

Janina Lehrke
Ruth Müller
Maike Dieckmann

„Winter in Berlin“ -

**Der Einfluß von Kälte und Frosttrocknis in Kombination
mit verschiedenen Lichtintensitäten untersucht an
*Cotoneaster dammeri***



Abb. A : *Cotoneaster dammeri*

Zusammenfassung

Es sollte in dieser Untersuchung der Einfluss des Winters (Kälte und Frostrocknis) auf die Pflanze der Art *Cotoneaster dammeri* anhand von Messungen an Sonnen- und Schattenblättern festgestellt werden. Durch eine hohe Verdunstungsrate (viel Licht und dadurch entstehende Wärme auf der Blattoberfläche), Wassermangel (Frost) und Kälte übt Frostrocknis in dreifacher Hinsicht Stress auf die Pflanze aus.

In dieser Untersuchung wurden insbesondere Messungen der Elektronentransportrate und der Quantenausbeute mit dem PAM Fluorometer durchgeführt. Hierbei wurde der Unterschied im Verhalten dieser Messgrößen auf verschiedene Umweltbedingungen zwischen Sonnen- und Schattenblättern betrachtet. Es konnte dabei im allgemeinen ein deutlicher Unterschied festgestellt werden, wobei die schwankenden Licht- und Temperaturverhältnisse einen deutlichen Einfluss auf die Quantenausbeute und die Elektronentransportrate hatten. So lies sich feststellen, dass die Sonnenblätter an Starklicht und die Schattenblätter an Schwachlicht adaptiert sind. Ausserdem hatte die Frostrocknis weniger Einfluss auf die ETR und Quantenausbeute der Schattenblätter.



Abb. B : Standort von dem untersuchten *Cotoneaster dammeri* – Altensteinstraße hinter dem Institut für Pflanzenphysiologie

2. Einleitung

Um die Sensibilität der Pflanzen auf Umweltstressoren ökophysiologisch zu betrachten, wird in dieser Arbeit die Wirkung der Stressoren Kälte und Frost untersucht. Im Winter hat der Frost in Kombination mit einer hohen photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) auf die Pflanzen zusätzlich Trockenstreß zur Folge. Frostrocknis entsteht „durch ungenügende Wasseraufnahme aus dem gefrorenen Boden bei hoher Wasserverdunstung [...] von sonnenbeschienenen Blättern.“ (Frey & Lösch 1998)

Es stellt sich die Frage, inwieweit die Aktivität der Photosynthese und damit der Metabolismus der Pflanze unter Stressbedingungen herabgesetzt bzw. inhibiert wird.

Bei sehr hoher Lichtintensität können theoretisch sehr viele Lichtquanten ausgebeutet werden, wobei die Kapazität der Photosynthese eingeschränkt ist. Wenn zu viele Lichtquanten eintreffen, kann das Photosystem durch Photoinhibition geschädigt werden, wobei Moleküle degeneriert bzw. deaktiviert werden. Auch der an die Lichtreaktion angeschlossene Calvin-Zyklus kann einen limitierenden Faktor für die Photosynthese darstellen. Es kann zu einem Elektronenstau kommen, da nur in begrenztem Maße Enzyme und das Akzeptormolekül Rubisco zur Verfügung stehen, um die antransportierte Energie abzutragen und somit wieder ADP als Energiespeicher bereitzustellen und den Protonengradienten aufrecht zu erhalten (Verbrauch von H⁺ durch Reduktion von Glycerinaldehyd-3-Phosphat).

Aber auch der Syntheseausgangspunkt, das Kohlendioxid, muß in genügendem Maße anwesend sein, d.h. der Kompensationspunkt muß überschritten werden, damit der Calvinzyklus nicht von der energieverbrauchenden Reaktion der Photorespiration ersetzt wird. Dieser Faktor kann bei Freilanduntersuchungen im Winter in Hinsicht auf seine limitierende Wirkung ausgeschlossen werden, da in der Luft eine ausreichende CO₂ – Sättigung vorliegt.

Mithilfe eines PAM Chlorophyll- Fluorimeters kann die Photosynthese beziehungsweise deren relative (Yield) und maximale (Fv/Fm) Quantenausbeute des Lichts (PAR), den photochemischen (qp) und den nicht-photochemischen (qn) Fluoreszenzlöschungs-Koeffizienten und die relative Elektronentransportrate (ETR) im Photosystem II beobachtet und analysiert werden.

Als Objekt wird *Cotoneaster dammeri* (Teppich- Zwergmispel), eine mittlerweile weit verbreitete Zierpflanze, gewählt. Ihre ursprüngliche Heimat ist China. *Cotoneaster dammeri* ist ein beliebter Bodendecker, da sie zu den Krummhölzern gehört. Ihre Standortansprüche sind eher genügsam.

Die Wirkung der Stressoren auf diese nicht-einheimische Pflanze wird in Hinblick auf allgemeine Unterschiede der Sensibilität zwischen Schatten- und Sonnenblättern, auf tagesrhythmische und auf langfristig – witterungsbedingte Auswirkungen untersucht.

Es sollen Unterschiede in der Photosynthese zwischen Sonnen- und Schattenblatt dargestellt werden. Es ist bekannt, das Sonnenblätter morphologische und physiologische Differenzen im Vergleich zu Schattenblättern aufweisen. So besitzen Sonnenblätter ein mehrschichtiges Palisadenparenchym. Schattenblätter dagegen haben ein einschichtiges Palisadenparenchym, meist eine größere Blattgröße und dichter gepackte Chlorophylle in der Thylakoidmembran des Chloroplasten, um die einfallenden Lichtquanten optimaler ausnutzen zu können. „Es ist zu beachten [...], dass die Ausbildung des Syndroms typischer Sonnen- und Schattenblätter einer Art der Lichtfaktor mit dem Temperatur- und Wasserfaktor zusammen modifikatorisch wirksam ist, da Schattenstandorte in der Regel kühler und feuchter als Sonnenstandorte sind.“ (Frey & Lösch 1998)

Aber nicht nur die Lokalität eines Blattes übt Einfluß auf die Photosyntheserate aus, auch die unterschiedlichen Lichtqualitäten und Lichtintensitäten führen zu unterschiedlichen Quantenausbeuten und Syntheseraten.

Dies lässt sich innerhalb eines Tages beobachten, wobei um 13.00 Uhr die höchste Lichtintensität bei klarem Himmel zu messen ist.

Langfristige Beobachtungen zeigen, dass nicht nur Lichtintensität, sondern auch Temperatur erheblichen Einfluß auf die Photosynthese hat, was man deutlich an sonnigen und frostigen Tagen (Frostrocknis) beobachten kann.

Das Maß der Lichtqualität konnte in dieser Arbeit nicht untersucht werden, da nur die Beleuchtungsstärke allgemein [LUX], aber nicht die photosynthetisch aktive Strahlung [PAR] aufgenommen wurde.

Die Datenaufnahme verlief über 3 Wochen vom 11.1.02 bis 29.1.02 .

Der Januar 2002 in Berlin zeichnete sich durch milde und stark schwankende Wetterbedingungen aus. So wurden Temperaturen zwischen -5,9°C und +11,1°C gemessen, die Lichtintensitäten wechselten stark, da sowohl Bewölkung und auch klarer Himmel bei beiden Temperaturmaxima auftraten (zwischen 160 und 19000 LUX).

3. Material und Methoden

Um umfassende Informationen über die Lichtnutzungskapazität von Sonnen- und Schattenblättern in ihrem natürlichen Lebensraum bei unterschiedlichen Wetterbedingungen im Winter zu erhalten, wird die relative Elektronentransportrate (ETR) und die relative Quantenausbeute von PSII (Yield) gemessen.

Die Versuche dazu werden mit dem TEACHING- PAM Chlorophyll Fluorometer (Firma Walz), das an ein Notebook zur Datenaufnahme angeschlossen ist, im „Saturation Pulse Modus“ durchgeführt.

Im Run 1 (Vorversuch) werden Sonnen- und Schattenblätter sicher charakterisiert, im Run 10 wird bei steigender photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR in mol Quanten $m^{-2}s^{-1}$ = EINSTEIN) die relative Quantenausbeute des PSII (Yield) und die ETR gemessen. Dabei wird PAR über einen weiten Bereich erhöht; angefangen mit Intensitäten, die nahezu optimal genutzt werden können (hohe Quantenausbeute) bis hin zur Lichtsättigung (Quantenausbeute nahe Null, höchste aktinische Belichtungsstufe).

Als Untersuchungsobjekt diente die Teppich- Zwergmispel (*Cotoneaster dammeri*), die neben dem Pflanzenphysiologischen Institut der FU an einer Mauer wächst (Abb. A & B).

Als erstes wird der Run 1 initialisiert, der automatisch Yield (Y) und ETR nach 1 min Belichtung bei PAR = 600 EINSTEIN bestimmt. So können für den nachfolgenden Run 10 (Lichtsättigungskurven) geeignete Sonnen- und Schattenblätter selektiert werden (typisches Sonnenblatt mit ETR 100; typisches Schattenblatt ETR 70, wobei im Winter generell mit niedrigeren ETR- Werten gerechnet werden muss).

Dabei ist es wichtig, dass die Blätter nur kurz vorher aus ihrem natürlichen Licht entfernt werden (nur wenige Minuten Dunkelzeit), da sich sonst der Lichtadaptionzustand, der charakterisiert werden soll, zu stark verändert. Ist nun ein frisch geerntetes Blatt mit dem Magneten auf dem Messkopf fixiert, läuft die Messung des Run 1 durch Tastendruck automatisch wie folgt ab:

Zuerst wird das Messlicht eingeschaltet, danach das aktinische Licht mit PAR = 600 EINSTEIN. Nach einer Minute Belichtung wird dann ein Sättigungspuls gegeben und die Werte von Y und ETR werden berechnet.

Nach der Selektion von besonders charakteristischen Sonnen- und Schattenblättern wird der Run 10 initialisiert, welches ein automatisch ablaufendes Programm zur Registrierung der Lichtsättigungskurve bei den aktinischen Belichtungsstufen 1- 10 (60-1250 EINSTEIN) ist. Dazu werden die Blätter wieder mit den Oberseiten auf den Messkopf gelegt und mit einem Magneten fixiert.

Die erzielten Y- und ETR- Werte werden dann jeweils als Funktion der Quantenflussdichte graphisch dargestellt, so dass die Lichtsättigungskurven ausgewertet werden können.

Im einzelnen läuft Run 10 wie folgt ab:

Nach 40 sec. wird ein sättigender Lichtpuls gegeben, um die in dem gegebenen Lichtadaptionzustand minimale (F_0) und maximale Fluoreszenzausbeute (F_m) zu bestimmen und daraus die zum gegebenen Zeitpunkt maximale Quantenausbeute (F_v/F_m) zu berechnen.

Kurz nach dem sättigendem Lichtpuls schaltet sich das aktinische Licht bei moderater Intensität (Stellung 3 = 120 EINSTEIN) für 5 Minuten ein. Innerhalb dieser Zeit wird im allgemeinen bei vorbelichteten Proben ein stationärer Fluoreszenzzustand erreicht.

Anschließend wird auf die aktinische Stellung 1 umgeschaltet (60 EINSTEIN) und bei dieser niedrigen Intensität wieder 5 Minuten belichtet, bevor die dazugehörigen Y- und ETR- Werte mit Hilfe eines Sättigungspulses bestimmt werden.

Dann wird die aktinische Intensität auf Stellung 2 (90 EINSTEIN) erhöht, nach 2 Minuten wird der nächste Sättigungspuls gegeben usw. bis zur Stellung 10 (1250 EINSTEIN), mit jeweils 2 Minuten Belichtungszeit.

4. Ergebnisse

Es wurden die Elektronentransportrate (ETR) und die Quantenausbeute des Photosystems II (Yield) an Sonnen- und Schattenblättern der Pflanze *Cotoneaster dammeri* gemessen, um deren Lichtnutzungskapazität, sowie die Auswirkungen von Trocken- und Kältestress zu erfassen. Es wurden im folgenden drei Vergleiche gezogen:

- 4.1 Die Veränderungen von ETR sowie von Yield werden zwischen Sonnen- und Schattenblättern bei verschiedenen Lichtintensitäten (Lichtsättigungskurven) untersucht.
- 4.2 Die Tagesperiodik am Standort wird anhand der ETR- und Yield- Werte am Vormittag im Vergleich zum Nachmittag untersucht. Dabei wird die Frage behandelt, ob es bei den Schatten- und Sonnenblättern gemeinsame oder unterschiedliche Tendenzen gibt.
- 4.3 Es werden die ETR- und Yield-Werte der Sonnen- und Schattenblätter über die Zeit bei zwei verschiedenen Lichtintensitäten (210 EINSTEIN und 600 EINSTEIN) betrachtet.
- 4.4 Abschließend werden die licht- und temperaturabhängigen Fv/Fm- Werte über die Zeit betrachtet, sowie in Zusammenhang mit den Lichtintensitäten (LUX- Werte) desselben Tages und des Vortages gebracht.

4.1 Vergleich: Schatten- und Sonnenblätter

Die Yield (Y)- Werte der Schatten- sowie der Sonnenblätter liegen im allgemeinen bei sättigendem Lichtpuls mit niedriger Lichtintensität in einem Bereich zwischen 0,6 und 0,75 bei den Morgenmessungen (Abb. 2, 4, 12, 16, 20 & 24). Bei den Nachmittagsmessungen lagen die Y- Werte zwischen 0,5 und 0,7 (Abb. 10, 14, 18, 22 & 26). Bei gesunden, dunkeladaptierten Pflanzen sind hier Werte von 0,75- 0,85 zu erwarten. Im allgemeinen ist aus den Diagrammen zu erkennen, das die Sonnenblätter bei Erhöhung der Lichtintensität eine deutlich höhere Quantenausbeute des PS II zeigen, als die Schattenblätter.

An drei Tagen zeigt sich eine Umkehr der zu erwartenden Quantenausbeute am Nachmittag bei den Schatten- und Sonnenblättern (Abb. 6, 10, 12 & 14) im Bereich niedriger Lichtintensitäten (bis 440 EINSTEIN). Es wurden an diesen Tagen hohe LUX- Werte und niedrige Temperaturen gemessen.

Die Elektronentransportrate (ETR) steigt im allgemeinen mit Erhöhung der Intensität der sättigenden Lichtpulse an und sinkt dann bei zunehmendem Lichtüberschuß ab, bis schließlich ein Sättigungswert erreicht ist. Die Werte der ETR der Sonnenblätter zeigen einen schnelleren Anstieg bei niedrigen PAR- Werten (Abb. 1, 3, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23 & 25), die Kurve bleibt somit länger im Bereich der Optimumsgerade (eine Tangente die durch Null geht) als die der Schattenblätter. Der erreichte Sättigungswert liegt mit zwei Ausnahmen (Abb. 5 & 23) bei den Sonnenblättern immer höher als bei den Schattenblättern.

4.2 Vergleich der Tagesperiodik anhand der ETR- und Yield-Werte

Es ist ein Unterschied in der Quantenausbeute der Blätter im Vergleich zwischen Vormittags- und Nachmittagsmessungen festzustellen. Dabei ist besonders bei den Sonnenblättern ein Unterschied zu erkennen (Beispiel: Abb. 4 & 6). Am Vormittag zeigen die Sonnenblätter im allgemeinen eine höhere Kapazität der Quantenausbeute gegenüber den Schattenblättern, wobei die Kurven meist proportional zueinander bei Erhöhung der Lichtintensitäten absinken. Am Nachmittag zeigt sich an drei Tagen eine Überschneidung der Kurven (Abb. 6, 10 & 14) für die Quantenausbeute der Sonnen- und Schattenblätter. Dabei zeigt die Kurve der Sonnenblätter eine langsamere Absenkung, als die der Schattenblätter. Abbildung 6 zeigt für die Nachmittagsmessung eine lineare Absenkung der Quantenausbeute des Sonnenblattes im Gegensatz zur Morgenmessung (Abb. 4). Deutlich ist auch der Unterschied in der Quantenausbeute beim ersten Sättigungspuls. In der Morgenmessung liegt hier die Quantenausbeute des Sonnenblattes bei 0,615, am Nachmittag bei 0,508. Beim Sonnenblatt dagegen ist die Quantenausbeute nach dem ersten Sättigungspuls am Nachmittag höher als am Morgen.

Die Sättigungswerte der Elektronentransportrate sind im allgemeinen bei den Sonnenblättern am Morgen höher als am Nachmittag. Nur die Messungen am 29.01.02 (Abb. 23 & 25) bilden eine Ausnahme. Die Kurve des Sonnenblattes sinkt bei hohen Lichtintensitäten (am Morgen) ab, wobei am Nachmittag ein höherer Lichtsättigungswert erreicht wird. Die Schattenblätter zeigen im Vergleich zu den Sonnenblättern andere Tendenzen. An zwei Tagen (Abb. 7, 9, 15 & 17) liegen die Sättigungswerte der ETR am Morgen ein wenig höher als am Nachmittag. Am 29.01.02 (Abb. 23 & 25) ist allerdings eine deutlich höhere Elektronentransportrate am Morgen im Vergleich zum Nachmittag für das Schattenblatt und damit ein höherer Sättigungswert festzustellen. Im Gegensatz dazu zeigen die Abbildungen 3 & 5, 11 & 13, 19 & 21 an drei Tagen deutlich höhere Sättigungswerte der ETR für die Schattenblätter am Nachmittag im Vergleich zum Morgen. Hier sind also unterschiedliche Tendenzen der Elektronentransportrate von Sonnen- und Schattenblättern zu erkennen.

4.3 ETR und Yield über die Zeit bei 210 und 600 EINSTEIN

Die Quantenausbeute (Yield) des Sonnenblattes bei 210 EINSTEIN (Abb. 27) zeigt Werte zwischen 0,438 und 0,601 (Schwankungsbreite = 0,163), wobei der niedrigste Wert (0,438) nach 122 Stunden gemessen wurde, der höchste (0,601) bei der letzten Messung (t = 435). Im Vergleich dazu ist die Quantenausbeute der Schattenblätter bei 210 EINSTEIN mit einer Ausnahme immer niedriger als die der Sonnenblätter. Die Werte liegen hier zwischen 0,322 und 0,530 (Schwankungsbreite = 0,208), wobei der höchste Wert (0,530) nach 122 Stunden gemessen wurde. Hier überschneiden sich die Kurven für die Sonnen- und Schattenblätter. Der niedrigste Y- Wert (0,322) wurde nach 435 Stunden (letzte Messung) aufgenommen.

Die Quantenausbeute bewegt sich bei 600 EINSTEIN (Abb. 27) in einem niedrigeren Bereich (bis 0,4), dies war zu erwarten, da in diesem Bereich Sättigungserscheinungen auftreten. Die Quantenausbeute des Sonnenblattes ist bei dieser Lichtintensität immer höher als beim Schattenblatt. Dabei liegt der höchste Y- Wert des Sonnenblattes bei 0,396 (erste Messung) und der niedrigste bei 0,294 (Schwankungsbreite = 0,102).

Die Quantenausbeute des Schattenblattes erreicht nach 432 Stunden den höchsten Wert von 0,313 und den niedrigsten nach 435 Stunden (gleicher Tag) von 0,112 (Schwankungsbreite = 0,201).

Die Elektronentransportrate verhält sich entgegengesetzt zur Quantenausbeute (Abb. 28). Bei der Lichtintensität von 210 EINSTEIN sind bei Schatten- und Sonnenblättern kleinere Werte zu erwarten als bei einer Lichtintensität von 600 EINSTEIN. Die Abbildung 28 zeigt bei 210 EINSTEIN für die ETR des Schattenblattes Werte zwischen 55,6 (höchster Wert bei $t = 122$) und 33,8 ($t = 435$). Die Schwankungsbreite ist hier 21,8. Die ETR- Werte des Schattenblattes bei 600 EINSTEIN zeigen eine erheblich größere Schwankungsbreite von 60,2. Die Extremwerte von ETR reichen von 33,6 (Minimum) bis 93,8 (Maximum) und wurden am gleichen Tag gemessen ($t = 432 / 435$).

Für das Sonnenblatt liegen die ETR- Werte bei 210 EINSTEIN (Abb. 28) zwischen 46,0 ($t = 122$) und 63,1 ($t = 435$). Das ergibt eine Schwankungsbreite von 17,1. Auch beim Sonnenblatt ist die Schwankungsbreite bei 600 EINSTEIN größer als bei 210 EINSTEIN, sie beträgt hier 30,6, bei Werten zwischen 88,2 ($t = 170$) und 118,8 ($t = 0$).

4.4 Licht- und temperaturabhängige F_v/F_m - Werte über die Zeit

Die Abbildung 33 zeigt das Verhalten der max. Quantenausbeute (F_v/F_m) von Sonnen- und Schattenblatt über die Zeit. Außerdem sind die Beleuchtungsstärken und die Temperaturen aufgetragen, welchen die Blätter vor den Messungen ausgesetzt waren.

Das Sonnenblatt zeigt erst ab Temperaturen über 0°C eine max. Quantenausbeute im Optimalbereich. Bei sehr niedriger Temperatur und hoher Lichteinstrahlung dagegen liegt die Quantenausbeute im gemessenen Minimum. Jedoch nähert sich diese max. Quantenausbeute dem Optimum ($0,75 \leq F_v/F_m \leq 0,85$), je wärmer die Umgebungstemperatur des Blattes wird. Werden die verschiedenen Faktoren wie Temperatur und Licht einzeln betrachtet, so wird ihr Einfluß auf die Quantenausbeute wesentlich deutlicher. Bei konstanter Belichtung beispielsweise zeigt das Sonnenblatt die minimalste Quantenausbeute bei $-5,5^\circ\text{C}$ ($t = 122$), bei 0°C dagegen liegt die max. Quantenausbeute im Optimalbereich. Hier zeigt sich eindeutig der Frost als inhibierender Faktor. Setzt man hingegen die Temperatur gleich, kann man den Einfluß des Lichts betrachten. Die max. Quantenausbeute hat einen hohen Wert bei einer Temperatur von $0,3^\circ\text{C}$ und einer hohen Beleuchtungsstärke ($t = 167,5$). Bei niedriger Beleuchtung ist auch die max. Quantenausbeute gering ($t = 170$). Dagegen ist bei einer Temperatur von 0°C und einer vorhergegangenen Frostperiode bei hoher Beleuchtung die max. Quantenausbeute niedrig ($t = 144$) und bei weniger Licht ist sie hoch ($t = 146$).

Das Schattenblatt zeigt wesentlich öfter max. Quantenausbeuten im Optimalbereich, nur ein Wert lag deutlich ausserhalb dieses Bereichs. Die Beleuchtungsstärken zeigen hier eine wesentlich niedrigere Schwankungsbreite. Bei Frost zeigt das Schattenblatt bei viel Licht eine niedrige ($t = 119$) und bei wenig Licht eine hohe Quantenausbeute ($t = 122$).

Allgemein lässt sich feststellen das bei Temperaturen unter 0°C die Quantenausbeute von Sonnen- und Schattenblatt grösseren Schwankungen unterlagen.

Die Abbildungen 29-32 zeigen, das zwischen der Beleuchtungsstärke und der max. Quantenausbeute keine linearen Korrelationen bestehen, weder bei der Betrachtung des Lichteinflusses des gleichen Tages oder des Vortags. Diese fehlende Korrelation ist an Sonnen- wie auch an Schattenblatt dargestellt.

5. _____

Diskussion

5.1 Vergleich Sonnen- und Schattenblätter

Im Allgemeinen wurde festgestellt, daß weder bei den Sonnen- noch bei den Schattenblättern die erwarteten Y-Werte erreicht wurden. Diese liegen bei gesunden, dunkeladaptierten Pflanzen zwischen 0,75- 0,85. Diese Abweichung von den Optimalwerten kann darauf zurückgeführt werden, das die Messungen im Winter gemacht wurden und hier niedrige Werte erwartet werden können.

Mit steigender Lichtintensität nimmt Y ab, das heißt es werden in zunehmendem Maße Elektronen in den Transportketten angestaut und die Wärmedissipation nimmt zu. Es zeigt sich bei den Sonnenblättern ein deutlicher linearer Abstieg der Kurve für Yield im Gegensatz zu den Schattenblättern, worin sich eine größere Kapazität des photosynthetischen Elektronentransports der Sonnenblätter widerspiegelt. Die Umkehrung der zu erwartenden Quantenausbeute an einigen Tagen (Abb. 6, 10, 12 & 14) kann auf die zuvor sehr hohen LUX-Werte und zugleich niedrigen Temperaturen (Frostrocknis) zurückgeführt werden. Dabei sind die Sonnenblätter dem Licht bzw. der Sonne stärker ausgesetzt als die Schattenblätter und sind demnach auch höherem Streß ausgesetzt, was sich in niedrigen Quantenausbeuten widerspiegelt.

Die Schattenblätter zeigen bei Extrembedingungen (Frostrocknis und viel Licht) gegensätzliches Verhalten der Quantenausbeute. Hohe LUX- Werte erhöhen die Quantenausbeute des Schattenblattes, worin man auch die photosynthetische Kapazität erkennen kann, die bei geringerer Lichtzufuhr nicht vollständig genutzt wird. Das Schattenblatt ist nie so extrem hohen Beleuchtungsstärken ausgesetzt wie das Sonnenblatt und so sind weniger Schwankungen im Verhalten der Quantenausbeute zu erwarten.

Die Diagramme der Elektronentransportrate (ETR) spiegeln die vorhergegangenen Erwartungen wider. Mit zwei Ausnahmen (Abb. 5 & 23) sind die Sättigungswerte der Sonnenblätter höher als die der Schattenblätter. Auch hier könnten die Ausnahmen auf die an diesen Tagen erhöhten LUX- Werte, sowie niedrigen Temperaturen zurückzuführen sein.

Das Absinken der ETR bei Erhöhung der Lichtintensität zeigt eine durch Regulation oder Lichtschädigung bewirkte strahlungslose Dissipation von Anregungsenergie.

5.2 Vergleich der Tagesperiodik anhand der ETR- und Yield- Werte

Im Allgemeinen zeigte sich in diesem Vergleich, dass die Quantenausbeute der Sonnenblätter am Nachmittag immer niedriger war als am Vormittag, was auf die vermehrte Sonneneinstrahlung und die somit erhöhten LUX-Werte zurückzuführen ist. Die Sonnenblätter sind somit einem höheren Stress ausgesetzt als die Schattenblätter, bei denen am Nachmittag meist höhere Y- Werte zu verzeichnen waren. Die Schattenblätter bekommen am Vormittag wahrscheinlich nicht die ausreichende Lichtmenge, die für eine höhere Quantenausbeute erforderlich ist. Die vorhandenen Kapazitäten sind noch nicht erschöpft.

Die unterschiedlichen Tendenzen der Elektronentransportrate von Sonnen- und Schattenblättern im tagesperiodischen Vergleich lassen auf eine allgemein hohe Schwankungsbreite und verschiedene Adaptionszustände schließen. Die Schwankungsbreite wird als möglicher Zustand der Schatten- sowie der Sonnenblätter verstanden. Hier spielen Temperatur- und Lichtverhältnisse vermutlich eine große Rolle. Auf der anderen Seite scheint sich die Pflanze innerhalb kürzester Zeit (ca. 24 Stunden) auf verschiedene Bedingungen relativ schnell adaptieren zu können. Dabei ist festzustellen, das bei extremen Lichteinstrahlungen vor allem die Schattenblätter ihre Kapazität, Elektronen zu transportieren, im Gegensatz zu „normalen“, also schattigen Bedingungen, drastisch erhöhen können.

5.3 ETR und Yield über die Zeit bei 210 und 600 EINSTEIN

Der Verlauf der Quantenausbeute bei 210, sowie 600 EINSTEIN der Sonnen- und Schattenblätter über die Zeit lässt auf einen Zusammenhang zu den bestehenden Temperatur- und Lichtverhältnissen schließen. Dies wird besonders deutlich bei der Betrachtung der Messpunkte $t = 119$ und $t = 122$. An diesem Tag wurden die niedrigsten Temperaturen von $-5,9^{\circ}\text{C}$ am Vormittag ($t = 119$) und $-1,6^{\circ}\text{C}$ am Nachmittag ($t = 122$) gemessen. Die Lichtintensitäten lagen im Mittel der insgesamt gemessenen Werte (Vormittags 3820 LUX und Nachmittags 10000 LUX). Die Werte der Quantenausbeute der Schattenblätter sind am Vormittag noch deutlich geringer als die der Sonnenblätter. Am Nachmittag findet eine Umkehrung (siehe Abb. 27) statt. Es ist anzunehmen, dass die Temperatur- und Lichtbedingungen am Vormittag auch einen Einfluss auf die Quantenausbeute bzw. das „Verhalten“ der Pflanze am Nachmittag hat. Die Sonnenblätter scheinen deutlich gestresst, wobei die Schattenblätter durch höhere Lichtzufuhr im Schatten eine höhere Quantenausbeute erzielen.

Die Messungen des letzten Tages ($t = 432$ und $t = 435$) entsprechen bei oberflächlicher Betrachtung nicht den Erwartungen, da die Temperatur- und Lichtverhältnisse im oberen Bereich liegen (9800 LUX und $11,1^{\circ}\text{C}$). Es wäre zumindest kein so rapider Abstieg der Quantenausbeute am Nachmittag ($t = 435$) zum Vormittag ($t = 432$) bei den Schattenblättern zu erwarten. Hier könnte Wassermangel der limitierende Faktor sein, da es während des gesamten Versuchszeitraums nicht geregnet hat.

Um genauere Angaben über normale bzw. abweichende Werte machen zu können, müssten standardisierte Daten zum Vergleich hinzugezogen werden, solche lagen zum gegebenen Zeitpunkt jedoch nicht vor.

Bei der Betrachtung der Elektronentransportrate bei 210 und 600 EINSTEIN über die Zeit fällt auf, dass das Schattenblatt bei 600 EINSTEIN seine Photosynthesekapazität endgültig erreicht hat, dieses sieht man deutlich bei $t = 432$. Hier herrschten für die Versuchspflanze scheinbar ideale Bedingungen (1800 LUX und $9,7^{\circ}\text{C}$). Die

noch nicht vollständig abgesättigten Blätter bei 210 EINSTEIN nähern sich der Kurve des Schattenblattes bei 600 EINSTEIN an. Die ETR des Sonnenblattes dagegen zeigt, dass das Sonnenblatt eine generell höhere Photosyntheseleistung erbringen kann.

5.4 Licht- und temperaturabhängige Fv/Fm- Werte über die Zeit

Da nicht nur die Beleuchtungsstärke bzw. die photosynthetisch aktive Strahlung für die Photosynthese von Bedeutung ist, sondern auch die Nährstoff- und Wasserzufuhr sowie die Temperatur, ist eine fehlende lineare Korrelation zu erwarten gewesen (siehe Abb. 29 -32).

Auch die Abb. 33 verdeutlicht die gemeinsamen Einflüsse von Licht, Temperatur und Wasser auf die Blätter von *C. dammeri*. Jedoch wirken diese Faktoren auf das Sonnenblatt wesentlich offensiver und somit sind extremere und sogar entgegengesetzte Reaktionen als beim Schattenblatt erkennbar. Dies wird am Beispiel der Frosttrocknis bei gleicher Belichtung (t = 122 und t = 144) ersichtlich. Das Sonnenblatt zeigt bei Frost minimale Fv/Fm- Werte, bei 0°C liegen diese Werte im Optimalbereich. Beim Schattenblatt hingegen liegt die Fv/Fm bei Frost im Optimalbereich, bei 0°C fällt sie ausserhalb dieses Bereichs. In einem Temperaturspektrum über 0°C lässt sich ein wenig schwankender Kurvenverlauf erkennen, der sich ausserdem im Optimalbereich befindet. Das Sonnenblatt ist in diesem Temperaturspektrum wesentlich extremeren Belichtungsverhältnissen unterworfen, und somit zeigt das Verhalten der max. Quantenausbeute eine höhere Schwankungsbreite.

5.5 Zusammenfassende Diskussion

Gründe für das unterschiedliche Photosyntheseverhalten der Sonnen- und Schattenblätter liegen in der anatomischen sowie physiologischen Anpassung. Schattenblätter besitzen besonders ausgeprägte Granastapel und ihre Pigmentkollektive sind reichhaltiger mit Antennenpigmenten ausgestattet, somit können sie ein geringeres Angebot von Lichtquanten besser ausnutzen. Hinzu kommt eine auf die Blattfläche bezogene geringere Atmungsrate im Vergleich zu den Sonnenblättern, somit kann mit geringerer Lichtintensität die Atmung aufrechterhalten werden. Damit erniedrigt sich der gesamte Lichtkompensationspunkt (siehe Abb. 27). Als weitere Anpassung an Schwachlicht ist eine einzige Schicht von Palisadenzellen vorhanden, um die einstrahlenden Lichtquanten zu absorbieren. Bei Starklicht, dem die Sonnenblätter vermehrt ausgesetzt sind, ist ein mehrschichtiges Palisadenparenchym lohnend, da eine einzelne Zellschicht nicht ausreicht, um die einfallenden Lichtquanten zu absorbieren. Ausserdem wäre eine Schädigung durch Photoinhibition wesentlich schneller erreicht. Diese anatomisch- physiologischen Unterschiede der Blatttypen lassen sich auch anhand von dieser Untersuchung bestätigen.

Die ETR und Quantenausbeute der Sonnen- und Schattenblätter zeigen zu erwartende Kurvenverläufe (Abb. 1-26), wobei Ausnahmen auf Extrembedingungen (hohe Lichtintensitäten, niedrige Temperaturen und Wassermangel) zurückzuführen sind.

6. Literaturliste

Frey, W. & Lösch, R. (1998): Lehrbuch der Geobotanik. Verlag Gustav Fischer, Stuttgart Jena Lübeck Ulm

Rothmaler, W. (2000): Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Atlasband. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin

Oberdorfer, E. (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart

Schreiber, U. (1997): Chlorophyllfluoreszenz und photosynthetische Energieumwandlung: Einfache einführende Experimente mit dem TEACHING-PAM Chlorophyll Fluorometer. Heinz Walz GmbH

7. Anhang Rohdaten

Schattenblatt :				
11.Jan 02	PAR	Fo	Fv / Fm	Fm
11:04:58	0	0.250	0.777	1,119

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Schattenblatt ETR	Sonnenblatt ETR
11:15:11	60	0.363		0,619	0.839	0.193	0.951	60		
11:17:16	90	0.353		0,591	0.832	0.296	0.861	90		
11:19:21	120	0.343	33,2	0,554	0.821	0.404	0.768	120	33,2	37,3
11:21:26	150	0.338	39	0,52	0.807	0.478	0.704	150	39	45,4
11:23:31	210	0.323	47,8	0,456	0.788	0.606	0.593	210	47,8	60,4
11:25:36	310	0.313	58,6	0,378	0.752	0.709	0.503	310	58,6	81,8
11:27:41	440	0.313	60,6	0,275	0.655	0.791	0.431	440	60,6	100,4
11:29:46	600	0.320	60	0,2	0.533	0.827	0.400	600	60	118,8
11:31:51	850	0.328	56,3	0,132	0.392	0.853	0.378	850	56,3	127,1

11:33:56	1250	0.335	61	0,098	0.299	0.860	0.371	1250	61	132,1
----------	------	-------	----	-------	-------	-------	-------	------	-----------	--------------

Sonnenblatt :

11.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
11:48:02	0	0.151	0.772	0.663

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Yield	Yield
11:58:16	60	0.177		0,662	0.930	0.269	0.525	60	0,619	0,662
12:00:21	90	0.183		0,64	0.912	0.303	0.508	90	0,591	0,64
12:02:26	120	0.193	37,3	0,622	0.885	0.301	0.509	120	0,554	0,622
12:04:31	150	0.195	45,4	0,605	0.872	0.330	0.494	150	0,52	0,605
12:06:36	210	0.200	60,4	0,576	0.848	0.374	0.471	210	0,456	0,576
12:08:41	310	0.203	81,8	0,528	0.815	0.457	0.429	310	0,378	0,528
12:10:46	440	0.203	100,4	0,456	0.768	0.567	0.373	440	0,275	0,456
12:12:51	600	0.193	118,8	0,396	0.754	0.672	0.319	600	0,2	0,396
12:14:56	850	0.188	127,1	0,299	0.688	0.772	0.267	850	0,132	0,299
12:17:01	1250	0.173	132,1	0,211	0.685	0.868	0.219	1250	0,098	0,211

Schattenblatt :

16.Jan 02	PAR	Fo	Fv / Fm	Fm
09:55:16	0	0.211	0.753	0.856

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	ETR	ETR
10:05:30	60	0.274	18,3	0,61	0.873	0.238	0.703	60	18,3	18,5
10:07:35	90	0.264	26	0,578	0.873	0.358	0.625	90	26	26,2
10:09:40	120	0.251	30,9	0,514	0.869	0.525	0.518	120	30,9	34,3
10:11:45	150	0.244	34,9	0,466	0.867	0.620	0.456	150	34,9	41,6
10:13:50	210	0.236	41,4	0,394	0.860	0.723	0.390	210	41,4	55,5
10:15:55	310	0.236	45,7	0,295	0.798	0.808	0.335	310	45,7	74,3
10:18:00	440	0.244	44,2	0,201	0.653	0.854	0.305	440	44,2	91,8
10:20:05	600	0.244	51,1	0,17	0.606	0.872	0.294	600	51,1	98,4
10:22:10	850	0.254	44,9	0,106	0.414	0.887	0.284	850	44,9	104,9
10:24:15	1250	0.259	34,2	0,055	0.240	0.903	0.274	1250	34,2	107,9

Sonnenblatt :

16.Jan 02	PAR	Fo	Fv / Fm	Fm
10:32:03	0	0.133	0.714	0.463

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Yield	Yield
10:42:17	60	0.144	18,5	0,615	0.953	0.269	0.374	60	0,61	0,615
10:44:22	90	0.151	26,2	0,583	0.918	0.303	0.363	90	0,578	0,583
10:46:27	120	0.151	34,3	0,572	0.915	0.329	0.354	120	0,514	0,572
10:48:32	150	0.154	41,6	0,554	0.900	0.356	0.345	150	0,466	0,554
10:50:37	210	0.154	55,5	0,529	0.890	0.413	0.326	210	0,394	0,529
10:52:42	310	0.156	74,3	0,479	0.858	0.492	0.300	310	0,295	0,479
10:54:47	440	0.154	91,8	0,417	0.838	0.602	0.264	440	0,201	0,417
10:56:52	600	0.154	98,4	0,328	0.779	0.708	0.229	600	0,17	0,328
10:58:57	850	0.149	104,9	0,247	0.750	0.803	0.198	850	0,106	0,247
11:01:02	1250	0.144	107,9	0,173	0.727	0.875	0.174	1250	0,055	0,173

Schattenblatt :

16.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
12:34:24	0	0.214	0.804	1,091

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	ETR	ETR
12:44:38	60	0.261	21	0,701	0.928	0.246	0.875	60	21	15,2
12:46:43	90	0.274	30,4	0,676	0.905	0.282	0.844	90	30,4	22
12:48:48	120	0.276	38,3	0,639	0.886	0.372	0.765	120	38,3	28,4
12:50:53	150	0.271	45,1	0,601	0.876	0.469	0.680	150	45,1	34,6
12:52:58	210	0.259	55,6	0,53	0.866	0.617	0.550	210	55,6	46

12:55:03	310	0.249	68,6	0,443	0.849	0.735	0.446	310	68,6	62,3
12:57:08	440	0.244	77	0,35	0.814	0.816	0.375	440	77	76
12:59:13	600	0.251	75	0,25	0.691	0.862	0.335	600	75	92,5
13:01:18	850	0.251	72	0,169	0.577	0.899	0.303	850	72	100,3
13:03:23	1250	0.254	71	0,114	0.448	0.917	0.286	1250	71	71,5

Sonnenblatt :

16.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
13:13:21	0	0.183	0.603	0.460

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Schattenblatt Yield	Sonnenblatt Yield
13:23:35	60	0.189	15,2	0,508	0.969	0.275	0.384	60	0,701	0,508
13:25:40	90	0.191	22	0,488	0.954	0.311	0.374	90	0,676	0,488
13:27:45	120	0.194	28,4	0,473	0.939	0.333	0.368	120	0,639	0,473
13:29:50	150	0.199	34,6	0,461	0.913	0.329	0.369	150	0,601	0,461
13:31:55	210	0.204	46	0,438	0.882	0.351	0.363	210	0,53	0,438
13:34:00	310	0.199	62,3	0,402	0.892	0.459	0.333	310	0,443	0,402
13:36:05	440	0.199	76	0,346	0.866	0.563	0.304	440	0,35	0,346
13:38:10	600	0.196	92,5	0,308	0.864	0.635	0.284	600	0,25	0,308
13:40:15	850	0.186	100,3	0,236	0.939	0.779	0.244	850	0,169	0,236
13:42:20	1250	0.184	71,5	0,114	0.950	0.910	0.208	1250	0,114	0,114

Schattenblatt :

17.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
10:23:34	0	0.256	0.689	0.825

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Schattenblatt ETR	Sonnenblatt ETR
10:33:48	60	0.316	16,9	0,564	0.872	0.176	0.725	60	16,9	19,5
10:35:53	90	0.316	24	0,533	0.857	0.259	0.678	90	24	28,8
10:37:58	120	0.309	30,6	0,51	0.859	0.343	0.630	120	30,6	37,9
10:40:03	150	0.299	35,2	0,469	0.861	0.461	0.563	150	35,2	46
10:42:08	210	0.284	43,7	0,416	0.880	0.595	0.486	210	43,7	59
10:44:13	310	0.266	50,9	0,328	0.928	0.754	0.396	310	50,9	76
10:46:18	440	0.256	54,8	0,249	1	0.850	0.341	440	54,8	91
10:48:23	600	0.259	60,2	0,201	0.963	0.881	0.324	600	60,2	100,4
10:50:28	850	0.264	52,9	0,124	0.833	0.921	0.301	850	52,9	103,2
10:52:33	1250	0.264	46,6	0,075	0.739	0.949	0.285	1250	46,6	91,7

Sonnenblatt :

17.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
11:02:08	0	0.188	0.746	0.738

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Schattenblatt Yield	Sonnenblatt Yield
11:12:22	60	0.211	19,5	0,652	0.943	0.239	0.606	60	0,564	0,652
11:14:27	90	0.214	28,8	0,639	0.935	0.263	0.593	90	0,533	0,639
11:16:32	120	0.216	37,9	0,631	0.928	0.275	0.586	120	0,51	0,631
11:18:37	150	0.226	46	0,613	0.902	0.277	0.585	150	0,469	0,613
11:20:42	210	0.226	59	0,562	0.882	0.402	0.516	210	0,416	0,562
11:22:47	310	0.226	76	0,49	0.849	0.534	0.444	310	0,328	0,49
11:24:52	440	0.216	91	0,414	0.841	0.670	0.369	440	0,249	0,414
11:26:57	600	0.204	100,4	0,335	0.863	0.784	0.306	600	0,201	0,335
11:29:02	850	0.199	103,2	0,243	0.850	0.864	0.263	850	0,124	0,243
11:31:07	1250	0.196	91,7	0,147	0.794	0.923	0.230	1250	0,075	0,147

Schattenblatt :

17.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
12:49:47	0	0.271	0.748	1,078

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Schattenblatt ETR	Sonnenblatt ETR
13:00:01	60	0.326	19,3	0,642	0.914	0.206	0.911	60	19,3	16,3

13:02:06	90	0.326	26,8	0,595	0.897	0.336	0.806	90	26,8	23,9
13:04:11	120	0.314	33.1	0,551	0.900	0.470	0.699	120	33,1	31,3
13:06:16	150	0.301	38,3	0,511	0.913	0.572	0.616	150	38,3	37,9
13:08:21	210	0.286	44,1	0,42	0.932	0.724	0.494	210	44,1	51,6
13:10:26	310	0.274	47,9	0,309	0.980	0.845	0.396	310	47,9	67,2
13:12:31	440	0.271	52,5	0,239	1	0.895	0.356	440	52,5	84,8
13:14:36	600	0.276	54,4	0,181	0.924	0.918	0.338	600	54,4	102,3
13:16:41	850	0.286	46,3	0,109	0.700	0.938	0.321	850	46,3	95
13:18:46	1250	0.294	32,8	0,052	0.419	0.952	0.310	1250	32,8	92,1

Sonnenblatt :

17.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
13:22:45	0	0.156	0.650	0.446

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Yield	Yield
13:32:59	60	0.174	16,3	0,544	0.922	0.224	0.381	60	0,642	0,544
13:35:04	90	0.176	23,9	0,532	0.909	0.241	0.376	90	0,595	0,532
13:37:09	120	0.176	31,3	0,522	0.906	0.267	0.369	120	0,551	0,522
13:39:14	150	0.181	37,9	0,505	0.881	0.276	0.366	150	0,511	0,505
13:41:19	210	0.181	51,6	0,491	0.875	0.310	0.356	210	0,42	0,491
13:43:24	310	0.186	67,2	0,433	0.826	0.405	0.329	310	0,309	0,433
13:45:29	440	0.181	84,8	0,386	0.820	0.521	0.295	440	0,239	0,386
13:47:34	600	0.176	102,3	0,341	0.820	0.616	0.267	600	0,181	0,341
13:49:39	850	0.174	95	0,223	0.741	0.767	0.224	850	0,109	0,223
13:51:44	1250	0.166	92,1	0,147	0.742	0.866	0.195	1250	0,052	0,147

Schattenblatt :

18.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
10:16:52	0	0.274	0.765	1,166

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	ETR	ETR
10:27:06	60	0.361	18,8	0,628	0.875	0.218	0.971	60	18,8	18
10:29:11	90	0.356	26,7	0,593	0.863	0.325	0.876	90	26,7	25,8
10:31:16	120	0.356	33,2	0,553	0.842	0.415	0.796	120	33,2	33,9
10:33:21	150	0.346	39,8	0,531	0.844	0.479	0.739	150	39,8	40,9
10:35:26	210	0.329	48,2	0,459	0.835	0.626	0.608	210	48,2	54,1
10:37:31	310	0.314	53,2	0,343	0.803	0.771	0.478	310	53,2	74,2
10:39:36	440	0.306	58,1	0,264	0.772	0.840	0.416	440	58,1	90,4
10:41:41	600	0.309	60,2	0,201	0.689	0.874	0.386	600	60,2	106,8
10:43:46	850	0.316	52,9	0,125	0.514	0.902	0.361	850	52,9	111,3
10:45:51	1250	0.324	40,6	0,065	0.310	0.919	0.346	1250	40,6	103,6

Sonnenblatt:

18.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
10:51:38	0	0.156	0.704	0.528

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Yield	Yield
11:01:52	60	0.174	18	0,601	0.937	0.249	0.435	60	0,628	0,601
11:03:57	90	0.176	25,8	0,574	0.922	0.306	0.414	90	0,593	0,574
11:06:02	120	0.176	33,9	0,565	0.919	0.330	0.405	120	0,553	0,565
11:08:07	150	0.181	40,9	0,545	0.897	0.347	0.399	150	0,531	0,545
11:10:12	210	0.184	54,1	0,515	0.876	0.401	0.379	210	0,459	0,515
11:12:17	310	0.186	74,2	0,479	0.851	0.458	0.358	310	0,343	0,479
11:14:22	440	0.186	90,4	0,411	0.813	0.569	0.316	440	0,264	0,411
11:16:27	600	0.176	106,8	0,356	0.830	0.683	0.274	600	0,201	0,356
11:18:32	850	0.176	111,3	0,262	0.758	0.778	0.239	850	0,125	0,262
11:20:37	1250	0.176	103,6	0,166	0.636	0.852	0.211	1250	0,065	0,166

Schattenblatt :

18.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
13:37	0	0,25	0,762	1,052

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Schattenblatt ETR	Sonnenblatt ETR
13:47	60	0,31	19	0,634	0,899	0,257	0,846	60	19	16,9
13:49	90	0,303	26,9	0,597	0,895	0,375	0,751	90	26,9	24,2
13:51	120	0,295	33,6	0,56	0,893	0,477	0,67	120	33,6	32,3
13:53	150	0,285	38,8	0,517	0,897	0,576	0,59	150	38,8	38,6
13:55	210	0,27	45,8	0,436	0,912	0,715	0,479	210	45,8	52,5
13:57	310	0,258	52	0,335	0,945	0,829	0,388	310	52	68
13:59	440	0,253	56,6	0,257	0,972	0,888	0,34	440	56,6	83,4
14:02	600	0,26	56,2	0,187	0,857	0,913	0,32	600	56,2	88,2
14:04	850	0,267	47,6	0,112	0,658	0,936	0,301	850	47,6	96,6
14:06	1250	0,27	53	0,085	0,555	0,944	0,295	1250	53	91,6

Sonnenblatt:

18.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
14:12	0	0,165	0,658	0,482

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Schattenblatt Yield	Sonnenblatt Yield
14:22	60	0,173	16,9	0,562	0,967	0,279	0,394	60	0,634	0,562
14:24	90	0,18	24,2	0,538	0,933	0,291	0,39	90	0,597	0,538
14:26	120	0,18	32,3	0,538	0,933	0,291	0,39	120	0,56	0,538
14:28	150	0,185	38,6	0,515	0,907	0,319	0,381	150	0,517	0,515
14:30	210	0,185	52,5	0,5	0,902	0,354	0,37	210	0,436	0,5
14:33	310	0,183	68	0,438	0,891	0,496	0,325	310	0,335	0,438
14:35	440	0,18	83,4	0,379	0,88	0,606	0,29	440	0,257	0,379
14:37	600	0,18	88,2	0,294	0,833	0,716	0,255	600	0,187	0,294
14:39	850	0,17	96,6	0,227	0,909	0,827	0,22	850	0,112	0,227
14:41	1250	0,168	91,6	0,146	0,92	0,901	0,196	1250	0,085	0,146

Schattenblatt :

22.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
10:42:01	0	0,250	0,767	1,073

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Schattenblatt ETR	Sonnenblatt ETR
10:52:15	60	0,303	18,9	0,632	0,908	0,305	0,821	60	18,9	20,7
10:54:20	90	0,292	26,2	0,582	0,906	0,453	0,700	90	26,2	30,1
10:56:25	120	0,280	32,5	0,542	0,917	0,561	0,611	120	32,5	38,6
10:58:30	150	0,270	36,3	0,484	0,927	0,667	0,524	150	36,3	46,9
11:00:35	210	0,263	44,1	0,42	0,938	0,754	0,453	210	44,1	61,8
11:02:40	310	0,253	49,9	0,322	0,979	0,851	0,373	310	49,9	80,7
11:04:45	440	0,250	50,8	0,231	1,000	0,909	0,325	440	50,8	97,5
11:06:50	600	0,253	50,6	0,169	0,953	0,935	0,304	600	50,6	109,6
11:08:55	850	0,263	53,1	0,125	0,750	0,939	0,300	850	53,1	113,3
11:11:00	1250	0,267	48,5	0,078	0,563	0,951	0,290	1250	48,5	112,4

Sonnenblatt :

22.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
11:32:21	0	0,164	0,788	0,772

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Schattenblatt Yield	Sonnenblatt Yield
11:42:35	60	0,183	20,7	0,691	0,956	0,300	0,590	60	0,632	0,691
11:44:40	90	0,190	30,1	0,668	0,936	0,328	0,573	90	0,582	0,668
11:46:45	120	0,198	38,6	0,643	0,913	0,361	0,553	120	0,542	0,643
11:48:50	150	0,200	46,9	0,625	0,902	0,392	0,534	150	0,484	0,625
11:50:55	210	0,203	61,8	0,589	0,882	0,460	0,493	210	0,42	0,589
11:53:00	310	0,203	80,7	0,521	0,850	0,575	0,422	310	0,322	0,521
11:55:05	440	0,203	97,5	0,443	0,806	0,671	0,364	440	0,231	0,443
11:57:10	600	0,198	109,6	0,365	0,771	0,758	0,311	600	0,169	0,365
11:59:15	850	0,193	113,3	0,267	0,709	0,838	0,263	850	0,125	0,267
12:01:20	1250	0,183	112,4	0,18	0,681	0,903	0,223	1250	0,078	0,18

Schattenblatt

22.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
12:35:42	Jan 00	0.244	0.751	0.980

Schattenblatt Sonnenblatt

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	ETR	ETR
12:45:56	60	0.323	16	0,534	0.824	0.390	0.693	60	16	19,6
12:48:01	90	0.295	22,7	0,504	0.854	0.523	0.595	90	22,7	28,7
12:50:06	120	0.283	27,8	0,463	0.863	0.616	0.526	120	27,8	37,7
12:52:11	150	0.280	31,1	0,415	0.846	0.681	0.479	150	31,1	45,5
12:54:16	210	0.267	36,9	0,352	0.859	0.771	0.413	210	36,9	58,9
12:56:21	310	0.263	41,6	0,268	0.837	0.844	0.359	310	41,6	76,3
12:58:26	440	0.263	41,6	0,189	0.766	0.891	0.324	440	41,6	92,1
13:00:31	600	0.267	41,1	0,137	0.641	0.910	0.310	600	41,1	99,6
13:02:36	850	0.273	39	0,092	0.489	0.924	0.300	850	39	110
13:04:41	1250	0.280	31,8	0,051	0.292	0.930	0.295	1250	31,8	89,8

Sonnenblatt :

22.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
13:27:35	Jan 00	0.164	0.755	0.668

Schattenblatt Sonnenblatt

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Yield	Yield
13:37:49	60	0.186	19,6	0,653	0.940	0.258	0.538	60	0,534	0,653
13:39:54	90	0.191	28,7	0,638	0.925	0.275	0.529	90	0,504	0,638
13:41:59	120	0.196	37,7	0,629	0.911	0.275	0.529	120	0,463	0,629
13:44:04	150	0.201	45,5	0,606	0.892	0.310	0.511	150	0,415	0,606
13:46:09	210	0.204	58,9	0,561	0.866	0.404	0.464	210	0,352	0,561
13:48:14	310	0.206	76,3	0,492	0.825	0.519	0.406	310	0,268	0,492
13:50:19	440	0.201	92,1	0,419	0.794	0.638	0.346	440	0,189	0,419
13:52:24	600	0.194	99,6	0,332	0.762	0.749	0.290	600	0,137	0,332
13:54:29	850	0.186	110	0,259	0.743	0.826	0.251	850	0,092	0,259
13:56:34	1250	0.186	89,8	0,144	0.581	0.893	0.218	1250	0,051	0,144

Schattenblatt

23.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
10:42:04	0	0.230	0.744	0.898

Schattenblatt Sonnenblatt

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	ETR	ETR
10:52:18	60	0.269	18,5	0,617	0.918	0.292	0.703	60	18,5	21,3
10:54:23	90	0.261	26,6	0,59	0.923	0.389	0.638	90	26,6	30,9
10:56:28	120	0.251	32,3	0,538	0.932	0.530	0.544	120	32,3	40,2
10:58:33	150	0.244	37,3	0,497	0.946	0.618	0.485	150	37,3	49
11:00:38	210	0.231	44,5	0,424	0.993	0.743	0.401	210	44,5	62,8
11:02:43	310	0.221	48,7	0,314	1.000	0.861	0.323	310	48,7	83,1
11:04:48	440	0.216	56,7	0,258	1.000	0.908	0.291	440	56,7	98,7
11:06:53	600	0.221	45,9	0,153	1.000	0.953	0.261	600	45,9	114,7
11:08:58	850	0.221	50,7	0,119	1.000	0.968	0.251	850	50,7	110,3
11:11:03	1250	0.229	35,4	0,057	1.000	0.981	0.242	1250	35,4	116,5

Sonnenblatt :

23.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
11:23:14	0	0.154	0.810	0.811

Schattenblatt Sonnenblatt

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Yield	Yield
11:33:28	60	0.171	21,3	0,71	0.960	0.336	0.590	60	0,617	0,71
11:35:33	90	0.179	30,9	0,687	0.940	0.365	0.571	90	0,59	0,687
11:37:38	120	0.181	40,2	0,67	0.930	0.397	0.550	120	0,538	0,67
11:39:43	150	0.181	49	0,654	0.926	0.437	0.524	150	0,497	0,654
11:41:48	210	0.191	62,8	0,598	0.884	0.509	0.476	210	0,424	0,598
11:43:53	310	0.186	83,1	0,536	0.869	0.624	0.401	310	0,314	0,536
11:45:58	440	0.181	98,7	0,449	0.843	0.734	0.329	440	0,258	0,449
11:48:03	600	0.174	114,7	0,382	0.843	0.806	0.281	600	0,153	0,382
11:50:08	850	0.171	110,3	0,259	0.774	0.882	0.231	850	0,119	0,259
11:52:13	1250	0.164	116,5	0,186	0.789	0.928	0.201	1250	0,057	0,186

Schattenblatt :

23.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
12:49:29	0	0.216	0.809	1.131

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	ETR	ETR
12:59:43	60	0.294	19,6	0,655	0.878	0.306	0.851	60	19,6	19,6
13:01:48	90	0.291	27,6	0,614	0.861	0.411	0.755	90	27,6	28,5
13:03:53	120	0.281	34,5	0,575	0.854	0.513	0.661	120	34,5	37,6
13:05:58	150	0.276	41	0,546	0.847	0.571	0.609	150	41	44,4
13:08:03	210	0.271	51,3	0,488	0.824	0.657	0.530	210	51,3	57,9
13:10:08	310	0.254	63,3	0,408	0.823	0.768	0.429	310	63,3	74,7
13:12:13	440	0.251	70,6	0,321	0.772	0.832	0.370	440	70,6	90,6
13:14:18	600	0.251	73,3	0,244	0.699	0.873	0.333	600	73,3	103,3
13:16:23	850	0.251	80,5	0,19	0.626	0.897	0.310	850	80,5	102,5
13:18:28	1250	0.261	78,5	0,126	0.454	0.910	0.299	1250	78,5	98

Sonnenblatt :

23.Jan 02	PAR	Fo	Fv/Fm	Fm
13:23:43	0	0.149	0.757	0.611

Time	PAR	Ft	ETR	Yield	qP	qN	Fm'	PAR	Yield	Yield
13:33:57	60	0.164	19,6	0,653	0.954	0.300	0.473	60	0,655	0,653
13:36:02	90	0.171	28,5	0,633	0.929	0.313	0.466	90	0,614	0,633
13:38:07	120	0.176	37,6	0,626	0.915	0.302	0.471	120	0,575	0,626
13:40:12	150	0.181	44,4	0,592	0.890	0.362	0.444	150	0,546	0,592
13:42:17	210	0.181	57,9	0,551	0.872	0.448	0.404	210	0,488	0,551
13:44:22	310	0.179	74,7	0,482	0.847	0.575	0.345	310	0,408	0,482
13:46:27	440	0.171	90,6	0,412	0.842	0.692	0.291	440	0,321	0,412
13:48:32	600	0.171	103,3	0,344	0.800	0.757	0.261	600	0,244	0,344
13:50:37	850	0.161	102,5	0,241	0.804	0.862	0.213	850	0,19	0,241
13:52:42	1250	0.161	98	0,157	0.706	0.908	0.191	1250	0,126	0,157

Morgens
29.01.02

	Schattenblatt	Sonnenblatt	Schattenblatt	Sonnenblatt
PAR	ETR	ETR	Yield	Yield
60	19,3	20,7	0,644	0,69
90	28	30,6	0,623	0,68
120	36,7	39,9	0,612	0,665
150	45,6	48,1	0,608	0,642
210	58	61,4	0,552	0,585
310	74,9	79	0,483	0,51
440	85,7	98,6	0,389	0,448
600	93,8	105,1	0,313	0,35
850	99,1	96,7	0,233	0,227
1250	88	84	0,141	0,134

Nachmittags
29.01.02

	Schattenblatt	Sonnenblatt	Schattenblatt	Sonnenblatt
PAR	ETR	ETR	Yield	Yield
60	18,1	21,3	0,603	0,711
90	23,1	31	0,514	0,689
120	27,4	40,4	0,457	0,673
150	30,7	48,2	0,409	0,642
210	33,8	63,1	0,322	0,601
310	38,2	83	0,246	0,535
440	40,8	100,7	0,185	0,458
600	33,6	107,1	0,112	0,357
850	32,1	110,2	0,076	0,259
1250	36,1	100,3	0,058	0,16

Zeit	ETR (210PAR)		ETR (600PAR)		Yield (210PAR)		Yield (600PAR)	
	ETR Schatten	ETR Sonnen	ETR Schatten	ETR Sonnen	Yield Schatten	Yield Sonnen	Yield Schatten	Yield Sonnen
0	47,8	60,4	60	118,8	0,456	0,576	0,2	0,396
119	41,4	55,5	51,1	98,4	0,394	0,529	0,17	0,338
122	55,6	46	75	92,5	0,53	0,438	0,25	0,308
143,5	43,7	59	60,2	100,4	0,416	0,562	0,201	0,335
146	44,1	51,6	54,4	102,3	0,42	0,491	0,181	0,341
167,5	48,2	54,1	60,2	106,8	0,459	0,515	0,201	0,356
170	45,8	52,5	56,2	88,2	0,436	0,5	0,187	0,294
264	44,1	61,8	50,6	109,6	0,42	0,589	0,169	0,365
266	36,9	58,9	41,1	99,6	0,352	0,561	0,137	0,332
288	44,5	62,8	45,9	114,7	0,424	0,598	0,153	0,382
290	51,3	57,9	73,3	103,3	0,488	0,551	0,244	0,344
432	58	61,4	93,8	105,1	0,552	0,585	0,313	0,35
435	33,8	63,1	33,6	107,1	0,322	0,601	0,112	0,357

Sonne		Schatten		Vortag Sonne		Vortag Schatten	
LUX	Fv/Fm	LUX	Fv/Fm	LUX	Fv/Fm	LUX	Fv/Fm
4000	0,71	3820	0,75	4000	0,605	3820	0,805
9000	0,605	600	0,805	9000	0,75	600	0,69
9000	0,75	650	0,69	9000	0,65	650	0,75
19000	0,65	1900	0,75	19000	0,7	1900	0,78
18000	0,7	4600	0,78	18000	0,665	4600	0,78
9700	0,665	1000	0,78	9700	0,79	1000	0,78
12000	0,79	730	0,78	12000	0,75	730	0,75
12000	0,75	800	0,75	12000	0,81	800	0,74
17600	0,81	740	0,74	17600	0,76	740	0,81
19000	0,76	880	0,81	19000	0,791	880	0,819
1800	0,791	160	0,819	1800	0,793	160	0,798
9800	0,793	700	0,798				