

Nettoassimilation und Transpiration von Kiefernzweigen in Abhängigkeit von Kaliumversorgung und Lichtintensität

Von W. Zech, W. Koch und F. Franz

Aus den Instituten für Bodenkunde, Botanik und Ertragskunde
der Forstlichen Forschungsanstalt München

1. Problemstellung

Beobachtungen im Gelände zeigen, daß auf Kaliummangelstandorten die der Sonneneinstrahlung besonders ausgesetzten Kiefernzweige stärker gelbspitzig werden als die beschatteten. Durch künstliche Beschattung mit Sackleinen konnten wir noch deutlichere Effekte erzielen (vgl. W. Laatsch und W. Zech, 1967). Bei diesen Versuchen erhielten die beschatteten Kiefern etwa 60% weniger Licht als die unbeschatteten. Sie blieben auch im Herbst und Winter tiefgrün, während die der Sonnenbestrahlung ausgesetzten Bäumchen bereits Ende August gelbspitzig wurden. Nun sind die beiden wichtigsten Prozesse des pflanzlichen Stoffwechsels, nämlich Photosynthese und Atmung, sowohl von der Kaliumversorgung (Th. T. Kozłowski und Th. Keller, 1966) als auch von der Lichtintensität abhängig; das gleiche gilt für die Transpiration (K. Mengel, 1963).

Wir interessierten uns für die Frage, welche Unterschiede in der Nettoassimilation und Transpiration von Kiefernzweigen festzustellen sind, wenn man die Kaliumversorgung und die Lichtintensität variiert. Die Untersuchungen wurden an 6jährigen Kiefern durchgeführt, die im Frühsommer 1965 auf einem Hochmoor bei Bad Aibling in Oberbayern mit Kalisulfat (50 g/Baum) gedüngt worden waren (vgl. W. Zech, 1968). Zur Bestimmung der Nährelementkonzentrationen in den Nadeln wurden im Herbst 1966 von 15 Kiefern der ungedüngten Fläche D/O und der mit Kalisulfat gedüngten Fläche A/K Zweige des obersten Wirtels geerntet und als Mischprobe analysiert. Die Kiefern gehörten der oberen Sozialklasse des Versuchsbestandes an und hatten zum Zeitpunkt der Nadel-Probenahme eine durchschnittliche Baumhöhe von 0,9 bis 1,1 m. Über die Ergebnisse der Nadelanalysen unterrichtet Tabelle. 1.

Mit freundlicher Genehmigung des Verlages Paul Parey, Hamburg und Berlin, dem Forstwissenschaftlichen Centralblatt, 88. Jahrgang (1969), Heft 6, entnommen.

Tabelle 1

Nadelanalysen von ungedüngten und mit Kalisulfat gedüngten Kiefern
(Mischproben von jeweils 15 Bäumen, Bad Aibling, Oktober 1966)

Bemerkung	% N	% P	% K	% Ca	% Mg	Fe ppm	Mn ppm
gelbspitzige Kiefern ungedüngt (Fläche D/O)	1,13	0,12	0,17	0,29	0,15	21	129
grüne Kiefern, mit 50 g Kalisulfat/Baum gedüngt (Fläche A/K)	1,37	0,13	0,64	0,34	0,12	24	82

Durch die Düngung erhöhten sich die K-Spiegelwerte ganz erheblich, nämlich von 0,17% auf 0,64%. Auch die N-Gehalte der mit Kalium behandelten Kiefern lagen mit 1,37% wesentlich höher als die der ungedüngten Pflanzen, deren N-Gehalt 1,13% betrug. Die gedüngten Bäume waren tiefgrün, während die ungedüngten Exemplare starke Gelbspitzigkeit, also Kaliummangel-symptome aufwiesen.

2. Messung der Nettoassimilation und der Transpiration

Zur Messung der Nettoassimilation und der Transpiration schnitten wir Ende November 1966 von je fünf Kiefern der beiden Versuchspartellen D/O und A/K sonnenexponierte Zweige des obersten Wirtels ab, steckten sie unmittelbar nach dem Schnitt in wassergefüllte Gefäße und transportierten die Proben innerhalb einer Stunde zur Gaswechsellmessung in das Laboratorium des Forstbotanischen Instituts der Universität München. Hier wurde jeder Zweig sofort in eine gesonderte temperaturgeregelte Siemens-Gaswechselkammer (Koch, Walz und Klein, 1968) eingebaut und sein Gaswechsel gemessen. Dies geschah in der Weise, daß jeweils eine der fünf Meßstellen nacheinander für eine Minute mit Hilfe eines automatischen Gasumschalters an zwei hintereinander geschaltete URAS-Geräte angeschlossen wurde. Zunächst wurde die Transpiration als Wasserdampf-abgabe mit dem ersten URAS gemessen. Anschließend wurde die Luft mit einem Siemens-Meßgas-kühler auf +1°C Taupunkt eingestellt, dann dem zweiten URAS zugeführt und schließlich die Photosyntheserate bestimmt. Leider war es zum damaligen Zeitpunkt noch nicht möglich, den Wasserdampf-URAS in absoluten Einheiten zu eichen, so daß die Transpiration nur in relativen Größen angegeben werden konnte. Als Bezugsgröße wurde die Transpirationsrate der ungedüngten Versuchsreihe bei 5 klux gewählt. Zur Beleuchtung der Pflanzen diente eine Xenon-Hochdrucklampe. Die Angaben der Beleuchtungsstärken beziehen sich auf eine Selen-Photozelle (Lange, Berlin) als Meßfühler, die an Stelle eines Zweiges senkrecht zum Licht orientiert in eine Kammer eingebaut war.

Die Lufttemperatur in den Kammern betrug stets 20°C. Demgegenüber war die Luftfeuchte nicht geregelt. Sie wurde durch die Transpiration in der Kammer entsprechend erhöht. Wir sind uns bewußt, daß die so gemessenen Transpirationswerte von der unter vergleichbaren Freilandbedingungen auftretenden Transpiration abweichen.

Dies mußte aber aus methodischen Gründen in Kauf genommen werden. Es kann jedoch vorausgesetzt werden, daß dadurch die grundsätzlichen Ergebnisse dieses Versuches nicht beeinflußt worden sind.

3. Ergebnisse

3.1 Nettoassimilation

Betrachten wir zunächst die in der Kohlendioxyd-Aufnahme zum Ausdruck kommende Nettoassimilation (s. Abb.). Hier fällt auf, daß die ausreichend mit Kalium versorgten Zweige stets eine höhere Nettoassimilation aufweisen als die Kaliummangelpflanzen. Ähnliche Ergebnisse wurden bei Untersuchungen landwirtschaftlich genutzter Pflanzen gefunden (D. E. Peaslee und D. N. Moss, 1966, u. a.). Mit zunehmender Lichtintensität steigen die Nettoassimilationskurven der mit Kalium ausreichend versorgten Pflanzen und die der K-Mangelpflanzen bis zu 20 klux annähernd gleichsinnig an. Danach nimmt die Nettoassimilation der ungedüngten Probe praktisch nicht mehr zu, während die mit Kalisulfat gedüngten Kiefern sogar bei 30 klux das Maximum ihrer Nettoassimilation noch nicht erreicht haben.

Die Beziehung zwischen der Kohlendioxyd-Aufnahme C und der Lichtintensität I haben wir durch den Ausdruck

$$C = \hat{C}_{\max} - a \cdot e^{\hat{\beta} \cdot I} \quad (1)$$

beschrieben. Gleichung (1) kann auch folgendermaßen formuliert werden:

$$(\hat{C}_{\max} - C) = e^{\hat{\alpha} + \hat{\beta} \cdot I} \quad (1a)$$

Hierin drückt I die Lichtintensität in klux aus. \hat{C}_{\max} ist der zugeordnete Schätzwert für die maximale Kohlendioxyd-Aufnahme unter den vorgegebenen Ernährungsbedingungen (Düngung) in mg/g Trockensubstanz und Stunde. Die aus I geschätzte Kohlendioxyd-Aufnahme C ist ebenfalls auf mg/g Trockensubstanz und Stunde bezogen.

Die Schätzung der maximalen Kohlendioxyd-Aufnahme ergab für die ungedüngten Kiefern:

$$\hat{C}_{\max} = 1,38; \sigma_{\hat{C}_{\max}} = 0,028,$$

für die mit Kalisulfat gedüngten Kiefern:

$$\hat{C}_{\max} = 2,49; \sigma_{\hat{C}_{\max}} = 0,020.$$

$\sigma_{\hat{C}_{\max}}$ ist der Schätzwert für die Standardabweichung von \hat{C}_{\max} .

Der Unterschied $D = /2,49 - 1,38/$ zwischen den beiden Schätzwerten für die maximale Nettoassimilation ist hochsignifikant ($0,001 < p < 0,01$). Die verabreichte Kalisulfatdüngung hat somit zu einer wesentlichen Erhöhung der maximalen Nettoassimilationserwartung geführt.

Um die Parameter der Beziehungen zwischen der Lichtintensität und der Nettoassimilation schätzen zu können, haben wir den Funktionsausdruck (1) in die statistische Ausgleichsfunktion

$$\log_e (\hat{C}_{\max} - C) = \hat{\alpha} + \hat{\beta} \cdot I + \hat{\varepsilon} \quad (2)$$

übergeführt. Hierin drückt $\hat{\varepsilon}$ den Schätzwert für den Residualterm ε aus. Das Ergebnis der Regressionsschätzung enthält Tab. 2.

Tabelle 2

Ergebnis der Regressionsanalyse der Beziehungen zwischen der Lichtintensität und der Nettoassimilation

Regressionsgröße	ungedüngte Proben	mit Kalisulfat gedüngte Proben
Anzahl der Beobachtungen N	4	4
Regressionskonstante $\hat{\alpha}$	1,53767	1,26428
Regressionskoeffizient $\hat{\beta}$	-0,21618	-0,09791
Bestimmtheitsmaß B	0,9533	0,9998

Neben den Schätzwerten für die maximale Nettoassimilation wurden auch die Konstanten $\hat{\alpha}$ und die Koeffizienten $\hat{\beta}$ der beiden Regressionsfunktionen miteinander verglichen. Hierbei zeigte sich, daß zwischen den beiden Regressionskonstanten $\hat{\alpha}$ keine signifikanten Unterschiede bestehen. Dagegen weichen die beiden Regressionskoeffizienten $\hat{\beta}$ in hochsignifikantem Maße voneinander ab. Der t-Wert für die Differenz der beiden $\hat{\beta}$ -Werte $D = /0,21618 - 0,0971 /$ beträgt 11,01 bei $n = 4$ Freiheitsgraden. Der t-Wert zeigt an, daß die Differenz mit $p < 0,001$ hochsignifikant ist. Daraus folgt, daß die Kalisulfatdüngung eine erhebliche Verlagerung der Nettoassimilationskurve über der Lichtintensität bewirkt hat. Diese Verlagerung drückt sich in hochsignifikanten Abweichungen der maximalen Nettoassimilationserwartung sowie der Regressionskoeffizienten $\hat{\beta}$ gegenüber den ungedüngten Proben aus.

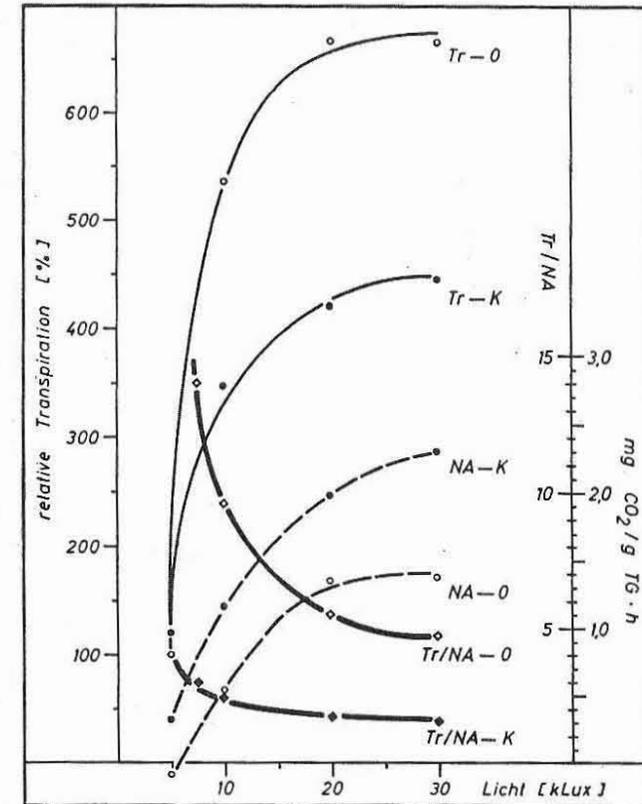
3.2 Transpiration

In der Abbildung ist außerdem die relative Transpiration eingezeichnet, wobei alle Werte auf die unbehandelte Probe bei 5 klux bezogen sind. Im Gegensatz zur Assimilation ist die Transpiration der Kaliummangelkiefern höher als die der ausreichend mit Kalium versorgten Bäume. Bereits bei 10 klux übersteigt die Transpiration der unbehandelten Probe die der gedüngten um rd. 200%, bei 20 klux beträgt dieser Unterschied etwa 250%. Auch diese Ergebnisse decken sich mit Beobachtungen an landwirtschaftlichen Kulturpflanzen: Eine gute Kaliumernährung wirkt stets wassersparend.

Den Verlauf der Transpiration über der Lichtintensität haben wir durch die bereits in Abschnitt 3.1 beschriebene Ausgleichsfunktion (1) dargestellt:

$$T = \hat{T}_{\max} - a \cdot e^{\hat{\beta} \cdot I} \quad (3)$$

In dieser Funktion drückt wiederum I die Lichtintensität in klux aus. \hat{T}_{\max} gibt den zugeordneten Schätzwert für die maximale Transpiration an.



Lichtkurven der Nettoassimilation, Transpiration und Tr/Na bei unterschiedlicher K-Düngung von Pinus silvestris

Für die maximale Transpiration erhielten wir folgende Schätzwerte:

$$\begin{aligned} \text{ungedüngte Kiefern: } \hat{T}_{\max} &= 670,1; \sigma_{\hat{T}_{\max}} = 14,11 \\ \text{mit K gedüngte Kiefern: } \hat{T}_{\max} &= 444,9; \sigma_{\hat{T}_{\max}} = 6,60 \end{aligned}$$

Ebenso wie bei der Nettoassimilation bestehen auch hier echte Unterschiede zwischen den Schätzwerten für die maximale Transpiration:

Die Differenz $D = /670,1 - 444,9 /$ ist hochsignifikant ($p < 0,001$). Die Regressionsgrößen für die beiden Beziehungen zwischen Lichtintensität und Transpiration haben wir nach dem in Abschn. 3.1 beschriebenen Ausdruck (2) hergeleitet:

$$\log_e (\hat{T}_{\max} - T) = \hat{\alpha} + \hat{\beta} \cdot I + \varepsilon$$

In Tab. 3 ist das Ergebnis der Regressionsschätzung wiedergegeben.

Tabelle 3

Ergebnis der Regressionsanalyse der Beziehungen zwischen Lichtintensität und Transpiration

Regressionsgröße	ungedüngte Proben	mit Kalisulfat gedüngte Proben
Anzahl der Beobachtungen N	4	4
Regressionskonstante $\hat{\alpha}$	7,77384	6,99794
Regressionskoeffizient $\hat{\beta}$	-0,28560	-0,24294
Bestimmtheitsmaß B	0,9343	0,9388

Aus Tab. 3 geht hervor, daß die Regressionskonstanten der beiden Beziehungen nur geringfügig voneinander abweichen, während die beiden Regressionskoeffizienten sehr starke Verschiedenheit aufweisen. Diese Feststellung wird durch zwei von uns ausgeführte t-Tests bestätigt, wonach die $\hat{\alpha}$ -Differenzen 7,7738—6,9979 nicht signifikant, die $\hat{\beta}$ -Differenzen dagegen signifikant sind.

Die verabreichte Düngung hat somit nicht nur zu einer Verringerung der maximalen Transpirationserwartung geführt, sondern damit auch den gesamten Verlauf der Transpirationskurve in signifikantem Maße verändert. Auf eine weitergehende statistische Analyse haben wir wegen des geringen Umfangs der einbezogenen Beobachtungspaare verzichtet. Abschließend zu erwähnen wären die hohen Bestimmtheitsmaße, die in den vier untersuchten Beziehungen über 0,93 betragen.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen: Gelbspitzige, an Kaliummangel leidende Kiefernzweige weisen, im Laboratorium gemessen, eine geringe Nettoassimilation, jedoch eine höhere Transpiration auf als reichlich mit Kalium versorgte Nadeln. Diese Resultate stimmen mit unseren Vorstellungen über die Bedeutung des Lichtes als chloroseverschärfender Faktor überein. **Denn in Kaliummangelpflanzen ist die photosynthetische Leistung und damit die Menge der gespeicherten Kohlehydrate gering.** Sonnenexponierte Nadeln atmen intensiver als schattseitige Nadeln infolge der durchschnittlich höheren Temperatur.

Bei K-Mangel ist der Turgor der Pflanzenzellen reduziert. Bestrahlte Nadeln werden infolge der höheren Nadeltemperatur intensiver transpirieren, was vermutlich einer Steigerung der K-Mangelwirkung gleichkommt. Da besonders die Ränder der Assimilationsorgane Wasser abgeben, ist verständlich, weshalb vor allem die Nadelkanten und -spitzen bei K-Mangel vergilben.

Zusammenfassung

Nettoassimilation und Transpiration unterschiedlich mit Kalium versorgter Kiefernzweige werden im Labor bei steigender Lichtintensität bestimmt.

Es zeigt sich, daß gelbspitzige, an Kaliummangel leidende Kiefernzweige eine geringere Nettoassimilation, jedoch eine höhere Transpiration aufweisen als reichlich mit Kalium versorgte Zweige.

Summary

Netto assimilation and transpiration of pine-needles (*Pinus silvestris*) have been determined in the Munich Forest Botany Laboratory. Needles with yellow tip-disease, suffering from potassium deficiency, have a lower netto assimilation-rate, but a higher transpiration than green needles, which are rich in potassium.

Literatur:

- KOCH, W., KLEIN, E., und WALZ, H.: Neuartige Gaswechsel-Meßanlage für Pflanzen in Laboratorium und Freiland. *Siemenszeitschrift*, 42, H. 5, 392—404 (1968).
- KOZLOWSKI, TH. T., and KELLER, TH.: Food relations of woody plants. *The Botanical Review*, 32, 4, 293—382 (1966).
- LAATSCH, W., und ZECH, W.: Die Bedeutung der Beschattung für unzureichend ernährte Nadelbäume. *Anales de Edafologia y Agrobiologia*, XXVI, Nr. 1—4, 691—702, Madrid (1967).
- MENGEL, K.: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. Jena (1963).
- PEASLEE, D. E., and MOSS, D. N.: Photosynthesis in K- and Mg-deficient maize leaves. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 30, 220—223 (1966).
- ZECH, W.: Kalkhaltige Böden als Nährsubstrat für Koniferen. Dissertation an d. Naturw. Fakultät d. Universität München (1968).