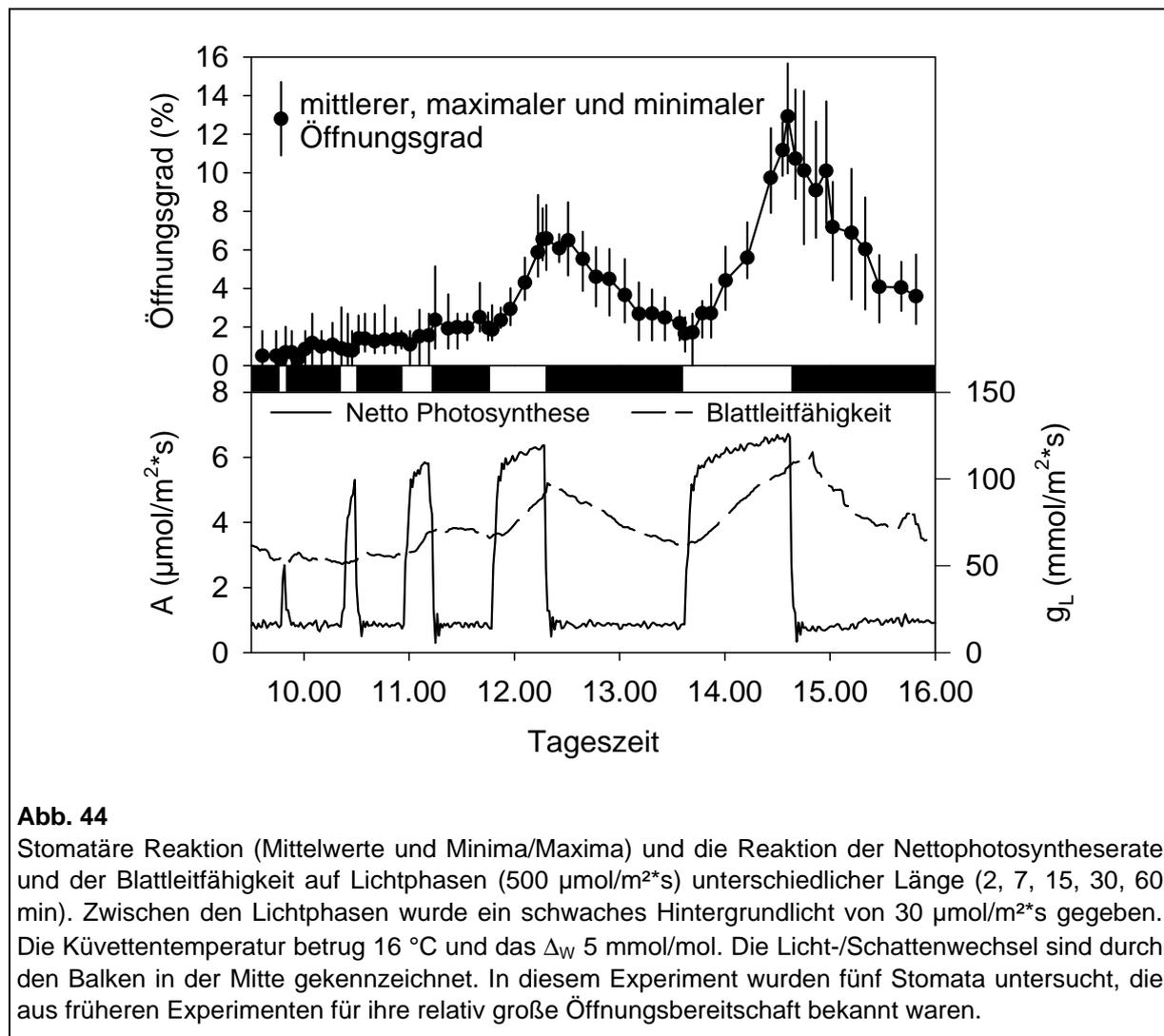


Abb. 44

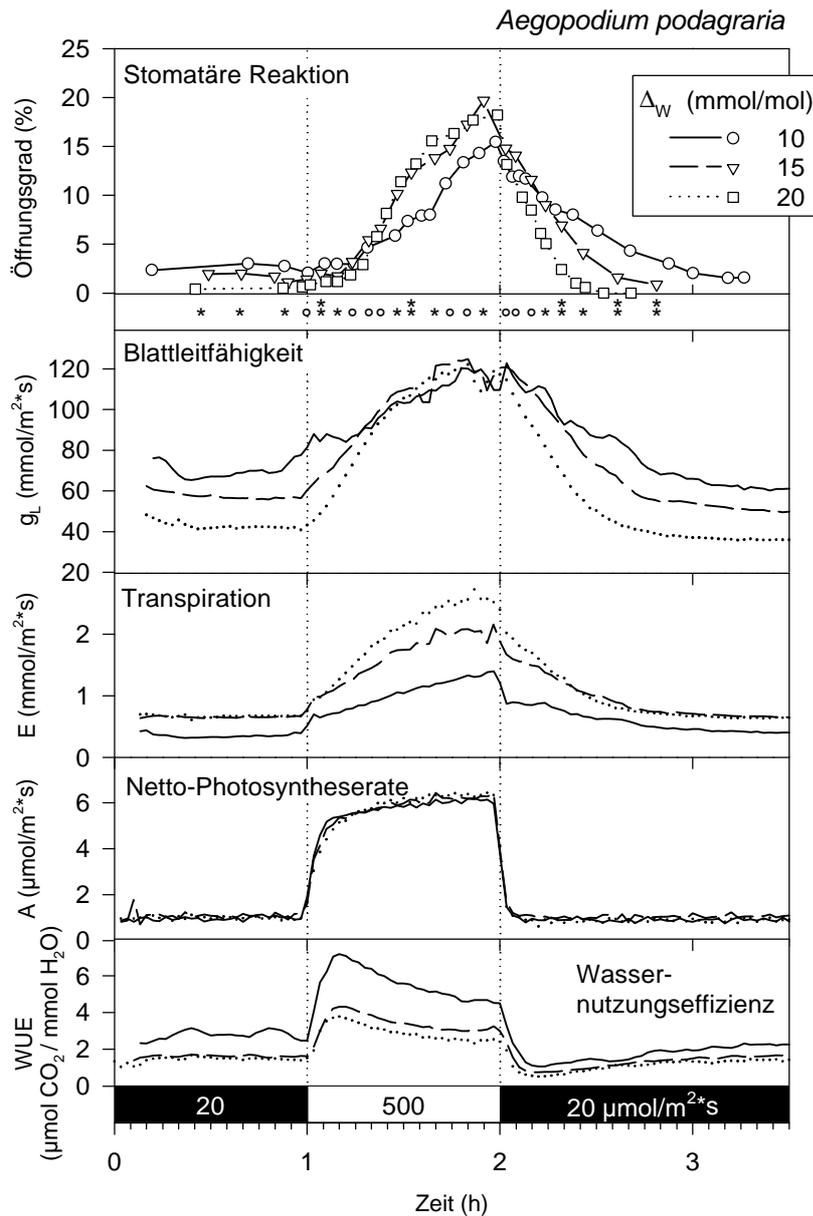
Stomatäre Reaktion (Mittelwerte und Minima/Maxima) und die Reaktion der Nettophotosyntheserate und der Blattleitfähigkeit auf Lichtphasen ($500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) unterschiedlicher Länge (2, 7, 15, 30, 60 min). Zwischen den Lichtphasen wurde ein schwaches Hintergrundlicht von $30 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ gegeben. Die Küvettentemperatur betrug 16°C und das Δ_w $5 \text{ mmol}/\text{mol}$. Die Licht-/Schattenwechsel sind durch den Balken in der Mitte gekennzeichnet. In diesem Experiment wurden fünf Stomata untersucht, die aus früheren Experimenten für ihre relativ große Öffnungsbereitschaft bekannt waren.

unterschiedlich lange Lichtphasen gemessen (Abb. 44). Die PPF-D-Wechsel entsprachen in etwa den natürlichen Verhältnissen: Schwachlicht von $30\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ wechselte mit sättigender PPF-D von $500\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. In den Schwachlichtperioden blieben viele Stomata leicht geöffnet und g_L fiel nicht unter 50 bis $60\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Ein zweiminütiger Lichtfleck induzierte keine sichtbare Reaktion und ein siebenminütiger bewirkte nur eine geringe Zunahme der Apertur und von g_L . Erst ab einer Dauer der Starklichtphase von 15 Minuten öffneten die Stomata deutlich. Der Verlauf der Nettophotosyntheserate zeigt nach Erhöhung der PPF-D einen zweiphasigen Anstieg: Auf ein schnelles Ansteigen in weniger als zwei Minuten, der zeitlich mit dem großvolumigen Küvettensystem nicht auflösbar ist (S. 23) folgte ein langsamer Anstieg. Der erste rasche Anstieg beruht auf der biochemischen Induktion der Photosynthese (Kirschbaum & Pearcy 1988b); der langsamere zeigt die allmähliche Abnahme stomatärer Limitierungen an. Der Anstieg des Öffnungsgrades von 2% auf 12% und von der Blattleitfähigkeit von 60 auf ca. $110\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ in der 60-minütigen Lichtphase wird allerdings nur von einem Anstieg der Nettophotosyntheserate von 6 auf $7\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ begleitet. Die Blattleitfähigkeit die sich im Schwachlichtphasen einstellt, verursacht folglich selbst in sättigender PPF-D keine wesentliche Limitierung der Photosynthese. Die langsame Öffnungsreaktion der Stomata führt deshalb nur zu einer geringfügigen CO_2 Limitierung in kurzen Lichtflecken.

3.8.3. Der Einfluß der Luftfeuchte auf die dynamische stomatäre Reaktion von *Aegopodium podagraria* auf PPF-D-Änderungen.

Um zu ermitteln, ob die stomatäre Dynamik sich in Abhängigkeit von der Luftfeuchte ändert, wurden an drei aufeinanderfolgenden Tagen längere Starklichtperioden bei unterschiedlichem Δ_w gegeben und an immer denselben Stomata die stomatären Reaktionen gemessen (Abb. 45).

Bei geringer PPF-D ($20\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$) vor und nach den Starklichtperioden waren die Aperturen und die Blattleitfähigkeit in der trockenen Luft geringer als in der feuchten. Die Öffnungsreaktion in hoher PPF-D führte allerdings unabhängig von Δ_w zu gleich großen Aperturen und Blattleitfähigkeiten. Dazu trug bei, daß die Öffnungsraten in trockener Luft größer waren als in feuchter, so daß die anfänglichen Unterschiede ausgeglichen wurden.

**Abb. 45**

Die stomatäre Reaktion, Blattleitfähigkeit, Nettophotosyntheserate und Wassernutzungseffizienz von *Aegopodium podagraria* auf einstufige Lichtphasen mit sättigender PPFD bei unterschiedlichem Δ_w . Die PPFD wechselte zwischen 20 und 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ (schwarz-weißer Balken). Das Δ_w des mit 500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ belichteten Blattes betrug 10, 15 und 20 mmol/mol. Im Schwachlicht lag das Δ_w jeweils um 2-5 mmol/mol niedriger. Die Lufttemperatur betrug 20°C. Die drei Experimente wurden an drei aufeinanderfolgenden Vormittagen mit denselben 5 Stomata durchgeführt. Es wird der Mittelwert der fünf Stomata dargestellt. Die Signifikanz der Unterschiede ist durch Sternchen bzw. kleine Kreis markiert ($^{\circ}$ für $p > 0.05$, * für $p < 0.05$, ** für $p < 0.001$). Wenn Normalverteilung angenommen werden konnte (bei größeren Aperturen) wurde eine Zweifache-ANOVA (Wiederholte Messungen) durchgeführt. Bei Nicht-Normalverteilung aufgrund einem großen Anteil geschlossener Stomata wurde Friedmanns Test verwendet.

Die Transpiration wurde also nur bei geringer PPFD durch Verringerung der Apertur begrenzt, so daß bei $\Delta_w = 15$ und 20 mmol/mol die Transpirationsraten gleich waren. In sättigender PPFD dagegen stieg die Transpiration proportional zu Δ_w an, ohne daß die

Stomata dies durch zunehmendes Schließen ausgleich. Die Photosynthese war sowohl im schwachen, wie auch im sättigenden Licht in allen Δ_w -Varianten gleich. Dies zeigt, daß die Reduzierung der Leitfähigkeit in schwachem Licht und bei hohem Δ_w keine CO_2 -Limitation bedingt. Die Wassernutzungseffizienz (WUE), war im Schwachlicht geringer als in sättigender PPFD und das bei allen Luftfeuchten. Die WUE in sättigender PPFD wurde allein durch die zu Δ_w proportionale Transpiration bestimmt, und war folglich am geringsten bei $\Delta_w=20$ mmol/mol. Nur bei geringer PPFD wird die Transpiration bei höherem Δ_w durch Schließen der Stomata in einem konstanten Verhältnis zur Photosyntheserate gehalten (siehe Abb. 46). Die bei allen Feuchten geringe WUE im Schwachlicht, und die Tatsache, daß hier die Blattleitfähigkeit sogar weit stärkere Photosyntheseraten ohne stomatäre Limitierung erlauben würde, zeigen, daß im Schwachlicht mehr Wasser transpiert wird, als zur Ermöglichung einer stomatär unlimitierten momentanen Photosynthese mindestens notwendig wäre.

Dieses relativ weite Öffnen ermöglicht das sofortige Aufnehmen der Photosynthese bei Einsetzen hoher PPFD. In der Tat steigt trotz der unterschiedlichen anfänglichen Blattleitfähigkeit die Photosyntheserate nach Beginn der Starklichtphase fast gleich schnell

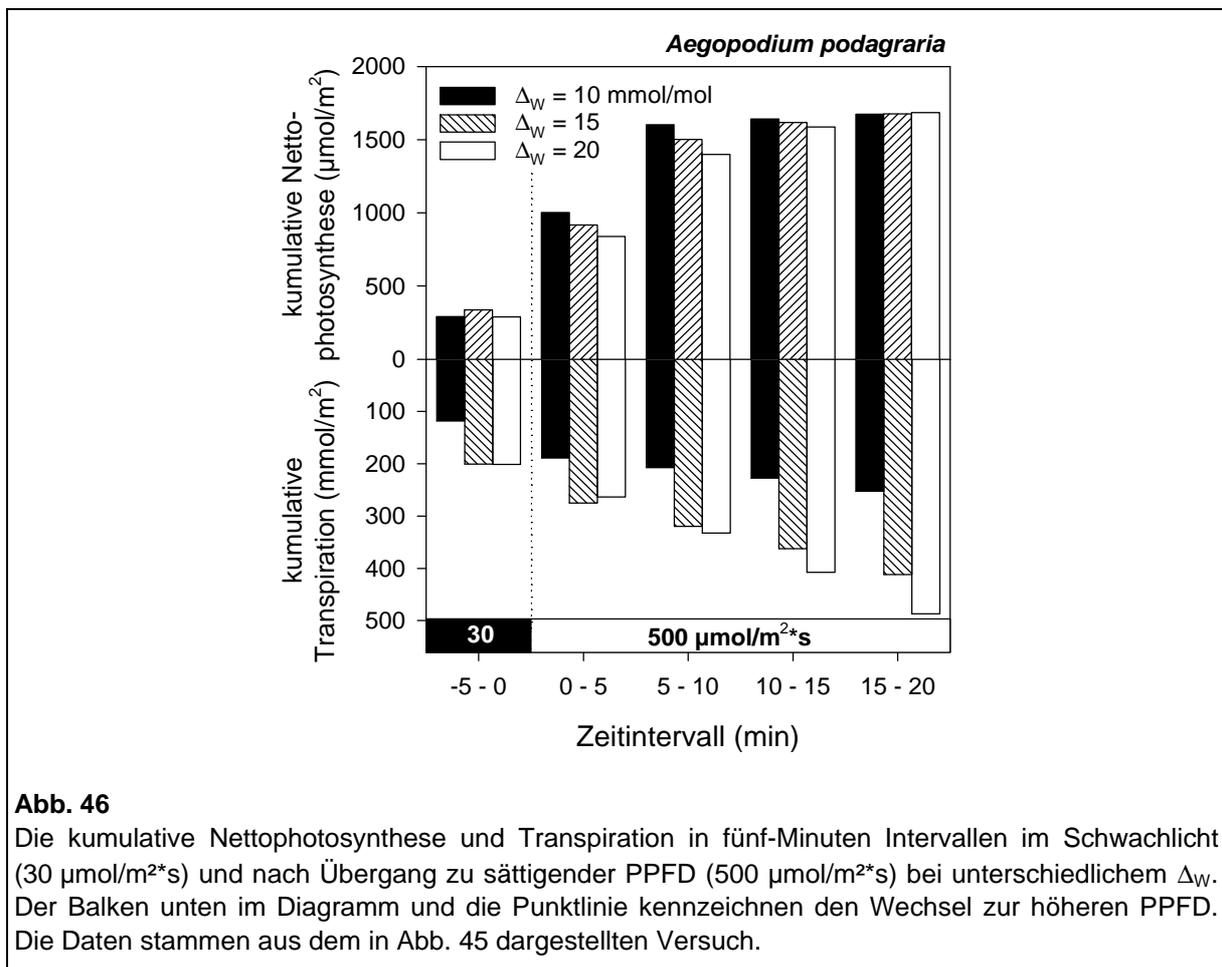


Abb. 46

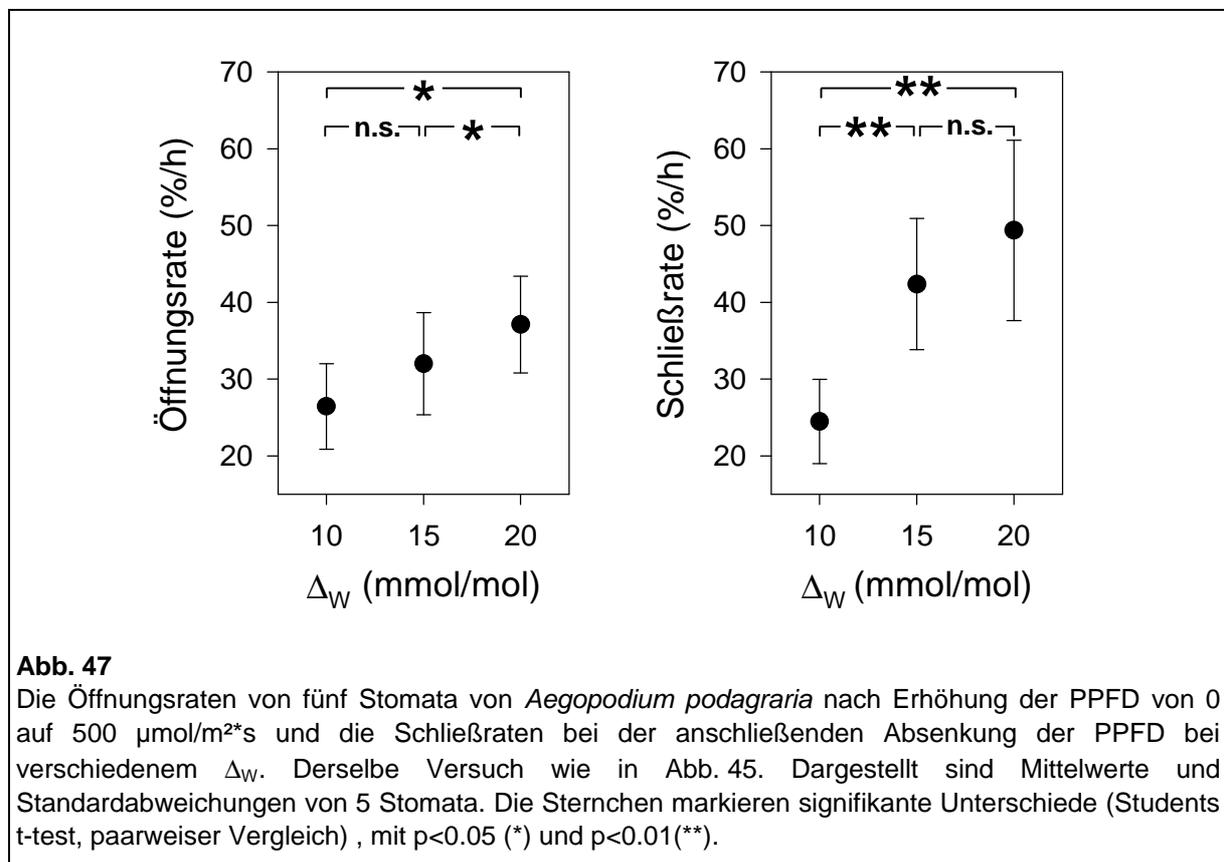
Die kumulative Nettophotosynthese und Transpiration in fünf-Minuten Intervallen im Schwachlicht (30 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) und nach Übergang zu sättigender PPFD (500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) bei unterschiedlichem Δ_w . Der Balken unten im Diagramm und die Punktlinie kennzeichnen den Wechsel zur höheren PPFD. Die Daten stammen aus dem in Abb. 45 dargestellten Versuch.

an. Der anfängliche Anstieg war bei hohem Δ_w allerdings etwas langsamer, was zeigt, daß die Reduktion der Blattleitfähigkeit im Schwachlicht durch hohes Δ_w eine anfängliche stomatäre Limitierung der Photosynthese bewirkt.

Eine Berechnung der kumulativen Photosynthese in den ersten fünf Minuten im Starklicht zeigt, daß sie bei $\Delta_w = 20$ mmol/mol in den ersten fünf Minuten um 16% verglichen zu $\Delta_w = 10$ mmol/mol reduziert wurde. Diese Limitierung verglichen zur feuchtesten Variante war aber nur vorübergehend und wurde während der weiteren Öffnungsreaktion zunehmend verringert.

3.8.3.1. Schnellere Bewegungen in trockener Luft: Positive Rückkopplungskomponente über hydraulische Mechanismen.

Bei *A. podagraria*, dessen Öffnungsreaktion bei hoher PPFD wenig durch hohes Δ_w behindert wurde, ließ sich das interessante Phänomen beobachten, daß sich die Stomata in trockener Luft schneller öffneten, als in feuchterer (Abb. 45 und Abb. 47). Auch die Schließreaktion verlief in trockener Luft schneller. Der Effekt zeigt sich sowohl auf der Ebene des Gaswechsels, als auch auf der einzelner Stomata. Bei *S. nigra* deutete sich dieser Effekt nur an, da die beginnende Öffnungsreaktion in trockener Luft sehr schnell wieder abgebrochen wurde (Abb. 54).



3.8.3.2. Diskussion: Ursachen für die schnellere Reaktion in trockener Luft

Anhand von Gaswechselformen wurde dieser Effekt bereits für eine Reihe von Arten beschrieben (Assmann & Grantz 1990b; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1992; Barradas *et al.* 1994) und scheint durch hydraulische Mechanismen verursacht zu werden. Jede Erhöhung der Transpirationsrate, etwa durch Erhöhung des Δ_w , verringert den Epidermisturgor stärker als den Schließzellturgor (Shackel & Brinckmann 1984) und fördert daher in einer "hydropassiven" Reaktion das Öffnen der Stomata (Raschke 1970). Das Umgekehrte gilt für die Verringerung der Transpiration. Als Folge davon kommt es bei raschen Feuchteänderungen der Luft zu einer der physiologischen Reaktion vorauslaufenden und entgegengerichteten "transient response" (Kappen *et al.* 1987). Beim Öffnen der Stomata aufgrund eines Lichtreizes kommt es ebenfalls zu einem Anstieg der Transpiration. Dadurch wird wiederum das weitere Öffnen erleichtert. Hier wirkt eine Komponente positiver Rückkopplung die um so stärker ist, je größer das Δ_w ist und zu einer beschleunigten Öffnungsreaktion in trockener Luft führt. Der umgekehrte Vorgang bewirkt beim Schließen der Stomata eine raschere Zunahme des Epidermisturgors und führt in trockener Luft zu einer Zunahme der Schließgeschwindigkeit.

Schnellere Öffnungs- und Schließraten in trockener Luft erscheinen zwar als ein vorteilhaftes Verhalten, da sie die raschere Anpassung des Gaswechsels an wechselnde Assimilationsbedingungen ermöglichen. Dennoch liegt eine mechanistische Erklärung dieses Phänomens näher, als eine Deutung als evolutionäre Adaptation.

3.9. Die Licht- und Luftfeuchteabhängigkeit der stomatären Reaktionen von *Sambucus nigra*

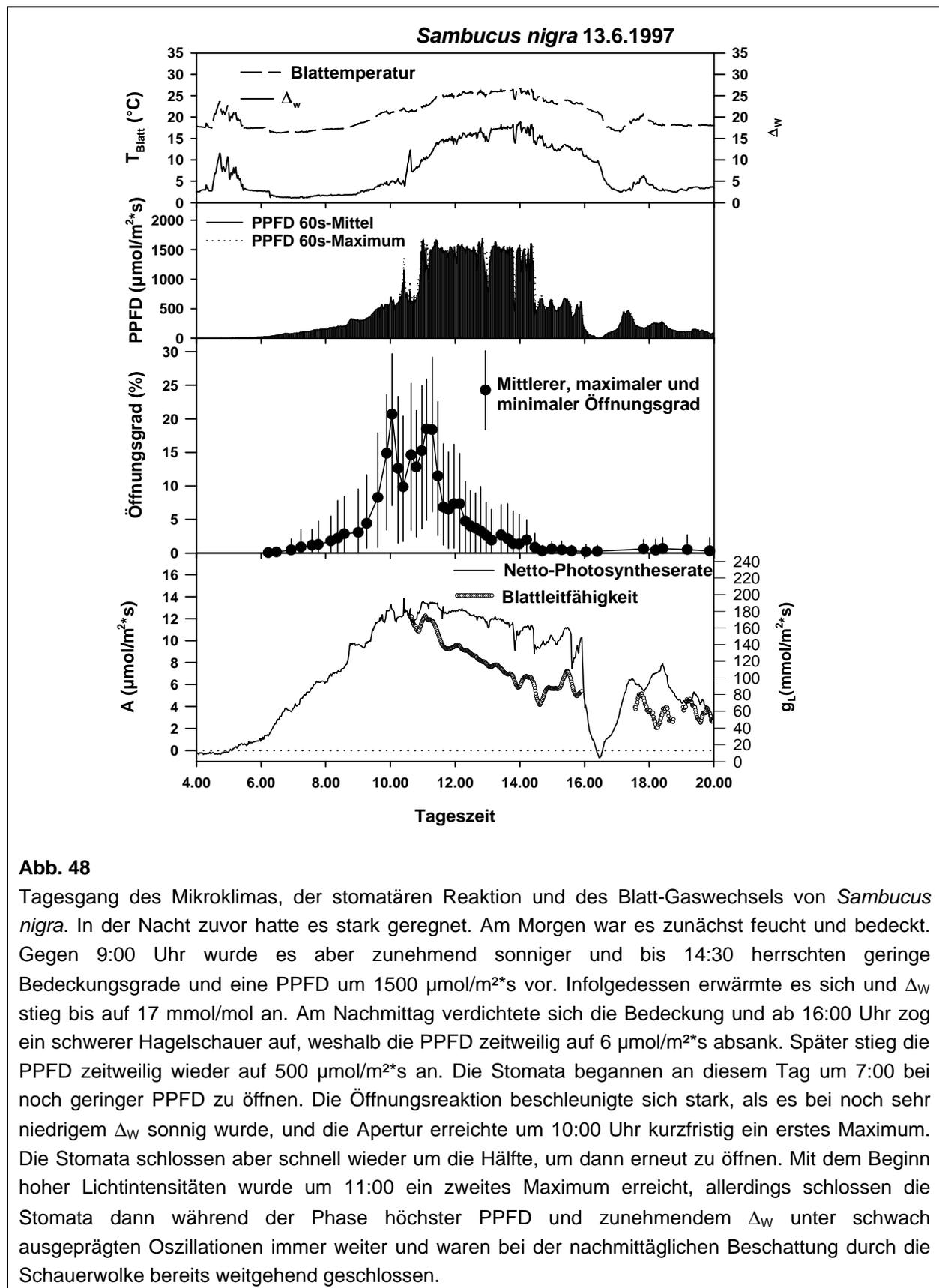
3.9.1. Die Reaktion von *Sambucus nigra* im natürlichen Mikroklima

An insgesamt 12 Tagen wurde die stomatäre Reaktion und der Gaswechsel von *S. nigra* im Tagesgang unter natürlichem Mikroklima beobachtet. Die Küvette wurde dabei im Nachlauf zu den Außenbedingungen klimatisiert. Die Daten von drei Tagesgängen, die typisch für bestimmte Wetterverhältnisse sind, werden in Abb. 48 bis Abb. 50 gezeigt und zeigen beispielhaft die natürlicherweise auftretenden stomatären Reaktionen. Das Mikroklima am offenen Standort von *S. nigra* wurde im Gegensatz zu dem von *A. podagraria* stärker durch den Wetterverlauf geprägt. Die auftretenden Lichtfluktuationen entstanden durch vorüberziehende Wolkenschatten.

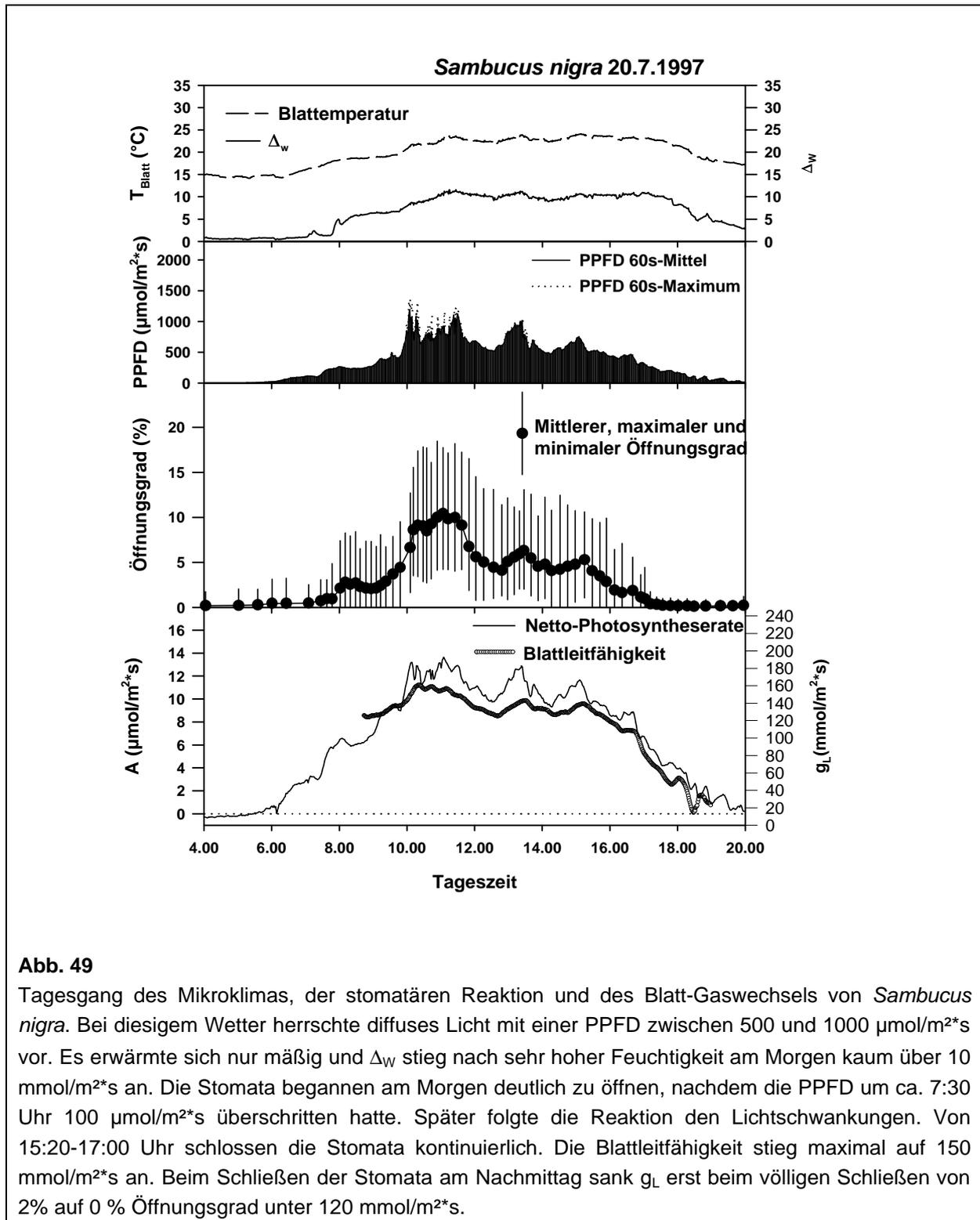
In den Tagesgängen zeigte die stomatäre Reaktion eine deutliche Parallelität zu den PPFD-Schwankungen, sofern Δ_w unterhalb von ca. 10 mmol/mol blieb. Dies war vor allem in den Vormittagsstunden (Abb. 49) der Fall, in denen meist eine deutliche Öffnungsreaktion auftrat,

aber auch nachmittags konnte hohe PFD bei relativ niedrigem Δ_w noch kräftige Öffnungsreaktionen auslösen (Abb. 50).

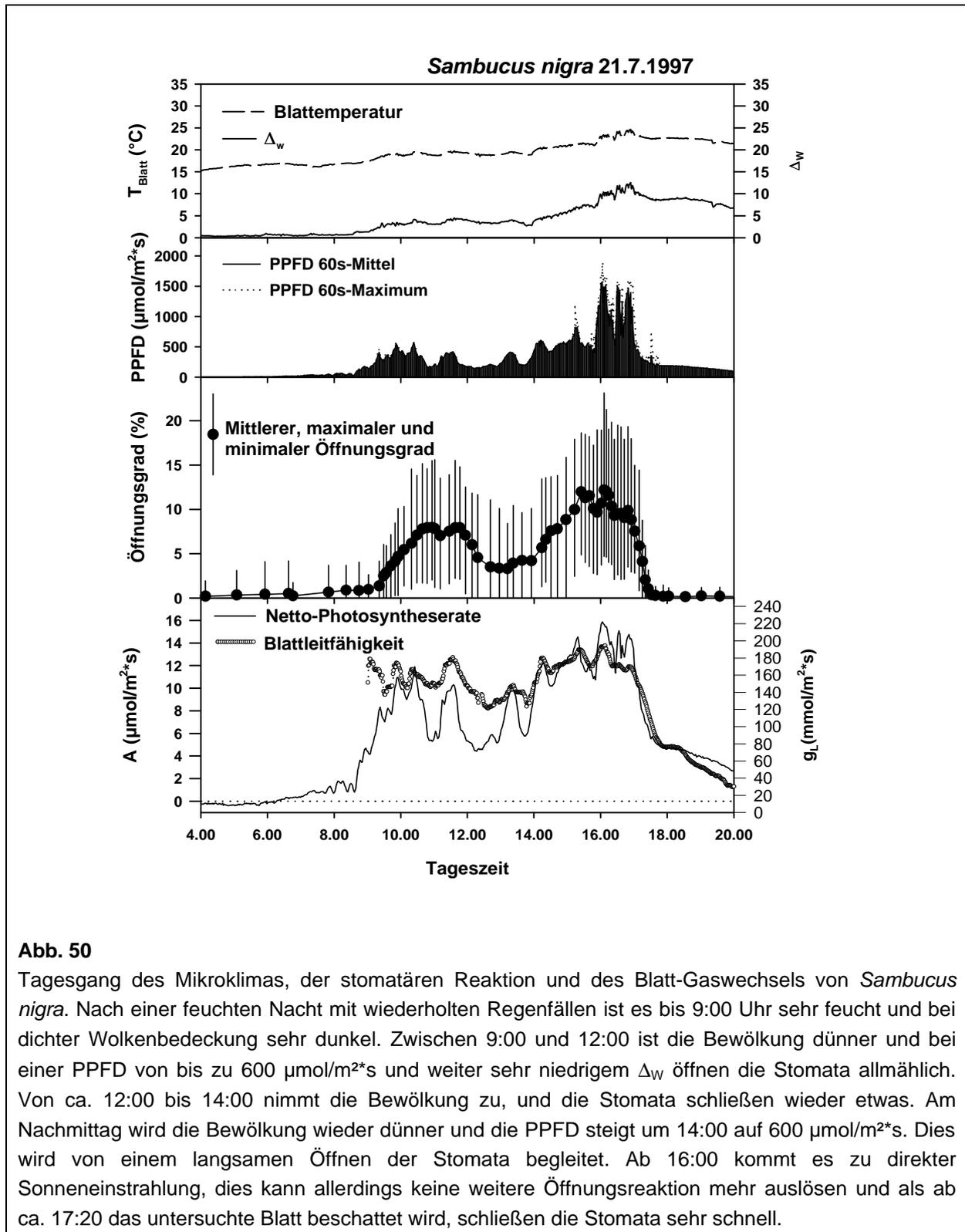
Stieg das Δ_w gegen Mittag dann mit der Erwärmung der Luft über 10 mmol/mol an, so war oft zu beobachten, daß die Stomata wieder schlossen (Abb. 48). Die Blattleitfähigkeit blieb selbst bei maximal geöffneten Stomata meist relativ niedrig und überschritt kaum 200 mmol/m²*s. Eine Absenkung der Blattleitfähigkeit unter 100 mmol/m²*s setzte ein weitgehendes Schließen voraus.

**Abb. 48**

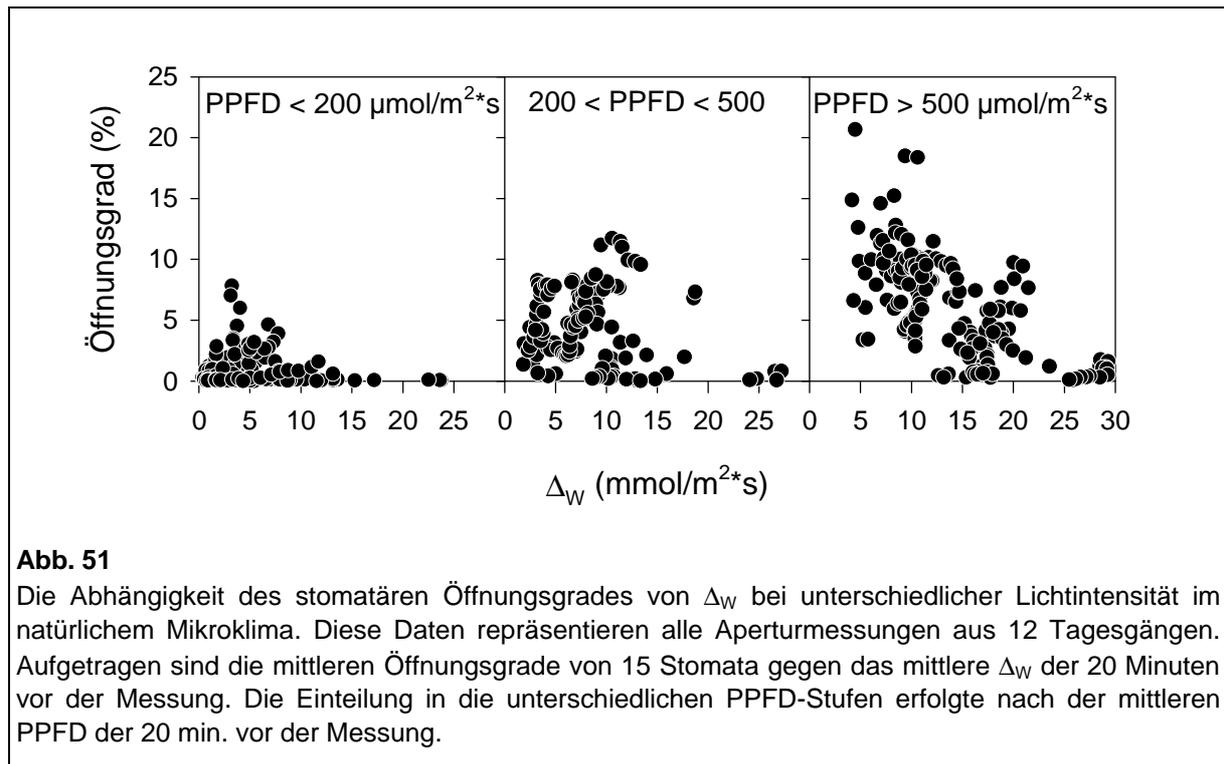
Tagesgang des Mikroklimas, der stomatären Reaktion und des Blatt-Gaswechsels von *Sambucus nigra*. In der Nacht zuvor hatte es stark geregnet. Am Morgen war es zunächst feucht und bedeckt. Gegen 9:00 Uhr wurde es aber zunehmend sonniger und bis 14:30 herrschten geringe Bedeckungsgrade und eine PPFD um $1500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ vor. Infolgedessen erwärmte es sich und Δ_w stieg bis auf $17 \text{ mmol}/\text{mol}$ an. Am Nachmittag verdichtete sich die Bedeckung und ab 16:00 Uhr zog ein schwerer Hagelschauer auf, weshalb die PPFD zeitweilig auf $6 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ absank. Später stieg die PPFD zeitweilig wieder auf $500 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ an. Die Stomata begannen an diesem Tag um 7:00 bei noch geringer PPFD zu öffnen. Die Öffnungsreaktion beschleunigte sich stark, als es bei noch sehr niedrigem Δ_w sonnig wurde, und die Apertur erreichte um 10:00 Uhr kurzfristig ein erstes Maximum. Die Stomata schlossen aber schnell wieder um die Hälfte, um dann erneut zu öffnen. Mit dem Beginn hoher Lichtintensitäten wurde um 11:00 ein zweites Maximum erreicht, allerdings schlossen die Stomata dann während der Phase höchster PPFD und zunehmendem Δ_w unter schwach ausgeprägten Oszillationen immer weiter und waren bei der nachmittäglichen Beschattung durch die Schauerwolke bereits weitgehend geschlossen.

**Abb. 49**

Tagesgang des Mikroklimas, der stomatären Reaktion und des Blatt-Gaswechsels von *Sambucus nigra*. Bei diesigem Wetter herrschte diffuses Licht mit einer PPFD zwischen 500 und 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ vor. Es erwärmte sich nur mäßig und Δ_w stieg nach sehr hoher Feuchtigkeit am Morgen kaum über 10 $\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ an. Die Stomata begannen am Morgen deutlich zu öffnen, nachdem die PPFD um ca. 7:30 Uhr 100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ überschritten hatte. Später folgte die Reaktion den Lichtschwankungen. Von 15:20-17:00 Uhr schlossen die Stomata kontinuierlich. Die Blattleitfähigkeit stieg maximal auf 150 $\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ an. Beim Schließen der Stomata am Nachmittag sank g_L erst beim völligen Schließen von 2% auf 0 % Öffnungsgrad unter 120 $\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$.

**Abb. 50**

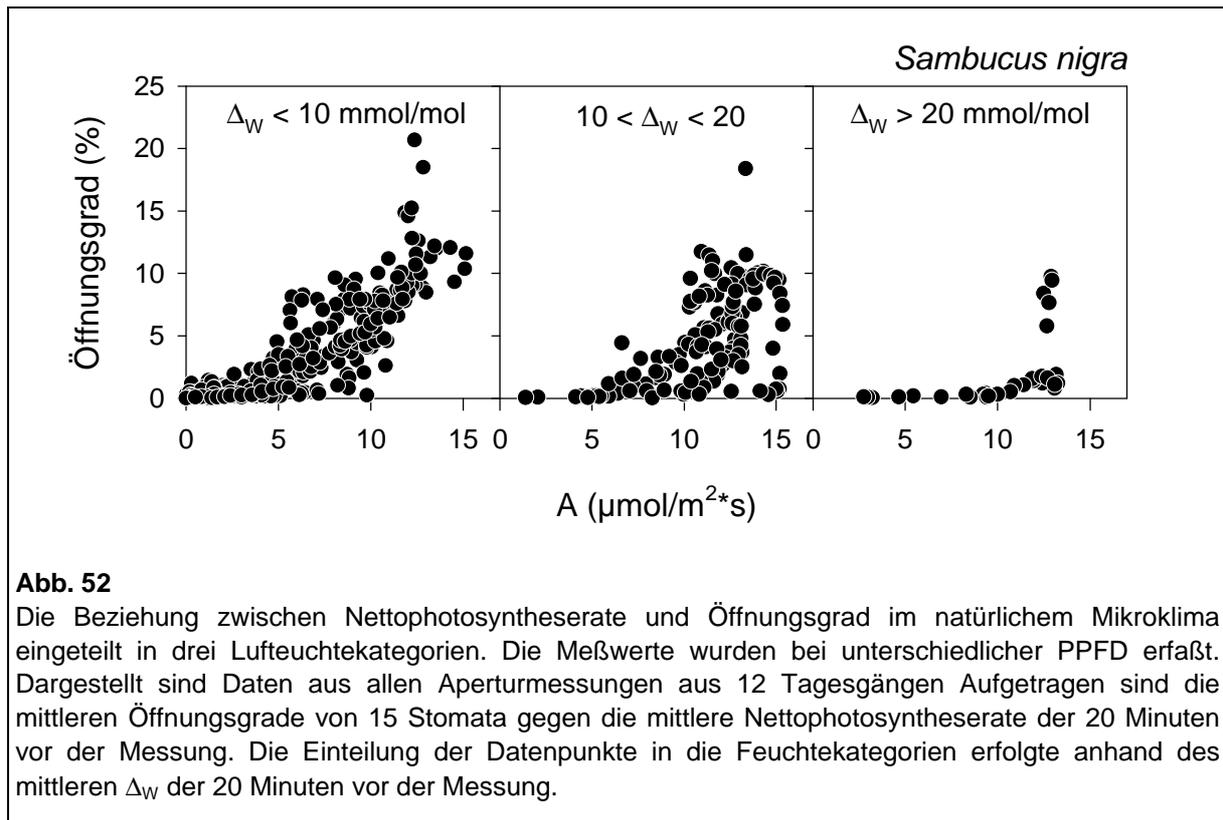
Tagesgang des Mikroklimas, der stomatären Reaktion und des Blatt-Gaswechsels von *Sambucus nigra*. Nach einer feuchten Nacht mit wiederholten Regenfällen ist es bis 9:00 Uhr sehr feucht und bei dichter Wolkenbedeckung sehr dunkel. Zwischen 9:00 und 12:00 ist die Bewölkung dünner und bei einer PPFD von bis zu 600 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ und weiter sehr niedrigem Δ_w öffnen die Stomata allmählich. Von ca. 12:00 bis 14:00 nimmt die Bewölkung zu, und die Stomata schließen wieder etwas. Am Nachmittag wird die Bewölkung wieder dünner und die PPFD steigt um 14:00 auf 600 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$. Dies wird von einem langsamen Öffnen der Stomata begleitet. Ab 16:00 kommt es zu direkter Sonneneinstrahlung, dies kann allerdings keine weitere Öffnungsreaktion mehr auslösen und als ab ca. 17:20 das untersuchte Blatt beschattet wird, schließen die Stomata sehr schnell.



Die Daten aller gemessenen Tagesgänge wurden zusammengefaßt, um die Einflüsse von Licht und Luftfeuchte deutlicher zu machen (Abb. 51). Die Beziehung zwischen Δ_w und Öffnungsgrad der Stomata zeigt eine Reduktion der Apertur bei höherem Δ_w in allen Lichtstufen. Ab einem Δ_w von über 20 mmol/mol, waren die Öffnungsgrade unabhängig von der PPF D sehr gering.

Unter dem Gesichtspunkt, daß die stomatäre Reaktion auch der Optimierung der Photosynthese dient, ist zu erwarten, daß bei höheren Photosyntheseraten die Stomata weiter öffnen, als bei niedrigen. Daher läßt sich der stomatäre Öffnungsgrad auch als von der Photosyntheserate abhängige Größe auffassen. Die Modifikation dieser Beziehung durch das herrschende Δ_w wurde anhand aller Aperturmessungen unter natürlichem Mikroklima untersucht (Abb. 52). Tatsächlich ist bei hoher Luftfeuchte der Öffnungsgrad gut mit der Nettophotosyntheserate korreliert. Bei höherem Δ_w werden zunehmend geringere Aperturen bei gleicher Photosyntheserate erreicht. Die breite Streuung wird zum einen dadurch verursacht, daß die Feuchteklassen relativ breit gewählt wurden und zum anderen durch die relativ kleine Stichprobe von 15 Stomata.

Auffällig ist, daß auch bei nahezu geschlossenen Stomata relativ hohe Nettophotosyntheseraten auftraten. Dies erklärt sich aus dem engen Aperturbereich, der die Photosynthese effektiv limitiert. Da diese Daten von 7 Blättern mit individuell unterschiedlicher Photosyntheserate stammen und bei unterschiedlicher PPF D gemessen wurde, kann aus dieser Darstellung nichts über eine eventuelle stomatäre Limitierung der Photosynthese ausgesagt werden. So kann eine Nettophotosyntheserate von 15 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$



schon eine deutliche stomatäre Limitierung bedeuten, wenn die Photosynthesekapazität bei 18 μmol/m²*s liegt.

Trotz der deutlichen Beziehung zwischen A und Öffnungsgrad kann nicht entschieden werden ob die Stomata auf die Absenkung der CO₂-Konzentration im Mesophyll reagieren, oder ob sie parallel mit der Photosyntheserate auf die PPFD-Änderungen reagieren. Unabhängig vom Mechanismus ist jedoch kennzeichnend, daß bei den höheren Δ_w-Stufen bei entsprechender Photosyntheserate zunehmend geringere Öffnungsgrade erreicht werden.

Die Tagesgänge der stomatären Reaktion unter natürlichem Mikroklima zeigen also eine hohe Sensitivität für Lichtreize und einen parallelen Anstieg der Apertur mit der Photosyntheseraten nur bei geringem DW. Niedrige Luftfeuchte reduziert den Öffnungsgrad erheblich. Die Wechselwirkung von Licht und Luftfeuchte auf die stomatäre Gleichgewichtsreaktion und auf die dynamischen Eigenschaften der Reaktion und der Effekt auf den Gaswechsel wird in den beiden folgenden Abschnitten genauer beschrieben.

3.9.2. Die stomatäre Gleichgewichtsreaktion in der Wechselwirkung von Licht und Luftfeuchte

Die Abhängigkeit der stomatären Reaktion von der PPFD wird durch die herrschende Luftfeuchte modifiziert. Diese Wechselwirkung wurde an *S. nigra* zunächst anhand von Gleichgewichtsreaktionen untersucht. In diesen Experimenten wurde die PPFD stufenweise

angehoben und jeweils konstant gehalten, bis der Verlauf der Transpiration anzeigte, daß die dadurch ausgelöste Öffnungsreaktion abgeschlossen war und Bilder von allen untersuchten Stomata gespeichert worden waren. Dieses Experiment wurde an aufeinanderfolgenden Tagen bei unterschiedlichem Δw durchgeführt. Ein typisches Ergebnis zeigt Abb. 53.

Allgemein zeigte sich eine sigmoide Abhängigkeit der Apertur von der PPFD (Abb. 29). Diese trat bei allen Feuchtstufen auf, war aber bei niedrigen Luftfeuchten zu geringeren Aperturen verschoben. Diese Verringerung der Apertur führte dazu, daß die Transpiration nicht proportional zum Δw anstieg, sondern unterhalb eines Grenzwertes von ca. 2.5

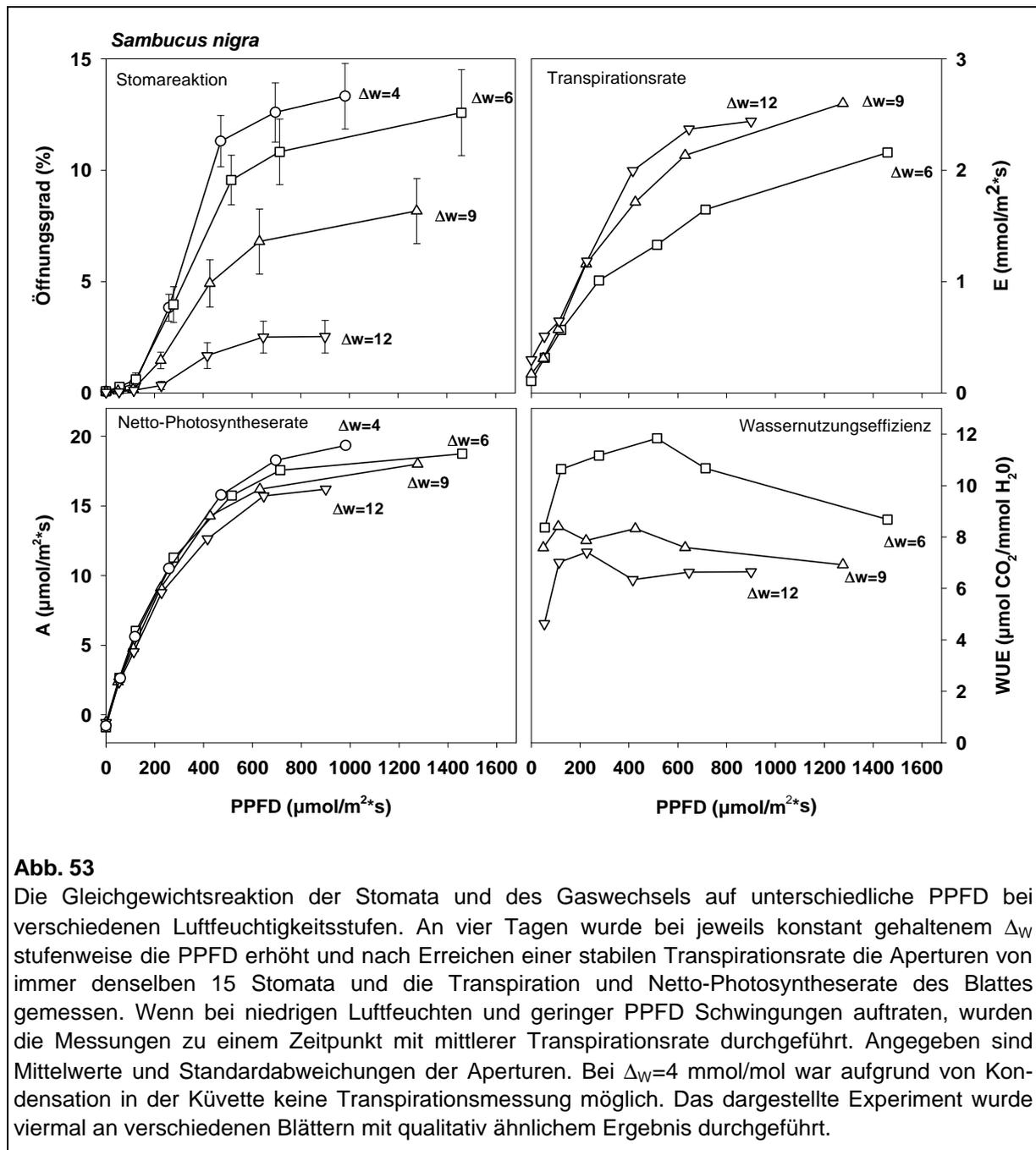


Abb. 53

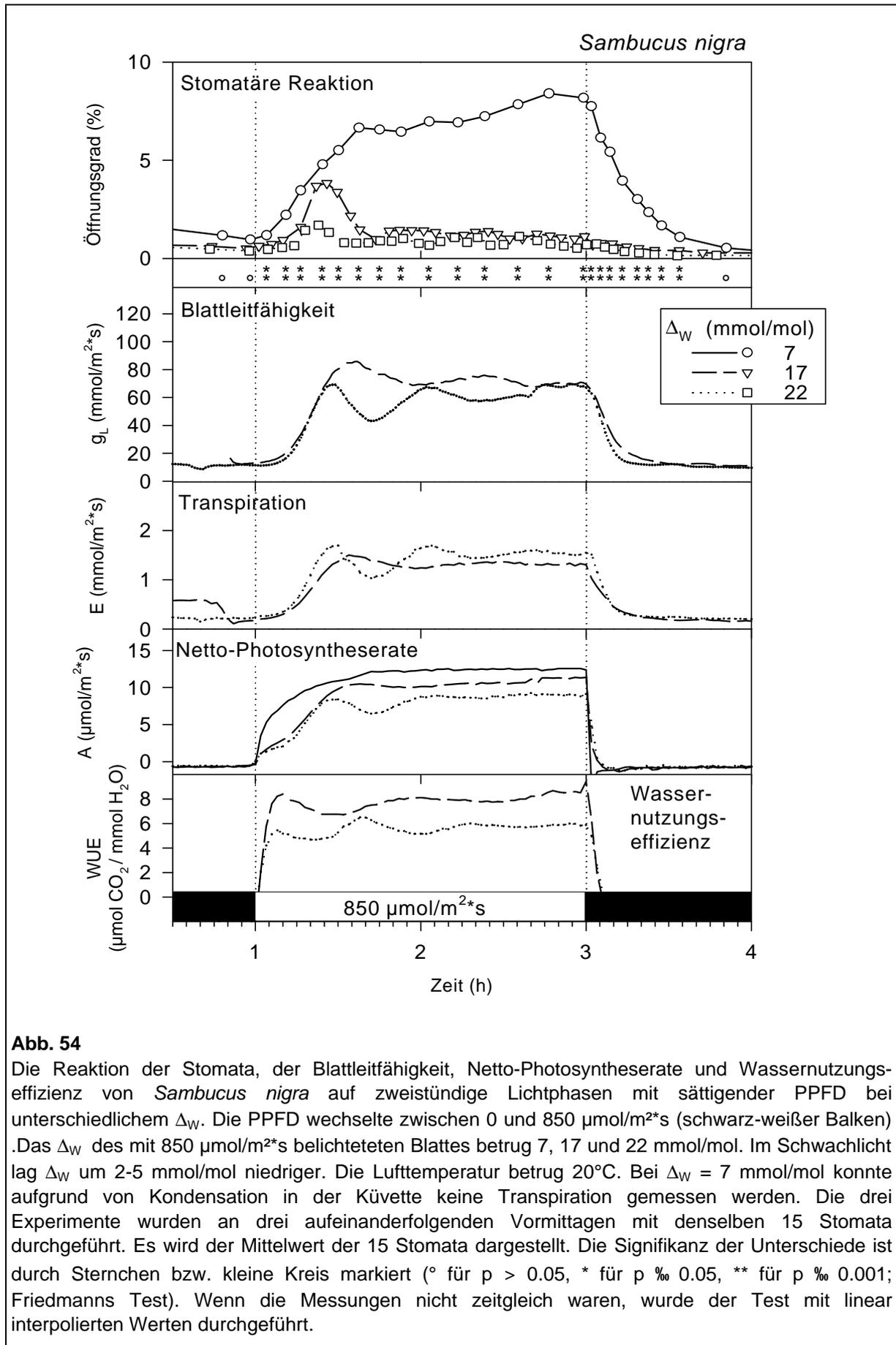
Die Gleichgewichtsreaktion der Stomata und des Gaswechsels auf unterschiedliche PPFD bei verschiedenen Luftfeuchtigkeitsstufen. An vier Tagen wurde bei jeweils konstant gehaltenem Δw stufenweise die PPFD erhöht und nach Erreichen einer stabilen Transpirationsrate die Aperturen von immer denselben 15 Stomata und die Transpiration und Netto-Photosyntheserate des Blattes gemessen. Wenn bei niedrigen Luftfeuchten und geringer PPFD Schwingungen auftraten, wurden die Messungen zu einem Zeitpunkt mit mittlerer Transpirationsrate durchgeführt. Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Aperturen. Bei $\Delta w = 4$ mmol/mol war aufgrund von Kondensation in der Küvette keine Transpirationsmessung möglich. Das dargestellte Experiment wurde viermal an verschiedenen Blättern mit qualitativ ähnlichem Ergebnis durchgeführt.

mmol/m²*s blieb. Die Photosyntheserate wurde bei höheren Δ_w leicht reduziert. Diese Abnahme ist auffallend gering im Vergleich zur starken Aperturabnahme. Die WUE war innerhalb einer Feuchtestufe bei allen PPFd relativ konstant; die Abnahme bei den hohen Lichtintensitäten ist vor allem auf die erhöhte Transpiration durch erhöhte Blattemperatur zurückzuführen.

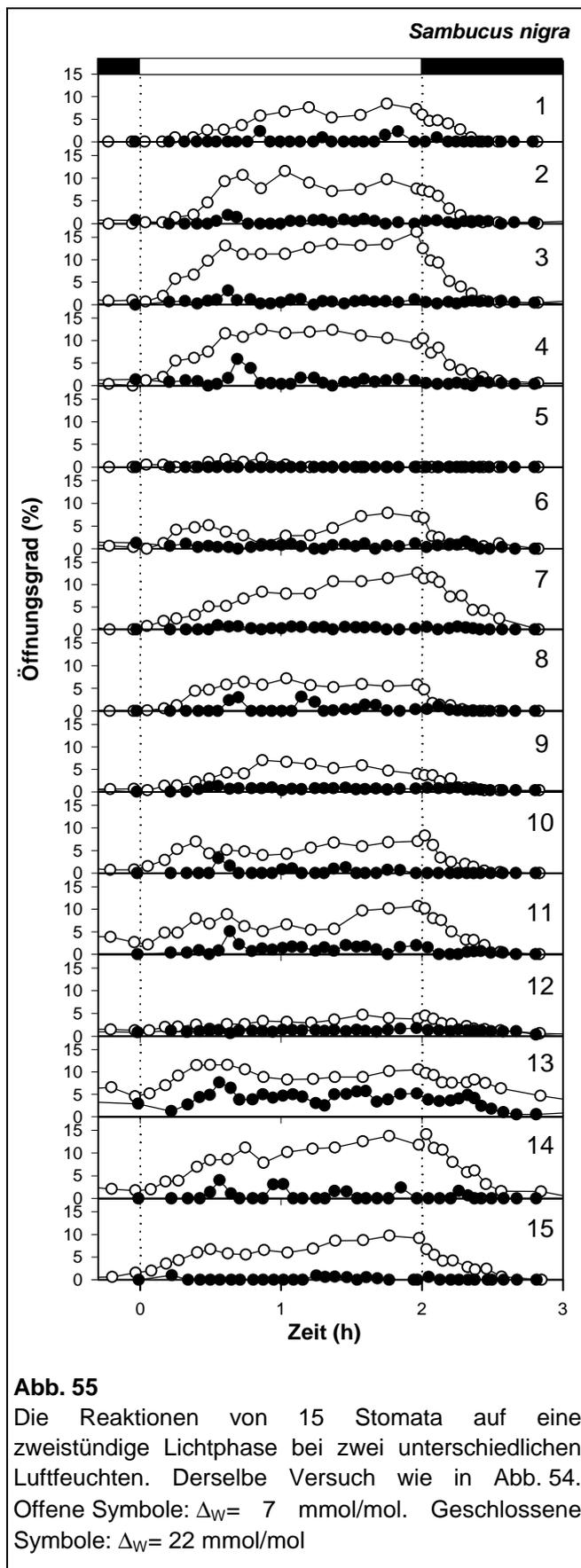
Das auffälligste Ergebnis ist die geringe Zunahme der Transpiration mit zunehmendem Δ_w und die gleichzeitige starke Abnahme des Öffnungsgrades. Dies bestätigt erneut die schon in den Reaktionsverläufen unter natürlichem Mikroklima sichtbar gewordene Tendenz auf hohes Δ_w mit Schließen der Stomata zu reagieren. Die Tatsache, daß das stomatäre Schließen den Einfluß erhöhter Δ_w auf die Transpiration weitgehend kompensiert, ist in Übereinstimmung einer Regulation der Transpiration durch negative Rückkopplung: Ab einem gewissen Schwellenwert der Transpiration wird die Apertur reduziert, bis die Transpiration wieder unter dem "Sollwert" liegt. Das Wirken negativer Rückkopplung kann aber nur aus der Dynamik der Reaktion mit Sicherheit gefolgert werden, da Gleichgewichtsreaktionen, wie sie hier beobachtet wurden, alternativ auch als direkte Reaktion auf Licht und Luftfeuchte erklärt werden könnten.

3.9.3. Der Einfluß der Luftfeuchte auf die dynamische stomatäre Reaktion auf PPFd-Änderungen bei *Sambucus nigra*

Die stomatäre Reaktion auf eine Erhöhung der PPFd wurde bei *S. nigra* im Gegensatz zu *A. podagraria* sehr stark durch die herrschende Luftfeuchte beeinflusst (Abb. 54). Bei niedrigem Δ_w stieg die Spaltweite zunächst rasch, später langsamer, aber kontinuierlich an. Bei hohem Δ_w öffneten die Stomata zunächst ebenfalls, allerdings mit stärkerer Verzögerung. Die anfängliche Öffnungsreaktion kehrte sich dann bald in eine Schließreaktion um und die Stomata oszillierten bei geringen Aperturen aber nicht immer synchron, wie die Reaktionen einzelner Stomata zeigen (Abb. 55). Diese Schwingungen der Apertur waren von Schwingungen der Transpiration und der Netto-Photosyntheserate begleitet. Die Nettphotosyntheserate wurde mit zunehmender Trockenheit der Luft niedriger. Dies deutet auf eine zunehmende Limitierung der CO₂-Diffusion durch geringe Spaltweiten hin. Dagegen stieg die Transpirationsrate nur leicht an. Die Wassernutzungseffizienz sank daher mit zunehmendem Δ_w ab.

**Abb. 54**

Die Reaktion der Stomata, der Blattleitfähigkeit, Netto-Photosyntheserate und Wassernutzungseffizienz von *Sambucus nigra* auf zweistündige Lichtphasen mit sättigender PPFD bei unterschiedlichem Δ_w . Die PPFD wechselte zwischen 0 und 850 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ (schwarz-weißer Balken). Das Δ_w des mit 850 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ belichteten Blattes betrug 7, 17 und 22 mmol/mol. Im Schwachlicht lag Δ_w um 2-5 mmol/mol niedriger. Die Lufttemperatur betrug 20°C. Bei $\Delta_w = 7$ mmol/mol konnte aufgrund von Kondensation in der Küvette keine Transpiration gemessen werden. Die drei Experimente wurden an drei aufeinanderfolgenden Vormittagen mit denselben 15 Stomata durchgeführt. Es wird der Mittelwert der 15 Stomata dargestellt. Die Signifikanz der Unterschiede ist durch Sternchen bzw. kleine Kreis markiert ($^{\circ}$ für $p > 0.05$, * für $p \leq 0.05$, ** für $p \leq 0.001$; Friedmanns Test). Wenn die Messungen nicht zeitgleich waren, wurde der Test mit linear interpolierten Werten durchgeführt.



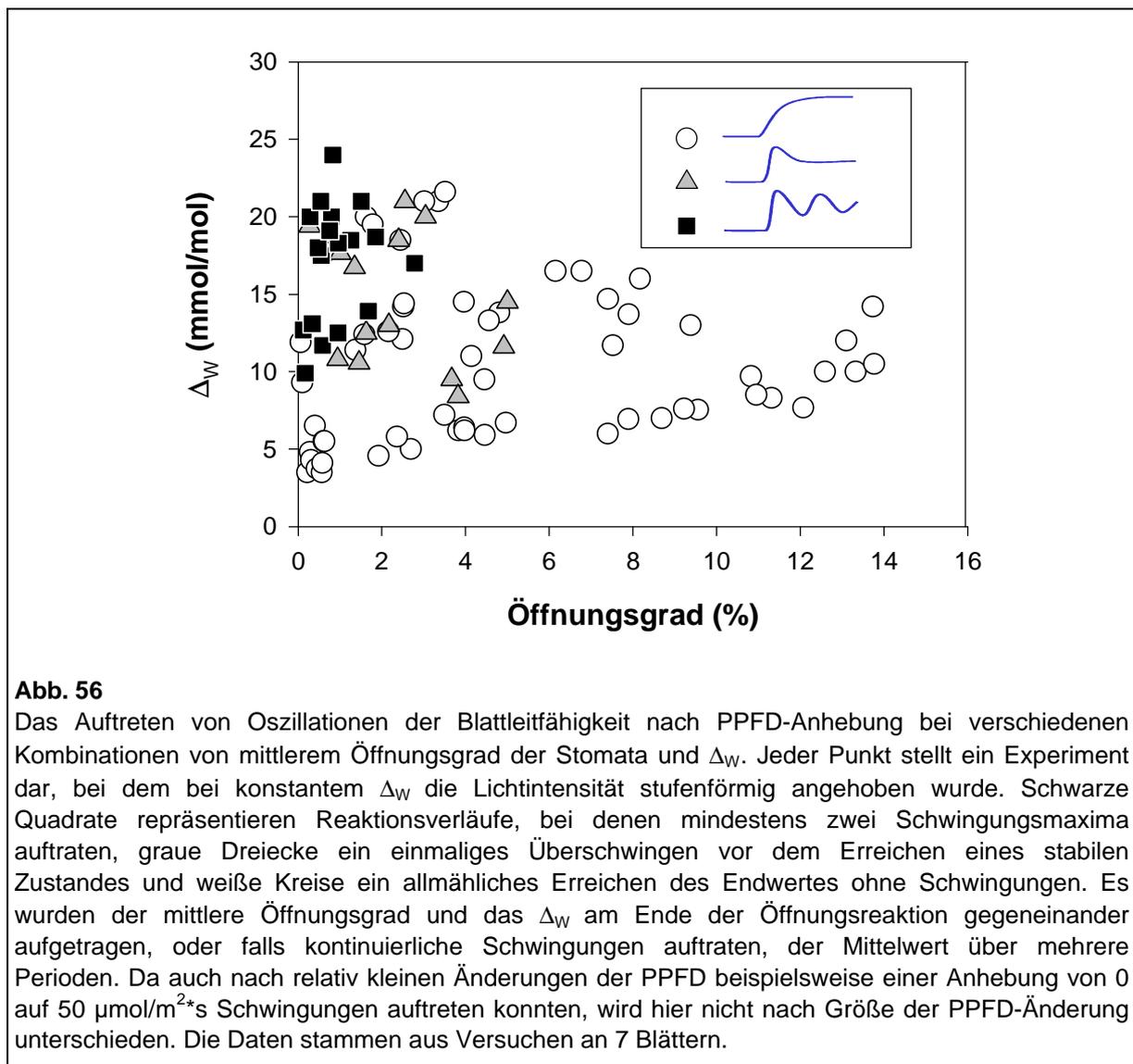
3.9.4. Oszillationen: Regelschwingungen im untersten Öffnungsbereich

Die dynamischen Eigenschaften der stomatären Reaktionen unterschieden sich bei *Sambucus nigra* und *Aegopodium podagraria* deutlich. Im Gegensatz zu *Aegopodium* zeigte sich bei *S. nigra* bei hohem Δ_w eine Tendenz zu Schwingungen der stomatären Apertur und des Gaswechsels. Solche Regelschwingungen sind kennzeichnend für rückgekoppelte Systeme (Farquhar & Cowan 1974; Raschke 1979; Jarvis et al. 1999) und erlauben Rückschlüsse auf die Regelmechanismen. Stomatäre Oszillationen wurden an einer Vielzahl von Pflanzen mit sehr unterschiedlichen Methoden untersucht (Barrs 1971). Da bisher aber kaum direkte Aperturbeobachtungen oszillierender Stomata vorlagen, sollen hier Details der Aperturoszillationen bei *Sambucus nigra* beschrieben und analysiert werden.

3.9.4.1. Bedingungen für das Auftreten von Oszillationen

Oszillationen traten nach Erhöhung der PPFD oder des Δ_w in sehr unterschiedlicher Intensität auf. Zum Teil war die Schwingung stark gedämpft: Auf ein einmaliges Überschwingen folgte das Erreichen eines stabilen Zustandes. Oft traten mehrere Schwingungsmaxima auf, bevor die Schwingung gedämpft wurde und in Einzelfällen gab es sogar über Stunden fortlaufende ungedämpfte Oszillationen (Abb. 59). Abb. 57 zeigt diese verschiedenen Abstufungen des Schwingungsverhaltens in einem Experiment.

Die Bedingungen für das Auftreten von Oszillationen werden in einer Zusammenfassung deutlich, die alle Versuche an *Sambucus nigra* zeigt, bei denen bei konstantem Δ_w die PPFD angehoben wurde (Abb. 56). Schwingungen traten nur auf, wenn Δ_w größer als 10 mmol/mol war. Diese Bedingung alleine reichte aber nicht aus, zusätzlich waren Oszillationen auf sehr geringe Öffnungsgrade beschränkt. Über mehrere Schwingungsperioden andauernde



Oszillationen traten nur unterhalb von 3% mittlerem Öffnungsgrad auf. Einmaliges Überschwingen konnte noch bis 5% Öffnungsgrad auftreten. Auch bei hohem Δ_w von 15 mmol/mol traten Schwingungen nur auf, wenn gleichzeitig die Öffnungsweite sehr gering war. Waren die Stomata z.B. aufgrund einer hohen PPFD weiter geöffnet, traten keine Schwingungen auf. Dieser Zusammenhang zeigte sich deutlich beim stufenweisen Anheben der PPFD. Schwingungen traten häufig bei geringer PPFD auf, wenn die Stomata kaum geöffnet waren und verschwanden, wenn sie bei höherer PPFD weiter geöffnet waren. Ein typisches Experiment zeigt Abb. 57. Die alternative Erklärung, daß hohe PPFD die Oszillation unterdrückt, erscheint wenig plausibel, da in anderen Versuchen auch bei hoher PPFD Schwingungen ausgelöst wurden, wenn die Stomata, z.B. aufgrund von hohem Δ_w nur wenig geöffnet waren. Auch ein tageszeitlicher Effekt scheint unwahrscheinlich, da in anderen Experimenten auch am Nachmittag noch Oszillationen auftraten (z.B. Abb. 32).

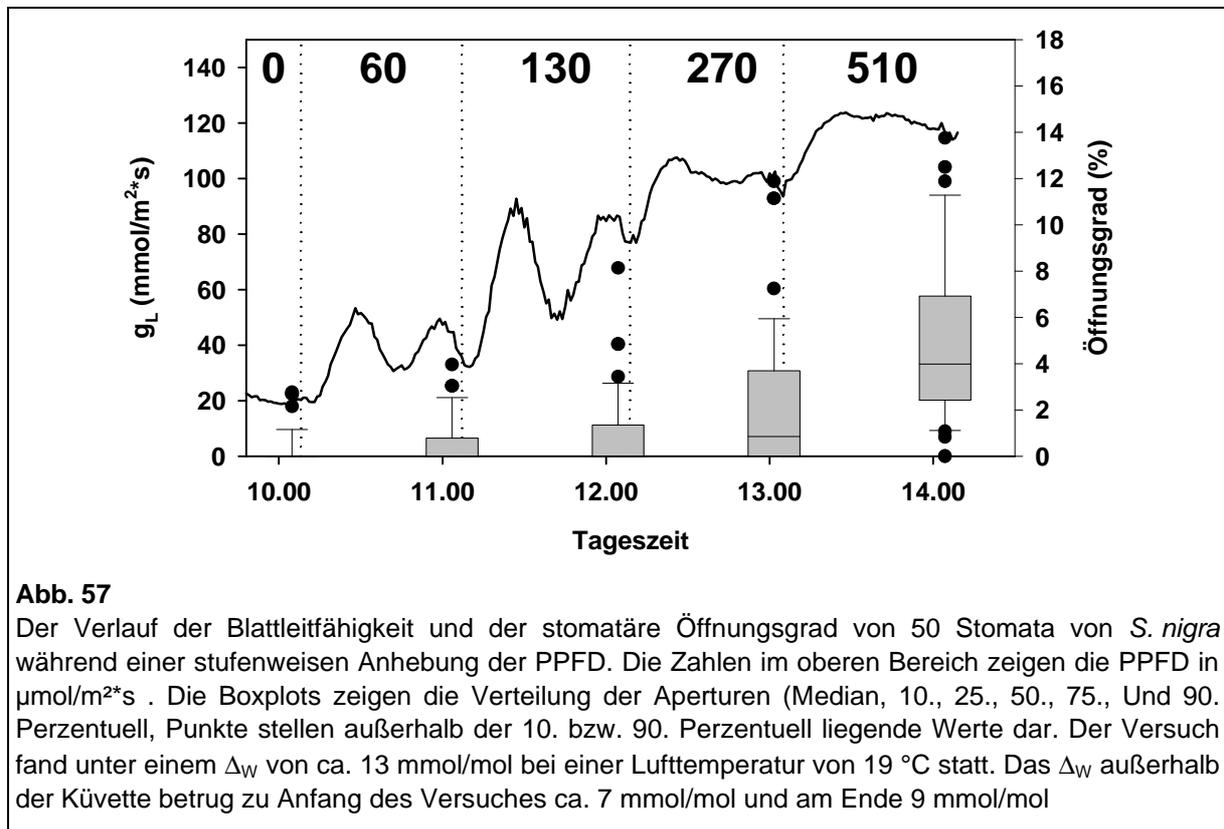
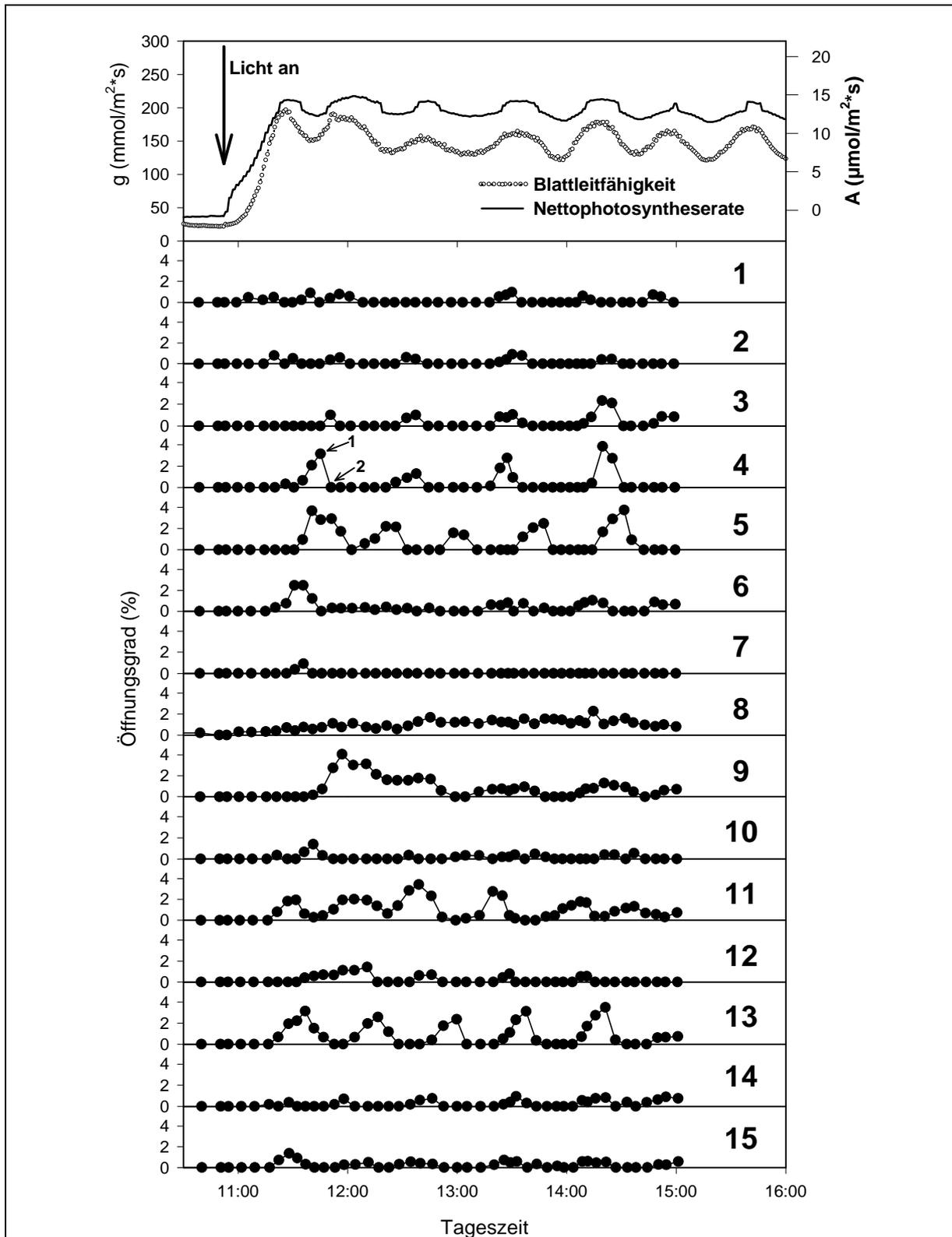
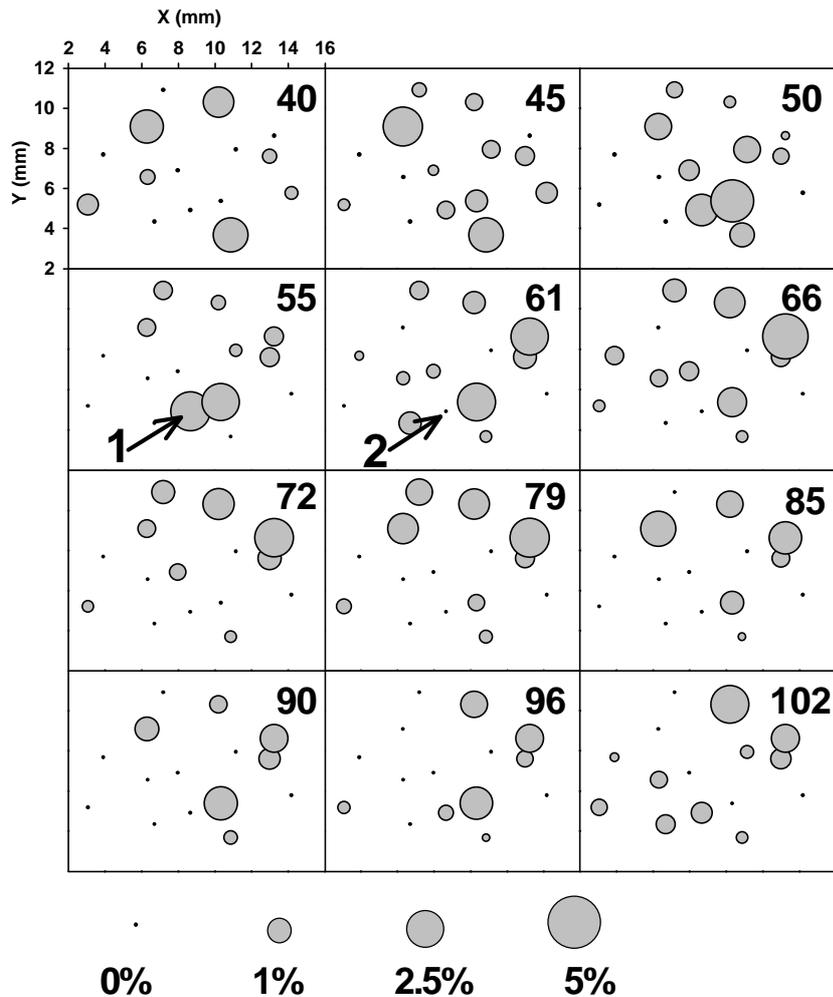


Abb. 57

Der Verlauf der Blattleitfähigkeit und der stomatäre Öffnungsgrad von 50 Stomata von *S. nigra* während einer stufenweisen Anhebung der PPFD. Die Zahlen im oberen Bereich zeigen die PPFD in $\mu\text{mol/m}^2\cdot\text{s}$. Die Boxplots zeigen die Verteilung der Aperturen (Median, 10., 25., 50., 75., Und 90. Perzentuell, Punkte stellen außerhalb der 10. bzw. 90. Perzentuell liegende Werte dar). Der Versuch fand unter einem Δ_w von ca. 13 mmol/mol bei einer Lufttemperatur von 19 °C statt. Das Δ_w außerhalb der Küvette betrug zu Anfang des Versuches ca. 7 mmol/mol und am Ende 9 mmol/mol

**Abb. 58**

Oszillationen der Apertur und des Gaswechsels nach Erhöhung der PPFD von 0 auf $800 \mu\text{mol/m}^2\cdot\text{s}$ bei einem Δw von 18 mmol/mol . Von oben nach unten werden gezeigt: Die Schwingungen der Blattleitfähigkeit und der Nettophotosyntheserate und die Reaktionen der 15 in diesem Experiment beobachteten Stomata aus einer Fläche von ca. $11.1 \times 7.2 \text{ mm}$. Der mittlere Abstand zwischen zwei Stomata betrug 5.2 mm . Phasenverschoben oszillierende Stomata hatten Abstände von 1.7 mm (Stomata Nr. 4/5), 4 mm (Nr. 11/13) und 2.7 mm (Nr. 13/14). Die Pfeile (Stoma 4) weisen auf die Aperturwerte hin, zu denen die Originalbilder in Abb. 61 gezeigt werden.

**Abb. 59**

Die räumliche Verteilung der Aperturen von 15 Stomata auf ein und derselben Fläche zu verschiedenen Zeitpunkten in einer Phase stomatärer Oszillationen (dasselbe Experiment wie Abb. 58). Die Fläche der Kreise entspricht dem relativen Öffnungsgrad (siehe Legende). In jedem Graph ist die seit dem Erhöhen der Lichtintensität von 0 auf $800 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ verstrichene Zeit in Minuten angegeben. Die beiden Pfeile weisen auf die zwei Zustände einer Spaltöffnung hin, die in Abb. 61 abgebildet sind.

3.9.5. Die Änderung der Apertur und des Schließzellvolumens während stomatärer Oszillationen

Die detaillierte Beobachtung von Aperturen verdeutlicht, wie sich Stomata in Oszillationen verhalten. Abb. 59 zeigt den Gaswechsel und die Aperturbewegungen während einer ausgedehnten Phase von Oszillationen. Die Periodenlänge der Gaswechselschwingungen betrug ca. 40 min. Während dieser Phase waren nie mehr als ca. 75% der Stomata geöffnet und der mittlere Öffnungsgrad blieb meist unter 1%. Die Stomata benötigten ca. 10-40 Minuten, um das erste Mal zu öffnen. Die Schwingungen bestanden dann in einem leichten Öffnen auf ca. 2-4% und einem darauffolgenden erneuten Schließen. Die absoluten Aperturänderungen waren also sehr gering, wie die Abbildungen einer Spaltöffnung im

Schwingungsmaximum und -minimum zeigen (Abb. 61), spielten sich aber im für die stomatäre Regulation wirksamsten Bereich ab (siehe Abb. 28).

Auffallend war, daß die Bewegungen der einzelnen Stomata, die nur wenige mm Abstand zueinander hatten, z.T. phasenverschoben verliefen (Abb. 60). Es zeigte sich keine räumliche Aggregation gleichsinnig reagierender Stomata (Abb. 59). Der Mittelwert der im

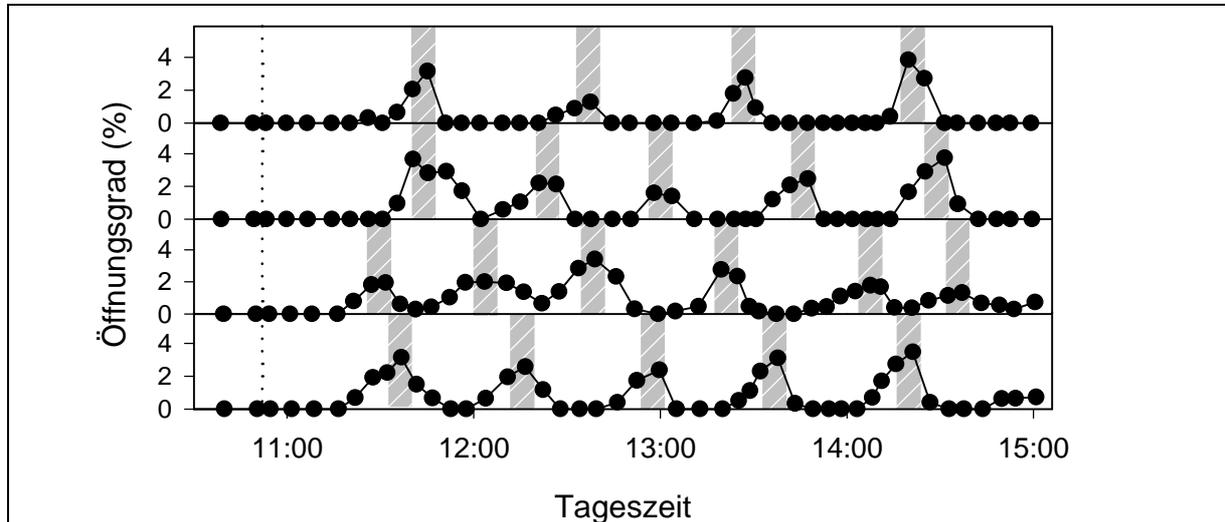


Abb. 60

Die Phasenverschiebung der stomatären Oszillationen und unterschiedliche Periodenlängen demonstriert an ausgewählten Stomata aus demselben Experiment wie in Abb. 58. Die jeweiligen Maxima der Schwingungen sind durch graue Balken unterlegt. Im dargestellten Zeitraum zeigten die Stomata 4, 5 oder 6 Schwingungsmaxima.

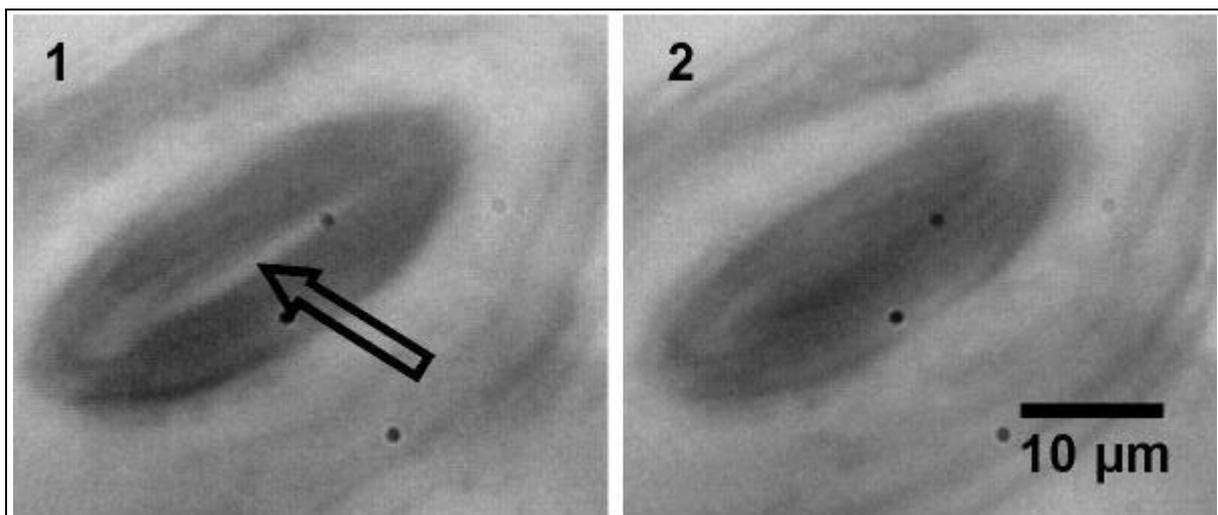


Abb. 61

Bilder einer Spaltöffnung aus dem Versuch in Abb. 58 und Abb. 59 während eines Schwingungsmaximums (1) und sechs Minuten später im geschlossenen Zustand (2). Der Pfeil weist auf die geringfügig geöffnete Pore hin. Die zeitliche und räumliche Zuordnung der Bilder ergibt sich aus den Pfeilen in Abb. 58 und Abb. 59.

Experiment beobachteten Stomata zeigte auch nicht immer eine Phasengleichheit mit dem Gaswechsel. Die Blattleitfähigkeit als integrierendes Maß zeigt, daß trotz dieser Phasenverschiebungen eine vorherrschende Tendenz vorhanden war.

Entscheidend für das Verständnis der Schwingungen schien nach diesen Ergebnissen zu sein, daß die Schwingungen einzelner Stomata nur in einem Wechsel zwischen dem leicht geöffneten Zustand und dem völlig geschlossenen Zustand besteht. Da Volumenänderungen der Schließzellen unterhalb der zum Öffnen notwendigen Schwelle bei den Oszillationen offenbar eine bedeutende Rolle spielen, wurde versucht ein anderes von der Apertur unabhängiges Maß für die Aktivität der Schließzellen zu finden.

Dazu bot sich die Gesamtfläche des Schließzellapparates zwischen den äußeren antiklinen Zellwänden, die den Epidermiszellen angrenzen, an (Abb. 62). Bisher wurde der Abstand zwischen den peristomatären Furchen, die den Schließzellapparat begrenzen als indirektes Maß für die Apertur verwendet (Lawson *et al.* 1998). Bereits Stålfelt(1929b; 1963) berichtet über parallele Schwankungen der Breite des Spaltapparates und der Spaltbreite. Die Fläche des Schließzellapparates ist aber offensichtlich bisher noch nicht als Maß für kontinuierliche Volumenänderungen *einzelner* Schließzelle verwendet worden, sondern immer nur zur Feststellung des "Schwellungsgrades" ganzer Stomapopulationen zu ausgewählten Zeitpunkten oder als alternatives Maß für die Spaltweite. Daher soll zunächst gezeigt werden, daß die Fläche des Schließzellapparates tatsächlich ein aussagekräftiges Maß für kontinuierliche Beobachtungen des Schließzellvolumens einzelner Stomata ist.

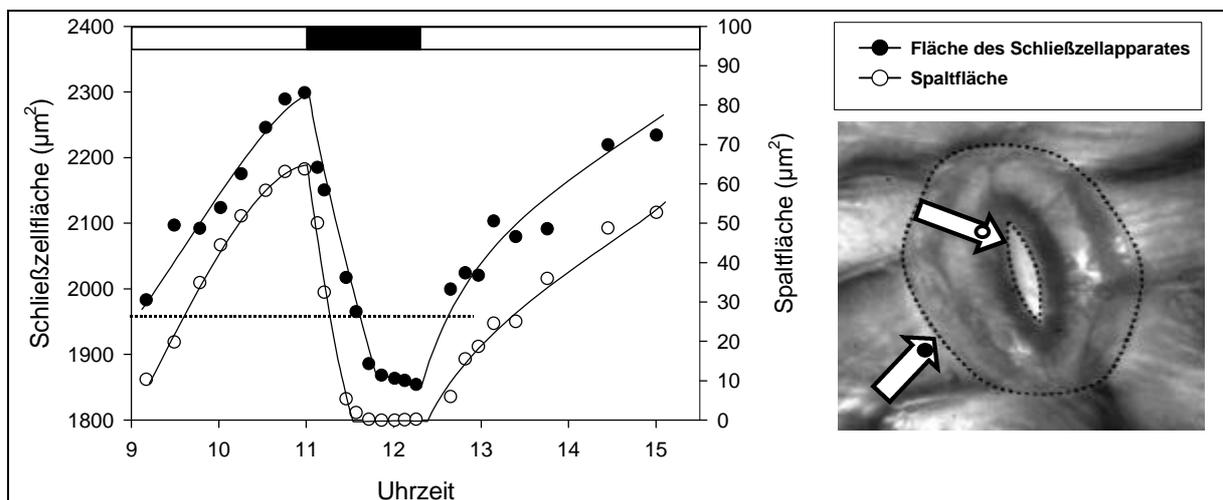


Abb. 62

Die Änderung der Gesamtfläche des Schließzellapparates als Maß für die Schwellung der Schließzellen im Vergleich zur damit verbundenen Aperturänderung. Gezeigt wird die Reaktion einer Spaltöffnung von *S. nigra*, die durch einen Licht- Dunkelwechsel (Balken oben) ausgelöst wurde. Die Abbildung rechts verdeutlicht die Flächenmessung der Apertur und der Gesamtfläche des Schließzellapparates. Links ist die Reaktion einer Spaltöffnung während einer durch Dunkel unterbrochenen Lichtphase dargestellt. Die Fläche des Schließzellapparates verläuft bei geöffneter Pore parallel zur Apertur. Unterhalb der gestrichelten Linie ist die Pore geschlossen, aber das Volumen ändert sich weiter.

In Abb. 62 wird anhand der Flächenänderungen der Pore und des Schließzellkomplexes gezeigt, daß sich beide Größen bei stomatären Reaktionen parallel ändern. Des weiteren ist

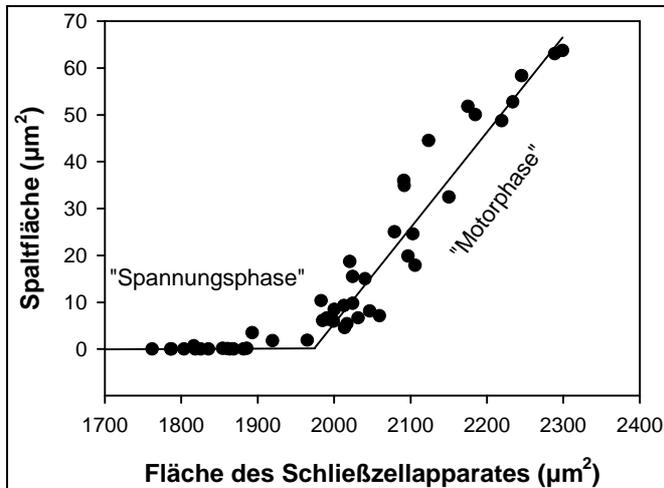


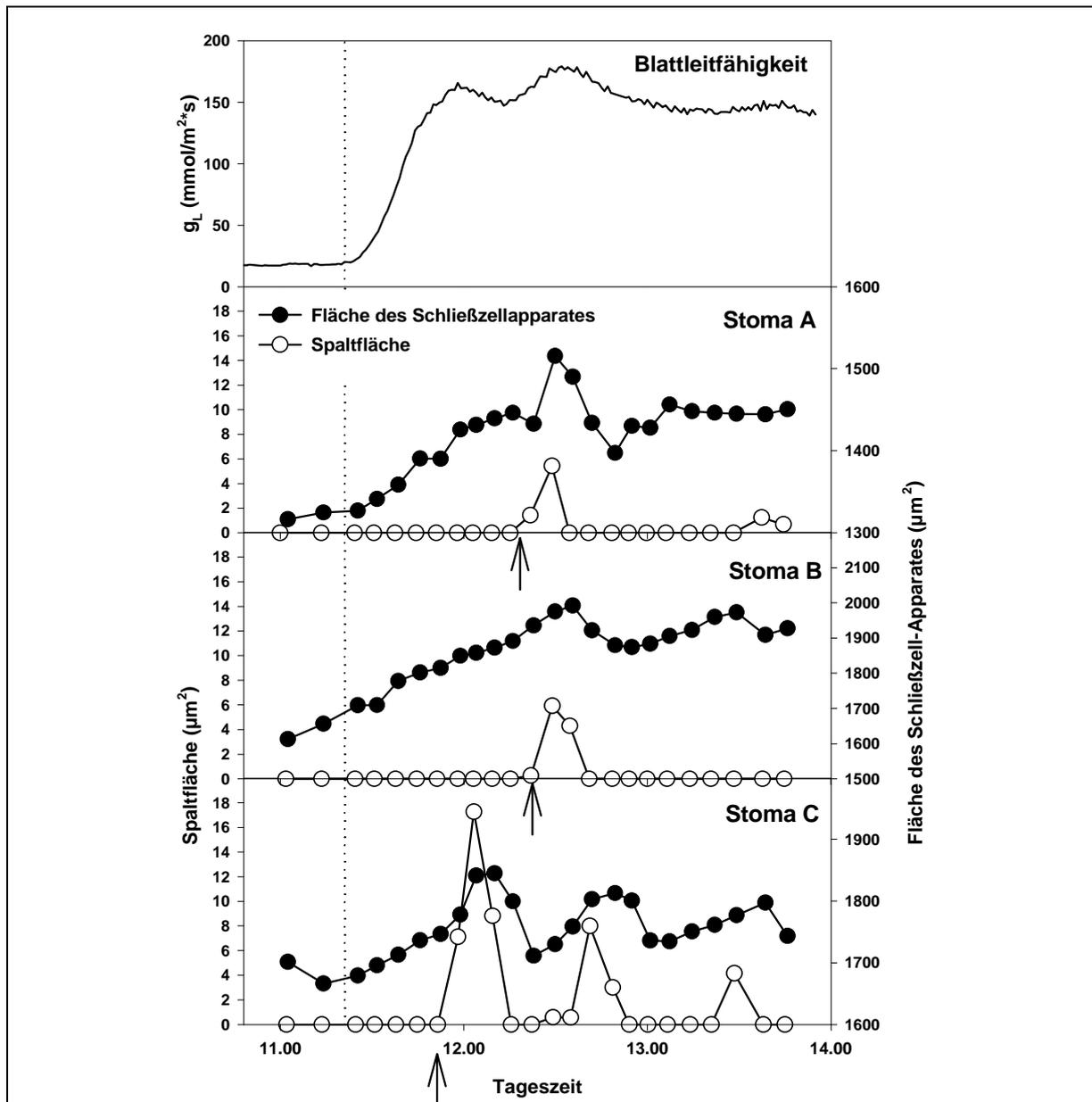
Abb. 63

Die Beziehung zwischen der Fläche des Schließzellapparates und der Spaltfläche der Pore bei derselben Spaltöffnung wie in Abb. 62. Der Begriff "Spannungsphase" kennzeichnet den Bereich, in dem Volumenänderungen der Schließzellen noch nicht ausreichen, um die Pore zu öffnen. In der "Motorphase" ist der Spalt dann geöffnet und seine Fläche hängt direkt vom Volumen ab (Stälélt 1929a). Die Messungen wurden während mehrerer Öffnungs- und Schließreaktionen bei unterschiedlichen Luftfeuchten an verschiedenen Tagen vorgenommen.

sichtbar, daß sich während des Schließvorgangs die Fläche des Schließzellkomplexes noch weiter verringert, wenn die Pore bereits geschlossen ist. Die Beziehung zwischen Spaltfläche und Fläche des Schließzellapparates ist linear (Abb. 63). Da sowohl der Druck (Meidner & Edwards 1975; Franks et al. 1995; Franks et al. 1998) der Schließzellen, als auch das Volumen (Raschke & Dickerson 1972; Sharpe & Wu 1978) mit der Spaltweite in einem direkten Zusammenhang stehen, läßt sich die Fläche des Schließzellapparates auch als abgeleitetes Maß für den Druck in den Schließzellen und deren Volumen ansehen. Unklar ist, wie weit diese Beziehung auch in den Volumenbereich extrapoliert werden

darf, bei dem die Spalten geschlossen sind. Unter der Annahme, daß dies für die Beziehung zwischen Fläche des Schließzellkomplexes und dem Schließzellvolumen gilt, läßt sich aus Abb. 63 ableiten, daß der Volumenbereich unterhalb der Öffnungsschwelle des Spaltes relativ groß ist, und vorsichtig auf 25% des gesamten möglichen Volumenbereiches geschätzt werden kann. Anhand dieser Messungen werden die von Stälélt (1929a) beschriebenen zwei Phasen der stomatären Reaktion, die Spannungsphase und die Motorphase verdeutlicht. Die Fläche des Schließzellapparates kann man also als ein Maß für das Schwellen und Schrumpfen der Stomata verwenden, auch wenn die Stomata geschlossen sind.

Wie verhält sich nun das Schließzellvolumen, gemessen an der Größe des Schließzellapparates, wenn die Stomata die in Abb. 58 beschriebenen Schwingungen ausführen? Anhand der in Abb. 64 dargestellten Meßergebnisse läßt sich der Ablauf stomatärer Oszillationen folgendermaßen beschreiben: Nach der Erhöhung der PPFD beginnen die Schließzellen zu schwellen. Bis der Spalt sich öffnet, müssen die Stomata eine gewisse Zeitspanne schwellen. Der Beginn des ersten Öffnens ist für Stomata individuell

**Abb. 64**

Die Änderung der Fläche des Schließzellapparates und der Spaltfläche bei *S. nigra* während einer Phase stomatärer Oszillationen. Dargestellt sind oben der Verlauf der Blattleitfähigkeit und darunter die gleichzeitigen Reaktionen dreier Stomata, die einen Abstand von zwei mm zueinander hatten. Die Oszillationen wurden durch stufenförmige Anhebung der PPF_D von 0 auf 600 μmol/m²*s ausgelöst (gepunktete Linie). Die Pfeile weisen auf die unterschiedlichen Zeitpunkte des Übergangs von der Spannungsphase in die Motorphase hin.

unterschiedlich und hängt möglicherweise mit dem anfänglichen Schwellungszustand der Schließzellen oder der Geschwindigkeit der Volumenzunahme zusammen. Nach dem geringfügigen Öffnen des Spaltes kehrt sich die bis dahin annähernd kontinuierliche Schwellungsreaktion um, die Schließzellen schrumpfen und der Spalt schließt sich wieder. Dieser Vorgang wiederholt sich im folgenden zyklisch.

3.9.5.1. Diskussion: Der Mechanismus der Oszillationen

Das hier beschriebene Schwingungsverhalten läßt sich durch die Wirkung der mit dem Öffnen des Spaltes einsetzenden Transpiration erklären. Solange die Pore geschlossen ist, transpiriert sie nicht. Beim Öffnen setzt bei der herrschenden niedrigen Luftfeuchte plötzlich die Transpiration ein (Abb. 28). Dies wirkt über negative Rückkopplung als schließender Reiz, der allerdings aufgrund der Trägheit des stomatären Mechanismus erst verzögert wirkt, und zum völligen Schließen führt. Die Gegenläufigkeit relativ nah benachbarter Stomata zeigt, daß es einen kleinräumig lokalisierten Mechanismus der rückgekoppelten Regelung der Transpiration geben muß. Dieser könnte in einer lokalen Abnahme des Blattwasserpotentials liegen. An Sojabohnen fand Bunce (1999), daß steile lokale Gradienten des Blattwasserpotentials existieren können und daß die Kontrolle der Stomata durch das lokale Blattwasserpotential ausgeübt wird. Das Sproßwasserpotential übte bei dieser Pflanze dagegen nur einen geringen Einfluß aus. Dies schließt natürlich nicht aus, daß zusätzlich eine hydraulische Kontrolle über den Sproß ausgeübt wird. Solch eine Kontrolle über das Xylempotential wurde vor allem an Holzpflanzen beschrieben (Saliendra et al. 1995; Fuchs & Livingston 1996; Whitehead et al. 1996) und ist vermutlich für die Koordination stomatärer Oszillation innerhalb ganzer Pflanzen verantwortlich (McBurney & Costigan 1984; Naidoo & Willert 1994).

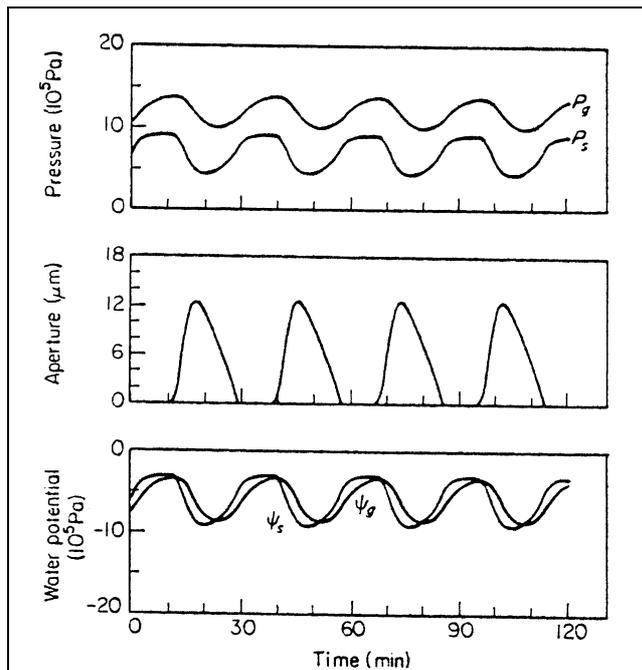
S. nigra als stenohydre Pflanze mit embolieanfälligem Xylem (Vogt 1998) könnte ebenfalls eine solche hydraulische Kontrolle der Stomareaktion aufweisen. In den hier beschriebenen Experimenten waren die Pflanzen allerdings gut wasserversorgt und nur das in der Küvette befindliche Blatt wurden den oszillationsauslösenden Bedingungen ausgesetzt. Zudem traten Oszillationen auch an Tagen auf, an denen relativ kühles und feuchtes Wetter außerhalb der Küvette eine hohe transpirative Belastung des ganzen Strauches ausschlossen (Abb. 57). Das alles zeigt, daß Oszillationen nicht auf Situationen angespannten Wasserhaushaltes der Gesamtpflanze beschränkt sind. Die Kontrolle der Transpiration durch negative Rückkopplung erfolgt also bereits lokal auf Blattebene. Die zusätzliche Möglichkeit der Kontrolle über das Xylempotential ist aber dennoch nicht ausgeschlossen.

Diese direkten Aperturbeobachtungen ergänzen die zahlreichen publizierten Beschreibungen stomatärer Oszillationen um wesentliche Details. Bisher wurden fast ausschließlich Gaswechsellmessungen (z.B. Raschke 1965; Reich 1984; Zipperlen & Press 1997) oder andere integrierende Messungen verwendet, wie Chlorophyllfluoreszenzmessungen (Siebke & Weis 1995; Eckstein et al. 1996; Eckstein 1997), gravimetrischen Methoden (Naidoo & Willert 1994) oder Kombinationen aus den genannten Methoden. Daher konnte bisher nur die Richtung der Aperturbewegung untersucht werden, aber nicht die absoluten Öffnungsgrade, die Amplitude der Schwingung und die Synchronizität.

Bisher war bekannt, daß Oszillationen vor allem unter Bedingungen entgegengesetzt wirkender Reize auftreten, wie z.B. Licht als öffnender Reiz und niedriger Luftfeuchte als schließender Reiz. Oszillationen werden ausgelöst durch plötzliche Änderung der die stomatäre Reaktion steuernden Reize, wie Anhebung des Δ_w , Unterbrechung oder Verschlechterung der Wasserversorgung des Blattes, Änderung der Lichtintensität bei niedrigem Δ_w , Veränderung des CO_2 -Gehaltes der Luft (Raschke 1965; Cardon *et al.* 1994; Naidoo & Willert 1994; Siebke & Weis 1995; Eckstein *et al.* 1996). Daß folglich die meisten Beobachtungen von Oszillationen bei geringen Öffnungsgraden gemacht wurden und aus kleinen Änderungen der Apertur bestehen, ist plausibel, wurde aber kaum durch Aperturmessungen belegt. Wenige Messungen existieren, die auch auf eine sehr große Amplitude der Bewegung hindeuten (Barrs & Klepper 1968) aber auch hier konnte nur indirekt auf die Apertur geschlossen werden.

Die an *S. nigra* gemachte Beobachtung, daß Oszillationen nur auf sehr geringe Aperturen beschränkt sind und in einem zyklischen geringen Öffnen und Schließen besteht, ist eine zusätzliche wesentliche Information über die funktionelle Ursache der Schwingungen: Die Instabilität der stomatären Reaktion wird dadurch bewirkt, daß die Apertur eine nichtstetige und nichtlineare Funktion der über Rückkopplung regulierten Schließzellschwellung ist. Insbesondere die Tatsache, daß der Volumenbereich der größten regulativen Wirksamkeit beim Öffnen unmittelbar auf den völlig unwirksamen Bereich folgt (Abb. 28), führt zu einer instabilen Reaktion, wenn Δ_w hoch ist und folglich eine geringe Apertur zur Begrenzung der Transpiration erforderlich ist. Der relativ träge Reaktionsmechanismus der Stomata führt dann zum Hinausschießen der Reaktion über das eng begrenzte Optimum.

Ein weiterer Effekt dürfte die Tendenz zum Oszillieren noch verstärken: Transpirationsänderungen wirken sich mit geringer zeitlicher Verzögerung auf den Turgor der Epidermiszellen aus und beeinflussen durch Änderung der hydrostatischen Druckdifferenz zwischen Epidermis- und Schließzellen passiv die Apertur (für eine nähere Erläuterung der Mechanismen siehe S. 85). Für Stomata im Moment des Öffnens heißt das, daß die momentane Öffnungsgeschwindigkeit durch transpirationsbedingte Abnahme des Epidermisturgors beschleunigt wird. Schließende Stomata beschleunigen ebenfalls ihre Bewegung, da die damit verbundene Abnahme der Transpiration zur Erhöhung des Epidermisturgors führt. Dieser Effekt positiver Rückkopplung wirkt am stärksten im Bereich sehr geringer Aperturen, da hier die Änderungsrate der Transpiration am größten ist (Abb. 28). In einem Modell der hydraulischen Aspekte der stomatären Reaktionen (Delwiche & Cooke 1977), wird die Wirkung dieses Effektes auf die Stabilität der stomatären Reaktion untersucht. Dieses Modell sagt Oszillationen mit einem Wechsel zwischen dem geschlossenen und dem geöffneten Zustand voraus, die den bei *S. nigra* beobachteten

**Abb. 65**

Modellierte stomatäre Reaktion. Aus Delwiche und Cooke (1977). Dargestellt sind die hydrostatischen Drücke der Epidermis und der Schließzelle (P_g , P_s), die Apertur und das Wasserpotential der Schließ- und Epidermiszellen (Ψ_s , Ψ_g).

Reaktionen sehr ähnlich sind. Dieses bestätigt die kausale Deutung die oben für die beschriebenen Oszillationen gegeben wurde.

Hydraulische Mechanismen werden auch für das Auftreten von "stomatal patchiness" verantwortlich gemacht (Haefner et al. 1997; Mott et al. 1997; Mott & Buckley 1998; Mott et al. 1999). Danach bewirkt das Öffnen einer Spaltöffnung eine Abnahme des umgebenden Epidermisturgors, was auch für benachbarte Stomata das Öffnen erleichtert. Die hier gezeigten Experimente bestätigen eine solche hydraulische Kopplung mehrerer Stomata nicht, da gegenläufige Reaktionen nah benachbarter Stomata (2 mm) beobachtet wurden, allerdings reicht die Zahl der untersuchten Stomata

nicht aus, um subtilere Wechselwirkungen zu erfassen. Die besonderen Eigenschaften des untersten Aperturbereichs dürften aber nicht nur die zeitliche sondern auch die räumliche Heterogenität der stomatären Reaktion fördern. Die von Mott und Mitarbeitern postulierte hydraulische Kopplung sollte auch am wirksamsten im untersten Aperturbereich sein, da selbst kleine hydraulisch bedingte Aperturänderungen die Transpiration deutlich beeinflussen können.

Der Zusammenhang zwischen dem Phänomen "patchiness" und geringen Aperturen zeigte sich bei gleichzeitigen bildgebenden Messungen der Chlorophyllfluoreszenz und der stomatären Aperturen (Kaiser et al. 1999). Fleckenhafte Chlorophyllfluoreszenz war ausschließlich an sehr geringe Aperturen gekoppelt. Die absoluten Aperturunterschiede waren dabei sehr gering, führten aber zur Differenzierung der CO_2 -Verfügbarkeit und damit zur Erhöhung des nicht-photochemischen Fluoreszenzquenchings (Meyer & Genty 1998) und der Ausprägung von "patchiness" der Chlorophyllfluoreszenz. Vermutlich sind daher alle bisher publizierten Beobachtungen von fleckenhafter Chlorophyllfluoreszenz ebenfalls bei geringen Aperturen gemacht worden (Daley et al. 1989; Cardon et al. 1994; Genty & S. 1994; Siebke & Weis 1995; Bro et al. 1996; Eckstein et al. 1996; Eckstein 1997; Meyer & Genty 1998).

Dies wird, obwohl unabsichtlich, von Osmond *et al.* (1999) bestätigt, indem sie die Fluoreszenz –Patchiness nur bei anscheinend völlig geschlossenen Stomata feststellten. Daher verneinten sie sogar den Einfluß des stomatären Öffnungsgrades auf die Chlorophyllfluoreszenz. Allerdings wurden diese Aperturmessungen an Epidermisabdrücken gemacht, an denen der völlige Stomaschluß nicht sicher nachgewiesen werden kann (Weyers & Meidner 1990). In einigen Bereichen des Blattes dürften daher die Stomata noch geringfügig geöffnet gewesen, und durch entsprechende C_i -Differenzierung die Fluoreszenz beeinflusst worden sein.

Die Gründe, weshalb niedrige Luftfeuchten das Auftreten von Oszillationen fördern, lassen sich aufgrund der hier vorgestellten Ergebnisse präzisieren. Zum einen bewirken sie, daß die Apertur einen größeren steuernden Einfluß auf die Transpiration bekommt (Farquhar & Cowan 1974), zusätzlich verschiebt sich der Aperturbereich, bei dem der „Sollwert“ der Transpiration erreicht wird zu sehr kleinen Aperturen, bei denen Volumenänderungen der Schließzellen ihren größten Effekt haben. Dadurch verstärkt sich auch die Komponente positiver Rückkopplung, die durch hydropassive Mechanismen verursacht wird. Diese unvoreilhaftigen Regeleigenschaften sind mit den physiologischen und physikalischen Mechanismen stomatärer Reaktionen untrennbar verbunden und stellen damit eine prinzipielle Schwäche des auf Turgoränderungen beruhenden stomatären Regelmechanismus dar. Obwohl versucht wurde, den stomatären Oszillationen, trotz der damit verbundenen regelmäßigen Über-/Unterschreitung des Optimums, einen adaptiven Wert zuzuschreiben (Upadhyaya *et al.* 1988), ist eine funktionelle Erklärung dieses Phänomens wahrscheinlicher.

3.9.5.2. Die Rolle der Variabilität stomatärer Eigenschaften für die Vermeidung von Oszillationen

Eine auffallende Eigenschaft der Aperturschwingungen war, daß die Maxima phasenverschoben zueinander auftraten (Abb. 60 und Abb. 64). Eine innerhalb begrenzter Blattregionen koordinierte stomatäre Oszillation mit Phasenverschiebung zu anderen Blattregionen kann im Zuge der Ausbildung von „stomatal patchiness“ auftreten (Cardon *et al.* 1994; Siebke & Weis 1995; Eckstein *et al.* 1996; Haefner *et al.* 1997). Der Abstand der gegenläufig reagierenden Stomata betrug bei den Oszillationen von *Sambucus nigra* nur wenige mm. und eine räumliche Ordnung war nicht erkennbar (Abb. 59). Ohnehin ist bei *S. nigra* aufgrund des homobaren Blattbaus die Ausbildung ausgeprägter "patchiness" eher unwahrscheinlich (Eckstein 1997). Dieses deutet darauf hin, daß hier keine Gegenläufigkeit der Schwingungen von unterschiedlichen, aber in sich einheitlich reagierenden Blattregionen beobachtet wurde. Vielmehr muß davon ausgegangen werden, daß hier eine Form der

räumlichen Mikrovariation vorliegt. Allerdings ist aus Mangel an aussagekräftigen Daten nicht klar, ob auch direkt benachbarte Stomata mit der gleichen Wahrscheinlichkeit gegenläufig reagieren können, wie weiter voneinander entfernte. Dies würde auf eine gegenseitige Beeinflussung benachbarter Stomata hindeuten, wie sie von Mott (1997) unter artifiziellen Bedingungen nachgewiesen wurde. Aus den gezeigten Beobachtungen ergibt sich hier das Bild von autonom schwingenden Stomata. Der die Oszillation steuernde Rückkopplungsmechanismus wirkt sehr kleinräumig oder möglicherweise auf einzelne Stomata. Daß trotz der Gegenläufigkeit vieler stomatärer Bewegungen der Gaswechsel Schwingungen zeigte, ist kein Beleg für eine funktionelle Koordination, sondern kann ebenso durch Schwerpunkte der statistischen Verteilung von Eigenschaften wie Phase und Periodenlänge erklärt werden, die den Verlauf des Gaswechsels dominieren. Dies führt zu einem In-Phase-Schwingen auch ohne funktionelle Koordination.

Hierbei muß man beachten, daß in den gezeigten Experimenten die auslösenden Faktoren ausschließlich auf ein einzelnes Blatt wirkten. Werden stomatäre Oszillationen an ganzen Pflanzen ausgelöst, können sich die Schwingungen auf das Xylempotential auswirken, das dann offenbar eine Koordination der verschiedenen Pflanzenteile bewirken kann (Lang *et al.* 1969; McBurney & Costigan 1984; Naidoo & Willert 1994). Allerdings zeigen auch diese Untersuchungen nicht, ob tatsächlich alle Stomata, oder nur eine Mehrheit koordiniert reagiert.

Die Beobachtung der Schließzellschwellung während stomatärer Oszillationen läßt Schlußfolgerungen über die Ursachen für die Gegenläufigkeit der stomatären Reaktionen zu. Der Zeitpunkt des ersten Schwingungsmaximums wurde durch den Zeitpunkt des erstmaligen Öffnens einer Spaltöffnung bestimmt (Abb. 64), der den oben beschriebenen Oszillationsmechanismus auslöste. Dieser Zeitpunkt ergab sich offensichtlich aus der natürlichen Variation der Dauer der "Spannungsphase" (Saxe 1979). Die Variation in den Eigenschaften "anfänglicher Schwellungsgrad" und "Rate der Volumenzunahme" wurde also hier umgesetzt in eine zeitliche Variation.

Eine weitere Ursache für Phasenverschiebung zeigt sich in Abb. 60: Die Periodenlänge differierte zwischen den Stomata. Im dargestellten Zeitraum traten zwischen vier und sechs Schwingungen je Stoma auf.

Diese Beobachtungen der Individualität bzw. Variabilität der dynamischen stomatären Reaktionen führt zu folgender Hypothese:

Die Variation stomatärer Aperturen und der Öffnungs- und Schließraten trägt zur Vermeidung oder Dämpfung von Regelschwingungen des Blatt-Gaswechsels bei. Phasengleichheit wird vermieden; es sind nie alle Stomata gleichzeitig geöffnet oder geschlossen. Da der scharfe Anstieg der Transpiration beim Öffnen nicht bei allen Stomata gleichzeitig erfolgt (Abb. 66), kommt es zu einer Verbesserung der ungünstigen Regelcharakteristik.

In Analogie zu biologischen Populationen oder Ökosystemen (Odum 1983) hat auch hier die Diversität von Einzelprozessen einen großen Einfluß auf die Dynamik des Gesamtsystems, wobei eine hohe Diversität die Tendenz zum Schwingen verringert.

Die große Variabilität stomatärer Eigenschaften wurde bisher vor allem deskriptiv als Phänomen biologischer Variation (Weyers & Lawson 1997), in ihrer Wirkung auf den

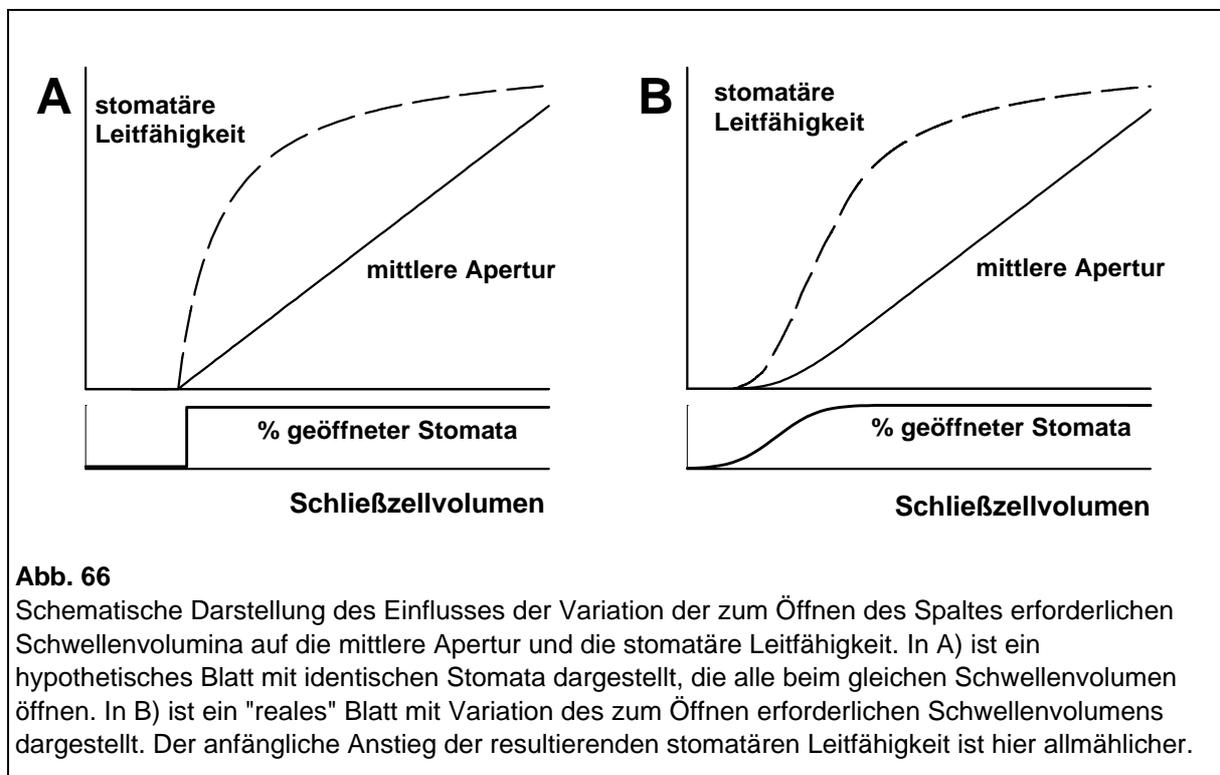


Abb. 66

Schematische Darstellung des Einflusses der Variation der zum Öffnen des Spaltes erforderlichen Schwellenvolumina auf die mittlere Apertur und die stomatäre Leitfähigkeit. In A) ist ein hypothetisches Blatt mit identischen Stomata dargestellt, die alle beim gleichen Schwellenvolumen öffnen. In B) ist ein "reales" Blatt mit Variation des zum Öffnen erforderlichen Schwellenvolumens dargestellt. Der anfängliche Anstieg der resultierenden stomatären Leitfähigkeit ist hier allmählicher.

Gaswechsel (Laisk 1983; Mott 1995), oder aber als methodisches Problem (Weyers & Meidner 1990; Kubinova 1994) untersucht. Darüber hinaus scheint die Variabilität nach den präsentierten Ergebnissen eine stabilisierende Funktion zu besitzen und hätte damit auch einen adaptiven Wert.

4. Die Bedeutung der stomatären Reaktionen im Rahmen unterschiedlicher Lebensstrategien

Sambucus nigra

Die Stomata von *S. nigra* reagierten im Vergleich zu *A. podagraria* sehr empfindlich auf eine Erhöhung des Δ_w . Die Transpirationsrate wird dabei durch das Schließen der Stomata bei höherem Δ_w unterhalb eines Grenzwertes gehalten. Die Tendenz zu Schwingungen der Apertur legt nahe, daß hier ein negativ rückgekoppelter Regelkreis wirkt, der zu Regelschwingungen angeregt werden kann. Die Beobachtung, daß das Schrumpfen der Schließzellen einsetzt, sobald der Spalt geringfügig geöffnet ist (S. 100), ist mit der Vermutung im Einklang, daß die dann einsetzende Transpiration das Signal für das Schließen ist.

Dieses Verhalten ist im Einklang mit der Hypothese einer "feed-back"-Regulation, nicht aber mit einer "feed-forward" Regulation der Transpiration (Farquhar 1978).

Das Fehlen eines koordinierten Verhaltens auch nah benachbarter Stomata spricht für eine Kontrolle der Transpirationsrate innerhalb kleinster Blattregionen, etwa in der Größenordnung von maximal 1-2 mm². Mit der bei niedriger Luftfeuchte bewirkten Limitierung der Transpiration geht eine stomatäre Limitierung der Nettphotosyntheserate einher. Dies legt nahe, daß das Verhalten der Stomata im Zusammenhang mit der Stabilisierung des Wasserhaushaltes gesehen werden muß und erst in zweiter Linie den Belangen der CO₂-Assimilation dient. Obwohl in dieser Arbeit keine Untersuchungen des Wasserhaushaltes angestellt wurden, kann die stomatäre Funktion von *S. nigra* dennoch in diesen Funktionszusammenhang gestellt werden, da er von anderen Autoren detaillierte Untersuchungen vorliegen.

Die Xylempotentiale, osmotischen Potentiale und Blattwassergehalte von *S. nigra* wurden von Linnenbrink (1990) im Vergleich zu anderen Sträuchern eines Knicks (Wallhecke) untersucht. Danach ließ sich *S. nigra* im Vergleich mit anderen Bäumen und Sträuchern des gleichen Standorts als stenohydre Art charakterisieren (Linnenbrink 1990; Linnenbrink *et al.* 1992).

Vogt (1998) hat darauf aufbauend den hydroökologischen Konstitutionstyp von *S. nigra* und *Sorbus aucuparia* detailliert beschrieben und funktionell analysiert. Diese Untersuchungen der Stamm- und Blattwasserpotentiale, der Embolieanfälligkeit, der hydraulischen Leitfähigkeit und der Transpirationsraten bestätigen die ausgeprägte Stenohydrie von *S. nigra*. Das Xylem ist sehr embolieanfällig: Bereits ab Xylempotentialen von unter -1 MPa wurden anhand von Ultraschallemissionen Kavitationen festgestellt, die zu einer

Verringerung der hydraulischen Leitfähigkeit führen. *S. nigra* gehört damit zu den empfindlichsten Holzpflanzen, die bisher untersucht worden sind (Übersicht bei Vogt 1998). Die Untersuchungen von Vogt (1998) zeigen weiter, daß *S. nigra* ein Leitgewebe hat, das aus großen und langen Gefäßen mit großen Tüpfelporen besteht und damit bei einem relativ geringen Leitungsquerschnitt dennoch eine ausreichende hydraulische Leitfähigkeit hat. Die durch diese morphologischen Eigenschaften bewirkte Empfindlichkeit des Wasserleitgewebes erfordert in Fällen von Wasserknappheit eine rechtzeitige Drosselung der Transpiration, um dem Verlust der hydraulischen Leitfähigkeit durch Embolien vorzubeugen. Genau dies wurde an *S. nigra* durch Messungen der Blattleitfähigkeit und des Stammwasserpotentials während einer längeren Trockenperiode festgestellt (Vogt 1998; Vogt & Lösch 1999): Die Blattleitfähigkeit war generell niedrig, wie es auch in Kiel gemessen wurde, und wurde zusätzlich in trockenem, heißen Wetter frühzeitig reduziert. Dadurch gelang es *S. nigra* das Stammwasserpotential während längerer Trockenperioden über -1.6 MPa zu halten, wohingegen es bei *S. aucuparia* am selben Standort bis unter -4 MPa abfiel.

Daß sich das Schließen der Stomata an der Kavitationsschwelle des Xylems orientiert, wird von zahlreichen Autoren angenommen (z.B. Jones & Sutherland 1991; Sperry & Pockman 1993; Hacke & Sauter 1995; Saliendra et al. 1995). Welche Mechanismen dabei eine Rolle spielen und wie sie zusammenwirken, ist aber noch Gegenstand der Forschung. Zwei Gruppen von Mechanismen werden gegenwärtig diskutiert: a) Reaktion der Stomata auf das Blattwasserpotential, das bei niedrigem Xylempotential ebenfalls absinkt, und so eine Rückkopplungsregelung ermöglicht (Saliendra et al. 1995; Fuchs & Livingston 1996; Whitehead et al. 1996), b) eine Reaktion auf chemische Wurzelsignale. Dies kann in den Wurzeln erzeugte Abscisinsäure (ABA) sein (Zhang & Davies 1989; Davies & Zhang 1991; Croker et al. 1998), oder ein durch Trockenstreß erhöhter pH-Wert des Xylemsaftes, der im Mesophyll zum Anstieg der ABA-Konzentration führt (Wilkinson & Davies 1997; Hartung et al. 1998).

Es ergibt sich heute das Bild, daß bei holzigen Pflanzen die Kontrolle vor allem über das Blattwasserpotential erfolgt, während bei krautigen Pflanzen chemische Wurzelsignale bedeutender sind (Saliendra et al. 1995).

Welche Mechanismen bei *S. nigra* wirken ist unklar und ließe sich wohl nur durch gleichzeitige Untersuchung von Wasserhaushaltsparametern, der Stomareaktionen und der chemischen Wurzelsignale herausfinden.

Die in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnisse zeigen aber, daß die Transpiration von *S. nigra* bereits auf Blattebene durch einen lokal wirkenden Rückkopplungsmechanismus im Blattgewebe unter einem Höchstwert gehalten wird. Da das sogar bei hoher Luftfeuchte und guter Wasserversorgung des ganzen Strauches geschah, kann dies als eine vorbeugende

Maßnahme betrachtet werden die verhindert, daß, unabhängig von weiteren auf der Ebene des Gesamtstrauches ansetzenden Rückkopplungsmechanismen, die Gesamttranspiration des Strauches einen gewissen Wert überschreiten kann. Ob außer dieser Kontrolle auf Blattebene auch das Xylempotential die stomatären Reaktionen mit beeinflußt, und so eine Rückkopplung der stomatären Reaktion über den Wasserzustand des ganzen Strauches erfolgt, kann aus diesen Experimenten alleine nicht entschieden werden.

Aegopodium podagraria

Die sehr langsamen Bewegungen der Stomata und die geringen Öffnungsgrade die *A. podagraria* unter natürlichen Mikroklimaverhältnissen erreicht, könnten auf den ersten Blick als mangelhafte Anpassung an das Lichtklima am Standort erscheinen, da die Stomata nicht in der Lage waren, auf rasche PPF-D-Änderungen zu reagieren um die Blattleitfähigkeit dem geänderten CO₂-Bedarf anzupassen (Kaiser & Kappen 2000). Lichtflecken mit einer Dauer von mehreren Minuten lösten keine merklichen Reaktionen aus (Abb. 44). Durch die gleichzeitige Messung des Gaswechsels ergibt sich die Möglichkeit diese Hypothese einer mangelhaften Anpassung zu prüfen.

Die Beziehung zwischen Apertur und Blattleitfähigkeit (Abb. 24) zeigt, daß der unterste Aperturbereich die stärkste regulative Wirkung auf den Gaswechsel hat, und daß aufgrund der geringen Photosynthesekapazität bereits geringe Aperturen eine durch CO₂-Mangel kaum noch limitierte Photosynthese erlauben. 90% der maximalen Photosyntheserate wurden bereits bei 15% des maximalen erreichten Öffnungsgrades erreicht.

Die Tagesgänge im natürlichen Mikroklima und die Versuche mit kontrolliertem Lichtklima zeigen, daß im Schwachlicht die Stomata zwar nur minimal geöffnet sind, gleichwohl ist aber die dadurch ermöglichte Blattleitfähigkeit von 50-60 mmol/m²*s ausreichend, um auch die Photosynthese in sporadisch auftretenden Starklichtereignissen nur wenig oder gar nicht einzuschränken. Deshalb ist also nicht nur die momentane Photosynthese im Schwachlicht unlimitiert, sondern auch das *Potential* zur Ausnutzung eventuell auftretender Lichtflecken wird kaum verringert - und dies auch erst bei sehr geringer Luftfeuchte.

Eine weitere Öffnung der Stomata über diese im Schwachlicht vorkommenden Öffnungsgrade hinaus trat bei länger andauernder sättigender PPF-D auf. Dies brachte kaum eine weitere Steigerung der Photosyntheserate, sondern erhöhte nur noch die Transpiration. Dies zeigt, daß Stomata nicht zwangsläufig, wie dies oft dogmatisch angenommen wird, die Photosynthese kontrollieren. Sie tun dies nur, solange die Photosynthese nicht durch andere Faktoren limitiert ist (Jones 1998).

Mit dem geringen zur Regulation erforderlichen Öffnungsbereich könnten evtl. auch die sehr trägen Reaktionen zusammenhängen: Schnellere Reaktionen würden möglicherweise dazu führen, daß der geringe Bereich optimaler Blattleitfähigkeit zu schnell verlassen wird und die

Reaktion instabil wird. Die Feineinstellung der Blattleitfähigkeit im untersten Aperturbereich wird auch durch die Variabilität der stomatären Reaktionen erleichtert, wie auf S. 108 erläutert wird. Dies führt dazu, daß bei geringen Öffnungsgraden die Regulation der Leitfähigkeit auch durch den wechselnden Anteil geöffneter Stomata erfolgt. Da unter natürlichen Mikroklimaverhältnissen selten mehr als 50% der beobachteten Stomata sichtbar geöffnet waren, dürfte das für *A. podagraria* relevant sein.

Das genaue Ausmaß der stomatären Limitierung in Lichtflecken ist nur mit Hilfe zeitlich hochauflösender Messungen genau zu bestimmen. Dies war mit dem großen Küvettenvolumen der verwendeten Anlage nicht möglich. Eine Abschätzung der Limitierung ermöglicht die Beziehung zwischen Apertur, g_L und maximaler Photosyntheserate: Bei einer minimalen Blattleitfähigkeit von $40 \text{ mmol/m}^2\text{s}$, wie sie im Schwachlicht bei sehr hohem Δ_w beobachtet wurden (Abb. 45), waren immer noch $2/3$ der maximalen Photosynthesekapazität vorhanden. Eine Blattleitfähigkeit von $60 \text{ mmol/m}^2\text{s}$, wie sie bei Δ_w unter 10 mmol/mol auftrat, bedeutet kaum noch eine Einschränkung der Lichtfleckenphotosynthese. Die tatsächliche Limitierung der Photosynthese war aber vermutlich noch geringer als diese auf Messungen unter kontinuierlichem Licht beruhende Abschätzung zeigt. In kurzen Lichtflecken ist die Photosynthese bereits durch unvollständige biochemische Induktion limitiert ist, und deshalb ist der relative Einfluß der stomatären Limitierung kleiner (Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993). Dazu kommt, daß der Effekt der postilluminativen CO_2 -Fixierung bei geringem Induktionszustand am größten ist (Küppers & Schneider 1993). Da die PPF in Lichtflecken durch Blattbewegungen sehr stark schwankte, dürfte auch dies den limitierenden Effekt der Stomata weiter vermindern. Eine zeitlich hochaufgelöste Analyse der Induktionsvorgänge (Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1993; Küppers et al. 1997) wäre parallel zu den Aperturbeobachtungen nötig, um den limitierenden Effekt der Stomata besser quantifizieren zu können.

Die Interferenz zwischen den Faktoren Licht- und Luftfeuchte, sowohl unter natürlichem Mikroklima als auch unter kontrollierten Bedingungen, bestätigt, daß *A. podagraria* den Kohlenstoffgewinn auf Kosten höherer Wasserverluste maximiert. Eine Reduktion der Apertur bei hohem Δ_w trat nur bei geringer PPF auf. Dies führte aber nicht zu einer Limitierung der Photosynthese im Schwachlicht. Reduziert wurde dadurch nur die Fähigkeit einzelne kurze Lichtflecke zu nutzen. Längere Phasen mit hoher PPF werden aufgrund des dann offenbar geringen Einflusses geringer Luftfeuchte auf das stomatäre Öffnen wieder photosynthetisch unlimitiert genutzt. Die geringe Wirkung niedriger Luftfeuchten auf die dynamische stomatäre Reaktion auf Licht (S. 82) zeigt im untersuchten Feuchtebereich keine Anzeichen für eine Regulation der Transpiration über negative Rückkopplung,

geschweige denn einer feed-forward-Reaktion, die bei hohem Δ_w zu einer Reduktion der Transpiration führen sollte (Farquhar 1978).

Die Strategie von *A. podagraria*, durch Aufrechterhalten einer ausreichenden Blattleitfähigkeit, unregelmäßig auftretende Lichtflecken effizient zu nutzen, wurde auch bei anderen Schattenpflanzen beschrieben. Ögren und Sundin (1996) stellten an *Paris quadrifolia* und *Maianthemum bifolium* eine schnelle photosynthetische Induktion aufgrund einer hohen Blattleitfähigkeit im Schatten fest. Im Vergleich dazu zeigten Pflanzen offener Standorte eine stärkere Reduktion der Leitfähigkeit im Schwachlicht und zeigten deshalb während der längeren Phase des Öffnens der Stomata eine Limitierung der Nettophotosynthese.

Ein anderes Beispiel ist *Piper hispidum*, ein Strauch der Tropen. Dieser zeigte fast keine Reaktionen auf Änderungen der PPF_D, reagierte aber stark auf Änderungen der Luftfeuchte (Mooney *et al.* 1983). Das führte zu einer hohen Leitfähigkeit unabhängig von der PPF_D, wenn immer die Luftfeuchte hoch war.

Valladares *et al.* (1997) stellten an einer Anzahl neotropischer Sträucher fest, daß hohe anfängliche Blattleitfähigkeit in Lichtflecken der entscheidende Faktor für eine schnelle Photosyntheseinduktion war. Dieser Zusammenhang wird auch durch Han *et al.* (1999) für drei Arten im Unterwuchs eines *Fagus crenata* Forstes in Japan bestätigt.

Neben diesem trägen Reaktionstyp, der auf Kosten einer höheren Transpiration in Schattenphasen die Chance zur effizienten Ausnutzung sporadisch auftretender Lichtflecken hat, gibt es aber auch einen anderen Reaktionstyp, der die Wahrscheinlichkeit erhöht, daß ein Lichtfleck auf ein Blatt mit geöffneten Stomata trifft. Dieser besteht in einer raschen Öffnungsreaktion, die bereits durch kurze Lichtflecke ausgelöst wird. Diese hält nach dem Ende des Lichtflecks noch bis zu 20 min. lang an und wird von einer relativ langsamen Schließreaktion gefolgt. Dieses Verhalten wurde insbesondere bei tropischen Unterwuchspflanzen festgestellt (Kirschbaum *et al.* 1988; Tinoco-Ojanguren & Pearcy 1992) und scheint durch den Blaulichtrezeptor der Stomata gesteuert zu werden (Iino *et al.* 1985; Assmann & Grantz 1990a). Während die photosynthetische Nutzung isolierter Lichtflecken nach einer längeren Schattenphase noch nicht von der Öffnungsreaktion profitiert, können die folgenden Lichtflecke effizienter genutzt werden. Dieses Verhalten ist sinnvoll, da Lichtflecken häufig in Serien auftreten (Pearcy 1988) und ist ein Beispiel dafür, daß zeitweise Abweichungen von einer optimalen Wassernutzungseffizienz unter fluktuierenden Umweltbedingungen vorteilhaft sein können.

Mit *S. nigra* und *A. podagraria* wurden eine holzige und eine krautige Art mit unterschiedlichen Standortansprüchen untersucht. Gemeinsam ist beiden, daß sie Arten

früher Sukzessionsstadien sind. *S. nigra* hat sein natürliches Vorkommen auf Rohaubeböden, also Standorten, die durch gute Wasserversorgung und Stickstoffreichtum geprägt sind. Dieser Strauch ist also auf temporäre Besiedlung freiwerdender Flächen spezialisiert. In diesem Zusammenhang ist auch die Fähigkeit schnell zu fruchten und die Samen per Ornithochorie verbreiten zu können von Bedeutung. In den frühen Sukzessionsstadien konkurriert *S. nigra* hauptsächlich mit Hochstauden, kann aber nicht gegen die konkurrierenden Baumarten der folgenden Sukzessionsstufen, Erle und Esche, konkurrieren. Die Konkurrenz mit Hochstauden erfordert ein sehr rasches Wachstum der Jungpflanzen, um der Lichtkonkurrenz zu entgehen. Die mit Mark gefüllten Zweige sind in der Tat ein Beispiel für das Erreichen einer hohen Stabilität bei minimalem Materialaufwand. Die bei geringem wasserleitendem Querschnitt relativ hohe Leitfähigkeit wird durch weite Xylemgefäße und große Tüpfelporen ermöglicht. Ein empfindliches Xylem scheint danach der Preis für das rasche Längenwachstum und die mit geringem Materialaufwand erzielte hohe hydraulische Leitfähigkeit zu sein.

Dieser Zusammenhang scheint auch auf andere schnellwüchsige Bäume gut wasserversorgter Standorte zuzutreffen. So wurden an derartigen Baumarten wie *Populus balsamifera* (Hacke & Sauter 1995) und *Betula occidentalis* (Sperry & Saliendra 1994) ähnlich hohe Kavitationsschwellen wie an *S. nigra* festgestellt. Bei der normalerweise guten Wasserversorgung am Standort von *S. nigra* spielt die Verwundbarkeit durch Embolien eine untergeordnete Rolle, da ein Verlust von Zweigen durch Neuaustrieb ausgeglichen werden kann, und der gesamte Lebenszyklus des Strauchs bis zum Fruchten ohnehin von relativ kurzer Dauer ist. Dies könnte der Zusammenhang sein, in dem die Empfindlichkeit des Xylems zu sehen ist. Die Sensitivität der Stomata für geringe Luftfeuchte ist eine Voraussetzung, um Trockenperioden zu überstehen. Durch dieses risikovermeidende Verhalten kann *S. nigra* sich trotz seiner stenohydrischen Konstitution auch an nicht so gut wasserversorgten Standorten behaupten und ist heute an vielen anthropogen beeinflussten Standorten präsent. Die stomatäre Reaktion dient, zusammengefasst, den Belangen des Kohlenstoffhaushaltes nur in dem Maße, wie die Transpirationsrate unter einer für die Funktionsfähigkeit des Xylems sicheren Schwelle bleibt.

Ganz anders sehen die Prioritäten bei *A. podagraria* aus. Im Unterwuchs der Bäume ist es entscheidend, die knappe Ressource Licht effizient zu nutzen. Da ein großer Teil der verfügbaren Lichtenergie in Form kurzer Lichtflecken eingestrahlt wird, ist es vorteilhaft, auch in den Schattenphasen einen ausreichenden Öffnungsgrad der Stomata zu haben, so daß die Chance gewahrt bleibt, zufällig auftretende Lichtflecken zu nutzen. Die hohe Transpiration in Schattenphasen wird dabei in Kauf genommen. Kennzeichnend für den Unterschied in dieser Beziehung zu *S. nigra* ist, daß bei *A. podagraria* auch in trockener Luft

niemals Oszillationen auftraten, die bei *S. nigra* häufig waren. Dies zeigt, daß die Transpiration offenbar unter nicht so strenger Kontrolle über negative Rückkopplung steht. Die deutliche Abnahme der Wassernutzungseffizienz bei niedriger Luftfeuchte zeigt die Prioritäten auf: Die Maximierung der über längere Zeiträume integrierten CO₂-Fixierung ist wichtiger, als in jedem Moment der stark fluktuierenden Assimilationsbedingungen eine konstante "optimale" WUE anzustreben.

Die relativ niedrige Priorität des Wasserhaushaltes hängt sicher auch mit der krautigen Wuchsform und dem Besitz eines Rhizoms zusammen. Viele krautige Pflanzen sind eher in der Lage als Holzpflanzen, auch Zeiten negativer Wasserbilanz zu überstehen. Dies war bei *A. podagraria* in einer längeren Trockenperiode im Juli 1996 der Fall, als der gesamte Bestand bis zum völligen Turgorverlust verwelkt war. Nach Beregnung waren die Pflanzen innerhalb weniger Stunden wieder voll turgeszent.

Diese Regenerationsfähigkeit krautiger Pflanzen dürfte auch mit der besseren Fähigkeit zusammenhängen, kavitierte Gefäße wieder zu aktivieren (Milburn & McLaughlin 1974; Tyree *et al.* 1986; Mccully *et al.* 1998). Das Risiko für die Pflanze wird weiterhin durch das unterirdische Rhizom vermindert: Selbst bei Verlust der oberirdischen Pflanzenteile bleibt die Regenerationsfähigkeit erhalten und die oberirdische Phytomasse muß ohnehin nur eine Vegetationsperiode funktionsfähig bleiben. Weiterhin kann unter dem Gesichtspunkt der zwischenartlichen Konkurrenz eine Drosselung der Transpiration sogar als Nachteil angesehen werden, da den im Wurzelraum konkurrierenden Pflanzen mehr Wasser zur Verfügung gestellt wird (Romo & Haferkamp 1988).

Die unterschiedlichen stomatären Reaktionen von *S. nigra* und *A. podagraria* lassen sich also gut in die ökologische "Strategie" der beiden untersuchten Arten einordnen. Eine Beurteilung der Optimalität des CO₂-/H₂O-Haushaltes allein anhand des Kriteriums Wassernutzungseffizienz (Cowan 1977; Farquhar *et al.* 1980b) greift zu kurz, da die Optimierung der WUE nicht das Ziel pflanzlicher Reaktionen ist sondern die Optimierung der Gesamt-Fitness: Daran haben die Ziele "Wassersparen" und "CO₂-Aufnahme maximieren" einen zwischenartlich, standörtlich und zu verschiedenen Zeiten wechselnden Anteil.

5. Zusammenfassung

Die Methode der mikroskopischen in-situ-Beobachtung von Spaltöffnungen bei gleichzeitiger CO₂-/ H₂O -Gaswechselformung am selben Blatt wurde in ihrer Leistungsfähigkeit verbessert und für den Freilandgebrauch angepaßt.

Es ist damit jetzt möglich, an intakten Pflanzen an ihrem natürlichen Standort unter kontrollierten Licht- Temperatur- und Luftfeuchteverhältnissen die stomatäre Apertur einer Gruppe von ausgewählten Stomata wiederholt zu messen und gleichzeitig die Transpirations- und Photosyntheserate am selben Blatt zu erfassen. Diese Methode sichert eine hohe Aussagekraft der Experimente für an ihren Standort adaptierte Pflanzen.

Das Ziel der experimentellen Arbeit war die Beschreibung der Reaktionen von *Aegopodium podagraria* und *Sambucus nigra* im natürlichen Mikroklima und die Charakterisierung der Wechselwirkung zwischen den beiden Faktoren Licht, gemessen als photosynthetisch wirksame Photonenflußdichte (PPFD), und der Wasserdampfdruckdifferenz zwischen Blatt und Luft (Δ_w) auf die stomatäre Reaktion. Anhand des gleichzeitig erfaßten Gaswechsels sollte die stomatäre Kontrolle des Gaswechsels quantifiziert und ihre Funktion im Hinblick auf die Optimierung des Kohlenstoff-/Wasserhaushaltes und der bestandes- und lebensformbedingten Ressourcennutzung beurteilt werden.

In den Jahren 1996 und 1997 wurden an Standorten im Neuen Botanischen Garten der Universität Kiel die stomatären und Gaswechselreaktionen der beiden Arten unter natürlichem Mikroklima, sowie auf verschiedene kontrollierte Kombinationen von PPFD und DW untersucht.

Die Kontrolle der Blattleitfähigkeit durch die stomatäre Apertur

Die Blattleitfähigkeit (g_L), hing bei beiden Arten mit einer hyperbolischen Sättigungsbeziehung von der Apertur ab: Nach dem Öffnen der Stomata stieg g_L zunächst steil an und ging bei größeren Öffnungsgraden allmählich in Sättigung über. Diese Beziehung steht im Widerspruch zu der aus theoretischen Modellen vorhergesagten linearen Beziehung zwischen Apertur und Leitfähigkeit. Die Ergebnisse zeigen, daß weiterer Forschungsbedarf in dieser grundlegenden Frage besteht.

Die Rolle der stomatären Variabilität

Die Stomata zeigten eine erhebliche Variabilität der Reaktionen. Die Variation der generellen Öffnungsbereitschaft beruhte etwa zur Hälfte auf individuellen Unterschieden, die über

Zeiträume von bis zu einer Woche feststellbar waren und zur anderen Hälfte auf Variationen zwischen einzelnen Tagen. Dies zeigt, daß Stomata als Individuen mit konstanten Merkmalen anzusehen sind. Die Reaktionen unterliegen aber Schwankungen, die zu einer nur begrenzten Vorhersagbarkeit von individuellen Reaktionen führt.

Die Variation der Stomata war in allen untersuchten Fällen nicht räumlich geordnet. daher spielte das Phänomen "stomatal Patchiness" vermutlich keine bedeutende Rolle.

Als bedeutsamer Aspekt der Variation erwies sich die unterschiedliche "Spannungsphase" der Stomata, also der Bewegungsbereich unterhalb des zum Öffnen erforderlichen Schließzellvolumens. Stomata benötigten individuell unterschiedliche Reizstärken, um zu öffnen. Diese Variation führt dazu, daß die Gesamtporenfläche mit einer sigmoiden Beziehung von der PPFD abhängt und könnte wichtig sein für eine dem CO₂-Bedarf der Photosynthese entsprechenden Kontrolle der Blattleitfähigkeit.

Dynamischer Ansatz zur Modellierung einzelner Stomata

Die Reaktionen einzelner Stomata lassen sich gut mit einem sehr einfachen semimechanistischen Modell beschreiben. Es wird demonstriert, daß die Einbeziehung der Spannungsphase eine Voraussetzung zum Verständnis der dynamischen Eigenschaften der Öffnungs- und Schließbewegungen ist.

Der Einfluß der endogenen circadianen Rhythmik auf die Reaktionen von *S. nigra* im Freiland wird beschrieben. Es wurden autonome Öffnungsbewegungen in der Dunkelheit in den frühen Morgenstunden nachgewiesen, die aber nur zu sehr geringen Öffnungsgraden führten. Bedeutsamer war die circadiane Änderung der Sensitivität für Lichtreize. Die um ein vielfaches höhere Reaktionsbereitschaft am Tage gegenüber der Nacht deutet auf eine grundlegende circadiane Periodik der stomatären Physiologie hin.

Die Reaktionen von *A. podagraria* und *S. nigra* unter dem Einfluß wechselnder PPFD und Δ_w

Aegopodium podagraria wuchs an einem sehr schattigen Standort im Unterwuchs von Bäumen, in dem das diffuse Schwachlicht nur gelegentlich von Lichtflecken unterbrochen wurde, die den Bereich der Photosynthesesättigung erreichten. Die Stomata von *Aegopodium podagraria* erreichten generell nur geringe Öffnungsgrade und zeigten nur langsame Bewegungen. Sie waren nicht in der Lage auf einzelne Lichtflecken mit einer meßbaren Öffnungsreaktion zu reagieren. Erst in längeren Starklichtperioden öffneten die Stomata deutlich. Die im Schwachlicht erreichte Blattleitfähigkeit reichte aufgrund der geringen Photosynthesekapazität dennoch aus, auch in Lichtflecken mit einer PPFD im Bereich der Photosynthesesättigung, ohne stomatäre Limitierung zu assimilieren. Erst bei

hohem Δ_w kam es im schwachen Hintergrundlicht des Bestandes zu einer leichten Einschränkung des Potentials Lichtflecken stomatär unlimitiert zu nutzen. Bei lange anhaltender sättigender PPFD öffneten die Stomata dagegen unabhängig bei hohem Δ_w genauso weit wie bei niedrigem Δ_w .

Bei *S. nigra* wurde im Gegensatz dazu die Reaktion auf PPFD sehr stark durch das herrschende Δ_w modifiziert. Die Stomata bei schlossen unter hohem Δ_w so weit, daß die Transpiration einen gewissen Grenzwert nicht überstieg. Dabei kam es zu stomatärer Limitierung der Photosynthese. Diese Art der Kontrolle ist ein Indiz für eine Regelung der Transpiration über negative Rückkopplung.

Dies wird bestätigt durch das Auftreten charakteristischer **Regelschwingungen der stomatären Apertur und des Blattgaswechsels**, zu denen hier erstmals detaillierte Beobachtungen auf der Ebene einzelner Aperturen gemacht werden konnten. Schwingungen traten nur im Licht bei hohem Δ_w auf, wenn gleichzeitig die Apertur sehr gering war. Sie bestanden in einem periodischen Wechsel zwischen einem geringfügigen Öffnen und völligen Schließen. Durch gleichzeitige Messung der Fläche des Schließzellapparates und der Apertur einzelner Stomata wurde gezeigt, daß eine durch einen Lichtreiz ausgelöste Zunahme des Schließzellvolumens kurze Zeit nach dem Moment wieder in eine Schließbewegung übergeht, in dem die Spannungsphase überwunden wurde und der Spalt sich öffnet. Dies wird als die Wirkung der negativen Rückkopplung über die in dem Moment des Öffnens einsetzende Transpiration interpretiert. Eng benachbarte Stomata schwangen phasenverschoben und mit unterschiedlicher Periodenlänge. Die Phasenverschiebung ergab sich dabei durch die individuell unterschiedliche Dauer der Spannungsphase bis zum ersten Öffnen der Spalten. Dies zeigt, daß die Kontrolle der Transpiration durch Rückkopplung lokal in einer Dimension von wenigen mm^2 erfolgt.

Diese Beobachtungen führen zu der Hypothese, daß die Variation stomatärer Parameter, wie der Länge der Spannungsphase, die Tendenz zu Schwingungen vermindert, da ein In-Phase-Schwingen mit der Gefahr von Resonanzeffekten vermieden wird.

Ökologische Interpretation

Die Reaktionen von *S. nigra* und *A. podagraria* werden mit Bezug auf die jeweilige Lebensstrategie ökologisch interpretiert. Am Standort von *A. podagraria* ist die Lichtenergie eine knappe Ressource. Durch das "vorsorgliche" Öffnen im Schwachlicht lassen sich auch kurze Lichtflecke mit geringer stomatärer Limitierung der Photosynthese ausnutzen. Eine erhöhte Transpiration in Schwachlichtphasen kann dabei in Kauf genommen werden, da diese krautige Pflanze mit der Fähigkeit zur Regeneration aus dem Rhizom, durch einen instabilen Wasserhaushalt nicht sehr gefährdet ist. Daher fehlt bei *A. podagraria* die für eine

negative Rückkopplung kennzeichnende Begrenzung der Transpiration unter einen Grenzwert und die Tendenz zu Regelschwingungen.

Im Gegensatz dazu ist *S. nigra* aus anderen Untersuchungen für seine ausgeprägte Stenohydrie bekannt, die vor allem durch eine hohe Embolienempfindlichkeit gekennzeichnet ist. Diese beruht vermutlich auf einer geringen Investition in Wasserleitgewebe, wodurch ein schnelles Wachstum der Achsen ermöglicht wird. Diese Strategie ist vorteilhaft an den in der Regel gut wasserversorgten natürlichen Standorten von *S. nigra*, an denen dieser Pionierstrauch mit Hochstauden konkurrieren muß. Die Kontrolle der Transpiration über negative Rückkopplung auf Blattebene trägt dazu bei, daß das empfindliche Wasserleitsystem nicht gefährdet wird und somit auch weniger gut wasserversorgte Standorte besiedelt werden können.

6. Literaturverzeichnis

- Abramowitz M, Stegun IA, eds. (1972):** Handbook of mathematical functions 9. Aufl. Dover: Dover Printings.
- Allaway WG (1973):** Accumulation of malate in guard cells of *Vicia faba* during stomatal opening. *Planta*. 110:63-70.
- Andresen G (1985):** Eine neue Methodik zur Beobachtung von Schließzellenbewegungen bei Pflanzen. Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Aphalo PJ, Jarvis PG (1993):** The boundary layer and the apparent responses of stomatal conductance to wind speed and to the mole fractions of CO₂ and water vapour in the air. *Plant, Cell and Environment*. 16:771-783.
- Assmann S, Grantz D (1990a):** The magnitude of the stomatal response to blue light - modulation by atmospheric humidity. *Plant Physiology*. 93:701-709.
- Assmann S, Grantz D (1990b):** Stomatal response to humidity in sugarcane and soybean: Effect of vapour pressure difference on the kinetics of the blue light response. *Plant, Cell and Environment*. 13:163-169.
- Assmann S, Shimazaki K (1999):** The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. *Plant Physiology*. 119:809-815.
- Assmann SM (1992):** Effects of light quantity and quality during development on the morphology and stomatal physiology of *Commelina communis*. *Oecologia*. 92:188-195.
- Assmann SM (1996):** Guard cell G proteins. *Trends in Plant Science*. 1:73-74.
- Ball JT (1987):** Calculations related to gas exchange. In *Stomatal Function*, ed. E Zeiger, GD Farquhar & JR Cowan. pp. 445-476. Stanford California: Stanford University Press.
- Bange GGJ (1953):** On the quantitative explanation of stomatal transpiration. *Acta Botanica Neerlandica*. 2:256-297.
- Barradas VL, Hamlyn GJ, Clark JA (1994):** Stomatal responses to changing irradiance in *Phaseolus vulgaris* L. *Journal of Experimental Botany*. 45:931-936.
- Barrs HD (1971):** Cyclic variation in stomatal aperture, transpiration, and leaf water potential under constant environmental conditions. *Annual Review of Plant Physiology*. 22:223-236.
- Barrs HD, Klepper B (1968):** Cyclic variations in plant properties under constant environmental conditions. *Physiologia plantarum*. 21:711-730.
- Baumgartner A, Reichel E (1975):** Die Weltwasserbilanz: Niederschlag, Verdunstung und Abfluss über Land und Meer sowie auf der Erde im Jahresdurchschnitt München: Oldenbourg.
- Beardell MF, Jarvis PG, Davidson B (1972):** A null-balance diffusion porometer suitable for use with leaves of many shapes. *Journal of applied Ecology*. 9:677-690.
- Beyschlag W (1992):** Stomatal patchiness in mediterranean evergreen sclerophylls. Phenomenology and consequences for the interpretation of the midday depression in photosynthesis and transpiration. *Planta*. 187:546-553.
- Beyschlag W, Eckstein J (1998):** Stomatal patchiness. *Progress in Botany*. 59:283-298.
- Boyer JS (1985):** Water Transport. *Annual Review of Plant Physiology*. 36:473-516.
- Bro E, Meyer S, Genty B (1996):** Heterogeneity of leaf CO₂ assimilation during photosynthetic induction. *Plant, Cell and Environment*. 19:1349-1358.
- Brogardh T, Johnsson A (1975):** Regulation of transpiration in *Avena*. Responses to white light steps. *Physiologia Plantarum*. 35:115-125.
- Brown H, Escombe F (1900):** Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B*. 193:223.
- Bunce J (1996):** Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit? *Plant Cell and Environment*. 19:131-135.
- Bunce JA (1999):** Leaf and root control of stomatal closure during drying in soybean. *Physiologia Plantarum*. 106:190-195.
- Cardon ZG, Mott KA, Berry JA (1994):** Dynamics of patchy stomatal movements, and their contribution to steady-state and oscillating stomatal conductance calculated using gas-exchange techniques. *Plant, Cell and Environment*. 17:995-1007.
- Comstock J, Mencuccini M (1998):** Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T & G), a desert subshrub. *Plant Cell and Environment*. 21:1029-1038.
- Cousson A, Vavasseur A (1998):** Putative involvement of cytosolic Ca²⁺ and GTP-binding proteins in cyclic-GMP-mediated induction of stomatal opening by auxin in *Commelina communis* L. *Planta*. 206:308-314.
- Cowan IR (1972):** Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance: observations and a model. *Planta*. 106:185-219.
- Cowan IR (1977):** Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research*. 4:117-228.

- Crocker J, Witte W, Auge R (1998):** Stomatal sensitivity of six temperate, deciduous tree species to non-hydraulic root-to-shoot signalling of partial soil drying. *Journal of Experimental Botany*. 49:761-774.
- Daley PF, Raschke K, Ball JT, Berry JA (1989):** Topography of photosynthetic activity of leaves obtained from video images of chlorophyll fluorescence. *Plant Physiology*. 90:1233-1238.
- Darwin F (1898):** Observations on Stomata. *Philosophical transactions of The Royal Society of London. Ser. B (Biological Sciences)*. 190:531-542.
- Darwin F (1916):** On the relation between transpiration and stomatal aperture. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B*. 207:413-437.
- Davies WJ, Zhang J (1991):** Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 42:55-76.
- Delwiche MJ, Cooke JR (1977):** An analytical model of the hydraulic aspects of stomatal mechanics. *Journal of Theoretical Biology*. 69:113-141.
- Dixon HH (1914):** Transpiration and the ascent of sap in plants London: Macmillan.
- Eckstein J (1997):** Heterogene Kohlenstoffassimilation in Blättern höherer Pflanzen als Folge der Variabilität stomatärer Öffnungsweiten - Charakterisierung und Kausalanalyse des Phänomens "stomatal patchiness" Dr. Bayerische Ludwig-Maximilians-Universität.
- Eckstein J, Beyschlag W, Mott KA, Rye RJ (1996):** Changes in photon flux can induce stomatal patchiness. *Plant, Cell and Environment*. 19:1066-1074.
- Edwards D, Kerp H, Hass H (1998):** Stomata in early land plants: an anatomical and ecophysiological approach. *Journal of Experimental Botany*. 49:255-278.
- Egorov VP, Karpushkin LT (1988):** Determination of air humidity over evaporating surface inside a leaf by a compensation method. *Photosynthetica*. 22:394-404.
- Ellenberg H (1992):** Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Auflage Göttingen: Verlag Erich Goltze KG.
- Farquhar G (1978):** Feedforward response of stomata to humidity. *Australian Journal of Plant Physiology*. 5:787-900.
- Farquhar G, von Caemmerer S, Berry J (1980a):** A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*. 149:78-90.
- Farquhar GD, Cowan IR (1974):** Oscillations in stomatal conductance. The influence of environmental gain. *Plant Physiology*. 54:769-772.
- Farquhar GD, Raschke K (1978):** On the resistance to transpiration of the sites of evaporation within the leaf. *Plant Physiology*. 61:1000-1005.
- Farquhar GD, Schulze E-D, Küppers M (1980b):** Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimisation of carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Australian Journal of Plant Physiology*. 7:315-327.
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982):** Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual review of Plant Physiology*. 33:317-345.
- Farquhar GD, Wong SC (1984):** An empirical model of stomatal conductance. *Australian Journal of Plant Physiology*. 11:191-210.
- Fischer R (1968a):** Stomatal opening: Role of potassium uptake by guard cells. *Science*. 160:784-785.
- Fischer RA (1968b):** Resistance to water loss in the mesophyll of leek (*Allium porrum*). *Journal of Experimental Botany*. 19:135-145.
- Franks P, Cowan I, Farquhar G (1997):** The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit: Information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees. *Plant Cell and Environment*. 20:142-145.
- Franks P, Cowan I, Farquhar G (1998):** A study of stomatal mechanics using the cell pressure probe. *Plant Cell and Environment*. 21:94-100.
- Franks PJ, Cowan IR, Tyerman SD, Cleary AL, Lloyd J, Farquhar GD (1995):** Guard cell pressure/aperture characteristics measured with the pressure probe. *Plant, Cell and Environment*. 18:795-800.
- Fuchs EE, Livingston NJ (1996):** Hydraulic control of stomatal conductance in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) and alder (*Alnus rubra* (Bong)) seedlings. *Plant, Cell and Environment*. 19:1091-1098.
- Genty B, S. M (1994):** Quantitative Mapping of Leaf Photosynthesis using Chlorophyll Fluorescence Imaging. *Australian Journal of Plant Physiology*. 22:277-284.
- Gorton HL, Williams WE, Assmann SA (1993):** Circadian rhythms in stomatal responsiveness to red and blue light. *Plant Physiology*. 103:399-406.
- Gorton HL, Williams WE, Binns ME, Gemmill CN, Leheny EA, Shepherd AC (1989):** Circadian stomatal rhythms in epidermal peels from *Vicia faba*. *Plant Physiology*. 90:1329-1334.
- Grabov A, Blatt M (1998):** Co-ordination of signalling elements in guard cell ion channel control. *Journal of Experimental Botany*. 49:351-360.
- Hacke U, Sauter J (1995):** Vulnerability of xylem to embolism in relation to leaf water potential and stomatal conductance in *Fagus sylvatica f. purpurea* and *Populus balsamifera*. *Journal of Experimental Botany*. 46:1177-1183.
- Haefner J, Buckley T, Mott K (1997):** A spatially explicit model of patchy stomatal responses to humidity. *Plant Cell and Environment*. 20:1087-1097.

- Hall R (1998):** Biotechnological applications for stomatal guard cells. *Journal of Experimental Botany*. 49:369-375.
- Hall RD, Riksen Bruinsma T, Weyens G, Lefebvre M, Dunwell JM, Krens FA (1996):** Stomatal guard cells are totipotent. *Plant Physiology*. 112:889-892.
- Han Q, Yamaguchi E, Odaka N, Kakubari Y (1999):** Photosynthetic induction responses to variable light under field conditions in three species grown in the gap and understory of a *Fagus crenata* forest. *Tree Physiology*. 19:625-634.
- Hartung W, Wilkinson S, Davies W (1998):** Factors that regulate abscisic acid concentrations at the primary site of action at the guard cell. *Journal of Experimental Botany*. 49:361-367.
- Hedrich R, Schroeder J (1989):** The physiology of ion channels and electrogenic pumps in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*. 40:539-569.
- Hegi G (1926):** Illustrierte Flora von Mitteleuropa Band V, Teil 2 München: Carl Hanser.
- Hegi G (1966):** Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Band VI, Teil 2B, Berlin: Paul Parey.
- Hennessey TL, Field CB (1991):** Circadian rhythms in photosynthesis. Oscillations in carbon assimilation and stomatal conductance under constant conditions. *Plant Physiology*. 96:831-836.
- Huygen W, Poortvliet R (1993):** Das große Buch der Heitzelmännchen, 2. Aufl. Oldenburg: Herbig.
- Iino M, Ogawa T, Zeiger E (1985):** Kinetic properties of the blue-light response of stomata. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 82:8019-8023.
- Jarvis A, Young P, Taylor C, Davies W (1999):** An analysis of the dynamic response of stomatal conductance to a reduction in humidity over leaves of *Cedrella odorata*. *Plant Cell and Environment*. 22:913-924.
- Jarvis PG, Slatyer RO (1970):** The role of the mesophyll cell wall in leaf transpiration. *Planta*. 90:303-322.
- Jones H (1998):** Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*. 49:387-398.
- Jones HG, Higgs KH (1980):** Resistance to water loss from the mesophyll cell surface in plant leaves. *Journal of Experimental Botany*. 31:545-553.
- Jones HG, Sutherland RA (1991):** Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environment*. 14:607-612.
- Kaiser H (1994):** Stomatäre Reaktionen auf unterschiedliche Lichtphasen - Beobachtungen mit einer verbesserten Apparatur zur Visualisierung der Öffnungsweiten Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Kaiser H, Eckstein J, Beyschlag W, Kappen L (1999):** Variabilität stomatärer Aperturen bei Auftreten fleckenhafter Chlorophyllfluoreszenz. *Bielefelder ökologische Beiträge*. 14:246-252.
- Kaiser H, Kappen L (1997):** In situ observations of stomatal movements in different light-dark regimes: The influence of endogenous rhythmicity and long-term adjustments. *Journal of Experimental Botany*. 48:1583-1589.
- Kaiser H, Kappen L (2000):** In-situ-observation of stomatal movements and gas exchange of *Aegopodium podagraria* L. in the understory. *Journal of Experimental Botany*. in press.
- Kappen L, Andresen G, Lösch R (1987):** In situ observations of stomatal movements. *Journal of Experimental Botany*. 38:126-141.
- Kappen L, Haeger S (1991):** Stomatal responses of *Tradescantia albiflora* to changing air humidity in light and in darkness. *Journal of Experimental Botany*. 42:979-986.
- Kappen L, Schultz G, Vanselow R (1994):** Direct observation of stomatal movements. In *Ecophysiology of Photosynthesis*, ed. ED Schulze & ED Caldwell. pp. 231-246. Ecological Studies. Vol. 100. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag.
- Kearns EV, Assmann SM (1993):** Update on guard-cells: The guard cell-environment connection. *Plant Physiology*. 102:711-715.
- Kerstiens G (1996):** Diffusion of water vapour and gases across cuticles and through stomatal pores presumed closed. In *Plant Cuticles - an integrated functional approach*, ed. G Kerstiens. pp. 121-135. Oxford: Bios Scientific.
- Kirschbaum M, Percy R (1988a):** Gas exchange analysis of the fast phase of photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiology*. 87:818-821.
- Kirschbaum MUF, Gross LJ, Percy RW (1988):** Observed and modelled stomatal responses to dynamic light environment in the shade plant *Alocasia macrorrhiza*. *Plant, Cell and Environment*. 11:111-121.
- Kirschbaum MUF, Percy RW (1988b):** Gas exchange analysis of the relative importance of stomatal and biochemical factors in photosynthetic induction in *Alocasia macrorrhiza*. *Plant Physiology*. 86:782-785.
- Klein M, Cheng G, Chung M, Tallman G (1996):** Effects of turgor potentials of epidermal cells neighbouring guard cells on stomatal opening in detached leaf epidermis and intact leaflets of *Vicia faba* L. (faba bean). *Plant Cell and Environment*. 19:1399-1407.
- Knapp AK, Smith WK (1990):** Stomatal and photosynthetic responses to variable sunlight. *Physiologia Plantarum*. 78:160-165.
- Koch W, Klein E, Walz H (1968):** Neuartige Gaswechsel-Meßanlage für Pflanzen im Laboratorium und im Freiland. *Siemens Zeitschrift*. 42:392-409.
- Kubinova L (1994):** Recent stereological methods for measuring leaf anatomical characteristics: estimation of the number and sizes of stomata and mesophyll cells. *Journal of Experimental Botany*. 45:119-127.

- Küppers M, Giersch C, Schneider H, Kirschbaum M (1997):** Leaf gas exchange in light- and sunflecks: response patterns and simulations. In *Trees - Contributions to Modern Tree Physiology*, ed. H Rennenberg, W Eschrich & H Ziegler. pp. 77-96. Leiden: Backhuys Publishers.
- Küppers M, Schneider H (1993):** Leaf gas exchange of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in lightflecks: effects of fleck length and leaf temperature in leaves grown in deep and partial shade. *Trees*. 7:160-168.
- Küppers M, Timm H, Orth F, Stegemann J, Stober R, Schneider H, Paliwal K, Karunaichamy KSTK, Ortiz R (1996):** Effects of light environment and successional status on lightfleck use by understory trees of temperate and tropical forests. *Tree Physiology*. 16:69-80.
- Laisk A (1983):** Calculation of leaf photosynthetic parameters considering the statistical distribution of stomatal apertures. *Journal of Experimental Botany*. 34:1627-1635.
- Lang ARG, Klepper B, Cumming MJ (1969):** Leaf water balance during oscillation of stomatal aperture. *Plant Physiology*. 44:826-830.
- Lange OL, Lösch R, Schulze E-D, Kappen L (1971):** Responses of stomata to changes in humidity. *Planta*. 100:76-86.
- Larcher W (1994):** Ökophysiologie der Pflanzen. Stuttgart: Ulmer.
- Lawson T, James W, Weyers J (1998):** A surrogate measure of stomatal aperture. *Journal of Experimental Botany*. 49:1397-1403.
- Leckie C, McAinsh M, Montgomery L, Priestley A, Staxen I, Webb A, Hetherington A (1998):** Second messengers in guard cells. *Journal of Experimental Botany*. 49:339-349.
- Leuning R (1983):** Transport of gases into leaves. *Plant, Cell and Environment*. 6:181-194.
- Lewis FJ (1948):** Water movements in leaves. *Discussions of the Faraday Society*. 3:159-162.
- Linnenbrink M (1990):** Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Gehölzpflanzen einer Wallhecke. *Beiträge zur Ökosystemforschung Bornhöveder Seen*
- Linnenbrink M, Lösch R, Kappen L (1992):** Water relations of hedgerow shrubs in Northern Central Europe. I. Bulk water relations. *Flora*. 187:121-133.
- Lohse G, Hedrich R (1995):** Anions modify the response of guard-cell anion channels to auxin. *Planta*. 197:546-552.
- Luo Y, Mooney HA (1996):** Stimulation of global photosynthetic carbon influx by an increase in atmospheric carbon dioxide concentration. In *Carbon dioxide in terrestrial ecosystems*, ed. K G.W. & HA Mooney. pp. 347-380. San Diego: Academic Press.
- Lushnikov AA, Vesala T, Kulmala M, Hari P (1994):** A semiphenomenological model for stomatal gas transport. *Journal of Theoretical Biology*. 171:291-301.
- Maercker U (1965):** Zur Kenntnis der Transpiration von Schließzellen. *Protoplasma*. LX:61-78.
- Mansfield TA, Heath OVS (1961):** Photoperiodic effects on stomatal behavior in *Xanthium pennsylvanicum*. *Nature*. 191:974-975.
- Masarovicová E, Elia P (1986):** Photosynthetic rate and water relations in some forest herbs in spring and summer. *Photosynthetica*. 20:187-195.
- McAinsh MR, Brownlee C, Hetherington AM (1990):** Abscisic acid-induced elevation of guard cell cytosolic Ca²⁺ precedes stomatal closure. *Nature*. 343:186-188.
- McBurney T, Costigan PA (1984):** Rapid oscillations in plant water potential measured with a stem psychrometer. *Annals of Botany*. 54:851-853.
- Mccully M, Huang C, Ling L (1998):** Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grown maize. *New Phytologist*. 138:327-342.
- Meidner H (1975):** Water supply, evaporation and vapour diffusion in leaves. *Journal of Experimental Botany*. 26:663-673.
- Meidner H (1976):** Vapour loss through stomatal pores with mesophyll excluded. *Journal of Experimental Botany*. 27:172-174.
- Meidner H (1987):** Three hundred years of research into stomata. In *Stomatal function*, ed. E Zeiger, GD Farquhar & IR Cowan. pp. 7-27. Stanford California: Stanford University Press.
- Meidner H, Edwards M (1975):** Direct measurements of turgor pressure potentials of guard cells I. *Journal of Experimental Botany*. 26
- Meyer S, Genty B (1998):** Mapping intercellular CO₂ mole fraction (C_i) in *Rosa rubiginosa* leaves fed with abscisic acid by using chlorophyll fluorescence imaging - Significance of C_i estimated from leaf gas exchange. *Plant Physiology*. 116:947-957.
- Milburn J, McLaughlin M (1974):** Studies of cavitation in isolated vascular bundles and whole leaves of *Plantago major* L. *New Phytologist*. 73:861-871.
- Monteith JL (1995):** A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment*. 18:357-364.
- Mooney H, Field C, Vazquez-Yanes C, Chu C (1983):** Environmental controls on stomatal conductance in a shrub of the humid tropics. *Proceedings of the National Academy of the Sciences USA*. 80:1295-1297.
- Morison JIL (1987):** Intercellular CO₂ Concentration and stomatal response to CO₂. In *Stomatal Function*, ed. E Zeiger, GD Farquhar & IR Cowan. pp. 230-245. Stanford California: Stanford University Press.
- Mott K, Buckley T (1998):** Stomatal heterogeneity. *Journal of Experimental Botany*. 49:407-417.
- Mott K, Denne F, Powell J (1997):** Interactions among stomata in response to perturbations in humidity. *Plant Cell and Environment*. 20:1098-1107.

- Mott K, Shope J, Buckley T (1999):** Effects of humidity on light-induced stomatal opening: evidence for hydraulic coupling among stomata. *Journal of Experimental Botany*. 50:1207-1213.
- Mott KA (1995):** Effects of patchy stomatal closure on gas exchange measurements following abscisic acid treatment. *Plant, Cell and Environment*. 18:1291-1300.
- Mott KA, Parkhurst DF (1991):** Stomatal response to humidity in air and helox. *Plant, Cell and Environment*. 14:509-515.
- Naidoo G, Willert DJv (1994):** Stomatal oscillations in the mangrove *Avicennia germinans*. *Functional Ecology*. 8:651-657.
- Nobel PS (1991):** Physicochemical and Environmental Plant Physiology. San Diego: Academic Press.
- Nonami H, Schulze E-D, Ziegler H (1991):** Mechanisms of stomatal movement in response to air humidity, irradiance and xylem water potential. *Planta*. 183:57-64.
- Oberdorfer E (1990):** Exkursionsflora Stuttgart: Ulmer.
- Odum PE (1983):** Grundlagen der Ökologie Vol. 2. Stuttgart: Thieme.
- Ögren E, Sundin U (1996):** Photosynthetic responses to variable light: a comparison of species from contrasting habitats. *Oecologia*. 106:18-27.
- Omasa K, Aiga I, Kondo J (1990):** Remote-control light microscope system. In Measurement techniques in plant sciences. pp. 343-359 Academic press.
- Omasa K, Hashimoto Y, Kramer PJ, Strain BR, Aiga I, Kondo J (1985):** Direct observation of reversible and irreversible stomatal responses of attached sunflower leaves to SO₂. *Plant Physiology*. 79:153-158.
- Osmond CB, Kramer D, Lüttge U (1999):** Reversible, water stress induced non-uniform chlorophyll fluorescence quenching in wilting leaves of potentilla reptans may not be due to patchy stomatal responses. *Plant Biology*. 1:618-624.
- Pannatier Y (1996):** Variowin: Software for spatial data analysis in 2d New York: Springer.
- Parkhurst DF (1994):** Tansley review No. 65. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. *New Phytologist*. 126:449-479.
- Parkinson KJ, Day W (1990):** Design and testing of leaf cuvettes for use in measuring photosynthesis and transpiration. In Measurement Techniques in Plant Science. pp. 207-228 Academic Press.
- Parlange J-Y, Waggoner PE (1970):** Stomatal dimensions and resistance to diffusion. *Plant Physiology*. 46:337-342.
- Pearcy Rea (1985):** Photosynthetic responses to dynamic light environments by hawaiian trees. *Plant Physiology*. 79:896-902.
- Pearcy RW (1988):** Photosynthetic utilisation of lightflecks by understory plants. *Australian Journal of Plant Physiology*. 15:223-238.
- Pei Z, Schroeder J, Schwarz M (1998):** Background ion channel activities in *Arabidopsis* guard cells and review of ion channel regulation by protein phosphorylation events. *Journal of Experimental Botany*. 49:319-328.
- Pelz J (1972):** Formelsammlung: Dampfdruck. *Beilage zur Berliner Wetterkarte*:17-35.
- Pepin S, Livingston N (1997):** Rates of stomatal opening in conifer seedlings in relation to air temperature and daily carbon gain. *Plant Cell and Environment*. 20:1462-1472.
- Pesacreta TC, Hasenstein KH (1999):** The internal cuticle of *Cirsium horridulum* (Asteraceae) leaves. *American Journal of Botany*. 86:923-928.
- Pontailier J (1990):** A cheap quantum sensor using a gallium arsenide photodiode. *Functional Ecology*. 4:591-596.
- Potrykus B (1992):** Stomatäre Reaktion auf Luftfeuchte und andere Faktoren bei *Betula pubescens* und *Sambucus nigra* Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Pott R (1992):** Die Pflanzengesellschaften Deutschlands Stuttgart: Eugen Ulmer.
- Raschke K (1965):** Die Stomata als Glieder eines schwingungsfähigen CO₂-Regelsystems Experimenteller Nachweis an *Zea mays* L. *Zeitschrift für Naturforschung*. 20b:1261-1270.
- Raschke K (1966):** Die Reaktionen des CO₂-Regelsystems in den Schließzellen von *Zea Mays* auf weißes Licht. *Planta*. 68:111-140.
- Raschke K (1970):** Leaf hydraulic system: rapid epidermal and stomatal responses to changes in water supply. *Science*. 167:189-191.
- Raschke K (1976):** How stomata resolve the dilemma of opposing priorities. *Philosophic Transactions of the Royal Society of London B*. 273:551-560.
- Raschke K (1979):** Movements of Stomata. In Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 7, Physiology of Movements, ed. W Haupt & ME Feinlieb. pp. 383-441. Vol. 7. Berlin: Springer Verlag.
- Raschke K, Dickerson M (1972):** Changes in shape and volume in guard cells during stomatal movement. *Plant Research*. 1972:155-157.
- Reich PB (1984):** Oscillations in stomatal conductance of hybrid poplar leaves in the light and dark. *Physiologia Plantarum*. 61:541-548.
- Ritte G, Rosenfeld J, Rohrig K, Raschke K (1999):** Rates of sugar uptake by guard cell protoplasts of *Pisum sativum* L. related to the solute requirement for stomatal opening. *Plant Physiology*. 121:647-655.
- Romo JT, Haferkamp MR (1988):** Comparative water relations in *Artemisia tridentata* Nutt. subsp. *wyomingensis* and *Kochia prostrata* (L.) Schrad. *Journal of Arid Environments*. 15:53-64.
- Rothmaler W (1966):** Exkursionsflora Deutschlands - Atlas der Gefäßpflanzen Berlin: Verlag Volk und Wissen.

- Saliendra NZ, Sperry JS, Comstock PJ (1995):** Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta*. 196:357-366.
- Sarda X, Tousch D, Ferrare K, Legrand E, Dupuis J, Cassedelbart F, Lamaze T (1997):** Two TIP-like genes encoding aquaporins are expressed in sunflower guard cells. *Plant Journal*. 12:1103-1111.
- Sassenrath-Cole G, Percy R (1992):** The role of ribulose-1,5-bisphosphate regeneration in the induction requirement of photosynthetic CO₂-exchange under transient light conditions. *Plant Physiology*. 99:227-234.
- Saxe H (1979):** A structural and functional study of the coordinated reactions of individual *Commelina communis* L. stomata (Commelinaceae). *American Journal of Botany*. 66:1044-1052.
- Schultz G (1990):** Möglichkeiten und Grenzen der in situ Beobachtung von Spaltöffnungen mit der Bildschirmmethode Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Schulze ED, Lange OL, Evenari M, Kappen L, Buschbom U (1973):** Stomatal responses to changes in temperature at increasing water stress. *Planta*. 110:29-42.
- Schulze E-D, Hall AE, Lange OL, 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.
- Schulze E-D, Turner NC, Gollan T, Shackel KA (1987):** Stomatal responses to air humidity and to soil drought. In *Stomatal Function*. pp. 311-321
- Scott FM (1950):** Internal suberization of tissues. *Botanical Gazette*. 111:378-394.
- Seemann J, Kirschbaum M, Sharkey T, Percy R (1988):** Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in *Alocasia macrorrhiza* in response to step changes in light intensity. *Plant Physiology*. 88:148-152.
- Shackel KA, Brinckmann E (1984):** In situ measurement of epidermal cell turgor, leaf water potential, and gas exchange in *Tradescantia virginiana* L. *Plant Physiology*. 78:66-70.
- Sharkey TD, Ogawa T (1987):** Stomatal responses to light. In *Stomatal Function*, ed. Z E., F G.D. & C I.R. pp. 196-208. Stanford California: Stanford University Press.
- Sharpe PJH, Wu H (1978):** Stomatal mechanics: volume changes during opening. *Plant, Cell and Environment*. 1:259-268.
- Sharpe PJH, Wu H, Spence RD (1987):** Stomatal mechanics. In *Stomatal Function*, ed. E Zeiger, GD Farquhar & IR Cowan. pp. 92-114. Stanford California: Stanford University Press.
- Sheriff DW (1977):** Evaporation sites and distillation in leaves. *Annals of Botany*. 41:1081-1082.
- Siebke K, Weis E (1995):** Assimilation Images of leaves of *Glechoma hederacea*: Analysis of non-synchronous stomata related oscillations. *Planta*. 196:155-165.
- Sierp H, Seybold A (1929):** Weitere Untersuchungen über die Verdunstung aus multiperforierten Folien mit kleinsten Poren. *Planta*. 9:246-269.
- Snaith PJ, Mansfield TA (1985):** Responses of stomata to IAA and fusicoccin at the opposite phases of an entrained rhythm. *Journal of Experimental Botany*. 36:937-944.
- Snaith PJ, Mansfield TA (1986):** The circadian rhythm of stomatal opening: involvement of potassium and chloride fluxes. *Journal of Experimental Botany*. 37:188-199.
- Somers D (1999):** The physiology and molecular bases of the plant circadian clock. *Plant Physiology*. 121:9-20.
- Sperry JS, Pockman WT (1993):** Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment*. 16:279-287.
- Sperry JS, Saliendra NZ (1994):** Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment*. 17:1233-1241.
- Stå lfelt MG (1927):** Die photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus. *Flora n.s.* 21:236-272.
- Stå lfelt MG (1929a):** Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. *Planta*. 8:287-340.
- Stå lfelt MG (1929b):** Pulsierende Blattgewebe. *Planta*. 7:720-734.
- Stå lfelt MG (1932a):** Der Einfluß des Windes auf die kutikuläre und stomatäre Transpiration. *Svensk Botanisk Tidskrift*. 26:45-70.
- Stå lfelt MG (1932b):** Der stomatäre Regulator in der pflanzlichen Transpiration. *Planta*. 17:22-85.
- Stå lfelt MG (1935a):** Die Spaltöffnungsweite als Assimilationsfaktor. *Planta*. 23:715-759.
- Stå lfelt MG (1935b):** Die Transpiration und Kohlensäureassimilation bei Blättern und Stroh des Hafers. *Angewandte Botanik*. 17:157.
- Stå lfelt MG (1962):** The effect of temperature on opening of the stomatal cells. *Physiologia Plantarum*. 15:772-779.
- Stå lfelt MG (1963):** Diurnal dark reactions in the stomatal movements. *Physiologia Plantarum*. 16:756-766.
- Talbott LD, Srivastava A, Zeiger E (1996):** Stomata from growth-chamber grown *Vicia faba* have an enhanced sensitivity to CO₂. *Plant, Cell and Environment*. 19:1188-1194.
- Talbott LD, Zeiger E (1996):** Central roles for Potassium and Sucrose in guard-Cell Osmoregulation. *Plant Physiology*. 111:1051-1057.
- Terashima I (1992):** Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research*. 31:195-212.

- Ting IP, Loomis WE (1963):** Diffusion through stomates. *American Journal of Botany*. 50:866-872.
- Ting IP, Loomis WE (1965):** Further studies concerning stomatal diffusion. *Plant Physiology*. 40
- Tinoco-Ojanguren C, Pearcy RW (1992):** Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory *Piper* species acclimated to high and low light. *Oecologia*. 92:222-228.
- Tinoco-Ojanguren C, Pearcy RW (1993):** Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest *Piper* species. II. Stomatal versus biochemical limitations during photosynthetic induction. *Oecologia*. 94:395-402.
- Travis AJ, Mansfield TA (1977):** Studies of malate formation in 'isolated' guard cells. *New Phytol*. 78:541-546.
- Tyree MT, Fiscus EL, Wulschleger SD, Dixon MA (1986):** Detection of xylem cavitation in corn under field conditions. *Plant Physiology*. 82:597-599.
- Tyree MT, Sperry JS (1989):** Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*. 40:19-38.
- Tyree MT, Yianoulis P (1980):** The site of water evaporation from sub-stomatal cavities, liquid path resistance and hydroactive stomatal closure. *Annals of Botany (NS)*. 46:175-193.
- Upadhyaya SK, Rand RH, Cooke JR (1988):** Role of stomatal oscillations on transpiration, assimilation and water-use efficiency of plants. *Ecological Modelling*. 41:27-40.
- Valladares F, Allen M, Pearcy R (1997):** Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*. 111:505-514.
- Vanselow R (1990):** Temperaturabhängigkeit der stomatären Reaktion von *Vicia faba*. Diplomarbeit. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Vogt UK (1998):** Strukturell-funktionelle Koordination von Wasserleitung und Transpiration als Grundlage des hydroökologischen Konstitutionstyps bei Kräutern, Stauden und Sträuchern Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades. Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.
- Vogt UK, Lösch R (1999):** Stem water potential and leaf conductance: a comparison of *Sorbus aucuparia* and *Sambucus nigra*. *Physics And Chemistry Of The Earth (B)*. 24:121-123.
- von Mohl H (1856):** Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung von Spaltöffnungen. *Botanische Zeitung*. 14:697-704,713-720.
- Ward DA, Bunce JA (1986):** Novel evidence for a lack of water vapour saturation within the cellular airspace of turgid leaves of mesophytic species. *Journal of Experimental Botany*. 37:504-516.
- Webb AAR (1998):** Stomatal rhythms. In *Biological Rhythms and Photoperiodism in Plants*, ed. PJM Lumsden, M.J. BIOS Scientific Publishers.
- Weyers J, Lawson T (1997):** Heterogeneity in stomatal characteristics. *Botanical Research incorporating Advances in Plant Pathology*. 26:317-352.
- Weyers JDB, Meidner H (1990):** Methods in stomatal research Harlow: Longman.
- Whitehead D, Livingston NJ, Kelliher FM, Hogan KP, Pepin S, McSeveny TM, Byers JN (1996):** Response of transpiration and photosynthesis to a transient change in illuminated foliage area for a *Pinus radiata* D. Don tree. *Plant, Cell and Environment*. 19:949-957.
- Whittaker RH, Likens GE (1975):** The biosphere and man. In *Primary productivity of the biosphere*, ed. H Lieth & RH Whittaker. pp. 305-328. Ecological studies. Vol. 14. Berlin: Springer.
- Wilkinson S, Davies W (1997):** Xylem sap pH increase: A drought signal received at the apoplastic face of the guard cell that involves the suppression of saturable abscisic acid uptake by the epidermal symplast. *Plant Physiology*. 113:559-573.
- Williams W, Gorton H (1998):** Circadian rhythms have insignificant effects on plant gas exchange under field conditions. *Physiologia Plantarum*. 103:247-256.
- Willmer CM (1983):** Stomata New York: Longman.
- Wong SC, Cowan IR, Farquhar GD (1979):** Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*. 282:424-426.
- Woods DB, Turner NC (1971):** Stomatal response to changing light by four tree species of varying shade tolerance. *New Phytologist*. 70:77-84.
- Woolley JT (1983):** Direct microscopic observation of stomata in the field - quick and easy. *Crop Science*. 23:589-590.
- Wulschleger SD, Oosterhuis DM (1989):** The occurrence of an internal cuticle in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf stomates. *Environmental and Experimental Botany*. 29:229-235.
- Zeiger E (1990):** Light perception in guard cells. *Plant, Cell and Environment*. 13:739-747.
- Zeiger E, Field C, Mooney HA (1981):** Stomatal opening at dawn: possible roles of blue-light response in nature. In *Plants and the daylight spectrum*, ed. H Smith. pp. 391-407. New York: Academic press.
- Zeiger E, Isono M, Shimazaki K, Ogawa T (1987):** The blue light response of stomata: mechanism and function. In *Stomatal Function*, ed. E Zeiger, GD Farquhar & JR Cowan. pp. 209-225. Stanford California: Stanford University Press.
- Zhang J, Davies WJ (1989):** Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable plants to measure the water status of the soil. *Plant, Cell and Environment*. 12:73-81.
- Zhang J, Schurr U, Davies WJ (1987):** Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in the roots. *Journal of Experimental Botany*. 38:1174-1181.

Ziegenspeck H (1938): Die Micellierung der Turgeszenzmechanismen. I. Die Spaltöffnungen (mit phylogenetischen Ausblicken). *Botanisches Archiv*. 39:268-309.

Ziegler H (1987): The evolution of stomata. In *Stomatal Function*, ed. E Zeiger, GD Farquhar & IR Cowan. pp. 29-56. Stanford California: Stanford University Press.

Zipperlen SW, Press MC (1997): Photosynthetic induction and stomatal oscillations in relation to the light environment of two dipterocarp rain forest tree species. *Journal of Ecology*. 85:491-503.

Danke

Diese Arbeit wäre ohne die Hilfe und Unterstützung vieler netter Menschen nicht möglich gewesen.

Herrn Prof. Kappen möchte ich danken für die Überlassung des spannenden Themas, die anregenden Gespräche und daß er mir viel Freiraum für eigene Ideen (oder Schnapsideen, wie man's nimmt) gelassen hat.

Die Mitarbeiter des Botanischen Gartens haben mir nicht nur in vielen Dingen praktisch geholfen, z.B. beim Transport des Bauwagens und der Anzucht von Pflanzen, sondern sich auch überwunden, den Giersch während meiner Messungen unbehelligt zu lassen.

Herr Walter und Herr Sachau aus der Werkstatt haben bei vielen Gelegenheiten technische Hilfe geleistet.

Das Projektzentrum Ökosystemforschung hat mir leihweise einen Bauwagen und ein Aluminiumgerüst zur Verfügung gestellt.

Die Arbeitsgruppe Ökophysiologie hat durch ein angenehmes Arbeitsklima und praktische Mithilfe und Unterstützung sehr geholfen. Besonders danke ich dabei Mark, Burkhard, Stefan, Gudrun, Andrea, Frau Quandt und Margit.

Timo Vesala möchte ich für seinen praktischen Rat bei Berechnungen danken.

Mü und Hanno danke ich für die Korrektur des Manuskripts.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat diese Projekt finanziell unterstützt.