

Aus der Abteilung Forstliche Pflanzenphysiologie des Instituts für Forstwissenschaften Tharandt  
der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

## Vergleichende Assimilationsuntersuchungen an Klonen verschiedener Lärchenherkünfte (*Larix decidua* und *Larix leptolepis*) unter Freiland- und Klimaraumbedingungen\*

Von H. POLSTER und G. WEISE<sup>1</sup>

Mit 9 Abbildungen

### 1. Einleitung

Im Rahmen heutiger genetischer Forschungen an Waldbäumen steht die Ermittlung physiologischer Kenngrößen neben den bisherigen vergleichenden morphologischen Beobachtungen und ertragskundlichen Erhebungen im Vordergrund des Interesses. So stammen z. B. vergleichende Assimilationsuntersuchungen von BOURDEAU und LAVERICK (1958; White Pine, Red Pine, Hemlock, Ailanthus), FRIEDRICH und SCHMIDT (1959; Apfel, Birne, Kirsche, Pflaume), MIDLA (1961; Arten und Sorten der Weinrebe) und LARCHER (1961; *Olea europaea* ssp. *sativa*, *Quercus ilex* und *pubescens*), Respirationsuntersuchungen von PISEK und KNAPP (1959; verschiedene Blütenpflanzen, insbes. Bäume) und Transpirationsuntersuchungen von ENZMANN (1951/52; Gerstensorten) sowie RÖHLIG (1956; Weizensorten).

Seitdem die Gaswechselanalyse der Pflanze durch die Anwendbarkeit von Infrarotanalysatoren 'URAS' für Kohlendioxyd und Wasserdampf Untersuchungen im Klimaraum ebenso wie unter beliebigen Freilandbedingungen gestattet (vgl. POLSTER, WEISE und NEUWIRTH, 1960, 1961; POLSTER, 1961), erschließt sich für vergleichend physiologische und vergleichend ökologische Herkunftsuntersuchungen ein weites, vorher unbekanntes Feld. Diese sind um so aussichtsreicher, als die Stoffproduktion der Pflanze (zusammenfassende Darstellung bei POLSTER, 1950) auf den mit gekoppelten URAS-Geräten unmittelbar, d. h. vollautomatisch und selbstregistrierend meßbaren Grundvorgängen Assimilation, Atmung und Transpiration beruht. Wie RÜSCH (1959) an Pappelklonen eindrucksvoll belegen konnte, erlauben die Beziehungen zwischen Wasserverbrauch (Transpiration) und Assimilation als wichtige physiologische Kenngröße der Assimilationsökologie dem praktischen Züchter Voraussagen für die künftig zu erwartende Stoffproduktion seiner Individuen. Neben die bisherigen Selektionsmethoden treten damit physiologisch begründete.

Von dieser Problemstellung ausgehend, wurden vergleichende CO<sub>2</sub>-Gaswechseluntersuchungen an Lärchenpflöpfen im Freiland und ihren abgeschnittenen Zweigen unter Klimaraumbedingungen durchgeführt. Es fragte sich dabei, ob Klimaraumbedingungen zu einer gleichartigen Rangordnung der Stoffproduktion (Nettoassimilation) wie Freilandmessungen bei 8 bis 10 mal höherer maximaler Beleuchtungsstärke führen und ob anstelle arbeitsaufwendigerer Freilanduntersuchungen Gaswechselbestimmungen

an abgeschnittenen Zweigen im Klimaraum zu repräsentativen Werten führen. Hier ergaben sich Anknüpfungspunkte an die Untersuchungen von RÜSCH (1959), dessen Assimilationskurven im Variationsbereich der Beleuchtungsstärke von 3000 bis 30000 Lux eine gleichartige Rangordnung der untersuchten Pappelklone erwiesen.

### 2. Material und Methode

Die Versuchspflanzen gehen auf einen Lärchenherkunftsversuch RUBNERS (RUBNER 1938, 1941) im Tharandter Wald zurück, der 1932 mit 2jährigen Saatlärchen verschiedener Herkünfte angelegt wurde. Die innerhalb der Herkünfte (Populationen) von der Abteilung Forstpflanzenzüchtung des Institutes vorgenommene Selektion, insbesondere auf Geradschäftigkeit und Feinstigkeit, führte zur Auswahl von Klonmutterbäumen, die sämtlich über dem Durchschnitt ihrer Herkünfte lagen. Von diesen Klonmutterbäumen (Nr. 10, 18, 20, 28 und 33 der unten angeführten Herkünfte) wurden Verklonungen vorgenommen und mit Unterlagen von *Larix decidua* Pflöpflinge gewonnen, die auf der Versuchsfläche vor dem Abteilungsgebäude im Meterverband zur Anpflanzung kamen und heute 7jährig sind. Da unsere Versuchsobjekte aus Verklonungen von Plusvarianten verschiedenartiger Herkünfte hervorgegangen sind, können sie für deren Durchschnittscharakter nicht als repräsentativ gelten. Für die Problemstellung ist das jedoch von untergeordneter Bedeutung, weil es bei dem benutzten Material vor allem darauf ankam, genetisch unterschiedlich veranlagte Individuen (Klone) unter Freiland- und Klimaraumbedingungen vergleichend zu untersuchen.

Die Versuchsbäume waren Pflöpflinge folgender Herkünfte:

#### *Larix decidua*:

Herkunft Lockenhaus am Geschriebenstein, äußerste Ausläufer der Ostalpen, südlich Wiener Neustadt, 550 m. Nach RUBNER (1941) eine wahrscheinlich vom Ostrande der Alpen stammende Herkunft, die in Lockenhaus selbst nicht als autochthon angesehen werden kann. Zucht-Nr. 18, 20.

Herkunft Polen. 'Polenlärche' aus Mala Wies bei Grojec, 50 km südlich Warschau, 190 m, diluvialer Lehm Boden. Die 'Polenlärche' bildet hier Mischbestände mit Eiche und Kiefer. Zucht-Nr. 28.

Herkunft Schottland. Abovayshire in Schottland. Wahrscheinlich eine Alpenlärche (RUBNER, 1961), die im 16. Jahrhundert nach

\* Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Hans STUBBE zum 60. Geburtstag.

<sup>1</sup> Institut für Botanik der Technischen Universität Dresden.

Schottland gebracht wurde, dort gut gedieh und sich durch die räumliche Isolierung möglicherweise zu einer geographischen Rasse entwickelte. Zucht-Nr. 33.

#### *Larix leptolepis*:

Herkunft Mount Jatsugatake (Japan). Die Herkunft stammt aus dem Gebiet zwischen dem 35. und 38. Breitengrad, dem 138. und 140. Längengrad und einer Höhenlage von 1800–2000 m. Zucht-Nr. 10.

Eine Übersicht über die verwendeten Symbole gibt Abb. 1.

	Klone	Herkunft	Art
— ● —	18	Lockenhaus Alpen	<i>Larix decidua</i>
— ○ —	20		
— ▽ —	28		
— △ —	33	Polen	<i>Larix leptolepis</i>
— □ —	10	Schottland	

Abb. 1. Übersicht über das Lärchenversuchsmaterial und die verwendeten Symbole.

Die Assimilationsmessungen erfolgten im „Differenzverfahren“ mit einem Infrarotanalysator „URAS“ für CO<sub>2</sub> der Fa. Hartmann & Braun, Frankfurt/Main, dessen Meßprinzip durch die Veröffentlichungen von HUBER (1950), EGLE und SCHENK (1951), STRUGGER und BAUMEISTER (1951) u. a. eingehend dargestellt worden ist.

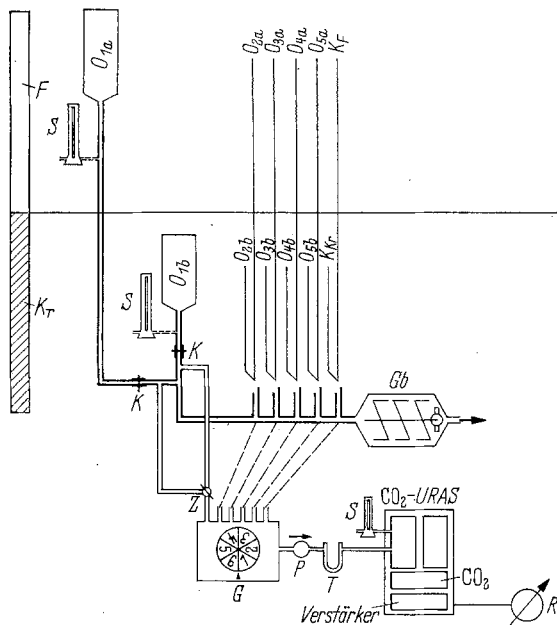


Abb. 2. Meßanordnung (Erläuterungen im Text).

Die Anordnung des Saugsystems (Abb. 2) besteht aus einem von NEUWIRTH<sup>1</sup> eingeführten Gebläse (Gb), das kontinuierlich aus allen Schlauchleitungen Meßgas ansaugt, einem Gasumschalter (G) und einem CO<sub>2</sub>-URAS mit Sechsfarbensreiber (R). Wegen der hohen Durchflußmenge in den Schlauchleitungen

<sup>1</sup> unveröffentlicht; vgl. POLSTER, WEISE und NEUWIRTH (1961).

müssen die für das URAS-Gerät benötigten Luftproben, die vom Gasumschalter (G) im Minutenzyklus freigegeben werden, mit Hilfe einer Membranpumpe (P; Leistung 30 l/h) gesondert angesaugt und über einen Trockenturm (T) getrocknet werden — den weitaus größten Teil des Meßgases entfernt das Gebläse. Bei der Errechnung der CO<sub>2</sub>-Ausbeuten wurden jedoch die Durchflußmengen in den Küvetten zugrundegelegt. Da das Gebläse bei entsprechenden Schlauchquerschnitten hohe Saugleistungen erzielt, lassen sich die erforderlichen Durchflußmengen durch Schraubquetschhähne (K) einstellen. Für unsere Freilanduntersuchungen benutzten wir 300 l/h, für die Klimaraumbestimmungen 60 l/h. Die jeweilige Kontrolle erfolgte mit Strömungsmessern (S). Durch Einschalten von Zweiweghähnen (Z) vor dem Gasumschalter ließ sich die doppelte Anzahl von Meßstellen erreichen. Damit war es möglich, durch manuelle Umschaltung der Hähne in 1/2- bis 1stündigem Wechsel Objekte im Freiland (o1a bis o5a) und deren abgeschnittene Zweige im Klimaraum (o1b bis o5b) nebeneinander zu untersuchen, ohne die Kontinuität der vollautomatischen und selbstregistrierenden Messungen zu beeinträchtigen. Mit der Leitung 6 wurden die als Bezugswerte erforderlichen Proben der Kontrollluft im Freiland (K<sub>F</sub>) und im Klimaraum (K<sub>K</sub>) angesaugt.

Für vergleichende Messungen im Freiland und im Klimaraum mußten wegen der aus den differenten Beleuchtungsstärken resultierenden unterschiedlichen Ausschläge des Registriergerätes verschiedene stündliche Durchflußmengen benutzt werden. Assimilatorische Vergleiche wurden deshalb immer nur innerhalb der Freiland- und Klimaraumuntersuchungen angestellt, da mit dem Wechsel des Durchflusses eine Veränderliche in die Versuche eingeführt wird, „welche nicht ohne Einfluß auf die gemessenen Gaswechselintensitäten bleibt“ (HUBER und RÜSCH, 1961, S. 57; vgl. auch HAMMORF, 1959).

Im Freiland wurden voll dem Tageslicht ausgesetzte Triebe gleicher Insertionshöhe in Südexposition so in zylindrische, parallel an den Versuchsbäumen befestigte „Klarzell“-Küvetten von 430 cm<sup>3</sup> Inhalt (vgl. POLSTER und NEUWIRTH, 1958; POLSTER, WEISE und NEUWIRTH, 1960) desselben Rauminhaltes eingeführt, daß gleiche Triebblängen zur Assimilationsmessung gelangten. Für vergleichende Strahlungsmessungen benutzten wir einen Robitzsch-Aktinograph. Im Klimaraum kamen wegen der geringeren Beleuchtungsstärke von 7000 Lux ganze Triebquirle in Küvetten von 4000 cm<sup>3</sup> Inhalt, wobei sich die einzelnen Sprosse gegenseitig nicht beschatten durften. Die für die Klimaraummessungen vorgesehenen Triebe wurden am Baum je nach dem Versuchszweck unter Wasser abgeschnitten und in Wasser belassen oder an der Luft abgeschnitten. Die Messungen fanden im Klimaraum bei konstanter Temperatur (20–22 °C) und relativer Luftfeuchte (um 60%) in einem mit 12 Leuchtstoffröhren vom Typ HNI und HNW ausgestatteten Lichtschrank statt. Da die Neonröhren nur an der hinteren Seitenwand und an der Decke angebracht waren und die Küvetten sich in gleicher Höhe und in gleichem Abstand von der Hinterwand des Lichtschrankes befanden, waren alle Versuchszweige gleich belichtet.

### 3. Ergebnisse

#### a) Vergleichende Freilanduntersuchungen

Zu zwei verschiedenen Zeitpunkten des Sommers 1961 erfolgten vergleichende Messungen des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels an Nadeln vorjähriger Kurztriebe. Wie Abb. 3 zeigt, zeichnet sich eine deutliche Gruppierung

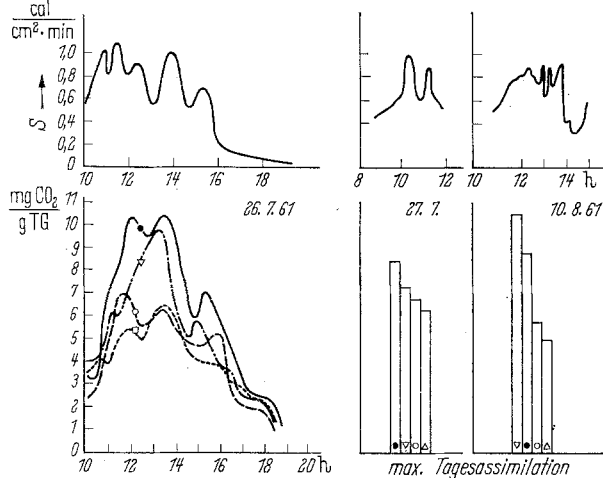


Abb. 3. Freiland-Klonvergleich der Assimilation an Kurztrieben im Sommer 1961 (Tagesgänge und maximale Assimilation im Vergleich zur Strahlung).

der Lärchentypen ab. Bei maximalen Strahlungswerten von über  $1 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{min}$  ergeben sich assimilatorische Höchstwerte bei einem Lockenhaus-Ostalpenklon (Zucht-Nr. 18), während der andere (Zucht-Nr. 20) deutlich der Polenlärche (28) unterlegen ist. Diese Rangordnung läßt erkennen, mit welchen physiologischen Leistungsunterschieden innerhalb der Populationen einer Herkunft bei *Larix decidua* zu rechnen ist. Darauf hinweisende morphologische Beobachtungen finden hierin assimilationsphysiologisch ihre Bestätigung. Die geringsten Leistungen zeigt am 26.7.61 die Japanlärche (Zucht-Nr. 10). Da sie als die raschwüchsigste Lärche gilt, die auf ihr zusagenden Standorten unseren *decidua*-Typen i. allg. überlegen ist, mag das erstaunlich erscheinen. Eine Beurteilung der Stoffproduktion ist aber erst aus Vergleichsmessungen zu verschiedenen Zeitpunkten der Vegetationszeit möglich und beruht nicht nur auf der spezifischen Assimilationsintensität der produzierenden grünen Pflanzenteile allein, sondern ebenso auf den gebildeten Laubmassen (POLSTER, 1950; HUBER und POLSTER, 1955).

Wie die weitgehende Parallelität der Assimilationskurven und des Lichtgenusses am 26.7.1961 beweist, standen die mit südexponierten Zweigen untersuchten Lärchen nicht unter Dürrebelastung: ihre Stoffproduktion folgt deutlich den Schwankungen der Beleuchtungsstärke. Unter den ganz entsprechenden Bedingungen des 27.7. (Abb. 2, Mitte) bleibt die geschilderte Rangordnung gewahrt; an die Stelle der Japanlärche, die diesmal ausgelassen wurde, tritt die Schottenlärche (Zucht-Nr. 33). Die Säulen geben ebenso wie bei der dritten vergleichenden Untersuchung (10.8.61, Abb. 2, rechts) die maximale Tagesleistung wieder.

Im August erreichte erwartungsgemäß die Strahlung das Julimaximum nicht mehr ganz. Während der ostalpine Klon Nr. 18 seine assimilatorische

Tageshöchstleistung auch bei etwas niedrigerem Strahlungsgenuß beibehält ( $8,5 \text{ mg CO}_2/\text{g TG}$ ), erlangt jetzt der unter hiesigen Standortverhältnissen sehr wuchsfreudige Polenlärchenklon mit knapp  $11 \text{ mg CO}_2/\text{g TG}$  die Spitzenstellung. Beiden steht eine von dem 2. Ostalpenklon und dem Schottenlärchenklon gebildete leistungsschwächere Gruppe gegenüber. Die physiologisch wieder klar hervortretenden Unterschiede innerhalb der Herkunft Lockenhaus (Ostalpen) finden eine beachtenswerte Parallele in den Messungsergebnissen der Abteilung Forstpflanzenzüchtung unseres Institutes im Tharandter Wald an den Klonmutterbäumen, die sich in ihrer Wachstumsleistung wesentlich unterscheiden. Der auch assimilatorisch leistungsfähigere Typ entstammt dem Klonmutterbaum 18, der 30-jährig (Herbst 1961) mit einer Höhe von  $14,5 \text{ m}$  und einem Brusthöhendurchmesser des Stammes von  $18,3 \text{ cm}$  deutlich den Kronenmutterbaum 20 mit  $12 \text{ m}$  Höhe und nur  $10,5 \text{ cm}$  Stammdurchmesser übertrifft.

Im Oktober desselben Jahres durchgeführte Vergleichsuntersuchungen fanden an noch unvergilbten Nadeln diesjähriger Langtriebe statt (Abb. 4). Der 13. und 14. 10. 1961 waren herbstliche Strahlungstage mit kurzfristig auftretender schwacher Bewölkung; die Maxima blieben wenig unter  $0,6 \text{ cal/cm}^2 \cdot \text{min}$ . Auch hier traten bezeichnenderweise die gleichen starken Assimilationsunterschiede zwischen den Zucht-Nr. 18 und 20 der ostalpinen Herkunft Lockenhaus auf. Wie die vorjährigen Kurztriebe erreichten die diesjährigen Langtriebe der Zucht-Nr. 18 assimilatorische Spitzenleistungen, während die Nr. 20 hinter den anderen Herkünften zurückbleibt. Dagegen verhält sich die Japanlärche grundsätzlich anders, denn ihre Langtriebe assimilieren im Gegensatz zu den Kurztriebnadeln des vorjährigen Zuwachses sehr

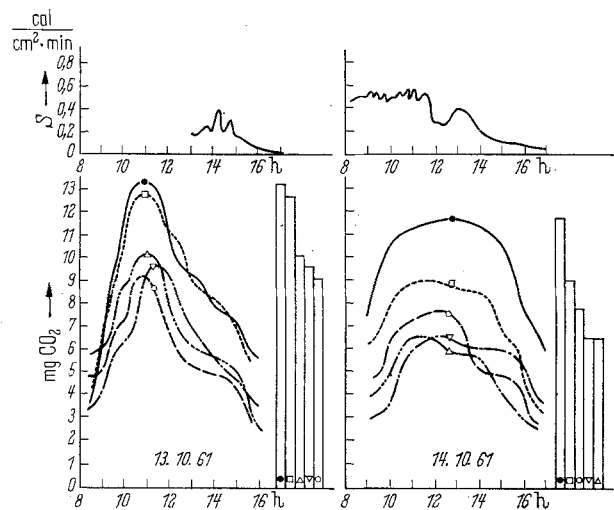


Abb. 4. Freiland-Klonvergleich der Assimilation an Langtrieben im Spätherbst 1961 (Tagesgänge und maximale Assimilation im Vergleich zur Strahlung).

stark (vgl. die Kurven- und Säulendarstellung). Für die besondere Wüchsigkeit der *Leptolepis* erscheint diese Feststellung um so mehr von Bedeutung, als sich deren Langtriebe am raschesten entwickeln und Ende Oktober in Graupa noch die geringste herbstliche Vergilbung zeigten. Bei nur geringen assimilatorischen Unterschieden bilden Schotten- und Polenlärche neben dem Ostalpenklon Nr. 20 die leistungsschwächere Gruppe. Am zweiten Untersuchungstag

(14. 10. 1961, Abb. 3, rechts) ergab sich die gleiche Gruppierung der Klone: Spitzengruppe Ostalpenklon Nr. 18, Japanlärche — leistungsschwächere Gruppe Ostalpenklon Nr. 20, Polen- und Schottenlärche bei nur mäßig großen assimilatorischen Differenzen.

#### b) Klimaraumuntersuchungen an abgeschnittenen Zweigen

Mit dem Einfluß des Abschneidens auf die Photosynthese haben sich neuerdings KOCH und KELLER (1961) kritisch befaßt. Das erschien um so nötiger,

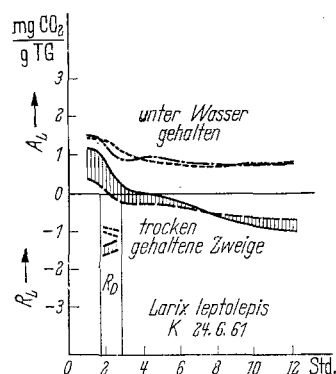


Abb. 5. Vergleich der Assimilation von Lärchenzweigen mit und ohne Wasserzufuhr nach dem Schnitt (Klimaraumuntersuchung).

„bei allen Gaswechsellmessungen an abgeschnittenen Pflanzenteilen die Auswirkungen dieses Eingriffes auf den photosynthetischen Gasumsatz kontrolliert werden“ sollten.

Zur Prüfung des Abschnideeffektes wurden Lärchenzweige unter Wasser abgeschnitten und in einem Wassergefäß stehend, im Klimaraum bei etwa 7000 Lux ( $= 0,07 \text{ cal/dm}^2 \cdot \text{min}$ ) auf ihren  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel untersucht. Die so gewonnenen Ergebnisse wurden mit den Befunden abgeschnittener und trocken gestellter Zweige unter sonst gleichen Bedingungen verglichen.

Wie Abb. 5 zeigt, bleibt die assimilatorische Leistung bei „unter Wasser gehalten“ annähernd gleich, nachdem sich in der 2.—3. Stunde des Klimaraumaufenthaltes ( $20\text{—}22^\circ\text{C}$ , rel. Luftfeuchte um 60%) eine Gleichgewichtslage des  $\text{CO}_2$ -Wechsels entsprechend den Raumbedingungen eingestellt hatte. Noch nach 12stündigem Klimaraumaufenthalt liegen die  $\text{CO}_2$ -Bilanzen im positiven Bereich ( $1 \text{ mg CO}_2/\text{g TG}$ ). Ganz anders verhalten sich dagegen die nach dem Abschnneiden trocken gehaltenen Zweige, deren Anfangsreaktionen (schraffierter Kurvenbereich) auf unterschiedliche Turgeszenz der Zweige zurückzuführen sind. Aus einer Gleichgewichtslage der assimilatorischen Reaktionen, die sich sehr bald nach Versuchsbeginn einstellt, fällt die assimilatorische Leistung scharf ab (3.—4. Stunde) und geht danach in negative Bilanzen über. Dabei bestätigt sich die Feststellung von POLSTER und FUCHS (1960), daß subletale Wasserdefizite in der Pflanze an dem Sistieren der Nettoassimilation erkennbar sind. Während aber die genannten Autoren ihre Versuchsobjekte nach Erreichen dieser physiologischen Grenzbelastung wieder mit Wasser aufsättigten, blieben im vorliegenden Fall die Zweige weiter unter dem Einfluß der Austrocknung. Die Unterschreitung des

Kompensationspunktes kennzeichnet damit, daß der subletale Grenzbereich in Richtung letaler Trockenschädigung überschritten wurde.

In Abb. 6 sind unter Wasser abgeschnittene und bis zur 8. Stunde in Wassergefäßen gehaltene Zweige der *Larix decidua*-Ostalpenherkunft (Zucht-Nr. 18 u. 20) mit solchen der Japanlärche (*Larix leptolepis*) verglichen. Durch ihren verhältnismäßig steilen assimilatorischen Abfall in den ersten beiden Stunden erweist sich die leistungsfähigere Zucht-Nr. 18 der Alpenlärche der leistungsschwächeren Nr. 20 unterlegen. In Übereinstimmung mit entsprechenden Befunden von KOCH und KELLER (1961) muß gerade nach Abschnneiden der Blätter unter Wasser bei folgender Wasserzufuhr bereits innerhalb der ersten halben Stunde nach dem Schnitt mit einer Depression der Assimilation bei erheblichen individuellen Schwankungen gerechnet werden. Die Stabilisierung der Nettoassimilation bei Zucht-Nr. 18 nach anfänglichem Steilabsturz belegt, daß sich den veränderten Bedingungen entsprechend wieder eine gaswechselphysiologische Gleichgewichtslage herausgebildet hat, die hier allerdings — in Übereinstimmung mit STÄLFELT (1960) — nicht mehr als repräsentativ für die Gaswechselreaktionen unmittelbar nach dem Schnitt gelten kann. Die Stabilisierung der Assimilation nach dem anfänglichen Abfall kann u. E. als physiologische Regulationsreaktion angesehen werden, die offenbar den stoffwechselaktivsten Typen in besonderem Maße zukommt (Klon 18!). Unter Wasser abgeschnittene und bei nachfolgender Wasserzufuhr gehaltene Zweige geben demnach lediglich in dem kurzen Zeitraum zwischen dem Einstel-

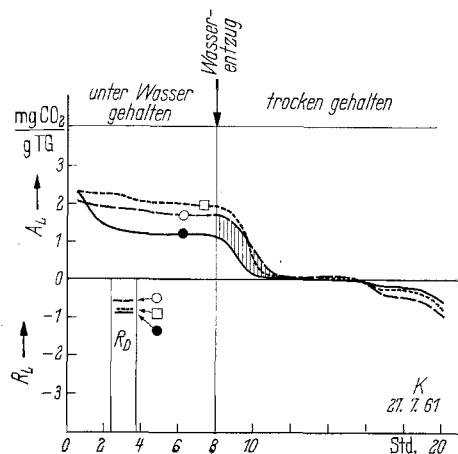


Abb. 6. Assimilationsvergleich abgeschnittener Zweige von *Larix decidua* und *Larix leptolepis* (Klimaraumuntersuchung).

len des gaswechselphysiologischen Gleichgewichtes unter Klimaraumbedingungen und dem darauf folgenden assimilatorischen Abfall dieselbe assimilatorische Rangordnung wie Freilanduntersuchungen in vivo (vgl. Abb. 2 und 3).

Nach 8stündigem Klimaraumaufenthalt wurden die Zweige aus dem Wasser genommen (Abb. 6, rechts; schraffierter Kurvenbereich). Übereinstimmend mit den Befunden der Abb. 5 nach unmittelbarem Wasserzufuhr fällt in allen drei Fällen die Nettoassimilation bis zu ihrer völligen Sistierung ab. Da die daran erkennbare subletale Grenzbelastung (vgl. POLSTER