

# Ein Photosynthese-Modell zeigt: Keine positive Akklimation von Weizen an erhöhtes CO<sub>2</sub>

Uwe Grüters, Johannes Hoffstadt, Andreas Fangmeier und Hans-Jürgen Jäger

## Synopsis

**A model of photosynthesis indicates: No positive acclimation of wheat to elevated CO<sub>2</sub>.**

Spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) was exposed to ambient (A-NF) and ambient + 320  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  CO<sub>2</sub> (A320-NF) in non-filtered (NF) open-top chambers during two exposure periods (exposure 1,2). In additional chambers ozone was added in a proportional manner to yield roughly 1.5-fold concentrations (A-NF1,5; A320-NF1,5). Wheat plants were grown in pot culture and were supplied with 270 kg N ha<sup>-1</sup>.

A/C<sub>i</sub>-curves were measured at youngest fully emerged leaves or at flag leaves using a closed loop photosynthesis measurement system. A/C<sub>i</sub>-curves from wheat plants that grew under elevated CO<sub>2</sub> did not show reduced initial slope and increased CO<sub>2</sub> saturated photosynthesis simultaneously. Therefore, photosynthesis of wheat plants did not exhibit positive acclimation to elevated CO<sub>2</sub>. P<sub>i</sub>-limitation resulting from carbohydrate accumulation in the leaves was observed only at low temperature (21°C) and occurred above intercellular CO<sub>2</sub> concentrations which plants experienced during growth. It is discussed that we cannot exclude the presence of P<sub>i</sub>-limitation sometime during grain filling. An ozone induced injury of RubisCO in the young leaves chosen for measurement was also lacking. Modifications of the curves were caused mainly by variation in leaf N-content.

A widely used photosynthesis model was parameterized from the A/C<sub>i</sub>-curves. Modelling in the range of RubisCO limitation used carboxylation efficiency (CE) as the main parameter. CO<sub>2</sub> saturated photosynthesis was described by maximum rate of electron transport (J<sub>max</sub>). Within model inaccuracies CE and J<sub>max</sub> were linearly dependent from leaf N concentration irrespective of the treatment. A/C<sub>i</sub>-curves measured at different temperatures revealed that J<sub>max</sub> decreased particularly at 21°C whereas CE decreased particularly at 40°C.

*Erhöhte CO<sub>2</sub> Konzentration, Triticum aestivum, Open-Top Kammer, Akklimation der Photosynthese, Photosynthese-Modell*

*Elevated CO<sub>2</sub>, Triticum aestivum, open-top chamber, photosynthetic acclimation, photosynthesis model*

## 1 Einleitung

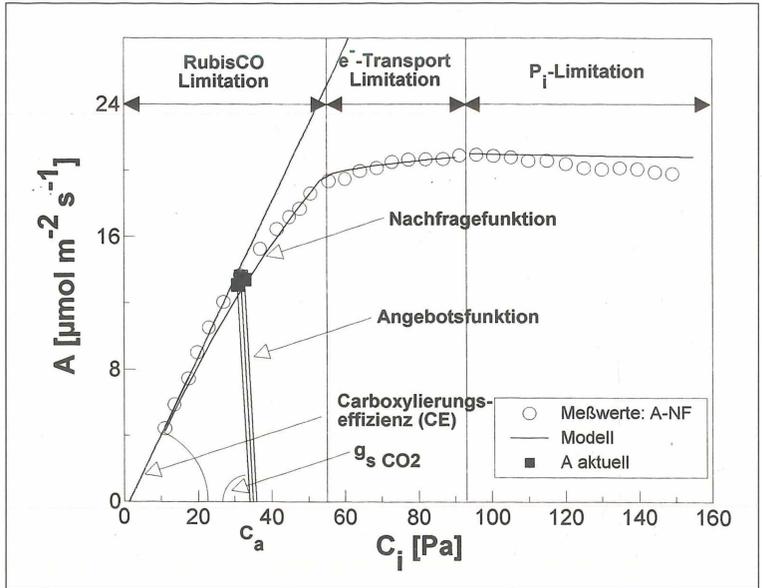
Eine Akklimation der Photosynthese an erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration in der Atmosphäre wird anhand von CO<sub>2</sub>-Antwortkurven (A/C<sub>i</sub>-Kurven) diagnostiziert. SAGE & al (1989) beschrieben A/C<sub>i</sub>-Kurven von Pflanzen, die nach Wachstum unter erhöhtem CO<sub>2</sub> gegenüber Kontrollpflanzen Veränderungen aufwiesen. Solche Veränderungen müssen als Akklimation an erhöhtes CO<sub>2</sub> gedeutet werden. Neben Species, deren A/C<sub>i</sub>-Kurve in ihrem ganzen Verlauf niedriger lag, gab es solche, die in den Limitationsbereichen (vgl. Abbildung 1) unterschiedliche Veränderungen zeigten (reduzierte CE, d.h. reduzierte RubisCO-Kapazität; unveränderte oder erhöhte CO<sub>2</sub>-gesättigte Photosynthese). Unter Letzterem verstanden die Autoren eine positive Akklimation, weil sich für die Pflanzen bei Wachstums-CO<sub>2</sub> die Photosyntheseleistung erhöhte. Eine solche positive Akklimation muß Folge einer Umverteilung des Stickstoffs aus RubisCO zugunsten der Prozesse sein, die den Primärakzeptor Ribulosebisphosphat (RuBP) regenerieren. AZCONBIETO (1983) beschrieb eine weitere CO<sub>2</sub>-bedingte Veränderung der A/C<sub>i</sub>-Kurve, und zwar eine Reduktion ausschließlich der CO<sub>2</sub>-gesättigten Photosynthese als Folge erhöhter Kohlenhydratgehalte in den Blättern (siehe P<sub>i</sub>-Limitation in Abbildung 1).

Mithilfe von CO<sub>2</sub>-Antwortkurven läßt sich auch die Hauptreaktion der Photosynthese auf Ozon, nämlich die oxidative Schädigung der Ribulosebisphosphat-Carboxylase (RubisCO), als reduzierte CE nachweisen (PELL & al. 1994).

In Giessen wurde im Rahmen des ESPACE-Wheat Programms der Europäischen Gemeinschaft ein Open-Top-Kammerexperiment zur interaktiven Wirkung erhöhter CO<sub>2</sub>- und O<sub>3</sub>-Konzentration auf Sommerweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) durchgeführt. 1995 aufgenommene A/C<sub>i</sub>-Kurven sollten erweisen, ob Weizen eine (positive) Akklimation an erhöhtes CO<sub>2</sub> zeigt, und ob Ozon bei Weizen die RubisCO schädigt. Das Photosynthese-Modell nach FARQUHAR & al. (1980), seit seinem Erscheinen vielfach angewandt (z.B. von HARLEY & al. 1992), wurde von uns anhand der 95er A/C<sub>i</sub>-Kurven für Weizen parametrisiert.

Abb. 1  
Konzepte der A/C<sub>i</sub>-Kurven.

Fig. 1  
Main concepts of the A/C<sub>i</sub>-curves.



## 2 Material und Methoden

### 2.1 Exposition und Wachstumsbedingungen

#### Exposition

Sommerweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) wurde 1995 in Open-Top-Kammern erhöhten CO<sub>2</sub>-/O<sub>3</sub>-Konzentrationen ausgesetzt. Die Kammern wurden mit zwei verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationsstufen betrieben: »Nichtgefilterte Außenluft = A-NF« und »Nichtgefilterte Außenluft mit einer um 320 µmol mol<sup>-1</sup> erhöhten Konzentration = A320-NF«. Die nichtgefilterten Kammern enthielten Ozon in Außenluftkonzentration. In weiteren Kammern wurde die Ozonkonzentration proportional auf das 1,5-fache erhöht (FANGMEIER & al. 1992). Ozonaddition wurde mit Niedrig- und Hoch-CO<sub>2</sub> kombiniert (Behandlungen: A-NF1,5; A320-NF1,5). Jede Behandlung wurde in einer Kammer wiederholt. Zwei Anzuchten, respektive Expositionsperioden, fanden statt: Die 1. Anzucht dauerte vom 27.04. (Aussaat in Töpfe, direkt in den Kammern) bis zur Erntereife am 09.08.. Die 2. Anzucht währte vom 01.08. bis 17.10. (Aussaat – Blüte). Die tatsächlich in den beiden Expositionsperioden wirksamen CO<sub>2</sub>- und O<sub>3</sub>-Konzentrationen, die von den angestrebten differierten, sind Tabelle 1 zu entnehmen.

#### Wachstumsbedingungen

Die hier beschriebenen Bedingungen waren für die beiden Anzuchten identisch. Die Exposition der Weizenpflanzen erfolgte in Topfkultur (Durchmesser der Töpfe 10 cm, Höhe 40 cm, Volumen 3300 cm<sup>3</sup>). Jeder Topf

enthielt 2 Weizenpflanzen. Als Substrat diente lehmiger Sand von einer Gießener Ackerfläche, gemischt mit Sand im Volumenverhältnis 1:1. Ein Tropfbewässerungssystem versorgte die Pflanzen regelmäßig mit Wasser. Gedüngt wurde mit 270 kg N ha<sup>-1</sup> (13,24 mg N cm<sup>-3</sup> Boden), zur Hälfte als NPK-Flüssigdünger und zur Hälfte als NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> – gelöst in 100 ml H<sub>2</sub>O – gegeben. Um ein Auswaschen des Düngers zu verhindern, waren die Töpfe mit Untersetzern versehen. Mit der Aussaat wurde eine Grundversorgung von 20 kg N ha<sup>-1</sup> gegeben. Die drei weiteren Düngetermine richteten sich nach gängiger landwirtschaftlicher Praxis (in den Stadien: Bestockung (140 kg N ha<sup>-1</sup>), Schossen (60 kg N ha<sup>-1</sup>), Blüte (80 kg N ha<sup>-1</sup>)).

### 2.2 Konzepte der A/C<sub>i</sub>-Kurven

Bei Momentanmessung der Photosynthese (**A aktuell**), d.h. bei Messung unter Lichtsättigungsbedingungen bei der Wachstums-CO<sub>2</sub>-Konzentration, ergibt sich der interzelluläre CO<sub>2</sub>-Partialdruck (C<sub>i</sub>) als Schnittpunkt von Angebotsfunktion der Stomata und Nachfragefunktion des Mesophylls (siehe Abbildung 1). Das gegenüber außen reduzierte interzelluläre C<sub>i</sub> berechnet sich in diesem Falle auf der Angebotsseite aus stomatärer Leitfähigkeit für CO<sub>2</sub> (g<sub>s</sub> CO<sub>2</sub>, Steigung der Angebotsfunktion) und dem CO<sub>2</sub>-Außenpartialdruck (C<sub>a</sub>). Die Nachfragefunktion des Mesophylls, das ist die eigentliche A/C<sub>i</sub>-Kurve, wird unter Lichtsättigungsbedingungen aufgenommen, indem man C<sub>a</sub> variiert. Der Bezug der Photosynthese auf C<sub>i</sub> macht unabhängig von der Stomatareaktion.

Tab. 1  
24-Stundenmittel  $\pm$  Standardabweichung der CO<sub>2</sub>/O<sub>3</sub>-Konzentration in den Expositionsperioden. (CO<sub>2</sub> in  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ , O<sub>3</sub> in  $\text{nmol mol}^{-1}$ ).

	A-NF	A-NF1,5	A320-NF	A320-NF1,5
<b>1. Anzucht</b>				
CO <sub>2</sub>	400 $\pm$ 39	400 $\pm$ 35	580 $\pm$ 65	600 $\pm$ 72
O <sub>3</sub>	24 $\pm$ 19,9	45 $\pm$ 35,2	24 $\pm$ 19,5	46 $\pm$ 34,7
<b>2. Anzucht</b>				
CO <sub>2</sub>	390 $\pm$ 34	390 $\pm$ 37	690 $\pm$ 75	700 $\pm$ 71
O <sub>3</sub>	15 $\pm$ 17,7	37 $\pm$ 33,4	16 $\pm$ 17,7	34 $\pm$ 32,9

Table 1  
24h-mean  $\pm$  standard deviation for CO<sub>2</sub>/O<sub>3</sub>-concentration during exposure 1,2. (CO<sub>2</sub> in  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ , O<sub>3</sub> in  $\text{nmol mol}^{-1}$ ).

Auf der A/C<sub>i</sub>-Kurve existieren 3 Bereiche der Photosynthese-Limitation (FARQUHAR & v.CAEMMERER 1982):

- 1) Bei niedrigem C<sub>i</sub> limitiert die RubisCO die Photosynthese (**RubisCO-Limitation**). Die Kurve stellt einen kleinen Ausschnitt der Michaelis-Menten-Kinetik der RubisCO dar. Eine wichtige Größe ist hier die Anfangssteigung (**Carboxylierungseffizienz CE**), die mit der Zahl aktiver RubisCO-Zentren korreliert.
- 2) Es folgt eine Limitation durch Regeneration des Primärakzeptors RuBP, die primär bedingt ist durch die Lichtprozesse (**e-Transport-Limitation**).
- 3) Bei hohem C<sub>i</sub> (bes. bei tiefer Temperatur) wird der Abtransport der Photosynthese-Produkte limitierend. Im Cytoplasma von Mesophyllzellen reichern sich Triosephosphate an, wodurch die Chloroplasten an P<sub>i</sub> verarmen (**P<sub>i</sub>-Limitation**, HARLEY & SHARKEY 1991).

### 2.3 Aufnahme von A/C<sub>i</sub>-Kurven mit einem geschlossenen Photosynthese-Meßsystem

Das geschlossene Photosynthese-Meßsystem LiCor 6200 wurde für die Kurvenaufnahme eingesetzt. Mit einer gasdichten Hamilton-Spritze wurde Kohlendioxid durch eine GC-Membran in den Kreislauf injiziert, um einen Anfangspartialdruck von ca. 150 Pa einzustellen. Durch die Blatt-Photosynthese kam es zu einer Abnahme der CO<sub>2</sub>-Konzentration im geschlossenen Kreislauf bis der Kompensationspunkt erreicht war (Dauer 30–45 min). Es handelt sich also um eine dynamische Methode der Kurvenaufnahme. Das System wurde so programmiert, daß die Photosyntheserate aus der Abnahme des Partialdrucks jeweils um 3 Pa kalkuliert wurde. Bei den hohen Konzentrationsgradienten des Kuvetten-Inneren zur Außenluft, die herrschten, mußte nach Angaben von LiCor eine Korrektur der Gaswechselfberechnungen um Leckraten durchgeführt werden. Eine Bestim-

mung der Leckrate wurde am Morgen jedes Meßtages vorgenommen.

A/C<sub>i</sub>-Kurven wurden in den Stadien Bestockung, Schossen an jüngsten Blättern, zur Blüte (nur 2. Anzucht) an Fahnenblättern aufgenommen. Alle Messungen erfolgten unter Lichtsättigung (Photonenflußdichte Q = 1650  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). In der 1. Anzucht wurden Stickstoff-Abhängigkeiten für Parameter des Photosynthese-Modells bestimmt. Die Meßtemperatur betrug 26–30°C. In der 2. Anzucht wurden Temperatur-Abhängigkeiten entwickelt (Schossen: 26–30°C, Bestockung: 38–40°C, Blüte: 21°C). Zudem wurde in der 2. Anzucht vor Kurvenaufnahme mit demselben Gerät die Momentan-Photosynthese bei Lichtsättigung und jeweiliger CO<sub>2</sub>-Konzentration der Kammer gemessen (vgl. Abschnitt 2.2). N-Gehalte wurden im C/N-Analyser gemessen; ihre Bestimmung erfolgte wöchentlich an jüngsten Blättern bzw. an Fahnenblättern.

### 2.4 Beschreibung des Modells

Die Nettoassimilation (A) ist nach FARQUHAR & al. (1980) gegeben durch:

$$A = V_c \cdot \left(1 - \frac{0,5 \cdot O}{\tau \cdot C_i}\right) - R_D$$

$$= \min \left\{ W_c, W_p, W_r \right\} \cdot \left(1 - \frac{0,5 \cdot O}{\tau \cdot C_i}\right) - R_D \quad (1)$$

(V<sub>c</sub> = Carboxylierungsrate der RubisCO; O, C<sub>i</sub> = CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>-Partialdruck; R<sub>D</sub> = »day respiration« Respiration im Licht; τ = Spezifitätsfaktor d. RubisCO; min = Minimum).

W<sub>c</sub>, W<sub>p</sub>, W<sub>r</sub> beschreiben darin die limitierenden Prozesse in den 3 Limitationsbereichen der A/C<sub>i</sub>-Kurve.

1) Die RubisCO-Limitation ist ausschließlich abhängig von der Enzymcharakteristik der RubisCO:

$$W_c = \frac{V_{c \max} \cdot C_i}{C_i + K_m} - R_D \quad (2)$$

( $V_{C \max}$  = maximale Carboxylierungsrate d. RubisCO,  $K_m$  = Michaelis-Menten-Konstante der RubisCO)

HARLEY & al. (1992) haben den Bereich über die aus einem biochemischen Experiment bekannte Temperaturabhängigkeit von  $K_c$ ,  $K_o$  (Michaeliskonstanten für Carboxylierung, Oxygenierung),  $\tau$  modelliert. Für Weizen ergaben sich bei dieser Vorgehensweise starke Abweichungen von den Daten (Daten nicht gezeigt). Deshalb wurde hier für die Modellierung der RubisCO-Limitation, abweichend von HARLEY & al., CE in den Mittelpunkt gestellt.

Für A gilt dann bei Vorliegen der RubisCO-Limitation:

$$A = \frac{V_{c \max} \cdot (C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_m} - R_D \quad (3)$$

( $\Gamma^*$  = Scheinbarer Kompensationspunkt nach Addition von  $R_D$ )

Durch Differentiation dieser Gleichung nach  $C_i$  erhält man nach FARQUHAR & v.CAEMMERER (1982):

$$\frac{dA}{dC_i} = V_{c \max} \cdot \frac{\Gamma^* + K_m}{(C_i + K_m)^2} \quad (4)$$

An  $\Gamma^*$  ergibt sich daraus CE nach:

$$\frac{dA}{dC_i} = CE = \frac{V_{c \max}}{\Gamma^* + K_m} \quad (5)$$

CE ließ sich aus einer  $A/C_i$ -Kurve ermitteln, wie folgt: Basierend auf der Annahme, daß die Dunkelatmung der Atmung im Licht  $R_D$  entspricht, wurde zunächst eine mittlere Dunkelatmung ( $0,82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  aus  $n=16$  Messungen der Dunkelatmung bei  $30^\circ\text{C}$ ;  $0,27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bei  $21^\circ\text{C}$ ) auf die Werte addiert. An die 3 Werte mit dem niedrigsten  $C_i$  wurde (wie in Abb. 1) eine Gerade angepaßt. Die Steigung ergab CE, der Schnittpunkt mit der x-Achse ergab  $\Gamma^*$ .

Setzt man (5) in (3) ein, ergibt sich eine Gleichung mit einer Unbekannten, nämlich  $K_m$ :

$$A + R_D = CE \cdot \frac{(C_i - \Gamma^*) \cdot \left[1 + \frac{\Gamma^*}{K_m}\right]}{\left[\frac{C_i}{K_m} + 1\right]} \quad (6)$$

$V_{C \max}$  ist dann:

$$V_{C \max} = CE \cdot (\Gamma^* + K_m) \quad (7)$$

Die weiteren Schritte der Modellierung folgten HARLEY & al. (1992). Die Kalkulation erfolgte mithilfe der nichtlinearen Regression.

2) Die Limitation durch die e-Transportrate (J) ergibt sich aus:

$$W_j = \frac{J \cdot C_i}{4 \cdot (C_i + 2 \cdot \Gamma^*)} \quad (8)$$

Die Lichtabhängigkeit von J ist gegeben durch:

$$J = \frac{\alpha \cdot I}{\left[1 + \frac{\alpha^2 \cdot I^2}{J_{\max}^2}\right]^{1/2}} \quad (9)$$

( $\alpha$  = Effizienz der Lichtenergie-Konversion auf der Basis eingestrahelter Lichts [mol e/mol Photonen],  $J_{\max}$  = lichtgesättigte e-Transportrate)

$J_{\max}$  ist temperaturabhängig über die Arrhenius-Gleichung:

$$J_{\max} = \frac{\exp [c \cdot \Delta H_a / (R \cdot T_k)]}{1 + \exp [(\Delta S \cdot T_k - \Delta H_d) / (R \cdot T_k)]} \quad (10)$$

( $R$  = Gaskonstante,  $T_k$  = Blattemperatur [K],  $c$  = Konstante,  $\Delta H_a$  = Aktivierungsenergie,  $\Delta H_d$  = Deaktivierungsenergie,  $\Delta S$  = Entropieterm)

3) Für die  $P_i$ -Limitation gilt:

$$W_p = 3 \cdot TPU + \frac{V_c \cdot \Gamma^*}{C_i} \quad (11)$$

(TPU [ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] = Triosephosphatverbrauch)

### 3 Ergebnisse

Das Photosynthese-Modell von FARQUHAR & al. (1980) wurde anhand der  $A/C_i$ -Kurven parametrisiert. Tabelle 2 stellt die bestimmten Parameter vor. Abbildung 2 und 3 zeigen die zugrundeliegenden Datenpunkte und die durch das Modell angepaßten Kurven. Die Anpassung gelang überzeugend, wie die Abbildungen dokumentieren. Die jeweils vor Aufnahme der Kurve gemessene aktuelle Photosyntheserate (2. Anzucht) liegt auf oder nahe der  $A/C_i$ -Kurve. Veränderung der  $A/C_i$ -Kurven nach Wachstum unter erhöhtem  $\text{CO}_2$  trat praktisch kaum auf. Im Stadium Schossen (2. Anzucht) waren sowohl CE als auch  $\text{CO}_2$ -gesättigte Photosynthese in A320-NF reduziert. Die  $P_i$ -Limitation einzubeziehen war nur im Stadium Blüte (2. Anzucht) wegen der geringen Meßtemperatur von  $21^\circ\text{C}$  notwendig.  $P_i$ -Limitation fand dort erst oberhalb von 90 Pa statt.

Die Reaktion auf Ozon war heterogen: Die Kurve war 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 wird zeigen, daß dies ein Effekt der Meßtemperatur war. Insgesamt sprechen die Befunde gegen eine RubisCO-Schädigung durch Ozon in den jungen Blättern zu den Meßzeitpunkten.

Wann immer sich behandlungsbedingt eine Veränderung der  $A/C_i$ -Kurve ergab, war davon sowohl die Carboxylierungseffizienz als auch die  $\text{CO}_2$ -gesättigte Photosynthese betroffen (Ausnahme: A320-

Tab. 2  
Parameter des Photosynthese-Modells, bestimmt anhand der A/C<sub>i</sub>-Kurven der Abbildungen 2,3.

Table 2  
List of model parameters: Best fit values estimated from the A/C<sub>i</sub>-curves shown in Fig. 2,3.

Anzucht, Phase, Behandlung	Datum	T <sub>Blatt</sub> [°C]	R <sub>D</sub> [μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ]	Γ* [Pa]	CE [μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> Pa <sup>-1</sup> ]	K <sub>m</sub> [Pa]	V <sub>max</sub> [μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ]	J <sub>max</sub> [μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ]	TPU [μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ]
<b>1. Anzucht:</b>									
<b>Bestockung</b>									
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	
<b>Schossen</b>									
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	
<b>2. Anzucht:</b>									
<b>Bestockung</b>									
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	
<b>Schossen</b>									
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	
<b>Blüte</b>									
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

NF1,5; Bestockung 2. Anzucht). Um zu überprüfen, ob für die Modifikation der A/C<sub>i</sub>-Kurven ein durch die Behandlung (zufällig) geänderter Blatt-Stickstoffgehalt verantwortlich war, wurde eine Stickstoff-Abhängigkeit für die beiden Kernparameter des Photosynthese-Modells, die Carboxylierungseffizienz CE und die maximale Elektronentransportrate J<sub>max</sub>, bestimmt. Weil die RubisCO in jungen Blättern offensichtlich (noch) nicht geschädigt war, wurden dafür auch die Ozonvarianten einbezogen. Sowohl CE als auch J<sub>max</sub> waren linear abhängig vom Blatt-N-Gehalt – dies zeigt Abbildung 4. Die Anpassung durch eine Geradengleichung gelang für J<sub>max</sub> mit einem R<sup>2</sup> von 0,78 besser als für CE (R<sup>2</sup>=0,60). Im Rahmen der Ungenauigkeit des Modells muß davon ausgegangen werden, daß die N-Abhängigkeit von CE, J<sub>max</sub> unabhängig von der CO<sub>2</sub>-Behandlung war.

Temperatur-Abhängigkeiten der Parameter CE und J<sub>max</sub> wurden anhand der A/C<sub>i</sub>-Kurven aus der

2. Anzucht bestimmt. Da sich die Blätter zum Zeitpunkt der Messung in ihren N-Gehalten unterscheiden, wurden zunächst die Modellparameter mithilfe der Geradengleichungen der Abbildung 4 auf einen mittleren N-Gehalt korrigiert. Eine Auftragung der N-korrigierten Parameter gegen die Temperatur stellt Abbildung 5 vor. Für die Beschreibung der Temperatur-Abhängigkeit von CE wurde das in Abbildung 5 dargestellte Polynom verwendet, für J<sub>max</sub> die Arrheniusgleichung (siehe »Beschreibung des Modells«). Die Parameter der Arrheniusgleichung für J<sub>max</sub> nahmen folgende Werte an: c = 76,39; ΔS = 0,623; ΔH<sub>a</sub> = 172,51; ΔH<sub>d</sub> = 182,12. Wie Abbildung 5 veranschaulicht, sank bei tiefer Temperatur besonders J<sub>max</sub> und damit die CO<sub>2</sub>-gesättigte Photosynthese ab. Hohe Temperatur reduzierte vor allem CE, während J<sub>max</sub> geringfügig absank (siehe auch Abbildung 4).

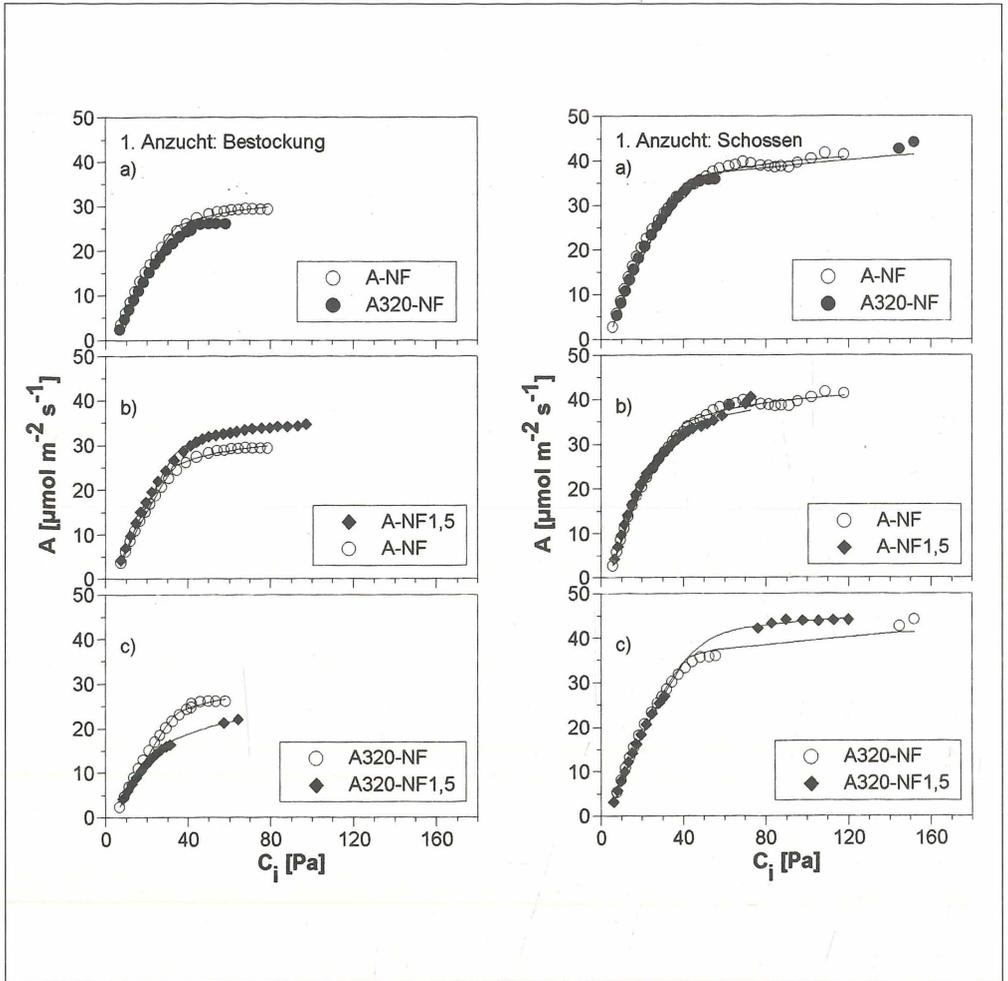


Abb. 2  
 $A/C_i$ -Kurven, aufgenommen während der 1. Anzucht.  
 Meßbedingungen:  $Q = 1650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $T_{\text{Blatt}} = 26 - 30^\circ\text{C}$

links: Stadium Bestockung

- a)  $\text{CO}_2$ -Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)
- b)  $\text{O}_3$ -Einfluß (Vergleich A-NF/A-NF1,5)
- c)  $\text{O}_3$ -Einfluß (Vergleich A320-NF/A320-NF1,5)

rechts: Stadium Schossen

- a)  $\text{CO}_2$ -Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)
- b)  $\text{O}_3$ -Einfluß (Vergleich A-NF/A-NF1,5)
- c)  $\text{O}_3$ -Einfluß (Vergleich A320-NF/A320-NF1,5)

Fig. 2

$A/C_i$ -curves measured at  $Q = 1650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $T_{\text{leaf}} = 26 - 30^\circ\text{C}$  during exposure 1

left: growth stage tillering

- a) response to  $\text{CO}_2$  (comparison A-NF to A320-NF)
- b) response to  $\text{O}_3$  (comparison A-NF to A-NF1,5)
- c) response to  $\text{O}_3$  (comparison A320-NF/A320-NF1,5)

right: growth stage shooting

- a) response to  $\text{CO}_2$  (comparison A-NF to A320-NF)
- b) response to  $\text{O}_3$  (comparison A-NF to A-NF1,5)
- c) response to  $\text{O}_3$  (comparison A320-NF/A320-NF1,5)

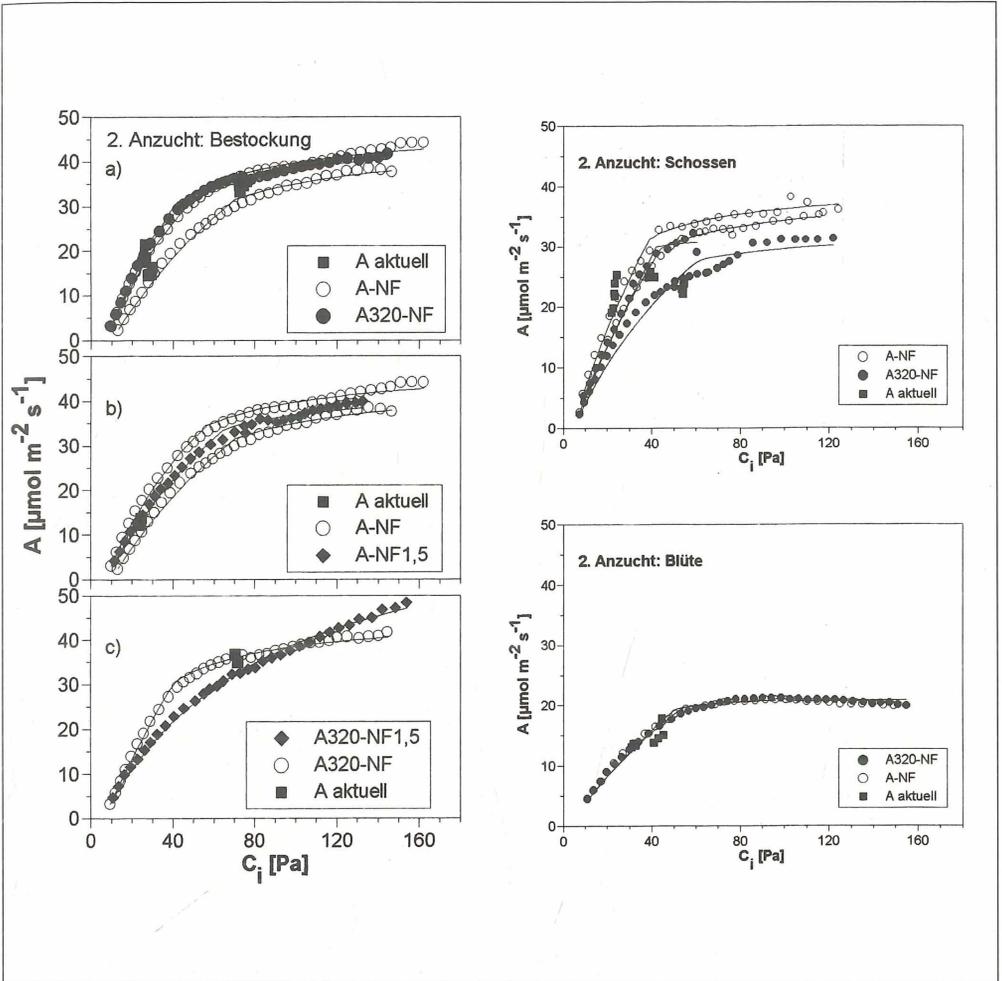


Abb. 3  
 A/C<sub>i</sub>-Kurven, aufgenommen während der 2. Anzucht.  
 Meßbedingungen: Alle Messungen Q=1650 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,  
 Bestockung T<sub>Blatt</sub>=38–40 °C, Schossen T<sub>Blatt</sub>=26–30 °C,  
 Blüte T<sub>Blatt</sub>=21 °C  
 (A<sub>aktuell</sub> = Momentan-Photosynthese, gemessen vor Kurven-  
 aufnahme bei Q=1650 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)

- links: Stadium Bestockung  
 a) CO<sub>2</sub>-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)  
 b) O<sub>3</sub>-Einfluß (Vergleich A-NF/A-NF1,5)  
 c) O<sub>3</sub>-Einfluß (Vergleich A320-NF/A320-NF1,5)

rechts oben: Stadium Schossen  
 CO<sub>2</sub>-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)

rechts unten: Stadium Blüte  
 CO<sub>2</sub>-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)

Fig. 3  
 A/C<sub>i</sub>-curves measured at Q=1650 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (all measure-  
 ments), T<sub>leaf</sub>=38–40 °C (tillering), T<sub>leaf</sub>=26–30 °C (shooting),  
 T<sub>leaf</sub>=21 °C (anthesis) during exposure 2.  
 (A<sub>aktuell</sub> = current photosynthetic rate measured at  
 Q=1650 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> prior to the measurement of the A/C<sub>i</sub>-  
 curve)

- left: growth stage tillering  
 a) response to CO<sub>2</sub> (comparison A-NF to A320-NF)  
 b) response to O<sub>3</sub> (comparison A-NF to A-NF1,5)  
 c) response to O<sub>3</sub> (comparison A320-NF/A320-NF1,5)

on the top right: growth stage shooting  
 response to CO<sub>2</sub> (comparison A-NF to A320-NF)

down on the right: growth stage anthesis  
 response to CO<sub>2</sub> (comparison A-NF to A320-NF)

Abb. 4  
Stickstoff-Abhängigkeit  
der Parameter CE,  $J_{\max}$  des  
Photosynthese-Modells,  
1. Anzucht.

Fig. 4  
N-dependence of the model  
parameters CE,  $J_{\max}$   
(exposure 1).

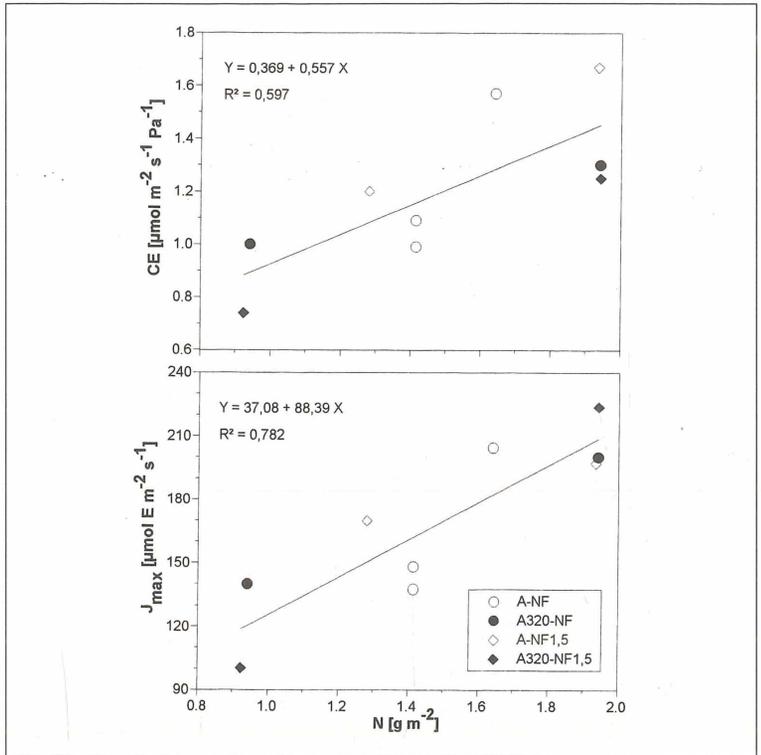
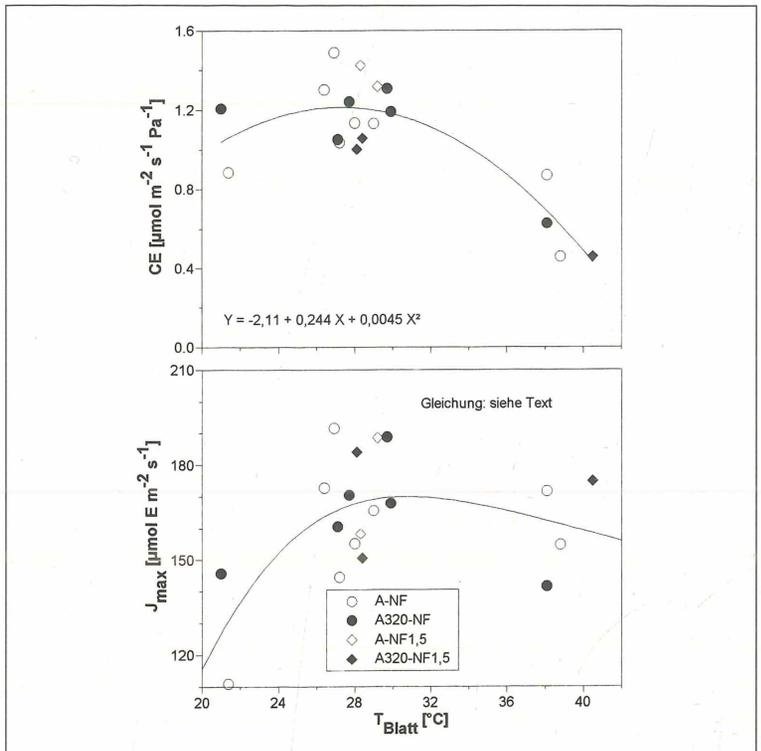


Abb. 5  
Temperatur-Abhängigkeit der  
(N-korrigierten) Parameter  
CE,  $J_{\max}$  des Photosynthese-  
Modells, 1. und 2. Anzucht.

Fig. 5  
Temperature dependence of  
the model parameters CE,  
 $J_{\max}$  (exposure 1,2).  
CE and  $J_{\max}$  were adjusted  
for different N concentrations  
using their N-dependence  
before.



#### 4 Diskussion

Das Modell nach HARLEY & al. (1992), basierend auf Temperaturabhängigkeiten von  $K_c$ ,  $K_o$ ,  $\tau$ , wich von den Daten der  $A/C_p$ -Kurven ab. Wenn man nach den Ursachen fragt, geben HARLEY & al. selbst einen Ansatzpunkt. Während sich  $\tau$  für mehrere Species als konstant erwiesen hat, gibt es für  $K_c$  eine starke speciesabhängige Variation (YEOH & al. 1980, HARLEY & al. 1992).  $K_c$  wurde aber von HARLEY & al. ebenfalls konstant angenommen. Hier wurde alternativ die CE in den Mittelpunkt der Modellierung gestellt. Problematisch ist dabei, daß die Respiration im Licht  $R_D$  nicht bestimmt wurde (VILLAR & al. 1994 beschreiben hierzu Methoden). So wurde die bei 30°C gemessene Dunkelatmung als Anhaltspunkt für  $R_D$  bei 30–40°C genommen, obwohl man nach dem Kok-Effekt davon ausgehen muß, daß  $R_D$  geringer ist. VILLAR & al. (1994) kalkulieren beispielsweise eine 55%ige Inhibition der Dunkelatmung durch Licht. Der so eingeführte Fehler in der Größenordnung von 0,4  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  betrifft  $\Gamma^*$ , aber nicht CE. Ein Modell, das CE in den Mittelpunkt stellt, hat den Vorteil, wirklich den Ausschnitt der Michaelis-Menten-Kinetik anschaulich zu beschreiben, der für den Gaswechsel *in vivo* relevant ist.  $A/C_p$ -Kurven können vereinfacht als zwei Geraden gesehen werden, die sich in einem CO<sub>2</sub>-Sättigungspunkt schneiden und deren Eigenschaften beschrieben sind durch CE und  $J_{\text{max}}$ . Da für FARQUHAR & al. (1980) »steady state«-Bedingungen Voraussetzung sind, erschien die dynamische Methode der Kurvenaufnahme erst vertrauenswürdig, als klar war, daß die  $A_{\text{aktuell}}$  auf der Kurve liegen.

Veränderung der  $A/C_p$ -Kurven nach Wachstum unter erhöhtem CO<sub>2</sub> trat praktisch kaum auf und, wenn, dann waren sowohl CE als auch CO<sub>2</sub>-gesättigte Photosynthese reduziert. Dieses Ergebnis kann als fehlende Photosynthese-Inhibition durch Kohlenhydratrückstau gedeutet werden (siehe Einleitung und AZCON-BIETO 1983). Für die Stadien Bestockung bzw. Schossen sind offensichtlich mit neuen Meristemen bzw. den Halmen (intermediär) ausreichend Senken vorhanden, um der Inhibition entgegenzuwirken. In diesen Stadien wurden aufgrund des Kohlenhydratstatus der Pflanzen in den jüngsten Blättern kaum erhöhte Kohlenhydratgehalte nachgewiesen (Daten nicht gezeigt) und eine Photosynthese-Inhibition durch Kohlenhydratrückstau konnte deshalb nicht auftreten. Während der Kornfüllung war das anders. Hier konnte eine Inhibition bei Wachstums-CO<sub>2</sub> nach den Kohlenhydrat-Befunden auftreten, wurde aber zur Blüte 2. Anzucht nicht nachgewiesen, wahrscheinlich wegen der geringen herbstlichen Tages-Strahlungssumme. Es findet sich jedoch hier bestätigt, daß Kohlenhydratrückstau ein Problem besonders niedriger Temperaturen ist (SHARKEY 1985). Dies folgt aus den Befunden zur  $P_1$ -Limitation.

Die Resultate sprechen ferner gegen eine positive Akklimation vor allem in jungen Blättern. SAGE & al. (1989) haben ebenfalls junge Blätter untersucht und ihre an *Chenopodium album* gewonnenen Ergebnisse als positive Akklimation gedeutet. Wenn man aber von einer einwöchigen Halbwertszeit der RubisCO ausgeht (PELL & al. 1994), können junge Blätter kaum eine mit N-Umverteilung innerhalb des Blattes verbundene positive Akklimation gezeigt haben und das Ergebnis spricht eher für einen durch CO<sub>2</sub> veränderten N-Aufbau. Die von SAGE & al. gezeigte Kurve von *Chenopodium*, gewachsen unter heutigem CO<sub>2</sub>, besaß einen CO<sub>2</sub>-Sättigungspunkt von 300  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  (ca. 30 Pa). Damit war die Kurve sehr verschieden von den hier gemessenen mit einem CO<sub>2</sub>-Sättigungspunkt von über 500  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  (ca. 50 Pa). Die N-Versorgung (»daily full strength Hoagland solution«) von SAGE & al. war wahrscheinlich besser als die hier gewählte und an landwirtschaftlicher Praxis orientierte – es gab dort etwas umzuverteilen. SAGE & REID (1994) stellen fest, daß eine positive Akklimation selten nachgewiesen wurde, und machen dafür das Fehlen eines CO<sub>2</sub>-Sensors für einen Signaltransfer im Blattesophyll verantwortlich. Seit SHEEN (1994) wird jedoch die »Feedback«-Kontrolle der Genexpression durch erhöhte Kohlenhydratkonzentrationen in Blättern als möglicher Mechanismus diskutiert (WEBBER & al. 1994), der aber hier bei den jungen Blättern nicht in Frage kommt (siehe oben). Positive Akklimation fehlte aber auch in Fahrenblättern zur Blüte 2. Anzucht – ein Befund, der gegen WEBBER & al. (1994) spricht.

Ozonbegasung wirkte sich nicht in einer RubisCO-Schädigung in jungen Blättern aus. Dies stimmt mit anderen Literaturbefunden überein (PELL & al. 1994).

Im Ergebnisteil wurde eine von der CO<sub>2</sub>-Behandlung unabhängige N-Abhängigkeit von CE,  $J_{\text{max}}$  im Rahmen der Modellgenauigkeit dokumentiert. Modellgenauigkeiten können bei diesem Schritt daraus resultieren, daß die N-Gehalte nicht an den gemessenen Blättern bestimmt wurden und daß die Kurven nicht bei identischer Temperatur aufgenommen wurden (Temperatur-Regulation mußte über die Raumtemperatur erfolgen.). Auch HARLEY & al. (1992) fanden eine lineare Abhängigkeit vom N-Gehalt für  $J_{\text{max}}$ , die unabhängig von CO<sub>2</sub>-Begasung war; RubisCO-Eigenschaften ( $V_{C \text{ max}}$ ) unterschieden sich jedoch leicht je nach CO<sub>2</sub>-Begasung. Aus den N-Abhängigkeiten der Parameter folgend, stellte sich eine Akklimation (Inhibition) der Photosynthese von Weizen an erhöhtes CO<sub>2</sub> als Folge reduzierter Blatt-N-Gehalte ein (z.B. Schossen 2. Anzucht).

Bei der Temperaturabhängigkeit ist auffällig, daß die aktuelle Photosyntheserate auch bei 38–40°C noch hoch war. LARCHER (1994) gibt dagegen für C<sub>3</sub>-Kulturpflanzen eine gegenüber dem Temperatur-

optimum um 50% reduzierte Photosyntheserate ( $A_{50}$ ) bei 35–40°C an. Für viele Species kann man jedoch mit einer Temperatur-Akklimation im Rahmen 2–4°C rechnen (LARCHER 1994). Für die Temperaturabhängigkeit von CE fehlen Vergleiche im gesamten hier untersuchten Temperaturbereich. PEISKER & al. (1979, zit. bei FARQUHAR & v.CAEMMERER 1982) fanden für Weizen ähnliche CE bei 23 und 33°C. Nach SAGE & REID (1994) ist die Anfangssteigung der  $A/C_1$ -Kurve wenig durch Temperatur beeinflusst. Allenfalls kommt es zu einem leichten Abfall oberhalb des Temperaturoptimums. Dies steht im Widerspruch zu unseren Ergebnissen, aber auch zu LARCHER's Angaben zur  $A_{50}$ , denn bei hoher Temperatur und korrelierendem Lichtangebot liegt wahrscheinlich RubisCO-Limitation vor. Abweichend von den hier dargestellten Ergebnissen ist die Elektronentransportrate, vor allem die Wasserspaltungsreaktion, nach Literaturangaben sensitiv gegenüber hohen Temperaturen (SAGE & REID 1994).

## 5 Danksagung

Die vorliegende Studie wurde aus Mitteln des Umweltforschungsprogramms der Europäischen Gemeinschaft gefördert (Vertrag-Nr. EV5V-CT93-0301).

## Literatur

- AZCON-BIETO, J., 1983: Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. – *Plant Physiol.* 73: 681–686.
- FANGMEIER, A., STEIN, W. & 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.
- FARQUHAR, G.D., v.CAEMMERER, S. & J.A. BERRY, 1980: A biochemical model of photosynthetic  $CO_2$  assimilation in leaves of  $C_3$  species. – *Planta* 149: 78–90.
- FARQUHAR, G.D. & S. v.CAEMMERER, 1982: Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. – In: O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND, H. ZIEGLER (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology*. – Vol. 12B. Springer Verlag, Heidelberg: 549–587.
- HARLEY, P.C. & T.D. SHARKEY, 1991: An improved model of  $C_3$  photosynthesis at high  $CO_2$ : Reversed  $O_2$  sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. – *Photosynth. Res.* 27: 169–178.
- HARLEY, P.C., THOMAS, R.B., REYNOLDS, J.F. & B.R. STRAIN, 1992: Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated  $CO_2$ . – *Plant Cell Environ.* 15: 271–282.
- LARCHER, W., 1995: Photosynthesis as a tool for indicating temperature stress events. – In: E.D. SCHULZE & M.M. CALDWELL (eds) *Ecophysiology of photosynthesis*. – Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York, 261–277.
- PELL, E.J., ECKARDT, N.A. & R.E. GLICK, 1994: Biochemical and molecular basis for impairment of photosynthetic potential. – *Photosynth. Res.* 39: 453–462.
- SAGE, R.F., SHARKEY, T.D. & J.R. SEEMANN, 1989: Acclimation of photosynthesis to elevated  $CO_2$  in five  $C_3$  species. – *Plant Physiol.* 89: 590–596.
- SAGE, R.F. & C.D. REID, 1994: Photosynthetic Response Mechanisms to Environmental Change in  $C_3$  Plants. – In: R.E. WILKINSON (ed) *Plant – Environment Interactions*. – Marcel Dekker Inc., New York, 413–499.
- SHARKEY, T.D., 1985: Photosynthesis in intact leaves of  $C_3$  plants: Physics, physiology and rate limitations. – *The Botanical Review* 51: 53–105.
- SHEEN, J., 1994: Feedback control of gene expression. – *Photosynth. Res.* 39: 427–438.
- VILLAR, R., HELD, A.A. & J. MERINO, 1994: Comparison of methods to estimate dark respiration in the light in leaves of two woody species. – *Plant Physiol.* 105: 167–172.
- WEBBER, A.N., NIE, G.Y., LONG, S.P., 1994: Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric  $CO_2$ . – *Photosynth. Res.* 39: 413–425.
- YEOH, H.H., BADGER, M.R. & L. WATSON, 1980: Variations in  $K_m(CO_2)$  of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase among grasses. – *Plant Physiol.* 66: 1110–1112.

## Adresse

Uwe Grüters  
Dipl. Physiker Johannes Hoffstadt  
Dr. Andreas Fangmeier  
Prof. Dr. Hans-Jürgen Jäger  
Institut für Pflanzenökologie der JLU Giessen  
Heinrich-Buff-Ring 38  
35392 Giessen  
Germany

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [28\\_1997](#)

Autor(en)/Author(s): Grütters Uwe, Fangmeier Andreas, Jäger Hans-Jürgen, Hoffstadt Johannes

Artikel/Article: [Ein Photosynthese-Modell zeigt: Keine positive Akklimation von Weizen an erhöhtes CO<sub>2</sub> 363-372](#)