III.2.5.4 CO_2-Antwortkurven der Photosynthese

Das Kapitel soll die Detailfrage klären, ob Wachstum unter erhöhtem CO_2 die CO_2-Antwortkurven der Blattphotosynthese modifizierte und, wenn ja, ob sich CO_2-bedingte Modifikationen der A/c_i-Kurven von Weizen als positive Akklimation deuten lassen. Was die Ozonwirkung angeht, sollte sich anhand der A/c_i-Kurven klären lassen, ob eine Schädigung der RubisCO auftrat.

Hierzu wurden 1995 mit dem geschlossenen Photosynthese-Meßsystem LI-COR 6200 für die Weizensorte Minaret A/c_i-Kurven jüngster, gerade entfalteter Blätter unter Lichtsättigungsbedingungen aufgenommen. In der 1. Anzucht 1995 erfolgten die Messungen im Labor bei einheitlicher Temperatur. Während der 2. Anzucht (1. 8. - 17. 10. 95, Aussaat — Blüte) ging es darum, Temperaturabhängigkeiten der Kurven zu erfassen. Messungen wurden in den Open-Top-Kammern bei zusätzlicher Beleuchtung, also ebenfalls unter Lichtsättigungsbedingungen, durchgeführt. Abweichend von der 1. Anzucht wurden zur Blüte Fahnenblätter gemessen, die bereits einige Zeit entfaltet waren. Um die dynamische Methode der Kurvenaufnahme zu testen, wurde in der 2. Anzucht vor Beginn der Kurvenaufnahme die momentane Photosyntheserate bei Lichtsättigung gemessen. In die Messungen wurden die Behandlungen A-NF; A-NF1,5; A320-NF; A320-NF1,5 der „+Düngung" einbezogen.

Die in 1. und 2. Anzucht aufgenommenen A/c_i-Kurven (Datenpunkte) zeigen Abbildungen 3.59 und 3.60. Das nach Farquhar et al. (1980) jeweils an die Datenpunkte angepaßte Modell wird durch eine Linie repräsentiert. Der Bereich, in dem die Photosynthese durch die Zahl aktiver RubisCO-Zentren limitiert wird und der durch eine steile Steigung geprägt ist, befand sich unterhalb von 30-50 Pa. Oberhalb wurde die Steigung flacher. Hier setzt der Bereich der e^--Transport-Limitation ein. Die P_i-Limitation einzubeziehen war nur im Stadium Blüte (2.Anzucht) wegen der geringen Meßtemperatur von 21°C notwendig. P_i-Limitation fand dort erst oberhalb von 90 Pa statt und brauchte deshalb für die Modellierung der aktuellen Photosynthese 1994 ($T_{Blatt\ min.}$ = 21°C) nicht berücksichtigt zu werden. Die vor der Aufnahme der Kurve gemessene aktuelle Photosynthese (2.Anzucht) lag stets nahe bei bzw. auf der A/c_i-Kurve. Folglich ist die dynamische Methode der Kurvenaufnahme mit dem geschlossenen System vertrauenswürdig.

Veränderung der A/c_i-Kurven nach Wachstum unter erhöhtem CO_2 trat praktisch kaum auf. Im Stadium Schossen der 2.Anzucht waren sowohl Carboxylierungseffizienz (CE = Anfangssteigung der A/c_i-Kurve) als auch maximale Photosynthese (bei hohem c_i) in A320-NF reduziert. Dies alles spricht gegen eine positive Akklimation der Photosynthese von Weizen an erhöhtes CO_2, bei deren Auftreten ja CE erniedrigt und die maximale Photosynthese erhöht sein müßte. Aus der geringfügigen Veränderung der A/c_i-Kurven nach Wachstum unter erhöhtem CO_2 ist zu folgern, daß auch keine Akklimation anderen Typs vorlag.

Die Reaktion auf Ozon war heterogen: Die Kurve war nach Wachstum unter erhöhtem Ozon unverändert (mehrfach) oder sie verlief insgesamt flacher (A320-NF1,5, Bestockung 1.Anzucht) oder steiler (A-NF1,5, am selben Termin). Nur einmal (A320-NF1,5; Bestockung 2.Anzucht) trat der Fall auf, daß die CE — wie erwartet — alleine reduziert war. Abbildung 3.62 wird zeigen, daß dies ein Effekt der Meßtemperatur war. Insgesamt sprechen die Befunde gegen eine RubisCO-Schädigung durch Ozon in den jungen Blättern.

Wann immer sich behandlungsbedingt eine Veränderung der A/c_i-Kurve ergab, war davon sowohl die Carboxylierungseffizienz als auch die maximale Photosynthese betroffen. Auffällig ist, daß das Kurvenaussehen zu den jeweiligen Meßterminen sehr verschieden war. Auf die möglichen Ursachen wird das nächste Kapitel eingehen.

<u>Kurzzusammenfassung:</u>

- Vor Kurvenaufnahme gemessene aktuelle Photosyntheseraten lagen auf der A/c_i-Kurve. Die dynamische Methode der Kurvenaufnahme mit dem geschlossenen System ist folglich vertrauenswürdig.
- Eine P_i-Limitation trat nur bei einer geringen Meßtemperatur von 21°C auf; sie fand dort erst bei einem c_i oberhalb von 90 Pa statt.
- In den A/c_i-Kurven trat nach Wachstum unter erhöhtem CO_2 keine Reduktion der CE bei erhöhter maximaler Photosynthese auf. Dies spricht gegen eine positive Akklimation der Photosynthese von Weizen an erhöhtes CO_2. Da die A/c_i-Kurven nach Wachstum unter erhöhtem CO_2 insgesamt kaum verändert waren, ist davon auszugehen, daß auch keine Akklimation anderen Typs vorlag.
- Die Reaktion der A/c_i-Kurven auf Wachstum unter erhöhtem Ozon war heterogen. Es trat keine reine Reduktion der CE bei unveränderter maximaler Photosynthese auf. Die Befunde sprechen gegen eine RubisCO-Schädigung durch Ozon in jungen Blättern.

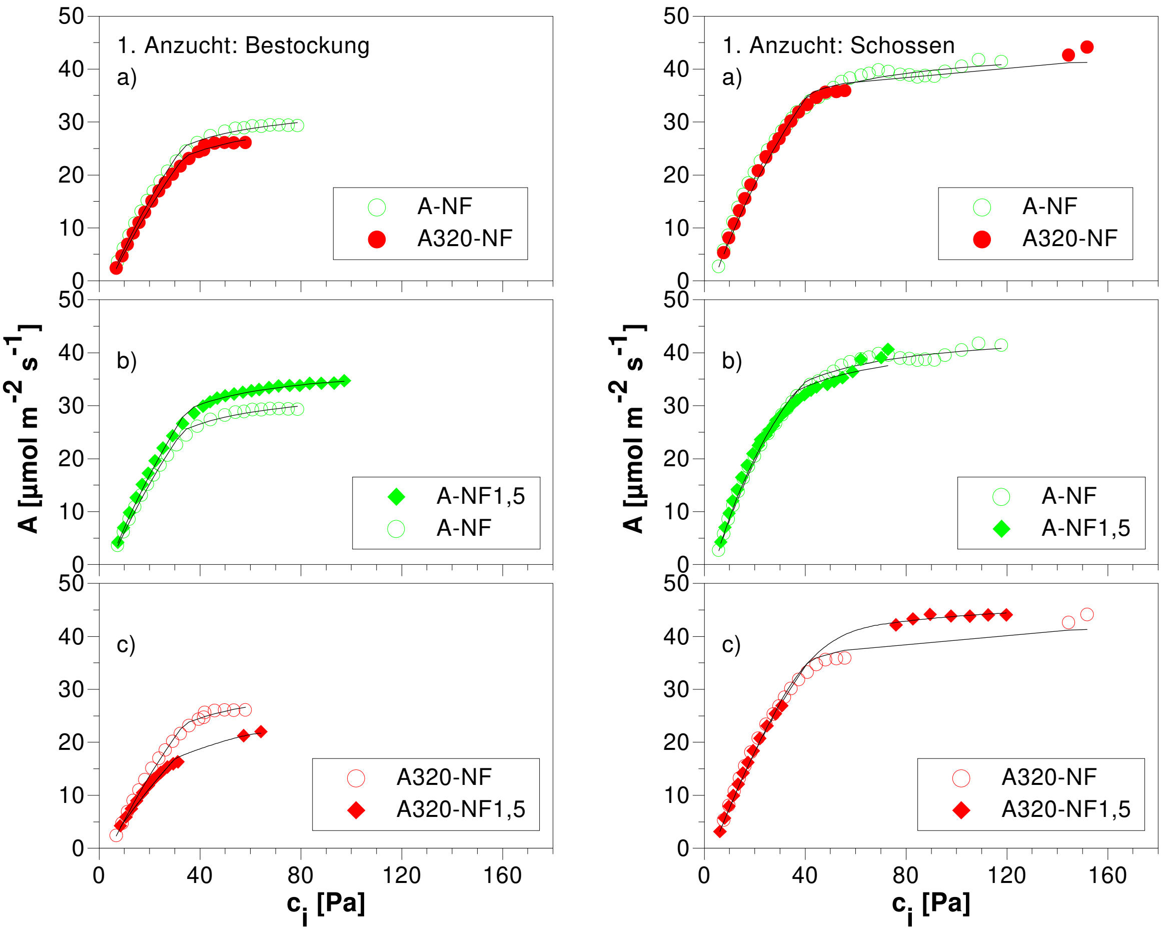


Abb. 3.59: A/c_i-Kurven der Sorte Minaret für die 1. Anzucht 1995
Meßbedingungen: PPFD=1650 µmol m^{-2} s^{-1}, T_{Blatt}=26-30°C

links: Stadium Bestockung
a) CO_2-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)
b) O_3-Einfluß (Vergleich A-NF/A-NF1,5)
c) O_3-Einfluß (Vergleich A320-NF/A320-NF1,5)

rechts: Stadium Schossen
a) CO_2-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)
b) O_3-Einfluß (Vergleich A-NF/A-NF1,5)
c) O_3-Einfluß (Vergleich A320-NF/A320-NF1,5)

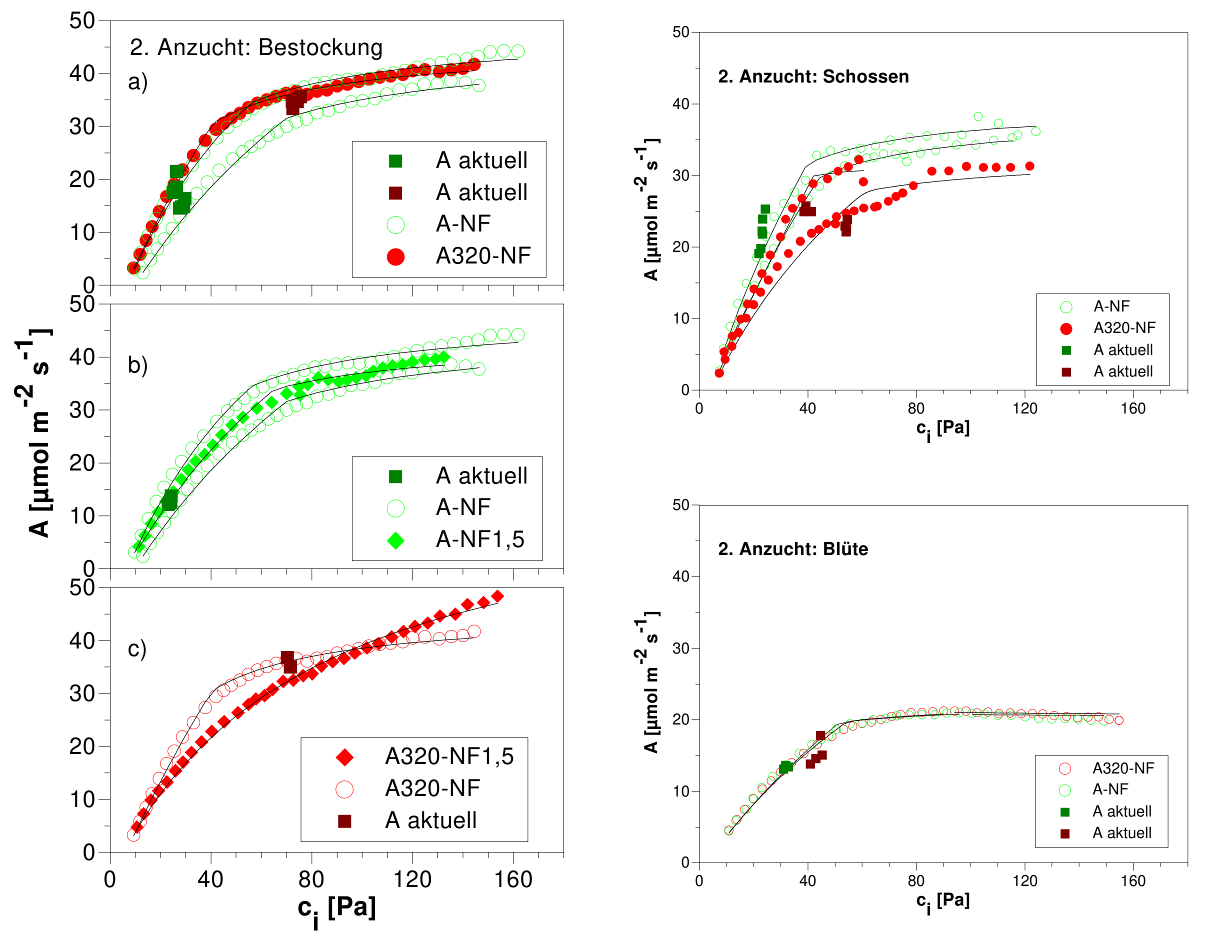


Abb. 3.60: Temperaturabhängigkeit der A/c_i-Kurven, Sorte Minaret, 2.Anzucht 1995
Meßbedingungen: Alle Messungen PPFD=1650 µmol m^{-2} s^{-1}, Bestockung T_{Blatt}=38-40°C, Schossen T_{Blatt}=26-30°C, Blüte T_{Blatt}=21°C
$A_{aktuell}$=Momentan-Photosynthese, gemessen vor Kurvenaufnahme bei PPFD=1650 µmol m^{-2} s^{-1}

links: Stadium Bestockung
a)CO_2-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)
b) O_3-Einfluß (Vergleich A-NF/A-NF1,5)
c) O_3-Einfluß (Vergleich A320-NF/A320-NF1,5)

rechts oben: Stadium Schossen
CO_2-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)
rechts unten: Stadium Blüte
CO_2-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)

III.2.5.5 Das Photosynthese-/Stomata-Modell

Das vorliegende Kapitel schließt sich thematisch eng an das vorherige an. Es soll folgende Frage klären: „Läßt sich durch ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell, getrieben von Blatt-N-Gehalt und Umweltvariablen zum Meßzeitpunkt, die Fahnenblattphotosynthese sowohl unter CO_2-Außenkonzentration als auch unter erhöhter CO_2-Konzentration vorhersagen?“

In einem ersten Schritt wurde das Photosynthesemodell von Farquhar et al. (1980) anhand der A/c_i-Kurven, wie in Kapitel III.1.2 beschrieben, parametrisiert. Vorausgesetzt wurde für die bei 26-40°C aufgenommenen Kurven eine Atmung im Licht (R_D = „day respiration“) von 0,82 µmol m^{-2} s^{-1}. Dies entsprach dem Mittelwert (n = 16) der bei 30°C gemessenen Dunkel-atmung. Für 21°C wurde der Wert gedrittelt (für eine kritische Betrachtung siehe Kapitel IV.2.5.5). Tabelle 3.14 stellt die Parameter vor. An dieser Stelle soll noch einmal die Bedeutung der Parameter dargelegt werden: Das Verhalten im Bereich der RubisCO-Limitation wird durch RubisCO-Eigenschaften, nämlich durch die Größe von Γ^*, CE, K_m, V_{max} bestimmt. CE ist die Anfangssteigung der A/c_i-Kurve. K_m und V_{max} legen die Krümmung im Bereich fest. Das Verhalten im Bereich der e^--Transport-Limitation, und damit die maximale Photosynthese A_{max}, wird durch die maximale e^--Transportrate J_{max} beschrieben. Ein P_i-Limitationsbereich der Photosynthese wurde nur bei niedriger Temperatur (21°C) festgestellt. Eine Einführung des Triosephosphatverbrauches (TPU) als beschreibende Größe verbesserte in diesen Fällen den Fit. Um die Blattphotosynthese bei der Wachstums-CO_2-Konzentration vorherzusagen, muß die TPU wohl nicht berücksichtigt werden, da sie sich selbst bei niedrigen Temperaturen (21°C) nur bei einem c_i > 90 Pa auswirkte. Die jeweils durch die Modellparameter gegebene A/c_i-Kurve ist in den Abbildungen 3.59 und 3.60 als Linie dargestellt. Die Abbildungen zeigen, daß die Anpassung an die Datenpunkte durch das Modell gut gelungen ist.

Tab. 3.14: Parameter des Photosynthese-Modells für die Weizensorte Minaret im Jahr 1995, bestimmt anhand der A/c_i-Kurven der Abbildungen 3.59,3.60.

T_{Blatt} [°C] = Blattemperatur, R_D [µmol m^{-2} s^{-1}] = Atmung im Licht, Γ* [Pa] = CO_2-Kompensationspunkt (nach Addition von R_D), CE [µmol m^{-2} s^{-1} Pa^{-1}] = Carboxylierungseffizienz, K_m [Pa] = Michaeliskonstante der RubisCO, V_{max} [µmol m^{-2} s^{-1}] = Maximale Carboxylierungsrate der RubisCO, J_{max} [µmol E m^{-2} s^{-1}] = Maximale Elektronentransportrate, TPU [µmol m^{-2} s^{-1}] = Triosephosphatverbrauch

Anzucht, Phase, Behandlung	**Datum**	**T_{Blatt}**	**R_D**	**Γ***	**CE**	**K_m**	**V_{max}**	**J_{max}**	**TPU**
1. Anzucht:									
Bestockung									
A-NF	26.05.1995	28,0	0,823	3,26	1,09	118,51	132,37	148,14	
A320-NF	27.05.1995	29,7	0,823	3,59	1,00	119,36	122,95	140,03	
A-NF1,5	29.05.1995	29,2	0,823	3,16	1,20	114,32	140,98	169,85	
A320-NF1,5	29.05.1995	28,4	0,823	1,61	0,74	148,23	110,88	100,24	
Schossen									
A-NF	09.06.1995	26,9	0,823	3,48	1,57	56,12	93,57	204,53	
A320-NF	10.06.1995	27,1	0,823	2,98	1,30	97,21	130,25	200,14	
A-NF1,5	14.06.1995	28,3	0,823	3,47	1,67	48,39	86,61	197,24	
A320-NF1,5	16.06.1995	28,1	0,823	2,89	1,25	60,62	79,39	223,72	
2. Anzucht:									
Bestockung									
A-NF	21.08.1995	38,1	0,823	6,37	1,16	71,78	90,65	225,05	
A-NF	22.08.1995	38,8	0,823	8,61	0,75	136,93	109,16	208,08	
A320-NF	21.08.1995	38,1	0,823	5,52	1,05	200,31	216,12	209,53	
A-NF1,5	21.08.1995	37,8	0,823	5,63	0,86	119,81	107,88	199,53	
A320-NF1,5	22.08.1995	40,5	0,823	4,49	0,91	76,75	73,93	245,8	
Schossen									
A-NF	06.09.1995	26,4	0,823	3,11	1,16	114,92	136,92	178,34	
A-NF	12.09.1995	29,0	0,823	3,86	0,99	126,13	128,69	171,18	
A320-NF	06.09.1995	29,9	0,823	0,99	0,75			140,44	
A320-NF	12.09.1995	27,7	0,823	3,37	0,80	89,96	74,66	143,02	
Blüte									
A-NF	16.10.1995	21,4	0,274	2,22	0,51	172,04	88,88	90,89	6,76
A320-NF	17.10.1995	21,0	0,274	2,47	0,53	129,09	69,73	92,38	6,83

Im vorigen Kapitel bin ich zu dem Schluß gekommen, daß durch Ozon die RubisCO in jungen Blättern nicht geschädigt war (1) und daß die Weizensorte Minaret 1995 keine Akklimation an erhöhtes CO_2 zeigte (2). Aus (1) folgt, daß auch Ozonbehandlungen für eine Parametrisierung der möglichen Stickstoff- und Temperaturabhängigkeit des Photosynthese-Modells nach Farquhar et al. (1980) herangezogen werden können. Wenn (2) gilt, sollte die evtl. vorliegende Abhängigkeit der Parameter vom N-Gehalt und der Temperatur auch unabhängig von der CO_2-Behandlung sein.

N-Gehalte wurden in der 1. Anzucht 1995 in den Stadien Bestockung und Schossen an jüngsten Blättern bestimmt. Hierfür wurden Blätter der Weizenpflanzen aus den funktionalen Biomasse-Ernten verwendet (n = 2 pro Variante und Kammer). Die Messungen erfolgten mit einem C/N-Analysator (CHN Rapid, Heraeus, Hanau, Germany). Bezugsgröße für den N-Gehalt war dabei die Blattfläche mit dem Argument, daß Stickstoff maßgeblich am Aufbau der Photosynthese-Strukturen beteiligt ist und deren Lichtabsorption flächenbezogen ist. Eine

Stickstoffabhängigkeit wurde für die beiden Kernparameter des Photosynthese-Modells, die Carboxylierungseffizienz CE und die maximale Elektronentransportrate J_{max}. bestimmt. Sowohl CE als auch J_{max} waren linear abhängig vom Blatt-N-Gehalt. Dies zeigt Abbildung 3.61. Die Anpassung durch die Geradengleichung gelang für J_{max} mit einem R^2 von 0,78 besser als für CE (R^2=0,60). Sowohl die behandlungsbedingten Modifikationen in den Kurven als auch das unterschiedliche Kurvenaussehen zu den jeweiligen Meßterminen waren damit hauptsächlich auf die verschiedenen Blatt-N-Gehalte zurückzuführen.

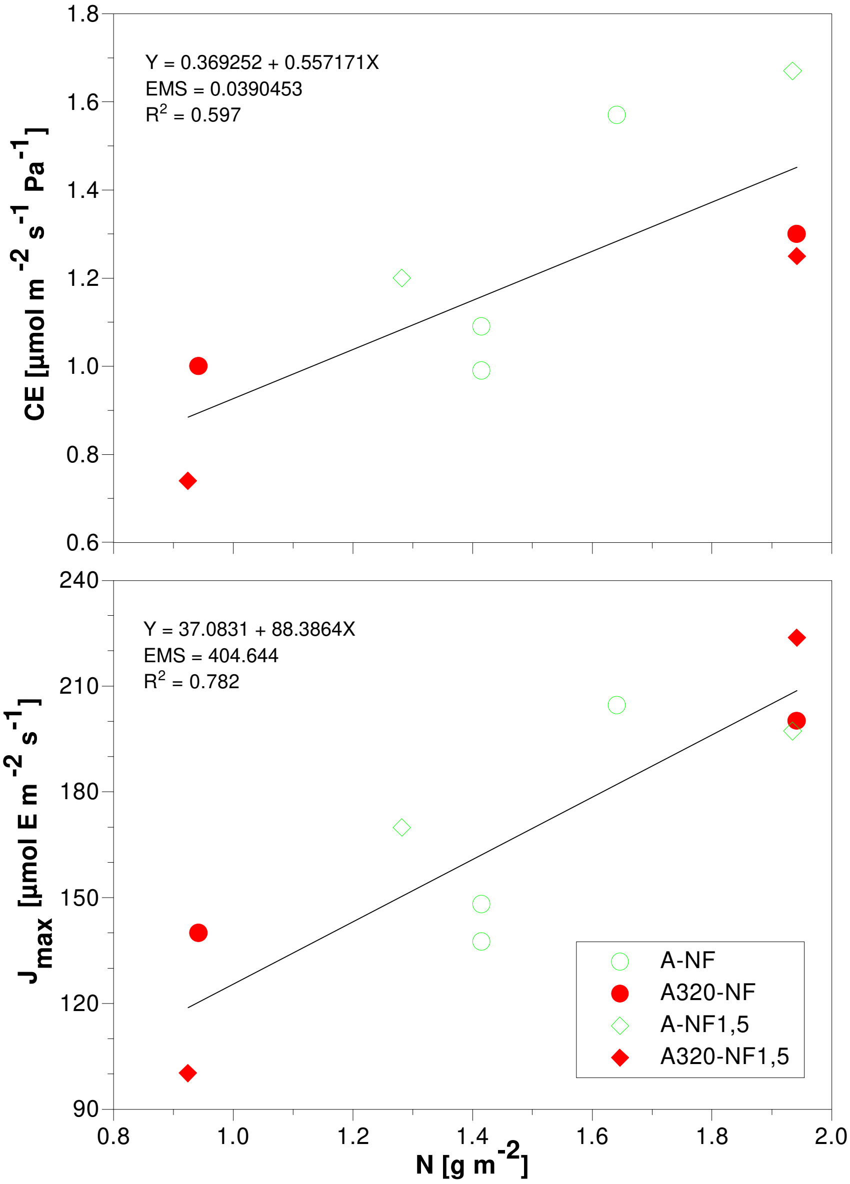


Abb. 3.61: Stickstoffabhängigkeit der Parameter CE, J_{max} des Photosynthese-Modells. Weizensorte Minaret im Jahr 1995 1. Anzucht.

Temperatur-Abhängigkeiten der Parameter CE und J_{max}. wurden anhand der A/c_i-Kurven aus der 2. Anzucht bestimmt. Da sich die Blätter zum Zeitpunkt der Messung in ihren N-Gehalten unterschieden, wurden zunächst die Modellparameter mithilfe der Geradengleichungen der Abbildung 3.61 auf einen mittleren N-Gehalt korrigiert. Eine Auftragung der N-korrigierten Parameter gegen die Temperatur stellt Abbildung 3.62 vor. Für die Beschreibung der Temperaturabhängigkeit von CE wurde das in Abbildung 3.62 dargestelle Polynom verwendet, für J_{max} die Arrheniusgleichung (wie bei Harley et al. 1992, siehe Kapitel III.1.2). Die Parameter der Arrheniusgleichung für J_{max} nahmen folgende Werte an: c = 76,39; ΔS = 0,623; ΔH_a = 172,51; ΔH_d = 182,12. Wie die Abbildung 3.62 zeigt, sank bei tiefer Temperatur besonders J_{max} und damit die maximale Photosynthese A_{max} ab. Hohe Temperatur reduzierte v.a. CE, während J_{max} geringfügig absank (siehe auch Abbildung 3.63). So läßt sich das Temperaturverhalten der Parameter des Photosynthese-Modells in Kürze beschreiben.

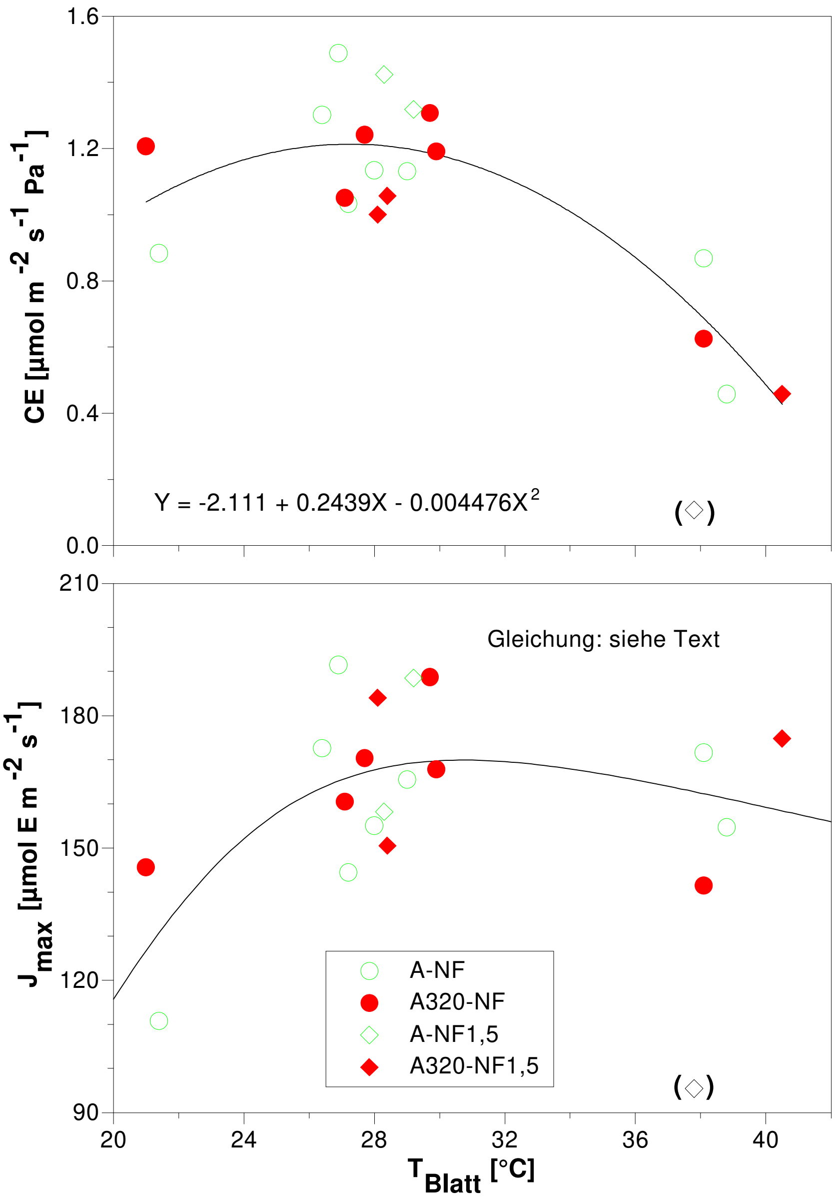


Abb. 3.62: Temperaturabhängigkeit der (N-korrigierten) Parameter CE, J_{max} des Photosynthese-Modells. Weizensorte Minaret im Jahr 1995 1. und 2. Anzucht. (In Klammern ein aufgrund zweifelhaften N-Gehaltes ausgeschlossener Wert.)

Das empirische Stomata-Modell nach Ball, Woodrow & Berry (1987) in der von Harley et al. (1992) vereinfachten Version (siehe Kapitel III.1.2) wurde im nächsten Schritt anhand der Gaswechselmessungen aus dem Jahr 1994 für die Sorte Minaret parametrisiert. Kapitel III.1.2 rekapitulierend, ist die stomatäre Leitfähigkeit nach Harley et al. (1992) linear abhängig von der Photosyntheserate, der relativen Feuchte und dem Kehrwert des CO_2-Außenpartialdrucks (in der Kuvette). Entsprechend zeigt Abbildung 3.63 eine Auftragung der stomatären Leitfähigkeiten gegen $A \cdot RH/c_a$ für die Behandlungen A-NF, A320-NF, „+Düngung“. Probleme bereiteten Ausreißer mit hoher Stomatärer Leitfähigkeit bei geringen x-Werten. Solche Fälle traten auf, wenn Wolken nach starker Lichteinstrahlung Lichtangebot und Photosyntheserate verminderten, Stomata aber noch nicht mit Schluß reagiert hatten. Sie sind also Resultat der variablen Meßbedingungen in den Kammern. Wegen der problematischen Fälle wurde hier keine normale lineare Regression durchgeführt, sondern eine robuste, die weniger sensitiv gegen Ausreißer ist (siehe Draper & Smith 1981, S.342-344). Eine Anwendung der von Leuning (1995) vorgeschlagenen Version des Ball, Woodrow & Berry-Modells auf den Datensatz erbrachte keine wesentliche Verbesserung des Fits. Leuning führte den Kompensationspunkt Γ in die Gleichung ein — ein Vorgehen, das das Modellverhalten besonders bei niedriger CO_2-Außenkonzentration (an der Blattoberfläche) modifizierte, — und ersetzte die Abhängigkeit des stomatären Leitwertes von der relativen Feuchte durch eine vom Wasserdampfsättigungsdefizit (siehe Kapitel III.1.2).

Von den Behandlungseffekten ist der massive Stomataschluß unter erhöhtem CO_2 auffällig. Der Anstieg der stomatären Leitfähigkeit mit zunehmendem A, mit zunehmender RF oder mit abnehmendem c_a fiel für erhöhtes CO_2 größer aus. Eine statistische Absicherung dieses CO_2-Einflusses wurde jedoch nicht ausgeführt. Der für A320-NF berechnete Achsenabschnitt, der der minimalen stomatären Leitfähigkeit bei A = 0 — also am Lichtkompensationspunkt — entspricht, war jedenfalls negativ und damit unrealistisch.

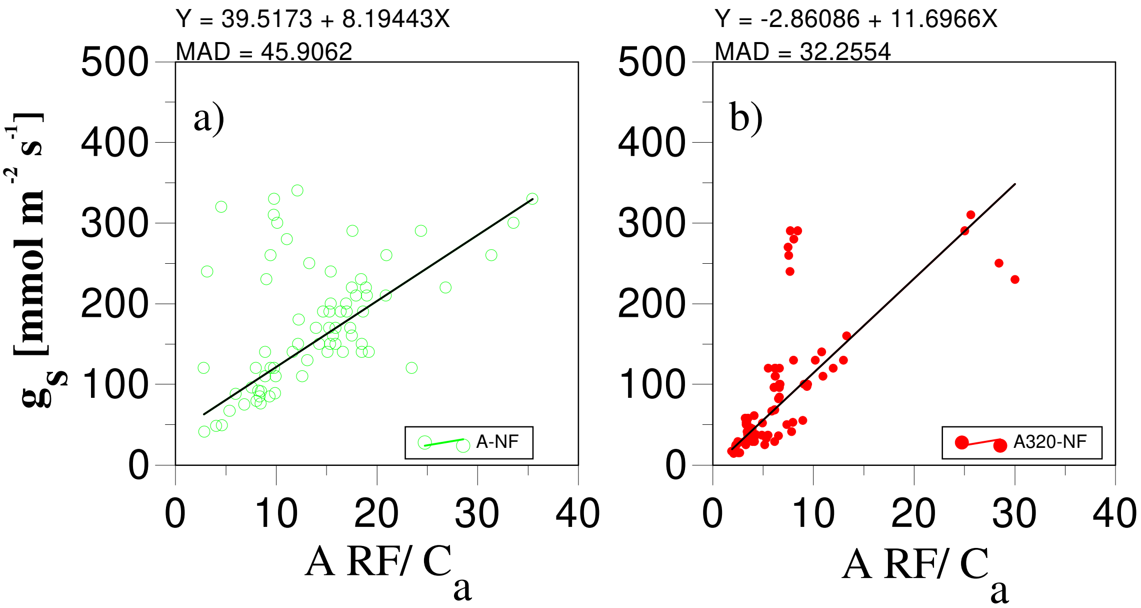


Abb. 3.63: Abhängigkeit der gemessenen Stomatären Leitfähigkeit g_S [mmol m^{-2} s^{-1}] von dem Produkt der Assimilation A [µmol m^{-2} s^{-1}] und der Relativen Feuchte RF [%] geteilt durch den CO_2-Außenpartialdruck c_a [Pa], Weizensorte Minaret im Jahr 1994. Anpassung der Geradengleichungen mit robuster Regression (MAD = „**M**edian **A**bsolute **D**eviation“).

Das Photosynthese-Modell alleine, d.h. unabhängig von dem Stomata-Modell, wurde in der Folge an einem Datensatz getestet, der verschieden von demjenigen der Modell-Parametrisierung war. Dieser Test wurde an Messungen der Momentan-Photosynthese vorgenommen, die 1994 an Fahnenblättern der Behandlungen A-NF, A320-NF, „+Düngung" unter den variablen Kammerbedingungen durchgeführt wurden und an denen bereits die Stomataseite modelliert wurde. Das Photosynthese-Modell wird betrieben mit den gemessenen interzellulären CO_2-Konzentrationen, die zu den Meßzeitpunkten von den Stomata über die Angebotsfunktion eingestellt wurden. Durch dieses Vorgehen ist es möglich Stomataeffekte abzutrennen. Die ermittelten Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten von CE und J_{max} wurden zugrundegelegt, R_D, Γ^*, K_m, V_{max} bei ihren Mittelwerten festgehalten. Das Modell beschreibt die Photosynthese also nun so, als ob nur die beiden Abschnitte der A/c_i-Kurve N- und T-abhängig seien, während die Krümmung vereinfachend als unbeeinflußt von den Faktoren angenommen wird (für eine Diskussion der Fehler siehe Kapitel IV.2.5.5). N-Gehalte wurden 1994 an Fahnenblättern mit dem C/N-Analysator bestimmt. Abbildung 3.64 zeigt die Gehalte. Die Werte liegen bezogen auf die Trockenmasse vor. Um den vom Modell verlangten Bezug auf die Blattfläche herzustellen, wurde multipliziert mit einem mittleren Verhältnis von Trockenmasse zu Blattfläche von 47,2 ± 8,30 g m^{-2}, bestimmt an Fahnenblättern von 27 Töpfen (unabhängig von der Behandlung). Nach Abbildung 3.64 hatten Fahnenblätter der Sorte Minaret 1994 unter erhöhtem CO_2 zu allen Terminen geringere N-Gehalte.

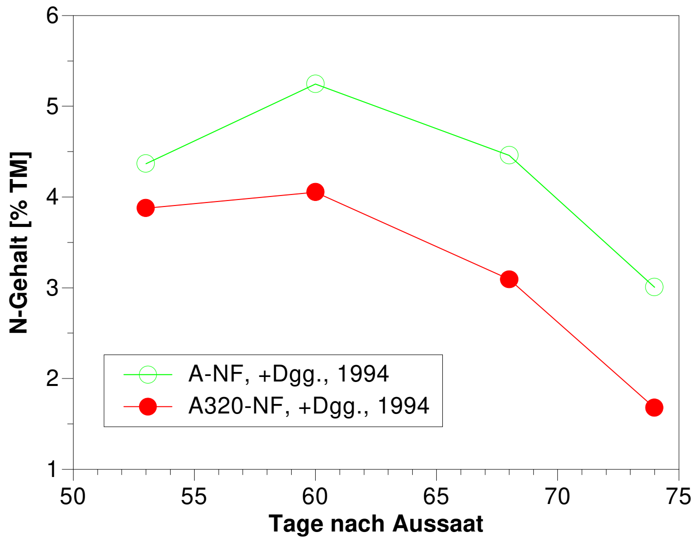


Abb. 3.64: Fahnenblatt-N-Gehalte für die Weizensorte Minaret im Jahr 1994 (n=4 pro Variante).

Abbildung 3.65 stellt das Ergebnis des Tests dar. Die Abbildung weist starke Abweichungen der gemessenen von der vorhergesagten Photosyntheserate nach. Das Modell überschätzte im allgemeinen die Photosynthese. Unter heutiger CO_2-Konzentration wurde die Photosynthese im Mittel um 2,8 µmol m^{-2} s^{-1} zu hoch eingeschätzt. Die Variation der Abweichungen war allerdings hoch, denn das R² der angepaßten Geradengleichung betrug hier nur 0,62. Unter erhöhtem CO_2 erschien es nicht sinnvoll eine Gerade anzupassen. Das Modell überschätzte die Photosynthese in A320-NF jedoch stärker als in A-NF. Die in Abbildung 3.65 b mit Symbolen dargestellten Meßtermine sollen zeigen, daß in A320-NF abgesunkene N-Gehalte am Tag 69-71 zu einer Reduktion der Photosyntheseraten führten.

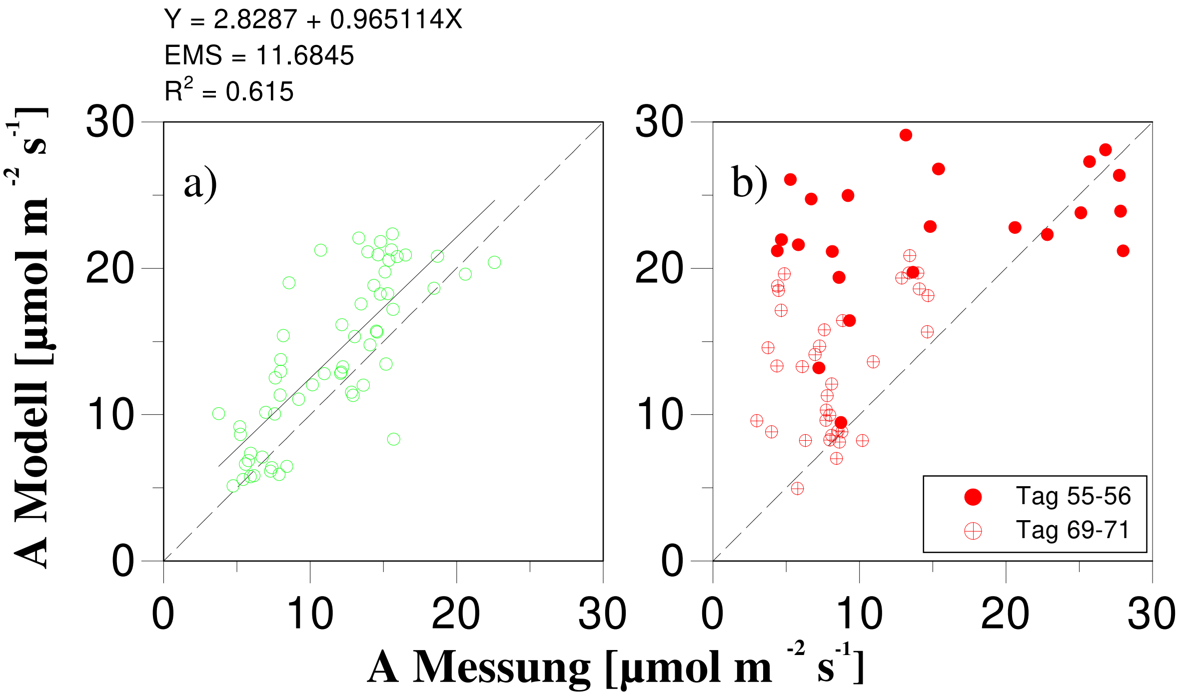


Abb. 3.65: Auftragung der modellierten Photosyntheserate (A_{Modell}) gegen die gemessene Photosyntheserate ($A_{Messung}$) für die Weizensorte Minaret im Jahr 1994. a) in A-NF, +Dgg. b) in A320-NF, +Dgg.

Bei diesen deutlichen Abweichungen des Photosynthese-Modells erschien eine Anwendung des kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells auf den Datensatz des Untersuchungsjahres 1994 nicht sinnvoll. Was zu tun bleibt, ist eine Analyse der Residuen, also der Modellabweichungen, um herauszufinden, unter welchen Umweltbedingungen das Modell versagte.

Abbildung 3.66 enthält eine Auftragung der Residuen gegen die Umweltvariablen. Die in Abbildung 3.66a gezeigten LOWESS-Linien (Chambers et al. 1983) zeigen eine deutliche Abhängigkeit der Residuen vom Meßtag, die für beide CO_2-Behandlungen ähnlich war. Davon gab es eine Ausnahme: Am Tag 55 wies A320-NF die höchsten, A-NF dagegen niedrige Modellabweichungen auf. A-NF-Messungen am Tag 55 fanden am Mittag bei Temperaturen von ca. 22-24°C statt. Zu dieser Zeit war es zudem wolkig. Am Nachmittag — und hier erfolgten A320-NF-Messungen — klarte es auf und es wurde wärmer (ca. 28°C). Dieser Befund entspricht dem der Abbildungen 3.66 c,d,e, daß ausschließlich geringe Abweichungen von den Meßwerten auftraten, wenn die Umweltbedingungen keine hohe Photosyntheserate erlaubten, wenn die Blattemperatur unterhalb von 26°C lag und wenn die relative Feuchte oberhalb von 50% lag und wenn die Photonenflußdichte unterhalb von 400 µmol m^{-2} s^{-1} lag. Die Konjunktion „und“ als Satzverbindung ist mit Bedacht gewählt, weil die genannten Umweltparameter im Freiland, besonders aber in den Kammern, stark korrelieren. An wolkigen Tagen mit geringem Lichtangebot war es im Meßzeitraum zugleich kühl und feucht. Es bestand darüber hinaus keine klare Beziehung der Residuen zu den Größen T_{Blatt}, PPFD, RF. Auch keine deutliche Beziehung zu der Strahlungssumme bis zur Messung konnte festgestellt werden.

Abschließend muß die Eingangsfrage dieses Kapitels „Läßt sich durch ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell, getrieben von Blatt-N-Gehalt und Umweltvariablen zum Meßzeitpunkt, die Fahnenblattphotosynthese sowohl unter CO_2-Außenkonzentration als auch unter erhöhter CO_2-Konzentration vorhersagen?“ mit einem klaren Nein beantwort werden.

Kurzzusammenfassung:

- Die Anpassung an die Datenpunkte der A/c_i-Kurven durch das Photosynthese-Modell von Farquhar et al. (1980) gelang überzeugend.
- N-Abhängigkeiten wurden für die Kernparameter des Photosynthese-Modells CE und J_{max} entwickelt. Beide Größen waren linear abhängig von dem flächenbezogenen Blatt-N-Gehalt.
- Temperatur-Abhängigkeiten wurden für CE und J_{max} entwickelt. Bei tiefer Temperatur sank besonders J_{max} ab. Hohe Temperatur reduzierte v.a. CE, während J_{max} geringfügig absank.
- Das Stomata-Modell nach Ball, Woodrow & Berry (1987) wurde an Gaswechselmessungen des Jahres 1994 für A-NF, A320-NF, +Dgg. parametrisiert. Die Stomatäre Leitfähigkeit g_s war linear abhängig von $A \cdot RH/c_a$. Probleme bereiteten Ausreißer mit hohem g_s als Resultat der variablen Meßbedingungen in den Kammern. Es wurde deshalb eine robuste Regression durchgeführt. Die Steigung g_1 war für erhöhtes CO_2 etwas größer. Auffällig war der massive Stomataschluß unter erhöhtem CO_2.
- Das Photosynthese-Modell alleine wurde an den Messungen der Fahnenblattphotosynthese aus dem Jahr 1994 getestet, indem die gemessenen (durch Stomataöffnungsweite eingestellten) c_i vorausgesetzt wurden. Die ermittelten Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten von CE und J_{max} wurden zugrundegelegt, R_D, Γ^*, K_m, V_{max} bei ihren Mittelwerten festgehalten. Zugrundegelegt wurden Fahnenblatt-N-Gehalte, die unter erhöhtem CO_2 niedriger lagen.
- Das Modell überschätzte im allgemeinen die gemessene Photosyntheserate, besonders unter erhöhtem CO_2. Es existierte allerdings auch eine hohe Variation der Residuen. Unter erhöhtem CO_2 früher absinkende N-Gehalte führten zu reduzierten Photosyntheseraten. Bei den deutlichen Abweichungen des Photosynthese-Modells alleine erschien eine Anwendung des kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells nicht sinnvoll.
- Die Residuenanalyse zeigte, daß keine deutliche Beziehung der Residuen zu Strahlungssumme, T_{Blatt}, PPFD, RF bestand.
- Die Frage „Läßt sich durch ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell, getrieben von Blatt-N-Gehalt und Umweltvariablen zum Meßzeitpunkt, die Fahnenblattphotosynthese in A-NF, A320-NF vorhersagen?“ muß mit einem klaren Nein beantwortet werden.

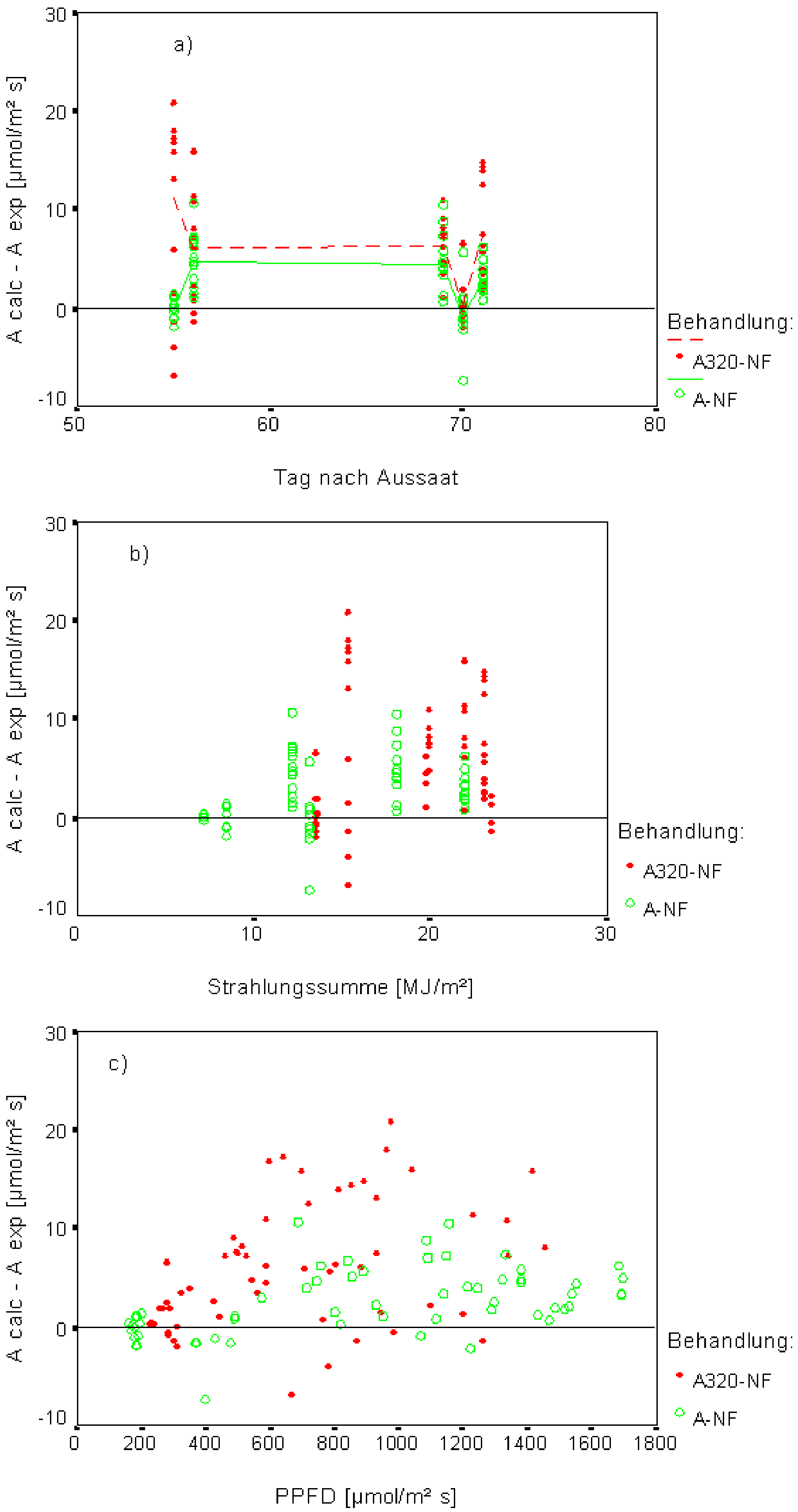
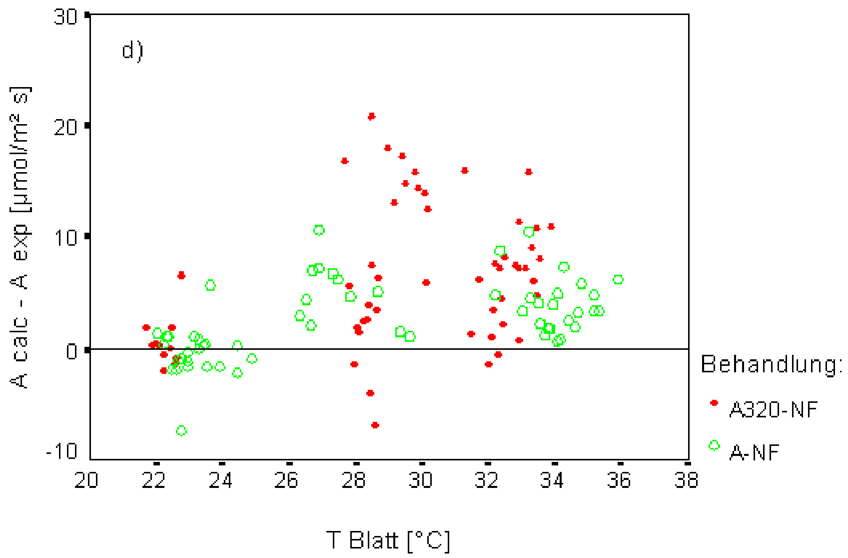


Abb. 3.66: Auftragung der Residuen A_{calc}-A_{exp} gegen
a) den Tag nach Aussaat
b) die Strahlungssumme bis zur Messung
c) die Photonenflußdichte



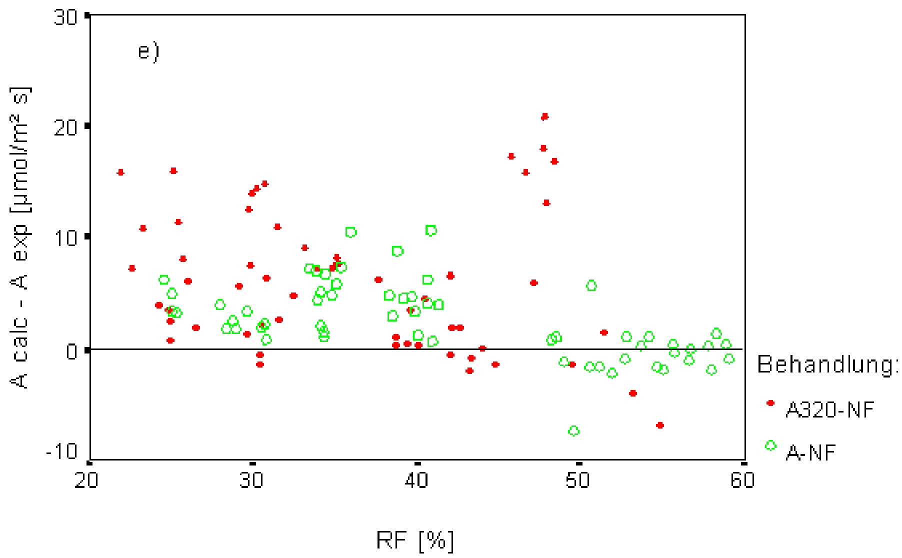


Abb. 3.66 (Fortsetzung): Auftragung der Residuen A_{calc}-A_{exp} gegen
d) die Blattemperatur
e) die Relative Luftfeuchte

III.2.5.6 Die Kohlenhydrat-Gehalte in Blättern

Dieses Kapitel soll die Klärung der Detailfrage herbeiführen, welche Rückschlüsse man aus den Blatt-Kohlenhydratgehalten auf die Quellen-/Senken-Charakteristik von Weizen unter erhöhtem CO_2 ziehen kann.

Dazu wurden 1995 Kohlenhydratmessungen in jüngsten Blättern der Haupthalme, später in Fahnenblättern der Haupthalme, an der Sorte Minaret vorgenommen. Die Blätter stammten von den funktionalen Ernten, an denen jeweils zwei Töpfe pro Variante (aus je 2 Kammern) geerntet wurden. Wegen der geringen Wiederholungszahl pro Ernte, bei der eine Überprüfung der Voraussetzungen für Varianzanalyse und multiplen Mittelwertvergleich nicht möglich war, wurde keine Statistik durchgeführt. Die Statistik wurde hier geopfert, um zeitlich differenzierte Informationen über die Quellen-/Senken-Charakteristik zu erhalten. In die Messungen wurden die Behandlungen A-NF, A-NF1,5, A320-NF, A320-NF1,5 in der „+Düngung“ einbezogen. Ergebnisse werden getrennt für Stärke und Wasserlösliche Kohlenhydratfraktionen dargestellt. Wasserlösliche Kohlenhydrate wurden als Saccharose, Fructane und reduzierende Zucker (Glucose, Fructose, etc.) charakterisiert. Kohlenhydrat-Konzentrationen in Blättern unterliegen einem Tagesgang und variieren in Abhängigkeit von der Strahlungssumme. Es wurde deshalb eine konstante Erntezeit (14^{00} Uhr) eingehalten. Die Tages-Strahlungssumme bis zur Erntezeit ist als wichtige Bezugsgröße in den Graphiken enthalten. Am Tag 33 nach Aussaat wurde mit 4,59 MJ m^{-2} die geringste Strahlungssumme erreicht, am Tag 63 mit 17,92 MJ m^{-2} die höchste. An den übrigen Terminen lagen die Werte auf einem einheitlichen Niveau, ungefähr in der Mitte der Extrema.

Das wichtigste Ergebnis bei den Stärkegehalten ist deren absoluter Betrag: Selbst bei CO_2-Begasung stieg der Gehalt im Mittel nie über 2% der Trockenmasse an, wie Abbildung 3.67 zeigt. Der zeitliche Verlauf zeigt folgende Besonderheiten: Hohe Konzentrationen wurden zur 2. Ernte gemessen. Trotz identischer Strahlungssumme nahm die Konzentration zu Ernte 3 ab und erreichte bei Ernte 4 ein Minimum. Diese Termine fallen in den Zeitraum, in dem die Halmsenken gefüllt werden. Danach (Ernte 5) trat strahlungsbedingt ein Konzentrationsanstieg auf. Die Konzentrationen blieben jedoch zur Ernte 6 (ausgenommen in A-NF) erhöht, obwohl die Kornfüllung im vollen Gange war und sich die Strahlungssumme auf einem Niveau befand, das nur halb so hoch war wie zu Ernte 5. Im Vergleich mit dem Ergebnis des Absolutbetrages sind die übrigen sekundär: Daß in A-NF der Stärkegehalt unter 0,5% blieb; daß CO_2-Begasung den Gehalt erhöhte, und zwar maximal auf 1,5%; daß der Ozoneinfluß meist in höhere Gehalte mündete.

Die wasserlöslichen Kohlenhydrate wiesen mit 5-25% vom Trockengewicht einen viel höheren Anteil auf als die Stärke (siehe Abbildung 3.68). Die Saccharose stellte mit 4-15% den Hauptanteil der wasserlöslichen Kohlenhydrate, gefolgt von den Fructanen, deren Konzentration im zeitlichen Verlauf sehr variabel war und die maximal 7% der Trockenmasse ausmachten, und den reduzierenden Zuckern, die einen Anteil von 2-4% an der Trockenmasse stellten. CO_2-bedingte Unterschiede der Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate traten am 63. und 69. Tag nach Aussaat auf. Es erfolgte dann durch CO_2 ungefähr eine Verdopplung der Konzentration, und es wurden in A320-NF 20% TM erreicht. Der hohe Wert am Tag 63 war sicherlich z.T. strahlungsbedingt, denn an diesem Tag war die Strahlungssumme etwa doppelt so hoch wie an den übrigen Tagen. Tag 69 hatte eine geringere Strahlungssumme und lag zeitlich in der Kornfüllungsphase. Es war demzufolge eine geringe Konzentration zu erwarten (siehe Diskussion). Die beschriebenen Unterschiede können zum größten Teil auf die Saccharose zurückgeführt werden, aber auch die Fructane und die reduzierenden Zucker trugen in geringerem Maße zu dem Unterschied bei. Ozon erhöhte die Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate leicht. Der Einfluß entsprach dem bei der Stärke festgestellten.

<u>Kurzzusammenfassung:</u>

- Stärke spielte in Blättern mengenmäßig eine untergeordnete Rolle und blieb unter 2% TM. Auf den zeitlichen Verlauf nahm die Quellen-/Senken-Charakteristik Einfluß. CO_2 und O_3 (leicht) erhöhten die Stärkekonzentration. Die maximale Konzentration betrug in A-NF 0,5% und in A320-NF 1,5% TM.
- Die Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate erreichte maximal 25% TM. Unter den wasserlöslichen Kohlenhydraten war Saccharose am stärksten vertreten, gefolgt von Fructanen, dann von reduzierenden Zuckern. CO_2-bedingte Unterschiede in den wasserlöslichen Kohlenhydraten traten erst in Fahnenblättern während der Kornfüllungsphase auf und waren hauptsächlich auf Saccharose zurückzuführen. Bei Vorliegen einer mittleren Strahlungssumme (Tag 69) war dieser Unterschied unerwartet. Die Konzentration wurde in dieser Zeit durch CO_2 verdoppelt auf 20% TM. Ozon erhöhte den Gehalt leicht.

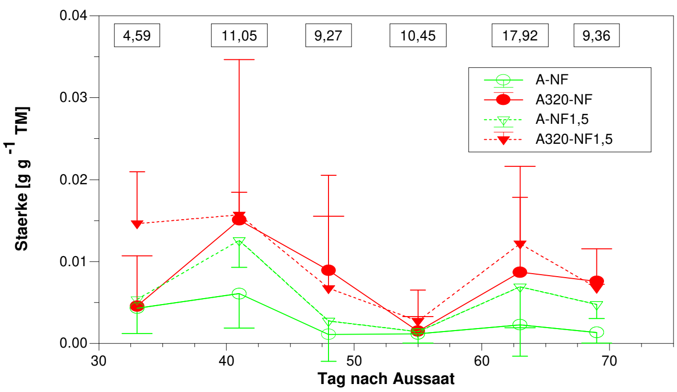


Abb. 3.67: Stärkekonzentrationen in jüngsten Blättern/ Fahnenblättern der Weizensorte Minaret im Jahr 1995 (n = 2). Eingerahmte Zahlen geben die Tages-Strahlungssumme in MJ m^{-2} bis zur Ernte um 14^{00} Uhr an.

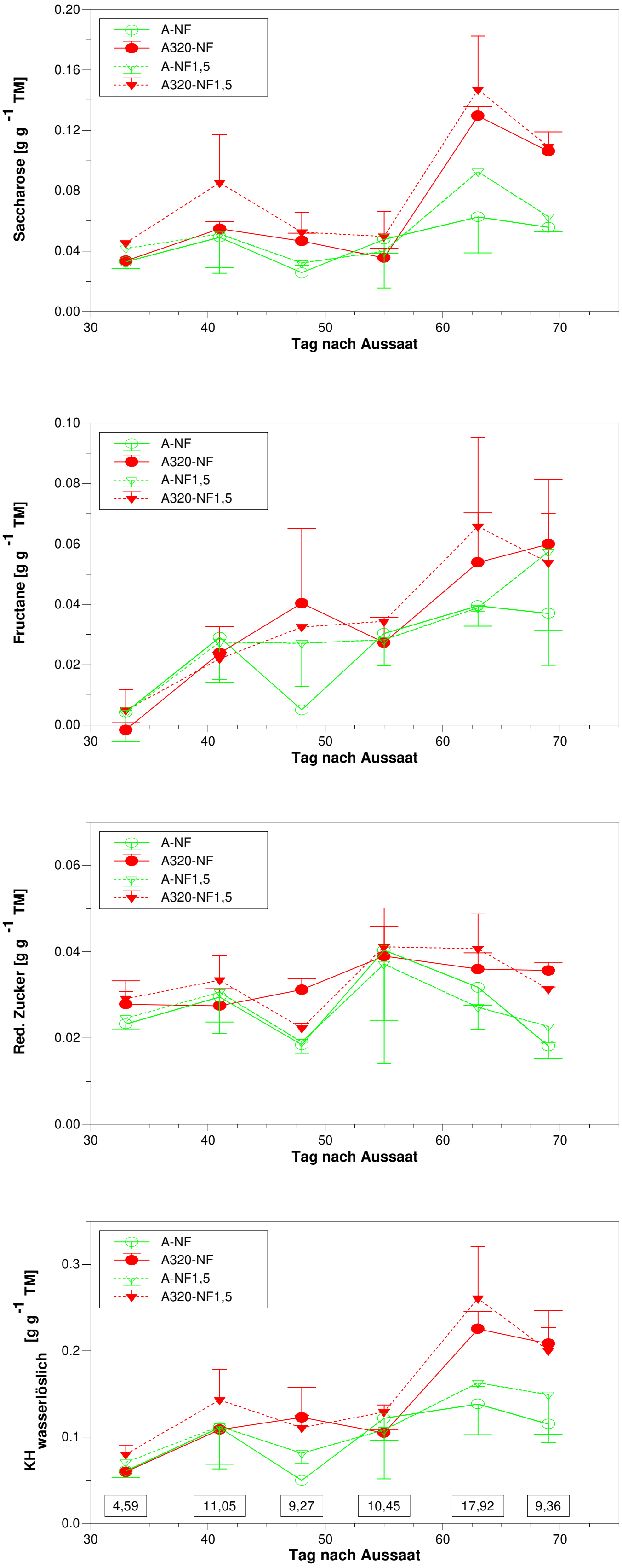


Abb. 3.68: Konzentrationen wasserlöslicher Kohlenhydratfraktionen in jüngsten Blättern/ Fahnenblättern der Weizensorte Minaret im Jahr 1995 (n = 2). Eingerahmte Zahlen geben die Tages-Strahlungssumme in MJ m^{-2} bis zur Ernte um 14^{00} Uhr an.