

Arten der *Chenopodietea* unter erhöhter CO₂-Konzentration: Reaktion der photosynthetischen Licht- und Dunkelprozesse

Michael Götzl, Uwe Grüters, Jens Kattge, Andreas Fangmeier und Hans-Jürgen Jäger

Synopsis

Effects of CO₂ enrichment on photosynthetic processes in nitrophilous annual species

Annual species with C₃ (*Chenopodium album* L. and *Senecio vulgaris* L.) or C₄-CO₂-fixation pathway (*Amaranthus retroflexus* L.) were exposed to 400 or 715 μmol mol⁻¹ CO₂ at two levels of nitrogen supply (0 or 250 kg ha⁻¹) in open-top field chambers, and chlorophyll fluorescence kinetics and rubisco content and activity were analysed. Chlorophyll fluorescence did not respond to CO₂ enrichment, only in *C. album* somewhat lower vitality indices were found at high CO₂. In all species, chlorophyll fluorescence responded to different nitrogen supply indicating that there was nitrogen limitation at low N. This effect was most pronounced in *A. retroflexus*. The content of rubisco related to total soluble leaf proteins was not affected by either of the treatments. However, the absolute content related to leaf weight was significantly reduced by low N supply in *C. album* and in *A. retroflexus*. Assessment of rubisco activity in *C. album* suggested that downward adjustment of the photosynthetic apparatus has taken place in this species.

CO₂-Erhöhung, C₃, C₄, *Chenopodium*, *Senecio*, *Amaranthus*, Photosynthese, Chlorophyll-Fluoreszenz, RubisCO

CO₂ enrichment, C₃, C₄, *Chenopodium*, *Senecio*, *Amaranthus*, photosynthesis, chlorophyll-fluorescence, rubisco

1 Einleitung

Die Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre ist seit Beginn der Industrialisierung bereits um ca. 30 % angestiegen und wird selbst unter günstigsten Umständen (Einfrieren und Reduktion der Emission) bis Ende des nächsten Jahrhunderts ca. 550 μmol mol⁻¹ erreichen (HOUGHTON & al. 1995). Die Vegetation wird – unabhängig von möglichen klimatischen Auswirkungen – auf ein erhöhtes Angebot an CO₂ als einzige Kohlenstoffquelle direkt reagieren (KÖRNER 1995).

Die Reaktionsbreite höherer Pflanzen auf erhöhte CO₂-Konzentrationen ist sehr groß; die in der Literatur für Pflanzen aus den unterschiedlichsten Ökosystemen dokumentierte Wachsförderung bei verdoppeltem CO₂ reicht von –37 bis +395 % (POORTER 1993). Auch innerhalb einzelner Systeme ist die Reaktion der Arten auf CO₂ so unterschiedlich, daß Veränderungen in der Artenzusammensetzung erwartet werden müssen (BAZZAZ 1990, LEADLEY & KÖRNER 1996, REYNOLDS 1996).

In vorangegangenen Untersuchungen (FANGMEIER & al. 1995) konnten wir zeigen, daß CO₂-Erhöhung das Wachstum, den Verlauf der phänologischen Entwicklung und das Konkurrenzgefüge in Modellpflanzengemeinschaften aus Vertretern der *Chenopodietea* (*Chenopodium album* L., *Senecio vulgaris* L. und *Amaranthus retroflexus* L.) deutlich beeinflusst. In der vorliegenden Arbeit sollten die primären Prozesse der CO₂-Fixierung in diesen Arten näher untersucht werden. Da die Nährstoffverfügbarkeit für die Antwort auf CO₂ eine wesentliche Rolle spielt (ARP 1991, MCCONNAUGHEY & al. 1993), wurde neben der CO₂-Konzentration auch die Stickstoffversorgung variiert. Als Wirkungsparameter dienten Chlorophyllfluoreszenz-Kinetiken, um Einflüsse auf die Lichtreaktionen zu erkennen (BILGER & SCHREIBER 1986, LICHTENTHALER & RINDERLE 1988, SCHREIBER & al. 1995), und Menge sowie Aktivität der Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (RubisCO) als Hinweis auf Veränderungen der Dunkelreaktionen und eine mögliche Akklimatisierung des Photosyntheseapparates (WEBBER & al. 1994).

2 Material und Methoden

Die drei o.g. Arten (*C. album*, *S. vulgaris* und *A. retroflexus*) wurden am 11.7.1995 in einem Gewächshaus in gedämpfter Komposterde in Töpfen mit 2,2 l Volumen ausgesät (2 (*C. album*) bzw. 3 (*S. vulgaris*, *A. retroflexus*) Pflanzen pro Topf). Nach Erreichen des Sechs-Blatt-Stadiums erfolgte die CO₂-Exposition vom 7.8.1995 (27 Tage nach Aussaat) bis zum 22.9.1995 (73 Tage nach Aussaat) in Open-top Freiland-Kammern (FANGMEIER & al. 1992). Die durchschnittlichen CO₂-Konzentrationen während der Ex-

positionsperiode betragen 400 bzw. 715 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Die Pflanzen erhielten entweder keine weitere Nährstoffgabe (-N), oder sie wurden mit insgesamt 500 mg N pro Topf bzw. 250 kg N ha⁻¹ (als Volldünger Wuxal® super, Fa. Aglukon, D-Düsseldorf), verteilt über fünf gleichgroße Gaben während der Expositionsperiode, gedüngt (+N). Chlorophyllfluoreszenz-Parameter wurden mit einem PAM-Chlorophyll-Fluorimeter (Fa. Walz, D-Effeltrich) nach Verdunkelung des jeweiligen Meßblatts für 25 Minuten an mindestens zwölf Terminen während der gesamten Expositionsperiode jeweils an nicht seneszenten Blättern durchgeführt. Aus den Chlorophyllfluoreszenz-Induktionskurven wurden der Vitalitätsindex (Rfd-Wert, = Verhältnis zwischen Fluoreszenzerniedrigung und steady-state Fluoreszenz) und das Verhältnis von variabler zu maximaler Fluoreszenz (F_v/F_{max}) berechnet. Für Bestimmungen von Aktivität und Menge der RubisCO fand drei Wochen nach Expositionsbeginn eine Probenahme von jungen, voll expandierten Blättern statt, die sofort in N₂flüssig schockgefroren wurden. Die Proteine wurden aus dem Blatthomogenat mit 10 %iger TCA gefällt, das Pellet dreimal mit

Aceton gereinigt und anschließend in Laemmliauftragungspuffer inkubiert. Die RubisCO-Menge wurde mittels SDS-Polyacrylamid-Gelelektrophorese und Auswertung der Proteinbanden durch einen Gelscanner ermittelt. Die erhaltenen Mengen wurden als absolute Gehalte pro Frischgewicht und als % des löslichen Proteins (Bestimmung nach LOWRY & al. 1951) berechnet. Die Messung der RubisCO-Aktivität erfolgte photometrisch nach SHARKEY & al. (1991). Das statistische Design des Experiments umfaßte zwei Kammerwiederholungen mit jeweils drei Töpfen á zwei bzw. drei Pflanzen jeder Pflanzenart pro Düngungsstufe. Die statistische Auswertung erfolgte mittels zweifaktorieller Varianzanalyse (CO₂ und N als unabhängige Variablen) auf der Basis der Kammermittelwerte.

3 Ergebnisse und Diskussion

Hinsichtlich der Chlorophyllfluoreszenz reagierte nur *C. album* mit signifikanten Veränderungen (Tab. 1) auf erhöhtes CO₂. Die Rfd-Werte waren in *C. album*

Tab. 1
Statistische Signifikanz von Behandlungseffekten (CO₂-Konzentration und Stickstoffversorgung) auf Parameter in Blättern von *Chenopodieta*-Arten nach Exposition in Freiland-Open-top Kammern (basierend auf zwei Kammerwiederholungen).
ns: nicht signifikant, *: P < 0,05, **: P < 0,01, ***: P < 0,001
1): initiale, 2): totale RubisCO-Aktivität, 3): RubisCO-Aktivitätsstatus (= Verhältnis initialer zu totaler Aktivität).

Table 1
Statistical significance of treatment effects (CO₂ concentration and nitrogen supply) on parameters assessed in leaves of *Chenopodieta* species after exposure in open-top field chambers (based on two chamber replicates).
ns: not significant, *: P < 0.05, **: P < 0.01, ***: P < 0.001
1) initial, 2) total activity of rubisco, 3) activity status of rubisco (= ratio of initial to total activity).

Parameter		Pflanzenart Species	CO ₂	N-Versorgung N supply	Interaktion Interaction
F _v /F _{max}		<i>C. album</i>	ns	*	ns
		<i>S. vulgaris</i>	ns	*	ns
		<i>A. retroflexus</i>	ns	*	ns
Rfd		<i>C. album</i>	*	*	ns
		<i>S. vulgaris</i>	ns	ns (P=0,058)	ns
		<i>A. retroflexus</i>	ns	***	ns
Gehalt lösliches Protein	Content of soluble protein	<i>C. album</i>	**	*	ns
		<i>S. vulgaris</i>	ns	ns	ns
		<i>A. retroflexus</i>	ns	ns (P=0,071)	ns
RubisCO-Menge	Rubisco-amount	<i>C. album</i>	**	*	ns
		<i>S. vulgaris</i>	ns	ns	ns
		<i>A. retroflexus</i>	ns	ns (P=0,085)	ns
RubisCO-Anteil (% lösl. Protein)	Rubisco as % of soluble protein	<i>C. album</i>	ns	ns	ns
		<i>S. vulgaris</i>	ns	ns	ns
		<i>A. retroflexus</i>	ns	ns	ns
Aktivität _{ini} ¹⁾	Activity _{ini}	<i>C. album</i>	**	ns	*
Aktivität _{tot} ²⁾	Activity _{tot}	<i>C. album</i>	**	ns	ns (P=0,072)
Akt.-Status ³⁾	Activity-status	<i>C. album</i>	ns	ns	ns

unter erhöhtem CO₂ um durchschnittlich (Mittel beider N-Behandlungen) 15 % verringert (Abb. 1a). Der Rfd-Wert stellt nach LICHTENTHALER & RINDERLE (1988) ein gutes Maß für die Aktivität des Photosyntheseapparates dar und läßt somit für *C. album* Effekte der Exposition unter erhöhtem CO₂ auf andere Schritte der CO₂-Fixierung vermuten. Im Einklang damit stehen die einzig in *C. album* verringerten Mengen an RubisCO unter erhöhtem CO₂ (s.u.).

Andere Chlorophyllfluoreszenzparameter wie das F_v/F_{max} - Verhältnis (Abb. 1b) oder die Anteile des photochemischen und des nicht-photochemischen Quenchs (q_p und q_n , Daten nicht gezeigt) wurden durch erhöhtes CO₂ in keiner der drei untersuchten Arten beeinflusst. Diese Befunde lassen den Schluß zu, daß die Effizienz der Energieübertragung aus den Antennensystemen auf den Primärakzeptor Q_a des PS II nicht beeinflusst wurde (BUTLER & KITAJIMA 1975) und daß keine Störungen der Elektronentransportkette durch erhöhtes CO₂ auftraten.

Demgegenüber litten alle drei Arten in der ungedüngten N-Behandlung offensichtlich unter Stickstoffmangel. Darauf deuten die jeweils signifikant oder

zumindest fast signifikant erhöhten F_v/F_{max} - und Rfd-Werte in der +N-Variante (vgl. Tab. 1). Während bei den beiden C₃-Arten (*C. album* und *S. vulgaris*) die Beeinflussung von F_v/F_{max} nur gering ausfiel (die Werte lagen in allen Behandlungen mit Werten zwischen 0,75 und 0,82 nahe den in der Literatur dokumentierten Maximalwerten von 0,83, BOLHAR-NORDENKAMPF & al. 1989, BAKER 1991), reagierte die C₄-Art *A. retroflexus* sehr deutlich auf die Stickstoffversorgung. Warum die Reaktion auf unterschiedliche N-Versorgung in *A. retroflexus* deutlich stärker ausfiel, läßt sich aus unseren Daten nicht endgültig ermitteln. Die Biomasseentwicklung pro Topf und die damit verbundene N-Aquisition durch die Pflanzen aus den (für alle drei Arten gleichgroßen) N-Pools im Wurzelraum war für alle Arten fast identisch, so daß eine stärkere Stickstoffentnahme aus dem Bodenvorrat als Ursache für die Reaktion von *A. retroflexus* nicht in Frage kommt.

Die Menge an RubisCO, bezogen auf das Blattgewicht (Abb. 1c), wurde nur in *C. album* durch CO₂-Erhöhung in Form einer durchschnittlich 23 %igen Reduktion beeinflusst. Dieser Befund könnte die in

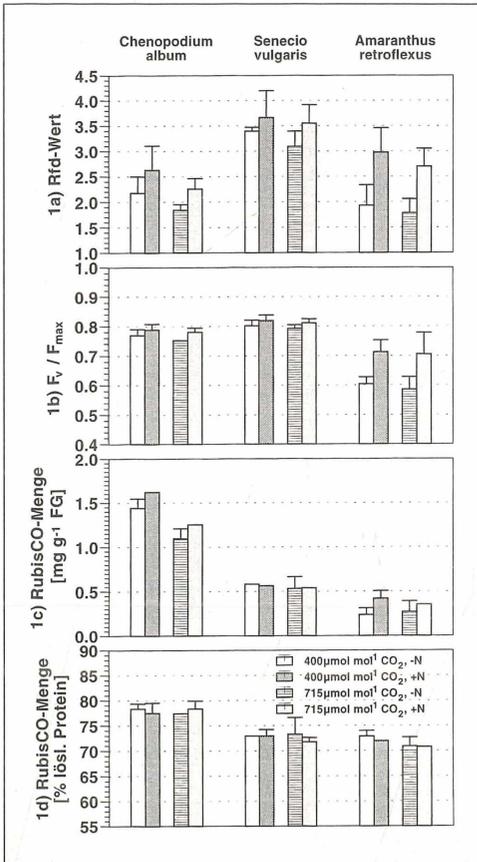


Abb. 1

Chlorophyllfluoreszenzparameter und RubisCO-Gehalte in drei Arten der *Chenopodietea* nach Exposition gegenüber CO₂ bei unterschiedlicher Stickstoffversorgung in Open-top Freiland-Kammern. Die Daten basieren auf mindestens 12 Messungen pro Kammerwiederholung und Behandlung an voll expandierten Blättern während der Expositionsperiode und repräsentieren Mittelwerte \pm Standardabweichungen aus zwei Kammerwiederholungen.

1a) Vitalitätsindizes (Rfd-Werte),

1b) Verhältnis von variabler zu maximaler Fluoreszenz (F_v/F_{max}),

1c) RubisCO-Gehalt (mg pro g Frischgewicht) in voll expandierten Blättern, die drei Wochen nach Expositionsbeginn geerntet wurden,

1d) RubisCO-Gehalt (% der Gesamtmenge löslichen Proteins).

Fig. 1

Chlorophyll fluorescence parameter in nitrophilous annual species after exposure to CO₂ at different nitrogen supply in open-top field chambers. Data are based on at least 12 measurements per chamber replicate and treatment in fully expanded leaves during the exposure period and represent means \pm standard deviations from two chamber replicates.

1a) Vitality indices (Rfd-values),

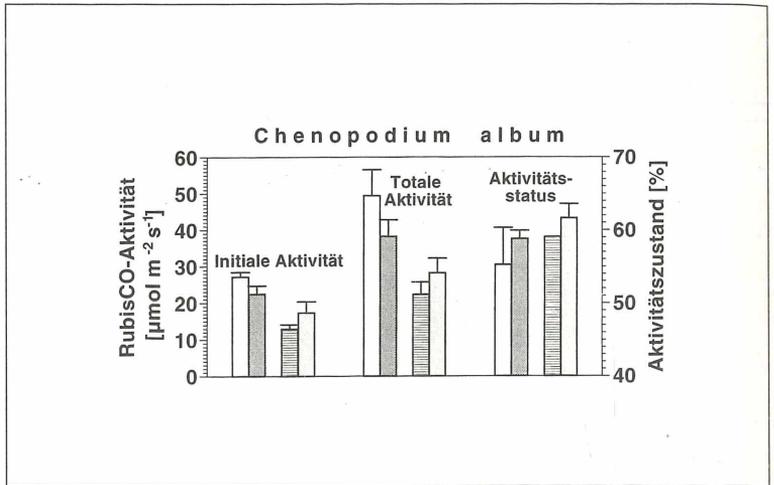
1b) Ratio between variable fluorescence and maximum fluorescence (F_v/F_{max}),

1c) RubisCO content (mg per g fresh weight) in fully expanded leaves harvested three weeks after beginning of exposure,

1d) RubisCO content (% of total soluble protein).

Abb. 2
 RubisCO-Aktivität und Aktivitätszustand in *Chenopodium album* (in voll expandierten Blättern, die drei Wochen nach Expositionsbeginn geerntet wurden). Bedeutung der Balken-diagramme wie in Abbildung 1.

Fig. 2
 Rubisco activity and activity status in *Chenopodium album* (in fully expanded leaves harvested three weeks after beginning of exposure). Meaning of bars as indicated in Figure 1.



C. album erniedrigten Rfd-Werte (s.o.) erklären. Auf ein vermehrtes Stickstoffangebot reagierten *C. album* und *A. retroflexus* mit erhöhten Gehalten an löslichem Protein (Meßwerte nicht aufgeführt, da fast identische Veränderung wie für RubisCO, Daten zur Statistik in Tab. 1) und an RubisCO, wobei die Behandlungseffekte für *A. retroflexus* mit $P = 0,071$ bzw. $0,085$ nicht signifikant waren, aber doch als deutliche Tendenz gewertet werden können. Warum *C. album* in der -N-Behandlung offensichtlich N-Mangel aufwies und *S. vulgaris* nicht (bei fast identischer N-Aquisition durch die Pflanzen), kann aus unseren Daten nicht geklärt werden. Vermutlich spielt hierbei eine andere Wurzelarchitektur eine Rolle (BERNTSON & al. 1993). Eine merkliche Umverteilung des verfügbaren Protein-Stickstoffs weg von der RubisCO im Sinne einer Optimierung der N-Resourcen, wie sie von WEBBER & al. (1994) postuliert wird, trat in unseren Testpflanzen nicht auf. Die Gesamtmengen an löslichem Protein zeigten in allen drei Arten die gleiche Antwort auf CO₂ wie die RubisCO-Menge; der prozentuale Anteil der RubisCO am Gesamtprotein wurde durch keine der Behandlungen verändert (Abb. 1d).

Daß eine Anpassung an erhöhtes CO₂ jedoch stattgefunden hat, belegen die Messungen von RubisCO-Aktivität und -Aktivitätsstatus an *C. album* (Abb. 2). Sowohl initiale (= ohne zusätzliche Substratzugabe) als auch totale Aktivität (= maximale Umsetzungsrate unter sättigenden CO₂- und Mg-Konzentrationen im Essay) waren nach CO₂-Exposition verringert, der Aktivitätsstatus (= Verhältnis initiale zu totale Aktivität) erhöht. Dies deutet auf eine Optimierung im Photosyntheseapparat zugunsten der Ribulose-Bisphosphat- und P_i-Regeneration (SAGE & al. 1989, LONG & al. 1993). Die Interaktion zwischen N-Versorgung und CO₂-Erhöhung (stärkere CO₂-Ef-

fekte bei N-Mangel, vgl. Abb.5 und Tab. 1) bestätigt die Vermutung, daß *C. album* ohne zusätzliche Düngung unter erhöhtem CO₂ stark Stickstoff-limitiert war.

Literatur

- ARP, W.J., 1991: Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. – Plant Cell Environ. 14: 869–875.
- BAKER, N.R., 1991: A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. – Physiol. Plant. 81: 563–570.
- BAZZAZ, F.A., 1990: The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 21: 167–196.
- BERNTSON, G.M., K.D.M. MCCONNAUGHAY & F.A. BAZZAZ, 1993: Elevated CO₂ alters deployment of roots in »small« growth containers. Oecologia 94: 558–564.
- BILGER, W. & U. SCHREIBER, 1986: Energy-dependent quenching of dark-level chlorophyll fluorescence in intact leaves. – Photosynth. Res. 10: 303–308.
- BOLHAR-NORDENKAMPF, H.R., S.P. LONG, N.R. BAKER, G. ÖQUIST, U. SCHREIBER & E.G. LECHNER, 1989: Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. – Funct. Ecol. 3: 497–514.
- BUTLER, W.L. & M. KITAJIMA, 1975: Energy transfer between photosystem II and photosystem I in chloroplasts. – Biochim. Biophys. Acta 396: 72–85.
- FANGMEIER, A., W. STEIN & H.-J. JÄGER, 1992: Advantages of an open-top chamber plant exposure

- system to assess the impact of atmospheric trace gases on vegetation. – *Angew. Bot.* 66: 97–105.
- FANGMEIER, A., R. PETRY, K. WULFF & H.-J. JÄGER, 1995: Reaktion von Wildpflanzen auf CO₂-Erhöhung: Fallstudien an Vertretern der Hackunkrautfluren mit unterschiedlichen CO₂-Fixierungsmechanismen. – *Verh. Ges. Oekologie* 24: 275–282.
- HOUGHTON, J.J., L.G. MEIRO FILHO, B.A. CALLANDER, N. HARRIS, A. KATTENBERG & K. MASKELL (Eds.), 1995: *Climate Change 1995 – The Science of Climate Change. Contribution of Working Group I to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge.
- KÖRNER, C., 1995: Biodiversity and CO₂: Global change is under way. – *GAIA* 4, 234–243.
- LEADLEY, P.W. & C. KÖRNER, 1996: Effects of elevated CO₂ on plant species dominance in a highly diverse calcareous grassland. – In: KÖRNER, C. & F.A. BAZZAZ (eds) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities.* – Academic Press, San Diego: pp. 159–175.
- LICHTENTHALER, H.K. & U. RINDERLE, 1988: The role of chlorophyll a fluorescence in the detection of stress conditions in plants. – *CRC Critical Reviews in Analytical Chemistry* 19 (Suppl. 1): S29–S85.
- LONG, S.P., N.R. BAKER & C.A. RAINES, 1993: Analysing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration. – In: ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds) *CO₂ and Biosphere.* – Kluwer Academic, Dordrecht: 33–45.
- LOWRY, O.H., N.J. ROSEBROUGH, A.L. FARR & R.J. RANDALL, 1951: Protein measurement with the folin phenol reagent. – *J. Biol. Chem.* 193: 265–275.
- MCCONNAUGHAY, K.D.M., G.M. BERNTSON & F.A. BAZZAZ, 1993: Limitations to CO₂-induced growth enhancement in pot studies. – *Oecologia* 94: 550–557.
- POORTER, H., 1993: Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. In: ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds) *CO₂ and Biosphere.* – Kluwer Academic, Dordrecht: 77–97.
- REYNOLDS, H.L., 1996: Effects of elevated CO₂ on plants grown in competition. – In: KÖRNER, C. & F.A. BAZZAZ (eds) *Carbon Dioxide, Populations, and Communities.* – Academic Press, San Diego: 273–286.
- SAGE, R.F., T.D. SHARKEY & J.R. SEEMANN, 1989: Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiol.* 89: 590–596.
- SCHREIBER, U., W. BILGER & C. NEUBAUER, 1995: Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. – In: E.D. SCHULZE & M.M. CALDWELL (eds) *Ecophysiology of Photosynthesis.* – Springer, Berlin: 49–70.
- SHARKEY, T.D., L.V. SAVITCH & N.D. BUTZ, 1991: Photometric method for routine determination of k_{cat} and carbamylation of rubisco. – *Photosynth. Res.* 28: 41–48.
- WEBBER, A.N., G.Y. NIE & S.P. LONG, 1994: Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. – *Photosynth. Res.* 39: 413–425.

Adresse

Dipl.-Biol. Michael Götzl
 Dipl.-Biol. Uwe Grüters
 Dipl.-Biol. Jens Kattge
 Privatdozent Dr. Andreas Fangmeier
 Prof. Dr. Dr. h.c. Hans-Jürgen Jäger,
 Institut für Pflanzenökologie
 der Justus-Liebig-Universität
 Heinrich-Buff-Ring 38
 D-35392 Gießen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [27_1996](#)

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: [Arten der Chenopodietea unter erhöhter CO₂-Konzentration: Reaktion der photosynthetischen Licht- und Dunkelprozesse 329-333](#)