

Institut für Agrar- und Ernährungswissenschaften
der Naturwissenschaftlichen Fakultät III
der
Martin-Luther-Universität
Halle-Wittenberg



**Modellierung von Photosyntheseprozessen –
Parametrisierung des Gas- und Energieaustauschmodells
LEAFC3-N für Sommergerstenblätter (*Hordeum vulgare* L.)**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor agriculturarum (Dr. agr.)

vorgelegt von

Dipl.-Ing. agr. Henning Braune
geb. am 22.04.1981 in Magdeburg

Dekan: Prof. Dr. Peter Wycisk
Gutachter: Prof. Dr. Wulf Diepenbrock
Prof. Dr. Olaf Christen
Prof. Dr. Henning Kage

Halle/Saale, den 28.01.2008

urn:nbn:de:gbv:3-000013666

[<http://nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn=nbn%3Ade%3Agbv%3A3-000013666>]

Danksagung

Besonders danken möchte ich meinen beiden Betreuern Prof. Wulf Diepenbrock und Dr. Johannes Müller für die Überlassung des Promotionsthemas und die intensive wissenschaftliche Betreuung. Sie ließen mir bei der Auswahl der thematischen Schwerpunkte und bei der Erarbeitung der einzelnen Ziele sehr viel Freiraum, standen mir jedoch auch in zahlreichen Diskussionen mit ihrer wissenschaftlichen Meinung zur Seite.

Danken möchte ich auch dem Land Sachsen-Anhalt und der Deutschen Forschungsgesellschaft DFG für die finanzielle Unterstützung des Forschungsprojektes DI 294/29-1.

Andre Eschenröder, Tino Dornbusch, Peter Wernecke, Bernd Look, Lydia Gerson und Karola Ponsold möchte ich hier stellvertretend für alle diejenigen Arbeitskollegen und auch Freunde aus dem Institut und vom Versuchsfeld nennen, die entscheidend an der Entstehung dieser Arbeit beteiligt waren. Sie unterstützten mich als fleißige und tatkräftige Mithelfer bei den zeitaufwendigen experimentellen Arbeiten in den Klimakammern, auf dem Versuchsfeld und im Labor, aber auch mit konstruktiven Diskussionen während der Arbeit oder in den zahlreichen Mittagspausen. Erwähnen möchte ich auch, dass sie maßgeblich dazu beigetragen haben, dass meine Arbeit in Halle zu einer schönen und interessanten Zeit für mich geworden ist, an die ich mich gern zurück erinnern werde.

Ein besonderer Dank gilt meiner ganzen Familie, insbesondere meiner Freundin Doreen, meinen Eltern und meiner Schwester sowie ihrem Mann. Sie, wie auch meine Freunde aus dem Hallenser und Altenweddinger Freundeskreis, haben mich auf eine besondere Weise während meiner Zeit in Halle unterstützt.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	iii
Summary	vi
Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen	viii
Verzeichnis der verwendeten Variablen	ix
1 Einleitung	1
1.1 Ausgangspunkt	1
1.2 Zielstellungen und Stand der Literatur	3
2 Modellbeschreibung	6
2.1 LEAFC3-N	6
2.2 Modellmodifikationen	9
3 Material und Methoden	16
3.1 Beschreibung der Versuche	16
3.1.1 Übersicht über die Versuche	16
3.1.2 Beschreibung der Klimakammerversuche	17
3.1.3 Beschreibung der Freilandversuche	18
3.2 Beschreibung der Messungen	20
3.2.1 Gerätebeschreibung	20
3.2.2 Messprogramme	21
3.2.3 Referenzmessungen	23
3.3 Statistik	25
4 Modellparametrisierung	27
4.1 Pflanzenentwicklung und Stickstoffdynamik	27
4.2 Stickstoffabhängigkeit der Nettophotosyntheserate A_n und der stomatären Leitfähigkeit g_s	30
4.3 Parameter der Temperatur- und Stickstofffunktionen auf Grundlage der CO ₂ - Responsekurven	32
4.3.1 Beschreibung der Schätzungen	32
4.3.2 Maximale Carboxylierungsrate V_{cmax}	38
4.3.3 Maximale Elektronentransportrate J_{max}	46
4.3.4 Rate des Triosephosphatexports T_p	52

4.3.5 CO ₂ -Kompensationspunkt I^*	58
4.3.6 Michaelis-Menten-Konstanten der Carboxylierung und der Oxygenierung, K_c und K_o	60
4.4 Parameter der Stickstofffunktionen auf Grundlage der Lichtresponsekurven.....	61
4.4.1 Beschreibung der Schätzungen	61
4.4.2 Quantenausbeute ϕ_a	64
4.4.3 Krümmungsparameter θ	65
4.4.4 Dunkelatmungsrate $R_{\text{dark}25}$	66
4.4.5 Vergleich von V_{cmax} aus Licht- und CO ₂ -Responsekurven.....	68
4.4.6 Kenngröße m	69
4.4.7 Minimale stomatäre Leitfähigkeit g_{smin}	70
4.5 Untersuchungen zur Überprüfung der Messmethodik.....	70
4.6 Zusammenfassung der Parametrisierung	74
5 Modellvalidierung – Simulation von Tagesverlaufsmessungen	77
6 Diskussion	83
6.1 Abhängigkeit der Photosynthesekenngrößen vom Blattstickstoffgehalt N_a und der maximalen Carboxylierungsrate V_{cmax}	83
6.2 Temperaturabhängigkeit der Photosynthesekenngrößen	87
6.3 Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_w auf die Modellparameter.....	89
6.4 Einfluss der Stickstoffdüngung.....	89
6.5 Zusammenfassung und Schlussfolgerungen.....	90
Literaturverzeichnis	92
Tabellenverzeichnis.....	101
Abbildungsverzeichnis.....	103
Anhang.....	111

Zusammenfassung

Die Pflanzenbauforschung als angewandete Naturwissenschaft beschäftigt sich im Sinne einer ganzheitlichen Betrachtungsweise mit den kausalen Zusammenhängen zwischen Wachstum, Entwicklung und Ertragsbildung der Nutzpflanzen. Mathematische Modelle stellen hierbei geeignete Hilfsmittel dar, die einerseits eine detaillierte und prozessorientierte Systembeschreibung erlauben und andererseits durch geeignete Aggregation zur Stoffproduktions- und Ertragsprognose genutzt werden können.

Auf der Grundlage der Arbeiten von Farquhar et al. (1980) und Ball et al. (1987) wurden seit den 1980er Jahren eine Reihe von Photosynthesemodellen entwickelt, die den Gas- und Energieaustausch von Pflanzenorganen beschreiben. Ein vergleichsweise komplexes Modell ist die stickstoffsensitive Weiterentwicklung LEAFC3-N (Müller et al., 2005) des Modells LEAFC3 von Nikolov et al. (1995). Mit LEAFC3-N kann der CO₂- und H₂O-Gasaustausch in Abhängigkeit von den wichtigen Zustandsgrößen Strahlung, Temperatur, CO₂- und O₂-Konzentration der Luft, Luftfeuchtigkeit sowie Blattstickstoffgehalt dargestellt werden. Das Modell wurde für Blätter von Weizen (Müller et al., 2005), Blätter und Schoten von Raps (Müller und Diepenbrock, 2006) sowie Grannen von Gerste parametrisiert (Braune et al., 2007). Charakteristische Merkmale sind: i) der mechanistische Ansatz zur Beschreibung der gekoppelten Prozesse Photosynthese, Atmung, Transpiration und Energieaustausch; ii) die Allgemeingültigkeit des Grundkonzeptes für C₃-Pflanzen, wodurch es für verschiedene C₃-Pflanzenarten parametrisiert werden kann; iii) die stickstoffsensitive Beschreibung der Photosynthesekenngrößen. Ältere mechanistische Modelle ohne N-Sensitivität müssen für unterschiedliche Entwicklungsstadien der Pflanzen (mit differierendem Blattstickstoffgehalt) jeweils neu parametrisiert werden. Auch empirische Modelle, die für spezifische Rahmenbedingungen entwickelt wurden, sind an geänderte Bedingungen jeweils neu anzupassen. Im Gegensatz dazu kann mit LEAFC3-N der Gas- und Energieaustausch von Blättern unterschiedlichen physiologischen Alters und unterschiedlicher Blattetagen berechnet werden.

Bei der Anwendung mechanistischer Photosynthesemodelle ist von grundsätzlichem Interesse, ob neben der Universalität des Grundkonzeptes auch einige der verwendeten Modellparameter universell für die Prozessbeschreibung des Gas- und Energieaustausches von C₃-Pflanzen sind. Hieraus leitet sich die Fragestellung ab, ob

sich die verwendeten Parameter zwischen verschiedenen Pflanzenarten oder auch Anzuchtbedingungen unterscheiden. Dazu wurde Sommergerste (*Hordeum vulgare* L., Sorte 'Barke') in zwei Klimakammer- und zwei Freilandversuchen bei unterschiedlicher Anzuchttemperatur und bei variierender Stickstoffdüngung kultiviert. An den Pflanzen wurde der Blattgaswechsel (CO_2 - und Lichtresponsekurven) an zwei Blattinsertionsstufen gemessen. Aus diesen Daten ließen sich die photosynthetischen Kenngrößen wie zum Beispiel die maximale Carboxylierungsrate V_{cmax} , die maximale Elektronentransportrate J_{max} und die Rate des Triosephosphatexports aus den Chloroplasten T_p schätzen. Anschließend erfolgte die Bestimmung der Modellparameter, die die Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten der Photosynthesekenngrößen beschreiben. In der vorliegenden Arbeit werden einerseits die aus den einzelnen Varianten abgeleiteten Modellparameter und andererseits ein aus den gepoolten Daten aller Versuche ermittelter Parametersatz dargestellt. Letzterer basiert auf einer breiten Datengrundlage und integriert Messungen an Pflanzenmaterial unterschiedlicher Anzuchttemperaturen, Stickstoffdüngung und Blattetagen.

Aus den Untersuchungen geht hervor, dass eine variierte Stickstoffdüngung keinen Einfluss auf die Modellparameter hat. Bei sich ändernder Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_w variieren jedoch die geschätzten Parameter der Temperatur- und Stickstoffabhängigkeiten der Kenngrößen V_{cmax} , J_{max} und T_p . Diese Änderungen der Modellparameter mit T_w beschreiben die Adaption der Pflanzen an die vorherrschenden Temperaturbedingungen. Insgesamt betrachtet sind die Parameter der einzelnen Kenngrößen jedoch relativ stabil innerhalb der untersuchten Blattetagen, Stickstoffdüngungsvarianten und mit Einschränkung auch innerhalb der Anzucht- und Entwicklungstemperaturen. Ein Vergleich der ermittelten Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten der Photosynthesekenngrößen unterschiedlicher Pflanzenarten auf der Grundlage der eigenen und der aus der Literatur bekannten Ergebnisse zeigt, dass zwischen C_3 -Pflanzenarten hinsichtlich der Funktionsparameter zum Teil deutliche Unterschiede bestehen.

Zur Validierung des Modells wurden Tagesverläufe der Nettphotosyntheserate A_n , der Transpirationsrate E und der stomatären Leitfähigkeit g_s gemessen. Die durch das Modell berechneten entsprechenden Simulationenwerte von A_n , E und g_s stimmen besonders in den Vormittagsstunden sehr gut mit den Messwerten überein. Die trockenstressbedingte Abweichung zwischen gemessenen und berechneten Photosynthese-, Transpirations- und Leitfähigkeitswerten in den Nachmittagsstunden

lässt sich durch Funktionen beschreiben, die den Effekt des Blattwasserpotentials Ψ auf g_s , V_{cmax} und J_{max} abbilden.

In der vorliegenden Arbeit wird die Parametrisierung und Validierung des Modells LEAFC3-N für Sommergerstenblätter vorgestellt. Die Ergebnisse tragen damit zur Weiterentwicklung und Parametrisierung der mechanistischen Gas- und Energieaustauschmodelle bei. Da diese organbezogenen Modelle auch als Teilmodelle in komplexeren Bestandesmodellen zur Beschreibung von Gas- und Energieaustauschprozessen auf Bestandesebene genutzt werden, liefert die Arbeit weiterhin einen Beitrag zur Weiterentwicklung von Bestandesgasaustauschmodellen.

Summary

The applied science of crop production analyses of plant growth, plant development, and formation of yield from an integrative point of view. Mathematical models thereby are used as tools for a detailed and mechanistic system description on the one hand and on a higher degree of aggregation for dry matter and yield prediction on the other hand. Since the 1980ies, photosynthesis models describing gas and radiation exchange of plant organs have been developed based on the work of Farquhar et al. (1980) and Ball et al. (1987). Among them, the nitrogen sensitive extension LEAFC3-N (Müller et al., 2005) of the model LEAFC3 from Nikolov et al. (1995) represents a rather complex and improved photosynthesis model, which describes the CO₂ and H₂O gas exchange in relation to the input variables radiation, temperature, CO₂ and O₂ concentration of the air, humidity of the air, and nitrogen content of the leaf. The model was parameterised for wheat leaves (Müller et al., 2005), leaves and pods of oilseed rape (Müller and Diepenbrock, 2006), and spring barley awns (Braune et al., 2007). Principal model features are: i) the mechanistic concept for the description of the interrelated processes of photosynthesis, respiration, transpiration, and radiation exchange; ii) the universality of the basic concept for C₃ plants (therefore it can be parameterised and used for different C₃ plant species); iii) the nitrogen sensitive description of the photosynthesis characteristics. Former mechanistic models, which are not sensitive to leaf nitrogen content, have to be separately parameterised for each developmental stage (with different nitrogen content). Similarly, existing empirical models, which are largely descriptive and developed for specific environmental conditions, have to be adapted to changing conditions. In contrast, our model approach enables the use of the model for leaves of different physiological age and leaf rank, thus allowing a broad and universal application in plant modelling.

The main focus of this thesis is to test the universality of the mechanistic model concept regarding the stability of parameters. To this end, experiments on spring barley (*Hordeum vulgare* L., cv. 'Barke') were carried out to analyse the stability of model parameters with respect to different plant species and environmental conditions. In particular, two climate chamber and two field experiments using spring barley as sample plants were performed. The environmental conditions (1) growth temperature and (2) nitrogen fertilisation level were modified in these experiments. Leaf gas exchange (CO₂ and light response curves) was measured at two different leaf ranks

during the course of development. Using these data, photosynthetic characteristics such as the maximum carboxylation rate V_{cmax} , the maximum electron transport rate J_{max} and the rate of triose phosphate utilisation T_p were estimated. Hence, we derived parameters of nitrogen and temperature dependencies of model characteristics. In the present thesis, model parameters have been determined on the one hand for the various experimental treatments and on the other hand for the pooled data of all experiments. Especially the latter procedure comprises the integration of a large data set from field and climate chamber trials, different growth temperatures, nitrogen fertilisation levels and leaf ranks.

The results obtained from the experiments show that the amount of nitrogen fertilisation did not significantly affect the model parameters. However, growth temperature has a significant impact on some parameters of the functions describing the nitrogen and temperature dependencies of V_{cmax} , J_{max} , and T_p . These modulations of the model parameters describe the physiological adaptation of the plants to growth temperature conditions. Generally, model parameters are relatively stable among various leaf ranks, nitrogen fertilisation and with limitations also among various growth temperatures.

The model was validated based on measurements of diurnal time courses of net photosynthesis rate A_n , transpiration rate E , and stomatal conductance g_s . Measured time courses of A_n , E , and g_s could be simulated fairly well especially in the morning hours with the parameterisation used. The difference between measured and calculated values which is related to drought stress conditions thereby could be explained by including functions accounting for the effect of leaf water potential Ψ on g_s , V_{cmax} , and J_{max} .

In this thesis, a parameterisation and validation of the model LEAFC3-N is presented for spring barley leaves. These results represent a substantial contribution to the development and parameterisation of mechanistic gas and radiation exchange models. Since these models are also used as sub-models of more complex models designed to describe gas and radiation exchange of crop stands, this work contributes to improvement of canopy scale gas exchange models as well.

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen

ATP	Adenosintriphosphat
BFI	Blattflächenindex, Gesamtblattfläche bezogen auf die Grundfläche ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)
Bl 4, Bl F-1	Blatttage 4, Blatttage unterhalb des Fahnenblattesnd
DBS	Differenz zwischen beobachteten und simulierten Größen (Gl. 37)
E1, E2, E3, E4	Bezeichnung der durchgeführten Versuche
fT	Funktion der Temperaturabhängigkeit der Photosynthesekenngrößen (Gl. 12, 13)
MEZ	Mitteleuropäische Normalzeit
N0, N60	ungedüngte und gedüngte Stickstoffdüngewarianten in den Freilandversuchen
NADPH ⁺	Nicotinsäureamid-Adenosin-Dinucleotid-Phosphat,
NRM	Summe der Abweichungsquadrate zwischen beobachteten und simulierten Größen (Gl. 37)
PGA	Phosphoglycerinaldehyd
RMSE	Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung
RMSE _s , RMSE _{s,r}	systematischer Anteil von RMSE, relativer systematischer Anteil von RMSE
RMSE _u , RMSE _{u,r}	nichtsystematischer Anteil von RMSE, relativer nichtsystematischer Anteil von RMSE
Rubisco	Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase
RuBP	Ribulose-1,5-bisphosphat
RWC	Relativer Blattwassergehalt
SPAD	spektraler Index SPAD
TG	Tagesverlaufsmessungen
TM	spezifische oberirdische Pflanzentrockenmasse pro Grundfläche (g m^{-2})
VpdL	Blatt-Luft-Dampfdrucksättigungsdefizit (kPa)

Verzeichnis der verwendeten Variablen

α	Absorptionsfaktor für photosynthetisch aktive Strahlung (dimensionslos); Gl. 10 und 30
β_1, β_2	Faktoren der W_p -Limitierung (dimensionslos); Gl. 17
γ_1, γ_2	Parameter der Stickstoffabhängigkeit von φ_a , γ_1 (mol mol^{-1}), γ_2 ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$); Gl. 23
$\Gamma, \Gamma^*, \Gamma_{25}^*$	CO_2 -Kompensationspunkt ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) in Anwesenheit der mitochondrialen Atmung, in Abwesenheit der mitochondrialen Atmung, Γ^* bei T_{ref}
δ_1, δ_2	Parameter der Stickstoffabhängigkeit von m und θ , δ_1 ($\text{m}^2 \text{g}^{-1}$), δ_2 (dimensionslos); Gl. 24
$\Delta H_a, \Delta H_d$	Aktivierungs- und Deaktivierungsenergien zur Berechnung der Temperaturabhängigkeiten (J mol^{-1}); Gl. 12 und 13
ΔS	Entropie zur Berechnung der Temperaturabhängigkeiten ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$); Gl. 13
θ	Kenngröße zur Beschreibung der Krümmung von Lichtresponsekurven (dimensionslos); Gl. 8
μ_1, μ_2	Koeffizienten des Elektronenbedarfes zum Aufbau von NADPH^+ und ATP (mol mol^{-1}); Gl. 6
σ	spezifische Blattmasse (Blatttrockenmasse pro einseitiger Blattfläche, g m^{-2}); Gl. 20
$\varphi_a, \varphi_{\text{amax}}, \varphi_i$	Quantenausbeute des Elektronentransportes (Elektronen pro Quanten, mol mol^{-1}): bezogen auf die absorbierte Strahlung, maximaler Wert von φ_a , bezogen auf die einfallende Strahlung; Gl. 11
Ψ, Ψ_{crit}	Blattwasserpotential (MPa): aktuelles, kritisches; Gl. 26
a	Parameter des biquadratischen Gleichungssystems (dimensionslos); Gl. 3
A_b, A_e	Photosyntheserate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$): Bruttoreate, intermediäre Rate (Gl. 3-4),
A_n, A_{max}	Nettophotosyntheserate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), gemessener Maximalwert von A_n
b	Parameter des biquadratischen Gleichungssystems (dimensionslos); Gl. 4
$c_{\text{CO}_2}, c_{\text{H}_2\text{O}}$	Konzentration in der Luft an CO_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) und H_2O (mmol mol^{-1}); Gl. 27-29
C_b, C_i	CO_2 -Konzentration ($\mu\text{mol mol}^{-1}$): an der Blattoberfläche innerhalb der Grenzschicht, in den Interzellularen

C_{dr}	Verhältnis von R_{dark25} zu V_{m25} (dimensionslos); Gl. 14
C_m	Gesamtkohlenstoffgehalt bezogen auf die Trockenmasse (mg g^{-1})
d_1, d_2	Parameter der linearen Kopplung von Ψ_{crit} an die Tageszeit; Gl. 38
E	Transpirationsrate ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
f	Anteil der absorbierten Strahlung, der nicht photosynthetisch genutzt wird (dimensionslos); Gl. 11
$g_s, g_{s\text{max}}, g_{s\text{min}}$	stomatärer Leitwert gegenüber Wasserdampf ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$): allgemeiner, maximaler und minimaler Wert
h_b	relative Luftfeuchtigkeit an der Blattoberfläche innerhalb der Grenzschicht (Dezimalfraktion); Gl. 16
$J, J_{\text{max}}, J_{m25}$	Elektronentransportrate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Maximalrate von J , Maximalrate bei T_{ref}
J_{mc}	Spezifische Elektronentransportrate pro Einheit Enzymmenge ($\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$); Gl. 20
k_1, k_2, k_3	Parameter der Hemmung von R_{dark25} im Licht: k_1 (dimensionslos), k_2 (dimensionslos), k_3 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Gl. 15
k_s	Parameter zur Berechnung des Absorptionskoeffizienten aus dem spektralen Index SPAD; (Gl. 30)
K	Parameter der Abhängigkeit zwischen den Photosynthesekenngrößen und Ψ (dimensionslos); Gl. 26
K_c, K_{c25}	Michaelis-Menten-Konstante der Carboxylierung von RuBP ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), K_c bei T_{ref}
K_o, K_{o25}	Michaelis-Menten-Konstante der Oxygenierung von RuBP ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), K_o bei T_{ref}
K_j	Verhältnis von J_{m25} und V_{m25} (dimensionslos); Gl. 9
m	Anstiegsparameter im Stomatamodell (dimensionslos); Gl. 16
n	Anzahl an Wiederholungen
n_1, n_2	Parameter der Regressionen gemessener vs. geschätzter Daten; Gl. 32
$N_a, N_{\text{amin}}, N_m$	Stickstoffmasse bezogen auf die Blattfläche (g m^{-2}), minimaler Wert von N_a , Stickstoffmasse bezogen auf die Blattoberfläche (mg g^{-1})
O	O_2 -Konzentration ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)
p, p_{25}	allgemeine Variable für Photosynthesekenngrößen, Kenngrößen bei T_{ref} ; Gl. 12 und 13
P	Vertrauensbereich der Konfidenzintervallschätzung (0,95)

P_B	der Anteil des Stickstoffes, der in den Enzymen der Elektronentransportkette gebunden ist (g g^{-1}); Gl. 20
Q_a, Q_i	photosynthetisch aktive Strahlung ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$): aufgenommene und einfallende Strahlung
R	universelle Gaskonstante ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)
R_d, R_{d25}	Rate der mitochondrialen Atmung ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), R_d bei T_{ref}
$R_{\text{dark}}, R_{\text{dark}25}$	R_d im Dunkeln (Dunkelatmungsrate; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), R_{dark} bei T_{ref}
s_Γ	Anstiegsparameter der Stickstoffabhängigkeit von Γ^* ($\mu\text{mol m}^2 \text{mol}^{-1} \text{g}^{-1}$); Gl. 22
s_{Na}	Anstiegsparameter der Stickstoffabhängigkeit von $V_{m25}, J_{m25}, T_{p25}, R_{\text{dark}25}$ ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$); Gl. 21
s_{Vc}	Anstiegsparameter der V_{m25} -Abhängigkeit von $J_{\text{max}25}, T_{p25}, R_{\text{dark}25}$ (dimensionslos); Gl. 25
t	Tageszeit (h)
$T_{\text{Bl}}, T_{\text{ref}}$	Blatttemperatur (K), Referenztemperatur (298,15 K),
$T_{\text{W}}, T_{\text{L}}$	Anzucht- und Entwicklungstemperatur ($^{\circ}\text{C}$), Lufttemperatur ($^{\circ}\text{C}$)
T_p, T_{p25}	Rate der Triosephosphatabgabe aus den Chloroplasten ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), T_p bei T_{ref} ; Gl. 17
T_S	Temperatursumme (K d)
u_1, u_2	Parameter der nichtlinearen Abhängigkeit von Kenngrößen vom Blattstickstoffgehalt, u_1 ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$), u_2 (dimensionslos); Gl. 38
$V_c, V_{\text{cmax}}, V_{m25}$	Carboxylierungsrate von RuBP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Maximalrate von V_c, V_{cmax} bei T_{ref}
$V_o, V_{o\text{max}}$	Oxygenierungsrate von RuBP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Maximalrate von V_o
w_1, w_2, w_3	Parameter zur Beschreibung des Tagesverlaufes des Blattwasserpotentials Ψ , w_1 (MPa h^{-2}), w_2 (MPa h^{-1}), w_3 (MPa)
W_c, W_j, W_p	Bruttphotosyntheseraten unter RuBP-gesättigten, RuBP-limitierten und triosephosphatlimitierten Bedingungen ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
x_i	geschätzte Kenngrößen für den Vergleich gemessener vs. geschätzter Kenngrößen (Einheit wie die entsprechende Kenngröße); Gl. 32
y_Γ	absolutes Glied der Stickstoffabhängigkeit von Γ_{25}^* ($\mu\text{mol mol}^{-1}$); Gl. 22
y_i	gemessene Kenngrößen für den Vergleich gemessener vs. geschätzter Kenngrößen (Einheit wie die entsprechende Kenngröße); Gl. 32
\hat{y}_i	Schätzwerte von y_i (Einheit wie y_i); Gl. 32

y_{Vc}	absolutes Glied der Stickstoffabhängigkeit von J_{m25} , T_{p25} , $R_{\text{dark}25}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Gl. 25
z_1, z_2	Funktionsparameter zur Beschreibung der Abhängigkeit zwischen den Modellparametern ΔH_a , s_{Na} und s_{Vc} und der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_w

1 Einleitung

1.1 Ausgangspunkt

Im Pflanzenbau wird ein breites Feld von Fragestellungen bearbeitet, die von der Untersuchung physiologischer Einzelprozesse auf zellulärer Ebene bis hin zu ökologischen Gesamtsystembetrachtungen reichen. Damit ist der Pflanzenbau ein interdisziplinärer Forschungsbereich, in dem ein umfangreiches Wissen aus unterschiedlichen Fachbereichen angewendet und miteinander kombiniert wird. Neben dem daraus resultierenden Neugewinn von Erkenntnissen besteht eine wichtige Aufgabe aber auch darin, das vorhandene Wissen zu aggregieren und in geeigneter Form für die weiterführende Auswertung sowie für die Systemanalyse bereitzustellen. Die Nutzung mathematischer Modelle stellt hierbei eine Möglichkeit dar, pflanzenbauliche Systeme detailliert und prozessorientiert (mechanistisch) zu beschreiben. Modelle mit aggregierteren Beschreibungsansätzen werden zur Stoffproduktions- und Ertragsprognose verwendet.

Mit der Zielstellung der Systemanalyse und Systembeschreibung untersuchten in den 1970er Jahren mehrere Arbeitsgruppen die Photosyntheseprozesse auf Organebene. Sie bestimmten die kinetischen Eigenschaften des Rubisco-Enzymes und die Stöchiometrie der Photosyntheseyklen. Dabei entdeckten sie, dass trotz der Vielzahl der an der CO₂-Assimilation beteiligten Enzyme hauptsächlich die kinetischen Eigenschaften des Enzyms Rubisco ratenbestimmend für den Gesamtprozess der Photosynthese sind. Der Arbeitsgruppe um Farquhar gelang die mathematische Beschreibung der Nettophotosyntheserate in Abhängigkeit von den wesentlichen Umweltgrößen CO₂- und O₂-Konzentration sowie Licht und Temperatur (Farquhar et al., 1980; im Folgenden kurz FCB-Modell). Aufgrund dieses mechanistischen Beschreibungsansatzes kann das Grundkonzept des Modells auf alle Pflanzen des C₃-Types angewendet werden. Das Modell trug dazu bei, einerseits die einzelnen Prozesse auf Organebene quantitativ zu beschreiben und andererseits weitere prozesslimitierende Größen zu ermitteln, wie z.B. die Triosephosphatlimitierung (vgl. Sharkey, 1985a,b; Harley und Sharkey, 1991). In Kombination mit dem Modell von Ball, Woodrow und Berry (Ball et al., 1987; kurz: BWB-Modell) zur Berechnung der stomatären Leitfähigkeit wird der gekoppelte so genannte FCB/BWB-Modelltyp seither in einer Reihe von Modellen angewendet (Collatz et al., 1991; Harley und Baldocchi, 1995; Nikolov et al., 1995). Ein besonders

aggregiertes FCB/BWB-Modell ist das Modell LEAFC3 von Nikolov et al. (1995). Neben den beiden genannten Komponenten enthält es auch Teilmodelle zur Berechnung der Grenzschichtleitfähigkeit und der Energiebilanz. Dadurch ist eine Beschreibung der miteinander gekoppelten Prozesse Photosynthese, Atmung, Transpiration und Energieaustausch möglich.

Die dabei auftretende Variabilität der potentiellen Photosyntheserate in Abhängigkeit von Wachstumsbedingungen, Blattalter und Blattrang wird in LEAFC3 nicht berücksichtigt. Es ist jedoch bekannt, dass Veränderungen der Photosyntheserate zwischen Pflanzenarten, Wachstumsbedingungen und dem Blattalter mit Änderungen im Stickstoffgehalt der Blätter erklärt werden können (Niinemets und Tenhunen, 1997; Medlyn et al., 1999; Evans und Poorter, 2001; Meir et al., 2002). Daher integrierten Müller et al. (2005) in das Nikolov'sche Modell eine Stickstoffabhängigkeit der photosynthetischen Kenngrößen und erweiterten es zum stickstoffsensitiven Modell LEAFC3-N. Kennzeichnend für das Modell ist damit: i) der mechanistische Ansatz zur Beschreibung der gekoppelten Prozesse Photosynthese, Atmung, Transpiration und Energieaustausch; ii) die Allgemeingültigkeit des Grundkonzeptes für C₃-Pflanzen, wodurch es für verschiedene Pflanzenarten parametrisiert werden kann; iii) die Anwendbarkeit des Modells auf Blätter unterschiedlichen physiologischen Alters und unterschiedlicher Blattetagen aufgrund der N-Sensitivität.

Aufgrund dieser Eigenschaften eignet sich LEAFC3-N neben der Nutzung als Gas- und Energieaustauschmodell auf Blattebene auch als Modul in komplexeren Modellen zur Beschreibung der Photosyntheseprozesse auf Bestandesebene. Ein Beispiel dafür ist das Virtual Crop Model-Barley (Müller et al., 2007; Wernecke et al., 2007) in dem LEAFC3-N mit dem Architekturmodell VICA (Wernecke et al., 2000) gekoppelt ist. Kennzeichnend für diesen Modellverbund ist einerseits die Beschreibung der Pflanzenarchitektur und andererseits die Beschreibung der in den Pflanzen ablaufenden primären Prozesse. Dabei wird die Orientierung der in Form von triangolierten Oberflächen dargestellten Pflanzenorgane im dreidimensionalen Raum beschrieben und die Interaktion dieser Oberflächen mit ihrer Umwelt. Hierdurch ist es möglich, für jedes Organsegment die mikroklimatischen Größen berechnen zu lassen, die zusammen mit dem Stickstoffgehalt der einzelnen Organe die Eingangsgrößen für LEAFC3-N darstellen. In LEAFC3-N werden die Nettphotosynthese- und Transpirationsraten für jedes Organsegment berechnet. Dieses Modellsystem mit seinen Einzelkomponenten erlaubt die Simulation der Stoffproduktion von Gerstenpflanzen. Durch die

mechanistische Beschreibung der Prozesse wird eine hohe Systemtiefe erreicht, bei der Elemente aus den Skalenebenen Zelle, Organ, Pflanze und Pflanzenbestand miteinander verknüpft werden. Solche Modellsysteme, die zeitlich und räumlich hoch aufgelöst sind, bieten neue Möglichkeiten für die Systemanalyse komplexer Stoff- und Ertragsbildungsprozesse. Aus diesen Untersuchungen heraus bietet sich nach dem bottom-up-Prinzip die Möglichkeit, durch geeignete Aggregation zu vereinfachten Modellen zu gelangen, die in Modellverbänden für übergeordnete Skalenebenen (up-scaling) verwendet werden können.

1.2 Zielstellungen und Stand der Literatur

Da das Grundkonzept von LEAFC3-N universell für C₃-Pflanzen ist, wurde das Modell bereits für Weizenblätter (Müller et al., 2005), für Blätter und Schoten von Raps (Müller und Diepenbrock, 2006) und für Grannen von Sommergerste (Braune et al., 2007) parametrisiert. Von generellem Interesse ist hierbei die Frage, ob artspezifische Unterschiede zwischen den Parametern und Abhängigkeiten bestehen, oder ob diese Parametersätze auf andere Pflanzenarten übertragen werden können. Diese Fragestellung soll in der vorliegenden Arbeit auf der Grundlage der vorhandenen Ergebnisse zu Weizen und Raps sowie einer umfassenden Parametrisierung des Modells für die Pflanzenart Sommergerste (*Hordeum vulgare* L.) untersucht werden.

Das Modell LEAFC3-N ist die N-sensitive Erweiterung von LEAFC3, in dem Funktionen zur Beschreibung der Stickstoffabhängigkeiten der Photosynthesekenngrößen (im Folgenden auch als Stickstofffunktionen bezeichnet) integriert wurden. Für einige dieser Abhängigkeiten gibt es keine oder nur sehr wenige Literaturangaben. Daher sollen die für Weizen und Raps vorliegenden Ergebnisse um Daten für Sommergerste erweitert werden.

Die in LEAFC3-N verwendeten Photosynthesekenngrößen sind teils Raten komplexer enzymatischer Reaktionsabläufe. Diese Raten weisen Temperaturabhängigkeiten auf, die denen von enzymatisch gesteuerten Einzelreaktionen sehr ähnlich sind. Da die einzelnen Prozesse der Photosynthese im Allgemeinen bei allen C₃-Pflanzen gleich sind wird teilweise vermutet, dass die Temperaturabhängigkeiten der Kenngrößen (Im Folgenden auch als Temperaturfunktionen bezeichnet) ebenfalls universell für C₃-Pflanzen sind (vgl. Badger und Collatz, 1977; Brooks und Farquhar, 1985; von Caemmerer, 2000; Bernacchi et al., 2001). Im Modell LEAFC3-N wurden deshalb die

an Tabakpflanzen von Bernacchi et al. (2001) bestimmten Temperaturabhängigkeiten verwendet. Aus den Arbeiten von Leuning (2002) und Medlyn et al. (2002a) geht jedoch hervor, dass die in der Literatur angegebenen Temperaturabhängigkeiten teilweise sehr unterschiedlich sind. Zum Vergleich sind hierfür die von Leuning (2002) in tabellarischer Form aufgelisteten Aktivierungsenergien ΔH_a (kJ mol^{-1}) der maximalen Carboxylierungsrate V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) als Box-Whisker-Plot in Abb. 1 dargestellt. Es wird deutlich, dass die Werte recht stark um den Medianwert $65,3 \text{ kJ mol}^{-1}$ streuen. Es erscheint folglich notwendig, die Temperaturabhängigkeiten der einzelnen Kenngrößen zu überprüfen.

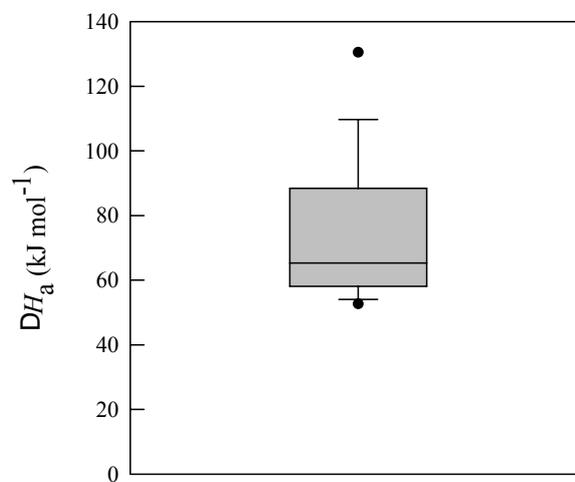


Abb. 1: Aktivierungsenergie der maximalen Carboxylierungsrate V_{cmax} als Box-Whisker-Plot. Daten von Leuning (2002; Tabelle 1). Die Box stellt 50 % der Daten dar, die Whisker schließen 80 % der Daten, die Punkte 90 % der Daten ein; $n = 59$.

Weiterhin ist aus der Literatur bekannt, dass die langfristig auf die Blätter einwirkende Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_w ($^{\circ}\text{C}$) die Temperaturabhängigkeit der Photosynthesekenngrößen beeinflusst (Azcon-Bieto et al., 1981; Niinemets et al., 1999; Hikosaka et al., 2006). Auch die Höhe der Kenngrößen selbst wird beeinflusst, so berichten Yamasaki et al. (2002) von einer abnehmenden, Makino et al. (1994) hingegen von einer gleich bleibenden Rubisco-Menge bei zunehmender Anzuchttemperatur. Die wenigen und zum Teil widersprüchlich Angaben ermöglichen keine quantitative Beschreibung der Effekte der Anzucht- und Entwicklungstemperatur. Daher liegt ein weiterer Schwerpunkt der Arbeit in der Bestimmung des Einflusses der Anzucht- und Entwicklungstemperatur auf die einzelnen Parameter.

Im Modell LEAFC3-N ist die maximale Elektronentransportrate J_{m25} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mit dem Faktor $K_j = 2$ an die maximale Carboxylierungsrate V_{m25} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) gekoppelt (Gl. 8; vgl. auch Wullschleger, 1993; Leuning, 1997, 2002). Hier zeigt sich ebenfalls eine gewisse Variabilität innerhalb der in der Literatur aufgeführten Werte (Harley et al. 1992; Leuning, 1997; Medlyn et al., 2002a). Deshalb wird auch diese Abhängigkeit überprüft.

Aus den oben dargestellten Fragestellungen lassen sich folgende Hauptziele für die vorliegende Arbeit herausstellen:

- eine weitgehend vollständige Parametrisierung des Modells LEAFC3-N für Sommergerste anhand von Klimakammer- und Freilandversuchen,
- die Überprüfung der in LEAFC3-N implementierten Stickstoffabhängigkeiten für die Photosynthesekenngrößen,
- die Neuschätzung der aus der Literatur übernommenen Temperaturabhängigkeiten und weiterer nicht geschätzter Abhängigkeiten wie z.B. das Verhältnis von J_{m25} zu V_{m25} ,
- die Überprüfung der Parameterstabilität in Bezug auf die Wachstumsbedingungen durch die Variation der Stickstoffdüngung sowie der Anzucht- und Entwicklungstemperatur,
- die Überprüfung der Parameterstabilität zwischen verschiedenen Pflanzenarten und
- die Analyse der Modellfunktionalität anhand von Tagesverlaufsmessungen (Modellvalidierung).

2 Modellbeschreibung

2.1 LEAFC3-N

Grundlage der vorliegenden Arbeit ist das Modell LEAFC3-N von Müller et al. (2005), das eine Weiterentwicklung des Modells LEAFC3 von Nikolov et al. (1995) darstellt. Die wesentlichen Gleichungen des Modells LEAFC3-N sind im Folgenden aufgeführt. Die Nettophotosyntheserate A_n ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) wird ausgedrückt als:

$$A_n = A_b - R_d, \quad (1)$$

wobei A_b ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) die Bruttophotosyntheserate und R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) die mitochondriale Atmungsrate bei gleicher Bestrahlungsintensität ist. Allgemein wird A_b mit folgender Minimum-Funktion beschrieben:

$$A_b = \min(W_c, W_j, W_p), \quad (2)$$

wobei A_b so hoch ist, wie die niedrigste der drei Raten. W_c beschreibt A_b unter RuBP-gesättigten Bedingungen, W_j unter RuBP-limitierten Bedingungen und W_p unter triosephosphatlimitierten Bedingungen. Da der Übergang zwischen zwei Limitierungsbedingungen allmählich erfolgt, wird im Modell LEAFC3 und LEAFC3-N die Gl. 2 durch das folgende quadratische Gleichungssystem ersetzt (siehe auch Collatz et al., 1991):

$$a A_c^2 - (W_c + W_j) A_c + W_c W_j = 0 \text{ und} \quad (3)$$

$$b A_b^2 - (A_c + W_p) A_b + A_c W_p = 0. \quad (4)$$

A_c ist hierbei eine intermediäre Photosyntheserate, die das Minimum von W_j und W_c darstellt; a und b sind empirische Parameter, die das Übergangsverhalten von einer zur anderen Limitierung beschreiben.

Die drei potentiellen Photosyntheseraten werden mit folgenden Gleichungen beschrieben:

$$W_c = \frac{V_{c\max} (C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o}\right)}, \quad (5)$$

$$W_j = \frac{J (C_i - \Gamma^*)}{\mu_1 C_i + \mu_2 \Gamma^*} \text{ und} \quad (6)$$

$$W_p = V_{c\max} 0,5. \quad (7)$$

V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ist dabei die maximale Carboxylierungsrate von RuBP, C_i und O ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) sind die CO_2 - und O_2 - Konzentrationen in den Interzellularen, Γ^* ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) ist die CO_2 -Kompensationskonzentration in Abwesenheit der mitochondrialen Atmung R_d , K_c und K_o ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) sind die Michaelis-Menten-Konstanten von Rubisco für die Carboxylierung und die Oxygenierung von RuBP, J ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ist die Elektronentransportrate der Elektronentransportkette in den Chloroplasten, die Koeffizienten μ_1 und μ_2 beschreiben den Elektronenbedarf zum Aufbau von NADPH^+ und ATP (mol mol^{-1} , Verhältnis der Stoffmengen von freigesetzten Elektronen und fixiertem CO_2). Im Modell LEAFC3-N werden für μ_1 und μ_2 die Koeffizienten verwendet, die den Elektronenbedarf für den NADPH^+ -Aufbau beschreiben ($\mu_1 = 4 \text{ mol mol}^{-1}$ und $\mu_2 = 8 \text{ mol mol}^{-1}$; vgl. hierzu Farquhar et al., 1980). Alternativ werden in einigen Arbeiten die Werte 4 und 9,3 mol mol^{-1} (oder Vielfache davon) verwendet, die den Elektronenbedarf beschreiben, der zum Aufbau von ATP benötigt wird (Bernacchi et al., 2003).

Die Elektronentransportrate J ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ergibt sich aus:

$$J = \frac{(J_{\text{max}} + \varphi_a Q_a) - \sqrt{(J_{\text{max}} + \varphi_a Q_a)^2 - 4 \theta \varphi_a Q_a J_{\text{max}}}}{2 \theta}, \text{ mit} \quad (8)$$

$$J_{\text{m25}} = K_j V_{\text{m25}}, \quad (9)$$

$$Q_a = Q_i \alpha \quad \text{und} \quad (10)$$

$$\varphi_a = \varphi_{\text{amax}} (1 - f). \quad (11)$$

J_{max} ist die maximale (lichtgesättigte) Rate von J . Unter den Bedingungen der Referenztemperatur ($T_{\text{ref}} = 298,15 \text{ K}$) kann J_{max} nach Gl. 9 berechnet werden, wobei K_j (dimensionslos) in LEAFC3-N auf 2 gesetzt wurde (vgl. auch Wullschleger, 1993; Leuning, 1997). J_{m25} und V_{m25} sind die entsprechenden Größen von J_{max} und V_{cmax} bei T_{ref} . Die Größe θ (dimensionslos) bestimmt den Grad der Krümmung der Funktion, Q_i ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ist die einfallende photosynthetisch aktive Strahlung, Q_a ist der absorbierte Anteil von Q_i , φ_a (mol mol^{-1} , Verhältnis der Stoffmengen von Elektronen und Quanten) ist die Quantenausbeute bezogen auf die absorbierte Strahlung (effektive Quantenausbeute), α (dimensionslos) ist der Absorptionsfaktor, der den Anteil der absorbierten Strahlung an der einfallenden Strahlung angibt (zur Berechnung von α siehe Abschnitt Material und Methoden). Die Kenngröße φ_a ergibt sich aus der maximalen theoretischen Quantenausbeute φ_{amax} ($0,5 \text{ mol mol}^{-1}$), reduziert um den Anteil der absorbierten Strahlung, welcher nicht photosynthetisch genutzt wird

(f , dimensionslos). In Anlehnung an das Modell LEAFC3-N wird f jedoch nicht separat bestimmt. Daher wird die Kenngröße φ_a in Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt dargestellt (siehe auch Gl. 23).

Die Photosynthesekenngrößen (hier mit p symbolisiert) können mit der allgemeinen Form $p = p_{25} fT$ dargestellt werden, wobei p_{25} der Wert von p bei der Referenztemperatur ist und die Funktion fT den Wert p_{25} temperaturabhängig skaliert. Für die Kenngrößen R_d , Γ^* , K_o und K_c ergibt sich damit folgende Funktion:

$$p = p_{25} \exp\left(\frac{\Delta H_a (T_{Bl} - T_{ref})}{R T_{Bl} T_{ref}}\right), \quad (12)$$

für V_{cmax} , J_{max} und T_p :

$$p = p_{25} \exp\left(\frac{\Delta H_a (T_{Bl} - T_{ref})}{R T_{Bl} T_{ref}}\right) \frac{1 + \exp\left(\frac{T_{ref} \Delta S - \Delta H_d}{R T_{ref}}\right)}{1 + \exp\left(\frac{T_{Bl} \Delta S - \Delta H_d}{R T_{Bl}}\right)}. \quad (13)$$

Hierbei ist T_{Bl} (K) die Blattemperatur, T_{ref} (K) die Referenztemperatur von 298,15 K, R die universelle Gaskonstante ($8,3145 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), ΔH_a (J mol^{-1}) die Aktivierungsenergie, ΔH_d (J mol^{-1}) die Deaktivierungsenergie und ΔS ($\text{J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) die Entropie.

Die Dunkelatmungsrate bei Referenztemperatur R_{dark25} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ist mit dem Koeffizienten C_{dr} (dimensionslos) an V_{m25} gekoppelt:

$$R_{dark25} = C_{dr} V_{m25}. \quad (14)$$

Gl. 15 beschreibt die Reduktion von R_{dark25} im Licht, wobei k_1 , k_2 und k_3 empirische Parameter sind, mit $k_1 = 0,33$ (dimensionslos), $k_2 = 0,5$ (dimensionslos) und $k_3 = 15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$:

$$R_{d25} = R_{dark25} \left(k_1 + (1 - k_1) k_2^{Q_i/k_3}\right). \quad (15)$$

Die Parameter müssen den Bedingungen $k_1 > 0$, $k_2 < 1$ und $k_3 > 0$ entsprechen.

Die stomatare Leitfähigkeit von Wasserdampf g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ist linear an den BWB-Index ($A_n h_b / C_b$) gekoppelt:

$$g_s = g_{smin} + m \frac{A_n h_b}{C_b}, \quad (16)$$

wobei g_{smin} ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) der minimale Stomataleitwert ist (bei $Q_i = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), m (dimensionslos) ist der Anstieg der Funktion, h_b (in relativen Anteilen von 1) und C_b ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) sind die relative Luftfeuchtigkeit und die CO_2 -Konzentration an der Blattoberfläche innerhalb der Grenzschicht. Dieses sehr einfache und robuste

Teilmodell beschreibt die stomatare Leitfähigkeit in Abhängigkeit von der Photosyntheserate. In dieser Arbeit wird das BWB-Modell in einer modifizierten Version verwendet (siehe Abschnitt 2.2 Modellmodifikationen).

In LEAFC3-N wurden für die Kenngrößen V_{m25} , φ_a , C_{dr} , m und g_{smin} Funktionen zur Beschreibung der Stickstoffabhängigkeit eingeführt. Dazu erfolgte in LEAFC3-N die Definition eines maximalen Stickstoffgehalts, auf den die Kenngrößen normiert wurden. Mit Hilfe von stickstoffabhängigen Funktionen werden diese normierten Werte dann entsprechend skaliert. In der vorliegenden Arbeit werden einerseits dieselben Funktionstypen verwendet, jedoch in einer vereinfachten und gebräuchlicheren Schreibweise, andererseits werden für einige Kenngrößen auch neue Funktionen eingeführt. Eine ausführliche Beschreibung findet sich im Abschnitt 2.2 Modellmodifikationen.

Die vorliegende Arbeit, wie auch die Veröffentlichung von Müller et al. (2005), beschäftigt sich hauptsächlich mit der Parametrisierung des FCB- und BWB-Modellteils. Daher wurde das Teilmodell zur Berechnung der Energiebilanz nicht betrachtet und die Blatttemperatur direkt gemessen.

Es soll an dieser Stelle darauf hingewiesen werden, dass der Begriff Kenngröße für die (veränderlichen) Größen wie V_{cmax} , J_{max} , T_p , etc. verwendet wird, die aus den experimentellen Gaswechsellmessungen (Licht- und CO_2 -Responsekurven) abgeleitet werden. Als Parameter werden die konstanten Größen bezeichnet, die in der von Müller et al. (2005) vorgestellten Version keiner Abhängigkeit unterliegen, wie beispielsweise der Anstieg s_{Na} ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$) der Stickstoffabhängigkeit von V_{cmax} . Dabei ist nicht berücksichtigt, dass für einige dieser ursprünglichen Parameter eine Abhängigkeit von der Anzucht- und Entwicklungstemperatur festgestellt wurde.

2.2 Modellmodifikationen

Beschreibung der Triosephosphatlimitierung W_p

Um die Temperaturabhängigkeiten der photosynthetischen Kenngrößen zu überprüfen, wurden CO_2 -Responsekurven bei unterschiedlichen Blatttemperaturen (10 °C bis 35 °C) und unterschiedlichen O_2 -Konzentrationen (2 % und 21 %) gemessen. Unter Bedingungen hoher CO_2 - und niedriger O_2 -Konzentrationen sowie niedriger Temperaturen kann die Umsatzrate, mit der Triosephosphat beim Stärkeaufbau genutzt

wird, für die Photosyntheserate limitierend wirken (Sharkey, 1985b; Leegood und Furbank, 1986; Labate und Leegood, 1988; Harley und Sharkey, 1991). Die in LEAFC3-N hierfür verwendete Funktion (Gl. 7) ist eine sehr vereinfachte empirische Beschreibung, die von Collatz et al. (1991) eingeführt wurde. Mit dieser Funktion kann zwar die unter diesen Bedingungen fehlende Sensitivität der Photosynthese gegenüber der CO_2 -Konzentration beschrieben werden, jedoch erklärt die Funktion nicht das von Harley und Sharkey (1991) beschriebene Überschneiden von A_n - C_i -Kurven bei unterschiedlichen O_2 -Konzentrationen (vgl. auch Abb. 7). Es ist auch keine eigenständige Parametrisierung der W_p -Limitierung möglich. Daher wird hier zur Berechnung von W_p die von Harley und Sharkey (1991) angegebene Formel verwendet:

$$W_p = \beta_1 T_p + \beta_2 V_o, \quad (17)$$

wobei β_1 (dimensionslos) und β_2 (dimensionslos) Funktionsparameter darstellen. Die Größen T_p ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und V_o sind die Raten des Triosephosphatexports aus den Chloroplasten und der Oxygenierung von RuBP. Letztere berechnet sich nach:

$$V_o = \frac{V_{\text{omax}} O}{O + K_o \left(1 + \frac{C_i}{K_c}\right)}, \text{ mit} \quad (18)$$

$$V_{\text{omax}} = \frac{V_{\text{cmax}} K_o \Gamma^*}{0,5 K_c O}. \quad (19)$$

V_{omax} ist die maximale Rate von V_o . Die triosephosphatlimitierte Photosyntheserate kann mit dieser Beschreibung eigenständig parametrisiert werden.

Beschreibung der Photosynthesekenngrößen J_{m25} , T_p und R_{dark}

Im Modell LEAFC3-N wurde J_{m25} an V_{m25} gekoppelt (Gl. 8), da aus der Literatur bekannt ist, dass J_{m25} und V_{m25} miteinander korrelieren (Wullschleger, 1993; Leuning, 1997, 2002). Müller et al. (2007) beschreiben die Kopplung dieser (und weiterer) Photosynthesekenngrößen untereinander und deren gleichsinnige Veränderung im Verlaufe der Blattalterung als einen koordinierten Alterungsprozess des Photosyntheseapparates. Es ist jedoch auch bekannt, dass das Verhältnis von J_{m25} zu V_{m25} in Abhängigkeit von der Anzuchttemperatur (Berry und Björkman, 1980), der atmosphärischer CO_2 -Konzentration (Delucia et al., 1985; Besford et al., 1990; Harley et al., 1992), sowie in Abhängigkeit von Licht, Wasser und Stickstoffdüngung variiert (Wong et al., 1985a,b; Evans, 1989; Leuning et al., 1991). Das J_{m25} - V_{m25} -Verhältnis kann daher nicht als konstant angesehen werden. Auch die Übertragung von Parametern

dieser Abhängigkeit von einer Pflanzenart auf eine andere sollte nicht ohne vorhergehende Prüfung erfolgen.

Physiologisch ist J_{m25} vom Stickstoffgehalt abhängig. Niinemets und Tenhunen (1997) beschreiben diesen Zusammenhang mit folgender Funktion:

$$J_{\max} = 8,06 J_{mc} \sigma P_B N_m. \quad (20)$$

Dabei ist N_m (g g^{-1}) die Stickstoffmasse bezogen auf die Trockenmasse, P_B (g g^{-1}) der Anteil des Stickstoffs an der Gesamtstickstoffmasse in den Blättern, der in den Enzymen der Elektronentransportkette gebunden ist, σ (g m^{-2} ; M_A bei Niinemets und Tenhunen, 1997) die spezifische Blattmasse, J_{mc} ($\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$) die spezifische Elektronentransportrate pro Einheit Enzymmenge und $8,06 \mu\text{mol g}^{-1}$ der Faktor, mit dem aus der Stickstoffmasse, die in den Enzymen der Elektronentransportkette gebunden ist, die Stoffmenge an Enzym berechnet werden kann.

Vergleicht man beide Abhängigkeiten ($J_{\max}-N_a$ vs. $J_{\max}-V_{c\max}$), so kann vorausgreifend festgestellt werden, dass die $J_{m25}-V_{m25}$ -Korrelation enger ist und mit einem durchschnittlichen Bestimmtheitsmaß von 0,93 höhere Anpassungen erreicht als die $J_{m25}-N_a$ -Abhängigkeit mit einem mittleren Bestimmtheitsmaß von 0,85. Demnach kann mit V_{m25} die Kenngröße J_{m25} genauer beschrieben werden. Für die Modellierung steht die Kenngröße V_{m25} jedoch nicht direkt zur Verfügung, da der Anspruch an das Modell darin besteht, allein mit Hilfe der Umweltdaten und des Stickstoffgehaltes der Pflanzenorgane die Photosynthese zu berechnen. Es steht daher kein „gemessenes“ V_{m25} zur Verfügung, sondern nur ein aus der Stickstoffabhängigkeit abgeleitetes (berechnetes) V_{m25} . Der Zusammenhang zwischen J_{m25} und einem aus N_a berechneten V_{m25} ist daher nicht besser, als der Zusammenhang zwischen J_{m25} und N_a . In der Anwendung des Modells ist es daher nicht möglich, den Vorteil der genaueren $V_{m25}-J_{m25}$ -Korrelation zu nutzen.

Da in der Literatur J_{\max} sowohl in Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt als auch von $V_{c\max}$ angegeben wird, werden im Ergebnisteil beide Zusammenhänge dargestellt. Die $J_{\max}-N_a$ -Abhängigkeit ist jedoch physiologisch begründet (vgl. Niinemets und Tenhunen, 1997), weshalb diese Parametrisierung in der Modellvalidierung verwendet wird.

Der hier für J_{\max} dargestellte Zusammenhang gilt in gleicher Weise auch für T_p und R_{dark} . Auch in diesen Fällen werden die Abhängigkeiten über $V_{c\max}$ und N_a dargestellt.

Funktionen zur Beschreibung der Stickstoffabhängigkeit der Photosynthesekenngrößen

In der vorliegenden Modellversion werden die Kenngrößen $V_{c\max}$, J_{\max} , T_p , I^* und R_{dark} linear an den Stickstoffgehalt gekoppelt. Die Stickstoffabhängigkeiten von φ_a , m und θ

werden über nichtlineare Funktionen abgebildet. In Tab. 1 sind die Funktionen zur Beschreibung der Kenngrößen in Abhängigkeiten vom Stickstoffgehalt und von V_{cmax} zusammengefasst. In Gl. 21 hat das absolute Glied der linearen Funktion keine physiologische Bedeutung. Deshalb wurde die Gleichung derart transformiert, dass das absolute Glied durch den Stickstoffgehalt N_{amin} ersetzt wird, bei dem die entsprechende Photosynthesekenngröße den Wert Null erreicht.

In Tab. 1 stellen die mit s bezeichneten Parameter (Einheiten siehe Tab. 1) die Anstiege der linearen Funktionen dar, N_{amin} bezeichnet den minimalen Stickstoffgehalt, bei dem die entsprechende Kenngröße den Wert Null annimmt (Schnittpunkt mit der x-Achse), y ist der Schnittpunkt mit der y-Achse, γ und δ sind die Parameter der nichtlinearen Funktionen zur Beschreibung der Kenngrößen φ_a , θ und m .

Tab. 1: Übersicht über die verwendeten Funktionstypen und Schreibweisen zur Beschreibung der Stickstoffabhängigkeit der photosynthetischen Kenngrößen.

Kenngröße	Funktion	Parameter (Einheit)	Gl.
V_{m25} J_{m25} T_{p25} R_{dark25}	$= \begin{cases} s_{\text{Na}} (N_a - N_{\text{amin}}) & , \text{ wenn } N_a > N_{\text{amin}} \\ \mathbf{0} & , \text{ wenn } N_a \leq N_{\text{amin}} \end{cases}$	$s_{\text{Na}} (\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1})$ $N_{\text{amin}} (\text{g m}^{-2})$	(21)
Γ_{25}^*	$= s_{\Gamma} N_a + y_{\Gamma}$	$s_{\Gamma} (\mu\text{mol m}^2 \text{mol}^{-1} \text{g}^{-1})$ $y_{\Gamma} (\mu\text{mol mol}^{-1})$	(22)
φ_a	$= \gamma_1 (1 - \exp(-\gamma_2 N_a))$	$\gamma_1 (\text{mol mol}^{-1})$ $\gamma_2 (\text{m}^2 \text{g}^{-1})$	(23)
m θ	$= \delta_1 N_a^{\delta_2} , \text{ mit } 0 < \theta \leq 1$	$\delta_1 (\text{m}^2 \text{g}^{-1})$ $\delta_2 (\text{dimensionslos})$	(24)
J_{m25} T_{p25} R_{dark25}	$= s_{\text{Vc}} V_{\text{m25}} + y_{\text{Vc}}$	$s_{\text{Vc}} (\text{dimensionslos})$ $y_{\text{Vc}} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	(25)

Modifikation des BWB-Teilmodells

Zur Beschreibung der stomatären Leitfähigkeit wird ein Modell verwendet, das nach seinen Entwicklern, Ball, Woodrow und Berry, häufig auch als BWB-Modell bezeichnet wird (Ball et al., 1987; Gl. 16). Im Gegensatz zu Gl. 16 verwendeten die Autoren in dieser Arbeit jedoch kein absolutes Glied g_{smin} , da sich nach ihren Untersuchungen der Schnittpunkt der Funktion mit der y-Achse nicht von Null unterschied. Sie erwähnten aber, dass bei Datensätzen von anderen Pflanzenarten kleine positive absolute Glieder zu finden waren, dennoch führten sie in ihrer Arbeit keinen entsprechenden Parameter ein. Aufgrund der Robustheit wurde das Modell in nachfolgenden Arbeiten vielfach verwendet. Es gibt Arbeiten sowohl mit, als auch ohne den Parameter g_{smin} (Gl. 16), wobei dieser in der Literatur unterschiedlich definiert wird. Zum einen wird g_{smin} als der bei Dunkelheit gemessene Stomataleitwert interpretiert (Leuning, 1995). In diesem Zusammenhang nutzen die Autoren zur Berechnung von g_s die Nettphotosyntheserate (wie auch bei Ball et al., 1987). Diese, und damit auch der BWB-Index, nehmen bei Dunkelheit negative Werte an. Daher ergeben sich bei diesem Ansatz für den BWB-Index < 0 Werte von g_s , die kleiner als der Ordinatenschnittpunkt g_{smin} sind. Dies steht aber im Widerspruch zu der vorher eingeführten Interpretation von g_{smin} als minimaler Stomataleitwert. In anderen Arbeiten (Collatz et al., 1991; Harley et al., 1992; Aphalo und Jarvis, 1993; Dougherty et al., 1994; Baldocchi und Harley, 1995) wird für g_{smin} der Messwert von g_s am Lichtkompensationspunkt angegeben. Hier ist die gleichzeitige Verwendung der beiden Größen A_n und g_{smin} in Gl. 16 konsistent, da der BWB-Index am Lichtkompensationspunkt Null wird und g_{smin} damit der tatsächliche Schnittpunkt mit der y-Achse ist. Begründet dadurch, dass g_s auch unterhalb des Lichtkompensationspunktes weiter absinkt (Yu et al., 2001), erscheint es jedoch sinnvoller, g_{smin} als Leitfähigkeit bei $Q_i = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ zu definieren. Eine mit dieser Definition konsistente Schreibweise von Gl. 16 erhält man, wenn in dieser Gleichung anstelle der Nettphotosyntheserate die Bruttphotosyntheserate verwendet wird die bei Dunkelheit (und damit ebenfalls der BWB-Index) den Wert Null annimmt (Falge et al., 1996; Wohlfahrt et al., 1998, 1999a; Yu et al., 2001). Deshalb wird in der vorliegenden Arbeit in Gl. 16 anstatt der Nettphotosyntheserate A_n die Bruttphotosyntheserate A_b verwendet.

Einfluss des Blattwasserpotentials Ψ

Eine Vielzahl von Untersuchungen deuten darauf hin, dass die Verminderung von g_s bei Wassermangel in Abhängigkeit von der unter diesen Bedingungen auftretenden Reduktion des Blattwasserpotentials Ψ (MPa) beschrieben werden kann (Turner et al., 1984; Wong et al., 1985b; Grzesiak et al., 2006; Subrahmanyam et al., 2006). Daher ersetzen Nikolov et al., (1995) die ursprüngliche Kenngröße m aus Gl. 16 durch die Kenngröße m_Ψ (dimensionslos):

$$m_\Psi = \frac{m}{1 + (\Psi / \Psi_{\text{crit}})^K} \quad (26)$$

Ψ_{crit} (MPa, Wendepunkt der Funktion) ist das kritische Wasserpotential, bei dem m_Ψ die Hälfte des Maximalwertes (m) erreicht. K (dimensionslos) bestimmt das Sättigungsverhalten der Funktion. Neben der Reduktion der stomatären Leitfähigkeit wird aber auch die A_n - C_i -Abhängigkeit durch Ψ beeinflusst. Lawlor (2002) zeigte, dass mit fallendem Ψ die Nettphotosyntheserate bei gleich bleibendem C_i sigmoid abnimmt. Da die Kenngrößen V_{cmax} und J_{max} linear mit A_n korrelieren, zeigen auch diese ein sigmoides Kurvenverhalten gegenüber Ψ . Aus den in dieser Arbeit durchgeführten Tagesverlaufsmessungen geht hervor, dass sowohl g_s als auch die A_n - C_i -Abhängigkeit von Ψ beeinflusst wird. Daher ersetzen wir bei den Simulationsstudien zu den Tagesverlaufsmessungen die Kenngrößen m , V_{cmax} und J_{max} durch ihre entsprechenden Funktionen des Wasserpotentials Ψ (siehe auch Abschnitt 5, Modellvalidierung).

Modifikation der Temperaturabhängigkeiten

Im Modell LEAFC3-N wird die Temperaturabhängigkeit von V_{cmax} durch die Arrheniusfunktion mit Deaktivierungsterm (Gl. 13) beschrieben. Bei dieser Funktion nimmt V_{cmax} mit zunehmender Temperatur zunächst exponentiell zu, erreicht bei hohen Temperaturen ein Optimum und fällt danach wieder ab. Die Parameter in LEAFC3-N für diese Funktion sind von Leuning (2002) übernommen. Den gleichen Funktionstyp mit Temperaturoptimum verwenden auch Harley et al. (1992), Wohlfahrt et al. (1999b) und Dreyer et al. (2001). Es ist jedoch schwierig, diese Funktion zu parametrisieren. Oftmals wurde im Temperaturbereich bis 35 °C kein Optimum ermittelt (Harley et al., 1992; Bernacchi et al., 2001; Dreyer et al. 2001; Medlyn et al., 2002a; Warren und Dreyer, 2006). Medlyn et al. (2002a) beschreiben, dass die Funktion mit Deaktivierungsterm oft überparametrisiert ist. Ursache hierfür ist, dass die drei Parameter ΔH_a , ΔH_d und ΔS sich gegenseitig stark beeinflussen und oft nicht genügend

oder keinerlei Messwerte oberhalb des Temperaturoptimums zur Verfügung stehen. Da anhand der eigenen Untersuchungsergebnisse ebenfalls kein Temperaturoptimum im Bereich bis 35 °C festgestellt wurde, werden im Abschnitt Modellparametrisierung beide Funktionstypen angegeben. Für die Parametrisierung der Gl. 13 sind die Werte für ΔH_d und ΔS aus dem Modell LEAFC3-N (Müller et al., 2005; vgl. auch Leuning, 2002) übernommen. Im Abschnitt Modellvalidierung wurde der vereinfachte Funktionstyp (Gl. 12) verwendet, denn bei den Gaswechsellmessungen traten keine Temperaturen über 35 °C auf und im Bereich von 10 °C bis 35 °C geben beide Funktionen die Temperaturabhängigkeit gleich gut wieder.

3 Material und Methoden

3.1 Beschreibung der Versuche

3.1.1 Übersicht über die Versuche

Entsprechend den in der Einleitung dargestellten Zielen sollte in der vorliegenden Arbeit die Parameterstabilität in Bezug auf unterschiedliche Anzuchtbedingungen untersucht werden. Dazu wurde ein Versuchskonzept erstellt, das sowohl Klimakammer- als auch Freilandexperimente umfasste. Tab. 2 zeigt eine Übersicht über die durchgeführten Versuche mit der jeweiligen Art und Anzahl der Gaswechsellmessungen. Die zwei in diesem Rahmen durchgeführten Klimakammerexperimente erlauben durch die Steuerung des Temperaturregimes in den Kammern, den Einfluss der Anzuchttemperatur auf die Modellparametrisierung zu überprüfen. Im ersten Klimakammerversuch (E1) wurde die Lufttemperatur (Tag und Nacht) auf 16 °C eingestellt, im zweiten (E2) gab es drei unterschiedliche Varianten, 13 °C, 16 °C und 22 °C (Tab. 2). Mit den zwei Freilandexperimenten (E3 und E4) wurde die Übertragbarkeit der in den Klimakammerversuchen ermittelten Ergebnisse auf Freilandbedingungen untersucht. Des Weiteren ließ sich mit den zwei Stickstoffdüngestufen (N0 und N60) in E3 und E4 der Einfluss der Stickstoffdüngung auf die Modellparameter ermitteln. Die applizierte Stickstoffmenge in diesen Varianten betrug 0 kg ha⁻¹ und 60 kg ha⁻¹ N. Die Gaswechsellmessungen in E3 und E4 erfolgten an der Blattetage 4 (Bl 4) und an der Blattetage unterhalb des Fahnenblattes (F-1). Eine ausführliche Beschreibung der Versuche und der durchgeführten Messungen wird in den nächsten Abschnitten gegeben.

Für alle Experimente wurde die Pflanzenart Sommergerste (*Hordeum vulgare* L., Sorte ‚Barke‘) ausgewählt, da diese zu den bedeutenden landwirtschaftlichen Kulturpflanzen unserer Anbauregion gehört. Aus experimenteller Sicht ist sie durch ihre kurze Vegetationszeit sowohl für Klimakammer- als auch Freilandexperimente besonders geeignet.

Tab. 2: Übersicht über die durchgeführten Versuche und die Anzahl durchgeführter Messungen. Licht = Lichtresponsekurven, CO₂ = CO₂-Responsekurven, TG = Tagesverlaufsmessungen, ^(a): bei 6 Messtemperaturen (10; 15; 20; 25; 30; 35) °C, ^(b): bei 5 Messtemperaturen (10; 20; 25; 30; 35) °C.

	Anzuchttemperatur	13 °C	16 °C	22 °C	
	Organ	Blatt 4	Blatt 4	Blatt 4	
E1	Licht	-	-	-	
	CO ₂	-	212 ^(a)	-	
E2	Licht	36	22	21	
	CO ₂	211 ^(b)	160 ^(b)	160 ^(b)	
	Düngestufe	N0		N60	
	Organ	Blatt 4	Blatt F-1	Blatt 4	Blatt F-1
E3	Licht	22	36	16	32
	CO ₂	23	38	22	35
	TG	6	6	-	-
E4	TG	2	4	-	-

3.1.2 Beschreibung der Klimakammerversuche

Die Anzucht der Pflanzen in den Klimakammerversuchen (E1 und E2) erfolgte auf gewaschenem Sand, in den vor der Aussaat folgende Nährstoffmengen pro Pflanze eingemischt wurden:

- 40 mg N als NH₄NO₃,
- 143,2 mg K als K₂SO₄,
- 35,6 mg Mg als MgSO₄,
- 26,2 mg P als Ca(H₂PO₄)₂,
- 0,238 ml 7 %ige FeCl₃-Lsg.,
- 0,238 ml A-Z-Lsg. (a+b) und
- 119 mg CaCO₃.

Während der Anzucht wurden die Pflanzen dreimal mit je 20 mg N nachgedüngt. Die Termine lagen in der Variante mit einer Anzuchttemperatur von 22 °C am 14., 21. und

28. Tag nach Aussaat. In den anderen beiden Varianten wurden sie auf Basis der Temperatursumme angepasst, um zu gewährleisten, dass die Nährstoffe zum gleichen Entwicklungszeitpunkt appliziert wurden. Damit erhielt jede Pflanze 100 mg N. Diese Düngermenge hat sich in vorhergehenden Stickstoffsteigerungsversuchen für dieses Anzuchtverfahren als optimal herausgestellt. Der Wassergehalt des Substrates lag zwischen 60 % und 70 % der maximalen Feldkapazität.

Die Aussaat von jeweils 12 Körnern erfolgte in quadratischen Gefäßen (H:B:T = 16 cm : 16 cm : 16 cm). Nach dem Aufgang der Pflanzen wurden diese auf 6 pro Gefäß vereinzelt. Das entspricht einer Pflanzendichte von ca. 230 pro m². Die Photonenflussdichte der photosynthetisch aktiven Strahlung in Höhe der Pflanzen betrug für eine Dauer von 16 h pro Tag ca. 380 µmol m⁻² s⁻¹ (20 Halogen Metalldampflampen Powerstar HQIT 250/D, OSRAM, Deutschland und 8 Standardglühlampen). Die relative Luftfeuchtigkeit betrug 70 %. Um Rand- und Kammereffekte zu vermeiden, wurden die Gefäße zweimal wöchentlich umgesetzt.

Die Messungen der CO₂-Responsekurven in den Versuchen E1 und E2 erfolgten am Blatt 4 der Haupttriebe. Um die Temperaturabhängigkeiten der Photosynthesekenngrößen zu bestimmen, wurden diese Messungen bei fünf bzw. sechs unterschiedlichen Temperaturen durchgeführt: (10; 15; 20; 25; 30; 35) °C in E1 und (10; 20; 25; 30; 35) °C in E2. In E2 wurden weiterhin auch Lichtresponsekurven bei 25 °C gemessen.

3.1.3 Beschreibung der Freilandversuche

Zur Überprüfung der Ergebnisse der Klimakammerexperimente wurde 2005 ein Freilandversuch (E3) auf der Lehr- und Versuchsstation Bad Lauchstädt angelegt. Die Versuchsstation liegt im mitteldeutschen Löß-Schwarzerdegebiet, 11°52' östlicher Länge, 51°23' nördlicher Breite, 118 m über NN, in der Nähe der Stadt Halle/Saale. Der Standort ist gekennzeichnet durch eine bis zu 2 m dicke Lößauflage über Geschiebemergel. Die Wasserspeicherkapazität erreicht ca. 520 mm in der durchwurzelbaren Bodenschicht. Eine detaillierte Standortbeschreibung geben Altermann et al. (2005). Die aus langjährigen Daten (1896 – 1995) berechnete mittlere jährliche Niederschlagsmenge beträgt 483 mm, die durchschnittliche Jahresmitteltemperatur 8,8 °C.

Im Versuchsjahr 2005 lag die Jahresmitteltemperatur mit 9,8 °C deutlich über dem Durchschnitt, die Niederschlagsmenge mit 431 mm hingegen darunter. Betrachtet man

die Versuchszeit von Anfang April bis Ende Juli, so ist eine starke zeitliche Heterogenität der Wasserverteilung zu erkennen (Abb. 2). Im Mai und Juli war eine überdurchschnittlich hohe Regenmenge zu verzeichnen, im April und Juni hingegen regnete es unterdurchschnittlich viel. Die kumulative Strahlungssumme lag 19 % über dem langjährigen Mittelwert von $1,9 \cdot 10^9 \text{ J m}^{-2}$ für diesen Zeitraum.

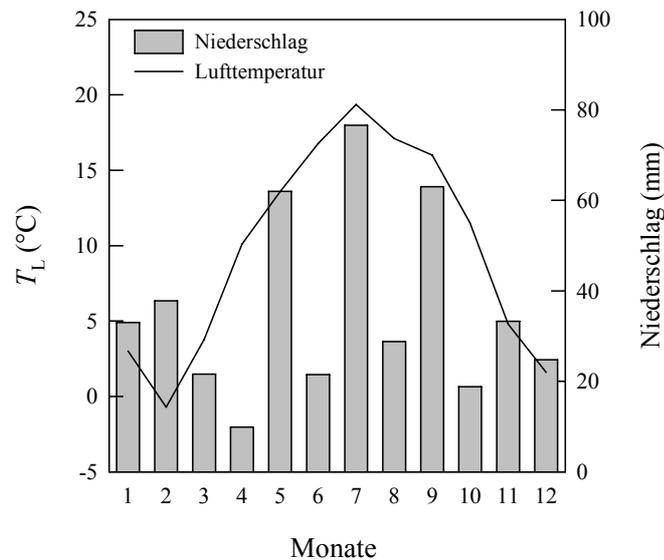


Abb. 2: Mittlere monatliche Lufttemperatur und monatliche Niederschlagssumme für den Standort Bad Lauchstädt im Versuchsjahr 2005 (Wetterdaten vom Intensivmessfeld Bad Lauchstädt, Arbeitsgruppe C/N-Dynamik, Dr. Franko, Helmholtz Zentrum für Umweltforschung UFZ, Department Bodenphysik).

Der als Blockanlage konzipierte Versuch umfasste insgesamt eine Fläche von 5000 m^2 , auf der in 4-facher Wiederholung 2 Sorten und 2 Stickstoffdüngungsvarianten angelegt wurden. Der Stickstoffdünger wurde in Form von Kalkammonsalpeterdünger vor dem Auflaufen der Pflanzen appliziert. Die Aussaat erfolgte am 29.03.2005, die Pflanzendichte betrug 3 Wochen nach diesem Termin 280 pro m^2 . Die Messungen des Gaswechsels begannen am 28.04.2005, als die Blätter der Blatttage 4 eine Länge von ca. 10 cm erreicht hatten. Die Messungen wurden über einen Zeitraum von 3 Wochen abwechselnd in beiden N-Varianten der Blattstufe 4 durchgeführt und danach in gleicher Weise an der Blatttage unterhalb des Fahnenblattes (F-1) über einen Zeitraum von 5 Wochen (Tab. 2). Die Messungen an Blatttage 4 wurden immer an Blättern des Haupttriebes durchgeführt. Zu späteren Entwicklungszeitpunkten konnten diese nicht

mehr eindeutig identifiziert werden, daher wurden für die Messungen an Blättern der Stufe F-1 gut entwickelte Halme ausgesucht.

Im Jahr 2006 wurde der oben beschriebene Versuch am Standort Bad Lauchstädt noch einmal angelegt (E4), um anhand von Tagesverlaufsmessungen die Parameterstabilität in einem weiteren Versuchsjahr zu prüfen (Tab. 2).

Von großer Bedeutung für die durchgeführten Gaswechsellmessungen ist der Umweltfaktor Wasser. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, eine Parametrisierung für optimal mit Wasser versorgte Pflanzen vorzustellen. Dazu wurde 3 Tage vor jeder Messung begonnen, einen ca. 1 m² großen Bereich mit einer Wassermenge von täglich 15 bis 20 l zu bewässern. Zusätzlich wurde der entsprechende Bereich am Tag der Messung beschattet, um die Transpiration der Pflanzen zu verringern. Durch diese beiden Maßnahmen war es möglich, ganztägig auf dem Feld zu messen, ohne dass es zu einer Beeinflussung durch den Messzeitpunkt gekommen ist. Es konnte kein signifikanter Unterschied zwischen den Messungen am Vormittag und am Nachmittag ermittelt werden.

In den Auswertungen wurde der Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W auf die einzelnen Photosynthesekenngrößen untersucht. Für den Freilandversuch E3 wurde T_W als Durchschnitt der Tagesmitteltemperaturen von 10 Tagen vor bis 5 Tagen nach Blatterscheinen festgelegt. Damit ergibt sich während der Blattentwicklung von Blattetage 4 eine durchschnittliche Temperatur von 10,5 °C und für die Blattetage F-1 von 14 °C.

3.2 Beschreibung der Messungen

3.2.1 Gerätebeschreibung

Die Gaswechsellmessungen für die Modellparametrisierung wurden mit zwei LI-6400 Blattgaswechsellmesssystemen der Firma LI-COR (Lincoln, Nebraska, USA) durchgeführt. Diese Geräte waren mit 2 cm × 3 cm Blattküvetten ausgestattet, denen eine 02B(red/blue) LED-Lichtquelle aufgesetzt war, die sowohl manuell als auch über einen externen Quantensensor gesteuert werden kann. Die Luftfeuchtigkeit wurde über einen H₂O-Absorber, die CO₂-Konzentration über einen CO₂-Absorber und eine CO₂-Dosieranlage geregelt. Um die Temperaturcharakteristiken der Photosynthese im Bereich von 10 °C bis 35 °C zu messen, wurden die Küvetten während der

Klimakammerversuche (E1 und E2) in einen separaten Klimaschrank untergebracht. Durch diese Vorgehensweise kann die gesamte Pflanze der entsprechenden Temperatur ausgesetzt werden, die auch in der Blattküvette eingestellt ist. Sowohl in den Klimakammer- als auch Freilandexperimenten wurde den Geräten eine Gasmischanlage vorgeschaltet, um der normalen Umgebungsluft, die von den Geräten angesaugt wurde, Stickstoffgas beizumischen. Diese Technik ermöglichte zusätzlich zur Regelung der CO₂-Konzentration auch die O₂-Konzentration zu steuern, sodass die CO₂-Responsekurven bei 2 unterschiedlichen Sauerstoffkonzentrationen, 2 % und 21 %, gemessen werden konnten. Mit Hilfe dieser Doppelmessung wurden die Carboxylierungsrate V_{cmax} und die Oxygenierungsrate V_{omax} separat bestimmt. Zur Feuchteregeung im Freiland wurden darüber hinaus Be- und Entfeuchtungsaggregate eingesetzt, um unabhängig von der Witterung die gewünschte Luftfeuchtigkeit in den Küvetten einstellen zu können.

3.2.2 Messprogramme

CO₂-Responsekurven

Zur Messung der CO₂-Responsekurven wurde das Standardprogramm „CO₂ Response Curves“ der LI-6400-Geräte verwendet. Die Anzahl der CO₂-Stufen je Messung wurde dem Blattalter angepasst und lag zwischen 7 und 12. Entsprechend wurde auch mit der CO₂-Konzentration der einzelnen Stufen verfahren. Die minimale Wartezeit je Stufe lag bei 60 Sekunden, die maximale Wartezeit bei 180 Sekunden. Die Durchflussrate der Luft wurde auf 100 $\mu\text{mol s}^{-1}$ eingestellt, die relative Luftfeuchtigkeit zwischen 60 % und 70 % gehalten. Die Photonenflussdichte während der Messung der CO₂-Responsekurven betrug in den beiden Klimakammerexperimenten (E1 und E2) 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, im Freilandversuch (E3) 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Zur getrennten Bestimmung der Carboxylierungsrate und Oxygenierungsrate wurden die CO₂-Responsekurven zuerst bei 21 % O₂ und danach noch einmal bei 2 % O₂ gemessen. Die Blätter wurden 15 Minuten vor jeder Messung in die Küvetten eingespannt, um sie an die jeweiligen Bedingungen zu adaptieren.

Da die Infrarot-Gasanalytoren auf Messungen mit normaler Luftzusammensetzung kalibriert sind, wurden in Vorversuchen Korrekturfunktionen ermittelt, mit denen die gemessenen CO₂- und H₂O-Konzentrationen (bei Messungen mit 2 % O₂) korrigiert wurden:

$$\Delta c_{\text{CO}_2} = 4 \cdot 10^{-6} c_{\text{CO}_2}^2 - 0,0169 c_{\text{CO}_2}, \quad (27)$$

$$\Delta c_{\text{H}_2\text{O}} = 2 \cdot 10^{-5} c_{\text{H}_2\text{O}}^3 - 0,0018 c_{\text{H}_2\text{O}}^2 - 0,0135 c_{\text{H}_2\text{O}}, \quad (28)$$

wobei c_{CO_2} ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) und $c_{\text{H}_2\text{O}}$ (mmol mol^{-1}) die CO_2 - und H_2O -Konzentrationen der Kuvettenluft bezeichnen. Die Anpassungen dieser Funktionen an die zu ihrer Parametrisierung verwendeten Daten ergaben Bestimmtheitsmaße von $R^2 = 0,99$. Weiterhin tritt bei großen Konzentrationsunterschieden zwischen Kuvetten- und Außenluft Diffusion durch die Dichtungen der Geräte auf. Diese Abweichung wurde mit leeren Kuvetten ermittelt und entspricht:

$$\Delta c_{\text{CO}_2} = 0,0057 c_{\text{CO}_2} - 2,11. \quad (29)$$

Das Bestimmtheitsmaß dieser Funktion lag bei $R^2 = 0,97$. Dieser Korrekturterm gilt für Durchflussmengen der Luft durch die Kuvette von $100 \mu\text{mol s}^{-1}$ und wurde auf alle CO_2 -Responsekurvenmessungen angewendet.

Lichtresponsekurven

Zur Beschreibung der Lichtabhängigkeit der Photosynthese wurden Lichtresponsekurven gemessen. Dabei wurden im Freilandversuch (E3) für Blätter die Lichtintensitäten (0; 100; 250; 750; 1500; 2500) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gewählt, in den Klimakammerexperimenten wurde bei den Strahlungsintensitäten (0; 100; 250; 750; 1500) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen. Die Lichtresponsekurven wurden unter anderem dazu benutzt, das Stomatamodell zu parametrisieren. Um diese Adaption der Stomata sicherzustellen, wurde je Lichtstufe 25 Minuten gewartet. Dazu ist es notwendig, dass sich sowohl die Photosynthese als auch die wesentlich langsamer reagierenden Stomata den jeweiligen Lichtverhältnissen anpassen. Um diese Adaption der Schließzellen sicherzustellen, wurde je Lichtstufe 25 Minuten gewartet. Die Luftfeuchtigkeit wurde ebenfalls wie bei den CO_2 -Responsekurven im Bereich von 60 % bis 70 % gehalten. Die Blatttemperatur wurde während einer Messung auf einen konstanten Wert eingestellt. Die CO_2 -Konzentration in der Kuvette betrug $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$. In den folgenden Abschnitten werden in einigen Abbildungen die maximale (potentielle) Nettphotosyntheserate A_{max} und die maximale stomatäre Leitfähigkeit g_{smax} dargestellt. Diese Messungen beziehen sich auf die in den Lichtresponsekurven bei höchster Bestrahlungsstufe gemessenen Werte. R_{dark} und g_{smin} sind die bei Dunkelheit gemessenen Atmungsraten und stomatären Leitfähigkeiten.

Messung von Tagesverläufen des Gaswechsels und Messungen zur Überprüfung der Methodik

Zur Überprüfung der anhand von CO₂- und Lichtresponsekurven ermittelten Parametersätze wurden im Freiland Tagesverläufe des Gaswechsels gemessen. Die mit einem externen Quantensensor gemessenen äußeren Lichtintensitäten wurden mit den 02B LED-Lampen in den Küvetten alle drei Sekunden eingestellt. Auch die Luftfeuchte und die Blatttemperatur wurden den Umgebungswerten angepasst, die im Pflanzenbestand gemessen wurden. Die CO₂-Konzentration der Küvettenluft wurde bei 380 μmol m⁻² s⁻¹ gehalten. Die Daten wurden alle 10 Sekunden aufgezeichnet.

Zur Überprüfung der Stabilität der gemessenen Photosynthese und der Reproduzierbarkeit dieser Werte wurde an Blättern zu ausgewählten Terminen im Abstand von 1 – 6 Stunden die Photosynthese unter gleichen Bedingungen mehrmals gemessen. Diese als „halbe“ CO₂-Responsekurven durchgeführten Messungen (50 μmol mol⁻¹ 380 μmol mol⁻¹) wurden genutzt, um sowohl die Stabilität als auch die Reproduzierbarkeit der gemessenen Ergebnisse zu überprüfen. Außerdem wurde überprüft, welchen Einfluss die Richtung des einfallenden Lichtes auf die Photosyntheseleistung der Blätter hat, da Evans et al. (1993) und Ögren und Evans (1993) bei zwei Eukalyptusarten eine Auswirkung der Einstrahlungsrichtung auf die Photosyntheserate feststellten. Dazu wurden die Blätter so eingespannt, dass das Licht erst senkrecht auf die Blattoberseite (adaxial) und anschließend senkrecht auf die Unterseite (abaxial) traf. Weiterhin wurde auch untersucht, ob sich die Photosyntheseraten von Blattspitze, Blattmitte und Blattgrund voneinander unterscheiden.

Das Stomataverhältnis von Blattober- und Blattunterseite wurde in allen Messungen auf den Wert 1:1,25 gesetzt.

3.2.3 Referenzmessungen

Um die Stickstoffabhängigkeit der Photosynthese zu untersuchen, wurden nach den Gaswechselfmessungen die bemessenen Blattstücke bei 60 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend gewogen sowie ihr Gesamtstickstoff- und Gesamtkohlenstoffgehalt bestimmt (N_m und C_m mit Vario EL, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Deutschland). Die Messungen erfolgten in den Versuchen E1 und E3 an allen Blättern, an denen der Gaswechsel gemessen wurde und in E2 an den Blättern, bei denen der Gaswechsel bei einer Temperatur von 25 °C ermittelt wurde. Aus den Zusammenhängen von Stickstoffgehalt und Zeit (Tage nach

Blatterscheinen) wurden Funktionen für die zeitlichen Verläufe des Stickstoffgehaltes für die einzelnen Varianten von E2 geschätzt. Daraus wurden für diejenigen Blattstücke, an denen keine Stickstoffgehalte bestimmt wurden (Messungen bei 10 °C, 20 °C, 30 °C und 35 °C), die entsprechenden Stickstoffgehalte berechnet. Mit Hilfe der für jedes Blattstück einzeln bestimmten spezifischen Blattmasse σ wurde der flächenbezogene Stickstoffgehalt N_a (g m^{-2}) berechnet, der die Stickstoffmasse pro Einheit Blattfläche angibt.

Zur Berechnung des Absorptionsfaktors α wurde an jedem Blattsegment der Chlorophyllgehalt in Form des SPAD-Wertes (SPAD-502 spectral sensor, Minolta Co., Osaka, Japan) bestimmt (vgl. Markwell et al., 1995). Mit der Gleichung :

$$\alpha = \frac{\text{SPAD}}{\text{SPAD} + k_s} \quad (30)$$

lässt sich der Absorptionsfaktor α aus dem spektralen Index SPAD berechnen. Diese Gleichung basiert auf der von Evans und Poorter (2001) beschriebenen Abhängigkeit zwischen dem Absorptionsfaktor und dem Chlorophyllgehalt, die von Müller et al. (2005) in eine α -SPAD-Abhängigkeit transformiert wurde. Der Koeffizient k_s (dimensionslos) beträgt 4,2.

Zur Charakterisierung des Pflanzenbestandes in E3 wurden wöchentlich 0,25 m^2 große Parzellenstücke in 4-facher Wiederholung beerntet. An diesen Pflanzen wurden die spezifische oberirdische Trockenmasse TM (g m^{-2}) und aus der Gesamtblattfläche (LI-3100, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) der Blattflächenindex BFI ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$) bestimmt. In E2 wurden ebenfalls wöchentlich Pflanzen geerntet und die oberirdische Pflanzentrockenmasse gemessen.

Um das Blattwasserpotential Ψ (MPa) zu bestimmen, wurde der relative Wassergehalt RWC (in relativen Anteilen von 1) ermittelt. Dazu wurde der RWC an Tagen, an denen Tagesverläufe des Gaswechsels gemessen wurden, an jeweils 10 Blättern zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang alle 2 Stunden bestimmt. Der RWC berechnet sich aus dem Verhältnis des aktuellen Blattwassergehaltes ((Frischmasse – Trockenmasse) / Trockenmasse) zum Wassergehalt von wassergesättigten Blättern (gemessen um 6 Uhr MEZ). Jones (1992, S. 99) zeigte anhand von Untersuchungen an Weizenpflanzen, dass ein enger Zusammenhang zwischen dem Wasserpotential und dem Wassergehalt besteht. Aus seinen Daten wurde eine Funktion abgeleitet, mit der Ψ aus dem RWC berechnet werden kann:

$$\Psi = 8,83\text{MPa RWC}^2 - 10,2\text{MPa RWC} + 0,791\text{MPa} . \quad (31)$$

Die Messungen der Blattwassergehalte wiesen eine große Streuung zwischen den Blättern auf. Daher wurde ein mittlerer Zeitverlauf von Ψ aus den Daten der einzelnen Tagesgänge ermittelt.

3.3 Statistik

Zur Überprüfung der Vorhersagegenauigkeit der verwendeten Modellfunktionen wurden die gemessenen Daten y_i in Abhängigkeit von den geschätzten Daten x_i dargestellt (Kobayashi und Salman, 2000; Gauch et al., 2003; Kobayashi, 2004). Damit wird die Fragestellung beantwortet, inwieweit mit dem Modell die gemessenen Daten reproduziert werden können. Die daraus gebildete Regressionsfunktion hat die Form:

$$\hat{y}_i = n_1 x_i + n_2, \quad (32)$$

wobei \hat{y}_i die Schätzwerte von y_i sind. Die Koeffizienten n_1 (dimensionslos) und n_2 (Einheit wie x_i) stellen den Anstieg der Regressionsgeraden und deren Schnittpunkt mit der y-Achse dar. Da das Bestimmtheitsmaß R^2 und die Abweichung der Parameter n_1 und n_2 von den Idealwerten ($n_1 = 1$ und $n_2 = 0$) keine hinreichenden Kriterien zur Bewertung der Anpassungsgüte sind (Willmott, 1981; Kobayashi und Salman, 2000; Gauch et al., 2003), wurden die systematischen (RMSE_s) und nichtsystematischen (RMSE_u) Komponenten der Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung RMSE bestimmt (Willmott, 1981):

$$\text{RMSE}_s = \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \hat{y}_i)^2} n^{-1}, \quad (33)$$

$$\text{RMSE}_u = \sqrt{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2} n^{-1}. \quad (34)$$

Die jeweiligen relativen Fehler (in relativen Anteilen von 1) berechnen sich wie folgt:

$$\text{RMSE}_{s,r} = \sqrt{\sum_{i=1}^n \left(\frac{x_i - \hat{y}_i}{\hat{y}_i} \right)^2} n^{-1} \text{ und} \quad (35)$$

$$\text{RMSE}_{u,r} = \sqrt{\sum_{i=1}^n \left(\frac{y_i - \hat{y}_i}{\hat{y}_i} \right)^2} n^{-1}, \quad (36)$$

wobei n die Anzahl der Datenpunkte ist. $RMSE_u$ zeigt die nicht durch das Modell erklärbare Variabilität der Daten an. $RMSE_s$ charakterisiert die Abweichung der Regressionsfunktion von der 1:1-Geraden, die als systematischer Modellfehler bezeichnet wird. Letztere Abweichung kann nicht mit dem Bestimmtheitsmaß R^2 erfasst werden. Als Kriterien zur Bewertung der Modellgüte werden die fünf oben aufgeführten Größen verwendet: das Bestimmtheitsmaß R^2 , die Funktionsparameter n_1 und n_2 und die systematische und nichtsystematische Komponente von RMSE.

Die in der Arbeit angegebenen Vorhersagebereiche der einzelnen Modellparameter wurden mit SAS[®] (SAS Institute Inc.), Prozedur ‚nlin‘ berechnet. Alle Signifikanztests und Vorhersageintervalle wurden für ein Konfidenzniveau von $P = 0,95$ durchgeführt.

4 Modellparametrisierung

4.1 Pflanzenentwicklung und Stickstoffdynamik

Spezifische Pflanzentrockenmasse TM

Zur allgemeinen Charakterisierung der Pflanzenbestände wurde in den Versuchen E2 und E3 die spezifische oberirdische Pflanzentrockenmasse TM (g m^{-2}) bestimmt. Die 13 °C-Variante und die 16 °C-Variante von E2 unterschieden sich hinsichtlich der Trockenmassebildung in Abhängigkeit von der Temperatursumme nach Aussaat, T_S (K d), nicht voneinander (Abb. 3a). Dagegen wurde bei der höchsten Anzuchttemperatur (22 °C) bezogen auf die Temperatursumme weniger Trockenmasse gebildet. Im Freilandversuch (E3) wurden zwei unterschiedliche N-Stufen untersucht. Die Trockenmasseentwicklungen dieser beiden Varianten unterschieden sich nur geringfügig voneinander (Abb. 3b). Der Vergleich zwischen beiden Versuchen zeigte, dass die 13 °C-Variante und die 16 °C-Variante in E2 und beide Düngestufen in E3 eine annähernd gleiche Abhängigkeit der Trockenmasse von der Temperatursumme aufwiesen.

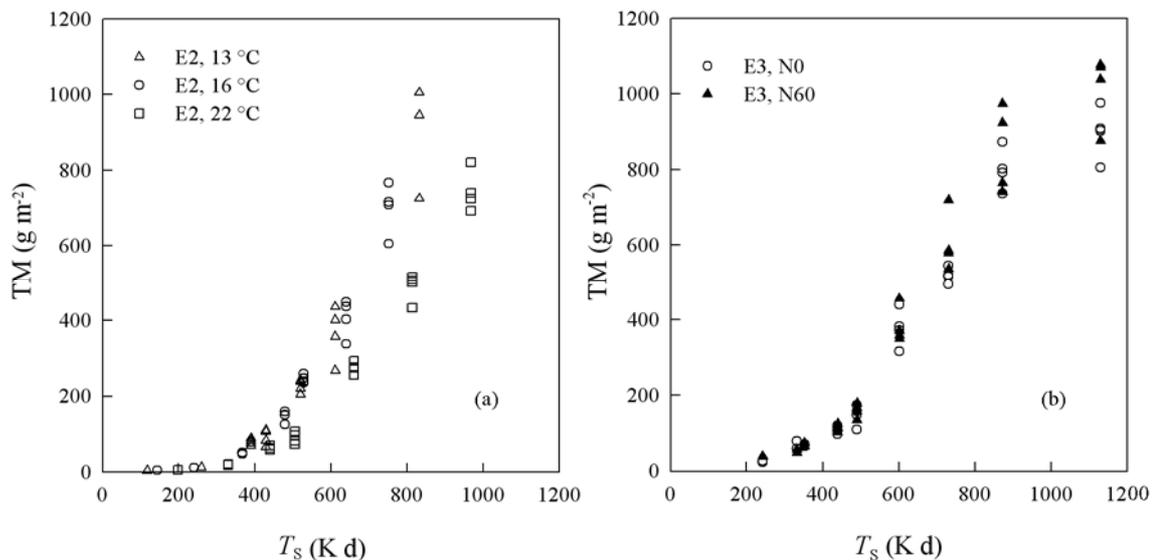


Abb. 3: Spezifische oberirdische Pflanzentrockenmasse in Abhängigkeit von der Temperatursumme (nach Aussaat) für die drei Temperaturstufen im Versuch E2 und die zwei Stickstoffdüngestufen in E3.

Blattflächenindex BFI

Im Freilandversuch wurde zusätzlich zur spezifischen Trockenmasse auch der Blattflächenindex BFI der beiden Varianten bestimmt (Abb. 4). Der BFI wies einen typischen Verlauf mit exponentiellem Anstieg zu Vegetationsbeginn und anschließendem Absinken zur Reife der Pflanzen auf. In der gedüngten Variante war der BFI mit einem Maximalwert von ca. $4,5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ deutlich größer als in der ungedüngten Variante mit einem Wert von ca. $3,5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$. Somit unterschied sich der BFI deutlich zwischen den N-Stufen. Wie vorhergehend gezeigt wurde, konnte dies für die spezifische oberirdische Trockenmasse nicht festgestellt werden. Das ist jedoch kein Widerspruch, da die gemessene Blattfläche kein Maß für die zugrunde liegende Blattmasse ist. Weiterhin stellt die Blattmasse nur einen geringen Anteil an der gesamten oberirdischen Pflanzentrockenmasse dar.

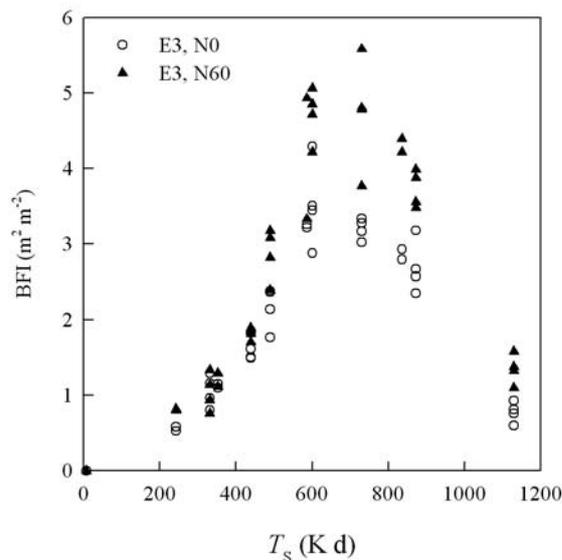


Abb. 4: Blattflächenindex des Pflanzenbestandes über der Temperatursumme (nach Aussaat) für die beiden Stickstoffdüngestufen im Versuch E3.

Blattstickstoffgehalt N_a

Zur Charakterisierung der Stickstoffdynamik in den Blattspreiten sind in Abb. 5 die Blattstickstoffgehalte über der Temperatursumme (nach Blatterscheinen) dargestellt. Im Klimakammerversuch E2 bestehen zwischen den drei Varianten kaum Unterschiede (Abb. 5a). Zu Beginn der Blattentwicklung stiegen die Stickstoffgehalte im Blatt etwas an und erreichten bei einer Temperatursumme von ca. 150 K d ein Maximum. Danach setzte eine gleichmäßige Abnahme des Stickstoffgehaltes ein, die sich bis zum

Absterben der Blätter fortsetzte. In der 22 °C-Variante war dieser Verlauf um 50 K d bis 75 K d verschoben, was bei einer konstanten Temperatur von 22 °C etwa 2 bis 3 Tagen entspricht. Im Freilandversuch (E3) unterschied sich die Entwicklung der beiden Blättern deutlich voneinander. In Blatttage 4 nahm der Stickstoffgehalt deutlich schneller ab als in Blatttage F-1 (Abb. 5b und c). Die Blattstickstoffgehalte innerhalb der Blättern divergierten lediglich zu Wachstumsbeginn von Blatt 4. Hier enthielten die Blätter der gedüngten Variante mehr Stickstoff, jedoch gleichen sich diese Unterschiede recht schnell an. In Blatttage F-1 konnte kein Unterschied zwischen den N-Stufen festgestellt werden (Abb. 5c).

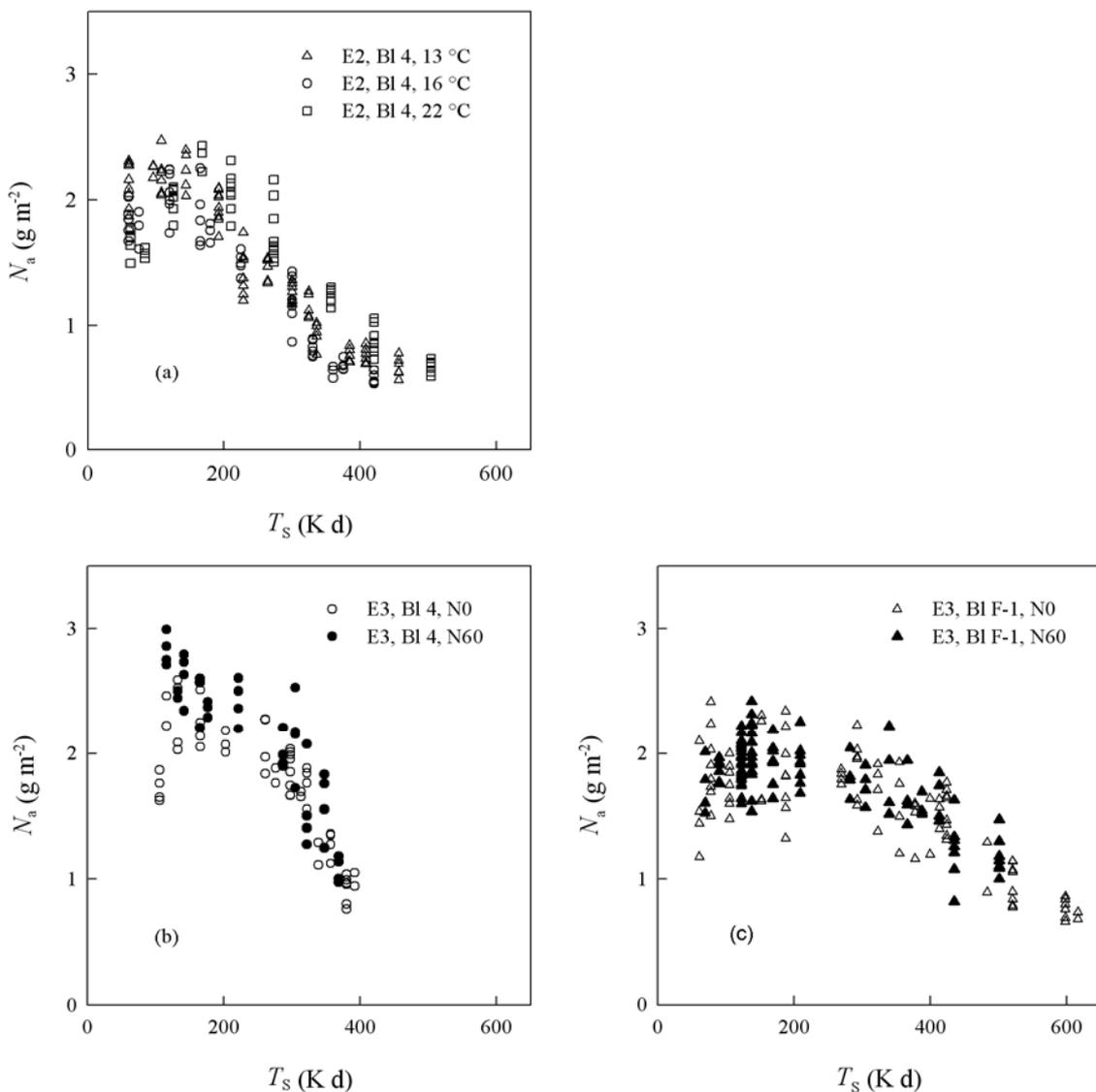


Abb. 5: Entwicklung der Blattstickstoffgehalte über der Temperatursumme (nach Blatterscheinen) für die drei Temperaturstufen im Versuch E2 und die zwei Stickstoffdüngestufen in E3.

Wie zuvor gezeigt wurde (Abb. 4), unterschieden sich die Werte des BFI in Versuch E3 zwischen den N-Stufen deutlich, jedoch konnte kein Unterschied beim flächenbezogenen Stickstoffgehalt der Blätter festgestellt werden. Somit wurde das erhöhte Stickstoffangebot in der gedüngten Variante von den Pflanzen nicht in Form höherer Stickstoffgehalte in den Blättern umgesetzt, sondern in Form einer größeren Blattfläche bei gleich bleibendem Stickstoffgehalt.

4.2 Stickstoffabhängigkeit der Nettophotosyntheserate A_n und der stomatären Leitfähigkeit g_s

In Abb. 6 ist für die Versuche E2 und E3 die Abhängigkeit der maximalen Nettophotosyntheserate und der maximalen stomatären Leitfähigkeit vom Blattstickstoffgehalt dargestellt. Junge Blätter mit hohen Blattstickstoffgehalten wiesen hohe A_{\max} - und $g_{s\max}$ -Werte auf. Mit fortschreitendem Alterungsprozess sanken sowohl die Stickstoffgehalte als auch die A_{\max} - und $g_{s\max}$ -Werte. Die Nettophotosyntheserate war mit dem Blattstickstoffgehalt in beiden Versuchen hoch korreliert ($R^2 = 0,90$ und $0,86$).

Sowohl in E2 als auch in E3 gab es kaum Unterschiede zwischen den einzelnen Varianten. Auch zwischen beiden Versuchen unterschieden sich die A_{\max} - N_a -Abhängigkeiten nur geringfügig, wie die Funktionsparameter zeigen (siehe Legende zu Abb. 6). Auch die stomatäre Leitfähigkeit korrelierte mit dem Blattstickstoffgehalt. Jedoch war die zu beobachtende Abhängigkeiten hier wesentlich geringer. Es scheint daher, dass neben den konstant gehaltenen Umweltfaktoren (siehe Abschnitt 3.2.2 Messprogramme) und dem Blattstickstoffgehalt noch weitere Einflussgrößen auf die stomatäre Leitfähigkeit einwirkten. Die $g_{s\max}$ - N_a -Abhängigkeiten zwischen den Varianten innerhalb der Versuche und auch zwischen den Versuchen unterschieden sich nicht.

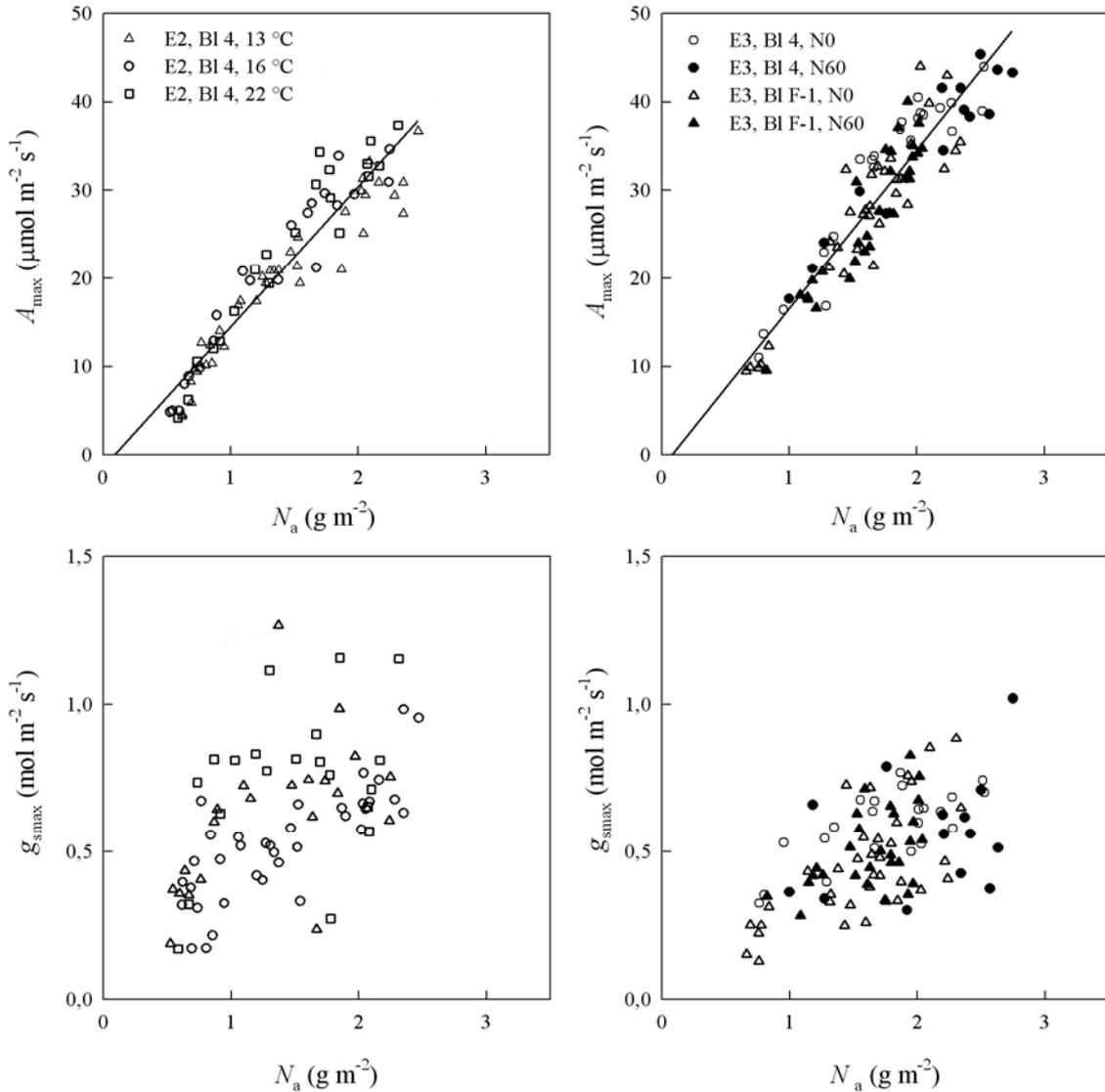


Abb. 6: Maximale Nettphotosyntheserate A_{\max} und maximale stomatäre Leitfähigkeit $g_{s\max}$ in Abhängigkeit vom Blattstickstoffgehalt für die Blatttagen 4 und F-1 der Versuche E2 (nur Bl 4) und E3 bei drei unterschiedlichen Anzuchttemperaturen (E2) und zwei unterschiedlichen Stickstoffdüngestufen (E3). Zur Definition der Maximalraten siehe Abschnitt Messprogramme. Die Regressionen wurden nach $A_{\max} = s_{Na} (N_a - N_{a\min})$ berechnet. Die Parameter und Bestimmtheitsmaße für E2 und E3 betragen: $s_{Na} = 15,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{a\min} = 0,09 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,90$ und $s_{Na} = 18,0 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{a\min} = 0,08 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,86$.

4.3 Parameter der Temperatur- und Stickstofffunktionen auf Grundlage der CO₂-Responsekurven

4.3.1 Beschreibung der Schätzungen

Übersicht über das Schätzverfahren

Für alle im Rahmen der Parametrisierung durchgeführten Schätzungen wurde die Optimierungsroutine `lsqnonlin` der `Optimisation Toolbox` von `MATLAB`[®] (The MathWorks Inc., Natick, MA, USA) verwendet. Der Algorithmus minimiert die Summe der Abweichungsquadrate NRM nach:

$$\text{NRM} = \sum \text{DBS}^2 \Rightarrow \text{Min}, \quad (37)$$

wobei DBS die Differenz zwischen beobachteten und simulierten Werten darstellt.

Die Ermittlung der Modellparameter aus den Messdaten beruht auf einem zweistufigen Schätzverfahren. Zur Veranschaulichung ist das Schätzverfahren in Tab. 3 schematisch dargestellt. In **Schritt 1** wurden aus den gemessenen CO₂-Responsekurven die Photosynthesekenngrößen V_{cmax} , J_{max} , T_p , K_c und K_o geschätzt. Hierbei erfolgte die Schätzung nach Gl. 37 mit $\text{DBS} = A_{\text{mea}} - A_{\text{sim}}$, wobei A_{mea} die gemessenen und A_{sim} die simulierten Nettophotosyntheseraten darstellen. In **Schritt 2** wurden aus den in dieser Schätzung ermittelten Kenngrößen die eigentlichen Funktionsparameter der Temperatur- und Stickstoffabhängigkeiten mit $\text{DBS} = [\text{beobachtete Kenngröße}] - [\text{simulierte Kenngröße}]$ bestimmt. Neben der Unterteilung in die einzelnen Teilschritte der Parametrisierung (Zeilen) wurden auch innerhalb der Schritte mehrere gesonderte Schätzungen durchgeführt (Spalten), deren Bedeutung im Folgenden erklärt wird.

Die Schätzung der einzelnen Kenngrößen aus den Photosynthesemesswerten ist nur möglich, wenn die Messwerte der CO₂-Responsekurven der entsprechenden Limitierung unterliegen. Zur Bestimmung von V_{cmax} , K_c und K_o wird der Zustand einer RuBP-Sättigung (W_c) benötigt. Zum Schätzen von J_{max} ist eine RuBP-Limitierung (W_j) notwendig und für die Ermittlung von T_p ist eine Triosephosphatlimitierung (W_p) erforderlich. Um eine hinreichend genaue Unterscheidung zwischen den Limitierungsbedingungen, insbesondere zwischen der W_j und W_p -Limitierung vornehmen zu können, müssen die CO₂-Responsekurven bei zwei unterschiedlichen O₂-Konzentrationen (21 % und 2 %) gemessen werden (Abb. 7; vgl. auch Harley und Sharkey, 1991). Nur unter Verwendung der Messdaten aus beiden CO₂-Responsekurven für die Schätzung können dann vor allem bei niedrigen Blattemperaturen die oben genannten Photosynthesekenngrößen genau bestimmt werden.

Tab. 3: Übersicht über das Schätzverfahren und dessen Teilschritte zum Bestimmen der einzelnen Modellparameter und zum Parametervergleich.

Schritt 1	Schätzen der Photosynthese-Kenngrößen	Schätzung A1 ($V_{\text{cmax}}, J_{\text{max}}, T_p$)	Schätzung A2 ($V_{\text{cmax}}, J_{\text{max}}, T_p, K_c, K_o$)
Schritt 2	Schätzen der Funktions-Parameter	Schätzung B1 , Schätzen der Parameter separat für jede Variante E2 = [13 °C, 16 °C, 22 °C] E3 = [B1 4, B1 8, N0, N60]	Schätzung B2 , Schätzen der Parameter mit gepoolten Datensätzen aus allen Varianten
Schritt 3	Vergleich der Parameter aus B1 und B2		

Schätzen der Photosynthesekenngrößen

Zur Bestimmung der Kenngrößen wurden zwei separate Schätzungen durchgeführt (Tab. 3). In der mit **Schätzung A1** bezeichneten Optimierung wurden V_{cmax} , J_{max} und T_p in einem Arbeitsschritt nach Gl. 37 bestimmt. Die Schätzroutine erlaubt hierbei je nach Datenlage die Parameterschätzung bei Vorliegen einer einfachen, zweifachen oder auch dreifachen Limitierung. Das hierbei verwendete I^* wird durch lineare Extrapolation der beiden niedrigsten Messpunkte der CO_2 -Responsekurve zum Schnittpunkt mit R_d ermittelt. Die Parameter der Temperaturabhängigkeit für K_c , K_o und R_d wurden in dieser Schätzung von Bernacchi et al. (2001) übernommen, da sich diese an Rubisco-armen Tabakmutanten genauer bestimmen lassen als an Sommergerste. Dagegen wird dies bei Gerste erschwert durch die hohe Carboxylierungsrate V_{cmax} , die bei CO_2 -Konzentrationen von $C_i \approx 300 \mu\text{mol mol}^{-1}$ bereits durch die elektronentransportlimitierte Carboxylierung abgelöst wird (Abb. 7). Dadurch ist es schwierig, besonders bei höheren Messtemperaturen K_c und K_o hinreichend genau zu bestimmen. Dies wirkt sich in einer erhöhten Streuung der Einzelwerte aus und führt zu einer vergrößerten Variabilität der übrigen Parameter (vgl. Bernacchi et al., 2001). Weiterhin wurden im Schätzverfahren die Parameter a und b (siehe Gl. 3 und 4) auf $a = 0,995$ und $b = 0,997$ gesetzt. Dadurch lassen sich die geschätzten Kurven im Übergangsbereich von RuBP-gesättigter zu RuBP-limitierter Photosyntheserate besser anpassen als bei Verwendung der von

Nikolov et al. (1995) angegebenen Werte ($a = 0,95$ und $b = 0,97$). Der Unterschied ist jedoch sehr gering. Die Anpassung in den übrigen Bereichen der A_n - C_i -Kurven wird durch diese Veränderung nicht beeinflusst. Für $R_{\text{dark}25}$ wurde ein aus den Lichtresponsekurven abgeleiteter mittlerer Wert von $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ angenommen.

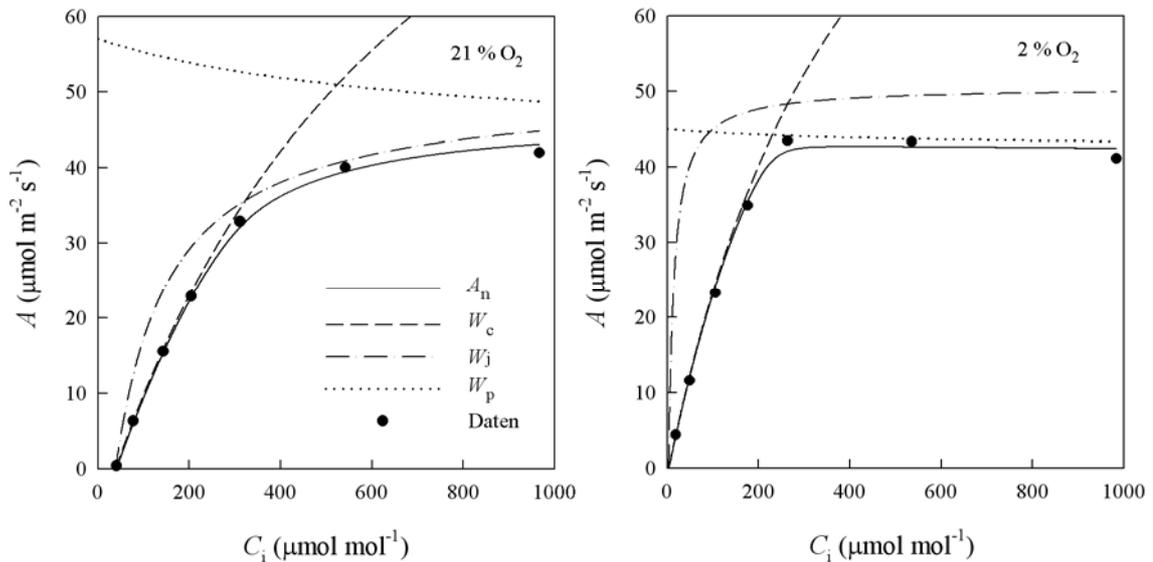


Abb. 7: Beispiel einer gemessenen CO₂-Responsekurve (Punkte) bei 21 % und 2 % O₂-Konzentration in der Kuvettenluft und die mit dem Modell berechneten Raten der Teilprozesse W_c , W_j und W_p mit der daraus resultierenden geschätzten Nettphotosyntheserate A_n .

Um auch K_c und K_o für Sommergerste zu schätzen und mit den Literaturwerten vergleichen zu können, wurden diese in der **Schätzung A2** zusätzlich zu V_{cmax} , J_{max} und T_p geschätzt. Durch die erhöhte Anzahl an Freiheitsgraden vergrößert sich die Streuung der Einzelwerte für V_{cmax} , J_{max} und T_p gegenüber denen aus der **Schätzung A1** beachtlich. Die Stabilität und Sensitivität der geschätzten Parameter nimmt in der **Schätzung A2** stark ab. Deutlich wird dies an der Zunahme der Vorhersagebereiche für die Kenngrößen. So beträgt der Vorhersagebereich von V_{cmax} in der **Schätzung A1** 22 % vom mittleren Schätzwert, in der **Schätzung A2** hingegen 90 %. Das veranschaulicht die Abnahme der Sensitivität der Parameter. Daher werden bei der weiteren Betrachtung von V_{cmax} , J_{max} und T_p die Werte aus der **Schätzung A1** und für K_c und K_o die von Bernacchi et al. (2001) angegebenen Werte verwendet.

Die Güte der **Schätzungen A1** für die einzelnen Versuche ist in Tab. 4 und für E2 zusätzlich in Abb. 8 dargestellt. Hier wurden die gemessenen Daten den geschätzten

Daten gegenübergestellt. Die Bestimmtheitsmaße lagen in allen drei Schätzungen bei 0,99, die Anstiege n_1 bei 0,99 oder 1 und die Achsenschnittpunkte n_2 nahe 0. Hieraus lässt sich ableiten, dass mit dem verwendeten Modell die berechneten Kurven sehr gut an die Messdaten angepasst werden können. Die Anpassung an die Messdaten durch die **Schätzung A2** war noch besser (hier nicht dargestellt), da hier zwei weitere Kenngrößen in der Schätzung freigegeben wurden.

Tab. 4: Statistische Kriterien der Regressionsgeraden gemessener vs. geschätzter Nettophotosyntheseraten aus den Schätzungen A1. Die Parameter n_1 und n_2 sind der Anstieg und das absolute Glied der Funktion. $RMSE_s$ und $RMSE_u$ sind die systematischen und unsystematischen Anteile der Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung RMSE.

Versuch	R^2	n_1	n_2	$RMSE_s$		$RMSE_u$	
		(-)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(%)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(%)
E1	0,99	1,00	0,013	0,0136	0,11	0,358	2,89
E2	0,99	1,00	-0,047	0,0344	0,25	1,009	7,27
E3	0,99	0,99	0,028	0,0159	0,11	1,266	8,59

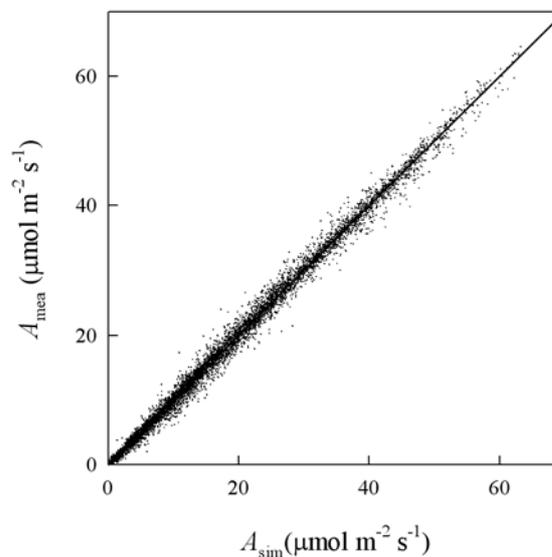


Abb. 8: Darstellung gemessener (A_{mea}) vs. berechneter (A_{sim}) Nettophotosyntheseraten und der zugehörigen Regressionsfunktion aus der Schätzung A1 für den Versuch E2. Die Linie ist die 1:1-Diagonale. Statistische Angaben siehe Tab. 4.

Schätzen der Funktionsparameter

Um aus den ermittelten Photosynthesekenngrößen die eigentlichen Parameter der Temperatur- und Stickstoffabhängigkeiten zu berechnen, wurden in den Klimakammerversuchen E1 und E2 die CO₂-Responsekurven bei fünf beziehungsweise sechs Blatttemperaturen sowie an Blättern unterschiedlicher Stickstoffgehalte gemessen (siehe Tab. 2). Diese sich als Wirkflächen darstellenden Abhängigkeiten konnten je nach Kenngröße mit den Gleichungen 12 und 21 oder 13 und 21 beschrieben werden. Zur Verdeutlichung sind in Abb. 9 für den Zusammenhang von V_{cmax} über N_a und T_{Bl} die geschätzten V_{cmax} -Werte und die daraus abgeleitete Wirkfläche für die 16 °C-Variante aus Versuch E2 dargestellt. Zwei weitere Wirkflächen ergaben sich aus der 13 °C- und 22 °C-Variante. Ein statistischer Vergleich dieser drei Varianten in E2 war nur durch den Vergleich der Vorhersagebereiche der drei Wirkflächen möglich, da die Wirkflächen für V_{cmax} mit drei und für J_{max} und T_p mit vier freien Parametern geschätzt wurden. Ein Vergleich der Vorhersagebereiche der einzelnen Parameter würde nicht die auftretenden Kovarianzen zwischen den Parametern berücksichtigen und ließe daher nur bedingt eine Aussage über die Zugehörigkeit der Varianten in Bezug auf ein und dieselbe Grundgesamtheit zu. Aufgrund der hohen Datendichte in den Klimakammerversuchen waren die Vorhersageintervalle der Wirkflächen jedoch so schmal, dass auch geringe Variantenunterschiede in der Datenlage signifikante Unterschiede der Wirkflächen hervorbrachte, obwohl sich die bestimmten Einzelwerte der Varianten deutlich überschneiden. Die Variabilität zwischen den Pflanzen war hier deutlich größer als die Unterschiede zwischen den Varianten. Es kann aus Sicht der Modellbildung daher sinnvoll sein, trotz signifikanter Unterschiede den Einfluss der Anzuchttemperatur im Modell nicht zu berücksichtigen, wenn der daraus resultierende Fehler vernachlässigbar klein ist oder die zu erwartende Parameterstabilität stark erhöht wird. Die Entscheidung, ob Variantenunterschiede für das Photosynthesemodell relevant sind, wurde daher nicht aufgrund von statistischen Signifikanztests abgeleitet, sondern auf der Grundlage von Fehlerabschätzungen und Sensitivitätsanalysen, die den Einfluss der Parameter auf die Kenngrößen überprüfen (siehe folgender Abschnitt).

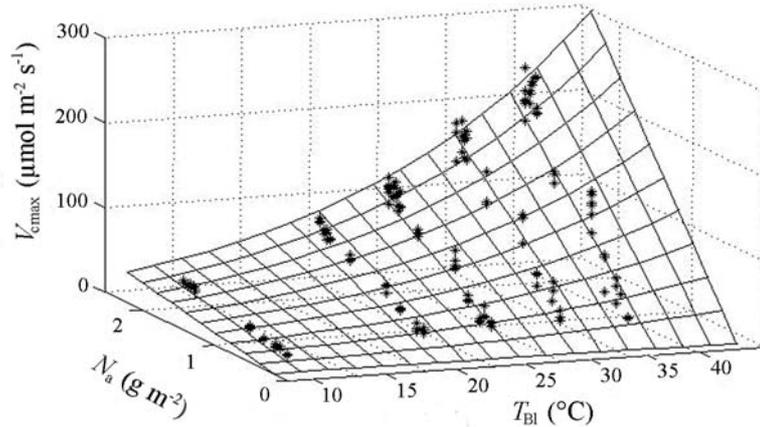


Abb. 9: Darstellung der aus den Gaswechselfmessungen geschätzten V_{cmax} -Werte über dem Blattstickstoffgehalt N_a und der Blatttemperatur T_{Bl} (Versuch E2, 16 °C Anzuchttemperatur).

Statistischer Vergleich der Funktionsparameter

Um zu prüfen, wie groß der Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur auf die Kenngrößen war, wurden im Versuch E2 und E3 je zwei Schätzungen durchgeführt. Zum einen wurde für jede Variante ein separater Parametersatz der Stickstoff- und Temperaturabhängigkeit ermittelt (**Schätzung B1**), sodass für E2 drei Parametersätze für die Varianten 13 °C, 16 °C und 22 °C vorlagen und für den Versuch E3 vier Parametersätze (Düngestufen N0 und N60; Blattstufen 4 und F-1). Zum anderen wurden innerhalb der Versuche alle Daten gepoolt und daraus ein einheitlicher Parametersatz geschätzt (**Schätzung B2**). Für beide Schätzungen ließen sich die gemessenen Daten über den mit der jeweils zugehörigen Parametrisierung berechneten Daten darstellen. Für die daraus gebildeten Regressionsfunktionen wurden die Bestimmtheitsmaße sowie Anstiege (n_1), Achsenschnittpunkte (n_2) und systematischer (RMSE_s) und nichtsystematischer (RMSE_u) Anteil von RMSE berechnet (siehe Abschnitt Statistik). In der **Schätzung B1** wurden die Kenngrößen mithilfe der separat bestimmten Parameter variantenweise bestimmt. Das ließ erkennen, mit welcher Genauigkeit die verwendeten Funktionen (12, 13 und 21) die Abhängigkeiten der Kenngrößen von der aktuellen Blatttemperatur und dem Blattstickstoffgehalt wiedergaben. Durch die Vernachlässigung von Variantenunterschieden in der Parameterbildung in der **Schätzung B2** wurde hier der Einfluss einer modellbedingten Verfälschung durch einheitliche Parametrisierung berücksichtigt. Dies verdeutlichte, welche Auswirkungen

die Änderungen der Parameter auf die Werte der Kenngrößen haben (Sensitivitätsprüfung).

Im Freilandversuch (E3) erfolgte die Messung der CO₂-Responsekurven an Blättern unterschiedlicher Stickstoffgehalte. Die während der Messung konstant gehaltene Messtemperatur lag in Abhängigkeit von den Außenbedingungen zwischen 15 °C und 25 °C. Die geschätzten Kenngrößen wurden mit den aus E2 abgeleiteten Temperaturabhängigkeiten zunächst auf 25 °C normiert. Anschließend ließen sich die Parameter s_{Na} und N_{amin} der Stickstoffabhängigkeit entsprechend der **Schätzung B1** und **B2** bestimmen.

4.3.2 Maximale Carboxylierungsrate V_{cmax}

Funktionen zur Beschreibung der Stickstoffabhängigkeit

Im Modell LEAFC3-N wird der Zusammenhang zwischen V_{cmax} und N_a mit einer linearen Funktion beschrieben (Gl. 21). Wie die Abb. 10 zeigt, war der Zusammenhang in den durchgeführten Versuchen jedoch nur annähernd linear. Im Bereich niedriger Werte wurde V_{cmax} durch die Funktion etwas überschätzt. Das führte dazu, dass die Funktion im Freilandversuch bei freier Schätzung der Parameter s_{Na} und N_{amin} die y-Achse im positiven Bereich schneidet (Funktionsverlauf in Abb. 10 nicht dargestellt). Physiologisch bedeutet das, dass auch abgestorbene Blätter mit einem theoretischen Stickstoffgehalt von 0 g m⁻² immer noch eine Photosyntheserate aufweisen. Dieses kann vermieden werden, wenn eine nichtlineare Funktion der Form:

$$V_{m25} = \begin{cases} u_1 (N_a^{u_2} - N_{amin}^{u_2}), & \text{wenn } N_a > N_{amin} \\ 0, & \text{wenn } N_a \leq N_{amin} \end{cases} \quad (38)$$

verwendet wird. Die Größen u_1 (μmol g⁻¹ s⁻¹) und u_2 (dimensionslos) sind dabei durch Funktionsanpassung an die Messdaten zu bestimmende Parameter. Mit dieser empirischen Funktion konnte der Zusammenhang zwischen V_{m25} und N_a am besten beschrieben werden, weil sie im gesamten Bereich nichtlinear ist und mit zunehmendem N_a kein Maximum erreicht, sondern stetig ansteigt. Abb. 10 zeigt, dass die Messdaten mit dieser Funktion sehr gut wiedergegeben wurden ($R^2 = 0,92$ und $0,87$ für E2 und E3). Vor allem schneidet die Funktion die x-Achse im positiven Bereich, was die Interpretation zuließ, dass abgestorbene Blätter, die immer noch einen „Reststickstoffanteil“ besaßen, keine Photosynthese mehr betrieben (vgl. hierzu Evans, 1989; Niinemets und Tenhunen, 1997; Evans und Poorter, 2001; Müller et al., 2005). Der für kumulative

Photosyntheseberechnungen bedeutsame Bereich hoher Photosyntheseraten wurde mit dieser Funktion jedoch schlechter beschrieben. Insgesamt wiesen das Bestimmtheitsmaß und die Fehlerzerlegung in $RMSE_s$ und $RMSE_u$ keinen Vorteil nichtlinearer Funktionen aus. Weiterhin wurde mit dieser Formel ein zusätzlicher Parameter benötigt, wodurch die Parameterstabilität gegenüber einer linearen Beschreibung abnahm. Auch in der vorhandenen Literatur wurden überwiegend lineare Funktionen verwendet (Evans, 1989; Harley et al., 1992; Le Roux et al., 1999; Niinemets et al., 1999; Wohlfahrt et al., 1999b). Aus diesen Gründen sind auch in der vorliegenden Arbeit lineare Funktionen zur Beschreibung der Stickstoffabhängigkeit der Photosynthesekenngrößen verwendet worden.

Die Parametrisierung der in Abb. 10 dargestellten linearen Approximationen wird im folgenden Abschnitt erläutert.

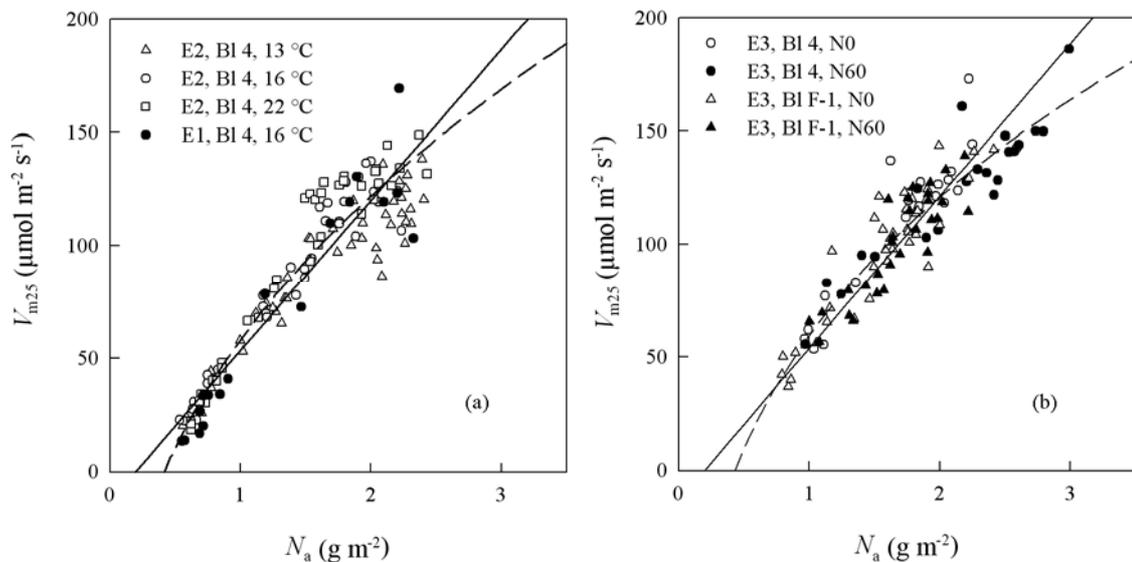


Abb. 10: Stickstoffabhängigkeit von V_{m25} für die Blattetagen 4 (E, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Lineare Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{Na} = 66,6 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{amin} = 0,198 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,91$ und $s_{Na} = 67,3 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{amin} = 0,198 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,84$. Nichtlineare Funktionen nach Gl. 38 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $u_1 = 186 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $u_2 = 0,426$, $R^2 = 0,92$ und $u_1 = 257 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $u_2 = 0,311$, $R^2 = 0,87$.

Stickstoffabhängigkeit von V_{m25}

Der Schätzwert des minimalen Stickstoffgehalts N_{amin} war im Freilandversuch E3 sehr insensitiv, was aus der sehr großen Spannweite der Konfidenzintervalle von durchschnittlich $0,675 \text{ g m}^{-2}$ bei einem mittleren Wert von nur $-0,086 \text{ g m}^{-2}$ hervorging. Ursache dafür war, dass im Freiland nur sehr wenige Photosynthesemessungen an alten Blättern mit Stickstoffgehalten unterhalb von 1 g m^{-2} erhoben wurden. Im Gegensatz zu E3 lagen aus den Versuchen E1 und E2 höhere Anzahlen an Gaswechselfmessungen von Blättern mit sehr niedrigen Stickstoffgehalten vor. Daher waren hier wesentlich genauere Schätzungen möglich. Der mittlere minimale Stickstoffgehalt, der in den Versuchen E1 und E2 ermittelt wurde, betrug $0,198 \text{ g m}^{-2}$. Zwischen den vier Einzelwerten der Temperaturvarianten, aus denen der Mittelwert abgeleitet wurde, gab es keine signifikanten Unterschiede, obwohl die oberen und unteren Konfidenzintervallgrenzen mit durchschnittlich $0,15 \text{ g m}^{-2}$ sehr dicht beieinander lagen. Da N_{amin} in den Versuchen E1 und E2 sehr konstant war, im Versuch E3 aufgrund der Daten jedoch nur sehr ungenau bestimmt werden konnte, wurde für alle drei Versuche der Wert $0,198 \text{ g m}^{-2}$ verwendet (Abb. 10).

Schätzt man die Stickstoffabhängigkeiten von V_{cmax} unter Verwendung des Wertes $0,198 \text{ g m}^{-2}$ für den Parameter N_{amin} , ergeben sich im Klimakammerversuch E2 für die drei Varianten Anstiegsparameter der Stickstoffabhängigkeit (s_{Na}) von $59,3 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $68,0 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und $69,5 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ (Tab. A1, Anhang). Auch im Versuch E3 lagen die Anstiege mit $68,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $62,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $69,8 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und $67,6 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ in demselben Bereich (Tab A1, Anhang). Die mittleren geschätzten s_{Na} -Werte lagen in E2 bei $64,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und in E3 bei $67,3 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$. Mit diesen mittleren Stickstoffabhängigkeiten ließen sich die V_{m25} -Werte der einzelnen Varianten gut beschreiben (Abb. 10). In der durchgeführten Versuchsserie wurde die $16 \text{ }^\circ\text{C}$ -Variante aus E2 als Wiederholung von E1 angelegt. Die beiden Werte unterschieden sich mit $63,2 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und $68,0 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ geringfügig, jedoch waren die Unterschiede nicht signifikant.

Einfluss der N-Düngung

Neben der Messung an zwei Blatttagen mit einer unterschiedlichen mittleren Entwicklungstemperatur wurde im Freilandversuch E3 auch der Einfluss einer variierten Stickstoffdüngung auf die Stickstoffabhängigkeit von V_{cmax} untersucht. Wie aus Tab. A1 (Anhang) hervorgeht, bestand in Blatttage 4 mit Anstiegsparametern von

68,9 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ und 62,9 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ein kleiner Unterschied zwischen den N-Varianten. Hier führten höhere Stickstoffgehalte in der gedüngten Variante zu gleichen maximalen Carboxylierungsraten wie niedrigere Gehalte in der ungedüngten Variante. In Blatttage F-1 waren die Anstiege der Varianten mit 69,8 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ und 67,6 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ faktisch gleich. Anhand der Konfidenzintervalle konnte jedoch in beiden Blatttagen kein signifikanter Unterschied festgestellt werden.

Einfluss der Blatttemperatur T_{Bl}

Die Kenngröße V_{cmax} stieg im untersuchten Temperaturbereich von 10 °C bis 35 °C stetig an und besaß eine typisch exponentielle Temperaturabhängigkeit (Abb. 11). Die mit Gl. 12 geschätzten Aktivierungsenergien ΔH_a lagen im Versuch E2 für die drei Stufen der Anzuchttemperatur mit Werten von 46,0 kJ mol^{-1} , 49,6 kJ mol^{-1} und 52,9 kJ mol^{-1} dicht beieinander (Tab. A1, Anhang). Das zeigt, dass die Temperaturabhängigkeit der Kenngröße V_{cmax} nur geringfügig von der Anzuchttemperatur beeinflusst wurde. Die aus den gepoolten Daten geschätzte mittlere Aktivierungsenergie erreichte 49,4 kJ mol^{-1} . Mit diesem Wert konnten die einzelnen Temperaturverläufe der unterschiedlichen Varianten gut beschrieben werden (Abb. 11). Auch die als Wiederholung angelegten 16 °C-Varianten von E1 und E2 unterschieden sich bezüglich der Aktivierungsenergien mit Werten von 50,3 kJ mol^{-1} und 49,6 kJ mol^{-1} nur geringfügig. Daraus wird ersichtlich, dass die Temperaturabhängigkeit von V_{cmax} sehr gut reproduziert werden konnte.

Neben der Parametrisierung der einfachen Arrheniusfunktion (Gl. 12) wurde auch die Funktionsgleichung mit Deaktivierungsterm (Gl. 13) geschätzt (Tab. A2, Anhang). Für den Gesamtdatensatz aus E2 lag ΔH_a hier bei 89,7 kJ mol^{-1} . Im Gegensatz dazu lag der mit Gl. 12 geschätzte Wert bei 49,4 kJ mol^{-1} (Tab. A1, Anhang). Beide Werte haben die gleiche physiologische Entsprechung, unterscheiden sich aber deutlich. Das zeigt, dass diese Werte nicht direkt miteinander verglichen werden können (vgl. auch Abschnitt Modellmodifikationen). Mit Bestimmtheitsmaßen von $R^2 = 0,92$ gaben beide Parametrisierungsvarianten die Temperaturabhängigkeit im untersuchten Bereich von 10 °C bis 35 °C gleich gut wieder.

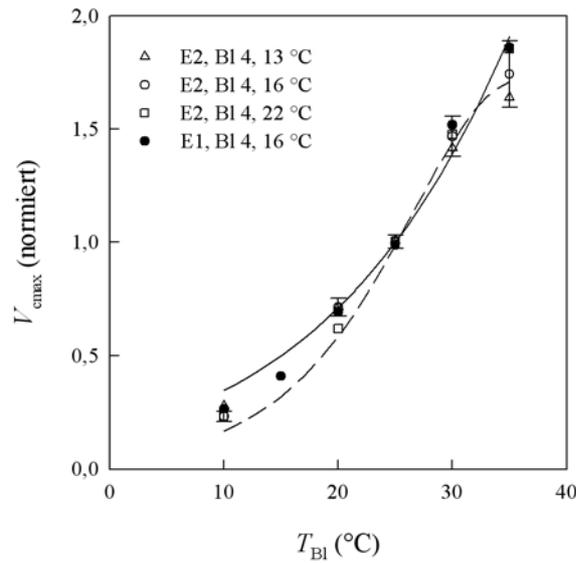


Abb. 11: Temperaturabhängigkeit von V_{cmax} (normiert auf 1 bei $T_{\text{ref}} = 25 \text{ °C}$) mit Konfidenzintervallen der 16 °C -Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Durchgehende Linie: Gl. 12 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß: $\Delta H_a = 49,4 \text{ kJ mol}^{-1}$, $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,92$. Gestrichelte Linie: Gl. 13 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß: $\Delta H_a = 89,7 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta H_d = 149,3 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta S = 486 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,92$.

Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W

Abb. 12 zeigt für die Kenngröße V_{cmax} die Parameter s_{Na} und ΔH_a der einzelnen Varianten von E1, E2 und E3 über der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W . Es wird deutlich, dass ΔH_a in den Versuchen mit zunehmender T_W kontinuierlich anstieg, wobei sich die Werte der 13 °C - und 22 °C -Variante signifikant unterschieden (Abb. 12a; Tab. A1, Anhang). Die geschätzte lineare Funktion besaß einen Anstieg von $0,709 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, das Bestimmtheitsmaß betrug $R^2 = 0,88$. Der Parameter s_{Na} wurde hingegen nicht von der Anzucht- und Entwicklungstemperatur beeinflusst (Abb. 12b). Hier konnte mit der Regressionsfunktion lediglich 11 % der Variabilität von s_{Na} erklärt werden.

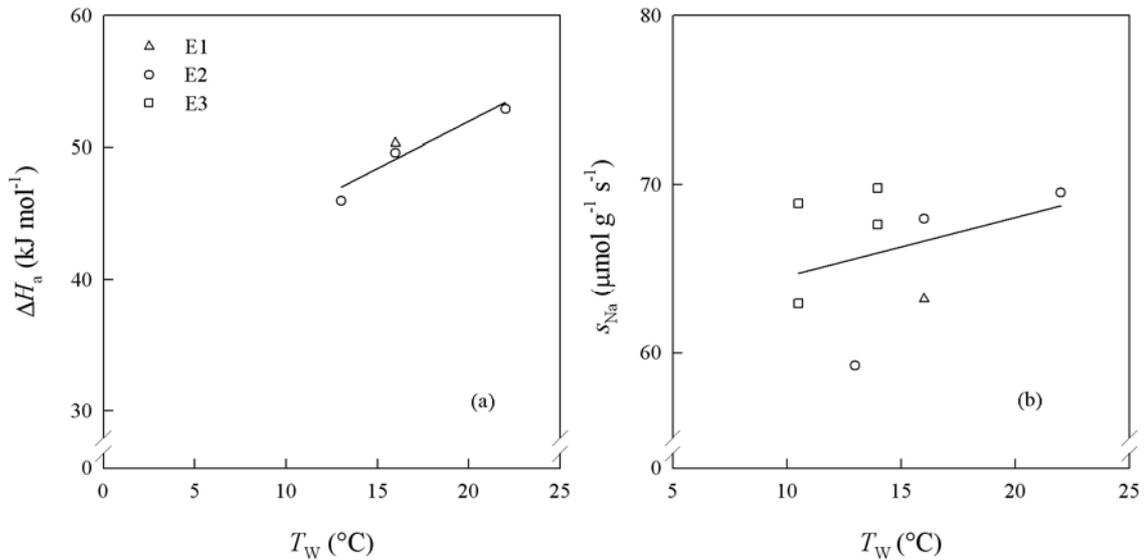


Abb. 12: Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W auf die Parameter ΔH_a und s_{Na} der Photosynthesekenngröße V_{cmax} . Funktionen mit Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a): $\Delta H_a = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = 0,709 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 37,8 \text{ kJ mol}^{-1}$, $R^2 = 0,88$; in (b): $s_{Na} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = 0,348 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 61,1 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,11$.

Einfluss der Variabilität von s_{Na} und ΔH_a auf V_{cmax}

Abb. 12 stellt dar, dass nur die Aktivierungsenergie von der Anzucht- und Entwicklungstemperatur beeinflusst wurde und dass der Anstiegsparameter der Stickstoffabhängigkeit keine Veränderung aufwies. Mit dem Vergleich der Schätzungen B1 und B2 konnte überprüft werden, inwieweit die Veränderung von ΔH_a die Kenngröße V_{cmax} beeinflusste. Die Regressionen von B1 zwischen gemessenen und geschätzten Daten hatten für alle drei Varianten von E2 Anstiege nahe 1 und Achsenschnittpunkte zwischen $-1 \text{ μmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $-8,2 \text{ μmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Tab. 5). In der 13 °C, 16 °C und 22 °C-Variante betragen die durch das Modell zu erwartenden systematischen Abweichungen (RMSE_s) von den Messdaten für V_{cmax} $0,5 \text{ μmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $3,2 \text{ μmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $4,5 \text{ μmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Bei Verwendung eines einheitlichen Parametersatzes (Schätzung B2) waren die modellbedingten Fehler (RMSE_s) größer. Sie lagen für die drei Varianten 13 °C, 16 °C und 22 °C bei $14,3 \text{ μmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $5,9 \text{ μmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $13,6 \text{ μmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Tab. 5: Statistische Kriterien der Regressionsgeraden gemessener vs. geschätzter V_{cmax} -Werte für die Schätzungen B1 und B2. Geschätzte Werte wurden mit Gl. 12 und 21 und den Parametern aus Tab. A1 (Anhang) berechnet.

Versuch	Schätzung	Variante	R^2	n_1	n_2	RMSE _s		RMSE _u		
				(-)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(%)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(%)	
E2	Schätzung B1 (jede Variante einzeln parametrisiert)	Bl 4, 13 °C	0,92	1,01	-1,0	0,5	2	16,8	22	
		Bl 4, 16 °C	0,94	1,04	-5,7	3,2	13	16,0	22	
		Bl 4, 22 °C	0,95	1,05	-8,2	4,5	22	17,5	20	
	Schätzung B2 (Parametrisierung mit gepooltem Datensatz)	Bl 4, 13 °C	0,92	0,88	0,3	14,3	13	16,8	22	
		Bl 4, 16 °C	0,94	1,10	-7,8	5,9	16	15,8	23	
		Bl 4, 22 °C	0,95	1,20	-15,1	13,6	56	16,9	30	
	E3	Schätzung B1 (jede Variante einzeln parametrisiert)	Bl 4, N0	0,93	0,89	12,4	3,6	5	7,7	8
			Bl 4, N60	0,84	0,74	33,2	9,2	11	10,9	10
			Bl F-1, N0	0,83	0,92	8,4	2,4	4	11,6	13
Bl F-1, N60			0,78	0,93	6,8	1,4	2	10,6	11	
Schätzung B2 (Parametrisierung mit gepooltem Datensatz)		Bl 4, N0	0,93	0,91	12,4	4,5	6	7,7	8	
		Bl 4, N60	0,84	0,69	33,2	12,7	11	10,9	10	
		Bl F-1, N0	0,84	0,95	8,4	4,3	6	11,6	13	
		Bl F-1, N60	0,78	0,94	6,8	1,5	2	10,6	11	

Der nichtsystematische Fehler (RMSE_u) lag unter Verwendung der Parameter von Schätzung B1 für die 13 °C-, 16 °C- und 22 °C-Variante bei $16,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $16,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $17,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Das waren durchschnittlich 22 %, 22 % und 20 % der absoluten Werte. Damit bestand eine relativ hohe Variabilität zwischen den untersuchten Pflanzen. Zwischen den beiden Schätzungen B1 und B2 änderte sich RMSE_u erwartungsgemäß nicht.

Im Freilandversuch E3 konnten mit Schätzung B1 die gemessenen Daten gut wiedergegeben werden. Die systematischen Fehler lagen zwischen $1,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $9,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bei Verwendung des einheitlichen Parametersatzes (Schätzung B2) waren die systematischen Fehler gegenüber der Schätzung B1 erhöht. Mit Ergebnissen zwischen $1,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $12,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreichten die systematischen Fehler in

diesem Versuch jedoch nur geringfügig höhere Werte. Damit stieg in beiden Versuchen, besonders aber im Versuch E2, der modellbedingte Fehler an, wenn in allen drei Varianten V_{cmax} mit einem einheitlichen Parametersatz gerechnet wurde. Die größten Abweichungen ergaben sich dabei in der 13 °C und 22 °C-Variante. Da sich hier besonders die Aktivierungsenergien zwischen der variantenweisen Schätzung und dem Mittelwert unterschieden, kann davon ausgegangen werden, dass der in Abb. 12 dargestellte Unterschied von ΔH_a für eine hinreichend genaue Vorhersage der Kenngröße V_{cmax} von Bedeutung ist. Im Versuch E3, bei dem nur der Parameter s_{Na} die Berechnung von V_{cmax} beeinflusste, wiesen die RMSE_s-Werte zwischen der Schätzung B1 und B2 kaum Unterschiede auf. Daraus lässt sich schlussfolgern, dass die vorhandene Variabilität von s_{Na} das Ergebnis von V_{cmax} nur geringfügig beeinflusst, die Variabilität von ΔH_a sich hingegen auswirkt.

Einfluss des Blattalters auf die V_{m25} - N_a -Abhängigkeit

Abb. 13 zeigt die Daten aus dem Versuch E2 nach Messzeitpunkten gegliedert. Durch diese Art der Darstellung wird deutlich, dass zu frühen Stadien der Blattdwicklung die V_{m25} - N_a -Abhängigkeit nur sehr gering war. Junge Blätter besaßen hohe Stickstoffgehalte und hohe V_{m25} -Raten, beide Größen streuten aber recht stark. Erst mit zunehmendem Blattalter nahm die Korrelation zu. Hieraus ergibt sich, dass der flächenbezogene Gesamtstickstoffgehalt zu frühen Blattdwicklungsstadien ungeeignet ist, um die Variabilität von V_{m25} zu beschreiben. Bei alten Blättern ist hingegen eine sehr exakte Beschreibung möglich.

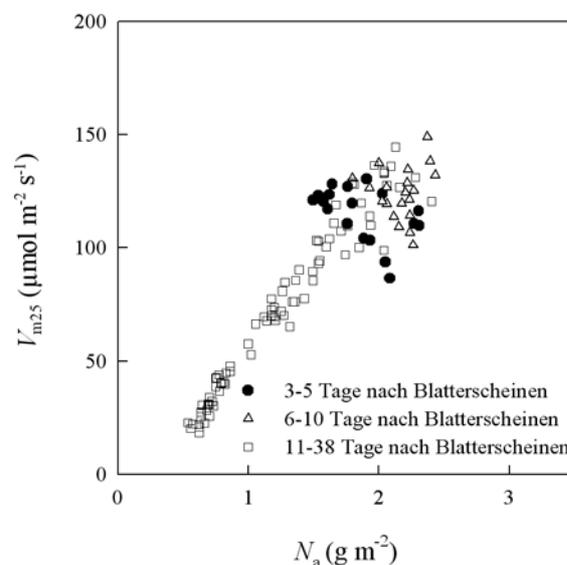


Abb. 13: V_{m25} - N_a -Abhängigkeit gestaffelt nach Tagen nach Blatterscheinen. Daten von allen Varianten aus dem Versuch E2.

4.3.3 Maximale Elektronentransportrate J_{\max}

Stickstoffabhängigkeit von J_{m25}

In den Schätzungen der Stickstoffabhängigkeit von J_{\max} , war N_{\min} besonders in E3 sehr insensitiv und wies sehr breite Vorhersageintervalle auf (vgl. auch Abschnitt 4.3.2). Die Werte für N_{\min} lagen für alle drei Versuche im Bereich von $0,056 \text{ g m}^{-2}$ bis $0,361 \text{ g m}^{-2}$. Sowohl zwischen den einzelnen Versuchen als auch zwischen den Varianten innerhalb der Versuche gab es bedingt durch die großen Vorhersageintervalle keine signifikanten Unterschiede. Daher wurde der Parameter N_{\min} auf den Mittelwert aller Versuche gesetzt ($0,225 \text{ g m}^{-2}$). Die größte Veränderung ergab sich hierbei in der $22 \text{ }^\circ\text{C}$ -Variante im Versuch E2 mit einer Erhöhung des systematischen Fehlers um $8 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Das entsprach bei einem mittleren J_{m25} von ca. $200 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 4 %. Im Mittel aller Varianten stieg der systematische Fehler von J_{m25} dadurch um ca. $3,5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Durch das Festsetzen von N_{\min} konnte der Parameter s_{Na} zwischen den Varianten direkt verglichen werden.

Im Versuch E2 lagen die Einzelwerte von s_{Na} für die Varianten $13 \text{ }^\circ\text{C}$, $16 \text{ }^\circ\text{C}$ und $22 \text{ }^\circ\text{C}$ bei $152 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $150 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und $133 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ (Tab. A3, Anhang). Der mittlere Wert betrug $146 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$. Hiermit konnte die Stickstoffabhängigkeit von J_{m25} aller drei Varianten aus E2 gut abgebildet werden (Abb. 14a). Im Versuch E3 unterschieden sich die einzelnen Varianten etwas deutlicher (Abb. 14b). Hier lagen die s_{Na} -Werte für Blatttage 4 und die N-Stufen N0 bzw. N60 bei $192 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ bzw. $184 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, für Blatttage F-1 für die entsprechenden N-Stufen bei $150 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und $145 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$. Dennoch ließ sich auch hier der Zusammenhang mit einer einheitlichen Funktion abbilden.

Die $16 \text{ }^\circ\text{C}$ -Variante in E2 wurde als Wiederholung von E1 angelegt. Mit $147 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und $150 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ konnten die J_{m25} -Werte und auch die daraus abgeleitete Stickstoffabhängigkeit sehr gut reproduziert werden.

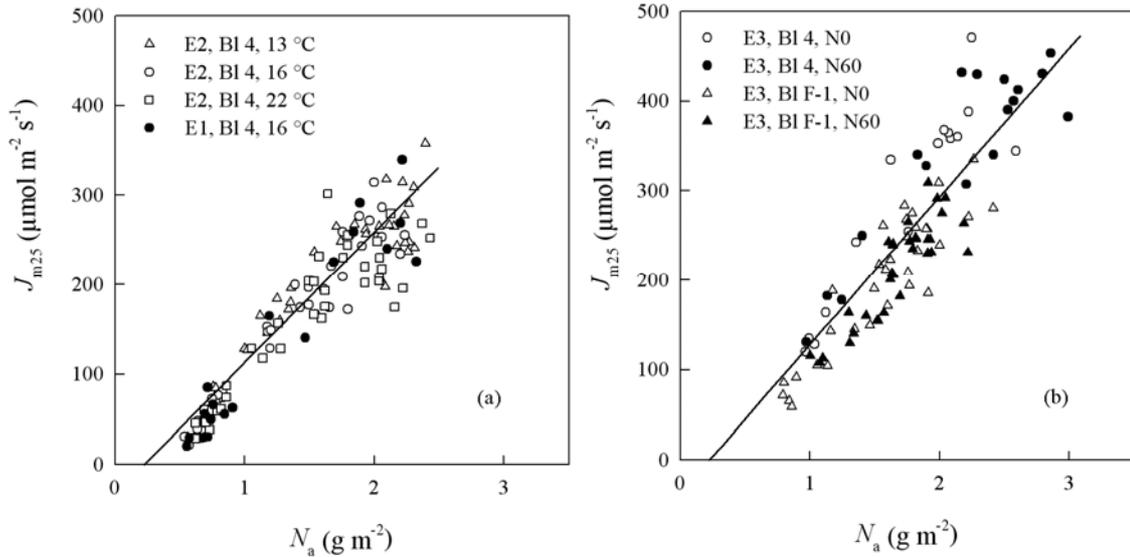


Abb. 14: Stickstoffabhängigkeit von J_{m25} für die Blatttagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{Na} = 146 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{amin} = 0,225 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,82$ und $s_{Na} = 165 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{amin} = 0,225 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,79$.

Einfluss der Blatttemperatur T_{Bl}

Mit zunehmender Temperatur stieg J_{max} exponentiell an und besaß im Gegensatz zu V_{cmax} bei ca. 32 °C ein deutliches Optimum (Abb. 15). Dieser Zusammenhang kann mit Gl. 13 beschrieben werden, jedoch waren die Parameter ΔH_a , ΔH_d und ΔS in den durchgeführten Schätzungen miteinander sehr hoch korreliert. Eine gleichzeitige Bestimmung aller drei Parameter war bei einem Messbereich von 10 °C bis 35 °C nicht möglich. Daher wurde ΔS in Übereinstimmung mit mehreren Literaturangaben (Review: Leuning, 2002) auf $495 \text{ J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ gesetzt. In einer gesonderten Schätzung wurden die Parameter ΔH_a und ΔH_d freigegeben und gleichzeitig geschätzt. In diesen Schätzungen wurden für ΔH_d Werte zwischen $151,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $153 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ermittelt. Diese geringen und nicht signifikanten Unterschiede hatten keinen Einfluss auf die Anpassungsgüte der Funktion. Daher wurde auch für ΔH_d ein Mittelwert eingesetzt, der bei $152,3 \text{ kJ mol}^{-1}$ lag (zur Methode vgl. auch Medlyn et al., 2002a). Der Parameter ΔH_a wurde in einer erneuten Schätzung mit den fixen Werten für ΔH_d und ΔS bestimmt. Bei dieser erneuten Schätzung verschlechterte sich die Anpassung der Funktion an die geschätzten J_{max} -Werte nicht gegenüber der Schätzung, in der beide

Parameter freigegebenen waren. Die Bestimmtheitsmaße änderten sich um weniger als 1 %, die relativen RMSE_s-Werte lagen für beide Schätzungen unter 2 %. Die Aktivierungsenergien im Versuch E2 lagen für die drei Varianten bei 42,4 kJ mol⁻¹, 50,4 kJ mol⁻¹ und 57,2 kJ mol⁻¹. Mit den als Wiederholung angelegten 16 °C-Varianten von E1 und E2 konnte gezeigt werden, dass sich die Werte für ΔH_a sehr gut reproduzieren ließen (E1: $\Delta H_a = 50,8 \text{ kJ mol}^{-1}$; E2: $\Delta H_a = 50,4 \text{ kJ mol}^{-1}$). Mit einer mittleren Aktivierungsenergie von 48,9 kJ mol⁻¹ konnte die Temperaturabhängigkeit der drei Varianten gut abgebildet werden (Abb. 15).

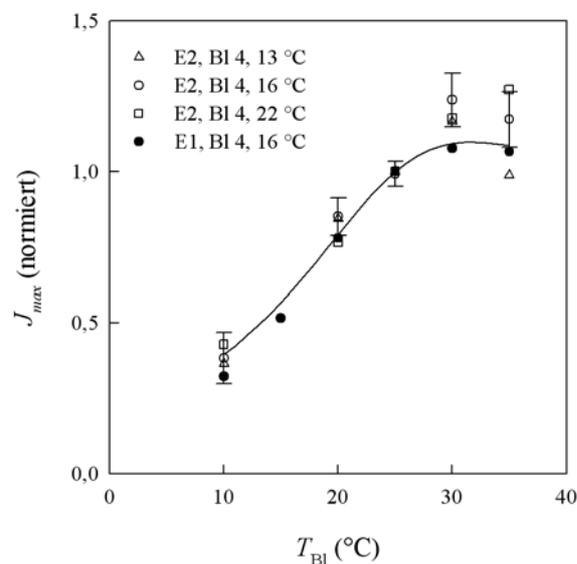


Abb. 15: Temperaturabhängigkeit von J_{max} (normiert auf 1 bei $T_{ref} = 25 \text{ °C}$) mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktion nach Gl. 13 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß: $\Delta H_a = 48,9 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta H_d = 152,3 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta S = 495 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,82$.

J_{m25} vs. V_{m25}

Neben der Stickstoffabhängigkeit von J_{m25} wurde auch die Abhängigkeit von V_{m25} bestimmt (Gl. 25). Da die in der Literatur angegebenen Abhängigkeiten keine absoluten Glieder besitzen (Wullschleger, 1993; Leuning, 1997, 2002), wurde y_{vc} auf $0 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gesetzt. In den beiden Klimakammerversuchen konnten damit die J_{max} -Werte gut wiedergegeben werden, im Freilandversuch wurden die gemessenen Daten im Bereich niedriger J_{max} -Werte etwas überschätzt (Abb. 16).

Die Anstiegsparameter s_{Vc} lagen für E2 in Abhängigkeit von T_W bei 2,49, 2,10 und 1,82 (Tab. A4, Anhang). Obwohl sich die Varianten geringfügig unterschieden, konnte mit einem mittleren Anstiegswert von 2,13 das Verhalten der drei Varianten gut beschrieben werden (Abb. 16). Gleiches galt auch für den Versuch E3. Hier unterschieden sich besonders die Blattetagen in den Anstiegswerten. Der Mittelwert von s_{Vc} lag hier bei 2,34 (Tab. A4, Anhang).

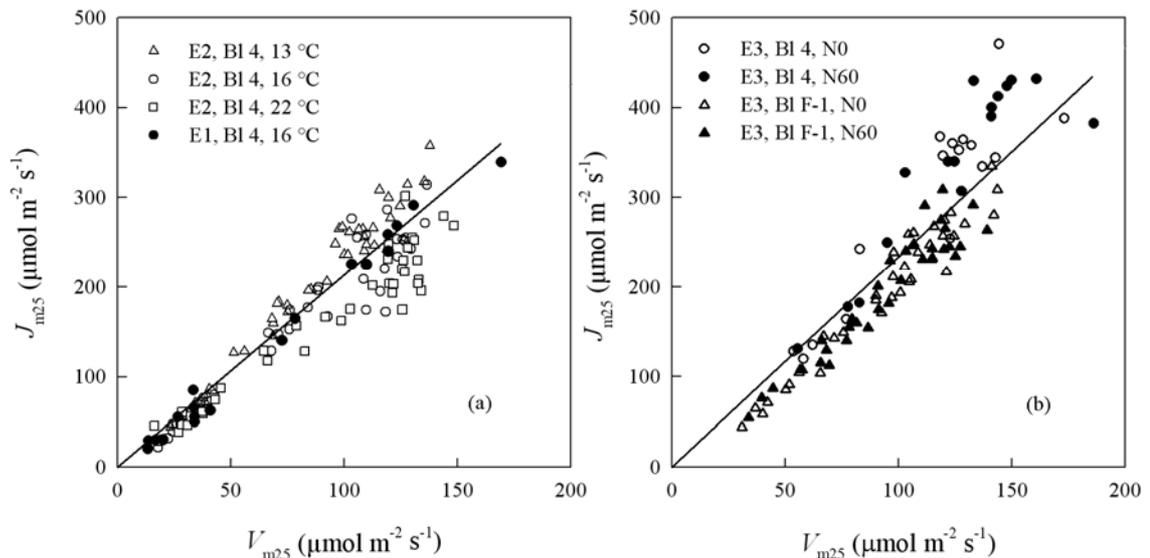


Abb. 16: J_{m25} - V_{m25} -Abhängigkeit für die Blattetagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 25 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{Vc} = 2,13$, $y_{Vc} = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $R^2 = 0,81$ und $s_{Vc} = 2,34$, $y_{Vc} = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $R^2 = 0,86$.

Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W

In den vorhergehenden Abschnitten wurde dargestellt, dass mit mittleren Werten für ΔH_a , s_{Na} und s_{Vc} die Abhängigkeiten von J_{max} gegenüber T_{Bl} , N_a und V_{m25} für die einzelnen Varianten gut wiedergegeben werden konnten. Die Daten zeigten aber auch, dass die Parameter zwischen den einzelnen Varianten gewisse Unterschiede aufwiesen. Abb. 17 stellt dar, dass sich diese Unterschiede mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur erklären ließen. Der Parameter ΔH_a stieg mit zunehmender Anzuchttemperatur kontinuierlich von $42,4 \text{ kJ mol}^{-1}$ in der 13 °C -Variante auf $57,2 \text{ kJ mol}^{-1}$ in der 22 °C -Variante an. Auch die Parameter s_{Na} und s_{Vc} korrelierten mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur. Beide sanken mit zunehmender Anzucht- und Entwicklungstemperatur ab. Die drei Charakteristiken besaßen Bestimmtheitsmaße von $R^2 = 0,91$, $0,70$ und $0,71$.

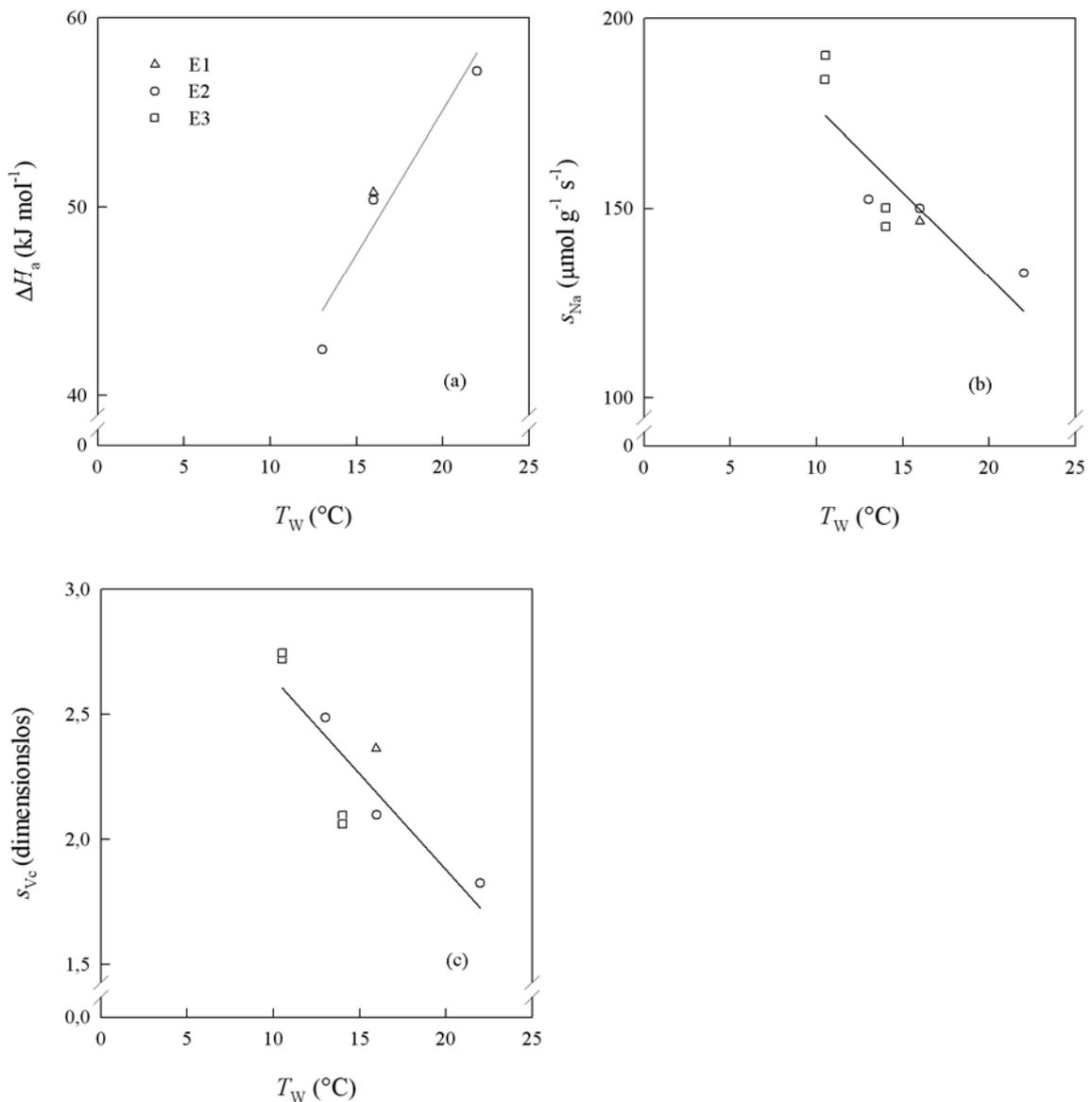


Abb. 17: Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W auf die Parameter ΔH_a , s_{Na} und s_{Vc} der Photosynthesekenngröße J_{max} . Funktionen mit Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a): $\Delta H_a = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = 1,52 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 24,7 \text{ kJ mol}^{-1}$, $R^2 = 0,91$; in (b): $s_{Na} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = -4,50 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 222 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,70$; in (c): $s_{Vc} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = -0,0765 \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 3,41$, $R^2 = 0,71$.

Einfluss der N-Düngung

Im Freilandversuch wurde neben der unterschiedlichen Entwicklungstemperatur der beiden Blättagen auch der Einfluss einer variierten Stickstoffdüngung untersucht. In der Blättag 4 war s_{Na} in der ungedüngten Variante um $8 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ größer als in der gedüngten Variante, in Blättag F-1 dagegen nur um $5 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ (Tab. A3,

Anhang). Gemessen an den absoluten Werten waren dies nur 4 % und 3 %. Somit konnte geschlussfolgert werden, dass die Stickstoffdüngung die Funktionsparameter von J_{\max} kaum beeinflusste.

Einfluss der Variabilität von ΔH_a und s_{Na} auf J_{\max}

Aus Abb. 17 wird deutlich, dass sich die Aktivierungsenergie und der Anstiegsparameter der Stickstoffabhängigkeit von J_{\max} mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur änderten. Um zu prüfen, in welcher Größenordnung diese Änderung der Parameter die Kenngröße J_{\max} beeinflusste, sind in Tab. 6 die Fehlerbetrachtungen der Regressionen gemessener vs. geschätzter Kenngrößen gegenübergestellt worden. In der Schätzung B1 wurden die Parameter für jede Variante einzeln berechnet, in der Schätzung B2 wurde ein Parametersatz für alle Varianten ermittelt. Für den Klimakammerversuch E2 lagen die systematischen Fehler der Schätzung B1 für die drei T_W -Varianten bei $5,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $0,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Mit Bestimmtheitsmaßen von 0,81, 0,84 und 0,84 wurden die Funktionen gut an die zu schätzenden Daten angepasst. Die nichtsystematischen Fehler lagen mit $40,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $37,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $35,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ recht hoch. Das waren durchschnittlich 26 %, 28 % und 23 % des mittleren Absolutwertes. In der Schätzung B2 lagen die systematischen Fehler bei 11 %, 3 % und 11 % des Absolutwertes. Im Vergleich zur Schätzung B1 wurde deutlich, dass durch eine einheitliche Parametrisierung eine gewisse Verschlechterung und Modellverzerrung hervorgerufen worden ist. Gleiches galt für den Freilandversuch E3. Hier lagen die systematischen Fehler der Schätzung B1 unter 5 %, in der Schätzung B2 hingegen zwischen 12 % und 16 %. In beiden Versuchen wurde die Kenngröße J_{\max} mit einem einheitlichen Parametersatz schlechter vorhergesagt als mit dem Parametersatz aus der Schätzung B1. Damit hatten die in Abb. 17 dargestellten Änderungen der Aktivierungsenergie und des Anstiegsparameters der Stickstoffabhängigkeit einen deutlichen Einfluss auf die Bestimmung der Kenngrößen. Die nichtsystematischen Fehler lagen zwischen $27,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $42,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Tab. 6: Statistische Kriterien der Regressionsgeraden gemessener vs. geschätzter J_{\max} -Werte für die Schätzungen B1 und B2. Geschätzte Werte wurden mit Gl. 13 und 21 und den Parametern aus Tab. A3 (Anhang) berechnet.

Versuch	Schätzung	Variante	R^2	n_1	n_2	RMSE _s		RMSE _u		
				(-)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(%)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(%)	
E2	Schätzung B1 (jede Variante einzeln parametrisiert)	Bl 4, 13 °C	0,81	0,95	12,4	5,4	7	40,8	26	
		Bl 4, 16 °C	0,84	1,00	0,7	0,3	1	37,3	28	
		Bl 4, 22 °C	0,84	1,00	0,9	0,4	1	35,8	23	
	Schätzung B2 (Parametrisierung mit gepooltem Datensatz)	Bl 4, 13 °C	0,81	0,93	19,5	9,1	11	41,4	27	
		Bl 4, 16 °C	0,84	1,04	-0,8	6,8	3	37,3	28	
		Bl 4, 22 °C	0,83	0,99	-7,2	10,0	11	37,4	24	
	E3	Schätzung B1 (jede Variante einzeln parametrisiert)	Bl 4, N0	0,86	1,01	-3,0	1,1	1	42,4	12
			Bl 4, N60	0,86	0,92	28,6	8,5	4	40,6	12
Bl F-1, N0			0,82	1,05	-11,1	3,3	3	30,8	16	
Bl F-1, N60			0,77	1,10	-21,7	4,6	3	27,5	13	
Schätzung B2 (Parametrisierung mit gepooltem Datensatz)		Bl 4, N0	0,86	1,16	-3,0	39,8	13	42,4	12	
		Bl 4, N60	0,86	1,03	28,6	36,8	12	40,6	12	
		Bl F-1, N0	0,82	0,95	-11,1	21,8	12	30,8	16	
		Bl F-1, N60	0,77	0,97	-21,7	29,9	16	27,5	13	

4.3.4 Rate des Triosephosphatexports T_p

Stickstoffabhängigkeit von T_{p25}

Zur eindeutigen Bestimmung der Kenngröße T_p war es notwendig, CO_2 -Responsekurven bei 2 unterschiedlichen Sauerstoffkonzentrationen zu messen. Im Versuch E1 wurden diese Messungen an verschiedenen Blättern durchgeführt. Daher war es nicht möglich, in diesem Versuch die Kenngröße T_p eindeutig zu bestimmen. Abb. 18 zeigt, dass die Kenngröße T_{p25} linear mit dem Stickstoffgehalt korrelierte. Wie auch schon bei den Kenngrößen V_{cmax} und J_{max} wurde der Parameter N_{amin} auf den mittleren Wert aller Varianten gesetzt. Für T_{p25} lag dieser bei $0,229 \text{ g m}^{-2}$. Die mittleren Anstiegsparameter der Stickstoffabhängigkeit von E2 und E3 lagen bei $9,25 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$

und $10,7 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Tab. A5, Anhang). Mit diesen Mittelwerten konnten die Werte für T_{p25} der einzelnen Varianten gut beschrieben werden (Abb. 18). Die Einzelwerte für s_{Na} in den T_{W} -Stufen betragen in E2 $9,67 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $9,47 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ und $8,40 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, in E3 $12,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $11,6 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $9,40 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ sowie $9,16 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$. Diese Unterschiede ließen sich zu 63 % mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur erklären (siehe Unterpunkt Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_{W}).

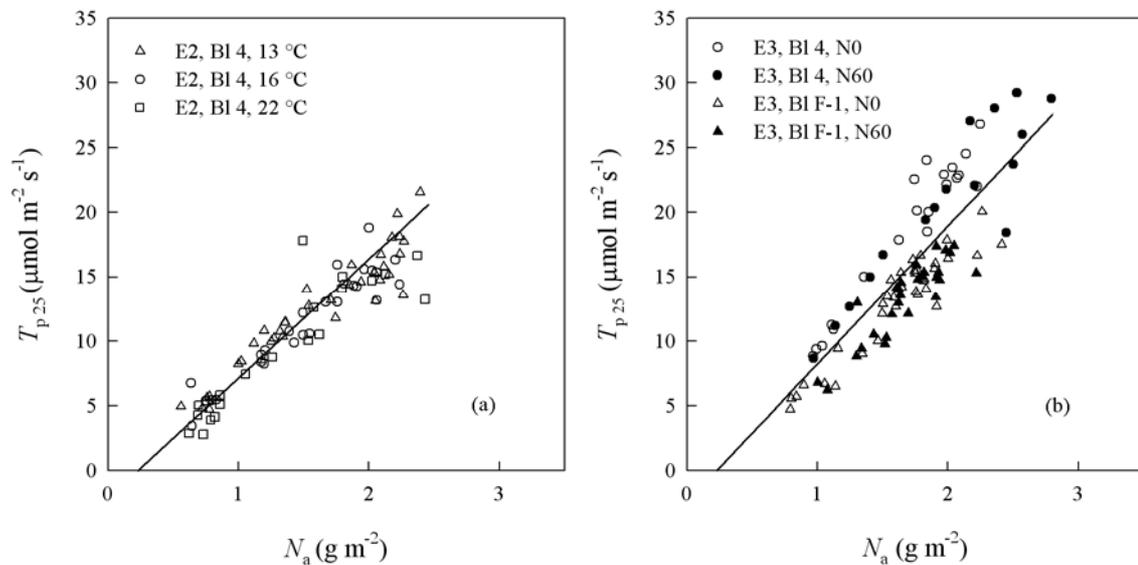


Abb. 18: Stickstoffabhängigkeit von T_{p25} für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{\text{Na}} = 9,25 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,229 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,85$ und $s_{\text{Na}} = 10,7 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,229 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,76$.

Einfluss der Blattemperatur T_{Bl}

Die Parameter der Temperaturabhängigkeit von T_p wurden nach dem gleichen Verfahren wie bei der Kenngröße J_{max} bestimmt (siehe Abschnitt J_{max}), wobei ΔH_d bzw. ΔS auf die Werte $152,3 \text{ kJ mol}^{-1}$ bzw. $495 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ gesetzt wurden. Mit den gesetzten Werten für ΔH_d und ΔS ergaben sich für die Aktivierungsenergie ΔH_a in den drei Varianten von E2 Werte von $38,6 \text{ kJ mol}^{-1}$, $52,7 \text{ kJ mol}^{-1}$ und $52,8 \text{ kJ mol}^{-1}$ (Tab. A5, Anhang). Der Mittelwert lag bei $47,0 \text{ kJ mol}^{-1}$. Hiermit konnte die Temperaturabhängigkeit von T_p aller drei Varianten gut wiedergegeben werden (Abb. 19). Das Bestimmtheitsmaß für diese Anpassung betrug $R^2 = 0,85$.

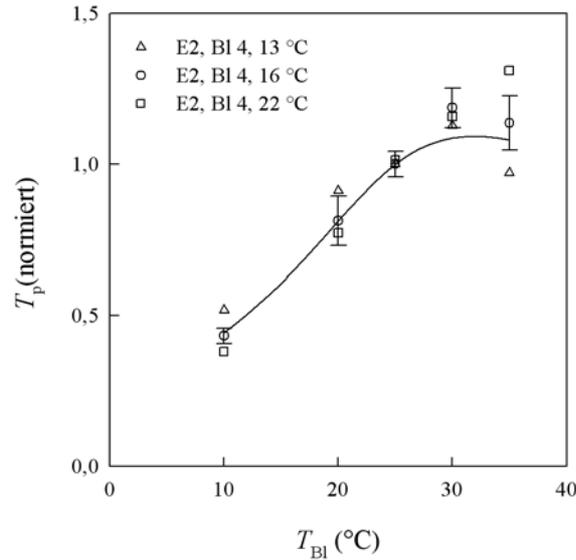


Abb. 19: Temperaturabhängigkeit von T_p (normiert auf 1 bei $T_{ref} = 25$ °C) mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktion nach Gl. 13 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß: $\Delta H_a = 47,0$ kJ mol⁻¹, $\Delta H_d = 152,3$ kJ mol⁻¹, $\Delta S = 495$ J mol⁻¹ K⁻¹, $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,85$.

T_p vs. V_{cmax}

Abb. 20 zeigt, dass T_{p25} linear mit V_{m25} korrelierte. Die geschätzten Regressionsgeraden besaßen Anstiege von 0,136 (in E2) und 0,153 (in E3, Tab. A6, Anhang). Mit diesen mittleren Parametern konnten die Abhängigkeiten in beiden Versuchen gut beschrieben werden ($R^2 = 0,84$ und 0,78). Es fiel jedoch auf, dass zwischen den Varianten Unterschiede bestanden. So wurden für die einzelnen T_W -Varianten in E2 Anstiegswerte von 0,153, 0,132 und 0,116 geschätzt, in E3 für die beiden N-Stufen der Blatttage 4 0,180 sowie 0,177, und für die N-Stufen der Blatttage F-1 0,132 sowie 0,133. Besonders die Unterschiede in E3 zwischen den Blatttagen werden in Abb. 20 deutlich. Diese Unterschiede konnten jedoch zu 75 % mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur beschrieben werden (siehe unten).

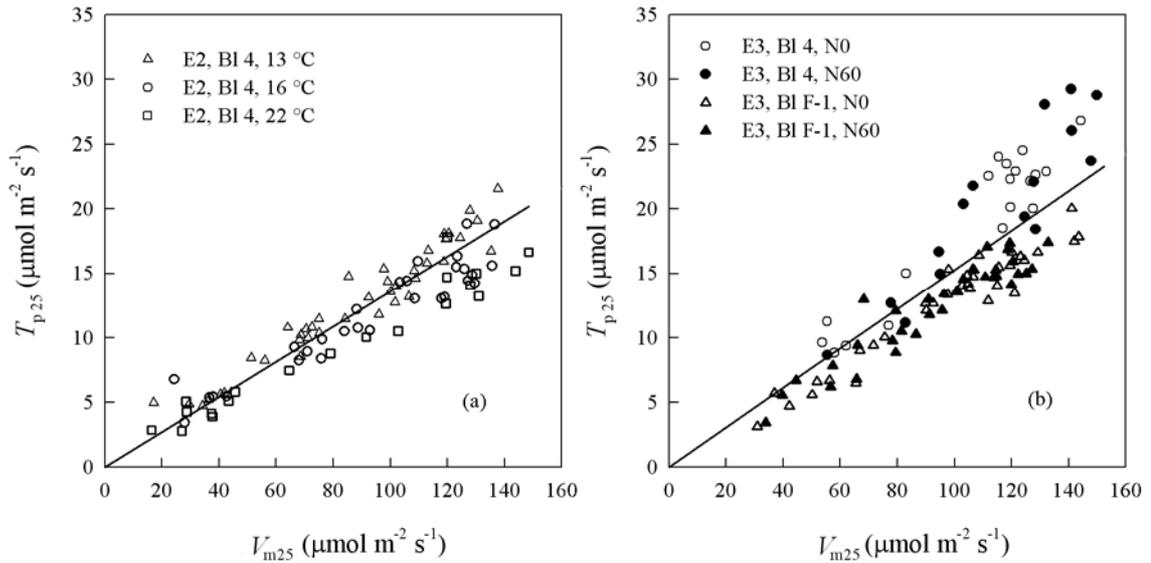


Abb. 20: T_{p25} - V_{m25} -Abhängigkeit für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 25 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{Vc} = 0,136$, $y_{Vc} = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $R^2 = 0,84$ und $s_{Vc} = 0,153$, $y_{Vc} = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $R^2 = 0,78$.

Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W

In den vorhergehenden Abschnitten wurde beschrieben, dass sich die Parameter s_{Na} , s_{Vc} und ΔH_a zwischen den einzelnen Varianten unterscheiden. Abb. 21 belegt, dass ein Großteil dieser Variabilität mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur erklärt werden konnte. Die Parameter s_{Na} und s_{Vc} korrelierten deutlich mit T_W . Die Bestimmtheitsmaße lagen hier bei 0,63 und 0,75 (Abb. 21). Für ΔH_a konnte nur bedingt eine Aussage getroffen werden. Einerseits lagen hier nur die drei Datenpunkte aus E2 vor, weiterhin war aus diesen keine eindeutige Abhängigkeit des Parameters von T_W zu erkennen. In der 13 °C-Variante lag ΔH_a deutlich niedriger als in den anderen beiden Varianten. Zwischen den Varianten 16 °C und 22 °C zeigte sich jedoch kein Unterschied. Aus dem Vergleich der Aktivierungsenergien von T_p , V_{cmax} und J_{max} konnte jedoch ein Trend abgeleitet werden. Bei allen drei Kenngrößen stieg ΔH_a mit zunehmender T_W an (Abb. 12, 17 und 21). Die entsprechenden Bestimmtheitsmaße betragen 0,88, 0,91 und 0,58. Der bei V_{cmax} und J_{max} zu erkennende recht eindeutige Trend einer steigenden Aktivierungsenergie lässt vermuten, dass dies auch für T_p gilt.

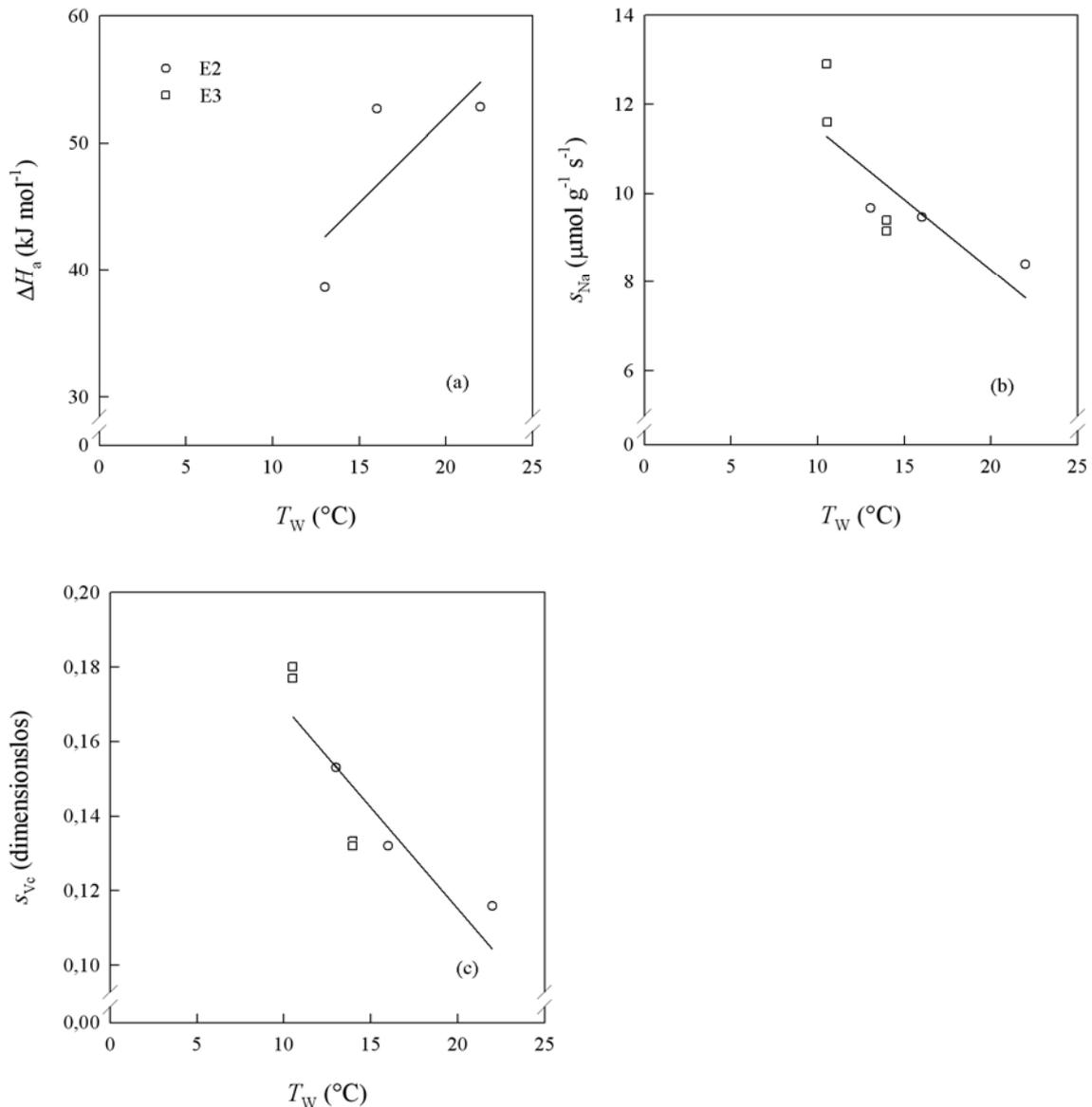


Abb. 21: Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur auf die Parameter ΔH_a , s_{Na} und s_{Vc} der Photosynthesekenngröße T_p . Funktionen mit Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a): $\Delta H_a = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = 1,35 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 25,0 \text{ kJ mol}^{-1}$, $R^2 = 0,58$; in (b): $s_{Na} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = -0,317 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 14,6 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,63$; in (c): $s_{Vc} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = -5,41 \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 0,223$, $R^2 = 0,75$.

Einfluss der N-Düngung

Der im Freiland untersuchte Einfluss einer unterschiedlichen Stickstoffdüngung auf die Parameter der N-Funktionen von T_p konnte nicht nachgewiesen werden. In Blatttage 4 betrug der Anstiegparameter s_{Na} in der ungedüngten Variante $12,9 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, in der gedüngten Variante $11,6 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, in der Blatttage F-1 $9,40 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$

(ungedüngt) und $9,16 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ (gedüngt; Tab. A5, Anhang). In beiden Blatttagen gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Anstiegsparametern.

Betrachtet man die Parameter s_{Na} von V_{cmax} , J_{max} und T_p , so konnte auch hier ein einheitlicher Trend abgeleitet werden. Bei keiner der Kenngrößen konnte aus den Konfidenzintervallen der Anstiegsparameter ein signifikanter Unterschied abgeleitet werden. Dennoch war in Blatttage 4 bei allen drei Kenngrößen der Anstieg der ungedüngten Variante größer als im Fall der gedüngten Variante. In Blatttage F-1 war dieser Unterschied wesentlich geringer, aber generell bei allen drei Kenngrößen vorhanden.

Einfluss der Variabilität von s_{Na} und ΔH_a auf T_p

Der Vergleich der Schätzungen B1 und B2 hat gezeigt, inwieweit die Variabilität von s_{Na} und ΔH_a die Kenngröße T_p beeinflusste. Die zu erwartenden systematischen Fehler der Schätzung B1 lagen im Klimakammerversuch E2 für die T_w -Varianten bei durchschnittlich $0,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tab. 7). Das entsprach einem relativen Fehler von 11 %, 8 % und 5 %. In der Schätzung B2 lagen die entsprechenden relativen Fehler mit 15 %, 7 % und 10 % besonders in den 13 °C- und 22 °C-Varianten höher. Hier wichen die s_{Na} -Werte und für die 13 °C-Variante auch der ΔH_a -Wert deutlich von den mittleren Parameterwerten ab (Tab. A5, Anhang). Im Freilandversuch E3 wurden die Unterschiede des systematischen Fehlers bei Verwendung eines einheitlichen Parametersatzes (Schätzung B2) gegenüber einer variantenweisen Parametrisierung (B1) noch deutlicher. Damit zeigte sich, dass die Kenngröße T_p durch einen einheitlichen Parametersatz in beiden Versuchen wesentlich ungenauer vorhergesagt wurde und deutliche Unterschiede zwischen den Parametern der einzelnen Varianten bestanden. Die unsystematischen Fehler lagen im Versuch E2 bei ca. 19 % und im Versuch E3 bei ca. 10 %. Zwischen den einzelnen Schätzungen B1 und B2 gab es hier erwartungsgemäß keine Unterschiede.

Tab. 7: Statistische Kriterien der Regressionsgeraden gemessener vs. geschätzter T_p -Werte für die Schätzungen B1 und B2. Geschätzte Werte wurden mit Gl. 13 und 21 und den Parametern aus Tab. A5 (Anhang) berechnet.

Versuch	Schätzung	Variante	R^2	n_1	n_2	RMSE _s		RMSE _u	
				(-)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(%)	($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(%)
E2	Schätzung B1 (jede Variante einzeln parametrisiert)	Bl 4, 13 °C	0,83	0,87	1,8	0,7	11	2,0	18
		Bl 4, 16 °C	0,90	0,94	0,8	0,4	8	1,6	20
		Bl 4, 22 °C	0,90	0,97	0,4	0,2	5	1,5	19
	Schätzung B2 (Parametrisierung mit gepooltem Datensatz)	Bl 4, 13 °C	0,83	0,83	2,4	1,0	15	2,0	18
		Bl 4, 16 °C	0,89	1,01	0,4	0,5	7	1,8	21
		Bl 4, 22 °C	0,89	0,91	0,0	0,9	10	1,6	20
E3	Schätzung B1 (jede Variante einzeln parametrisiert)	Bl 4, N0	0,95	1,03	-0,6	0,2	2	1,3	7
		Bl 4, N60	0,85	0,90	2,4	0,7	6	2,4	11
		Bl F-1, N0	0,88	0,97	0,4	0,1	2	1,3	10
		Bl F-1, N60	0,79	1,02	-0,2	0,0	0	1,4	11
	Schätzung B2 (Parametrisierung mit gepooltem Datensatz)	Bl 4, N0	0,95	1,24	-0,6	3,4	17	1,3	7
		Bl 4, N60	0,85	0,97	2,4	1,9	11	2,4	11
		Bl F-1, N0	0,88	0,85	0,4	1,9	13	1,3	10
		Bl F-1, N60	0,79	0,87	-0,2	2,3	17	1,4	11

4.3.5 CO₂-Kompensationspunkt I^*

Die Temperaturabhängigkeit von I^* ist exponentiell steigend und kann mit der Arrheniusfunktion (Gl. 12) beschrieben werden. In Abb. 22 sind für die einzelnen Varianten der Klimakammerversuche E1 und E2 die normierten Mittelwerte der Einzelmessungen dargestellt. Diese lagen bei allen Messtemperaturen sehr dicht beieinander, sodass sich die Varianten in ihrer Temperaturabhängigkeit nicht unterscheiden (Abb. A7, Anhang). Die Aktivierungsenergie streute um den Mittelwert von 35,0 kJ mol⁻¹.

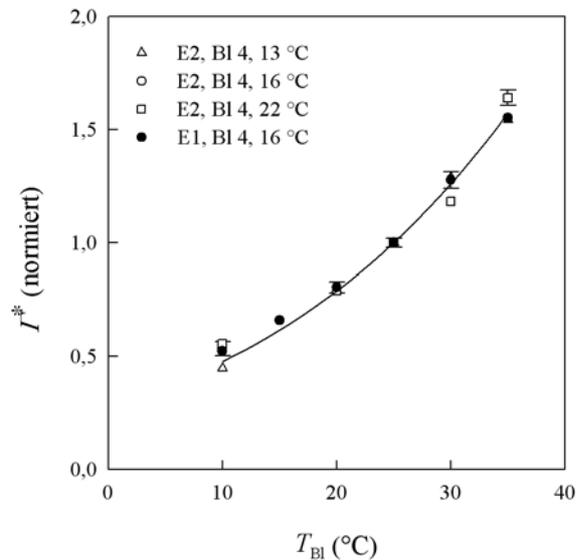


Abb. 22: Temperaturabhängigkeit von Γ^* (normiert auf 1 bei $T_{ref} = 25$ °C) mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktion nach Gl. 12 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß: $\Delta H_a = 35,0$ kJ mol⁻¹, $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,94$.

Neben der Temperaturabhängigkeit konnte für Γ^* auch eine schwache Stickstoffabhängigkeit festgestellt werden. Mit sinkendem Blattstickstoffgehalt stieg Γ^*_{25} geringfügig an, wobei dieser Anstieg im Klimakammerversuch größer war als im Freilandversuch (Abb. 23, Tab. A7, Anhang). In E1 und E2 waren die Anstiegsparmeter aller Varianten signifikant von Null verschieden, im Freilandversuch hingegen nicht. Die aus allen Versuchen geschätzte mittlere Regressionsfunktion hatte einen Anstieg von $-3,20$ $\mu\text{mol m}^2 \text{mol}^{-1} \text{g}^{-1}$ und einen Achsenschnittpunkt von $44,3$ $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Bei hohen Stickstoffgehalten von $2,5$ g m^{-2} ergab sich für Γ^* ein Wert von $36,3$ $\mu\text{mol mol}^{-1}$, bei niedrigen Gehalten ($0,5$ g m^{-2}) von $42,7$ $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Vernachlässigte man diese geringfügige Stickstoffabhängigkeit und ermittelte einen mittleren Wert von Γ^* , so lag dieser bei 39 $\mu\text{mol mol}^{-1}$.

Die Höhe des CO₂-Kompensationspunktes wird sehr stark von der Sauerstoffkonzentration beeinflusst (vgl. Azcon-Bieto et al., 1981; Brooks und Farquhar, 1985). In den Versuchen E1 bis E3 lag Γ^*_{25} bei einem O₂-Gehalt der Luft von 2 % bei rund 8 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Das waren 20 % des Wertes, der bei einer normalen Sauerstoffkonzentration von 21 % erreicht wurde. Damit decken sich die Werte mit den Angaben von Brooks und Farquhar (1985) und von Caemmerer (2000).

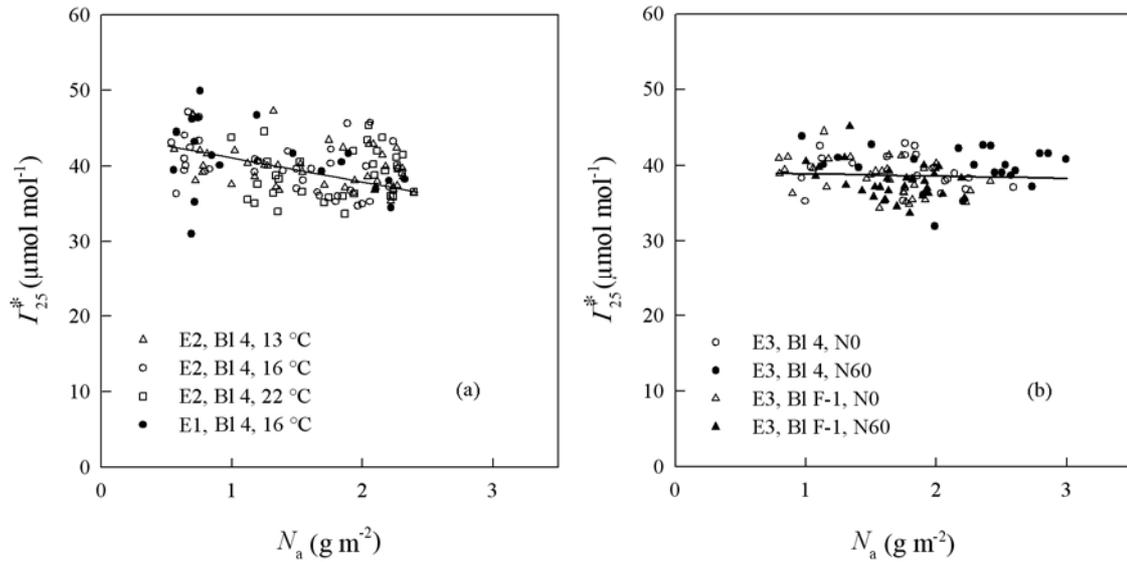


Abb. 23: Stickstoffabhängigkeit von I_{25}^* für die Blatttagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 22 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{\Gamma} = -4,23 \mu\text{mol m}^2 \text{mol}^{-1} \text{g}^{-1}$, $y_{\Gamma} = 45,1 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $R^2 = 0,09$ und $s_{\Gamma} = -0,34 \mu\text{mol m}^2 \text{mol}^{-1} \text{g}^{-1}$, $y_{\Gamma} = 39,2 \mu\text{mol mol}^{-1}$, $R^2 = 0,03$.

4.3.6 Michaelis-Menten-Konstanten der Carboxylierung und der Oxygenierung, K_c und K_o

Wie im Abschnitt 4.3.1 beschrieben ist, wurden in einer zweiten Schätzung die Temperaturabhängigkeiten für K_c und K_o bestimmt. Der ermittelte K_{c25} -Wert erreichte $533 \mu\text{mol mol}^{-1}$, der K_{o25} -Wert 367mmol mol^{-1} (Abb. 24; Tab. A8 und A9, Anhang). Die Aktivierungsenergien der Temperaturabhängigkeiten lagen für K_c bei $52,2 \text{kJ mol}^{-1}$ und für K_o bei $43,5 \text{kJ mol}^{-1}$. Aufgrund der Schwierigkeit der Bestimmung beider Größen (vgl. auch Abschnitt 4.3.1) waren die in der Abbildung angegebenen Konfidenzintervalle wesentlich breiter als bei den vorhergehend beschriebenen Kenngrößen.

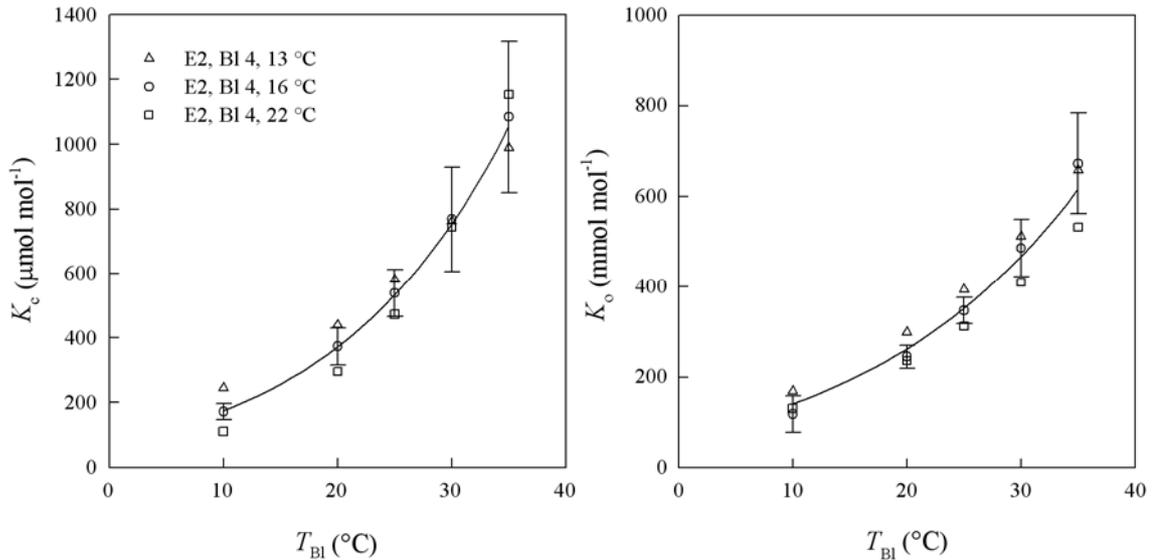


Abb. 24: Temperaturabhängigkeit von K_c und K_o mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktionen nach Gl. 12 mit den Parametern und den Bestimmtheitsmaßen für K_c und K_o : $\Delta H_a = 52,2 \text{ kJ mol}^{-1}$, $p_{25} = 533 \text{ µmol mol}^{-1}$, $R^2 = 0,39$ und $\Delta H_a = 43,5 \text{ kJ mol}^{-1}$, $p_{25} = 367 \text{ mmol mol}^{-1}$, $R^2 = 0,40$.

4.4 Parameter der Stickstofffunktionen auf Grundlage der Lichtresponsekurven

4.4.1 Beschreibung der Schätzungen

Aus den Lichtresponsekurven wurden die Photosynthesekenngrößen φ_a , θ und $R_{\text{dark}25}$ abgeleitet. Die Kenngrößen φ_a und θ werden zur Berechnung der Elektronentransportrate in Gl. 8 benötigt. Eine gleichzeitige Schätzung beider Kenngrößen aus den Daten der Lichtkurven zeigte, dass die Parameter miteinander hoch korrelierten. In Abb. 25a ist dieser Zusammenhang graphisch dargestellt. Hieraus geht hervor, dass θ in dieser Schätzung Werte im gesamten möglichen Wertebereich von $0 < \theta \leq 1$ annehmen konnte. Die Kenngröße φ_a erreichte im Ergebnis der Schätzung teilweise Werte, die sogar über dem theoretischen Maximalwert von $0,5 \text{ mol mol}^{-1}$ lagen. Die Ursache für die Instabilität der Größen war die niedrige Anzahl an Datenpunkten je Lichtresponsekurve, die zur Bestimmung beider Größen zur Verfügung stand. Abb. 25b verdeutlicht dies noch einmal. Wie die beiden angegebenen Parameterbeispiele zeigten, war es möglich, mit verschiedenen Kombinationen von φ_a ,

θ und J_{\max} fast identische Photosynthesekurven zu erzeugen. Daher wurde die Bestimmung der Kenngrößen in zwei Teilschritte untergliedert, wobei die Schätzung der Quantenausbeute ϕ_a durch eine Berechnung ersetzt wurde (vgl. Müller et al., 2005). Unter der Annahme, dass die Lichtkurven im Bereich niedriger Q_i einen linearen Verlauf aufweisen, kann aus dem Anfangsanstieg der A_n - Q_i -Kurve die apparente Quantenausbeute berechnet werden, die angibt, wie viel Mol CO₂ pro Mol einfallende Strahlung gebunden wird. Um daraus die entsprechende apparente Quantenausbeute an Elektronen, ϕ_i (Elektronen pro Quanten in mol mol⁻¹), zu ermitteln, muss dieser Wert mit dem J/A_g -Verhältnis multipliziert werden:

$$\frac{J}{A_g} = \frac{\mu_1 C_i + \mu_2 \Gamma^*}{(C_i - \Gamma^*)} \quad (39)$$

Die Kenngröße ϕ_a berechnet sich durch Division von ϕ_i durch α . Aus ϕ_a können nach Gl. 23 die Parameter der nichtlinearen Stickstoffabhängigkeit berechnet werden.

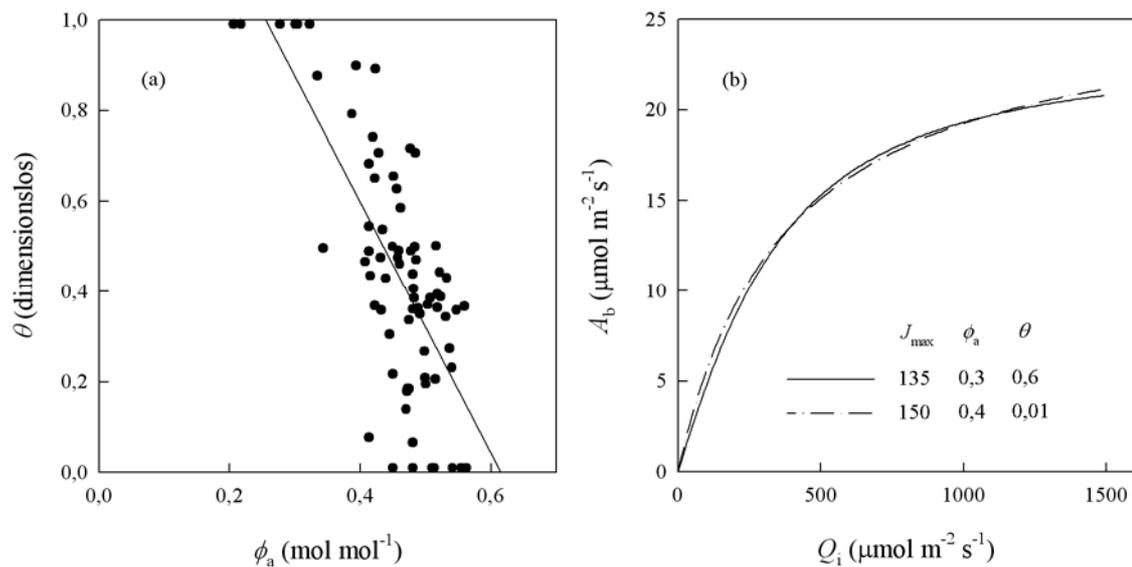


Abb. 25: (a) Korrelation von θ und ϕ_a bei gleichzeitiger Schätzung beider Kenngrößen aus Lichtresponsekurven. (b) Berechnete Lichtresponsekurven mit den in der Abb. angegebenen Kenngrößen (Einheiten siehe Text).

Im Anschluss an die Berechnung von ϕ_i kann die Kenngröße θ mit Hilfe von Gl. 6 und 8 geschätzt werden, wobei θ und J_{\max} freigegeben sind und für ϕ_i der berechnete Wert eingesetzt wird. Der Algorithmus minimiert die Summe der Abweichungsquadrate nach Gl. 37 mit $DBS = A_{\text{mea}} - A_{\text{sim}}$. Voraussetzung für eine korrekte Schätzung von θ ist, dass die Punkte der Lichtkurven auch RuBP-limitiert sind. In Abb. 26 sind beispielhaft vier

gemessene Lichtresponsekurven sowohl von A_n , als auch von g_s abgebildet. Zusätzlich sind in Abbildungsteil (a) die dazugehörigen Photosyntheseraten unter RuBP-gesättigten Bedingungen angegeben, die aus den CO_2 -Responsekurven berechnet wurden. In dieser Darstellung wird deutlich, dass die Lichtkurven im Bereich hoher Lichtintensitäten RuBP-gesättigt sind. Da der Übergang zwischen beiden Limitierungen (W_c , W_j) allmählich erfolgt und die Lichtresponsekurven keinen „Knick“ wie die CO_2 -Responsekurven aufweisen, muss die Schätzung der Kenngröße θ nach Gl. 6 ausschließlich mit den unteren Messpunkten der Lichtkurven ($0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis $750 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in E2 und $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in E3) erfolgen. Mit diesem Verfahren können die Parameter eindeutig bestimmt werden. Aufgrund der Verringerung der Freiheitsgrade in der eigentlichen Schätzung liefert das Verfahren stabile Lösungen und die geschätzten Größen θ und J_{\max} sind wesentlich sensitiver als bei Freigabe aller Kenngrößen.

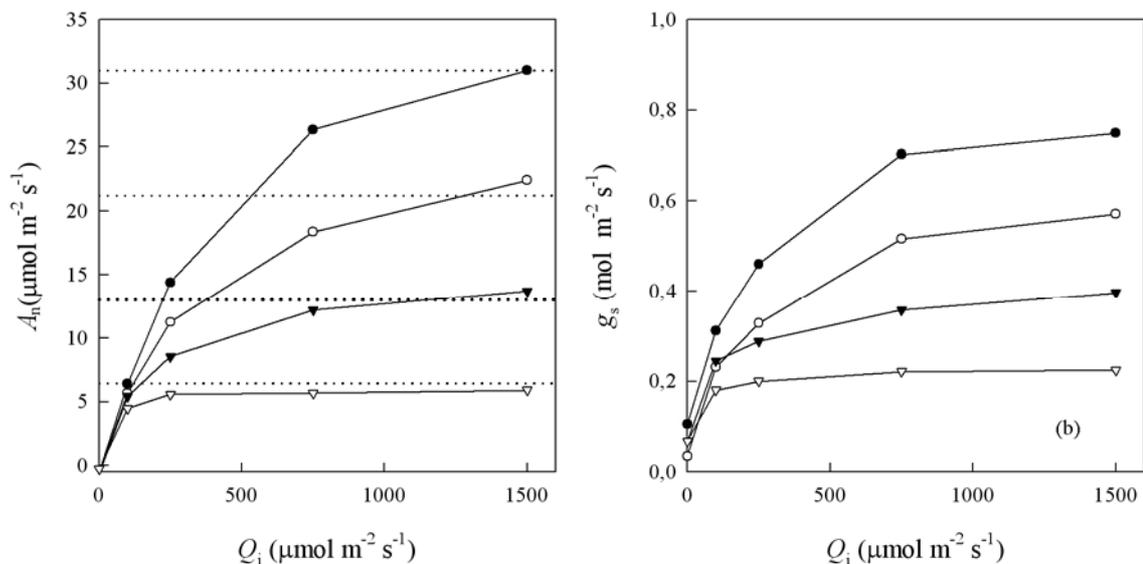


Abb. 26: Nettophotosyntheseraten A_n und stomatäre Leitfähigkeiten g_s in Abhängigkeit von der Strahlung bei 4 unterschiedlichen Stickstoffgehalten. (a) vier gemessene Lichtresponsekurven (durchgehende Linien) mit den dazugehörigen mittleren RuBP-gesättigten Photosyntheseraten (gepunktet); (b) vier gemessene Leitfähigkeits-Responsekurven. Daten aus Versuch E2.

Neben den Photosyntheseparametern können aus den Lichtkurven auch die Parameter des Stomatamodells abgeleitet werden. Nach dem Ball-Woodrow-Berry-Modell (Gl. 16) ist die stomatäre Leitfähigkeit g_s linear vom BWB-Index ($A_n h_b/C_b$) abhängig

und kann mit den Kenngrößen m und g_{smin} beschrieben werden. Dabei wird g_{smin} auf den bei Dunkelheit gemessenen Stomataleitwert gesetzt und der Anstiegsparameter m mit Hilfe einer Schätzung ermittelt, bei der die Optimierungsroutine die Summe der Abweichungsquadrate nach Gl. 37 mit $DBS = g_{s,mea} - g_{s,sim}$ minimiert. In die Schätzung werden alle Messpunkte der Lichtresponsekurve einbezogen (einschließlich $Q_i = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), da die g_s -BWB-Abhängigkeit im gesamten Kurvenverlauf linear ist. Weiterhin wird in Gl. 16 anstatt der Nettophotosyntheserate die Bruttoreate verwendet (siehe auch Abschnitt 2.2 Modellmodifikationen). In einem zweiten Schritt werden aus den beiden Kenngrößen m und g_{smin} die Parameter der Stickstoffabhängigkeit geschätzt. Dazu wird in Gl. 37 für $DBS = [\text{gemessene Kenngröße}] - [\text{simulierte Kenngröße}]$ eingesetzt.

4.4.2 Quantenausbeute φ_a

Abb. 27 zeigt den Zusammenhang zwischen der Quantenausbeute φ_a und dem Blattstickstoffgehalt. Bei abnehmendem N_a blieb φ_a über einen weiten Bereich nahezu konstant bei etwa $0,44 \text{ mol mol}^{-1}$ (Mittelwert aus E2 und E3). Erst bei Stickstoffgehalten unterhalb von 1 g m^{-2} sank φ_a deutlich ab (Abb. 27). Eine gute Beschreibung dieser Abhängigkeit wurde mit der nichtlinearen Funktion aus Gl. 23 erreicht. Besonders im Klimakammerversuch E2 waren diese Anpassungen wesentlich besser als die Anpassungen linearer Funktionen, da hier auch bei sehr niedrigen Stickstoffgehalten Gaswechsellmessungen vorgenommen wurden, bei denen φ_a Werte von unter $0,3 \text{ mol mol}^{-1}$ erreichte. Auch aus physiologischer Sicht lässt sich der Verlauf der nichtlinearen Form besser interpretieren. Das berechnete φ_a nahm mit abnehmendem Stickstoffgehalt ab und erreichte bei einem N_a -Gehalt von 0 g m^{-2} (im Gegensatz zur linearen Funktion) eine Quantenausbeute von 0 mol mol^{-1} . Bei der linearen Funktion lag die Quantenausbeute bei einem Stickstoffgehalt von 0 g m^{-2} zwischen $0,3 \text{ mol mol}^{-1}$ und $0,4 \text{ mol mol}^{-1}$.

Im Freilandversuch E3 war die Anpassung der linearen und der nichtlinearen Funktion gleich gut. Aufgrund der nur geringfügigen Änderung der Quantenausbeute mit variierendem Stickstoffgehalt war die Abhängigkeit im untersuchten Bereich sehr gering. Das führte zu den in Tab. A10 (Anhang) angegebenen niedrigen Bestimmtheitsmaßen von 0,13 bis 0,47. Da in E2 hingegen eine deutliche φ_a - N_a -Abhängigkeit bestand (Bestimmtheitsmaße zwischen 0,62 und 0,76), wurde diese auch im Modell implementiert.

Insgesamt lagen die ϕ_a -Gehalte bei hohen Stickstoffgehalten in E3 etwas niedriger. Das ist auch an dem Parameter γ_1 zu erkennen, der im Mittel von E3 bei $0,427 \text{ mol mol}^{-1}$ und von E2 bei $0,464 \text{ mol mol}^{-1}$ lag. Höhere ϕ_a -Werte haben eine bessere Quantenausnutzung zur Folge, was die photosynthetische Effizienz bei niedriger Bestrahlung steigert. Zu erwähnen ist an dieser Stelle, dass die Strahlungsintensitäten im Freiland im Mittel wesentlich höher waren als die in den Klimakammerversuchen eingestellten Werte von ca. $380 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Hier lag möglicherweise eine Anpassung der Pflanzen an die jeweiligen Bedingungen vor. Der Parameter γ_2 streute in beiden Versuchen um den Mittelwert $2,29 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, wobei kein Unterschied zwischen den Versuchen vorlag.

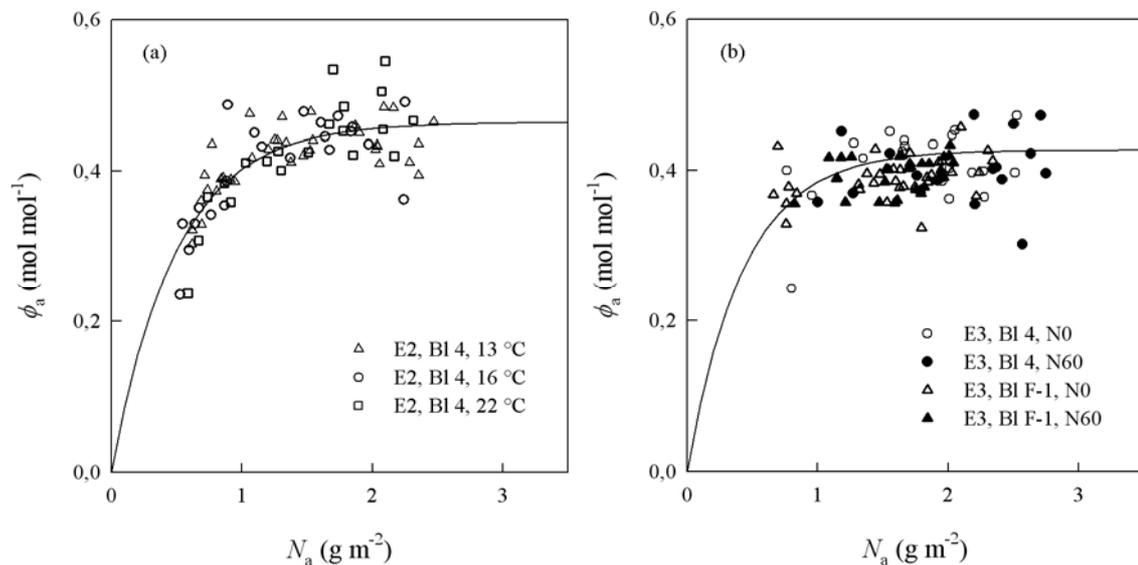


Abb. 27: Stickstoffabhängigkeit von ϕ_a für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 23 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $\gamma_1 = 0,464 \text{ mol mol}^{-1}$, $\gamma_2 = 2,018 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $R^2 = 0,66$ und $\gamma_1 = 0,427 \text{ mol mol}^{-1}$, $\gamma_2 = 2,308 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $R^2 = 0,20$.

4.4.3 Krümmungsparameter θ

Die Kenngröße θ lag in E2 im Bereich von 0,55 bis 1 und in E3 im Bereich von 0,4 bis 0,95 (Abb. 28). Mit abnehmendem Stickstoffgehalt stieg θ an, wobei sich besonders in E2 ein nichtlinearer Kurvenverlauf abzeichnete. Die Parameter der in beiden Versuchen geschätzten mittleren Regressionsfunktion wiesen keine signifikanten Unterschiede auf. Aus den gepoolten Daten beider Versuche ergaben sich die Parameterschätzwerte $\delta_1 = 0,767 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ und $\delta_2 = -0,321$ (Tab. A11, Anhang).

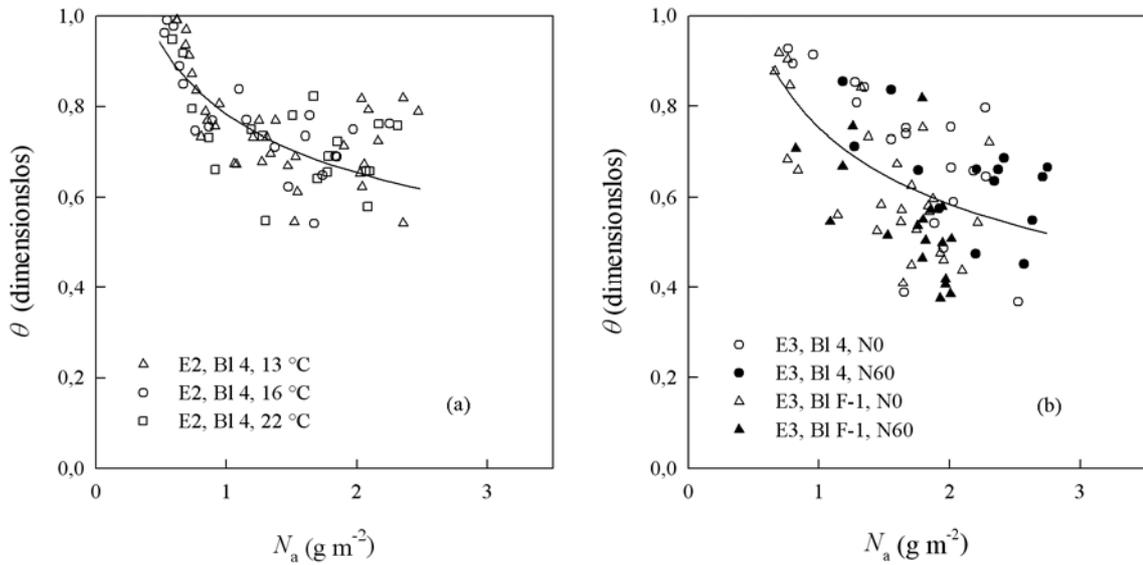


Abb. 28: Stickstoffabhängigkeit von θ für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 24 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $\delta_1 = 0,783 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $\delta_2 = -0,258$, $R^2 = 0,47$ und $\delta_1 = 0,753 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $\delta_2 = -0,365$, $R^2 = 0,34$.

4.4.4 Dunkelatmungsrate R_{dark25}

Die Dunkelatmungsrate erreichte bei jungen Blättern Werte von ca. $1,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und sank im Verlaufe der Blattalterung bis auf Werte von ca. $0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ab. Im Versuch E2 korrelierte die Änderung der Atmungsraten recht hoch mit dem Blattstickstoffgehalt ($R^2 = 0,64$), in E3 hingegen kaum ($R^2 = 0,19$, Abb. 29). Der minimale Stickstoffgehalt N_{amin} , der nach dem gleichen Verfahren geschätzt wurde wie der Parameter N_{amin} der Kenngröße V_{cmax} , lag bei $0,118 \text{ g m}^{-2}$. Die Anstiegsparameter s_{N_a} , die sich mit den gepoolten Daten berechnen ließen, betragen in E2 $0,621 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und in E3 $0,463 \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ (Tab. 12, Anhang). Die Bestimmtheitsmaße für die Regressionen der einzelnen Varianten im Versuch E3 lagen mit Werten zwischen 0,21 und 0,36 sehr niedrig. Die Vorhersageintervalle von s_{N_a} der Einzelvarianten in E3 unterschieden sich jedoch signifikant von Null. Daraus wurde abgeleitet, dass die Dunkelatmungsraten sowohl in E2 als auch in E3 vom Stickstoffgehalt abhängig waren.

Abb. 30 veranschaulicht den Zusammenhang zwischen R_{dark25} und V_{m25} . Die Bestimmtheitsmaße der Regressionsfunktionen, die aus den gepoolten Datensätzen berechnet wurden, betragen in E2 0,60 und in E3 0,25. Der dazugehörigen Parameter s_{V_c} lagen bei $6,72 \cdot 10^{-3}$ und $4,49 \cdot 10^{-3}$, y_{V_c} bei $0,272 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Tab. A13, Anhang).

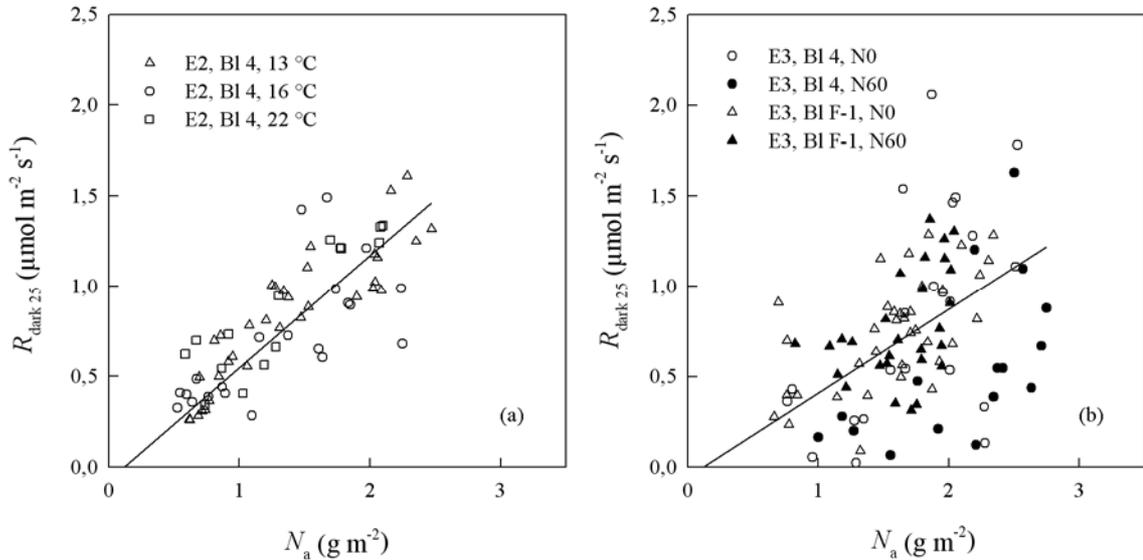


Abb. 29: Stickstoffabhängigkeit von $R_{\text{dark}25}$ für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{N_a} = 0,621 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,118 \text{g m}^{-2}$, $R^2 = 0,64$ und $s_{N_a} = 0,463 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,118 \text{g m}^{-2}$, $R^2 = 0,19$.

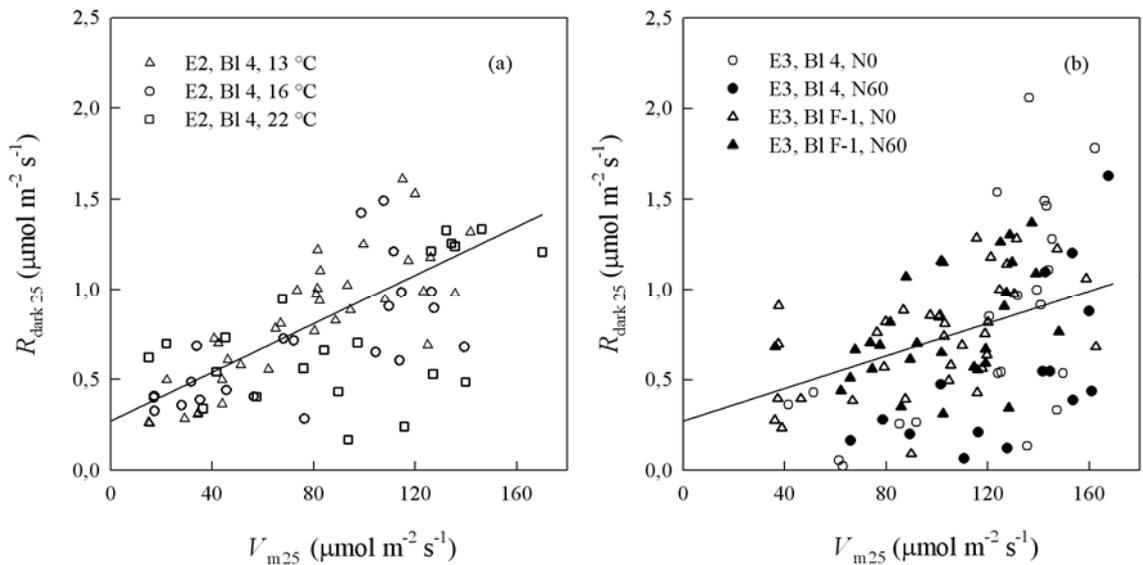


Abb. 30: $R_{\text{dark}25}$ - V_{m25} -Abhängigkeit für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 25 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{V_c} = 6,72 \cdot 10^{-3}$, $y_{V_c} = 0,272 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $R^2 = 0,60$ und $s_{V_c} = 4,49 \cdot 10^{-3}$, $y_{V_c} = 0,272 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $R^2 = 0,25$.

4.4.5 Vergleich von V_{cmax} aus Licht- und CO_2 -Responsekurven

Die Photosynthesekenngröße V_{cmax} wurde, wie im Abschnitt 4.3.1 beschrieben, aus den CO_2 -Responsekurven ermittelt. Zusätzlich kann die Kenngröße aber auch aus Lichtresponsekurven geschätzt werden, wenn die Photosyntheserate bei der höchsten Bestrahlungsstufe RuBP-gesättigt ist. In Abb. 31 sind die auf beiden Wegen bestimmten V_{cmax} -Werte gegenüber dem Stickstoffgehalt dargestellt. Die beiden daraus geschätzten Regressionsgeraden unterschieden sich im Versuch E2 nicht, in E3 wichen sie auch nur geringfügig voneinander ab. Mit dieser Gegenüberstellung ließ sich überprüfen, ob die Art der Gaswechselformung (CO_2 - oder Lichtresponsekurven) das Ergebnis der Kenngrößen- und Parameterschätzung beeinflusst.

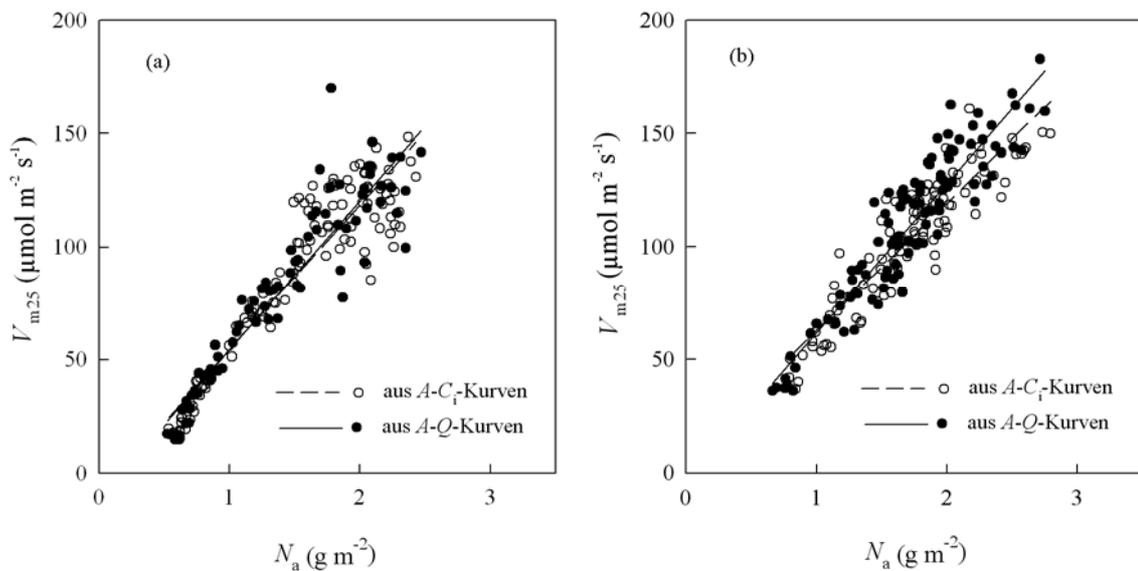


Abb. 31: Vergleich der $V_{\text{m25}}-N_{\text{a}}$ -Abhängigkeit mit Werten aus den Licht- und CO_2 -Responsekurven für V_{m25} für Versuch E2 (a) und Versuch E3 (b). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen für die durchgehende und gestrichelte Linie in (a): $s_{\text{Na}} = 65,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,176 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,87$ und $s_{\text{Na}} = 64,1 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,153 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,88$. Parameter und Bestimmtheitsmaße für die durchgehende und gestrichelte Linie in (b): $s_{\text{Na}} = 66,2 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,653 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,87$ und $s_{\text{Na}} = 56,6 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,112 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,85$.

4.4.6 Kenngröße m

Die stomatäre Leitfähigkeit g_s wird mit Gl. 16 berechnet, wobei m und g_{smin} die zu schätzenden Modellkenngrößen dieser linearen Funktion sind. In Abb. 32 sind die geschätzten Werte der Kenngröße m gegenüber dem Blattstickstoffgehalt abgebildet. Generell stieg m in beiden Versuchen mit abnehmendem N_a an. Bei jungen Blättern mit hohem Stickstoffgehalt lagen die Werte bei ca. 8, bei alten Blättern mit niedrigem Stickstoffgehalt bei ca. 23 (in E2) oder bei ca. 15 (in E3). Besonders im Versuch E2, in dem eine größere Anzahl Gaswechselfmessungen an Blättern mit niedrigem Stickstoffgehalt durchgeführt wurde, zeigte sich ein nichtlinearer Zusammenhang. Die Bestimmtheitsmaße der mittleren Regressionsfunktionen (Gl. 24) lagen in E2 bei 0,50 und in E3 bei 0,22 (Tab. A14, Anhang). Dies veranschaulicht, dass nur ein geringer Anteil der Gesamtvariabilität mit dem Blattstickstoffgehalt erklärt werden konnte. Die Parameter δ_1 und δ_2 erreichten im Versuch E2 $15,2 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ und $-0,563$, im Versuch E3 $13,0 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ und $-0,365$.

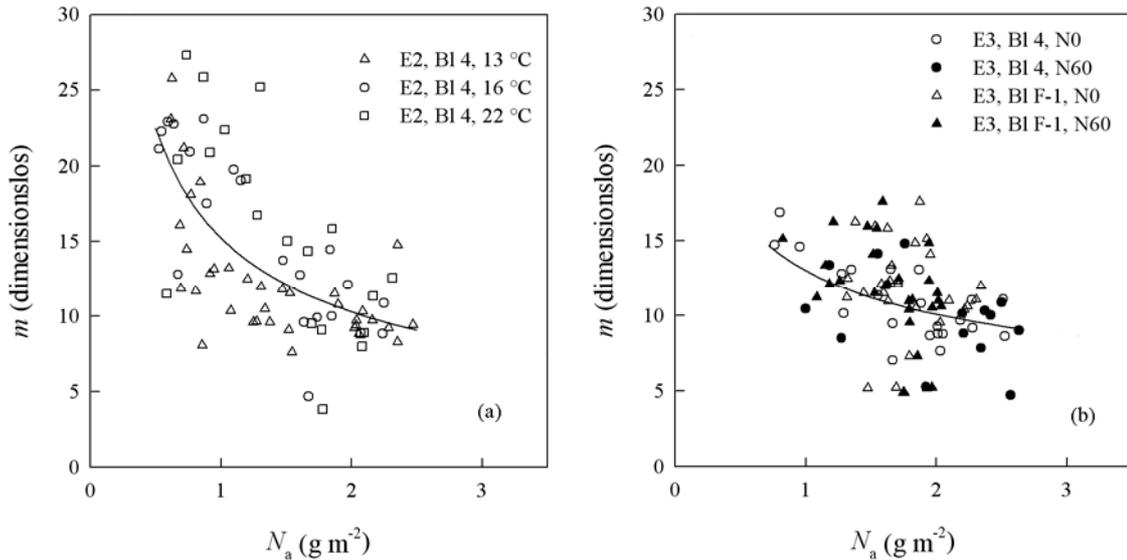


Abb. 32: Stickstoffabhängigkeit der Kenngröße m für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 24 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $\delta_1 = 15,2 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $\delta_2 = -0,563$, $R^2 = 0,50$ und $\delta_1 = 13,0 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $\delta_2 = -0,365$, $R^2 = 0,22$.

4.4.7 Minimale stomatäre Leitfähigkeit g_{smin}

Für die minimale Stomataleitfähigkeit g_{smin} konnte keine Abhängigkeit vom Blattstickstoffgehalt festgestellt werden. Betrachtet man die einzelnen Varianten der Versuche, so lagen die Anstiege der linearen Regressionen so nahe bei Null, dass die Vorhersagebereiche den Wert Null einschlossen. Erst wenn alle Daten der einzelnen Varianten in den Versuchen zusammengefasst wurden, erhielt man von Null verschiedene Vorhersagebereiche. Jedoch lagen auch hier die Bestimmtheitsmaße mit 0,05 und 0,08 so niedrig, dass kaum eine Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt bestand. Daher wurde aus allen Daten beider Versuche ein Mittelwert gebildet, der bei $0,05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ lag.

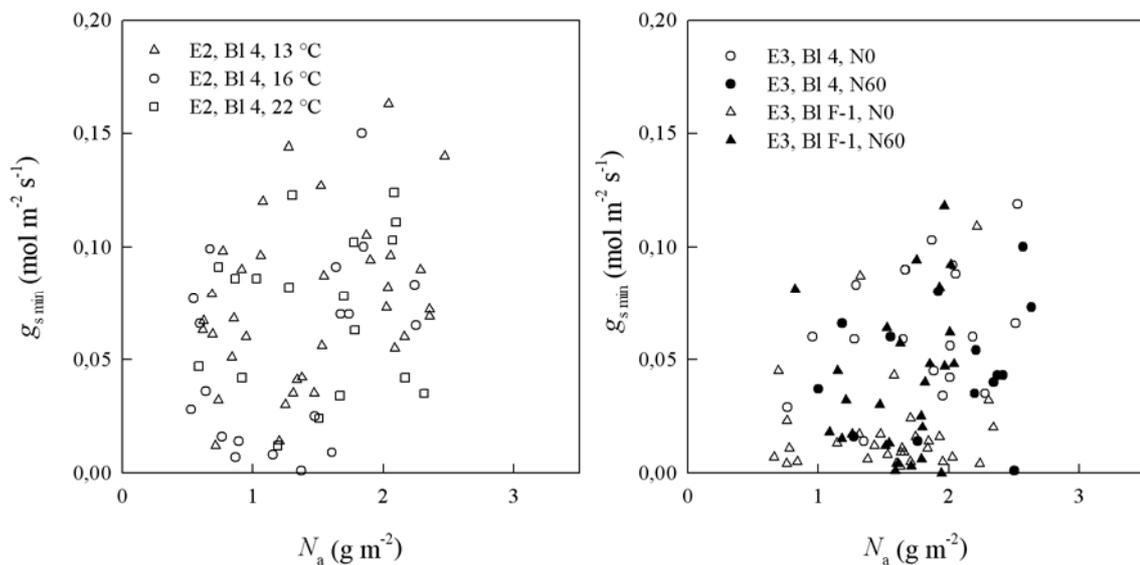


Abb. 33: Stickstoffabhängigkeit der minimalen stomatären Leitfähigkeit g_{smin} für die Blätteragen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3).

4.5 Untersuchungen zur Überprüfung der Messmethodik

Reproduzierbarkeit der Nettphotosyntheserate und der Kenngröße V_{cmax}

Zur Überprüfung der Reproduzierbarkeit der gemessenen Photosyntheseraten wurden im Versuch E2 und E3 an mehreren Tagen während der Messkampagnen Wiederholungsmessungen durchgeführt. Dabei wurde an Blättern die

Nettophotosyntheserate in Form einer CO_2 -Responsekurve gemessen. Nach 1,5 bis 2 Stunden wurde die Messung am selben Blattsegment wiederholt, um zu prüfen, ob die Messergebnisse reproduzierbar sind. Die mittleren Photosyntheseraten betragen in E2 $14,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und in E3 $29,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Die durchschnittliche Differenz zwischen den Messungen am selben Blatt betrug $1,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in E2 und $0,84 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in E3. Das waren $7,3 \%$ und $2,8 \%$ der absoluten Werten (Abb. 34). Weiterhin wurden aus den CO_2 -Responsekurven die V_{cmax} -Werte geschätzt. Diese unterschieden sich um durchschnittlich $2,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $5,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in E2 und E3. Das waren bei Absolutwerten von $32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $92 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in beiden Fällen 6% . Diese Ergebnisse zeigen, dass sowohl die Werte der Nettophotosyntheserate als auch der Kenngröße V_{cmax} mit der angewendeten Mess- und Schätzmethode gut reproduziert werden konnten. Die Abweichungen zwischen erster und zweiter Messung lagen für beiden Größen bei rund 5% .

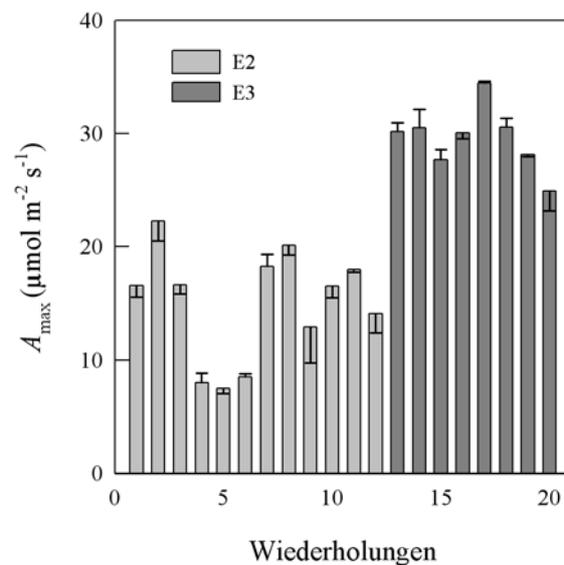


Abb. 34: Untersuchungen zur Reproduzierbarkeit der Photosynthesemessungen A_{max} . Die Säulen stellen die erste Messung je Blatt dar, die Fehlerbalken die Differenz zwischen erster und zweiter Messung. Anzahl der Messungen in E2: $n = 12$, in E3: $n = 8$.

Einfluss der Bestrahlungsrichtung

Im Folgenden wird dargestellt, inwieweit die Bestrahlungsrichtung der Blätter einen Einfluss auf die stomatare Leitfähigkeit und die Nettophotosyntheserate hatte. Dabei

wurde die Photosynthese und Leitfähigkeit zweimal unter lichtsättigenden Bedingungen gemessen, indem die Blätter einmal senkrecht von der Blattoberseite (adaxial) und einmal senkrecht von der Blattunterseite (abaxial) bestrahlt wurden. In Abb. 35 geben die Säulen die absoluten Werte für A_{\max} und $g_{s\max}$ bei Bestrahlung von oben an, die Fehlerbalken beziffern die Differenz von A_{\max} und $g_{s\max}$ zwischen ober- und unterseitiger Bestrahlung. Die Photosyntheseraten beider Messwerte je Blatt differierten im Mittel um $2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, wobei bei der Bestrahlung von unten durchschnittlich $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ höhere Photosyntheseraten ermittelt wurden. Mit einem Mittelwertvergleich konnte bei einer Grenzdifferenz von $1,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ kein signifikanter Unterschied der Nettphotosyntheseraten festgestellt werden. Gleiches galt auch für die stomatären Leitfähigkeiten. Hier differierten die Messungen im Mittel um $0,07 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Im Durchschnitt lagen die Werte bei einer Bestrahlung von der Blattunterseite um $0,01 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ höher. Auch dies ist nicht signifikant. Im Unterschied zu den Ergebnissen bei Evans et al. (1993) und Ögren und Evans (1993), die bei zwei Eukalyptusarten einen starken Effekt der Bestrahlungsrichtung auf die Photosyntheserate nachweisen konnten, wurde bei Gerste kein Unterschied festgestellt. Es ist daher gerechtfertigt, in der Modellierung diese beiden Fälle nicht zu unterscheiden.

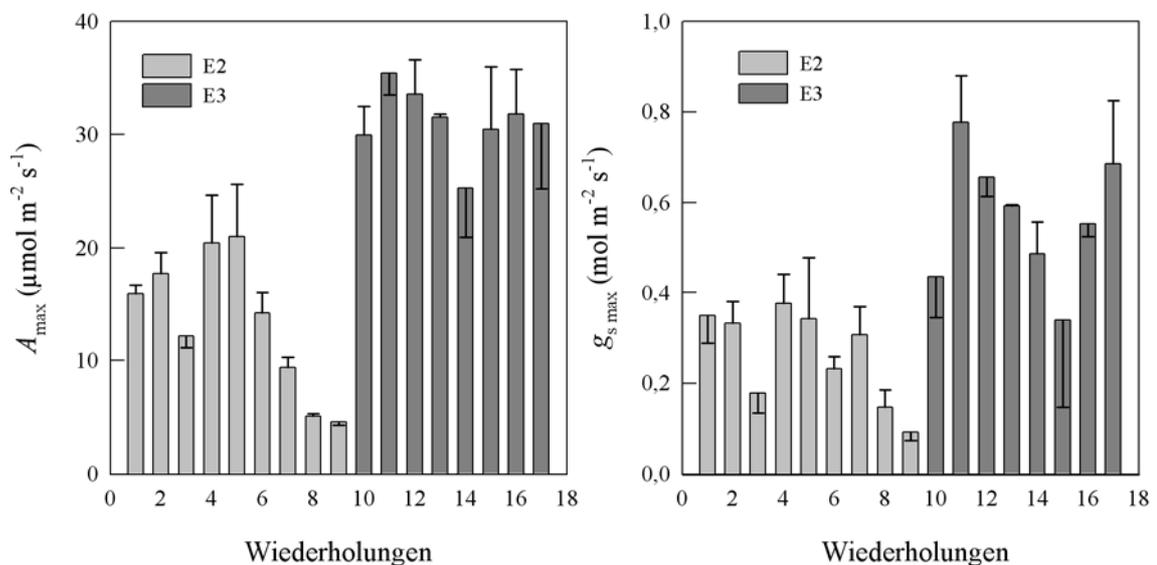


Abb. 35: Einfluss der Bestrahlungsrichtung auf die Nettphotosyntheserate A_{\max} und die stomatäre Leitfähigkeit $g_{s\max}$. Die Säulen stellen die Werte A_{\max} und $g_{s\max}$ bei Bestrahlung der Blattoberseite dar, die Balken die Differenz von A_{\max} und $g_{s\max}$ zwischen ober- und unterseitiger Bestrahlung. Anzahl der Wiederholungen in E2: $n = 9$, in E3: $n = 8$.

Einfluss des Messpunktes innerhalb der Blattspreiten

Die Gaswechsellmessungen zur Modellparametrisierung wurden in allen Versuchen im mittleren Bereich der Blattspreiten durchgeführt. Um zu prüfen, ob diese Messungen Allgemeingültigkeit in Bezug auf die gesamte Blattspreitenfläche haben, wurden im Freilandversuch an 8 voll entwickelten und nicht seneszenten Blättern Messungen an Blattspitze, Blattmitte und am Blattgrund durchgeführt. Da die potentielle Nettophotosyntheserate und die Leitfähigkeit mit dem Stickstoffgehalt der Blätter variierten, war es erforderlich, auch den Stickstoffgehalt an jedem einzelnen Messfleck zu bestimmen. Es konnten dabei keine Unterschiede zwischen den Blattbereichen Spitze, Mitte und Grund festgestellt werden. Die Nettophotosyntheserate lag im Mittel aller Wiederholungen bei $29,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $27,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $28,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (für Blattspitze, -mitte, -grund, Abb. 36). Die stomatare Leitfähigkeit lag bei $0,62 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $0,56 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $0,52 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Sowohl für A_{max} als auch für g_{smax} konnten in einer Varianzanalyse keine signifikanten Unterschiede nachgewiesen werden. Da bei gleichem Stickstoffgehalt die gleiche potentielle Nettophotosyntheserate und Leitfähigkeit gemessen wurde, kann davon ausgegangen werden, dass die im Modell verwendeten Funktionen für die gesamte Blattspreite einheitlich sind. Das schließt nicht ein, dass aufgrund variierender Stickstoffgehalte Unterschiede auftreten können.

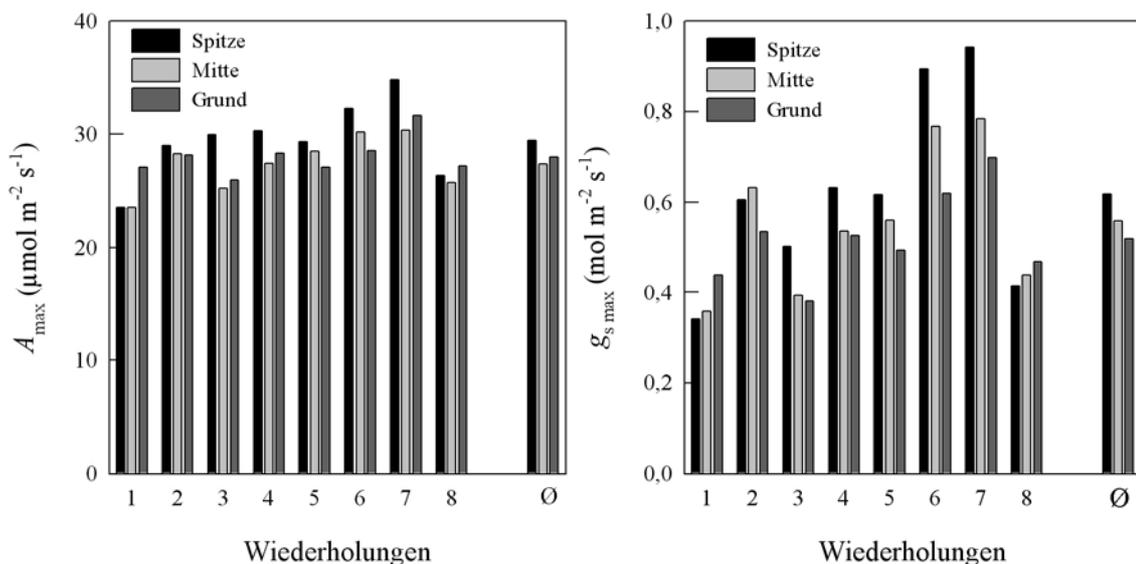


Abb. 36: Einfluss des Messpunktes innerhalb der Blattspreiten auf die Nettophotosyntheserate A_{max} und die stomatare Leitfähigkeit g_{smax} . Messungen an der Spitze, der Mitte und dem Grund der Blattspreiten. Anzahl der Wiederholungen: $n = 8$.

4.6 Zusammenfassung der Parametrisierung

In den Abschnitten 4.3 und 4.4 wurden Ergebnisse zur Schätzung der Photosynthesekenngrößen des Modells LEAFC3-N dargestellt. Angegeben wurden weiterhin die Parameter der Stickstoff- und Temperaturfunktionen, mit denen diese Kenngrößen berechnet werden können. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sich die Parameter und Kenngrößen zwischen den einzelnen Versuchen nicht oder nur geringfügig unterscheiden. Sowohl die Parameter der Temperatur- als auch der Stickstofffunktionen waren über die drei durchgeführten Experimente hinweg relativ konstant. Auch die variierte Stickstoffdüngung im Freilandversuch E3 hatte nur einen geringen Einfluss auf die Parametrisierung. Die Kenngrößen V_{cmax} , J_{max} und T_p änderten sich wenig, die übrigen Kenngrößen des Modells blieben unverändert. Die Anzucht- und Entwicklungstemperatur beeinflusste die Modellparameter etwas stärker. Aus den eigenen Versuchen konnten Funktionen abgeleitet werden, die die Parameter s_{Na} , s_{Vc} und ΔH_a in Abhängigkeit von T_w darstellen. In Tab. 8 ist daher ein Parametersatz angegeben, der aus den gepoolten Daten der drei Versuche ermittelt wurde. Dieser Parametersatz kann als robust angesehen werden, da er auf mehreren Versuchen sowohl unter Klimakammer- als auch unter Freilandbedingungen beruht und Informationen unterschiedlicher Stickstoffdüngestufen, Blattetagen sowie Anzucht- und Entwicklungstemperaturen erfasst. Weiterhin sind hier auch für die entsprechenden Parameter, die einer T_w -Abhängigkeit unterliegen, die dazugehörigen Funktionen und Werte angegeben. Tab. 9 gibt einen Überblick über die Modellparameter, die aus der Literatur übernommen wurden.

Tab. 8: Parametersatz, der aus den gepoolten Daten aller drei Versuche (E1-E3) ermittelt wurde. In der rechten Spalte ist die Abhängigkeit der Parameter von der Anzucht- und Entwicklungstemperatur angegeben. ^(a) Werte von Bernacchi et al. (2001).

Kenngröße	Parameter (Einheit)	(Gl.)	Wert	Parameter = $z_1 T_W + z_2$
V_{cmax}	N_{amin} (g m ⁻²)	(21)	0,198	
	s_{Na} (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	(21)	63,2	
	ΔH_a (kJ mol ⁻¹)	(12)	49,4	$z_1 = 0,709 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}, \quad z_2 = 37,8 \text{ kJ mol}^{-1}$
J_{max}	N_{amin} (g m ⁻²)	(21)	0,225	
	s_{Na} (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	(21)	151	$z_1 = -4,49 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}, \quad z_2 = 222 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$
	ΔH_a (kJ mol ⁻¹)	(13)	48,9	$z_1 = 1,52 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}, \quad z_2 = 24,7 \text{ kJ mol}^{-1}$
	ΔH_d (kJ mol ⁻¹)	(13)	152,3	
	ΔS (J mol ⁻¹ K ⁻¹)	(13)	495	
T_p	N_{amin} (g m ⁻²)	(21)	0,229	
	s_{Na} (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	(21)	9,25	$z_1 = -0,317 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}, \quad z_2 = 14,6 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$
	ΔH_a (kJ mol ⁻¹)	(13)	47,0	$z_1 = 1,35 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}, \quad z_2 = 25,0 \text{ kJ mol}^{-1}$
	ΔH_d (kJ mol ⁻¹)	(13)	152,3	
	ΔS (J mol ⁻¹ K ⁻¹)	(13)	495	
K_c	K_{c25} (μmol mol ⁻¹)	(12)	404 ^(a)	
	ΔH_a (kJ mol ⁻¹)	(12)	79,4 ^(a)	
K_o	K_{o25} (mmol mol ⁻¹)	(12)	278 ^(a)	
	ΔH_a (kJ mol ⁻¹)	(12)	36,4 ^(a)	
I^*	y_Γ (μmol mol ⁻¹)	(22)	45,0	
	s_Γ (μmol m ² mol ⁻¹ g ⁻¹)	(22)	-3,93	
	ΔH_a (kJ mol ⁻¹)	(12)	35,0	
R_{dark}	N_{amin} (g m ⁻²)	(21)	0,118	
	s_{Na} (μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	(21)	0,493	
	ΔH_a (kJ mol ⁻¹)	(12)	46,4 ^(a)	
φ_a	γ_1 (mol mol ⁻¹)	(23)	0,437	
	γ_2 (m ² g ⁻¹)	(23)	2,29	
θ	δ_1 (m ² g ⁻¹)	(24)	0,767	
	δ_2 (dimensionslos)	(24)	-0,321	
m	δ_1 (m ² g ⁻¹)	(24)	14,7	
	δ_2 (dimensionslos)	(24)	-0,548	
g_{smin}	(mol m ⁻² s ⁻¹)	(16)	0,05	

Tab. 9: Übersicht über die aus der Literatur übernommenen Modellparameter.

Parameter (Einheit)	(Gl.)	Wert	Quelle
a (dimensionslos)	(3)	0,995	Nikolov et al. (1995; modifiziert)
b (dimensionslos)	(4)	0,997	
μ_1 (mol mol ⁻¹)	(6)	4	von Caemmerer (2000, S. 33)
μ_2 (mol mol ⁻¹)		8	
k_1 (dimensionslos)		0,33	Müller et al. (2005)
k_2 (dimensionslos)	(15)	0,5	
k_3 (μmol m ⁻² s ⁻¹)		15	
β_1 (dimensionslos)	(17)	3	Harley und Sharkey (1991; modifiziert)
β_2 (dimensionslos)		1	
k_s (dimensionslos)	(8)	4,2	Müller et al. (2005)
R (J mol ⁻¹ K ⁻¹)		8,3145	
T_{ref} (K)		298,15	

5 Modellvalidierung – Simulation von Tagesverlaufsmessungen

Zur Überprüfung der Modellparametrisierung wurden im Versuchsjahr 2005 und 2006 Tagesverläufe des Gaswechsels zu unterschiedlichen Zeitpunkten der Blattentwicklung gemessen. Acht der insgesamt 18 Messungen wurden an Blattetage 4 durchgeführt, 10 Messungen an Blattetage F-1. Hier wurden 3 repräsentative Tagesverlaufsmessungen beschrieben, wobei jeweils ein Datensatz von Blättern mit hohen, mittleren und niedrigen Stickstoffgehalten ausgesucht wurde. In Abb. 37 sind zu den Gaswechselfmessungen die Tagesverläufe der Strahlung, der Temperatur und des Blatt-Luft-Dampfdrucksättigungsdefizites VpdL (kPa, Ausgabewert der LI-6400-Geräte) abgebildet, wobei t die Tageszeit in Stunden ist.

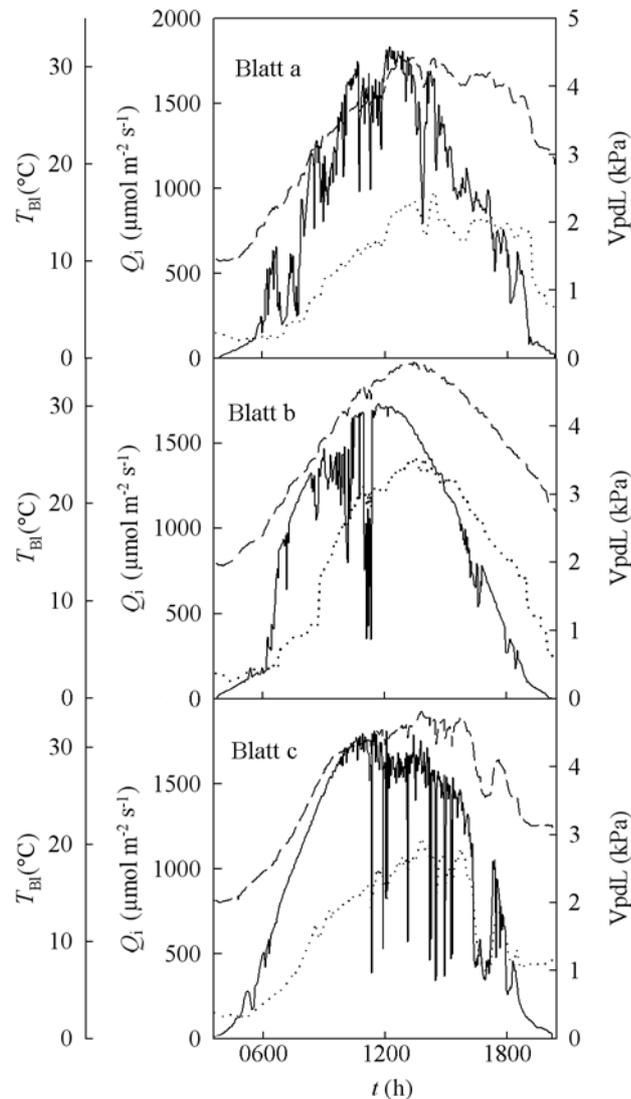


Abb. 37: Tagesverläufe der photosynthetisch aktiven Strahlung Q_i (durchgehende Linie), der Blatttemperatur T_{BL} (gestrichelte Linie) und des Blatt-Luft-Dampfdrucksättigungsdefizites VpdL (gepunktete Linie) für die Messungen an Blatt a, b und c.

Abb. 38 zeigt die gemessenen Raten der Nettophotosynthese A_n , der Transpiration E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), sowie die stomatäre Leitfähigkeit g_s . Der Verlauf der Daten war typisch für junge, mittlere und alte Blätter. Die maximal gemessene Photosyntheserate am Blatt a betrug $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($N_a = 1,6 \text{ g m}^{-2}$), am Blatt b $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($N_a = 1,35 \text{ g m}^{-2}$) und am Blatt c $11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($N_a = 0,73 \text{ g m}^{-2}$).

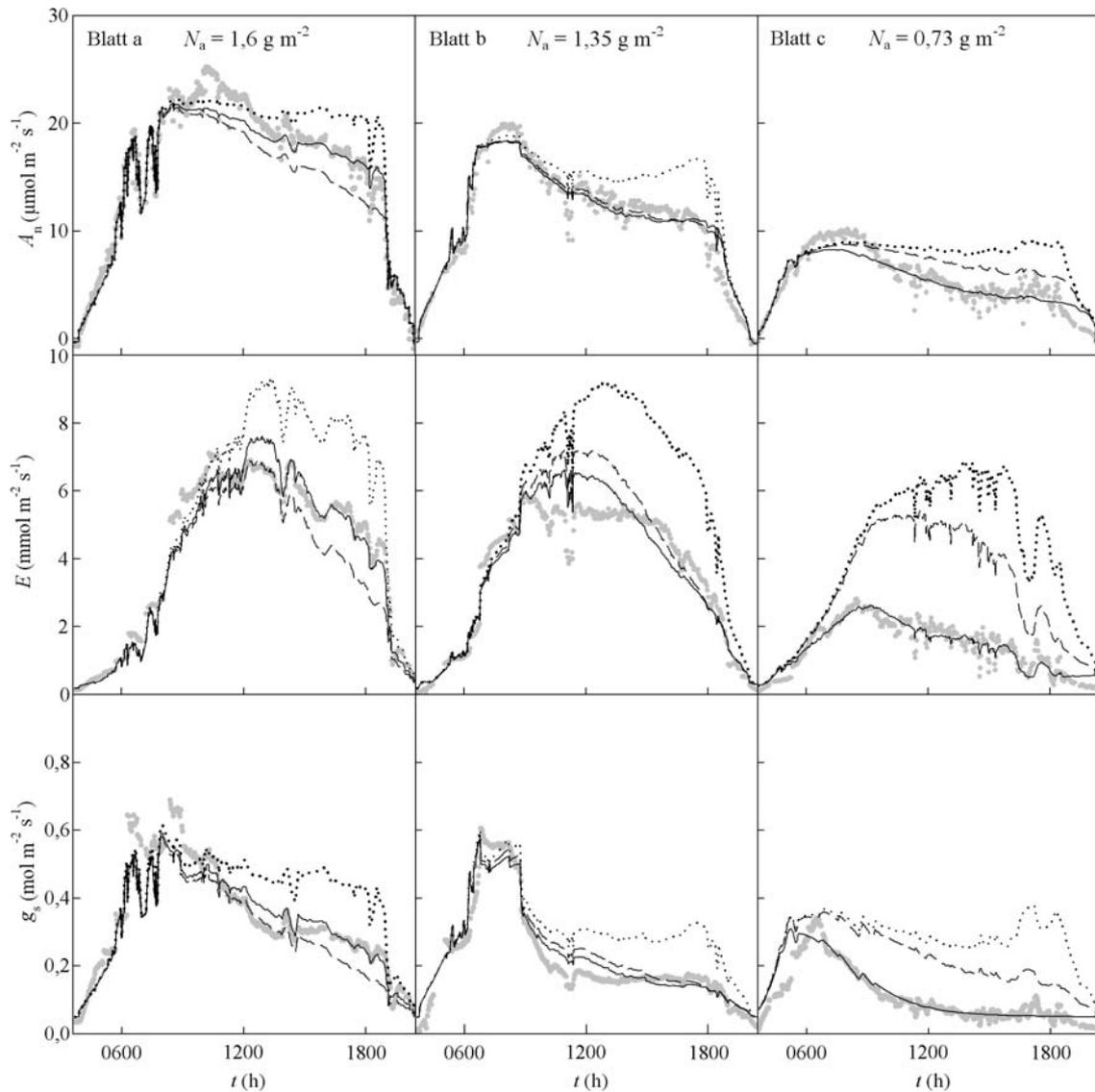


Abb. 38: Gemessene Daten (graue Kreise) und simulierte Daten (Linien) der Nettophotosyntheserate A_n , der Transpirationsrate E und der stomatären Leitfähigkeit g_s für drei ausgewählte Tagesverläufe. Gepunktete Linie: Modell ohne Ψ -Einfluss auf g_s , V_{cmax} und J_{max} , durchgehende Linie: Modell mit Ψ -Einfluss auf g_s , V_{cmax} und J_{max} , wobei die Parameter der Zeitabhängigkeit von Ψ_{crit} für jeden Tagesgang separat geschätzt wurden, gestrichelte Linie: Modell mit Ψ -Einfluss auf g_s , V_{cmax} und J_{max} mit einem einheitlichen Parametersatz für die Zeitabhängigkeit von Ψ_{crit} für alle 18 Tagesverläufe (weitere Erklärungen siehe Text).

Die gepunkteten Linien entsprechen der Simulation unter Verwendung des Parametersatzes aus den Tabellen 8 und 9. Das Modell eignete sich mit diesem Parametersatz zur Beschreibung des Verhaltens der Nettophotosyntheserate in der Zeit zwischen Sonnenaufgang und Mittag sehr gut. In den Nachmittagsstunden wurde A_n etwas überschätzt. Auffallend ist hierbei, dass die Abweichung bei jungen Blättern geringer war als bei alten Blättern. Ähnliche Ergebnisse zeigten sich auch bei der Transpiration und stomatären Leitfähigkeit. In den Vormittagsstunden wurde E und g_s recht gut beschrieben, in den Nachmittagsstunden wurden beide Größen überschätzt, wobei die Abweichung mit zunehmendem Blattalter anstieg. Besonders bei alten Blättern sank die Leitfähigkeit in den Nachmittagsstunden so stark ab, dass sich die Werte von g_s kaum von denen der minimalen stomatären Leitfähigkeit g_{smin} unterschieden.

Es ist bekannt, dass dieser als Nachmittagsdepression der Photosynthese bezeichnete Effekt mit der Wirkung von Trockenstress auf die Pflanzen in Verbindung steht. Um den Effekt des Trockenstresses zu erfassen, wurden zusätzlich zu den Gaswechselfmessungen die relativen Blattwassergehalte RWC bestimmt. Daraus wurde das Blattwasserpotential Ψ berechnet (siehe Abschnitt 3.2.3 Referenzmessungen). Ψ nahm im Tagesverlauf von anfänglich -0,561 MPa kontinuierlich ab und erreichte um ca. 16 Uhr mit -1,5 MPa den niedrigsten Wert des Tages (Abb. 39).

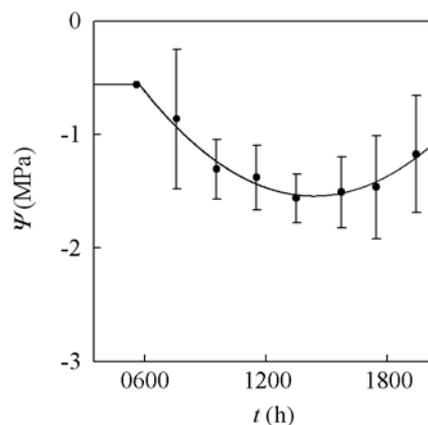


Abb. 39: Mittlerer Tagesverlauf des Blattwasserpotentials Ψ (Mittelwerte mit Standardabweichungen). $\Psi = w_1 t^2 + w_2 t + w_3$, mit $w_1 = 0,013 \text{ MPa h}^{-2}$, $w_2 = -0,397 \text{ MPa h}^{-1}$, $w_3 = 1,51 \text{ MPa}$, $\Psi = -0,561 \text{ MPa}$ wenn $t < 0600 \text{ h}$ ($R^2 = 0,98$).

In der Literatur wird diskutiert, dass sowohl g_s als auch das Verhältnis von A_n zu C_i durch Ψ beeinflusst wird (Turner et al., 1984; Wong et al., 1985b; Lawlor, 2002; Lawlor

und Cornic, 2002; Grzesiak et al., 2006; Subrahmanyam et al., 2006). Daher wurde eine Ψ -Abhängigkeit für die Kenngrößen m , V_{cmax} und J_{max} implementiert (siehe Abschnitt 2.2 Modellmodifikationen, Gl. 26). Diese Gleichung hat die Parameter Ψ_{crit} und K . Da mit dem vorliegenden Wertebereich von Ψ (-0,5 MPa bis -1,4 MPa) der Kurvenparameter K nicht geschätzt werden konnte, wurde dieser in Anlehnung an die Literatur auf den Wert 3 gesetzt (Turner et al., 1984; Wong et al., 1985b; Landsberg, 1986; Grzesiak et al., 2006; Subrahmanyam et al., 2006). In einem ersten Schritt wurde ein Parameter Ψ_{crit} für die Kenngröße m und ein Parameter Ψ_{crit} für V_{cmax} und J_{max} bestimmt. Mit dieser Modifikation des Modells konnten sowohl die Nettphotosyntheserate als auch die Transpirationsrate und die stomatäre Leitfähigkeit in den Nachmittagsstunden deutlich besser reproduziert werden (Simulation nicht abgebildet). Dennoch zeigte sich, dass bei allen Tagesverläufen die Raten in den Mittagsstunden unterschätzt und in den Abendstunden überschätzt wurden. Das deutete darauf hin, dass der Parameter Ψ_{crit} im Verlaufe des Tages nicht konstant blieb, sondern einer Veränderung unterlag. Gleiches findet sich auch bei Takagi et al. (1998) und Tuzet et al. (2003). Ein sich änderndes g_s - Ψ -Verhältnis kann simuliert werden, wenn der Parameter Ψ_{crit} im Tagesverlauf ansteigt. Es fehlen jedoch Untersuchungen zu den physiologischen Hintergründen, die das Verhalten des Parameters Ψ_{crit} erklären. Daher wurde dieser Parameter mit einer empirischen Funktion:

$$\Psi_{\text{crit}} = d_1 t + d_2 \quad (40)$$

linear an die Tageszeit gekoppelt, wobei d_1 (MPa h⁻¹) den Anstieg und d_2 (MPa) den Achsenschnittpunkt der Funktion darstellen. Mit dieser erweiterten Trockenstressfunktion mit zeitabhängigem Ψ_{crit} wurden zwei Berechnungen durchgeführt. In einer ersten Berechnung wurden die Parameter d_1 und d_2 für jeden Tagesverlauf separat geschätzt (Abb. 38, durchgehende Linien). In einer zweiten Berechnung wurde ein einheitlicher Parametersatz für alle Tagesgänge geschätzt (Abb. 38, gestrichelte Linien). Mit der separaten Parameterschätzung für jeden Tagesgang wurden die Verläufe von A_n , E und g_s im gesamten Tagesverlauf recht gut wiedergespiegelt. Für junge, mittlere und auch alte Blätter wichen die Modellsimulationen und die Messwerte im gesamten Tagesverlauf nur geringfügig voneinander ab. Das Modell beschrieb das Verhalten der Nettphotosynthese - und Transpirationsrate sowie der stomatären Leitfähigkeit gut. Bei der Verwendung eines einheitlichen Parametersatzes für die Kopplung der beiden Ψ_{crit} -Werte an die Tageszeit wurden die Unterschiede zwischen jungen und alten Blättern vernachlässigt. Da der

Effekt der Nachmittagsdepression bei jungen Blättern wesentlich geringer war als bei alten Blättern, wurden hier die Raten von A_n , E und g_s unterschätzt, bei alten Blättern hingegen deutlich überschätzt (Abb. 38).

Zur Beurteilung der Vorhersagegenauigkeit des Modells sind in Tab. 15 die statistischen Kriterien für den Vergleich der gemessenen und simulierten Daten aufgeführt. Es wurde die Statistik für A_n , E und g_s zum einen für die drei dargestellten Tagesverläufe und zum anderen für alle 18 gemessenen Tagesverläufe angegeben. Die Regressionsgeraden gemessener vs. simulierter Werte wiesen für A_n Bestimmtheitsmaße von 0,93, für E von 0,63 und für g_s von 0,73 auf. Die Nettophotosyntheseraten wurden mit dem Modell sehr gut wiedergegeben. Der Anstieg war nahe 1, der Achsenschnittpunkt nahe $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, die systematischen und nichtsystematischen Anteile von RMSE waren verhältnismäßig klein. In Abb. 40 wurden die gemessenen Werte von A_n , E und g_s den simulierten gegenüber gestellt. Auch hier wird die gute Übereinstimmung gemessener und simulierter Nettophotosyntheseraten deutlich. Die Transpirationsraten und stomatären Leitfähigkeiten wurden jedoch etwas schlechter wiedergegeben. Ursache hierfür war, dass sich die Nachmittagsdepression stärker auf E und g_s auswirkte als auf A_n . Insbesondere die Höhe der Nachmittagsdepression unterschied sich hier zwischen jungen und alten Blättern.

Tab. 10: Anstieg n_1 , Schnittpunkt mit der y-Achse n_2 und Bestimmtheitsmaß R^2 der Regression gemessener vs. simulierter Werte unter Verwendung eines Parametersatzes für die Trockenstressadaption aller 18 Tagesverlaufsmessungen (entspricht der gestrichelten Linie in Abb. 38). RMSE_s und RMSE_u sind die systematischen und nichtsystematischen Anteile der Wurzel der Summe der Abweichungsquadrate RMSE der gemessenen Werte.

Schätzung	Größe	R^2	n_1	n_2	RMSE	RMSE_s	RMSE_u
			(-)	(Einheiten wie die jeweilige Größe A_n , E u. g_s)			
Daten der 3 präsentierten Tagesverläufe	A_n ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,93	1,08	-1,37	2,25	0,68	2,15
	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,63	0,85	0,33	1,18	0,28	1,15
	g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,73	1,29	-0,07	0,12	0,04	0,11
Daten aller 18 gemessenen Tagesverläufe	A_n ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,95	1,19	-2,02	1,83	1,05	1,49
	E ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,63	0,82	0,09	1,48	0,68	1,31
	g_s ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0,77	1,13	-0,07	0,09	0,04	0,08

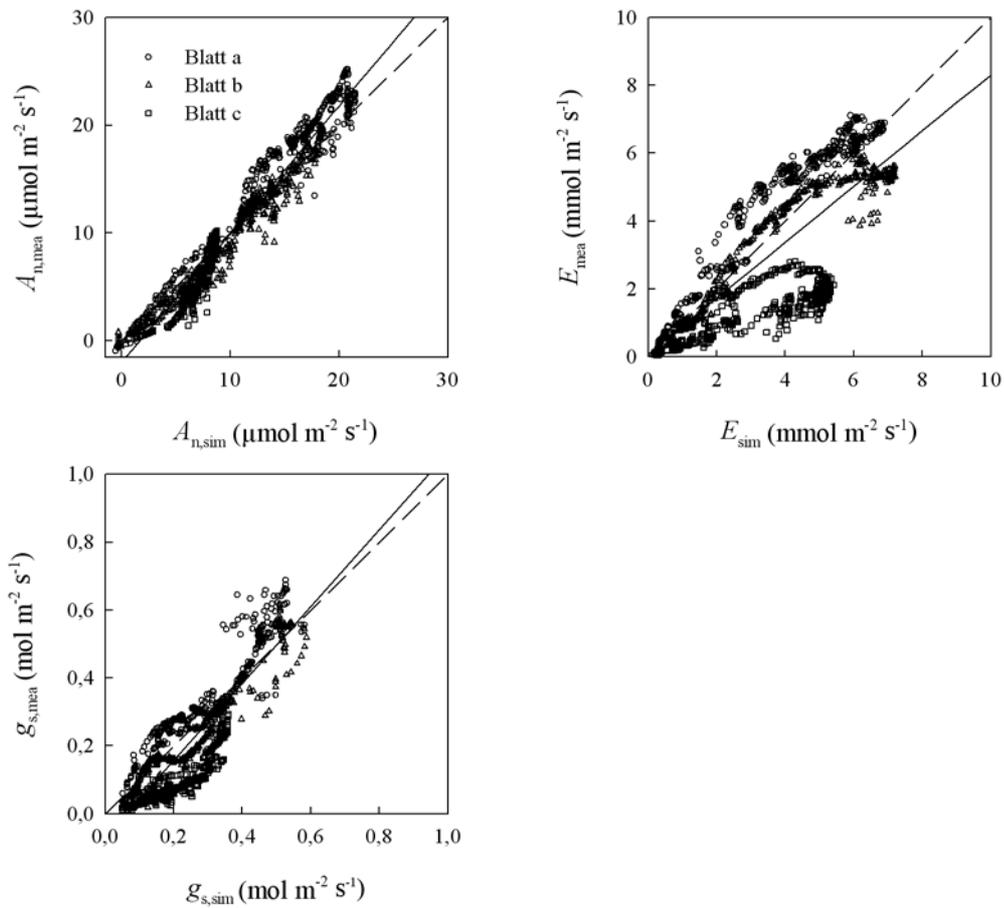


Abb. 40: Vergleich der gemessenen ($A_{n,mea}$, E_{mea} , $g_{s,mea}$) und simulierten ($A_{n,sim}$, E_{sim} , $g_{s,sim}$) Tagesverläufe der Nettophotosyntheserate A_n , der Transpirationsrate E und der stomatären Leitfähigkeit g_s . Für die Simulation wurde ein Parametersatz verwendet, bei dem eine einheitliche Zeitabhängigkeit des Parameters Ψ_{crit} für alle 18 Tagesverläufe verwendet wurde (entspricht den durchgezogenen Linien in Abb. 38). Statistische Angaben in Tab. 10. Durchgezogenen Linien: Regression der gemessenen gegen die geschätzten Werte; unterbrochene Linie: 1:1-Diagonale.

6 Diskussion

6.1 Abhängigkeit der Photosynthesekenngrößen vom Blattstickstoffgehalt N_a und der maximalen Carboxylierungsrate V_{cmax}

Maximale Carboxylierungsrate V_{cmax}

In den durchgeführten Experimenten hatte die Stickstoffabhängigkeit von V_{cmax} im Mittel aller Versuche einen Anstiegsparameter s_{Na} von $63,2 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ und einen mittleren Parameter N_{amin} von $0,198 \text{ g m}^{-2}$. Für Bäume findet man in der Literatur Werte im Bereich von $4,7 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ bis $40,1 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Harley und Baldocchi, 1995; Walcroft et al., 1997; Le Roux et al., 1999, abgeleitet aus ihrer Abb. 3; Niinemets et al., 1999, abgeleitet aus ihrer Abb. 3; Medlyn et al., 2002b; Warren et al., 2003). An landwirtschaftlichen Nutzpflanzen wurden wesentlich weniger Untersuchungen zur Stickstoffabhängigkeit der Photosynthesekenngrößen durchgeführt. Harley et al. (1992) ermittelten für Baumwolle s_{Na} -Werte von $60 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, Müller und Diepenbrock (2006) für Blätter von Raps $54 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$. Weiterhin wurden für Weizen in drei unabhängigen Untersuchungen Anstiegsparameter von $58 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Müller et al., 2005, Sorte Orestis), $78,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Theobald et al., 1998, Sorte Minaret, aus Regressionen von Abb. 4 und 5 berechnet) und $46,6 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Sudo et al., 2003, Sorte Ias) ermittelt. Die Ergebnisse zeigen, dass landwirtschaftliche Nutzpflanzen gegenüber Bäumen im Mittel der Versuche doppelt so hohe Anstiegsparameter der Stickstoffabhängigkeit besitzen. Weiterhin wird deutlich, dass auch innerhalb der Pflanzengruppen und selbst innerhalb einer Pflanzenart deutliche Unterschiede bestehen. Verglichen mit der Literatur liegen die eigenen Ergebnisse der Stickstoffabhängigkeit von V_{cmax} im mittleren Bereich der für landwirtschaftliche Nutzpflanzen angegebenen Werte.

Maximale Elektronentransportrate J_{max}

Im Mittel der eigenen Untersuchungen wies die Funktion der J_{max} - N_a -Abhängigkeit einen Anstieg von $151 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ über alle Varianten auf, wobei der niedrigste Wert bei $133 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ und der höchste Wert bei $192 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ lag. Abb. 17. zeigt, dass 70 % dieser Schwankung mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur beschrieben werden konnten. Die in der Literatur für Bäume angegebenen s_{Na} -Werte liegen im

Bereich von $37,4 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ bis $71 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Walcroft et al., 1997; Le Roux et al., 1999; Niinemets et al., 1999, aus ihrer Abb. 3; Medlyn et al., 2002b). An Baumwolle fanden Harley et al. (1992) einen Anstiegsparameter von $98,1 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$. Mitchel et al. (2000) führten Untersuchungen an Weizen durch und ermittelten Werte von ca. $78 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ (aus ihrer Abb. 3).

Eine weitere Möglichkeit der Quantifizierung von J_{max} ist die Kopplung an V_{cmax} . Leuning (1997) ermittelte aus den von Wullschleger (1993) zusammengestellten Daten für 20°C ein $J_{\text{max}}-V_{\text{cmax}}$ -Verhältnis im Bereich von 1,97 bis 2,68 je nach verwendeter Temperaturabhängigkeit der Kenngrößen. Für Bäume findet man Werte im Bereich von 1 bis 2,9 (Harley und Baldocchi, 1995; Le Roux et al., 1999; Medlyn et al., 2002b; Warren et al., 2003). Für Baumwolle gaben Harley et al. (1992) ein Verhältnis von 1,63 an. An Sommergerste wurde in den eigenen Versuchen ein mittleres Verhältnis von 2,3 ermittelt.

Die Absolutwerte von J_{max} , die in vielen Quellen angegeben sind (Wullschleger, 1993; Walcroft et al., 1997; Wohlfahrt et al., 1998; Dreyer et al., 2001), liegen meist niedriger als die in den eigenen Experimenten an Gerstenblättern gemessenen Werte. Betrachtet man die Stickstoffabhängigkeit, das $J_{\text{max}}-V_{\text{cmax}}$ -Verhältnis und die Absolutwerte von J_{max} im Zusammenhang, so lässt sich daraus ableiten, dass Gerste recht hohe maximale Elektronentransportraten aufweist. Auch das Verhältnis zwischen maximaler Elektronentransportrate und maximaler Carboxylierungsrate ist in der Tendenz größer als im Mittel anderer Pflanzenarten.

Rate der Triosephosphatabgabe T_p

Nach eigenen Versuchen erreichte T_p bei jungen Blättern ($N_a = 2 \text{ g m}^{-2}$) einen Wert von rund $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Wullschleger (1993) listete Werte für T_p aus 21 verschiedenen Quellen auf. Der Mittelwert seiner Angaben lag bei $10,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Aus eigenen Untersuchungen wurde für Gerste ein mittlerer Parameter s_{Na} für die Stickstoffabhängigkeit von T_p von $8,58 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ermittelt. Aus den von Harley et al. (1992) durchgeführten Untersuchungen zur Stickstoffabhängigkeit von T_p ergab sich ein Wert für s_{Na} von $5,13 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$.

CO₂-Kompensationspunkt Γ^ und Dunkelatmungsrate $R_{\text{dark}25}$*

In den drei durchgeführten Versuchen lag Γ^* je nach Blattstickstoffgehalt zwischen $35 \mu\text{mol mol}^{-1}$ und $43 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Die Stickstoffabhängigkeit hatte im Mittel einen

Anstieg von $-3,93 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ und einen Achsenschnittpunkt von $45,0 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$. Dieses Ergebnis steht im Gegensatz zu den meisten Modellen, in denen für I^* konstante Werte verwendet werden. Es ist aber bekannt, dass sich der CO_2 -Kompensationspunkt in Anwesenheit der mitochondrialen Atmung, Γ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), mit unterschiedlicher Stickstoffdüngung (Bolton und Brown, 1980), mit zunehmendem Blattalter (Azcon-Bieto et al., 1981) und mit unterschiedlichem Blattstickstoffgehalt (Makino und Osmond, 1991; Walcroft et al., 1997) ändert. Diese Änderungen von Γ werden durch ein variierendes R_d/V_{cmax} -Verhältnis hervorgerufen (Azcon-Bieto et al., 1981; Peisker et al., 1981; von Caemmerer, 2000). Da I^* jedoch als CO_2 -Kompensationspunkt in Abwesenheit von R_d definiert ist, stehen die Änderungen von Γ nicht im Zusammenhang mit den beobachteten geringfügigen Änderung von I^* und müssen daher eine andere Ursache haben. Nach Farquhar et al. (1980) berechnet sich I^* nach $(V_{\text{omax}} K_c O) / (2 V_{\text{cmax}} K_o)$. Demnach kann eine geringfügige Änderung von I^* mit einer leichten Veränderung des $V_{\text{cmax}}/V_{\text{omax}}$ -Verhältnisses begründet werden.

Die Dunkelatmungsrate R_{dark} lag je nach Blattalter zwischen $1,5 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $0,3 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Die ermittelten Daten im Klimakammerversuch E2 korrelierten sehr hoch mit dem Stickstoffgehalt. Im Freilandversuch war die Streuung wesentlich größer und die Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt nur sehr klein. Die Ursache dafür kann einerseits eine größere pflanzliche Variabilität im Freiland sein, andererseits ist ebenfalls zu bedenken, dass die Messgeräte bei der Bestimmung der Dunkelatmungsrate an der unteren Grenze des Messbereiches arbeiten. Die Regressionsfunktion von R_{dark} über dem Stickstoffgehalt hatte im Mittel aller Versuchsdaten einen Wert des Anstiegsparameters von $0,491 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ und einen minimalen Stickstoffgehalt von $0,118 \text{ g m}^{-2}$.

Eine weitere Möglichkeit zur Beschreibung von R_{dark} ist die Kopplung an V_{cmax} . Dazu wird das Verhältnis von R_{dark} zu V_{cmax} gebildet. Dieses Verhältnis liegt nach Angaben von von Caemmerer (2000) zwischen 0,01 und 0,02. Diese Angaben stimmen genau mit den eigenen Ergebnissen überein. Im Schnitt wurde bei jungen Blättern ein Verhältnis von 0,01 und bei alten Blättern eines von 0,02 gefunden. Müller et al. (2005) ermittelten an Weizen mit einem Verhältnis im Bereich von 0,008 bis 0,015 ähnliche Werte. Die Angaben von Wohlfahrt et al. (1998) liegen mit durchschnittlich 0,046 etwas darüber.

Quantenausbeute φ_a und Krümmungsparameter θ

In eigenen Untersuchungen war die Quantenausbeute φ_a nichtlinear mit dem Stickstoffgehalt korreliert. Bei sinkendem N_a blieb φ_a relativ konstant und wies über einen weiten Bereich einen Wert von ca. $0,44 \text{ mol mol}^{-1}$ auf. Erst bei sehr alten Blättern fiel φ_a stark ab und erreichte ca. 50 % des Wertes von jungen Blättern. Auch Peri et al. (2005) und Müller et al. (2005) entdeckten an Knautgras- bzw. Weizenpflanzen ein ähnlich starkes Absinken der Quantenausbeute. Sie verwendeten zur Beschreibung dieses Zusammenhanges jedoch einen Brocken-Stick-Ansatz bzw. eine lineare Funktion.

Die Kenngröße θ war nichtlinear mit dem Stickstoffgehalt korreliert und stieg mit abnehmendem N_a exponentiell an. Bei jungen Blättern wurden damit Werte von ca. 0,57 erreicht, bei alten Blättern von 0,82. Auch Hirose und Werger (1987) fanden eine ähnliche Stickstoffabhängigkeit der Kenngröße θ . Die absoluten Werte lagen nach Cannell und Thornley (1998) im Bereich von 0,5 bis 0,95. Evans et al. (1993) und Ögren und Evans (1993) ermittelten Werte im Bereich von 0,8 bis 0,9. Damit lagen sowohl die bei Gerste gemessenen absoluten Werte von θ sowie die Stickstoffabhängigkeit von θ in dem in der Literatur angegebenen Bereich.

Kenngröße m und minimale stomatäre Leitfähigkeit g_{smin}

Die Kenngröße m des BWB-Modells lag in den Experimenten zwischen ca. 8 bei jungen Blättern und 20 bei alten Blättern und war nichtlinear mit dem Stickstoffgehalt korreliert. Ähnliche Ergebnisse fanden auch Kosugi et al. (2003) für verschiedene Laubbäume und Müller et al. (2005) für Weizen. Die mittleren Parameter δ_1 und δ_2 der nichtlinearen Funktion waren mit $11,4 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ und $-0,482$ den von Müller et al. (2005) an Weizen ermittelten Daten sehr ähnlich.

Für die minimale stomatäre Leitfähigkeit g_{smin} stellten Müller et al. (2005) ebenfalls eine Stickstoffabhängigkeit fest. Laut ihren Untersuchungen sank g_{smin} mit zunehmendem Blattalter linear ab. Dieses Ergebnis konnte mit den eigenen Untersuchungen jedoch nicht bestätigt werden, hier wies g_{smin} keinerlei Stickstoffabhängigkeit auf. Der aus den durchgeführten Experimenten ermittelte mittlere stomatäre Leitwert lag bei $0,05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

6.2 Temperaturabhängigkeit der Photosynthesekenngrößen

Wie bereits in der Einleitung beschrieben wurde (vgl. auch Leuning, 2002 und Medlyn et al., 2002b), weichen die in der Literatur angegebenen Temperaturcharakteristiken der Photosynthesekenngrößen zum Teil erheblich voneinander ab. Daher wurden für die Kenngrößen V_{cmax} , J_{max} , T_p , K_c , K_o und I^* die Abhängigkeiten von der Blatttemperatur für Gerste neu bestimmt. Für V_{cmax} hatte die Temperaturabhängigkeit im Mittel eine Aktivierungsenergie von $49,4 \text{ kJ mol}^{-1}$. Diese war niedriger als der von Bernacchi et al. (2001) für Tabakpflanzen angegebene Wert von $65,33 \text{ kJ mol}^{-1}$. In eigenen Versuchen konnte im Bereich bis $35 \text{ }^\circ\text{C}$ kein Temperaturoptimum festgestellt werden. Es ist jedoch davon auszugehen, dass bei sehr hohen Temperaturen ein Optimum erreicht werden wird. Daher wurde auch eine Funktion mit Deaktivierungsterm geschätzt. Die Werte für ΔH_d und ΔS wurden von Müller et al. (2005) übernommen. Die Temperaturcharakteristik erreichte mit dieser Funktion ein Optimum bei $35 \text{ }^\circ\text{C}$, die geschätzten Aktivierungsenergien lagen in dem von Walcroft et al. (1997) und Medlyn et al. (2002b) angegebenen Bereich.

Die Temperaturfunktion der Kenngröße J_{max} hatte ein klares Optimum bei $32 \text{ }^\circ\text{C}$. Die Aktivierungsenergie lag im Mittel aller Versuche bei $48,9 \text{ kJ mol}^{-1}$. Die Parameter ΔH_d und ΔS wurden auf konstante Werte gesetzt ($152,3 \text{ kJ mol}^{-1}$ und $495 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), da oberhalb des Optimums nicht genügend Messpunkte lagen, um beide Parameter sicher bestimmen zu können. Harley et al. (1992) ermittelten an Baumwolle Aktivierungsenergien für J_{max} von $79,5 \text{ kJ mol}^{-1}$ ($\Delta H_d = 201,0 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta S = 650 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$), Walcroft et al. (1997) für Kiefern $46,3 \text{ kJ mol}^{-1}$ und $46,0 \text{ kJ mol}^{-1}$, Niinemets et al. (1999) für Pappel 67 kJ mol^{-1} ($\Delta H_d = 243,7 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta S = 784 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) sowie für Linde 42 kJ mol^{-1} ($\Delta H_d = 409,4 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta S = 1290 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) und Bernacchi et al. (2003) für transgenen Tabak in Abhängigkeit von der Anzuchttemperatur $57,5 \text{ kJ mol}^{-1}$, $43,9 \text{ kJ mol}^{-1}$ und $34,4 \text{ kJ mol}^{-1}$. Damit stimmen die in den eigenen Versuchen ermittelten Werte für ΔH_a recht gut mit denen von Walcroft et al. (1997) und Bernacchi et al. (2003) überein. Die Werte von Harley et al. (1992) und Niinemets et al. (1999) liegen etwas höher.

Sehr wenige Literaturangaben liegen zur Temperaturabhängigkeit von T_p vor. Hier geben Harley et al. (1992) eine Aktivierungsenergie von $53,1 \text{ kJ mol}^{-1}$ und eine Deaktivierungsenergie von $201,8 \text{ kJ mol}^{-1}$ (bei $\Delta S = 650 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) an. Nach eigenen Untersuchungen wies die Temperaturabhängigkeit eine Aktivierungsenergie von

46,8 kJ mol⁻¹ auf. Für ΔH_d und ΔS wurden Werte von 152,3 kJ mol⁻¹ und 495 J mol⁻¹ K⁻¹ verwendet. Das Optimum der Funktion lag bei ca. 32 °C. Die an Gerste bestimmte Temperaturcharakteristik von T_p ist damit der von Harley et al. (1992) an Baumwolle gemessenen sehr ähnlich.

Die Temperaturabhängigkeit von I^* besaß eine Aktivierungsenergie von 35,1 kJ mol⁻¹. Bernacchi et al. (2001) fanden einen sehr ähnlichen Wert für Tabak (37,83 kJ mol⁻¹). Auch die von Azcon-Bieto et al. (1981) für Weidelgras angegebene Temperaturabhängigkeit von I lag in diesem Bereich, die absoluten Werte von I lagen jedoch etwas höher als die von I^* .

In früheren Arbeiten wurden von Badger und Collatz (1977) und Jordan und Ogren (1984) Temperaturabhängigkeiten von K_c und K_o *in vitro* gemessen. Von Caemmerer et al. (1994) und Bernacchi et al. (2001) haben an transgenem Tabak auch *in vivo* Messungen durchgeführt. In den eigenen Untersuchungen erreichte K_{c25} 533 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Dieser Wert liegt über denen, die in der Literatur für K_{c25} angegeben wurden. Der Parameter K_{o25} betrug in den durchgeführten Untersuchungen 351 mmol mol⁻¹ und liegt damit im oberen Bereich der Angaben, die sich in der Literatur finden lassen. Die Aktivierungsenergie von K_c war mit 52,2 kJ mol⁻¹ niedriger als bei Badger und Collatz (1977), Jordan und Ogren (1984) und Bernacchi et al. (2001) angegeben, die Aktivierungsenergie von K_o lag leicht über den Literaturwerten. Betrachtet man die *in vivo*-Messungen von von Caemmerer et al. (1994) und Bernacchi et al. (2001), so wurden in beiden Arbeiten unabhängig voneinander auffallend ähnliche Parameter der Temperaturabhängigkeit für K_c und K_o an transgenem Tabak bestimmt. Daher wurden für die durchgeführten Simulationsstudien die Parameter von Bernacchi et al. (2001) übernommen.

Vergleicht man die vorher diskutierten Temperaturcharakteristiken der 3 Kenngrößen V_{cmax} , J_{max} und T_p im Gesamtkontext, so wird folgendes deutlich: die an Gerste bestimmten Parameter der Temperaturabhängigkeiten lagen im Bereich der in der Literatur angegebenen Werte. Die wenigen Quellen (Harley et al., 1992 und Bernacchi et al., 2001, 2003), bei denen eine möglichst vollständige Charakterisierung der Temperaturabhängigkeiten der Kenngrößen vorgenommen wurde zeigen, dass Baumwolle gegenüber Gerste eine stärkere Temperaturabhängigkeit von V_{cmax} , J_{max} und T_p aufweist (Harley et al., 1992). Der Vergleich mit den von Bernacchi et al. (2001, 2003) angegebenen Werten zeigt, dass die Aktivierungsenergie von V_{cmax} bei Tabak wesentlich höher als bei Gerste ist, für J_{max} dagegen niedriger und für I^* fast gleich. Die Temperaturcharakteristiken der betrachteten Pflanzenarten unterscheiden sich demnach deutlich.

6.3 Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W auf die Modellparameter

Wie im Abschnitt Modellparametrisierung beschrieben wurde, korrelieren die Parameter ΔH_a , s_{Na} und s_{Vc} mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur. Die Parameter ΔH_a von V_{cmax} , J_{max} und T_p stiegen mit zunehmender Temperatur um $0,7 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $1,5 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ und $1,2 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$. Auch Niinemets et al. (1999), Medlyn et al. (2002b), Onoda et al. (2005) und Hikosaka et al. (2006) fanden eine Beeinflussung der Aktivierungsenergien durch T_W . In den Arbeiten geben jedoch nur Hikosaka et al. (2006) eine Funktion für diesen Zusammenhang an. Nach ihren Untersuchungen weist die T_W -Abhängigkeit von ΔH_a von V_{cmax} einen Anstieg von $1,01 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ auf. Dieses Ergebnis stimmt recht gut mit der an Gerste gefundenen Korrelation überein. Physiologisch bewirkt die Veränderung der Aktivierungsenergie der drei Kenngrößen V_{cmax} , J_{max} und T_p eine Verschiebung des Optimums der Nettphotosyntheserate in Richtung der Anzucht- und Entwicklungstemperatur. Die Parameter s_{Na} und s_{Vc} von J_{max} und T_p änderten sich ebenfalls mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur in der Art, dass mit ansteigender T_W beide Parameter abnahmen. Ähnliche Ergebnisse wurden auch von Hikosaka et al. (1999), Onoda et al. 2005, Yamori et al. (2005) und Hikosaka et al. (2006) beschrieben. Diese Änderung bewirkt eine Verschiebung des V_{cmax}/J_{max} -Verhältnisses. Da die RuPB-limitierte Photosyntheserate (W_j) eine stärkere Temperaturabhängigkeit besitzt als die RuBP-gesättigte Photosyntheserate, wird die Nettphotosynthese bei niedrigen Temperaturen durch die Rate von W_j limitiert, bei hohen Temperaturen dagegen durch die Rate von W_c . Die Verschiebung des V_{cmax}/J_{max} -Verhältnisses bewirkt daher auch eine Verschiebung des Optimums der Nettphotosyntheserate in Richtung der Anzucht- und Entwicklungstemperatur. Die Änderung aller drei Modellparameter mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur beschreibt folglich die Anpassung der Pflanzen an die jeweiligen langfristig wirkenden Temperaturbedingungen.

6.4 Einfluss der Stickstoffdüngung

Der Effekt einer differenzierten Stickstoffdüngung zeigte sich im Freilandversuch E3 auf Bestandesebene in einer unterschiedlichen spezifischen Blattfläche (Abb. 4). Auf Organebene konnte an Blattetage 4 ein erhöhter Stickstoffgehalt festgestellt werden, die

Raten von V_{cmax} und J_{max} unterschieden sich jedoch nicht zwischen den Düngevarianten. Das deutet darauf hin, dass der zusätzliche Stickstoff in der N60-Variante nicht in photosynthetisch aktiven Enzymen gebunden vorlag, sondern vermutlich in Form von Nitrat. An Blatttage F-1 ließen sich keine Unterschiede nachweisen. Auch aus den Untersuchungen von Gastal und Belanger (1993) geht hervor, dass die Pflanzenentwicklung durch ein differenziertes Stickstoffangebot stärker beeinflusst wird als die Photosyntheserate.

6.5 Zusammenfassung und Schlussfolgerungen

In der vorliegenden Arbeit wurde eine vollständige Parametrisierung des Gas- und Energieaustauschmodells LEAFC3-N (Müller et al., 2005) für Blätter von Sommergerste vorgestellt. Dabei wurden die Parameter der Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten der Photosynthesekenngrößen neu bestimmt. Im Vordergrund der Untersuchungen stand unter anderem die Überprüfung der Parameterstabilität in Abhängigkeit von variierenden Anzuchtbedingungen. Die Experimente belegten, dass die Anzucht- und Entwicklungstemperatur die Aktivierungsenergie ΔH_a von V_{m25} , J_{m25} und T_{p25} sowie die Parameter der Stickstoffabhängigkeit der letztgenannten Kenngrößen beeinflusst. Eine variierte Stickstoffdüngung führte lediglich zu frühen Entwicklungsstadien der Pflanze zu einer geringfügigen Änderung der Stickstoffabhängigkeiten von V_{cmax} , J_{max} und T_p .

Die Modellvalidierung wurde anhand von Tagesverlaufsmessungen durchgeführt. Die Ergebnisse zeigen, dass das Modell mit der verwendeten Parametrisierung die Tagesverläufe von Nettophotosynthese, Transpirationsrate sowie stomatärer Leitfähigkeit gut beschreibt. Die dabei beobachtete Depression der drei Größen in den Nachmittagsstunden der Tagesverläufe konnte abgebildet werden, indem der Effekt des Blattwasserpotentials Ψ auf g_s , V_{cmax} und J_{max} in das Modell integriert wurde. Das kritische Blattwasserpotential wies hierbei einen Tagesverlauf auf. In weiterführenden Experimenten sollte einerseits die Allgemeingültigkeit und andererseits der physiologische Hintergrund dieser Zusammenhänge untersucht werden.

Die vorliegende Arbeit liefert mit den modellierungsorientierten Untersuchungen einen Beitrag zur Beschreibung der Gas- und Energieaustauschprozesse auf Organebene. Die

Weiterentwicklung des Modells LEAFC3-N und die Parametrisierung für Blätter von Sommergerste bilden damit einerseits die Grundlage für weiterführende physiologische Analysen, stellen andererseits aber auch einen Baustein für komplexe Struktur-Funktionsmodelle oder Bestandes-Gasaustauschmodelle dar.

Literaturverzeichnis

- Altermann M., Rinklebe J., Merbach I., Körschens M., Langer U. und Hofmann B., 2005: Chernozem - soil of the year 2005. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **168**, 725-740.
- Aphalo P.J. und Jarvis P.G., 1993: An analysis of Ball's empirical model of stomatal conductance. *Annals of Botany* **72**, 321-327.
- Azcon-Bieto J., Farquhar G.D. und Caballero A., 1981: Effects of temperature, oxygen concentration, leaf age and seasonal variations on the CO₂ compensation point of *Lolium perenne* L. *Planta* **152**, 497-504.
- Badger M.R. und Collatz G.J., 1977: Studies on the kinetic mechanism of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and oxygenase reactions, with particular reference to the effect of temperature on kinetic parameters. *Carnegie Institute Annual Report of the Director, Department of Plant Biology* **76**, 355-361.
- Baldocchi D.D. und Harley P.C., 1995: Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application. *Plant, Cell and Environment* **18**, 1157-1173.
- Ball J.T., Woodrow I.E. und Berry J.A., 1987: A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggins J. (ed.), *Progress in Photosynthesis Research. Proceedings of the VII. International Congress on Photosynthesis*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht-Boston-Lancaster, **4**, 221-224.
- Bernacchi C.J., Pimentel C. und Long S.P., 2003: In vivo temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* **26**, 1419-1430.
- Bernacchi C.J., Singaas E.L., Pimentel C., Portis A.R. und Long S.P., 2001: Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* **24**, 253-259.
- Berry J. und Björkman O., 1980: Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* **31**, 491-543.

- Besford R.T., Ludwig L.J. und Withers A.C., 1990: The greenhouse effect: Acclimation of tomato plants growing in high CO₂, photosynthesis and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase protein. *Journal of Experimental Botany* **41**, 925-931.
- Bolton J.K. und Brown R.H., 1980: Photosynthesis of grass species differing in carbon dioxide fixation pathways. V. Response of *Panicum maximum*, *Panicum milioides*, and tall fescue (*Festuca arundinacea*) to nitrogen nutrition. *Plant Physiology* **66**, 97-100.
- Braune H., Müller J. und Diepenbrock W., 2007: Measurement and modelling awn photosynthesis of barley (*Hordeum vulgare* L.) for Virtual Crop Models. *Pflanzenbauwissenschaften*, im Druck.
- Brooks A. und Farquhar G.D., 1985: Effect of Temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* **165**, 397-406.
- Cannell M.G.R und Thornley J.H.M., 1998: Temperature and CO₂ responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. *Annals of Botany* **82**, 883-892.
- Collatz G.J., Ball J.T., Grivet C. und Berry J.A., 1991: Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology* **54**, 107-136.
- Delucia E.H., Sasek T.W. und Strain B.R., 1985: Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Research* **7**, 175-184.
- Dougherty R.L., Bradford J.A., Coyne P.I. und Sims P.L., 1994: Applying an empirical model of stomatal conductance to three C-4 grasses. *Agricultural and Forest Meteorology* **67**, 269-290.
- Dreyer E., Le Roux X., Montpied P., Daudet F.A. und Masson F., 2001: Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology* **21**, 223-232.
- Evans J.R., 1989: Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* **78**, 9-19.

- Evans J.R., Jakobsen I. und Ögren E., 1993: Photosynthetic light-response curves. 2. Gradients of light absorption and photosynthetic capacity. *Planta* **189**, 191-200.
- Evans J.R. und Poorter H., 2001: Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* **24**, 755-767.
- Falge E., Graber W., Siegwolf R. und Tenhunen J.D., 1996: A model of gas exchange response of *Picea abies* to habitat conditions. *Trees* **10**, 277-288.
- Farquhar G.D., von Caemmerer S. und Berry J.A., 1980: A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**, 78-90.
- Gastal F. und Belanger G., 1993: The effects of nitrogen fertilisation and the growing season on photosynthesis of field-grown tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) canopies. *Annals of Botany* **72**, 401-408.
- Gauch H.G., Hwang J.T.G. und Fick G.W., 2003: Model evaluation by comparison of model-based predictions and measured values. *Agronomy Journal* **95**, 1442-1446.
- Grzesiak M.T., Grzesiak S. und Skoczowski A., 2006: Changes of leaf water potential and gas exchange during and after drought in triticale and maize genotypes differing in drought tolerance. *Photosynthetica* **44**, 561-568.
- Harley P.C. und Baldocchi D.D., 1995: Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. 1. Leaf model parameterization. *Plant, Cell and Environment* **18**, 1146-1156.
- Harley P.C. und Sharkey T.D., 1991: An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. *Photosynthesis Research* **27**, 169-178.
- Harley P.C., Thomas R.B., Reynolds J.F. und Strain B.R., 1992: Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* **15**, 271-282.
- Hikosaka K., Ishikawa K., Borjigidai A., Muller O. und Onoda Y., 2006: Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany* **57**, 291-302.
- Hikosaka K., Murakami A. und Hirose T., 1999: Balancing carboxylation and regeneration of ribulose-1,5-bisphosphate in leaf photosynthesis: temperature

- acclimation of an evergreen tree *Quercus myrsinaefolia*. *Plant, Cell and Environment* **22**, 841-849.
- Hirose T. und Werger M.J.A., 1987: Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of a *Solidago altissima* stand. *Physiologia Plantarum* **70**, 215-222.
- Jones H.G. (1992): *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge-University-Press, Cambridge. Second edition.
- Jordan D.B. und Ogren W.L., 1984: The CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta* **161**, 308-313.
- Kobayashi K., 2004: Comments on another way of partitioning mean squared deviation proposed by Gauch et al. (2003). *Agronomy Journal* **96**, 1206-1208.
- Kobayashi K. und Salman M.U., 2000: Comparing simulated and measured values using mean squared deviation and its components. *Agronomy Journal* **92**, 345-352.
- Kosugi Y., Shibata S. und Kobashi S., 2003: Parameterization of the CO₂ and H₂O gas exchange of several temperate deciduous broad-leaved trees at the leaf scale considering seasonal changes. *Plant, Cell and Environment* **26**, 285-301.
- Labate C.A. und Leegood R.C., 1988: Limitation of photosynthesis by changes in temperature. *Planta* **173**, 519-527.
- Landsberg J.J., 1986: *Physiological Ecology of Forest Production*. Academic Press, Boulder, Australia.
- Lawlor D.W., 2002: Limitation to photosynthesis in water-stress leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany* **89**, 871-885.
- Lawlor D.W. und Cornic G., 2002: Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment* **25**, 275-294.
- Leegood R.C. und Furbank R.T., 1986: Stimulation of photosynthesis by 2 % oxygen at low temperatures is restored by phosphate. *Planta* **168**, 84-93.
- Le Roux X., Grand S., Dreyer E. und Daudet F.A., 1999: Parameterization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiology* **19**, 481-491.

- Leuning R., 1995: A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C-3 plants. *Plant, Cell and Environment* **18**, 339-355.
- Leuning R., 1997: Scaling to a common temperature improves the correlation between the photosynthesis parameters J_{\max} and V_{\max} . *Journal of Experimental Botany* **48**, 345-347.
- Leuning R., 2002: Temperature dependence of two parameters in a photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment* **25**, 1205-1210.
- Leuning R., Cromer R.N. Rance S., 1991: Spatial distributions of foliar nitrogen and phosphorus in crowns of *Eucalyptus grandis*. *Oecologia* **88**, 504-510.
- Makino A., Nakano H. und Mae T., 1994: Effects of growth temperature on the responses of ribulose- 1,5-bisphosphate carboxylase, electron transport components, and sucrose synthesis enzymes to leaf nitrogen in rice, and their relationships to photosynthesis. *Plant Physiology* **105**, 1231-1238.
- Makino A. und Osmond B., 1991: Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. *Plant Physiology* **96**, 355-362.
- Markwell J., Osterman J.C. und Mitchell J.L., 1995: Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynthesis Research* **46**, 467-472.
- Medlyn B.E., Badeck F.W., De Pury D.G.G., Barton C.V.M., Broadmeadow M., De Angelis P., Forstreuter M., Jach M.E., Kellomäki S., Laitat E., Marek M., Philippot S., Rey A., Strassemeier J., Laitinen K., Liozon R., Portier B., Roberntz P., Wang K. und Jstbid P.G., 1999: Effects of elevated [CO₂] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters. *Plant, Cell and Environment* **22**, 1475-1495.
- Medlyn B.E., Dreyer E., Ellsworth D., Forstreuter M., Harley P.C., Kirschbaum M.U.F., Le Roux X., Montpied P., Strassemeier J., Walcroft A., Wang K. und Loustau D., 2002a: Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell and Environment* **25**, 1167-1179.
- Medlyn B.E., Loustau D. und Delzon S., 2002b: Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Plant, Cell and Environment* **25**, 1155-1165.

- Meir P., Kruijt B., Broadmeadow M., Barbosa E., Kull O., Carswell F., Nobre A. und Jarvis P.G., 2002: Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. *Plant, Cell and Environment* **25**, 343-357.
- Mitchel R.A.C., Theobald J.C., Parry M.A.L. und Lawlor D.W., 2000: Is there scope for improving balance between RuBP-regeneration and carboxylation capacities in wheat at elevated CO₂? *Journal of Experimental Botany* **51**, 391-397.
- Müller J. und Diepenbrock W., 2006: Measurement and modelling of gas exchange of leaves and pods of oilseed rape. *Agricultural and Forest Meteorology* **139**, 307-322.
- Müller J., Wernecke P., Braune H. und Diepenbrock W., 2007: Photosynthesis and carbon balance. In: Vos J., Marcelis L.F.M., de Visser P.H.B., Struik P.C. und Evers J.B. (eds.): *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. Springer, Wageningen, 91-101.
- Müller J., Wernecke P. und Diepenbrock W., 2005: LEAFC3-N: a nitrogen sensitive extension of the CO₂ and H₂O gas exchange model LEAFC3 parameterised and tested for winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ecological Modelling* **183**, 183-210.
- Niinemets Ü., Oja V. und Kull O., 1999: Shape of leaf photosynthetic electron transport versus temperature response curve is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *Plant, Cell and Environment* **22**, 1497-1513.
- Niinemets Ü. und Tenhunen J.D., 1997: A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment* **20**, 845-866.
- Nikolov N.T., Massman W.J. und Schoettle A.W., 1995: Coupling biochemical and biophysical processes at the leaf level: an equilibrium photosynthesis model for leaves of C₃ plants. *Ecological Modelling* **80**, 205-235.
- Ögren E. und Evans J.R., 1993: Photosynthetic light response curves. 1. The influence of CO₂ partial pressure and leaf inversion. *Planta* **189**, 182-190.
- Onoda Y., Hikosaka K. und Hirose T., 2005: The balance between RuBP carboxylation and RuBP regeneration: a mechanism underlying the interspecific variation in acclimation of photosynthesis to seasonal change in temperature. *Functional Plant Biology* **32**, 903-910.

- Peisker M., Ticha I., Catsky J., 1981: Ontogenetic changes in the internal limitations to bean-leaf photosynthesis. 7. Interpretations of the linear correlation between CO₂ compensation concentration and CO₂ evolution in the darkness. *Photosynthetica* **15**, 161-168.
- Peri P.L., Moot D.J. und McNeil D.L., 2005: Modelling photosynthetic efficiency (α) for the light-response curve of cocksfoot leaves grown under temperate field conditions. *European Journal of Agronomy* **22**, 277-292.
- Sharkey T.D., 1985a: Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: Physics, physiology and rate limitations. *Botanical Review* **51**, 53-105.
- Sharkey T.D., 1985b: O₂-insensitive photosynthesis in C₃ plants: Its occurrence and a possible explanation. *Plant Physiology* **78**, 71-75.
- Subrahmanyam D., Subash N. und Sikka A.K., 2006: Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica* **44**, 125-129.
- Sudo E., Makino A. und Mae T., 2003: Differences between rice and wheat in ribulose-1,5-bisphosphate regeneration capacity per unit of leaf-N content. *Plant, Cell and Environment* **26**, 255-263.
- Takagi K., Tsuboya T. und Takahashi H., 1998: Diurnal hystereses of stomatal and bulk surface conductances in relation to vapor pressure deficit in a cool-temperate wetland. *Agricultural and Forest Meteorology* **91**, 177-191.
- Theobald J.C., Mitchell R.A.C., Parry M.A.J. und Lawlor D.W., 1998: Estimating the excess investment in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO₂. *Plant Physiology* **118**, 945-955.
- Turner N.C., Schulze E.D. und Gollan T., 1984: The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia* **63**, 338-342.
- Tuzet A., Perrier A. und Leuning R., 2003: A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment* **26**, 1097-1116.
- von Caemmerer S., 2000: Biochemical models of leaf photosynthesis. CSIRO Publishing, Collingwood.

- von Caemmerer S., Evans J.R., Hudson G.S. und Andrews T.J., 1994: The kinetics of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase *in vivo* inferred from measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. *Planta* **195**, 88-97.
- Walcroft A.S., Whitehead D., Silvester W.B. und Kelliher F.M., 1997: The response of photosynthetic model parameters to temperature and nitrogen concentration in *Pinus radiata* D. Don. *Plant, Cell and Environment* **20**, 1338-1348.
- Warren C.R. und Dreyer E., 2006: Temperature response of photosynthesis and internal conductance to CO₂: results from two independent approaches. *Journal of Experimental Botany* **57**, 3057-3067.
- Warren C.R., Dreyer E. und Adams M.A., 2003: Photosynthesis-rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the proposed role of rubisco and amino acids as nitrogen stores. *Trees* **17**, 359-366.
- Wernecke P., Buck-Sorlin G. und Diepenbrock W., 2000: Combining process- with architectural models: the simulation tool VICA. *Systems Analysis Modelling Simulation* **39**, 235-277.
- Wernecke P., Müller J., Dornbusch T., Wernecke A. und Diepenbrock W., 2007: The virtual crop-modelling system 'VICA' specified for barley. In: Vos J., Marcelis L.F.M., de Visser P.H.B., Struik P.C. und Evers J.B. (eds.): *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. Springer, Wageningen, 53-64.
- Willmott C.J., 1981: On the validation of models. *Physical Geography* **2**, 184-194.
- Wohlfahrt G., Bahn M. und Cernusca A., 1999a: The use of the ratio between the photosynthesis parameters P_{ml} and V_{cmax} for scaling up photosynthesis of C₃ plants from leaves to canopies: a critical examination of different modelling approaches. *Journal of Theoretical Biology* **200**, 163-181.
- Wohlfahrt G., Bahn M., Haubner E., Horak I., Michaeler W., Rottmar K. und Tappeiner U., 1999b: Inter-specific variation of the biochemical limitation to photosynthesis and related leaf traits of 30 species from mountain grassland ecosystems under different land use. *Plant, Cell and Environment* **22**, 1281-1296.
- Wohlfahrt G., Bahn M., Horak I., Tappeiner U. und Cernusca A., 1998: A nitrogen sensitive model of leaf carbon dioxide and water vapour gas exchange: application to 13 key species from differently managed mountain grassland ecosystems. *Ecological Modelling* **113**, 179-199.

-
- Wong S.C., Cowan I.R. und Farquhar G.D., 1985a: Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation. I. Influence of nitrogen nutrition, phosphorus nutrition, photon flux density, and ambient partial pressure of CO₂ during ontogeny. *Plant Physiology* **78**, 821-825.
- Wong S.C., Cowan I.R. und Farquhar G.D., 1985b: Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation. II. Influences of water stress and photoinhibition. *Plant Physiology* **78**, 830-834.
- Wullschlegel S.D., 1993: Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants – a retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany* **44**, 907-920.
- Yamasaki T., Yamakawa T., Yamane Y., Koike H., Satoh K. und Katoh S., 2002: Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. *Plant Physiology* **128**, 1087-1097.
- Yamori W., Noguchi K. und Terashima I., 2005: Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. *Plant, Cell and Environment* **28**, 536-547.
- Yu Q., Goudriaan J. und Wang T.D., 2001: Modelling diurnal courses of photosynthesis and transpiration of leaves on the basis of stomatal and non-stomatal responses, including photoinhibition. *Photosynthetica* **39**, 43-51.

Tabellenverzeichnis

Tab. 1	Übersicht über die verwendeten Funktionstypen und Schreibweisen zur Beschreibung der Stickstoffabhängigkeit der photosynthetischen Kenngrößen.	12
Tab. 2	Übersicht über die durchgeführten Versuche und die Anzahl durchgeführter Messungen. Licht = Lichtresponsekurven, CO ₂ = CO ₂ -Responsekurven, TG = Tagesverlaufsmessungen, ^(a) : bei 6 Messtemperaturen (10; 15; 20; 25; 30; 35) °C, ^(b) : bei 5 Messtemperaturen (10; 20; 25; 30; 35) °C.	17
Tab. 3	Übersicht über das Schätzverfahren und dessen Teilschritte zum Bestimmen der einzelnen Modellparameter und zum Parametervergleich.	33
Tab. 4	Statistische Kriterien der Regressionsgeraden gemessener vs. geschätzter Nettophotosyntheseraten aus den Schätzungen A1. Die Parameter n_1 und n_2 sind der Anstieg und das absolute Glied der Funktion. RMSE _s und RMSE _u sind die systematischen und unsystematischen Anteile der Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung RMSE.	35
Tab. 5	Statistische Kriterien der Regressionsgeraden gemessener vs. geschätzter V_{cmax} -Werte für die Schätzungen B1 und B2. Geschätzte Werte wurden mit Gl. 12 und 21 und den Parametern aus Tab. A1 (Anhang) berechnet.	44
Tab. 6	Statistische Kriterien der Regressionsgeraden gemessener vs. geschätzter J_{max} -Werte für die Schätzungen B1 und B2. Geschätzte Werte wurden mit Gl. 13 und 21 und den Parametern aus Tab. A3 (Anhang) berechnet.	52

Tab. 7	Statistische Kriterien der Regressionsgeraden gemessener vs. geschätzter T_p -Werte für die Schätzungen B1 und B2. Geschätzte Werte wurden mit Gl. 13 und 21 und den Parametern aus Tab. A5 (Anhang) berechnet.	58
Tab. 8	Parametersatz, der aus den gepoolten Daten aller drei Versuche (E1-E3) ermittelt wurde. In der rechten Spalte ist die Abhängigkeit der einzelnen Parameter von der Anzucht- und Entwicklungstemperatur angegeben. ^(a) Werte von Bernacchi et al. (2001).	75
Tab. 9	Übersicht über die aus der Literatur übernommenen Modellparameter.	76
Tab. 10	Anstieg n_1 , Schnittpunkt mit der y-Achse n_2 und Bestimmtheitsmaß R^2 der Regression gemessener vs. simulierter Werte unter Verwendung eines Parametersatzes für die Trockenstressadaption aller 18 Tagesverlaufsmessungen (entspricht der gestrichelten Linie in Abb. 38). $RMSE_s$ und $RMSE_u$ sind die systematischen und nichtsystematischen Anteile der Wurzel der Summe der Abweichungsquadrate RMSE der gemessenen Werte.	81

Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1 Aktivierungsenergie der maximalen Carboxylierungsrate V_{cmax} als Box-Whisker-Plot. Daten von Leuning (2002; Tabelle 1). Die Box stellt 50 % der Daten dar, die Whisker schließen 80 % der Daten, die Punkte 90 % der Daten ein; $n = 59$. 4
- Abb. 2 Mittlere monatliche Lufttemperatur und monatliche Niederschlagssumme für den Standort Bad Lauchstädt im Versuchsjahr 2005 (Wetterdaten vom Intensivmessfeld Bad Lauchstädt, Arbeitsgruppe C/N-Dynamik, Dr. Franko, Helmholtz Zentrum für Umweltforschung UFZ, Department Bodenphysik). 19
- Abb. 3 Spezifische oberirdische Pflanzentrockenmasse in Abhängigkeit von der Temperatursumme (nach Aussaat) für die drei Temperaturstufen im Versuch E2 und die zwei Stickstoffdüngestufen in E3. 27
- Abb. 4 Blattflächenindex des Pflanzenbestandes über der Temperatursumme (nach Aussaat) für die beiden Stickstoffdüngestufen im Versuch E3. 28
- Abb. 5 Entwicklung der Blattstickstoffgehalte über der Temperatursumme (nach Blatterscheinen) für die drei Temperaturstufen im Versuch E2 und die zwei Stickstoffdüngestufen in E3. 29
- Abb. 6 Maximale Nettphotosyntheserate A_{max} und maximale stomatare Leitfähigkeit g_{smax} in Abhängigkeit vom Blattstickstoffgehalt für die Blattetagen 4 und F-1 der Versuche E2 (nur Bl 4) und E3 bei drei unterschiedlichen Anzuchttemperaturen (E2) und zwei unterschiedlichen Stickstoffdüngestufen (E3). Zur Definition der Maximalraten siehe Abschnitt Messprogramme. Die Regressionen wurden nach $A_{\text{max}} = s_{\text{Na}} (N_{\text{a}} - N_{\text{amin}})$ berechnet. Die Parameter und

- Bestimmtheitsmaße für E2 und E3 betragen:
 $s_{\text{Na}} = 15,9 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,09 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,90$ und
 $s_{\text{Na}} = 18,0 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,08 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,86$. 31
- Abb. 7 Beispiel einer gemessenen CO_2 -Responsekurve (Punkte) bei 21 % und 2 % O_2 -Konzentration in der Küvettenluft und die mit dem Modell berechneten Raten der Teilprozesse W_c , W_j und W_p mit der daraus resultierenden geschätzten Nettophotosyntheserate A_n . 34
- Abb. 8 Darstellung gemessener (A_{mea}) vs. berechneter (A_{sim}) Nettophotosyntheseraten und der zugehörigen Regressionsfunktion aus der Schätzung A1 für den Versuch E2. Die Linie ist die 1:1-Diagonale. Statistische Angaben siehe Tab. 4. 35
- Abb. 9 Darstellung der aus den Gaswechselfmessungen geschätzten V_{cmax} -Werte über dem Blattstickstoffgehalt N_a und der Blattemperatur T_{BI} (Versuch E2, 16 °C Anzuchttemperatur). 37
- Abb. 10 Stickstoffabhängigkeit von V_{m25} für die Blatttagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Lineare Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):
 $s_{\text{Na}} = 66,6 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,198 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,91$ und
 $s_{\text{Na}} = 67,3 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,198 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,84$. Nichtlineare Funktionen nach Gl. 38 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $u_1 = 186 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $u_2 = 0,426$, $R^2 = 0,92$ und $u_1 = 257 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $u_2 = 0,311$, $R^2 = 0,87$. 39
- Abb. 11 Temperaturabhängigkeit von V_{cmax} (normiert auf 1 bei $T_{\text{ref}} = 25 \text{ °C}$) mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Durchgehende Linie: Gl. 12 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß: $\Delta H_a = 49,4 \text{ kJ mol}^{-1}$, $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,92$. Gestrichelte Linie: Gl. 13

- mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß:
 $\Delta H_a = 89,7 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta H_d = 149,3 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta S = 486 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$,
 $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,92$. 42
- Abb. 12 Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W auf die Parameter ΔH_a und s_{Na} der Photosynthesekenngröße V_{cmax} . Funktionen mit Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a): $\Delta H_a = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = 0,709 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 37,8 \text{ kJ mol}^{-1}$, $R^2 = 0,88$; in (b): $s_{Na} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = 0,348 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 61,1 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,11$. 43
- Abb. 13 V_{m25} - N_a -Abhängigkeit gestaffelt nach Tagen nach Blatterscheinen. Daten von allen Varianten aus dem Versuch E2. 45
- Abb. 14 Stickstoffabhängigkeit von J_{m25} für die Blatttagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{Na} = 146 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $N_{amin} = 0,225 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,82$ und $s_{Na} = 165 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $N_{amin} = 0,225 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,79$. 47
- Abb. 15 Temperaturabhängigkeit von J_{max} (normiert auf 1 bei $T_{ref} = 25 \text{ }^\circ\text{C}$) mit Konfidenzintervallen der $16 \text{ }^\circ\text{C}$ -Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktion nach Gl. 13 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß: $\Delta H_a = 48,9 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta H_d = 152,3 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta S = 495 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,82$. 48
- Abb. 16 J_{m25} - V_{m25} -Abhängigkeit für die Blatttagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 25 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{vc} = 2,13$, $y_{vc} = 0 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,81$ und $s_{vc} = 2,34$, $y_{vc} = 0 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,86$. 49

- Abb. 17 Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur T_W auf die Parameter ΔH_a , s_{Na} und s_{Vc} der Photosynthesekenngröße J_{max} . Funktionen mit Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a): $\Delta H_a = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = 1,52 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 24,7 \text{ kJ mol}^{-1}$, $R^2 = 0,91$; in (b): $s_{Na} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = -4,50 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 222 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,70$; in (c): $s_{Vc} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = -0,0765 \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 3,41$, $R^2 = 0,71$. 50
- Abb. 18 Stickstoffabhängigkeit von T_{p25} für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{Na} = 9,25 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $N_{amin} = 0,229 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,85$ und $s_{Na} = 10,7 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $N_{amin} = 0,229 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,76$. 53
- Abb. 19 Temperaturabhängigkeit von T_p (normiert auf 1 bei $T_{ref} = 25 \text{ } ^\circ\text{C}$) mit Konfidenzintervallen der $16 \text{ } ^\circ\text{C}$ -Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktion nach Gl. 13 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß: $\Delta H_a = 47,0 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta H_d = 152,3 \text{ kJ mol}^{-1}$, $\Delta S = 495 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,85$. 54
- Abb. 20 T_{p25} - V_{m25} -Abhängigkeit für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 25 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{Vc} = 0,136$, $y_{Vc} = 0 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,84$ und $s_{Vc} = 0,153$, $y_{Vc} = 0 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,78$. 55
- Abb. 21 Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur auf die Parameter ΔH_a , s_{Na} und s_{Vc} der Photosynthesekenngröße T_p . Funktionen mit Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a): $\Delta H_a = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = 1,35 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 25,0 \text{ kJ mol}^{-1}$, $R^2 = 0,58$; in (b): $s_{Na} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = -0,317 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 14,6 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,63$; in (c): $s_{Vc} = z_1 T_W + z_2$, $z_1 = -5,41 \text{ K}^{-1}$, $z_2 = 0,223$, $R^2 = 0,75$. 56

- Abb. 22 Temperaturabhängigkeit von I^* (normiert auf 1 bei $T_{\text{ref}} = 25 \text{ °C}$) mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktion nach Gl. 12 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß: $\Delta H_a = 35,0 \text{ kJ mol}^{-1}$, $p_{25} = 1$, $R^2 = 0,94$. 59
- Abb. 23 Stickstoffabhängigkeit von I_{25}^* für die Blatttagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 22 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{\Gamma} = -4,23 \text{ } \mu\text{mol m}^2 \text{ mol}^{-1} \text{ g}^{-1}$, $y_{\Gamma} = 45,1 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$, $R^2 = 0,09$ und $s_{\Gamma} = -0,34 \text{ } \mu\text{mol m}^2 \text{ mol}^{-1} \text{ g}^{-1}$, $y_{\Gamma} = 39,2 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$, $R^2 = 0,03$. 60
- Abb. 24 Temperaturabhängigkeit von K_c und K_o mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktionen nach Gl. 12 mit den Parametern und den Bestimmtheitsmaßen für K_c und K_o : $\Delta H_a = 52,2 \text{ kJ mol}^{-1}$, $p_{25} = 533 \text{ } \mu\text{mol mol}^{-1}$, $R^2 = 0,39$ und $\Delta H_a = 43,5 \text{ kJ mol}^{-1}$, $p_{25} = 367 \text{ mmol mol}^{-1}$, $R^2 = 0,40$. 61
- Abb. 25 (a) Korrelation von θ und φ_a bei gleichzeitiger Schätzung beider Kenngrößen aus Lichtresponsekurven. (b) Berechnete Lichtresponsekurven mit den in der Abb. angegebenen Kenngrößen (Einheiten siehe Text). 62
- Abb. 26 Nettophotosyntheseraten A_n und stomatäre Leitfähigkeiten g_s in Abhängigkeit von der Strahlung bei 4 unterschiedlichen Stickstoffgehalten. (a) vier gemessene Lichtresponsekurven (durchgehende Linien) mit den dazugehörigen mittleren RuBP-gesättigten Photosyntheseraten (gepunktet); (b) vier gemessene Leitfähigkeits-Responsekurven. Daten aus Versuch E2. 63

- Abb. 27 Stickstoffabhängigkeit von φ_a für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 23 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $\gamma_1 = 0,464 \text{ mol mol}^{-1}$, $\gamma_2 = 2,018 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $R^2 = 0,66$ und $\gamma_1 = 0,427 \text{ mol mol}^{-1}$, $\gamma_2 = 2,308 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $R^2 = 0,20$. 65
- Abb. 28 Stickstoffabhängigkeit von θ für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 24 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $\delta_1 = 0,783 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $\delta_2 = -0,258$, $R^2 = 0,47$ und $\delta_1 = 0,753 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $\delta_2 = -0,365$, $R^2 = 0,34$. 66
- Abb. 29 Stickstoffabhängigkeit von $R_{\text{dark}25}$ für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{\text{Na}} = 0,621 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,118 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,64$ und $s_{\text{Na}} = 0,463 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,118 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,19$. 67
- Abb. 30 $R_{\text{dark}25}$ - $V_{\text{m}25}$ -Abhängigkeit für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 25 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $s_{\text{Vc}} = 6,72 \cdot 10^{-3}$, $y_{\text{Vc}} = 0,272 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,60$ und $s_{\text{Vc}} = 4,49 \cdot 10^{-3}$, $y_{\text{Vc}} = 0,272 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $R^2 = 0,25$. 67
- Abb. 31 Vergleich der $V_{\text{m}25}$ - N_a -Abhängigkeit mit Werten aus den Licht- und CO_2 -Responsekurven für $V_{\text{m}25}$ für Versuch E2 (a) und Versuch E3 (b). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen für die durchgehende und gestrichelte Linie in (a): $s_{\text{Na}} = 65,9 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,176 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,87$ und $s_{\text{Na}} = 64,1 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,153 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,88$. Parameter

- und Bestimmtheitsmaße für die durchgehende und gestrichelte Linie in (b): $s_{\text{Na}} = 66,2 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,653 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,87$ und $s_{\text{Na}} = 56,6 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$, $N_{\text{amin}} = 0,112 \text{ g m}^{-2}$, $R^2 = 0,85$. 68
- Abb. 32 Stickstoffabhängigkeit der Kenngröße m für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 24 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b): $\delta_1 = 15,2 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $\delta_2 = -0,563$, $R^2 = 0,50$ und $\delta_1 = 13,0 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$, $\delta_2 = -0,365$, $R^2 = 0,22$. 69
- Abb. 33 Stickstoffabhängigkeit der minimalen stomatären Leitfähigkeit g_{min} für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) der Versuche E2 bis E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). 70
- Abb. 34 Untersuchungen zur Reproduzierbarkeit der Photosynthesemessungen A_{max} . Die Säulen stellen die erste Messung je Blatt dar, die Fehlerbalken die Differenz zwischen erster und zweiter Messung. Anzahl der Messungen in E2: $n = 12$, in E3: $n = 8$. 71
- Abb. 35 Einfluss der Bestrahlungsrichtung auf die Nettophotosyntheserate A_{max} und die stomatäre Leitfähigkeit g_{smax} . Die Säulen stellen die Werte A_{max} und g_{smax} bei Bestrahlung der Blattoberseite dar, die Balken die Differenz von A_{max} und g_{smax} zwischen ober- und unterseitiger Bestrahlung. Anzahl der Wiederholungen in E2: $n = 9$, in E3: $n = 8$. 72
- Abb. 36 Einfluss des Messpunktes innerhalb der Blattspreiten auf die Nettophotosyntheserate A_{max} und die stomatäre Leitfähigkeit g_{smax} . Messungen an der Spitze, der Mitte und dem Grund der Blattspreiten. Anzahl der Wiederholungen: $n = 8$. 73

- Abb. 37 Tagesverläufe der photosynthetisch aktiven Strahlung Q_i (durchgehende Linie), der Blatttemperatur T_{BL} (gestrichelte Linie) und des Blatt-Luft-Dampfdrucksättigungsdefizites V_{pdL} (gepunktete Linie) für die Messungen an Blatt a, b und c. 77
- Abb. 38 Gemessene Daten (graue Kreise) und simulierte Daten (Linien) der Nettophotosyntheserate A_n , der Transpirationsrate E und der stomatären Leitfähigkeit g_s für drei ausgewählte Tagesverläufe. Gepunktete Linie: Modell ohne Ψ -Einfluss auf g_s , V_{cmax} und J_{max} , durchgehende Linie: Modell mit Ψ -Einfluss auf g_s , V_{cmax} und J_{max} , wobei die Parameter der Zeitabhängigkeit von Ψ_{crit} für jeden Tagesgang separat geschätzt wurden, gestrichelte Linie: Modell mit Ψ -Einfluss auf g_s , V_{cmax} und J_{max} mit einem einheitlichen Parametersatz für die Zeitabhängigkeit von Ψ_{crit} für alle 18 Tagesverläufe (weitere Erklärungen siehe Text). 78
- Abb. 39 Mittlerer Tagesverlauf des Blattwasserpotentials Ψ (Mittelwerte mit Standardabweichungen). $\Psi = w_1 t^2 + w_2 t + w_3$, mit $w_1 = 0,013 \text{ MPa h}^{-2}$, $w_2 = -0,397 \text{ MPa h}^{-1}$, $w_3 = 1,51 \text{ MPa}$, $\Psi = -0,561 \text{ MPa}$ wenn $t < 0600 \text{ h}$ ($R^2 = 0,98$). 79
- Abb. 40 Vergleich der gemessenen ($A_{n,mea}$, E_{mea} , $g_{s,mea}$) und simulierten ($A_{n,sim}$, E_{sim} , $g_{s,sim}$) Tagesverläufe der Nettophotosyntheserate A_n , der Transpirationsrate E und der stomatären Leitfähigkeit g_s . Für die Simulation wurde ein Parametersatz verwendet, bei dem eine einheitliche Zeitabhängigkeit des Parameters Ψ_{crit} für alle 18 Tagesverläufe verwendet wurde (entspricht den durchgezogenen Linien in Abb. 38). Statistische Angaben in Tab. 10. Durchgezogenen Linien: Regression der gemessenen gegen die geschätzten Werte; unterbrochene Linie: 1:1-Diagonale. 82

Anhang

Tab. A1: Parameter mit Konfidenzintervallen der Temperatur- und Stickstofffunktionen (Gl. 12 und 21) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße V_{cmax} . Die Parameter wurden an den Blattetagen 4 und F-1 der Versuche E1 bis E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	s_{Na} ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$)	N_{amin} (g m^{-2})	ΔH_a (kJ mol^{-1})	ΔH_d (kJ mol^{-1})	ΔS_d ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)	R^2
E1	16	4	-	B1	63,2	0,198	50,3	-	-	0,94
					[60,5; 65,9]		[46,3; 54,2]			
E2	13	4	-	B1	59,3	0,198	46,0	-	-	0,93
					[57,4; 61,1]		[43,1; 49,0]			
	16	4	-	B1	68,0	0,198	49,6	-	-	0,95
					[65,6; 70,3]		[46,4; 52,9]			
	22	4	-	B1	69,5	0,198	52,9	-	-	0,95
					[67,0; 72,0]		[49,6; 56,1]			
	13+16 +22	4	-	B2	64,9	0,198	49,4	-	-	0,92
					[63,4; 66,4]		[47,2; 51,5]			
E3	10,5	4	N0	B1	68,9	0,198	-	-	-	0,93
					[66,3; 71,6]					
	10,5	4	N60	B1	62,9	0,198	-	-	-	0,84
					[59,4; 66,4]					
	14	F-1	N0	B1	69,8	0,198	-	-	-	0,84
[67,0; 72,5]										
14	F-1	N60	B1	67,6	0,198	-	-	-	0,78	
				[64,8; 70,3]						
10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	67,3	0,198	-	-	-	0,84	
				[65,9; 68,8]						
E1 + E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	63,2	0,198	-	-	-	0,92
					[62,0; 64,3]					

Tab. A2: Parameter mit Konfidenzintervallen der Temperaturfunktion mit Deaktivierungsterm und der Stickstofffunktion (Gl. 13 und 21) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße V_{cmax} . Die Parameter wurden an den Blättern 4 der Versuche E1 bis E2 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt; ^(a) übernommen von Müller et al., 2005.

Versuch	T _w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	S _{Na} ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$)	N _{amin} (g m^{-2})	ΔH_a (kJ mol^{-1})	ΔH_d (kJ mol^{-1})	ΔS_d ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)	R ²
E1	16	4	-	B1	70,7	0,198	84,5	149,3 ^(a)	486 ^(a)	0,94
					[67,4; 74,0]		[79,7; 89,2]			
E2	13	4	-	B1	64,7	0,198	84,9	149,3 ^(a)	486 ^(a)	0,93
					[62,5; 66,8]		[81,6; 88,3]			
	16	4	-	B1	72,9	0,198	90,1	149,3 ^(a)	486 ^(a)	0,95
					[70,4; 75,6]		[86,5; 93,6]			
	22	4	-	B1	74,2	0,198	94,6	149,3 ^(a)	486 ^(a)	0,95
					[71,5; 76,9]		[91,1; 98,1]			
	13+16 +22	4	-	B2	69,9	0,198	89,7	149,3 ^(a)	486 ^(a)	0,92
					[68,2; 71,7]		[87,3; 92,1]			

Tab. A3: Parameter mit Konfidenzintervallen der Temperatur- und Stickstofffunktionen (Gl. 13 und 21) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße J_{\max} . Die Parameter wurden an den Blättern 4 und F-1 der Versuche E1 bis E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	s_{Na} ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$)	N_{amin} (g m^{-2})	ΔH_a (kJ mol^{-1})	ΔH_d (kJ mol^{-1})	ΔS_d ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)	R^2
E1	16	4	-	B1	147	0,225	50,8	152,3	495	0,90
					[140; 154]		[45,4; 56,2]			
E2	13	4	-	B1	152	0,225	42,4	152,3	495	0,81
					[146,7; 158]		[38,2; 46,7]			
	16	4	-	B1	150	0,225	50,4	152,3	495	0,84
					[144; 156]		[45,7; 55,0]			
22	4	-	B1	133	0,225	57,2	152,3	495	0,84	
				[127; 139]		[52,5; 61,9]				
13+16 +22	4	-	B2	146	0,225	48,9	152,3	495	0,82	
					[142; 149]		[46,2; 51,6]			
E3	10,5	4	N0	B1	192	0,225	-	-	-	0,86
					[173; 208]					
	10,5	4	N60	B1	184	0,225	-	-	-	0,86
					[172; 195]					
	14	F-1	N0	B1	150	0,225	-	-	-	0,82
[143; 158]										
14	F-1	N60	B1	145	0,225	-	-	-	0,77	
				[138; 153]						
10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	165	0,225	-	-	-	0,79	
					[159; 171]					
E1 + E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	151	0,225	-	-	-	0,82
					[147; 155]					

Tab. A4: Parameter mit Konfidenzintervallen der Temperatur- und V_{cmax} -Funktionen (Gl. 13 und 25) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße J_{max} . Die Parameter wurden an den Blättern 4 und F-1 der Versuche E1 bis E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	s_{V_c}	y_{V_c} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	ΔH_a (kJ mol^{-1})	ΔH_d (kJ mol^{-1})	ΔS_d ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)	R^2
E1	16	4	-	B1	2,37	0	49,4	152,3	495	0,93
					[2,27; 2,47]		[44,6; 54,1]			
E2	13	4	-	B1	2,49	0	42,962	152,3	495	0,87
					[2,41; 2,56]		[39,5; 46,4]			
	16	4	-	B1	2,10	0	50,3	152,3	495	0,85
					[2,02; 2,18]		[45,8; 54,9]			
	22	4	-	B1	1,82	0	56,7	152,3	495	0,87
					[1,75; 1,90]		[52,5; 61,0]			
	13+16 +22	4	-	B2	2,13	0	49,4	152,3	495	0,81
					[2,08; 2,18]		[46,7; 52,2]			
E3	10,5	4	N0	B1	2,75	0	-	-	-	0,93
					[2,55; 2,94]					
	10,5	4	N60	B1	2,72	0	-	-	-	0,93
					[2,59; 2,86]					
	14	F-1	N0	B1	2,09	0	-	-	-	0,94
					[2,02; 2,16]					
14	F-1	N60	B1	2,06	0	-	-	-	0,91	
				[1,99; 2,14]						
10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	2,34	0	-	-	-	0,86	
E1 + E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	2,21	0	-	-	-	0,83
					[2,17; 2,25]					

Tab. A5: Parameter mit Konfidenzintervallen der Temperatur- und Stickstofffunktionen (Gl. 13 und 21) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße T_p . Die Parameter wurden an den Blatttagen 4 und F-1 der Versuche E2 bis E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	s_{Na} ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$)	N_{amin} (g m^{-2})	ΔH_a (kJ mol^{-1})	ΔH_d (kJ mol^{-1})	ΔS_d ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)	R^2
E2	13	4	-	B1	$\frac{9,67}{[9,39; 9,94]}$	0,229	$\frac{38,6}{[35,4; 41,8]}$	152,3	495	0,83
	16	4	-	B1	$\frac{9,47}{[9,18; 9,76]}$	0,229	$\frac{52,7}{[49,4; 56,1]}$	152,3	495	0,90
	22	4	-	B1	$\frac{8,40}{[8,12; 8,68]}$	0,229	$\frac{52,8}{[49,2; 56,5]}$	152,3	495	0,90
	13+16 +22	4	-	B2	$\frac{9,25}{[9,10; 9,44]}$	0,229	$\frac{47,0}{[44,8; 49,2]}$	152,3	495	0,85
E3	10,5	4	N0	B1	$\frac{12,9}{[12,5; 13,4]}$	0,229	-	-	-	0,95
	10,5	4	N60	B1	$\frac{11,6}{[10,9; 12,4]}$	0,229	-	-	-	0,85
	14	F-1	N0	B1	$\frac{9,40}{[9,07; 9,73]}$	0,229	-	-	-	0,88
	14	F-1	N60	B1	$\frac{9,16}{[8,78; 9,54]}$	0,229	-	-	-	0,79
	10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	$\frac{10,7}{[10,3; 11,0]}$	0,229	-	-	-	0,76
E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	$\frac{8,58}{[8,33; 8,82]}$	0,229	-	-	-	0,75

Tab. A6: Parameter mit Konfidenzintervallen der Temperatur- und V_{cmax} -Funktionen (Gl. 13 und 25) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße T_p . Die Parameter wurden an den Blatttagen 4 und F-1 der Versuche E2 und E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	s_{Vc}	y_{Vc} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	ΔH_a (kJ mol^{-1})	ΔH_d (kJ mol^{-1})	ΔS_d ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)	R^2
E2	13	4	-	B1	0,153 [0,149; 0,157]	0	40,3 [37,6; 43,1]	152,3	495	0,86
	16	4	-	B1	0,132 [0,127; 0,136]	0	52,5 [49,1; 56,0]	152,3	495	0,90
	22	4	-	B1	0,116 [0,112; 0,119]	0	54,2 [50,9; 57,6]	152,3	495	0,92
	13+16 +22	4	-	B2	0,136 [0,133; 0,138]	0	49,5 [47,2; 51,7]	152,3	495	0,84
E3	10,5	4	N0	B1	0,180 [0,172; 0,189]	0	-	-	-	0,91
	10,5	4	N60	B1	0,177 [0,165; 0,189]	0	-	-	-	0,83
	14	F-1	N0	B1	0,132 [0,128; 0,136]	0	-	-	-	0,94
	14	F-1	N60	B1	0,133 [0,128; 0,137]	0	-	-	-	0,88
	10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	0,153 [0,147; 0,158]	0	-	-	-	0,78
E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	0,143 [0,139; 0,147]	0	-	-	-	0,76

Tab. A7: Parameter mit Konfidenzintervallen der Temperatur- und Stickstofffunktionen (Gl. 12 und 22) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße Γ^* . Die Parameter wurden an den Blattetagen 4 und F-1 der Versuche E1-E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	s_{Γ^*} ($\mu\text{mol m}^2 \text{ mol}^{-1} \text{ g}^{-1}$)	y_{Γ^*} ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	ΔH_a (kJ mol^{-1})	R^2
E1	16	4	-	B1	-3,56	46,8	33,0	0,85
					[-5,40; -1,72]	[44,0; 49,6]	[30,0; 36,0]	
E2	13	4	-	B1	-3,96	45,3	36,9	0,96
					[-4,70; -3,22]	[44,0; 46,5]	[35,6; 38,1]	
	16	4	-	B1	-4,45	44,8	34,4	0,94
					[-5,52; -3,39]	[43,2; 46,4]	[32,7; 36,1]	
	22	4	-	B1	-3,10	42,9	33,4	0,93
					[-4,24; -1,97]	[41,0; 44,8]	[31,6; 35,2]	
	13+16 +22	4	-	B2	-3,77	44,3	35,0	0,94
					[-4,34; -3,21]	[43,4; 45,3]	[34,0; 35,9]	
E3	10,5	4	N0	B1	-1,11	41,2	-	0,05
					[-3,37; 1,15]	[37,1; 45,3]		
	10,5	4	N60	B1	-0,60	41,1	-	0,02
					[-2,79; 1,60]	[36,2; 46,0]		
	14	F-1	N0	B1	-2,13	41,1	-	0,06
					[-4,97; 0,71]	[36,5; 45,8]		
	14	F-1	N60	B1	-2,54	42,1	-	0,13
					[-5,10; 0,02]	[37,7; 46,4]		
	10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	-0,34	39,2	-	0,03
					[-1,49; 0,80]	[37,1; 41,3]		
E1 + E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	-3,20	44,3	-	0,91
					[-3,71; -2,68]	[43,5; 45,2]		

Tab. A8: Parameter mit Konfidenzintervallen der Temperaturfunktion (Gl. 12) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße K_c . Die Parameter wurden an den Blatttagen 4 im Versuch E2 bei 3 Anzuchttemperaturen mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N- Stufe	Schätz- ung	K_{c25} ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	ΔH_a (kJ mol^{-1})	R^2
E2	13	4	-	B1	576	40,7	0,32
					[510; 642]	[29,8; 51,5]	
	16	4	-	B1	532	53,4	0,40
					[451; 613]	[39,4; 67,4]	
	22	4	-	B1	466	68,1	0,48
					[380; 552]	[52,1; 84,2]	
	13+16 +22	4	-	B2	533	52,2	0,39
					[488; 577]	[44,6; 59,8]	

Tab. A9: Parameter mit Konfidenzintervallen der Temperaturfunktion (Gl. 12) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße K_o . Die Parameter wurden an den Blattetagen 4 im Versuch E2 bei 3 Anzuchttemperaturen mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N- Stufe	Schätz- ung	K_{o25} (mmol mol ⁻¹)	ΔH_a (kJ mol ⁻¹)	R^2
E2	13	4	-	B1	413	45,5	0,45
					[377; 449]	[37,3; 53,7]	
	16	4	-	B1	354	49,6	0,47
					[316; 391]	[39,9; 59,4]	
	22	4	-	B1	320	37,7	0,36
					[289; 351]	[28,7; 46,7]	
	13+16 +22	4	-	B2	367	43,5	0,40
					[346; 388]	[38,2; 48,8]	

Tab. A10: Parameter mit Konfidenzintervallen der Stickstofffunktion (Gl. 23) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße ϕ_a . Die Parameter wurden an den Blatttagen 4 und F-1 der Versuche E2 und E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N- Stufe	Schätz- ung	γ_1 (mol mol ⁻¹)	γ_2 (m ² g ⁻¹)	R^2
E2	13	4	-	B1	0,450	2,39	0,62
					[0,434; 0,465]	[1,98; 2,81]	
	16	4	-	B1	0,464	2,01	0,68
					[0,428; 0,5]	[1,43; 2,60]	
	22	4	-	B1	0,502	1,47	0,76
					[0,458; 0,546]	[1,05; 1,89]	
	13+16 +22	4	-	B2	0,464	2,02	0,66
					[0,449; 0,479]	[1,75; 2,28]	
E3	10,5	4	N0	B1	0,462	1,71	0,47
					[0,425; 0,498]	[1,03; 2,39]	
	10,5	4	N60	B1	0,442	1,92	0,14
					[0,402; 0,481]	[0,59; 3,26]	
	14	F-1	N0	B1	0,406	3,48	0,15
					[0,395; 0,416]	[2,39; 4,56]	
	14	F-1	N60	B1	0,407	2,77	0,13
					[0,393; 0,42]	[1,63; 3,92]	
	10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	0,427	2,31	0,20
					[0,416; 0,438]	[1,84; 2,77]	
E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	0,437	2,29	0,41
					[0,428; 0,446]	[2,02; 2,56]	

Tab. A11: Parameter mit Konfidenzintervallen der Stickstofffunktion (Gl. 24) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße θ . Die Parameter wurden an den Blattetagen 4 und F-1 der Versuche E2 und E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	δ_1 (m ² g ⁻¹)	δ_2 (dimensionslos)	R^2
E2	13	4	-	B1	0,787	-0,278	0,44
					[0,749; 0,825]	[-0,384; -0,173]	
	16	4	-	B1	0,786	-0,282	0,64
					[0,748; 0,825]	[-0,382; -0,183]	
	22	4	-	B1	0,761	-0,175	0,28
					[0,711; 0,811]	[-0,307; -0,043]	
	13+16 +22	4	-	B2	0,783	-0,258	0,47
					[0,760; 0,806]	[-0,319; -0,197]	
E3	10,5	4	N0	B1	0,855	-0,440	0,49
					[0,756; 0,954]	[-0,662; -0,219]	
	10,5	4	N60	B1	0,860	-0,399	0,43
					[0,687; 1,03]	[-0,677; -0,121]	
	14	F-1	N0	B1	0,730	-0,396	0,52
					[0,673; 0,780]	[-0,55; -0,242]	
	14	F-1	N60	B1	0,677	-0,448	0,31
					[0,558; 0,795]	[-0,784; -0,112]	
	10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	0,753	-0,365	0,34
					[0,709; 0,798]	[-0,472; -0,257]	
E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	0,767	-0,321	0,43
					[0,745; 0,790]	[-0,379; -0,264]	

Tab. A12: Parameter mit Konfidenzintervallen der Stickstofffunktion (Gl. 21) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße R_{dark25} . Die Parameter wurden an den Blattetagen 4 und F-1 der Versuche E2 und E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	s_{Na} ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$)	N_{amin} (g m^{-2})	R^2
E2	13	4	-	B1	0,621	0,118	0,70
					[0,570; 0,672]		
	16	4	-	B1	0,564	0,118	0,49
					[0,471; 0,657]		
22	4	-	B1	0,698	0,118	0,81	
				[0,627; 0,768]			
13+16 +22	4	-	B2	0,621	0,118	0,64	
					[0,581; 0,660]		
E3	10,5	4	N0	B1	0,509	0,118	0,28
					[0,378; 0,639]		
	10,5	4	N60	B1	0,295	0,118	0,34
					[0,198; 0,392]		
	14	F-1	N0	B1	0,503	0,118	0,36
[0,447; 0,559]							
14	F-1	N60	B1	0,500	0,118	0,21	
				[0,434; 0,567]			
10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	0,463	0,118	0,19	
					[0,420; 0,506]		
E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	0,491	0,118	0,26
					[0,459; 0,523]		

Tab. A13: Parameter mit Konfidenzintervallen der V_{cmax} -Abhängigkeit (Gl. 25) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße R_{dark25} . Die Parameter wurden an den Blatttagen 4 und F-1 der Versuche E2 und E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	$s_{Vc} * 10^{-3}$ (dimensionslos)	y_{Vc} ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	R^2
E2	13	4	-	B1	7,43	0,272	0,68
					[6,60; 8,26]		
	16	4	-	B1	5,71	0,272	0,45
					[4,37; 7,05]		
	22	4	-	B1	6,65	0,272	0,72
					[5,63; 7,66]		
	13+16 +22	4	-	B2	6,72	0,272	0,60
					[6,13; 7,32]		
E3	10,5	4	N0	B1	5,03	0,272	0,38
					[3,21; 6,84]		
	10,5	4	N60	B1	2,53	0,272	0,39
					[0,96; 4,09]		
	14	F-1	N0	B1	4,84	0,272	0,31
					[4,01; 5,68]		
	14	F-1	N60	B1	4,80	0,272	0,32
					[3,89; 5,72]		
	10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	4,49	0,272	0,25
					[3,90; 5,08]		
E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	4,86	0,272	0,24
					[4,40; 5,32]		

Tab. A14: Parameter mit Konfidenzintervallen der Stickstofffunktion (Gl. 24) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße m . Die Parameter wurden an den Blatttagen 4 und F-1 der Versuche E2 und E3 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt.

Versuch	T_w (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	δ_1 ($m^2 g^{-1}$)	δ_2 (dimensionslos)	R^2
E2	13	4	-	B1	13,6	-0,597	0,52
					[12,5; 14,7]	[-0,792; -0,401]	
	16	4	-	B1	16	-0,555	0,64
					[14,3; 17,6]	[-0,773; -0,336]	
	22	4	-	B1	17,5	-0,536	0,37
					[14,5; 20,4]	[-0,905; -0,167]	
	13+16 +22	4	-	B2	15,2	-0,563	0,50
					[14,2; 16,2]	[-0,710; -0,416]	
E3	10,5	4	N0	B1	13,8	-0,486	0,59
					[12,5; 15,1]	[-0,662; -0,310]	
	10,5	4	N60	B1	12,2	-0,329	0,14
					[8,1; 16,3]	[-0,834; 0,175]	
	14	F-1	N0	B1	12,1	-0,297	0,16
					[10,8; 13,5]	[-0,521; -0,073]	
	14	F-1	N60	B1	14,7	-0,489	0,20
					[11,9; 17,4]	[-0,875; -0,103]	
	10,5 + 14	4 + F-1	N0 + N60	B2	13,0	-0,365	0,22
					[12,1; 13,9]	[-0,495; -0,236]	
E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	14,7	-0,548	0,42
					[14,0; 15,3]	[-0,640; -0,456]	

Selbstständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig und nur unter Verwendung der angegebenen Literatur und Hilfsmittel angefertigt habe.

Mit dieser wissenschaftlichen Arbeit wurden noch keine vergeblichen Promotionsversuche unternommen.

Des Weiteren erkläre ich, dass keine Strafverfahren gegen mich anhängig sind.

Ort, Datum

Unterschrift

Lebenslauf

Henning Braune

Adresse: Breite Straße 45
39 171 Altenweddingen
Telefon: (01 79) 93 17 244
Fax: (03 92 05) 69 68 2
E-Mail: Henning.Braune@landw.uni-halle.de

P e r s ö n l i c h e A n g a b e n

Geburtsdatum: 22.04.1981
Geburtsort: Magdeburg
Familienstand: ledig

S c h u l b i l d u n g

09.1987 - 08.1991 Wilhelm-Pieck-Schule Altenweddingen
09.1991 - 07.1999 Börde-Gymnasium Wanzleben
Abschluss: Abitur (Note: 1,7)

W e h r d i e n s t

07.1999 - 04.2000 Grundwehrdienst Klausewitz-Kaserne Burg

S t u d i u m

04.2000 - 01.2004 Agrarwissenschaften, Ausrichtung Pflanzenbauwissenschaften
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Studieninhalte:
- Pflanzenbau und Grünland (Note: 1,0)
- Pflanzenschutz (Note: 1,3)
- Pflanzenernährung (Note: 1,0)
- Unternehmensführng/ Marketing (Note: 1,0)
- Taxations- und Steuerlehre (Note: 2,3)

- Nutztierwissenschaften (Note: 1,3)
Thema der Diplomarbeit:
„Einsetzbarkeit elementaren Schwefels zur pH-Absenkung
und Verbesserung der Nährstoffverfügbarkeit in alkalischen
Lössböden Sachsen-Anhalts“ (Note: 1,0; mit Auszeichnung)
Abschluss: Dipl. -Ing. agr. (Note: 1,2)

07.2001 - 09.2001 Betriebliches Praktikum,
Landwirtschaftsbetrieb Dr. Herbert-Otto Braune

07.2002 - 09.2002 Betriebliches Praktikum,
Landwirtschaftsbetrieb Spengler&Kirchhof GbR

B e r u f s p r a x i s

05.2003 - 09.2003 Hilfwissenschaftliche Tätigkeit,
Institut für Pflanzenernährung und Bodenkunde, Martin-Luther-
Universität Halle-Wittenberg
- Betreuung von Gefäßversuchen
- Labortätigkeit

05.2004 - 09.2004 Hilfwissenschaftliche Tätigkeit,
Institut für Acker- und Pflanzenbau, Martin-Luther-Universität
Halle-Wittenberg
- matlabbasierte Auswertung von Feldversuchsdaten

09.2004 - heute Wissenschaftlicher Mitarbeiter,
Lehrstuhl Spezieller Pflanzenbau, Institut für Agrar- und
Ernährungswissenschaften, Martin-Luther-Universität Halle-
Wittenberg

09.2005 Forschungsaufenthalt an den Universitäten in Brünn und Prag im
Rahmen des SOKRATES-Doktorandenaustauschprogramms

10.2006 – 11.2006 Forschungsaufenthalt in Frankreich, Centre de Versailles-Grignon
U.M.R. INRA, finanziert durch die Deutsche
Forschungsgesellschaft (DFG)

W e i t e r e I n f o r m a t i o n e n

Computer: MS Office, Matlab, SAS, SigmaPlot

Sprachen: Englisch (gute Kenntnisse)
 Russisch (Grundkenntnisse)

Interessen: Joggen, Ski fahren, Standard- und Lateinamerikanische Tänze

Ort, Datum

Unterschrift

Liste der Veröffentlichungen

Braune H., Müller J. und Diepenbrock W., 2007: Measurement and modelling awn photosynthesis of barley (*Hordeum vulgare* L.) for Virtual Crop Models. *Pflanzenbauwissenschaften*, im Druck.

Müller J., Wernecke P., Braune H. und Diepenbrock W., 2007: Photosynthesis and carbon balance. In: Vos J., Marcelis L.F.M., de Visser P.H.B., Struik P.C. und Evers J.B. (eds.): *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. Springer, Wageningen, 91-101.

Tagungsbeiträge:

Müller J., Braune H., Kahlau A., Diepenbrock W., 2005: Integrating leaf physiology into virtual plant models: A leaf-based process model that couples photosynthesis, senescence, N-status, and C-balance. *Mitteilung der Gesellschaft für Pflanzenbauwissenschaften* **17**, 337-338.

Müller J., Wernecke, P., Braune H., Diepenbrock W., 2005: Virtual Crop Model-
Barley: Kopplung von Pflanzenarchitektur, Strahlungsinterzeption und Stoffbildung. *Mitteilung der Gesellschaft für Pflanzenbauwissenschaften* **18**, 290-291.