

Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrücken 1973.

PHOTOSYNTHESE UND WASSERHAUSHALT VON WILD- UND KULTURPFLANZEN IN DER NEGEV-WÜSTE

L. KAPPEN, O.L. LANGE, E.-D. SCHULZE,
M. EVENARI & U. BUSCHBOM

Abstract

The generally sparse vegetation of the central Negev Desert (annual rainfall 80 mm) consists mainly of perennials (stenohydric xerophytes and poikilohydrous cryptogams), and therophytes active in the rain season. The experiments on photosynthesis and water conditions were carried out by means of a mobile field laboratory with 10 Sirigor-plant-chambers. Under natural conditions the investigated plants showed a changing pattern of the diurnal course of photosynthesis and transpiration during the year. In most plants at least in the dry summer season a characteristic midday depression of photosynthesis was observed. This effect was found in several plants to be due to a stomatal reaction on air humidity and on leaf temperature, both reactions being controlled also by the waterpotential in the plant. — The low surplus of the annual biomass production is a consequence of a restricted CO₂-gain during the year and of a high body reduction during the dry season. So the standing biomass per square unit of phanerogames locally does not exceed even that of lower plants (lichens) in the same environment. Our eco-physiological conclusions are also discussed with regard to agriculture in the desert.

Der Grad der funktionellen Anpassung der Pflanzen tritt besonders deutlich an Standorten in Erscheinung, an denen die Existenzbedingungen extrem sind und Grenzsituationen entstehen können. Deshalb kann gerade in der Ökologie der Wüstenpflanzen ein Modell für eindeutige morphologische und physiologische Adaptationen an grosse Trockenheit und hohe Temperaturen gewonnen werden. Die breite Bedeutung von Untersuchungen des Wasser- und Photosynthesehaushaltes von Pflanzen am Wüstenstandort wird durch die Tatsache unterstrichen, dass etwa ein Drittel der Landoberfläche der Erde aus ariden Gebieten besteht. Die Kenntnis des ökophysiologischen Verhaltens von Wild- und Kulturpflanzen unter ariden Bedingungen kann ganz wesentlich zur Klärung der Probleme einer sinnvollen landwirtschaftlichen Nutzung von Trockengebieten beitragen.

Der Negev, unser Arbeitsgebiet, liegt im Südteil des Staates Israel. Es handelt sich um eine stark zertaltes, lössbedeckte Hochfläche von etwa 600–800 m über NN. Die Versuchstation Avdat liegt vegetationsgeographisch gesehen in einem Übergangsbereich zwischen dem irano-turanischen Steppengebiet und dem saharo-arabischen Wüstengebiet. — Bei grossen Schwankungen beträgt die jährliche Niederschlagssumme im Mittel 80 mm (meist als Winterregen). Die kurzen, heftigen Güsse führen zu reissenden Schichtfluten, die in den Tälern rasch abfliessen. — Regenfluten wurden bereits in vorchristlicher Zeit in mit Wällen umgebenen Farmen, die in den Tälern angelegt waren, eingefangen. Mit einem Depot des in den Boden eingesickerten Wassers von 3–4 Fluten konnte in den breiten Wadis ein Jahr lang ohne jegliche zusätzliche Bewässerung Feldbau getrieben werden (EVENARI *et al.*, 1971).

Unmittelbar neben einer solchen rekonstruierten "Run-off-farm", auf der u.a. Futtergräser, Sonnenblumen, Luzerne, Pistazien, Mandeln, Aprikosen, Pfirsiche und Wein kultiviert werden, war unser Feldlaboratorium installiert. Es bestand im

wesentlichen aus einem Messwagen und 10 Sirigor-Kleinklimakammern zur CO₂-Gaswechsel- und Transpirationsanalyse von Pflanzen am natürlichen Standort.

In diesen Klimakammern konnten das natürliche Standortsklima exakt simuliert oder einzelne Parameter wie Temperatur und Luftfeuchtigkeit gezielt verändert oder konstant gehalten werden (vergl. KOCH *et al.*, 1971). Die Messdaten (1200 pro Stunde) wurden analog registriert und zugleich über einen Analog-Digital-Konverter auf einen Fernschreiber und auf Lochstreifen übertragen, so dass eine Computerauswertung erfolgen konnte (SCHULZE *et al.*, 1972b). Ferner wurden Messungen des Wasserpotentials im Xylem (BOYER, 1967), des osmotischen Potentials, kontinuierliche Wassergehaltsbestimmungen (BUSCHBOM, 1970), Bodenfeuchtebestimmungen und Biomassenerhebungen durchgeführt. Die Messungen wurden an Kulturpflanzen der Farm sowie an den Wildpflanzen der näheren Umgebung im Wadi und auf den Berghängen durchgeführt.

Das natürliche Vegetationsbild wird im wesentlichen von 3 Komponenten geprägt. Während und kurz nach der Regenperiode entfaltet sich eine Vielzahl von Therophyten und Geophyten in den Lösswadis. Diese Lebensformen zeigen keinerlei aktive Anpassungen an Trockenheit und Hitzebeanspruchung. Die Pflanzen beenden ihren aktiven Lebenszyklus, sobald die Trockenheit beginnt. – Die ausdauernde Vegetationsdecke wird von zwei Lebensformengruppen beherrscht. Die eine, die wechselfeuchten Kryptogamen (Algen, Moose und vor allem die Flechten), ist weniger auffällig, doch stellenweise reichlich entwickelt. Für die Vegetation des zentralen Negev ist vor allem die zweite Gruppe mit den stenohydran Xerophyten charakteristisch. Es handelt sich um Kleinsträucher mit verholzten Achsen und einem weitreichenden Wurzelsystem. Auf den Hängen dominiert *Zygophyllum dumosum* mit sukkulenten Blättern. Auf den Lössböden der Wadis ist *Hammada scoparia* mit fleischigen Assimilationsprossen und winzigen Schuppenblättern die Leitpflanze. Auf Nordhängen ist *Artemisia herba-alba* mit einem Saisondimorphismus der Blätter vorherrschend.

In Abb. 1 ist der Verlauf der Klimakomponenten und der Reaktion einer Wüstenpflanze, *Artemisia herba-alba*, an einem typischen Wüstentag dargestellt. Die Wasserdampfdruckdifferenz (WD) zwischen transpirierendem Blatt und der Umgebungsluft ist ein Mass für die Verdunstungsbedingungen. Sie steigt mit zunehmendem Sättigungsdefizit der Luft an. Aus dem Quotienten von WD und Transpiration kann man den Diffusionswiderstand R der Blätter errechnen und erhält so ein Mass für den Öffnungsgrad der Stomata der Blätter (LANGE *et al.*, 1969). Bei völlig geschlossenen Spalten ist der Diffusionswiderstand unendlich gross. Der Verlauf der Photosynthesekurve weist in diesem Falle eine mittägliche Depression auf und ist somit zweigipflig.

Mit fortschreitender Jahreszeit verändert sich allmählich das Photosyntheseverhalten bei ein und derselben Pflanze (Abb. 2). Im Herbst ist schliesslich die Photosynthese bei allen untersuchten Pflanzen am niedrigsten. Während *Hammada* noch eine über den ganzen Tag positive Bilanz zeigt, haben *Artemisia* und *Zygophyllum* nur noch einen geringen CO₂-Gewinn am Morgen und sonst nur Atmungsverluste. Dieses unterschiedliche Verhalten und das Ausmass der mittäglichen Einschränkungreaktion hat erhebliche Konsequenzen für die Stoffbilanz und den Wasserhaushalt der Pflanzen am Wüstenstandort.

Mit gezielten Versuchen im Laboratorium und im Freiland wurde der Frage nach dem Zustandekommen dieser Regulationen nachgegangen. Beispielsweise untersuch-

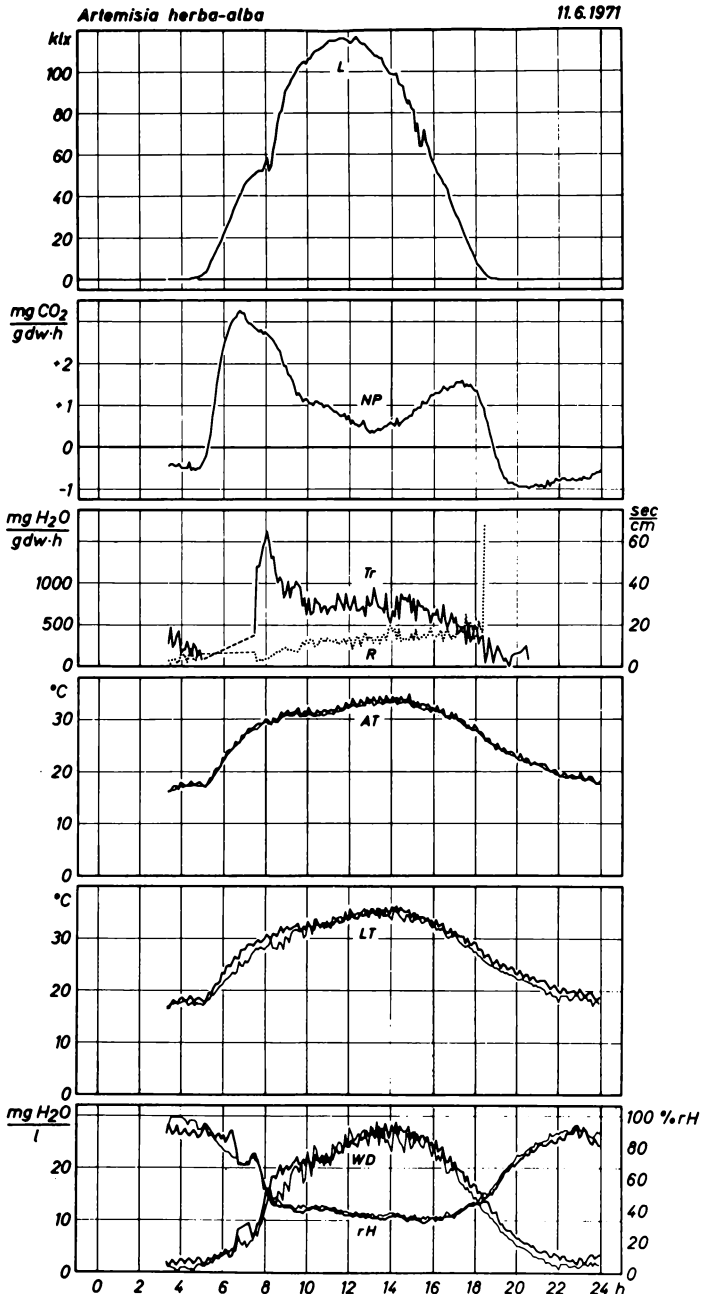


Abb. 1: Ein Tagesgang der Lichtes (L), der Nettophotosynthese (NP), der Transpiration (Tr, in $mg\ H_2O/g$ Trockengewicht \times Stunde) bzw. des Transpirationswiderstandes (R, in sec/cm), der Luft- (AT) und Blattemperatur (LT), der Wasserdampfdruckdifferenz (WD, in $mg\ H_2O/l$) und der relativen Luftfeuchtigkeit ($\%rH$) innerhalb (dicke Linien) und ausserhalb (dünne Linien) der Sirigor-Klimakammer. Messungen an *Artemisia herba-alba* in der Negev-Wüste (nach SCHULZE, 1972).

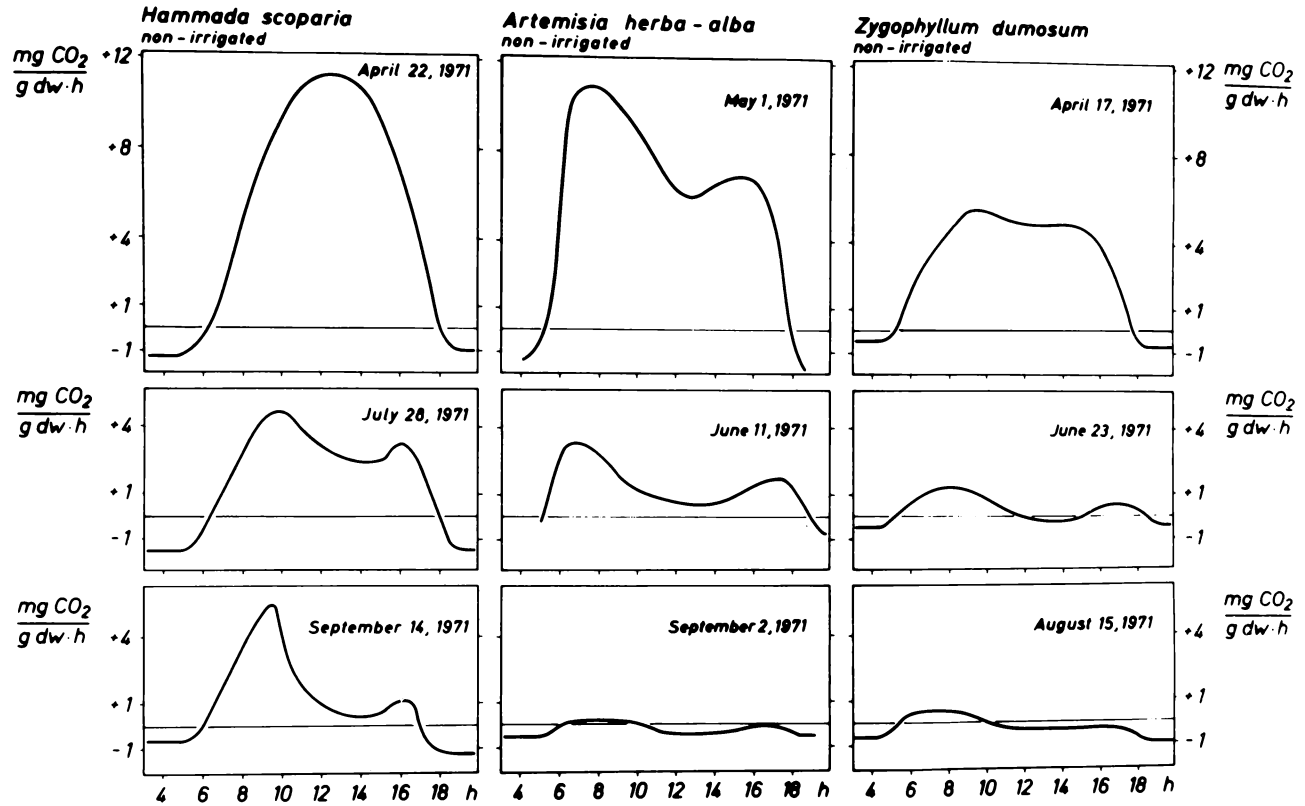


Abb. 2: Für Frühjahr, Sommer und Herbst typische Tagesverläufe der Nettophotosynthese von Wildpflanzen (*Hammada scoparia*, *Artemisia herba-alba* und *Zygophyllum dumosum*). Abszisse: Tageszeit, Ordinate: CO₂-Gaswechsel in mg pro Gramm Trockengewicht und Stunde.

ten wir die Bedeutung der Luftfeuchtigkeit bei der Steuerung des stomatären Diffusionswiderstandes: werden 2 benachbarte Bereiche eines isolierten Epidermisstreifens mit Luft unterschiedlicher Feuchte überstrichen, öffnen sich die Stomata, die unter dem Einfluss der feuchten Luft stehen, und sie schliessen im Bereich der trockenen Luft. Diese Stomatareaktion ist nahezu beliebig wiederholbar (LANGE *et al.*, 1971). Das bedeutet, dass die Stomata eindeutig auf die Feuchtigkeit der Aussenluft ansprechen und an demselben Blatt unabhängig von einander reagieren.

Derartige Reaktionen liessen sich auch an Freilandpflanzen im Negev nachweisen. In der Kleinklimakammer wurde z.B. bei Aprikosenblättern die Blattemperatur konstant gehalten und die Wasserdampfdruckdifferenz (WD) in Stufen erhöht (Abb. 3). Die Blätter reagierten mit einer Erhöhung des Diffusionswiderstandes, also einer Einschränkung von Transpiration und Nettphotosynthese. Währenddessen stieg der relative Wassergehalt der Blätter. Somit war der interne Wasserzustand der Blätter bei geschlossenen Spaltöffnungen und grösster Lufttrockenheit am besten. Der Spaltenschluss konnte also nicht endogen über das Blattwasserdefizit sondern nur über die Luftfeuchte gesteuert werden. Dieses Verhalten wurde auch über längere Zeitabschnitte und bei den Wildpflanzen (*Hammada*, *Zygophyllum*) beobachtet (SCHULZE *et al.*, 1972a).

Feldversuche, in denen WD konstant gehalten und die Temperatur verändert wurde, liessen erkennen, dass bei zunehmender Temperatur der Diffusionswiderstand der Blätter abnimmt (SCHULZE *et al.*, 1973). Innerhalb bestimmter Grenzen fördert also eine Temperaturerhöhung Photosynthese- und Transpirationsleistung. Bei stärkerer Wasseranspannung, also bei niedrigen Wasserpotentialen in der Pflanze, bewirkt Temperaturerhöhung jedoch Spaltenschluss. Die Schwellen für diese Umkehr sind artspezifisch verschieden (Abb. 4). Luftfeuchtigkeit und Temperatur sind wesentlich für das Zustandekommen der Spaltöffnungsreaktion verantwortlich, die u.a. zur Mittagsdepression des Gaswechsels führen.

Wasserbilanz und CO₂ - Gaswechsel unterliegen also einem komplexen Steuerungssystem. Exogene und endogene Regelgrössen greifen ineinander. Die Pflanze steht u.a. in einem Spannungsfeld zwischen Luftfeuchte und den eigenen, auch von der Bodenfeuchte abhängigen Wasserpotential. Der Öffnungsgrad der Spaltöffnungen wird zunächst vom Wasserpotential der Pflanze kontrolliert. Weiterhin steuern die Blattemperatur und die Luftfeuchteverhältnisse ausserhalb des Blattes (möglicherweise über die peristomatäre Transpiration) den Diffusionswiderstand. Somit gelingt es einer Reihe von Arten zu vermeiden, dass ihre Wasserreserven angegriffen werden und folglich ihr Wasserpotential stark absinkt.

Mit den zahlreichen vorliegenden Daten über die experimentell ermittelte Luftfeuchte- und Temperaturabhängigkeit des Diffusionswiderstandes wurden anhand der gegebenen Parameter Werte für R berechnet. Die berechneten stimmten mit den im Verlaufe der Tagesgänge ermittelten weitgehend sehr genau überein (SCHULZE & KAPPEN, 1973). Dies zeigt wiederum, dass die Veränderungen des Diffusionswiderstandes meist erschöpfend als Reaktion auf die Aussenbedingungen erklärt werden können und nur unter bestimmten Bedingungen endogene Faktoren (Wasserpotential der Pflanze) überwiegen. Es zeigte sich aber, dass dies nicht der einzige Reaktionsmechanismus ist, der die Existenz einer Pflanze in der Wüste ermöglicht; für andere Konstitutionstypen ist dies noch aufzuklären.

Einen wesentlichen Bestandteil unserer Untersuchungen bildete die Frage nach der Primärproduktion am Wüstenstandort. Computer-Analysen aus den gesammelten Photosynthesedaten sind noch nicht abgeschlossen. Einige Biomasse-Untersu-

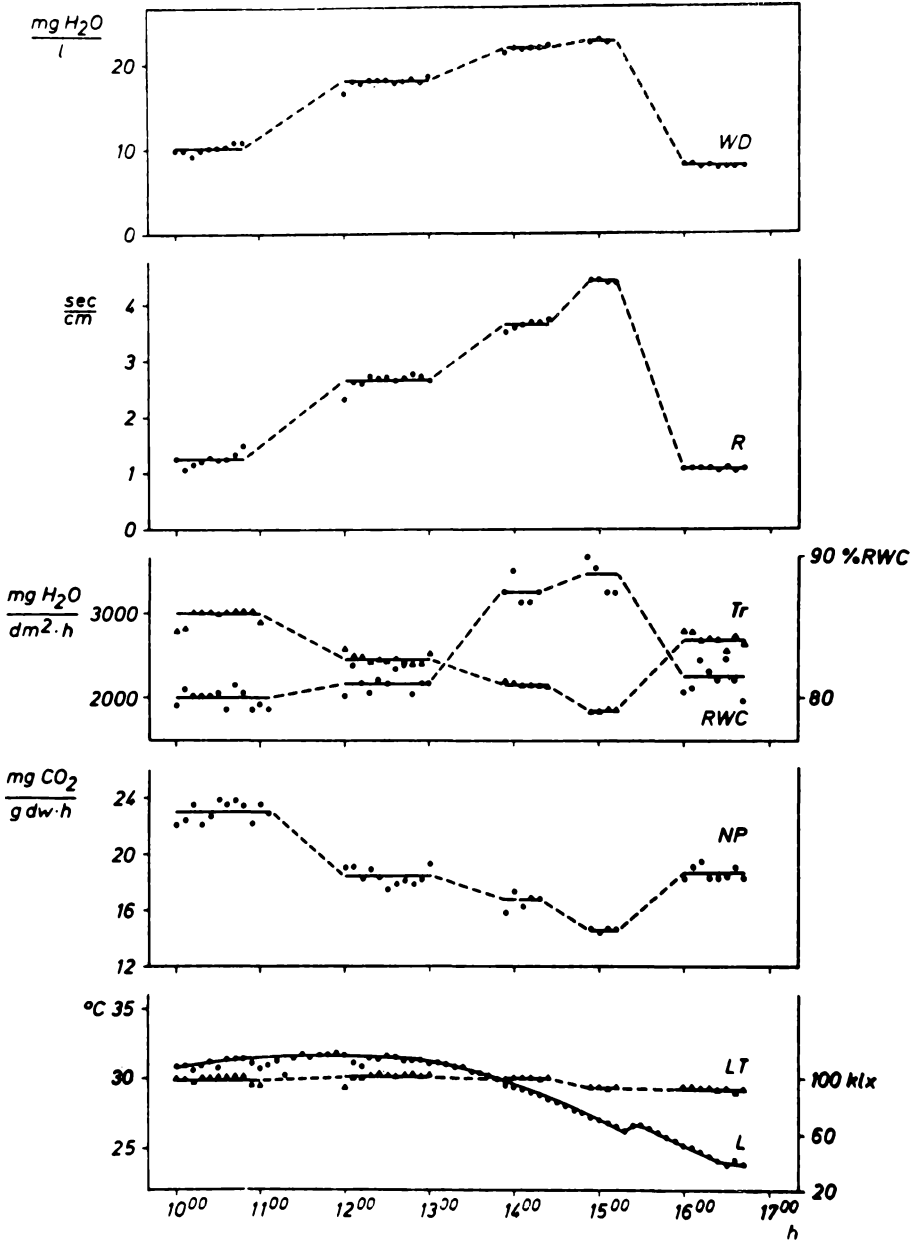


Abb 3: Transpiration (Tr , $\text{mg H}_2\text{O}/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$), Diffusionswiderstand (R), relativer Wassergehalt ($\%RWC$) und Nettphotosynthese (NP) bei Veränderung der Wasserdampfdruckdifferenz (WD) und konstanter Blattemperatur (LT). Der Versuch mit *Prunus armeniaca* lief unter den natürlichen Lichtbedingungen am Standort (nach SCHULZE, LANGE, BUSCHBOM, KAPPEN & EVENARI, 1972).

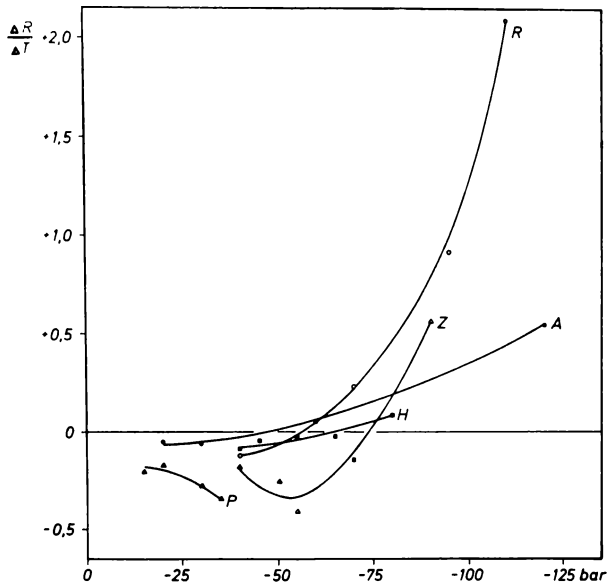


Abb. 4: Veränderung des Diffusionswiderstandes bei um 1°C steigender Blattemperatur ($\frac{\Delta R}{\Delta T}$) in Beziehung zum niedrigsten Tages-Wasserpotential der untersuchten Pflanzen. Positive Quotienten zeigen Spaltenschluss, negative Spaltenöffnung bei steigender Temperatur an *Artemisia herba-alba* (A), *Hammada scoparia* (H), *Prunus armeniaca* (P), *Reaumuria negevensis* (R) und *Zygophyllum dumosum* (Z) (nach SCHULZE, LANGE, KAPPEN, BUSCHBOM & EVENARI, 1973).

chungen zeigen aber schon, dass der Überschuss aus der jährlichen Stoffproduktion recht gering sein muss. Tabelle 1 zeigt am Beispiel von *Zygophyllum*, wie der zunächst rasch zunehmende assimilatorisch aktive Sprossbereich in der Trockenzeit drastisch reduziert wird, ein Teil verholzt, ein grosser Teil wird abgeworfen. Je intensiver die Trockenperiode, desto grösser ist die Reduktion der aktiven Oberfläche der Pflanzen in der Wüste. Oft ist der jährliche Zuwachs kaum messbar. Somit reicht das Leben einer Wüstenpflanze in vielen Jahren nur zur Behauptung der reinen Existenz aus. Die stehende Biomasse einer aus 5 Arten bestehenden Pflanzengesellschaft, des *Zygophylletum dumosi*, mit 146g/m^2 im Negev ist selbst im Vergleich zu Vegetationsdecken anderer Wüstengebiete sehr gering. Diese Biomassewerte liegen sogar in der Grössenordnung der von niederen Pflanzen am gleichen Standort. Flechten, wie z.B. *Ramalina maciformis*, können als poikilohydre Pflanzen meist nur in den frühen Morgenstunden Photosynthese treiben, solange durch die Sonneneinstrahlung des nächtlich aus der Luft aufgenommene Wasser nicht aus den Thalli verdunstet ist (LANGE *et al.*, 1970). Nahezu 200 mal im Jahr können Negevflechten für ein bis zwei Stunden durch Taufall aktiviert werden, was ihnen einen jährlichen Zuwachs von 5–10% ermöglicht (LANGE, 1969; LANGE & EVENARI, 1971). Allein *R.maciformis* erbringt eine stehende Biomasse von 70g/m^2 , Krustenflechten sogar das Doppelte, wenn sie nach Norden exponiert sind, wo durch längere Schattenwirkung die Produktionszeit erweitert wird (SCHULZE & KAPPEN, 1973). Dies zeigt auch, dass die Konstitution der Flechten

Zygophyllum dumosum
Produktion oberirdischer Biomasse (g/m^2)

Zeitpunkt (1971)	Assimilationsgewebe	verholztes Gewebe
12. März	1,54	0
25. März	2,55	0,20
7. April	3,56	0,67
18. Mai	4,90	1,39
22. Juni	2,95	4,80
20. Juli	1,41	4,80
13. September	1,28	4,80

hochgradig an Wüsten vom Typ des Negev angepasst ist und dass Flechten den höheren Pflanzen stellenweise überlegen sind.

Für den Feldbau im Negev gilt schliesslich, dass der Farmer von einem Biomasseanteil profitiert, der in der Grössenordnung dessen liegt, was gewöhnlich jährlich den Wildpflanzen verloren geht (Blattmasse und Früchte). Eine gute Pflirsichernte von etwa 30 kg Frischgewicht pro Baum macht nur 1–2% der Biomasse der gesamten Pflanze aus.

Es wird verständlich, dass man im Negev durch geschickte Konzentrierung und Dosierung der Wasservorräte im Boden eine hohe Wirtschaftlichkeit erzielen kann. Die Pflanze kann mit dem mässigen Wasserangebot aus dem Frühjahr haushalten. An trockenen Tagen wird sie die Transpiration einschränken. Bei trockener Luft wäre eine Bewässerung dann Verschwendung, weil die Spaltöffnungen geschlossen bleiben. — Diese generelle Charakteristik soll künftig exakter formulierbar sein. Anhand unserer Daten werden zur Zeit in Zusammenarbeit mit einer nordamerikanischen Arbeitsgruppe Rechenmodelle entwickelt, nach denen man die Primärproduktion am Wüstenstandort simulieren kann. Solche Modelle können uns weiter zu einer Kausalanalyse der Produktivität am Wüstenstandort führen und Voraussetzungen für gezielte ökologisch ausgewogene Kulturmassnahmen liefern.

LITERATUR

- BOYER, J.S. (1967): Leaf water potential measured with a pressure chamber. *Plant Physiol.* 42: 133–137.
 BUSCHBOM, U. (1970): Zur Methodik kontinuierlicher Wassergehalt-Bestimmungen an Blät-

- tern mittels β -Strahlen-absorption. *Planta (Berl.)* 95: 146–166.
- EVENARI, M., SHANAN, L. & TADMOR, N.H. (1971): The Negev. The challenge of a desert. Cambridge, Mass.: Havard Univ. Press.
- KOCH, W., LANGE, O.L. & SCHULZE, E.-D. (1971): Eco-physiological investigations on wild and cultivated plants in the Negev Desert. I. Methods: A mobile laboratory for measuring carbon dioxide and water vapour exchange. *Oecologia (Berl.)* 8: 296–309.
- LANGE, O.L. (1969): Die funktionellen Anpassungen der Flechten an die ökologischen Bedingungen arider Gebiete. *Ber.Dtsch.Bot.Ges.* 82: 3–22.
- LANGE, O.L. & EVENARI, M. (1971): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev Wüste. IV. Wachstumsmessungen an *Caloplaca aurantia* (Pers.) Hellb. *Flora* 160: 100–104.
- LANGE, O.L., KOCH, W. & SCHULZE, E.-D. (1969): CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Pflanzen in der Negev-Wüste am Ende der Trockenzeit. *Ber.Dtsch.Bot.Ges.* 82: 39–61.
- LANGE, O.L., LÖSCH, R., SCHULZE, E.-D. & KAPPEN, L. (1971): Response of stomata to changes in humidity. *Planta (Berl.)* 100: 76–86.
- LANGE, O.L., SCHULZE, E.-D. & KOCH, W. (1970): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. II. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von *Ramalina maciformis* (Del.) Bory am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. *Flora* 159: 38–62.
- SCHULZE, E.-D. (1972): A new type of climatized gas exchange chamber for net photosynthesis and transpiration measurements in the field. *Oecologia (Berl.)* 10: 243–251.
- SCHULZE, E.-D. & KAPPEN, L. (1973): Primary production of deserts. In "Photosynthesis and productivity in different environments" (J.P. COOPER, ed.). Cambridge Univ.Press (in press).
- SCHULZE, E.-D., LANGE, O.L., BUSCHBOM, U., KAPPEN, L. & EVENARI, M. (1972a): Stomatal responses of intact growing plants to changes in humidity. *Planta (Berl.)* 108: 259–270.
- SCHULZE, E.-D., LANGE, O.L. & LEMBKE, G. (1972b): A digital registration system for net photosynthesis and transpiration measurements in the field and an associated analysis of errors. *Oecologia (Berl.)* 10: 151–166.
- SCHULZE, E.-D., LANGE, O.L., KAPPEN, L., BUSCHBOM, U. & EVENARI, M. (1973): Stomatal responses to changes in temperature at increasing water stress. *Planta (Berl.)* 110: 29–42.

Anschrift der Verfasser:

L. KAPPEN, O.L. LANGE, E.-D. SCHULZE & U. BUSCHBOM, Botanisches Institut II der Universität Würzburg, 87 Würzburg.

M. EVENARI, Department of Botany, The Hebrew University, Jerusalem, Israel.