

Erhöhtes CO₂ beeinflusst die Assimilation und Remobilisierung von Stickstoff im Weizenblatt

Birte Vermehren, Andreas Fangmeier und Hans-Jürgen Jäger

Synopsis

Elevated CO₂ influences nitrogen assimilation and remobilisation in a wheat leaf

To investigate the effects of elevated carbon dioxide on nitrogen metabolism of wheat plants an open-top chamber experiment was carried out using two CO₂ (360 and 680 µmol mol⁻¹) and two nitrogen fertilizer levels (150 and 270 kg N ha⁻¹). Activities of enzymes involved in nitrate assimilation (nitrate and nitrite reductase), amino acid anabolism and catabolism (glutamine synthetase, Fd-GOGAT and glutamate dehydrogenase) and photorespiration (glycolate oxidase and hydroxypyruvate reductase) as well as contents of soluble protein and free amino acids were measured during leaf development. Effects of elevated CO₂ were similar within the two fertilizer levels, but depended on leaf age. In early stages nitrate and nitrite reductase activities tended to be enhanced, in mature flag leaves activities of these enzymes and of glutamine synthetase as well as contents of soluble protein and free amino acids were reduced. Activities of the two photorespiratory enzymes examined were down-regulated at elevated carbon dioxide concentrations from anthesis on. During grain filling elevated CO₂ enhanced nitrogen remobilisation from flag leaves. This was deduced from decreasing protein levels and activities of glutamine synthetase and photorespiration enzymes, and an increasing activity of glutamate dehydrogenase. The acceleration of flag leaf senescence is explained by an increased sink activity of the developing grains.

Kohlendioxid, Stickstoffmetabolismus, Photorespiration, Weizen

carbon dioxide, nitrogen metabolism, photorespiration, wheat

1 Einleitung

Ein Anstieg der atmosphärischen Kohlendioxidkonzentrationen im Zuge wachsenden Energieverbrauchs wird neben klimatischen Veränderungen auch Folgen für die Landwirtschaft mit sich bringen. So sind eine Zunahme des pflanzlichen Wachstums und damit

auch des Ertrags von Getreide zu erwarten, diese Reaktion wird aber voraussichtlich mit niedrigen Stickstoff- bzw. Proteingehalten in vegetativen Organen und Körnern gekoppelt sein (CONROY 1992).

In Experimenten, die in den letzten Jahren an der Open-top-Anlage des Instituts für Pflanzenökologie in Gießen durchgeführt wurden, bewirkte die Verdopplung heutiger CO₂-Konzentrationen eine Ertragserhöhung von 35 Prozent bei gut gedüngten Weizenpflanzen, die Proteingehalte in den Körnern waren dabei um 25 Prozent reduziert (VERMEHREN & al. 1996). Darüber, daß Pflanzen unter erhöhtem CO₂ eine verbesserte »Nitrogen use efficiency« aufweisen (d.h. mit der gleichen Menge Stickstoff eine größere Biomasse produzieren können), herrscht weitgehend Einigkeit (LEA 1996). Es gibt bislang aber kaum tiefergehende Untersuchungen über die Reaktionen auf physiologischer Ebene.

In höheren Pflanzen sind Stickstoff- und Kohlenstoffmetabolismus an vielen Stellen miteinander verknüpft. N- und C-Flüsse im Blatt werden in Abhängigkeit von der Umweltsituation auf Angebot und Nachfrage eingestellt. So fördern beispielsweise Kohlenhydrate oder Nitrat die Nitratassimilation, und der Fluß von Kohlenstoffskeletten durch den Krebszyklus in Richtung Aminosäuresynthese wird durch Glutamin bzw. Glutamat reguliert (HUBER & KAISER 1996). Ein weiterer wichtiger Stoffwechselweg, in dem stickstoffhaltige Komponenten zirkulieren und der zudem durch eine Erhöhung der Kohlendioxidkonzentrationen beeinflusst würde, ist die Photorespiration. Ob und wie sich diese verringerte Photorespiration auf den pflanzlichen Stickstoffmetabolismus auswirkt, ist noch weitgehend ungeklärt. Sowohl fördernde als auch hemmende Wirkungen werden diskutiert (CONROY 1992, OAKS 1994).

Die vorliegende Untersuchung sollte ein erster Ansatz sein, die physiologischen Grundlagen der Reaktion des pflanzlichen Stickstoffhaushalts auf eine CO₂-Erhöhung aufzuklären. Hierzu wurden in mehr bzw. minder gut mit Stickstoff versorgten Weizenpflanzen die Gehalte an löslichem Protein und Freien Aminosäuren und die Aktivitäten wichtiger Enzyme der Nitratassimilation (Nitrat- und Nitritreduktase), des Aminosäureanabolismus und -katabolismus (Glutaminsynthetase, GOGAT und Glutamatdehydrogenase) sowie der Photorespiration (Glykolatoxidase)

und Hydroxypyruvatdehydrogenase) gemessen. Der Stickstoffmetabolismus eines Blattes verschiebt sich im Laufe seiner ontogenetischen Entwicklung von der Stickstoffassimilation zur Remobilisierung. Um die Abhängigkeit der CO_2 -Antwort vom Blatt- bzw. Pflanzenalter in die Fragestellung einzubeziehen, wurden die Messungen in verschiedenen Entwicklungsstadien vom Schossen bis zur Kornfüllung durchgeführt.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial

Die Exposition der Weizenpflanzen (*Triticum aestivum* cv. Minaret) wurde an der Open-top-Anlage des Instituts für Pflanzenökologie in Gießen durchgeführt (FANGMEIER & al. 1992). Am 27.4.95 wurden die Versuchspflanzen zu je zweien in 5 Liter große, mit Ackerboden gefüllte Töpfe gesät. Der Start der CO_2 -Behandlung erfolgte am 2.5.95. Als Kontrolle dienten zwei Kammern mit den aktuellen atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen von $360 \mu\text{mol mol}^{-1}$, eine Zunahme der Werte auf $680 \mu\text{mol mol}^{-1}$ wurde in zwei weiteren Kammern simuliert. Die Versuchspflanzen wurden mit 150 bzw. 270 kg N ha^{-1} gedüngt, wobei diese Stickstoffmengen auf 4 Termine (5, 36, 46 und 64 Tage nach Anzucht) verteilt wurden. Die Messungen erfolgten an 5 Terminen (41, 48, 61, 70 und 76 Tage nach Anzucht) in verschiedenen Entwicklungsstadien vom Schossen bis zur Kornfüllung jeweils an dem jüngsten Blatt des Haupthalms. Bei der 1. Ernte entsprach dies dem gerade entfalteten zweitjüngsten Blatt, ab der 2. Ernte dem Fahnenblatt. Pro Ernte wurden 4 Blätter verwendet. Die Ernten wurden morgens jeweils zur gleichen Zeit durchgeführt, um tagesperiodische Einflüsse gering zu halten.

2.2 Analytische Methoden

Die Konzentration an Löslichem Protein wurde nach der Methode von LOWRY & al. (1951) ermittelt.

Die Aktivitäten der Nitratreduktase (EC 1.6.6.1) und der Nitritreduktase (EC 1.7.7.1) wurden in frischem Pflanzenmaterial bestimmt. Hierzu wurden die Blätter in Kaliumphosphatpuffer (0,1 M, pH 7,5) homogenisiert und anschließend für 25 Minuten bei 30.000 g zentrifugiert. In der von HAGEMAN & HUCKLESBY (1971) und HAGEMAN & REED (1980) beschriebenen Methode wird das durch die Nitratreduktase gebildete Nitrit über die Kopplung an einen Azofarbstoff photometrisch bestimmt. Die Aktivität der Nitritreduktase wurde nach demselben Prinzip durch den Verbrauch an Nitrit ermittelt (VEGA & al. 1980).

Der Gehalt an Freien Aminosäuren wurde mittels HPLC (Varian Vista 5500) bestimmt nach einer Methode von HEFTMAN (1983), die die Anwendung der Reverse-Phase-Technik und der Vorsäulenderivatisierung mit FMOC (Fluorenylmethyloxycarbonylchlorid) beinhaltet. Die Aminosäuren wurden mit einer Trennsäule (Varian RP-Säule AMINO-TAGTM ODS-80) aufgetrennt und mit Hilfe eines Fluoreszenzdetektors (Shimadzu Fluoreszenz HPLC Monitor RF-535) gemessen. Die Vorbereitung der Proben erfolgte durch Fällern der Proteine mit 4%iger Sulfosalizylsäure und Einstellen des pH-Werts mit Boratpuffer auf 8,5.

Zur Bestimmung der Fd-GOGAT (Ferredoxinabhängige Glutamatsynthase, EC 1.4.7.1) und der weiteren Enzyme wurden die Blätter bis zur Aufarbeitung bei -80°C gelagert. Die Proben wurden dann in Extraktionspuffer homogenisiert (0,1 M Tris/HCl, 0,5 mM Na-EDTA, 0,5 mM MgSO_4 , 2% PVP, 0,4% Triton-X-100, 1 mM Cystein, 10 mM Dithioerythrol) und anschließend für 25 Minuten bei 30.000 g zentrifugiert. Die Vorgehensweise zur Aktivitätsbestimmung wurde von LOYOLA-VARGAS & SÁNCHEZ DE JIMÉNEZ (1986) beschrieben, die Menge des gebildeten Glutamats wurde per HPLC bestimmt.

Die Glutamatsynthase (EC 6.3.1.2) wurde nach der Methode von LOYOLA-VARGAS & SÁNCHEZ DE JIMÉNEZ (1986) gemessen.

Die Aktivitätsmessung der Glutamatdehydrogenase (EC 1.4.1.2) erfolgte mittels eines Verfahrens nach MANDERSCHIED & al. (1992).

Zur Bestimmung der Glykolatoxidase (EC 1.1.3.1) wurde auf eine Methode von FEIERABEND & BEEVERS (1972) zurückgegriffen. In einem Gesamtvolumen von 2 ml wurden 25 mM Kaliumphosphatpuffer pH 7,8, 1,65 mM Phenylhydrazin und 5 mM Glykolat vermischt. Der Start der Reaktion erfolgte durch Zugabe des Enzymextrakts. Die Bildung von Glyoxylatphenylhydrazon wurde bei einer Wellenlänge von 324 nm gemessen.

Die Aktivität der Hydroxypyruvatdehydrogenase (EC 1.1.1.29) wurde berechnet, indem die Oxidation von $\text{NADH} + \text{H}^+$ durch den Rückgang der Extinktion bei 340 nm bestimmt wurde (SCHWITZGUEBEL & SIEGENTHALER 1984). Der Assay bestand aus 25 mM Kaliumphosphatpuffer pH 7,8, 5 mM Hydroxypyruvat und 0,01 mM $\text{NADH} + \text{H}^+$ in einem Gesamtvolumen von 2 ml. Durch Zugabe des Enzymextrakts wurde die Reaktion gestartet.

Um signifikante Einflüsse von Kohlendioxid- oder Stickstoffbehandlung zu ermitteln, wurden für jeden Erntezeitpunkt Varianzanalysen bzw. t-Tests (wenn nur Daten einer Düngevariante vorlagen) durchgeführt. Letzteres war bei den Freien Aminosäuren sowie den ersten drei Ernten der Glutamatdehydrogenase der Fall.

3 Ergebnisse

Die Verläufe der gemessenen Parameter sind in den Abbildungen 1a–h dargestellt, die Ergebnisse der statistischen Untersuchungen finden sich in Tabelle 1. Aus Gründen der besseren Übersicht wurden die Standardabweichungen in den Graphiken weggelassen.

Der Gehalt an Löslichem Protein war zum Zeitpunkt des Schossens, d.h. im jungen zweiten Blatt, unbeeinflusst von CO₂- oder Stickstoffbehandlung, ab der zweiten Ernte jedoch, d.h. im Fahrenblatt, innerhalb beider Düngevarianten in erhöhter Kohlendioxidatmosphäre tendenziell reduziert (Abb. 1a). Während der Kornfüllung (4. und 5. Ernte) nahmen die Proteinkonzentrationen in den Fahrenblättern ab, wobei diese Abnahme unter erhöhtem CO₂ schneller verlief und auf eine verfrühte Seneszenz der Fahrenblätter hindeutete. Zum Zeitpunkt der 5. Ernte war dieser CO₂-Einfluß auf den Gehalt an Löslichem Protein signifikant (Tab. 1).

Die im folgenden dargestellten Enzymaktivitäten sind auf das Blattfrischgewicht bezogen, da entwicklungsbedingte Veränderungen so deutlicher werden. Falls ein Bezug auf Protein andere Ergebnisse zur Folge gehabt hätte, wird dieses im Text erwähnt.

Die Aktivität der Nitratreduktase sank im Entwicklungsverlauf stark ab (Abb. 1b). Sie war bereits zu Beginn der Anthese (3. Ernte) in allen Behandlungsvarianten auf einem niedrigen Niveau und nicht mehr durch die Stickstoffdüngung am 64. Tag nach Anzucht induzierbar. Erhöhtes CO₂ hatte keinen signifikanten Einfluß, es waren aber – abhängig vom Blattalter – tendenzielle Veränderungen zu erkennen. Im jungen zweiten Blatt und im jungen Fahrenblatt war die Enzymaktivität innerhalb beider Düngevarianten leicht erhöht, ab der Blüte im Fahrenblatt leicht reduziert. Das zweite Enzym der primären Stickstoffassimilation, die Nitritreduktase, besitzt eine sehr viel höhere Aktivität, da sie das toxische Nitrit umsetzt (WALLACE 1987). Die Antwort auf eine CO₂-Erhöhung war ähnlich ausgeprägt wie bei der Nitratreduktase: eine Zunahme in den jungen Blattstadien, eine Abnahme in den älteren (Abb. 1c). Die Signifikanz dieser Reaktion wurde für die 1. und 3. Ernte durch die Varianzanalyse bestätigt (Tab. 1).

Die für die Ammoniumassimilation verantwortlichen Enzyme Glutaminsynthetase und Glutaminsynthase reagierten dagegen unterschiedlich (Abb. 1d+e). Die Aktivität der Glutaminsynthetase war bis zur Anthese unbeeinflusst von der Behandlung. Während der Kornfüllungsphase bewirkten erhöhte CO₂-Konzentrationen in beiden Düngevarianten eine signifikante Beschleunigung des entwicklungsbedingten Rückgangs. Die Reaktion der GOGAT war uneinheitlich und kaum deutlich von der CO₂-Behandlung beeinflusst. Bei guter Düngung war unter

erhöhtem CO₂ ab der Anthese eine Reduktion zu beobachten.

Die Aktivität der Glutamatdehydrogenase lag in den jungen Blättern auf niedrigem Niveau und stieg erst während der Kornfüllung in beiden Düngevarianten an (Abb. 1f). Dieser Anstieg wurde durch CO₂ signifikant gefördert (Tab. 1). Die Werte für die niedrige Düngevariante fehlen bei den ersten Ernten aufgrund methodischer Probleme.

Der Gehalt an Freien Aminosäuren wurde nur in der guten Düngevariante bestimmt. Er wurde durch die CO₂-Behandlung nicht signifikant beeinflusst. Die Konzentration war zum Zeitpunkt des Schossens und bei der letzten Ernte erhöht, zu den übrigen Zeitpunkten erniedrigt (Abb. 1g).

Die Aktivitäten der photorespiratorischen Enzyme Glykolatoxidase und Hydroxypyruvatreduktase waren bei schlechter Stickstoffversorgung – anfänglich auch signifikant – erniedrigt. Dieser Effekt trat bei der Bezugsgröße »Protein« nicht auf. CO₂-Einflüsse konnten erst ab der Anthese beobachtet werden. Während der Blüte und der Kornfüllung waren beide Enzyme jeweils in beiden Düngevarianten signifikant reduziert (Abb. 1h+i). Die spezifischen Aktivitäten verhielten sich ähnlich.

4 Diskussion

Die Behandlung von Weizenpflanzen mit erhöhten Kohlendioxidkonzentrationen hatte eine Veränderung der Stickstoffassimilation und -remobilisierung sowie der Photorespiration in den untersuchten Blättern zur Folge. Allerdings ergab sich kein einheitliches Bild, sondern die Reaktion war abhängig vom Entwicklungsstadium der Blätter.

Unter den gemessenen Parametern der Stickstoffassimilation hat besonders die Nitratreduktase wichtige Regelfunktionen. Ihr Aktivitätsstatus wird durch Phosphorylierung reguliert und kann kurzzeitig an wechselnde Umweltbedingungen angepaßt werden (KAISER & BRENDLE-BEHNISCH 1995). Die Aktivität der Nitratreduktase hängt hauptsächlich von der aufgenommenen Menge an Nitrat ab, die wiederum von Kohlenhydraten gefördert oder Aminosäuren gehemmt wird (IMSANDE & TOURAINE 1994). Nitrat bewirkt weiterhin, daß Kohlenstoffskelette aus dem Calvinzyklus für die Aminosäuresynthese zur Verfügung stehen und nicht für die Saccharosesynthese verwendet werden (CHAMPIGNY & FOYER 1992).

In der vorliegenden Untersuchung wurde die Aktivität der Nitratreduktase durch erhöhtes CO₂ in den jungen Blättern innerhalb beider Düngevarianten leicht gefördert, ab der Anthese dagegen leicht reduziert. Ein ähnliches Reaktionsmuster galt auch für viele der anderen gemessenen, an der Assimilation von Stickstoff beteiligten Parameter. So waren in den

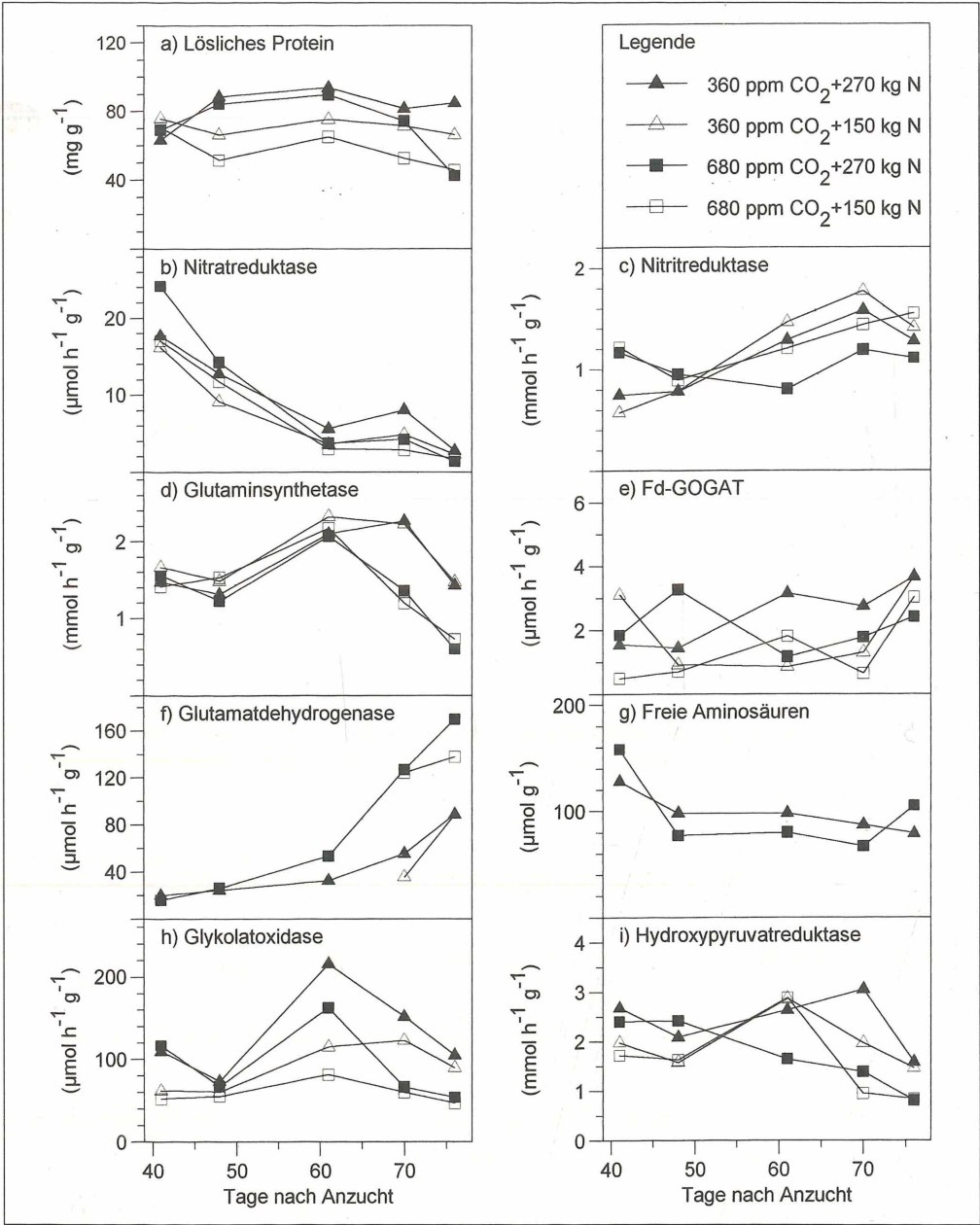


Abb. 1
Einfluß von CO₂- und Stickstoffbehandlung auf den Gehalt an Löslichem Protein (mg g⁻¹) und Freien Aminosäuren (μmol g⁻¹) sowie die Aktivitäten von Nitratreduktase (μmol NO₂ h⁻¹g⁻¹), Nitritreduktase (mmol NO₂ h⁻¹g⁻¹), Glutaminsynthetase (mmol Glutamyldhydroxamat h⁻¹g⁻¹), Fd-GOGAT (μmol Glutamat h⁻¹g⁻¹), Glutamatdehydrogenase (μmol NADH h⁻¹g⁻¹), Glykolatoxidase (μmol Phenylhydrazon h⁻¹g⁻¹) und Hydroxypyruvatreduktase (mmol NADH h⁻¹g⁻¹) bezogen auf das Frischgewicht.

Fig. 1
Influence of CO₂ and nitrogen treatment on contents of soluble protein (mg g⁻¹) and free amino acids (μmol g⁻¹) and the specific activities of nitrate reductase (nmol NO₂ h⁻¹g⁻¹), nitrite reductase (μmol NO₂ h⁻¹g⁻¹), glutamine synthetase (μmol glutamyldhydroxamate h⁻¹g⁻¹), Fd-GOGAT (nmol glutamate h⁻¹g⁻¹), glutamate dehydrogenase (μmol NADH h⁻¹g⁻¹), glycolate oxidase (μmol phenylhydrazone h⁻¹g⁻¹) and hydroxypyruvate reductase (μmol NADH h⁻¹g⁻¹) on fresh weight basis.

Tab. 1
Ergebnisse der Varianzanalysen und der t-Tests. T-Tests wurden bei den Freien Aminosäuren und den ersten drei Ernten der Glutamatdehydrogenase durchgeführt, da in diesen Fällen nur die Daten einer Düngevariante vorlagen.

PR = Lösliches Protein
NR = Nitratreduktase
NiR = Nitritreduktase
GS = Glutaminsynthetase
GOGAT = ferredoxinabhängige Glutamatsynthase
GDH = Glutamatdehydrogenase
AS = Freie Aminosäuren
GO = Glykolatoxidase
HR = Hydroxypyruvatreduktase
Signifikanzniveaus:
*** = p ≤ 0,001
** = p ≤ 0,01
* = p ≤ 0,05
ns = nicht signifikant.

Table 1
Results of analyses of variance and t-tests. T-tests were carried out in case of free amino acids and first three harvests of glutamate dehydrogenase because only one fertilizer level existed.

PR = soluble protein
NR = nitrate reductase
NiR = nitrite reductase
GS = glutamine synthetase
GOGAT = ferredoxin-dependent glutamate synthase
GDH = glutamate dehydrogenase
AS = free amino acids
GO = glycolate oxidase
HR = hydroxypyruvate reductase),
significance levels:
*** = p ≤ 0.001
** = p ≤ 0.01
* = p ≤ 0.05
ns = not significant.

Tage nach Anzucht	Behandlung	PR	NR	NiR	GS	GOGAT	GDH	AS	GO	HR
41	CO ₂	ns	ns	*	ns	*	ns	ns	ns	*
	N	ns	*	ns	ns	ns	-	-	***	**
	CO ₂ xN	ns	ns	ns	ns	*	-	-	ns	ns
48	CO ₂	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	N	ns	ns	ns	*	ns	-	-	ns	**
	CO ₂ xN	ns	ns	ns	ns	ns	-	-	ns	ns
61	CO ₂	ns	ns	*	**	ns	ns	ns	ns	ns
	N	ns	ns	*	ns	ns	-	-	*	ns
	CO ₂ xN	ns	ns	ns	ns	ns	-	-	ns	ns
70	CO ₂	ns	ns	ns	**	ns	*	ns	***	**
	N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	*
	CO ₂ xN	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns
76	CO ₂	*	ns	ns	***	ns	*	ns	**	**
	N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns
	CO ₂ xN	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns

jungen Blättern die Aktivität der Nitritreduktase erhöht und die Aktivitäten von Glutaminsynthetase und GOGAT unbeeinflusst von der CO₂-Behandlung. Ab der Blüte (3. Ernte) hingegen waren Nitritreduktase-, Glutaminsynthetase- und GOGAT-Aktivität (letztere nur bei guter N-Versorgung) reduziert. Eine Erklärung für den Rückgang der Stickstoffassimilation in den Fahnenblättern des Haupthalms zu dieser Zeit könnte in einem erhöhten Stickstoffbedarf der sich entwickelnden Körner und Seitenhalme liegen, die eine große Senkenaktivität aufweisen und bei verbesserter CO₂-Versorgung in größerer Zahl gebildet werden.

Der Prozeß der Photorespiration wird durch eine Erhöhung der atmosphärischen Kohlendioxidkonzentrationen negativ beeinflusst, da durch das vergrößerte Verhältnis von Kohlendioxid zu Sauerstoff die Oxygenase-Funktion der RubisCo unterdrückt wird. Im vorliegenden Experiment wurden die Aktivitäten der beiden untersuchten photorespiratorischen Enzyme, Glykolatoxidase und Hydroxypyruvatreduktase, als Reaktion auf die erhöhte CO₂-Behandlung ab der Anthese herunterreguliert und waren in beiden Dünge-stufen auf etwa die Hälfte gesenkt.
Die Photorespiration hat eine große Bedeutung für den N-Stoffwechsel, da durch sie eine große Men-

ge an stickstoffhaltigen Metaboliten zirkuliert und im Austausch mit anderen Reaktionswegen steht (KUMAR & al. 1993). Der Zusammenhang der Photorespiration mit dem N-Status eines Blattes ist allerdings auch unter heutigen »normalen« Kohlendioxidkonzentrationen unklar. KUMAR (& al. 1993) zitiert sowohl eine Untersuchung, in der eine verringerte Photorespiration bei schlechter N-Versorgung beschrieben wird, als auch eine, in der dies nicht der Fall war. Im hier beschriebenen Experiment waren die auf das Frischgewicht bezogenen Aktivitäten von Glykolatoxidase und Hydroxypyruvatreduktase bei verringerter Stickstoffdüngung in beiden CO_2 -Stufen zwar vermindert, die spezifischen Aktivitäten lagen hingegen auf dem gleichen Niveau.

In der Literatur werden verschiedene Folgen der unter erhöhtem CO_2 verringerten Photorespiration für den Stickstoffmetabolismus diskutiert. CONROY (1992) vermutet, daß eine verringerte Photorespiration und damit eine verringerte Stickstoffzirkulation in irgendeiner Form negative Auswirkungen auf die N-Assimilation und Nitratreduktaseaktivität haben könnten. OAKS (1994) fordert dagegen positive Auswirkungen auf die Stickstoffassimilation und beruft sich auf folgenden Regulationsmechanismus: Photorespiratorisches Ammonium hemmt die Aktivität des Pyruvatdehydrogenase-Komplexes, der den Kohlenstofffluß durch den TCA-Zyklus steuert. Eine Verringerung der Photorespiration würde diesen Hemmechanismus abschwächen und somit den Fluß an C-Skeletten zur Aminosäuresynthese verstärken. Dieses zöge wiederum eine erhöhte Nitrataassimilation nach sich.

Eine Förderung der Nitratreduktaseaktivität konnte im vorgestellten Experiment nur in den jungen Blättern beobachtet werden, eine Reduktion – wie von CONROY (1992) gefordert – hingegen erst ab der Anthese, zu einer Zeit, als das Niveau der Enzymaktivität bereits gering war. Es scheint, daß neben den von OAKS (1994) und CONROY (1992) beschriebenen Regelkreisen weitere übergeordnete Regelmechanismen gelten, die bei Betrachtung der Gesamtpflanze berücksichtigt werden müssen. Hierzu zählen z.B. die bereits vermutete erhöhte Senkenaktivität für Stickstoff in den Seitenhalmen und Ähren.

Eindeutiger und leichter interpretierbar als die bisher beschriebenen Ergebnisse sind die Veränderungen der Stoffwechselvorgänge in den seneszenten werdenden Fahnenblättern. Während der Seneszenz wird der Stickstoffmetabolismus von der Assimilation auf die Remobilisierung in die Ähren umgestellt. Bei Weizen dient die Aminosäure Glutamin als Haupttransportform (PEETERS & VAN LAERE 1994). Das für die Synthese nötige Ammonium liefert die Glutamatdehydrogenase, die für die Stickstoffassimilation nur eine geringe Bedeutung hat, deren Aktivität in alten Blättern dagegen ansteigt (BUCHANAN-WOLLASTON 1997).

Im vorgestellten Experiment stieg die Aktivität der Glutamatdehydrogenase unter erhöhtem CO_2 bereits zur Anthese an und erreichte während der Kornfüllung ein etwa doppelt so hohes Niveau wie unter $360 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Auch der beschleunigte Rückgang des Gehalts an Löslichem Protein deutet auf eine verstärkte Stickstoffremobilisierung aus den Fahnenblättern hin. Weiterhin dokumentiert die schnellere Abnahme der Aktivitäten von Glutaminsynthetase, Glykolatoxidase und Hydroxypyruvatreduktase einen früheren Rückgang wichtiger Stoffwechselwege und weist damit ebenfalls auf eine beschleunigte Seneszenz hin.

Die Ursache für die beschleunigte Remobilisierung von Stickstoff aus den Fahnenblättern ist wahrscheinlich in der stärkeren Senkenkraft der Ähren zu suchen. Durch die unter $680 \mu\text{mol mol}^{-1}$ erhöhte Photosynthese können die Weizenpflanzen mehr Assimilate für die Kornfüllung verwenden. Sie bilden mehr und schwerere Ähren und haben daher einen erhöhten Stickstoffbedarf, der vermutlich den früheren Proteinabbau in den Fahnenblättern auslöst. Auflösung und Regulation der Blattseneszenz sind im Detail noch nicht geklärte Prozesse, die von vielen externen und internen Faktoren beeinflusst werden. Doch es wird vermutet, daß hierzu auch die Senkenaktivität reproduktiver Gewebe zählt (FELLER & FISCHER 1994, SMART 1994).

Danksagung

Ein Teil der Daten wurde im Rahmen einer Diplomarbeit von Bettina Hofstaetter erhoben. Die vorliegende Studie wurde aus Mitteln des Umweltforschungsprogramms der Europäischen Gemeinschaft gefördert (Vertrag-Nr. EV5V-CT93-0301).

Literatur

- BUCHANAN-WOLLASTON, V., 1997: The molecular biology of leaf senescence. – J. Exp. Bot. 48: 181–199.
- CHAMPIGNY, M.-L. & C. FOYER, 1992: Nitrate activation of cytosolic protein kinases diverts photosynthetic carbon from sucrose to amino acid biosynthesis. – Plant Physiol. 100: 7–12.
- CONROY, J.P., 1992: Influence of elevated atmospheric CO_2 concentrations on plant nutrition. – Aust. J. Bot. 40: 445–456.
- 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.

- FEIERABEND, J. & H. BEEVERS, 1972: Developmental studies on microbodies in wheat leaves. I. Conditions influencing enzyme development. – *Plant Physiol.* 49: 28–32.
- FELLER, U. & A. FISCHER, 1994: Nitrogen metabolism in senescing leaves. – *Critical Reviews in Plant Sciences* 13: 241–273.
- HAGEMAN, R.H. & D.P. HUCKLESBY, 1971: Nitrate reductase from higher plants. – *Methods in Enzymology* 23: 491–503.
- HAGEMAN, R.H. & A.J. REED, 1980: Nitrate reductase from higher plants. – *Methods in Enzymology* 69: 279–280.
- HEFTMAN, E., 1983: Chromatography – fundamentals and applications of chromatographic and electrophoretic methods, Part B. – Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam.
- HOCKING, P.J. & C.P. MEYER, 1991: Effects of CO₂ enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. – *Aust. J. Plant Physiol.* 18: 339–356.
- HUBER, S.C. & W.M. KAISER, 1996: Regulation of C/N interactions in higher plants by protein phosphorylation. – In: D.P.S. VERMA (ed.) *Signal transduction in plant growth and development*. – Springer, Wien/New York: 87–112.
- IMSANDE, J. & B. TOURAINE, 1994: N demand and the regulation of nitrate uptake. – *Plant Physiol.* 105: 3–7.
- KAISER, W.M. & E. BRENDLE-BEHNISCH, 1995: Acid-base-modulation of nitrate reductase in leaf tissue. – *Planta* 196: 1–6.
- KUMAR, P.A., RAGHUVeer POLISETTY & Y.P. ABROL, 1993: Interaction between carbon and nitrogen metabolism. – In: Y.P. ABROL, P. MOHANTY & GOVINDJEE (eds.) *Photosynthesis: photoreactions to plant productivity*. – Kluwer Academic Publishers: 339–350.
- LEA, P.J., A.J. ROWLAND-BAMFORD & J. WOLFENDEN, 1996: The effect of air pollutants and elevated carbon dioxide on nitrogen metabolism. – In: M. YUNUS & M. IQBAL (eds.) *Plant response to air pollution*. – John Wiley & Sons: 319–352.
- LOWRY, O.H., N.J. ROSEBROUGH, A.L. FARR & R.J. RANDALL, 1951: Protein measurement with the folin-phenol reagent. – *Journal of Biological Chemistry* 193: 265–275.
- LOYOLA-VARGAS, V.M. & E. SÁNCHEZ DE JIMÉNEZ, 1986: Regulation of glutamine synthetase/glutamate synthase cycle in maize tissues. Effect of the nitrogen source. – *J. Plant Physiol.* 124: 147–154.
- MANDERSCHIED, R., H.-J. JÄGER & L.W. KRESS, 1992: Effects of ozone on foliar nitrogen metabolism of *Pinus taeda* L. and implications for carbohydrate metabolism. – *New Phytol.* 121: 623–633.
- OAKS, A., 1994: Efficiency of nitrogen utilization in C₃ and C₄ cereals. – *Plant Physiol.* 106: 407–414.
- PEETERS, K.M.U. & A.J. VAN LAERE, 1994: Amino acid metabolism associated with N-mobilization from the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) during grain development. – *Plant Cell Environ.* 17: 131–141.
- PURVIS, A.C., D.B. PETER & R.H. HAGEMAN, 1974: Effect of carbon dioxide on nitrate accumulation and nitrate reductase induction in corn seedlings. – *Plant Physiol.* 53: 934–941.
- SCHWITZGUEBEL, J.-P. & P.-A. SIEGENTHALER, 1984: Purification of peroxisomes and mitochondria from spinach leaf by percoll gradient centrifugation. – *Plant Physiol.* 75: 670–674.
- SMART, C., 1994: Tansley review No. 64, Gene expression during leaf senescence. – *New Phytol.* 126: 419–448.
- VEGA, J.M., J. CARDENAS & M. LOSADA, 1980: Ferredoxin-nitrite reductase. – *Methods in Enzymology* 69: 255–270.
- VERMEHREN, B., A. FANGMEIER & H.-J. JÄGER, 1996: Auswirkungen erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentrationen auf den Stickstoffhaushalt von Weizen. – *Verh. Ges. Ökologie* 26: 619–624.
- WALLACE, W., 1987: Regulation of nitrate utilization in higher plants. – In: W.R. ULLRICH, P.J. APARICIO, P.J. SYRETT & F. CASTILLO (eds.) *Inorganic nitrogen metabolism*. – Springer Verlag, Berlin/Heidelberg: 223–230.

Adressen

Dipl. Biol. Birte Vermehren
Priv.-Doz. Dr. Andreas Fangmeier
Prof. Dr. Hans-Jürgen Jäger
Institut für Pflanzenökologie
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: 1997

Band/Volume: [28_1997](#)

Autor(en)/Author(s): Vermehren Birte, Fangmeier Andreas, Jäger Hans-Jürgen

Artikel/Article: [Erhöhtes CO₂ beeinflusst die Assimilation und Remobilisierung von Stickstoff im Weizenblatt 389-395](#)