

KOMPENSATORISCHE UND VERSTÄRKENDE EFFEKTE ZWISCHEN PHOTOSYNTHESE UND WACHSTUM

SO₂-Begasung von Radieschen und Kombinationsversuche mit variablem Licht- und Stickstoffangebot

Manfred Küppers, George Koch, Barbara I. L. Küppers, Celia Chu
und Harold A. Mooney

ABSTRACT

Shifts in assimilate allocation of radishes (*Raphanus sativus* x *raphanistrum*) may enhance or compensate for physiological changes at the leaf level (photosynthesis), by this optimizing resource use. This is demonstrated in a growth experiment of combined light availability (high/low), photoperiod (long/short) and nitrogen availability (high/low). Plants were raised hydroponically in a specially designed growth chamber. Despite lower carbon gain (per leaf area) they exhibit higher biomass increment than controls. Furthermore, radishes (*Raphanus sativus* L.) were fumigated with 0,4 μ PaPa⁻¹ sulfur dioxide in the shoot environment and compared to untreated control plants. Resulting from shifts in carbon allocation, plants grew faster than predicted from the SO₂-inhibited CO₂ assimilation.

We conclude that the efficiency of assimilate use is more important for growth than the amount of carbohydrates available. Leaf area appears to be more important for growth than net photosynthesis per area. Whence, we may not extrapolate from photosynthetic capacity or CO₂ assimilation rate to actual biomass increment.

keywords: *photosynthetic performance, carbon partitioning, growth analysis, nitrogen/light acclimation, photoperiod, SO₂ inhibition, stomata, leaf ontogeny, radish*

1. EINLEITUNG

Die qualitativen Wirkungen unterschiedlichen Stickstoffangebots, unterschiedlicher Lichtverhältnisse und variabler Tageslängen auf die Photosynthese der Blätter und auf das Wachstum einer Pflanze sind bekannt (RAWSON und HACKETT 1974; CHABOT et al. 1979; BJÖRKMANN 1981; GULMON und CHU 1981; SALISBURY 1981; JURIK et al. 1982; RUNGE 1983; KEATING et al. 1985; FIELD und MOONEY 1986; HIROSE und WERGER 1987; EVANS et al. 1988; DEJONG et al. 1989). Wir wissen ebenfalls, wie Schwefeldioxid auf diese pflanzlichen Parameter wirkt (MAJERNIK und MANSFIELD 1970; TINGEY et al. 1971; BLACK 1982; WINNER et al. 1985; HEBER et al. 1987; SCHULZE et al. 1987; KREMER et al. 1987; BAUCH und MICHAELIS 1988; SIEBKE et al. 1989; SCHÄFER et al. 1989). Aber auch heute noch sind die Wirkungen kombinierter Umwelteinflüsse auf das pflanzliche Verhalten nicht ausreichend verstanden, insbesondere im Wechselspiel zwischen Photosynthese und Wachstum. Oftmals werden die Wirkungen einzelner Umweltparameter beschrieben und in ihren physiologischen, cytologischen und biochemischen Detaileffekten analysiert, ohne aber deren Bedeutung für einen übergeordneten Prozeß wenigstens annähernd zu quantifizieren. Aus diesem Grunde wollten wir wissen, ob physiologische Veränderungen durch andere pflanzliche Prozesse verstärkt oder kompensiert werden können. Erst dann nämlich können wir Konkurrenzstärke, Plastizität und Anpassungsvermögen von Arten beurteilen.

Verstärkungen und Kompensationen werden erkennbar, wenn pflanzliche Regelbeziehungen Berücksichtigung finden. Im folgenden betrachten wir die Pflanze als ein stark vereinfachtes System, bestehend aus zwei miteinander konkurrierenden Regelkreisen, die beide für sich betrachtet positiv rückkoppeln (Abb. 1): Über Wurzeln werden Nährstoffe und Wasser aufgenommen. Eine günstigere Stickstoffversorgung erhöht die Photosynthese-Kapazität der Blätter, was unter ausreichendem Lichtangebot den tatsächlichen CO₂-Gewinn ansteigen läßt. Hieraus resultiert ein höherer Kohlenhydratvorrat, der auch den Wurzeln zur Verfügung steht. Entsprechendes gilt auch für den Sproß (Abb. 1): Kohlenhydrate, die nach ihrer Synthese in ihm verbleiben und dort genutzt werden, fördern Blatt(flächen)wachstum und die Neubildung von Blättern, so daß die Blattpopulation ansteigt. Auch dieses wirkt sich im allgemeinen förderlich auf die Assimilatmenge aus, so daß sich auch hier ein Regelkreis schließt.

Offensichtlich werden beide Regelkreise durch die Bilanz der Allokation von Kohlenhydraten auf Sproß und Wurzel miteinander verknüpft (Abb. 1). Dies kann kompensatorisch wirken, denn es darf eine konkurrenzähnliche Situation in der Pflanze bezüglich Kohlenhydraten vermutet werden.

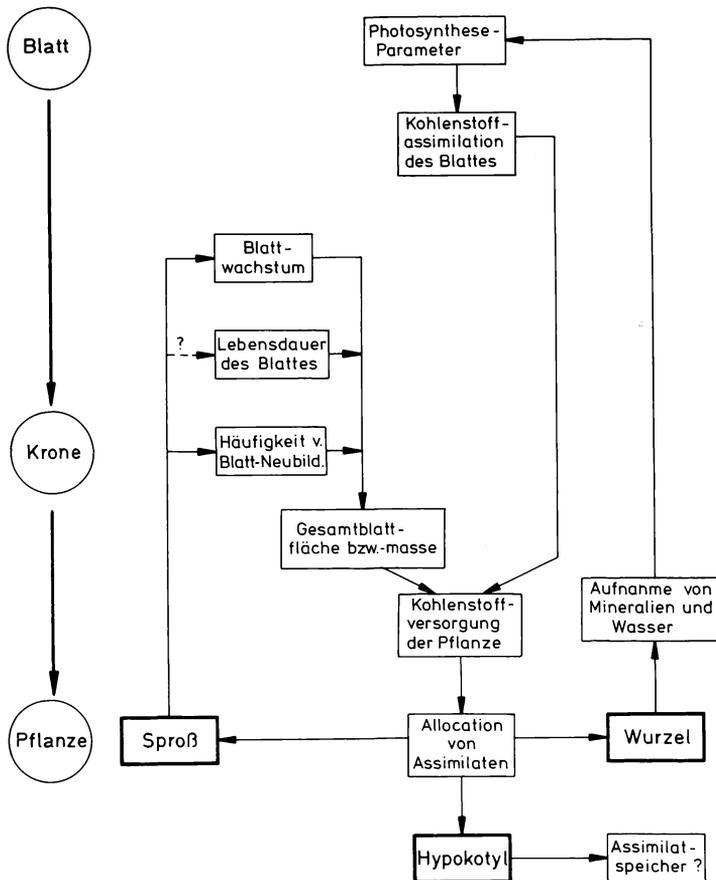


Abb. 1: Im Modell läßt sich annehmen, daß die Kohlenhydratversorgung einer Pflanze über mindestens zwei verschiedene, miteinander konkurrierende Regelkreise bestimmt wird (dünne Pfeile: positiver Effekt). Solche Wechselwirkungen werden erst in einem integrativen Forschungsansatz erkennbar (dicke Pfeile). Im Falle von Radieschen wirkt das Hypokotyl wie ein Assimilatspeicher. (verändert nach KÜPPERS et al. 1988).

2. PFLANZENMATERIAL UND METHODIK

Einerseits wurden in Kombinationsversuchen unter kontrolliertem Stickstoff-, Strahlungsangebot und unterschiedlicher Photoperiode (Tab. 1) Radieschen-Hybride, *Raphanus sativus x raphanistrum*, kultiviert, und andererseits Radieschen, *Raphanus sativus* L., der Kulturform 'cherry bell' mit SO₂ begast (Tab. 2). Die Anzucht erfolgte hydroponisch in speziell umgebauten Wuchskammern, in denen die wurzelverfügbare Nährstoffkonzentration und die Wurzeltemperatur geregelt wurde. Die Wurzelbiomasse ließ sich quantitativ ernten. Im Bereich des Sprosses wurden Licht, Temperatur, Luftfeuchte und die Konzentration von CO₂ und SO₂ konstant gehalten. Atmosphärisches SO₂ konnte nicht aus dem Sproßbereich in den Wurzelraum bzw. in die Nährlösung gelangen. Eine ausführliche Beschreibung des Anzuchtssystems und der verwendeten Nährlösungen findet sich bei KOCH et al. (1987).

Tab. 1: Anzuchtbedingungen von Radieschen-Hybriden, *Raphanus sativus x raphanistrum*, im Versuch mit unterschiedlich kombiniertem Licht- und Stickstoffangebot und verschiedene Tageslängen.

A. Anzuchtbedingungen, die in allen Kombinationsexperimenten unverändert blieben:

Sproßumgebung

Lufttemperatur am Tage und in der Nacht:	25/15 °C
Relative Luftfeuchte (Tag und Nacht)	60 %
CO ₂ -Partialdruck in der Luft	31-33 Pa
Luftdruck	101,3 kPa
Klimatische Faktoren für die Gaswechsellmessungen	siehe KÜPPERS et al. 1988

Wurzelumgebung

Temperatur des Nährmediums	15 °C
Nährlösung (mit Ausnahme von Stickstoff)	siehe KOCH et al. 1987

B. Anzuchtbedingungen in unterschiedlichen Kombinationen

<i>Sproßumgebung</i>			<i>Wurzelraum</i>		
Tageslänge (h)	Einstrahlungsintensität ($\mu\text{mol quanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Tägliche Strahlungsdosis ($\mu\text{mol quanta m}^{-2}$)	Kürzel	Stickstoffangebot	
				niedrig (10 μM)	hoch (100 μM)
14	700	35	14H	◇	□
14	280 ^A	14	14L	◆	■
6	700	14	6H	△	○
6	400 ^A	8	6L	▲	●

^A Unterschiedliche Lichtstufen bei niedrigem Licht gehen auf einen zusätzlichen Anzuchtversuch mit intermediärer Photoperiode von 10 h und einer Tages-Strahlungsdosis von 14 $\mu\text{mol quanta m}^{-2}$ zurück. Diese Werte sind nicht aufgeführt, da sie mit den hier wiedergegebenen Resultaten aus den extremeren Anzuchtbedingungen übereinstimmen.

Tab. 2: Anzuchtbedingungen für SO₂-begaste Radieschen, *Raphanus sativus* L.

Sproßumgebung

SO ₂ -Konzentration in der Luft	0 µPaPa ⁻¹
Kontrolle und in der Nacht	0,4 µPaPa ⁻¹
Begasung (nur am Tage)	15/10 °C
Lufttemperatur am Tage und in der Naht	60 %
Relative Luftfeuchte (Tag und Nacht)	800 µmol quanta m ⁻² s ⁻¹
Strahlungsintensität (photosynthetisch aktive)	33 Pa
CO ₂ -Partialdruck in der Luft	101,3 kPa
Luftdruck	
Klimatische Faktoren für die Gaswechsellmessungen	siehe MOONEY et al. 1988

Wurzelumgebung

Temperatur des Nährmediums	15 °C
Nährlösung	siehe KOCH et al. 1987
Nitratangebot	5 µM

Während des Wachstums wurden an intakten Blättern verschiedene Photosynthese-Parameter mit einem Gaswechsellmeßsystem (z.B. KOCH et al. 1971; SCHULZE et al. 1972; WINNER und MOONEY 1980; ATKINSON und MOONEY 1986; KÜPPERS et al. 1987) ermittelt. Ebenfalls wurde die Nettphotosynthese der gesamten Krone gemessen. Da sich die Blätter überwiegend horizontal entfalteteten, war es außerdem möglich, von den Messungen an einzelnen Blättern auf die Krone zu schließen; es ergaben sich sehr gute Übereinstimmungen (KÜPPERS et al. 1988). Zur Ernte wurden die Pflanzen in Sproß, Wurzel und Hypocotyl zerlegt, ihr Trockengewicht und Stickstoffgehalt (KJELDAHL) der Komponenten bestimmt. In zwei unterschiedlichen Wachstumsexperimenten haben wir vergleichbare Aussagen erhalten. Um den integrativen Charakter unseres Ansatzes zu betonen, werden deren Ergebnisse fort-schreitend von der Stufe einzelner Blätter bis hin zur Ebene der Gesamtpflanze vorgestellt.

3. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

3.1 Wachstumsexperiment mit unterschiedlichen Kombinationen aus Licht- und Stickstoffangebot und Photoperiode

Ein höheres Nitratangebot im Wurzelraum erhöht die blattflächenbezogene Photosynthesekapazität signifikant und in allen Fällen, während die aktuelle Photosyntheserate im wesentlichen durch das Strahlungsangebot bestimmt wird (KÜPPERS et al. 1988). Für alle Anzuchtbedingungen kann aber eine einheitliche Beziehung zwischen Photosynthesekapazität pro Trockenmasse und Stickstoffgehalt der Blätter beobachtet werden (Abb. 2; vgl. auch FIELD und MOONEY 1986). Wenn Blätter altern, sinkt die Photosynthesekapazität mit dem Stickstoffgehalt entsprechend der Beziehung in Abb. 2.

Neben Photosynthesekapazität und ausreichendem Strahlungsangebot ist die Entwicklung einer Blattpopulation für den CO₂-Gewinn einer Pflanze von entscheidender Bedeutung (RAWSON und HACKETT 1974). In Abb. 3 wird zwar die Photosynthesekapazität als Maß für die Blattaktivität verwendet, ihr zeitlicher Verlauf zeigt aber, daß im Langtag Blätter von Radieschen schneller altern als im Kurztag, unabhängig vom Strahlungsangebot oder der Stickstoffversorgung. Da im Langtag häufiger neue Blätter ausgebildet werden, deren Spreite sich außerdem schneller entfaltet, steigt in der Bilanz die Blattpopulation und Blattfläche der Krone schneller an (KÜPPERS et al. 1988; vgl. auch POOK 1984).

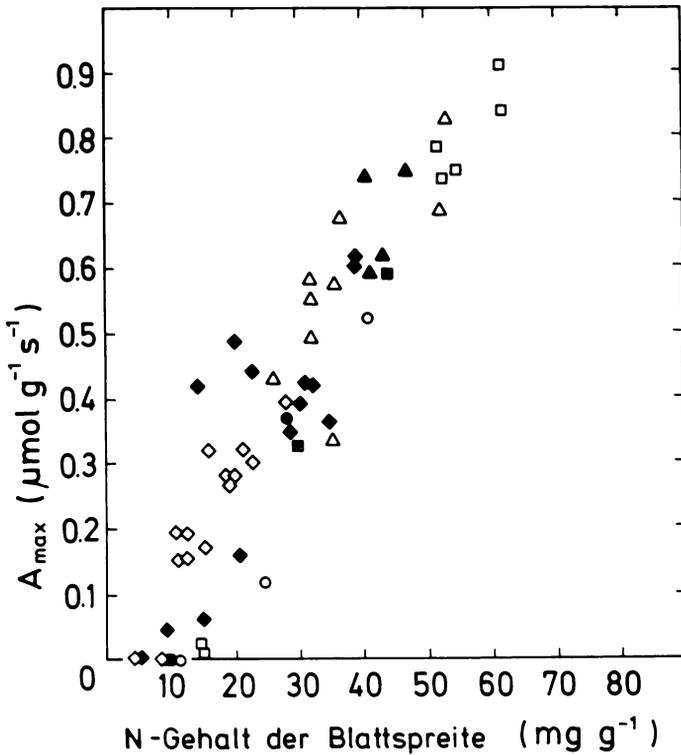


Abb. 2: Photosynthesekapazität (A_{\max} , pro Trockenmasse) als Funktion des Stickstoffgehaltes (jeweils bezogen auf dieselbe Blattspreite). Mit zunehmendem Blattalter sinken Photosynthesekapazität und N-Gehalt. Symbole wie in Tabelle 1B. (aus KÜPPERS et al. (1988), verändert).

Die CO_2 -Assimilation der gesamten Krone integriert sowohl über die Nettophotosynthese der Einzelblätter als auch über die Gesamtblattfläche einer Pflanze (CALDWELL et al. 1986). Wir müssen jedoch mindestens zwei verschiedene Photosyntheseraten auf der Kronenebene unterscheiden (Abb. 4): Kronenphotosynthese (A_{canopy}) ist hier definiert als CO_2 -Fixierungsrate der Krone bezogen auf Gesamtblattfläche der Krone. Diese ist um so größer, je höher das Strahlungsangebot im photosynthetisch aktiven Bereich ist (Abb. 4 A, B). Unterschiedliches Stickstoffangebot hat hierauf nur einen geringen Einfluß, ebenso wenig wirkt sich die Photoperiode oder fortschreitendes Pflanzenalter aus. Völlig anders verhält sich aber die absolute CO_2 -Fixierungsrate des Sprosses (P_{canopy}). Mit der Zeit steigt diese an (Abb. 4 C, D), da die gesamte in der Krone befindliche Blattfläche wächst. Die größten Werte und Veränderungen werden erwartungsgemäß und als Folge deutlich unterschiedlichen Wachstums im Langtag bei vollem Licht und bei hoher Stickstoffversorgung beobachtet, die niedrigsten im Kurztag bei niedrigem Licht und geringem N-Angebot. Für intermediäre Bedingungen aber (Langtag bei geringem Lichtangebot gegenüber Kurztag bei vollem Licht) kann das Ergebnis nicht vorhergesagt werden, obwohl die tägliche Lichtdosis in beiden Fällen identisch ist (Tab. 1 B): Bei hoher N-Versorgung verändern sich A_{canopy} und P_{canopy} überwiegend gleichsinnig, während bei niedrigem N-Angebot P_{canopy} höher im Langtag bei niedrigem Licht als im Kurztag bei vollem Licht ist. Somit verhalten sie A_{canopy} und P_{canopy} unter diesen Bedingungen zueinander gegenläufig.

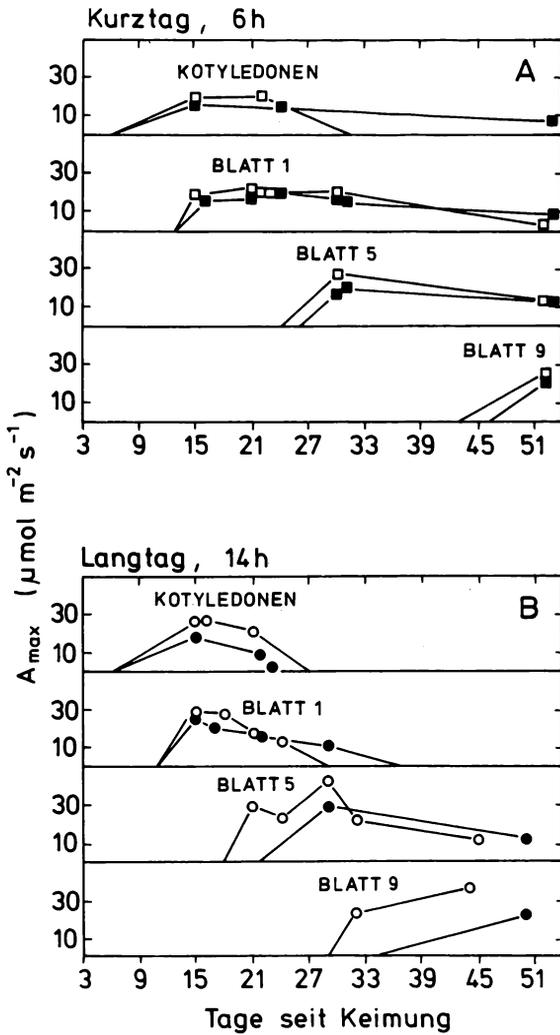


Abb. 3: Der Verlauf von Photosynthesekapazität (A_{max}) mit fortschreitendem Pflanzenalter, hier bei hoher N-Versorgung und bezogen auf projizierte Fläche der Spreite. Für dasselbe Blatt zeigt das Pflanzenalter fortschreitende Blattnalterung an. A: im Kurzttag; B: im Langtag. Symbole wie in Tabelle 1B. (aus KÜPPERS et al. (1988), verändert).

Das Ergebnis folgt aus der Entwicklung der Blattpopulation, die ihrerseits Ausdruck der Assimilat-Allokation zwischen Wurzel und Sproß ist. Für den Zeitpunkt der letzten Ernte wird diese deshalb in Tab. 3 vorgeführt: Erwartungsgemäß wird relativ mehr Biomasse (hier 10 %) im Sproß, d.h. in den Blättern als assimilierender Fläche, festgelegt, wenn das Stickstoffangebot hoch ist. Das Allokationsmuster wird nur geringfügig durch Tageslänge und Lichtangebot beeinflusst, es verändert sich auch nicht mit fortschreitendem Pflanzenalter, sobald die Keimlings- und Etablierungsphase abgeschlossen ist (nicht gezeigt). Offensichtlich wird eine Pflanze, der viel Stickstoff zur Verfügung steht, mit der Zeit eine größere Krone entwickeln und Biomasse akkumulieren (Tab. 3 B), unabhängig davon, ob ihre Photosynthesekapazität, ihre aktuelle Photosyntheserate der Blätter oder der Krone von der veränderten Nährstoffsituation beeinflusst worden sind.

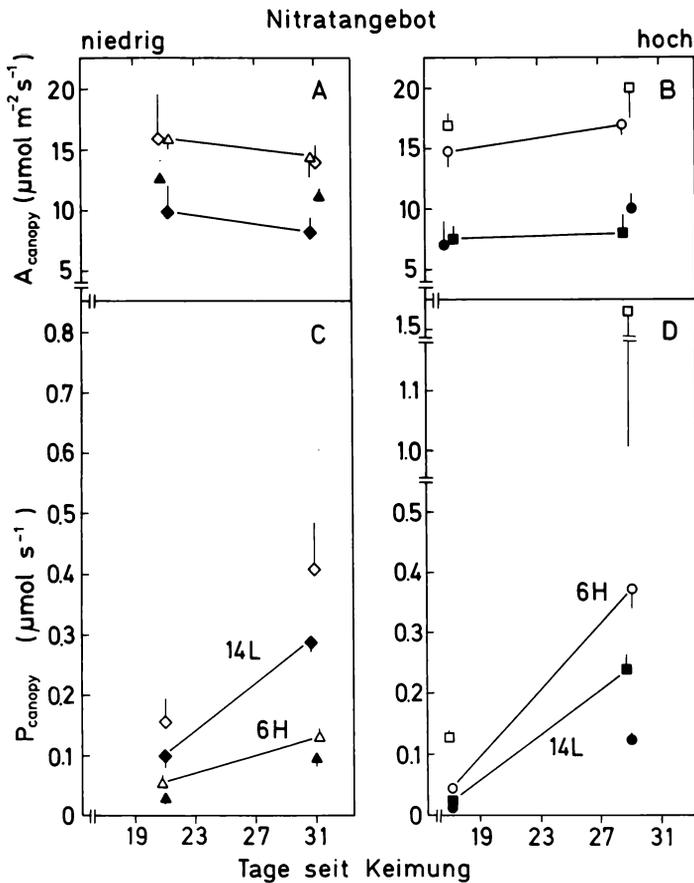


Abb. 4: Kronenphotosynthese (A_{canopy}), definiert als CO_2 -Fixierungsrate der gesamten Krone bezogen auf die Gesamtblattfläche, bei niedrigem (A) und hohem (B) Stickstoffangebot, und absolute CO_2 -Fixierungsrate des Sprosses (P_{canopy}), ebenfalls bei niedriger (C) und hoher (D) N-Versorgung. Balken geben den Standardfehler für $n = 4$ an. Symbole wie in Tab. 1B. (aus KÜPPERS et al. (1988), verändert).

Tabelle 4 hebt die Bedeutung des Wechselspiels zwischen Allokation einerseits und Photosyntheseverhalten andererseits exemplarisch hervor: Bedeutsame Meßgrößen aus den verschiedenen Anzuchtbedingungen, zueinander ins Verhältnis gesetzt, zeigen zum einen eine Verstärkung und zum anderen eine Kompensation von Photosynthese-Eigenschaften auf. Offensichtlich reflektiert das Verhalten der Photosynthese nicht das resultierende Wachstum. Zum gleichen Ergebnis kommen ÅGREN und INGESTAD (1987); und auch LINDER und ROOK (1984) beobachteten an Koniferen, daß eine Düngung mit Stickstoff stärker die Nadelproduktion fördert als die Photosyntheserate der Blätter.

3.2 Wachstumsexperiment mit SO_2 -Begasung der Krone

Verschiedene Photosynthese-Eigenschaften werden durch Schwefeldioxid signifikant beeinflusst (Tab. 5), so z.B. die Photosynthesekapazität bei natürlichem CO_2 -Gehalt der Luft, A_{max} , die Photosynthesekapazität bei einem interzellulären CO_2 -Partialdruck von 80 Pa, A_{c80} , die Quantenausbeute bezogen auf eingestrahktes Licht, QY (obwohl diese nur geringfügig kleiner

Tab. 3: Allokation von Trockenmasse einerseits und Pflanzenwachstum andererseits (Abkürzungen siehe Tab. 1B; Standardfehler für n=4 sind angegeben; aus KÜPPERS et al. 1988, vereinfacht).

A: Verteilung von Trockenmasse auf Sproß, Wurzel und Hypokotyl

	Stickstoffangebot					
	niedrig			hoch		
	Sproß (%)	Hypokotyl (%)	Wurzel (%)	Sproß (%)	Hypokotyl (%)	Wurzel (%)
14H	69 ± 2	3 ± 0,5	28 ± 2	78 ± 2	4 ± 0,5	18 ± 2
14L	71 ± 3	3 ± 0,5	26 ± 3	80 ± 1	4 ± 1	16 ± 2
6H	68 ± 2	5 ± 1	27 ± 3	79 ± 2	5 ± 1	16 ± 3
6L	74 ± 1	4 ± 0,5	22 ± 2	81 ± 1	4 ± 1	15 ± 2

B. Trockenmasse (g) der Pflanzen zum Zeitpunkt der letzten Ernte (46 Tage nach Keimung)

	Stickstoffangebot	
	niedrig	hoch
14H	9,5 ± 0,5	38,7 ± 5,1
14L	7,7 ± 1,3	12,4 ± 3,8
6H	2,5 ± 0,4	4,6 ± 1,2
6L	2,0 ± 0,3	2,8 ± 0,3

Tab. 4: Verstärkende und kompensatorische Effekte folgen aus dem Wechselspiel zwischen Photosynthese und Wachstum, hier exemplarisch vorgestellt für ausgewählte Anzuchtbedingungen im Langtag (14 h).

Lichtangebot	Stickstoffangebot	A _{max} (μmol m ⁻² s ⁻¹)	A	P _{canopy} (μmol s ⁻¹)	Trockenmasse (g)
hoch	hoch	31	20	1,55	38,7
hoch	niedrig	22	16	0,41	9,5
	Faktor	1,4	1,3	3,8	4,1 Verstärkung
niedrig	hoch	22	9	0,24	12,4
hoch	niedrig	22	16	0,41	9,5
	Faktor	1,0	0,6	0,6	1,3 Kompensation

wird. Sie erwies sich als hochsignifikant proportional zur Quantenausbeute bezogen auf absorbiertes Licht; nicht gezeigt), und nicht zuletzt die Effektivität der Carboxylierung, A/P_i , welches ein Maß für die Aktivität der Ribulosebisphosphat-Carboxylase-Oxygenase darstellt (von CAEMMERER und FARQUHAR 1981). Für den tatsächlichen Kohlenstoffgewinn ist aber entscheidend, daß auch die Nettophotosynthese, A , unter SO_2 -Begasung signifikant um 23 % erniedrigt ist. Unbeeinflusst bleiben Dunkelatmung, R , und der CO_2 -Partialdruck in den Interzellularen der Blätter, P_i . Ein konstantes P_i ist die Folge einer zur Nettophotosynthese proportionalen Änderung der Blattleitfähigkeit, die auch ATKINSON und WINNER 1989 beobachteten.

Tab. 5: Photosynthese-Parameter von Radieschen-Blättern. A_{max} : Photosynthesekapazität unter normalen CO_2 -Gehalt der Luft; $g_{(A_{max})}$: zu A_{max} korrespondierende Blattleitfähigkeit; p_i : interzellulärer CO_2 -Partialdruck für A_{max} ; A_{c80} : Photosynthesekapazität für $p_i = 80$ Pa; R = Dunkelatmung; QY = apparente Quantenausbeute; $\Delta A/\Delta p_i$: Effizienz der Carboxylierung bei niedrigem p_i (< 20 Pa); A : tatsächliche Nettophotosynthese. Es sind Mittelwerte mit Standardabweichungen angegeben. Weitere Details finden sich bei KÜPPERS (1988) und MOONEY et al. (1988).

	* A_{max}	$g_{(A_{max})}$	P_i	* A_{c80}	R	* QY	* $\Delta A/\Delta p_i$	* A
Kontrolle	29,1 ± 3,0	750 ± 174	25,1 ± 0,9	46,9 ± 2,5	-2,9 ± 0,3	0,048 ± 0,001	1,59 ± 0,19	24,7 ± 2,5
SO_2 - behandelt	22,3 ± 1,1	512 ± 36	24,6 ± 0,3	40,2 ± 1,0	-2,7 ± 0,1	0,045 ± 0,001	1,23 ± 0,03	18,9 ± 1,0

A_{max} , A_{c80} , R , A in ($\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$); $g_{(A_{max})}$ in ($mmol\ m^{-2}s^{-1}$); p_i in (Pa); QY in ($\mu mol\ CO_2/\mu mol\ quanta$); $\Delta A/\Delta p_i$ in ($\mu mol\ m^{-2}s^{-1}\ Pa^{-1}$). * Signifikant verschieden ($P < 0,05$, t-Test).

Es ist zu erwarten, daß ein verringertes A das Wachstum beeinflusst. So zeigt Abb. 5 A, daß sowohl die Gesamt-trockenmasse als auch die Trockenmasse des Hypokotyls unter SO_2 -Begasung signifikant geringer ausfällt als unter Kontrollbedingungen. Aber auch das 'Wurzel'/Sproß-Verhältnis nimmt unter Schadstoffbelastung ab (Abb. 5 B, C). Offensichtlich investieren SO_2 -begaste Pflanzen relativ mehr Kohlenhydrate in den Sproß, obwohl die individuelle Blattfläche verringert ist (Abb. 5 D). Aus Abb. 6 läßt sich ferner erkennen, daß bei verminderter Netto-Assimilationsrate (NAR) die spezifische Gesamtblattfläche (LAR; bezogen auf ihre gesamte Trockenmasse) angestiegen ist. Hieraus folgt, daß unter SO_2 -Belastung kostengünstigere Blätter ausgebildet werden.

Die soeben dargestellten Parameter, ferner Messungen von Sproß- und Wurzelatmung und elementarem Kohlenstoffgehalt wurden für Wachstumssimulationen verwendet (HUNT und PARSONS 1974; für Detailangaben siehe MOONEY et al. 1988). Es zeigte sich, daß Kontrollpflanzen am besten wachsen (Abb. 7). Würde aber die bei Schadstoffbelastung verminderte Photosyntheserate allein für geringeres Wachstum verantwortlich ist, dann resultierte die Kurve aus Abb. 7 mit dem geringsten Wachstum. Wird die bei Begasung beobachtete Verschiebung der Allokation berücksichtigt, ergibt sich eine kleinere Wachstumsminderung, als aus der Photosyntheserate geschlossen werden kann (Abb. 7).

Offensichtlich kann eine veränderte Assimilatverteilung zwischen Wurzel und Sproß die durch Schwefeldioxid-Belastung verringerten Nettophotosyntheserate teilweise kompensieren. Dieses Ergebnis entspricht völlig der Kompensation aus dem ersten Experiment, in welchem wir Strahlungs- und Stickstoffangebot und Tageslänge variierten. Über die physiologischen Prozesse einer solchen Kompensation ist nichts bekannt, es ist aber wahrscheinlich, daß es sich lediglich um veränderte Umsatzraten gleich Mechanismen handelt, die in ihrer Bilanz zu Kompensationen einerseits oder Verstärkungen andererseits führen. Bereits MONSI und MURATA (1970) haben auf die Bedeutung des Allokationsmusters für das Wachstum hingewiesen und dies in ihren einfachen Modellen dargestellt.

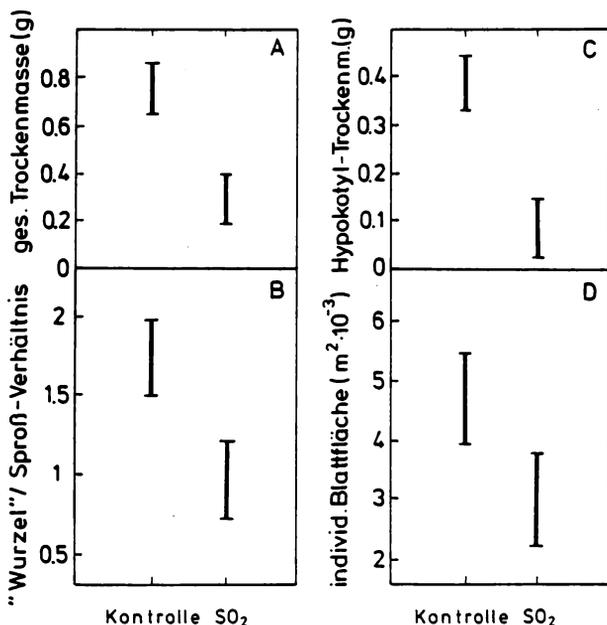


Abb. 5: Gesamttrockenmasse (A), "Wurzel"/Sproß-Verhältnis ("Wurzel" schließt Hypokotyl ein) (B), Hypokotyl-Trockenmasse (C) und individuelle Blattfläche von 35 Tage alten Radieschen aus einem Kontrollversuch und unter SO₂-Belastung. Balken zeigen 95% LSD ("least significant difference") an. (aus MOONEY et al. (1988), verändert).

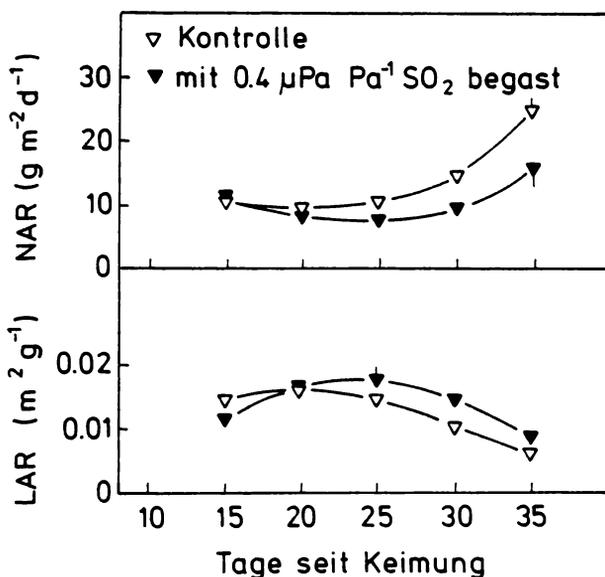


Abb. 6: Die zeitliche Entwicklung der Netto-Assimilationsrate (NAR) und der spezifischen Blattfläche (LAR = "leaf area ratio", hier Gesamtblattfläche pro Gesamtblattmasse) aus einem Kontrollversuch und unter SO₂-Belastung. Balken geben den Standardfehler an (n=4). (aus MOONEY et al. (1988), verändert).

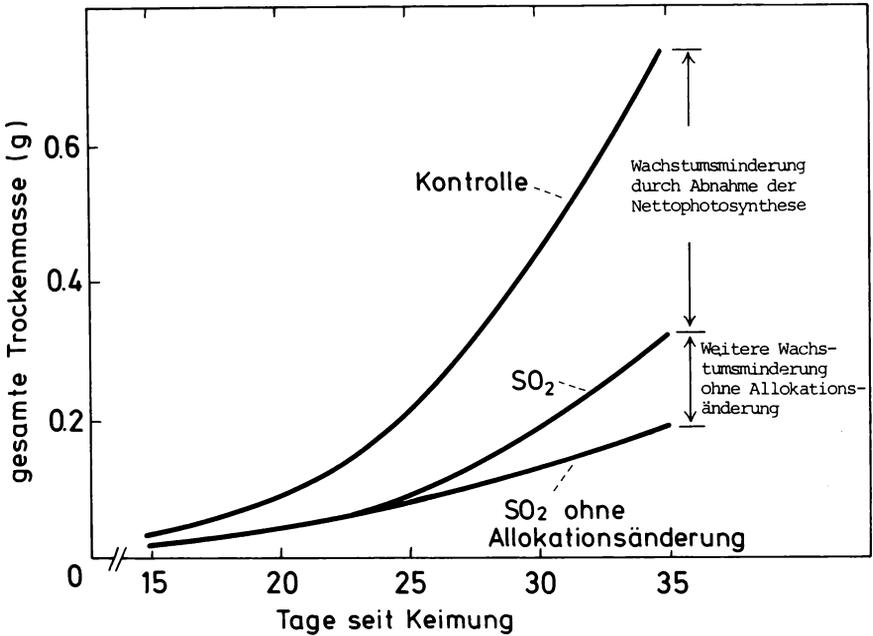


Abb. 7: Simuliertes Wachstum von Radieschen aus einem Kontrollversuch und unter SO₂-Belastung, letzteres aber einerseits ohne und andererseits mit beobachteter Allokations-Veränderung (vergl. hierzu Abb. 5B). (aus MOONEY et al. (1988), verändert).

4. SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die beschriebenen Ergebnisse lassen die folgenden Schlußfolgerungen zu:

1. Auf dem Wege der Integration von der Blattebene zur Gesamtpflanze sind sowohl Kompensationen als auch Verstärkungen zu beobachten. Sie sind eine Folge veränderter Kohlenhydratversorgung einerseits und Allokation andererseits.
2. Als Folge der Allokation kann die Nutzung von Assimilaten für das Wachstum stärker ausschlaggebend sein als die eigentliche Assimilatmenge.
3. Die grüne Blattmasse bzw. -fläche ist für das Wachstum entscheidender als die Photosyntheserate pro Fläche. Aus diesem Grunde kann von der Photosynthesekapazität oder -rate nicht auf die Wachstumsrate geschlossen werden.
4. Wir können vermuten, daß es sich jeweils um die gleichen physiologischen und biochemischen Mechanismen der Allokation handelt; ihre quantitativen Resultate führen aber zu unterschiedlichen Äußerungen (Verstärkung oder Kompensation), die aus den Mechanismen selbst nicht ableitbar sind.
5. Wahrscheinlich treten physiologische 'Stressituationen' erst dann auf, wenn Kompensationen nicht ausreichen. Dies ist unabhängig davon, ob Kompensationen zufällig oder als gezieltes Programm (z.B. evolutiv erworben) erfolgen.

LITERATUR

- ÄRGEN G.I., INGESTAD T., 1987: Root:shoot ratio as a balance between nitrogen productivity and photosynthesis. - *Plant. Cell Environ.* 10: 573-586.
- ATKINSON C.J., MOONEY H.A., 1986: A field portable gas exchange system for measuring carbon dioxide and water vapour exchange rates of leaves during fumigation with SO₂. - *Plant. Cell Environ.* 9: 711-721.
- ATKINSON C.J., WINNER W.E., 1989: Midification of stomatal conductance by sulphur dioxide. - *J. Exp. Bot.* 40: 461-467.
- BAUCH J., MICHAELIS W. (Hrsg.), 1988: Das Forschungsprogramm Waldschäden am Standort "Postturm" Forstamt Farchau/Ratzeburg. - Forschungsbericht des GKSS-Forschungszentrum Geesthacht GmbH, Geesthacht.
- BJÖRKMANN O., 1981: Responses to different quantum flux densities. - In: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. (Hrsg.) *Physiological plant ecology I* *Encycl. Plant. Physiol. N.S.* 12A: 57-107.
- BLACK V.J., 1982: Effects of sulphur-dioxide on physiological processes of plants. - In: UNSWORTH, M.H., ORMROD, D.P. (Hrsg.) *Effects of gaseous air pollutants in agriculture and horticulture*, Butterworths, London: 67-91.
- CAEMMERER S. VON, FARQUHAR G.D., 1981: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. - *Planta* 153: 376-387.
- CALDWELL M.M., MEISTER H.-P., TENHUNEN J.D., LANGE O.L., 1986: Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia: measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. - *Trees* 1: 25-41.
- CHABOT B.F., JURIK T.W., CHABOT J.F., 1979: Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis. - *Am. J. Bot.* 66: 940-945.
- DEJONG T.M., DAY K.R., JOHNSON R.S., 1989: Partitioning of leaf nitrogen with respect to within canopy light exposure and nitrogen availability in peach (*Prunus persica*). - *Trees* 3: 89-95.
- EVANS J.R., CAEMMERER S. VON, ADAMS III W.W. 1988: Ecology of photosynthesis in sun and shade. - CSIRO, Melbourne, Australien.
- FIELD C., MOONEY H.A., 1986: The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. - In: GIVNISH, TH. J.(Hrsg.) *On the economy of plant form and function*. Cambridge (University Press): 25-55.
- GULMON S., CHU C.C., 1981: The effects of light and nitrogen on photosynthesis, leaf characteristics, and dry matter allocation in the chaparral shrub, *Diplacus aurantiacus*. - *Oecologia* 49: 207-212.
- HIROSE T., WERGER M.J.A., 1987: Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. - *Oecologia* 72: 510-526.
- HEBER U., LAISK A., PFANZ H., LANGE O.L., 1987: Wann ist SO₂ Nährstoff und wann Schadstoff? - Ein Beitrag zum Waldschadensproblem. - *Allg. Forst Zeitschrift* 27/28/29: 700-705.
- HUNT R., PARSONS I.T., 1974: A computer program for deriving growth-functions in plant growth-analysis. - *J. Appl. Ecol.* 11: 297-307.
- JURIK T.W., CHABOT J.F., CHABOT B.F., 1982: Effects of light and nutrients on leaf size, CO₂ exchange, and anatomy in wild strawberry (*Fragaria virginiana*). - *Plant Physiol.* 70: 1044-1048.
- KEATING B.A., WILSON G.L., EVENSON J.P., 1985: Effects of photoperiod on growth and development of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). - *Aust. J. Plant Physiol.* 12: 621-630.
- KOCH G., WINNER W.E., NARDONE A., MOONEY H.A., 1987: A system for controlling root and shoot environment for plant growth studies. - *Environ. Exp. Bot.* 27: 365-377.
- KOCH W., LANGE O.L., SCHULZE E.-D., 1971: Ecophysiological investigations on wild and cultivated plants in the Negev desert. I. Methods: A mobile laboratory for measuring carbon dioxide and water vapour exchange. - *Oecologia* 8: 296-309.

- KREMER H., PFANZ H., HARTUNG W., 1987: Die Wirkung saurer Luftschadstoffe auf Verteilung und Transport pflanzlicher Wachstumsregulatoren in Laub- und Nadelblättern. Konsequenzen für streß- und entwicklungsphysiologische Prozesse. - Allg. Forst Zeitschrift 27/28/29: 741-744.
- KÜPPERS M., 1988: Water vapour and carbon dioxide exchange of leaves as affected by different environmental conditions. - Acta Horticulturae 229: 85-112.
- KÜPPERS M., SWAN A.G., TOMPKINS D., GABRIEL W.C.L., KÜPPERS B.I.L., LINDER S., 1987: A field portable system for the measurement of gas exchange of leaves under natural and controlled conditions: examples with field-grown *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. ssp. *pauciflora*, *E. behriana* F. Muell. and *Pinus radiata* R. Don. - Plant Cell Environ. 10: 425-435.
- KÜPPERS M., KOCH G., MOONEY H.A., 1988: Compensating effects to growth of changes in dry matter allocation in response to variation in photosynthetic characteristics induced by photoperiod, light and nitrogen. - Aust. J. Plant Physiol. 15: 287-298.
- LINDER S., ROOK D.A., 1984: Effects of mineral nutrition on carbon dioxide exchange and partitioning in trees. - In: BOWEN, G.D., NAMBIAR E.K.S. (Hrsg.): Nutrition of plantation forests, London (Academic Press): 211-236.
- MAJERNIK O., MANSFIELD T.A., 1970: Direct effects of SO₂ pollution on the degree of stomatal opening. - Nature 277: 377-378.
- MONSI M., MURATA Y., 1970: Development of photosynthetic systems as influenced by distribution of matter. - In: SETLIK J. (Hrsg.) Prediction and measurement of photosynthetic productivity, Wageningen: 115-129.
- MOONEY H.A., KÜPPERS M., KOCH G., GORHAM J., CHU C., WINNER W.E., 1988: Compensating effects to growth of carbon partitioning changes in response to SO₂-induced photosynthetic reduction in radish. - Oecologia 75: 502-506.
- POOK E.W., 1984: Canopy dynamics of *Eucalyptus maculata* Hook. II: Canopy leaf area balance. - Aust. J. Bot. 32: 405-413.
- RAWSON H.M., HACKETT C., 1974: An exploration of the carbon economy of the tobacco plant. III. Gas exchange of leaves in relation to position on the stem, ontogeny and nitrogen content. - Aust. J. Plant Physiol. 1: 551-560.
- RUNGE M., 1983: Physiology and ecology of nitrogen nutrition. - In: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. (Hrsg.): Physiological plant ecology III. Encycl. Plant Physiol. N.S. 12 C: 163-200.
- SALISBURY F.B., 1981: Responses to photoperiod. - In: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. (Hrsg.): Physiological plant ecology I. Encycl. Plant Physiol. N.S. 12 A: 135-167.
- SCHÄFER H., KRIEGER H., TROST N., BOSSEL H., 1989: Computersimulation des Wachstumsverhaltens von Altbuchenbeständen unter Schadstoffbelastung. - In: ULRICH, B. (Hrsg.): Ergebnisse neuerer, ökosystemarer Untersuchungen an Buchenbeständen im Solling. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Universität Göttingen Bd. 49: 169-175.
- SCHULZE E.-D., LANGE O.L., LEMBKE G., 1972: A digital registration system for net photosynthesis and transpiration measurements in the field and an associated analysis of errors. - Oecologia 10: 151-166.
- SCHULZE E.-D., OREN R., ZIMMERMANN R., 1987: Die Wirkung von Immissionen auf 30jährige Fichten in mittleren Höhenlagen des Fichtelgebirges auf Phyllit. - Allg. Forst Zeitschrift 27/28/29: 725-730.
- SIEBKE K., BADECK F.W., KOHLMEIER G.H., PLÖCHL M., WIENTZEK C., 1989: Modellierung der Schwefeldioxidaufnahme in das System Blatt und dessen Metabolisierung in verschiedenen Zellkompartimenten. - In: ULRICH, B. (Hrsg.): Ergebnisse neuerer, ökosystemarer Untersuchungen an Buchenbeständen im Solling. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 49 Universität Göttingen: 159-168.
- TINGEY D.T., HECK W.W., REINERT R.A., 1971: Effect of low concentration of ozone and sulfur dioxide on foliage, growth and yield of radish. - J. Am. Hortic. Soc. 96: 369-371.

- WINNER W.E., MOONEY H.A., 1980: Ecology of SO₂ resistance. I. Effects of fumigations on gas exchange of deciduous and evergreen shrubs. - *Oecologia* 44: 290-295.
- WINNER W.E., MOONEY H.A., GOLDSTEIN R.A., 1985: Sulfur dioxide and vegetation. Physiology ecology, and policy issues. - Stanford (University Press).

ADRESSE

Manfred Küppers
George Koch
Barbara I. L. Küppers
Celia Chu
Harold A. Mooney
Department of Biological Sciences, Stanford University
Stanford, CA 94305
USA

augenblickliche Adresse:

Manfred Küppers
Barbara I. L. Küppers
Institut für Botanik
Technische Hochschule Darmstadt
Schnittspahnstraße 10
D-W-6100 Darmstadt

George Koch
Department of Vegetable Crops
UC Davis
Davis, CA 956 16
USA

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [19 3 1991](#)

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: [Kompensatorische und verstärkende Effekte zwischen Photosynthese und Wachstum - SO₂-Begasung von Radieschen und Kombinationsversuche mit variablem Licht- und Stickstoffangebot 307-320](#)