Der Kohlenstoffhaushalt von Weizen in der Interaktion erhöhter CO_2-/O_3-Konzentration und Stickstoffversorgung:

Aufklärung durch funktionale Wachstumsanalyse, ein Photosynthese-Modell und Kohlenhydrat-Analytik in Kohlenstoffquellen und ~senken

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
am Fachbereich Biologie
der Justus Liebig Universität Giessen

vorgelegt von

Uwe Grüters

Giessen, im Oktober 1998

Meinen Eltern

Er sah: dies Wasser lief und lief, immerzu lief es,

*und war doch immer da, war immer und **allezeit** dasselbe und doch jeden Augenblick neu!*

Hermann Hesse, Siddhartha

Vorwort

Am Anfang war das Thema der Dissertation auf die Untersuchung der interaktiven Wirkung von erhöhtem atmosphärischem Kohlendioxid, erhöhtem Ozon und Stickstoffdüngung auf Photosynthese und Kohlenstoff-Metabolismus des Sommerweizens beschränkt. Das Studium der CO_2-Literatur machte klar, daß ich in diesem Zusammenhang Phänomene der physiologisch-biochemischen Ebene, nämlich eine „Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO_2“ und ein „Ungleichgewicht der Kohlenstoffquellen und ~senken“, untersuchen wollte.

Zwei Veröffentlichungen haben zu einer Ausweitung des Untersuchungsgegenstandes auf den Kohlenstoffhaushalt geführt: Faszinierend war das 1995 erschienene Special der „Plant, Cell & Environment“ zur „Scaling-Problematik“ (z.B. Jarvis 1995, Körner 1995). Poorter hat im Jahr 1993 in dem Buch „CO_2 and Biosphere“ dargestellt, wie physiologische Ebene (Akklimation) und Wachstumsebene der CO_2-Reaktion (Temporäre Wachstumsförderung) zusammenspielen, welche Probleme bei diesem „Scaling“ existieren (Poorter 1993). Viel Merkwürdiges, viel Fragliches war in Poorter’s Veröffentlichung, das mein Interesse weckte. So kam ich zusätzlich zu der funktionalen Wachstumsanalyse, die Wachstum zeitlich differenziert beschreibt und deren Methodik in den Büchern von Hunt und Causton & Venus ausführlich dokumentiert ist (Hunt 1982, Hunt 1990, Causton & Venus 1981). Durch die CO_2-Problematik initiiert, wurde die funktionale Wachstumsanalyse dann auch auf Ozon angewandt.

„Scaling“ bedeutet, die Ergebnisse der verschiedenen Untersuchungsebenen zu vernetzen, und daraus Eigenschaften des Systems zu erschließen (Jarvis 1995, zu „network causality/network thinking“ siehe Sattler 1986 S.129-138).

Für mich bestand bei diesem Verfahren die Gefahr sich im eigenen Netzwerk zu verstricken. Damit es dem Leser nicht ebenso ergeht, war mir die Verständlichkeit ein Anliegen. Kapitel wurden aus diesem Grunde nach dem Vorbild von Taiz & Zeiger’s „Plant Physiology“ modular konzipiert (Taiz & Zeiger 1991), und es wurden „Detailfragen der Fragestellung“ sowie „Kurzzusammenfassungen der Ergebnisse“ als Vermittler zwischen den Großkapiteln eingesetzt. Ich hoffe, es ist mir gelungen: Ich hoffe, es ist verständlich — und spannend zu lesen.

Gießen, den 15. 10. 1998 Uwe Grüters

Danksagung

Mein Dank richtet sich zunächst an Herrn Prof. Dr. H.-J. Jäger für die Überlassung des Themas, die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und die uneingeschränkte Nutzung aller Einrichtungen.

Herzlich danken möchte ich Privatdozent Dr. Andreas Fangmeier. Er ließ mir als freundschaftlicher Betreuer viel Freiraum, unterstützte mich tatkräftig bei der Umsetzung von Ideen, gab viele wertvolle Ratschläge und stand jederzeit für Diskussionen zur Verfügung.

Die Methode der Fructanbestimmung etablierte Dipl. Biol. Bettina Hoffstädter mit mir zusammen. Ein Verfahren der RubisCO-Aktivitäts- und Mengenbestimmung wurde von Dipl. Biol. Michael Götzl und mir gemeinsam erarbeitet. Für die gute Kooperation bedanke ich mich; es hat Spaß gemacht. Dipl. Phys. Johannes Hoffstadt leistete hervorragende Hilfestellung bei der Photosynthese-Modellierung. Bei der Bewältigung mathematischer Probleme im Umgang mit der funktionalen Wachstumsanalyse half mir Dr. Gerrit Eichner. Danke für eure Hilfe! Dipl. Biol. Birte Vermehren, Dipl. Biol. Petra Högy, Dr. Alexandra Sandhage-Hoffmann möchte ich für die gute Zusammenarbeit in der Arbeitsgruppe danken, Dipl. Biol. Jens Kattge für geduldiges Zuhören und wichtige Anregungen. Mit praktischem Rat und praktischer Hilfe stets zur Stelle waren unsere technischen Angestellten Alexandra Amend, Sabine Martis, Angelika Böhlke und Wofgang Stein. Alle sorgten für eine kreative und aufbauende Arbeitsatmosphäre. Die Enge der eigenen Gedankenkreise weitete oft Dr. med. Alfons Lindemann. Viel stützende Kraft kam von meiner Lebenspartnerin Ulrike Brockerhoff. Meine Eltern unterstützten mich finanziell und gedanklich während der Auswertung. Ohne die Hilfe dieser Menschen wäre die Arbeit nicht zustandegekommen. Allen gilt mein herzlicher Dank.

Diese Dissertation wurde aus Mitteln des Bundesministeriums für Landwirtschaft der Bundesrepublik Deutschland finanziert.

Häufig verwendete Abkürzungen und Symbole

Behandlungsvarianten:

Abkürzung	Symbol	Beschreibung
A-NF	-	Außenluftkonzentration an CO_2/O_3
A160-NF	-	Außenluft + 160 µmol mol^{-1} CO_2
A320-NF	-	Außenluft + 320 µmol mol^{-1} CO_2
A-NF1,5	-	Außenluft + 1,5-fache O_3-Konzentration
A320-NF1,5	-	Außenluft + 320 µmol mol^{-1} CO_2 + 1,5-fache O_3-Konzentration
„+Düngung“	+Dgg.	Düngung mit 270 kg N ha^{-1}
„-Düngung“	-Dgg.	Düngung mit 150 kg N ha^{-1}

Funktionale Wachstumsanalyse:

Abkürzung	Symbol, Def.	Einheit	Größe (englisch)	Größe (deutsch)
A	L_A	m^2	leaf area	Blattfläche
-	L_W	g	leaf weight	Blatttrockenmasse
-	t	Tag	day after sowing	Tag nach Aussaat
AGR	**G**	g Tag^{-1}	absolute growth rate	Absolute Wachstumsrate
LAD	$\int L_A\, dt$	m^2 Tag	leaf area duration	Blattflächenlebensdauer
LAR	L_A/W	m^2 g^{-1}	leaf area ratio	Verhältnis Blattfläche zu Oberirdischer Trockenmasse
LWR	L_W/W	g g^{-1}	leaf weight ratio	Verhältnis Blatttrockenmasse zu Oberirdischer Trockenmasse
NAR	**E**	g m^{-2} Tag^{-1}	net assimilation rate	Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit
RGR	**R**	% Tag^{-1}	relative growth rate	Relative Wachstumsrate
-	k		allometric constant	Wachstumskonstante der Allometrie
R		g	root dry mass	Wurzeltrockenmasse
S		g	shoot dry mass	Sproßtrockenmasse
SLA	L_A/L_W	m^2 g^{-1}	specific leaf area	Spezifische Blattfläche
TM		g	dry mass	Trockenmasse
$TM_{Oberirdisch}$	W	g	aboveground dry mass	Oberirdische Trockenmasse

Gaswechsel:

Abkürzung	Einheit	Größe
A	µmol m^{-2} s^{-1}	(Netto-) Photosyntheserate
c_a	Pa	Außen-CO_2-Partialdruck
CE	µmol m^{-2} s^{-1} Pa^{-1}	Carboxylierungseffizienz
C_i	Pa oder µmol mol^{-1}	Interzellulärer CO_2-Partialdruck oder Interzelluläre CO_2-Konzentration
E	mmol m^{-2} s^{-1}	Transpiration
$g_{s\,CO2}$	mol m^{-2} s^{-1}	Stomatäre Leitfähigkeit für CO_2
$g_{s\,H2O}$	mol m^{-2} s^{-1}	Stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf
PPFD oder I	µmol m^{-2} s^{-1}	Photonenflußdichte
J	µmol E m^{-2} s^{-1}	e^--Transportrate
J_{max}	µmol E m^{-2} s^{-1}	Lichtgesättigte e^--Transportrate
K_c	Pa	Michaelis-Menten-Konstante der Carboxylierung durch die RubisCO
K_o	Pa	Michaelis-Menten-Konstante der Oxygenierung durch die RubisCO
K_m	Pa	Michaelis-Menten-Konstante der RubisCO
O	Pa	Interzellulärer O_2-Partialdruck
P_i	-	Anorganisches Phosphat
R_D	µmol m^{-2} s^{-1}	„Dunkel-Respiration“ im Licht („day respiration“)
RF	%	Relative Luftfeuchte
RubisCO	-	Ribulose-1,5-bisphosphat Carboxylase/Oxygenase
RuBP	-	Ribulose-1,5-bisphosphat
T_{Blatt}	°C	Blattemperatur
TPU	µmol m^{-2} s^{-1}	Triosephosphatverbrauch
$V_{C\,max}$	µmol m^{-2} s^{-1}	Maximale Carboxylierungsrate der RubisCO
WSD	mb	Wasserdampfsättigungsdefizit
Γ^*	Pa	Scheinbarer CO_2-Kompensationspunkt (nach Addition von R_D)