

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

<b>Zusammenfassung</b> .....	iii
<b>Summary</b> .....	vi
<b>Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen</b> .....	viii
<b>Verzeichnis der verwendeten Variablen</b> .....	ix
<b>1 Einleitung</b> .....	1
1.1 Ausgangspunkt .....	1
1.2 Zielstellungen und Stand der Literatur .....	3
<b>2 Modellbeschreibung</b> .....	6
2.1 LEAFC3-N .....	6
2.2 Modellmodifikationen .....	9
<b>3 Material und Methoden</b> .....	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
<b>4 Modellparametrisierung</b> .....	27
4.1 Pflanzenentwicklung und Stickstoffdynamik .....	27
4.2 Stickstoffabhängigkeit der Nettphotosyntheserate $A_n$ und der stomatären Leitfähigkeit $g_s$ .....	30
4.3 Parameter der Temperatur- und Stickstofffunktionen auf Grundlage der CO <sub>2</sub> - 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 <sub>2</sub> -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 $\phi_a$ .....	64
4.4.3 Krümmungsparameter $\theta$ .....	65
4.4.4 Dunkelatmungsrate $R_{\text{dark}25}$ .....	66
4.4.5 Vergleich von $V_{\text{cmax}}$ aus Licht- und CO <sub>2</sub> -Responsekurven.....	68
4.4.6 Kenngröße $m$ .....	69
4.4.7 Minimale stomatäre Leitfähigkeit $g_{\text{smin}}$ .....	70
4.5 Untersuchungen zur Überprüfung der Messmethodik.....	70
4.6 Zusammenfassung der Parametrisierung .....	74
<b>5 Modellvalidierung – Simulation von Tagesverlaufsmessungen</b> .....	<b>77</b>
<b>6 Diskussion</b> .....	<b>83</b>
6.1 Abhängigkeit der Photosynthesekenngrößen vom Blattstickstoffgehalt $N_a$ und der maximalen Carboxylierungsrate $V_{\text{cmax}}$ .....	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
<b>Literaturverzeichnis</b> .....	<b>92</b>
<b>Tabellenverzeichnis</b> .....	<b>101</b>
<b>Abbildungsverzeichnis</b> .....	<b>103</b>
<b>Anhang</b> .....	<b>111</b>

---

## 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 CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>O-Gasaustausch in Abhängigkeit von den wichtigen Zustandsgrößen Strahlung, Temperatur, CO<sub>2</sub>- und O<sub>2</sub>-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 C<sub>3</sub>-Pflanzen, wodurch es für verschiedene C<sub>3</sub>-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 C<sub>3</sub>-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<sub>2</sub>- und Lichtresponsekurven) an zwei Blattinsertionsstufen gemessen. Aus diesen Daten ließen sich die photosynthetischen Kenngrößen wie zum Beispiel die maximale Carboxylierungsrate  $V_{\text{cmax}}$ , die maximale Elektronentransportrate  $J_{\text{max}}$  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  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  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<sub>3</sub>-Pflanzenarten hinsichtlich der Funktionsparameter zum Teil deutliche Unterschiede bestehen.

Zur Validierung des Modells wurden Tagesverläufe der Nettophotosyntheserate  $A_n$ , 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  $\Psi$  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 CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O gas exchange in relation to the input variables radiation, temperature, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> 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 C<sub>3</sub> plants (therefore it can be parameterised and used for different C<sub>3</sub> 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 (CO<sub>2</sub> 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  $V_{\text{cmax}}$ , the maximum electron transport rate  $J_{\text{max}}$  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  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ , 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  $\Psi$  on  $g_s$ ,  $V_{\text{cmax}}$ , and  $J_{\text{max}}$ .

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 Stickstoffdüngevarianten in den Freilandversuchen
NADPH <sup>+</sup>	Nicotinsäureamid-Adenosin-Dinucleotid-Phosphat,
NRM	Summe der Abweichungsquadrate zwischen beobachteten und simulierten Größen (Gl. 37)
PGA	Phosphoglycerinaldehyd
RMSE	Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung
RMSE <sub>s</sub> , RMSE <sub>s,r</sub>	systematischer Anteil von RMSE, relativer systematischer Anteil von RMSE
RMSE <sub>u</sub> , RMSE <sub>u,r</sub>	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 ( $\text{g m}^{-2}$ )
VpdL	Blatt-Luft-Dampfdrucksättigungsdefizit (kPa)

## Verzeichnis der verwendeten Variablen

$\alpha$	Absorptionsfaktor für photosynthetisch aktive Strahlung (dimensionslos); Gl. 10 und 30
$\beta_1, \beta_2$	Faktoren der $W_p$ -Limitierung (dimensionslos); Gl. 17
$\gamma_1, \gamma_2$	Parameter der Stickstoffabhängigkeit von $\varphi_a$ , $\gamma_1$ ( $\text{mol mol}^{-1}$ ), $\gamma_2$ ( $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ ); Gl. 23
$\Gamma, \Gamma^*, \Gamma_{25}^*$	$\text{CO}_2$ -Kompensationspunkt ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) in Anwesenheit der mitochondrialen Atmung, in Abwesenheit der mitochondrialen Atmung, $\Gamma^*$ bei $T_{\text{ref}}$
$\delta_1, \delta_2$	Parameter der Stickstoffabhängigkeit von $m$ und $\theta$ , $\delta_1$ ( $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ ), $\delta_2$ (dimensionslos); Gl. 24
$\Delta H_a, \Delta H_d$	Aktivierungs- und Deaktivierungsenergien zur Berechnung der Temperaturabhängigkeiten ( $\text{J mol}^{-1}$ ); Gl. 12 und 13
$\Delta S$	Entropie zur Berechnung der Temperaturabhängigkeiten ( $\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ ); Gl. 13
$\theta$	Kenngröße zur Beschreibung der Krümmung von Lichtresponsekurven (dimensionslos); Gl. 8
$\mu_1, \mu_2$	Koeffizienten des Elektronenbedarfes zum Aufbau von $\text{NADPH}^+$ und ATP ( $\text{mol mol}^{-1}$ ); Gl. 6
$\sigma$	spezifische Blattmasse (Blatttrockenmasse pro einseitiger Blattfläche, $\text{g m}^{-2}$ ); Gl. 20
$\varphi_a, \varphi_{\text{amax}}, \varphi_i$	Quantenausbeute des Elektronentransportes (Elektronen pro Quanten, $\text{mol mol}^{-1}$ ): bezogen auf die absorbierte Strahlung, maximaler Wert von $\varphi_a$ , bezogen auf die einfallende Strahlung; Gl. 11
$\Psi, \Psi_{\text{crit}}$	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),
$A_n, A_{\text{max}}$	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 $\text{CO}_2$ ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) und $\text{H}_2\text{O}$ ( $\text{mmol mol}^{-1}$ ); Gl. 27-29
$C_b, C_i$	$\text{CO}_2$ -Konzentration ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ): an der Blattoberfläche innerhalb der Grenzschicht, in den Interzellularen

---

$C_{dr}$	Verhältnis von $R_{\text{dark25}}$ zu $V_{m25}$ (dimensionslos); Gl. 14
$C_m$	Gesamtkohlenstoffgehalt bezogen auf die Trockenmasse ( $\text{mg g}^{-1}$ )
$d_1, d_2$	Parameter der linearen Kopplung von $\Psi_{\text{crit}}$ 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 $T_{\text{ref}}$
$J_{\text{mc}}$	Spezifische Elektronentransportrate pro Einheit Enzymmenge ( $\text{mol mol}^{-1} \text{s}^{-1}$ ); Gl. 20
$k_1, k_2, k_3$	Parameter der Hemmung von $R_{\text{dark25}}$ 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 $\Psi$ (dimensionslos); Gl. 26
$K_c, K_{c25}$	Michaelis-Menten-Konstante der Carboxylierung von RuBP ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), $K_c$ bei $T_{\text{ref}}$
$K_o, K_{o25}$	Michaelis-Menten-Konstante der Oxygenierung von RuBP ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ), $K_o$ bei $T_{\text{ref}}$
$K_j$	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 ( $\text{g m}^{-2}$ ), minimaler Wert von $N_a$ , Stickstoffmasse bezogen auf die Blattoberfläche ( $\text{mg g}^{-1}$ )
$O$	$\text{O}_2$ -Konzentration ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )
$p, p_{25}$	allgemeine Variable für Photosynthesekenngrößen, Kenngrößen bei $T_{\text{ref}}$ ; Gl. 12 und 13
$P$	Vertrauensbereich der Konfidenzintervallschätzung (0,95)

---

$P_B$	der Anteil des Stickstoffes, der in den Enzymen der Elektronentransportkette gebunden ist ( $\text{g g}^{-1}$ ); 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 $T_{\text{ref}}$
$R_{\text{dark}}, R_{\text{dark}25}$	$R_d$ im Dunkeln (Dunkelatmungsrate; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), $R_{\text{dark}}$ bei $T_{\text{ref}}$
$s_{\Gamma}$	Anstiegsparameter der Stickstoffabhängigkeit von $\Gamma^*$ ( $\mu\text{mol m}^2 \text{mol}^{-1} \text{g}^{-1}$ ); Gl. 22
$s_{\text{Na}}$	Anstiegsparameter der Stickstoffabhängigkeit von $V_{m25}, J_{m25}, T_{p25}, R_{\text{dark}25}$ ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ); Gl. 21
$s_{\text{Vc}}$	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 $T_{\text{ref}}$ ; Gl. 17
$T_{\text{S}}$	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 $V_c, V_{\text{cmax}}$ bei $T_{\text{ref}}$
$V_o, V_{o\text{max}}$	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 $\Psi$ , $w_1$ ( $\text{MPa h}^{-2}$ ), $w_2$ ( $\text{MPa h}^{-1}$ ), $w_3$ (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
$y_{\Gamma}$	absolutes Glied der Stickstoffabhängigkeit von $\Gamma_{25}^*$ ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ); 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 $J_{m25}$ , $T_{p25}$ , $R_{dark25}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); Gl. 25
$z_1, z_2$	Funktionsparameter zur Beschreibung der Abhängigkeit zwischen den Modellparametern $\Delta H_a$ , $s_{Na}$ 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 CO<sub>2</sub>-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 CO<sub>2</sub>- und O<sub>2</sub>-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 C<sub>3</sub>-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 C<sub>3</sub>-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 C<sub>3</sub>-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 C<sub>3</sub>-Pflanzen gleich sind wird teilweise vermutet, dass die Temperaturabhängigkeiten der Kenngrößen (Im Folgenden auch als Temperaturfunktionen bezeichnet) ebenfalls universell für C<sub>3</sub>-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  $\Delta H_a$  ( $\text{kJ mol}^{-1}$ ) der maximalen Carboxylierungsrate  $V_{\text{cmax}}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 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.

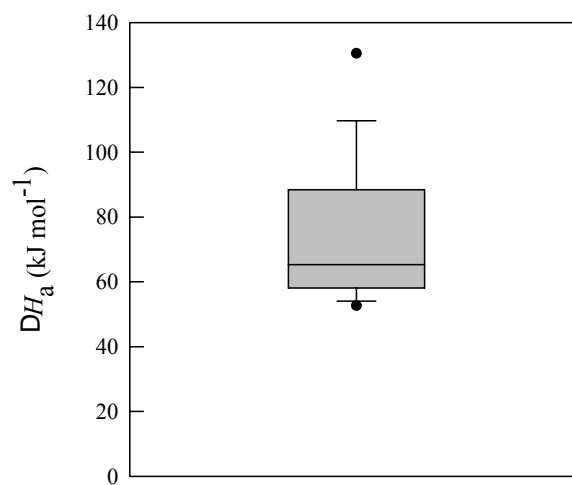


Abb. 1: Aktivierungsenergie der maximalen Carboxylierungsrate  $V_{\text{cmax}}$  als Box-Whisker-Plot. Daten von Leuning (2002; Tabelle 1). Die Box stellt 50 % der Daten dar, die Whisker schließen 80 % der Daten, die Punkte 90 % der Daten ein;  $n = 59$ .

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 Bruttphotosyntheserate 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):

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

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

$A_e$  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:

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

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

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

$V_{\text{cmax}}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ist dabei die maximale Carboxylierungsrate von RuBP,  $C_i$  und  $O$  ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) sind die  $\text{CO}_2$ - und  $\text{O}_2$ - Konzentrationen in den Interzellularen,  $\Gamma^*$  ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) ist die  $\text{CO}_2$ -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  $\mu_1$  und  $\mu_2$  beschreiben den Elektronenbedarf zum Aufbau von  $\text{NADPH}^+$  und ATP ( $\text{mol mol}^{-1}$ , Verhältnis der Stoffmengen von freigesetzten Elektronen und fixiertem  $\text{CO}_2$ ). Im Modell LEAFC3-N werden für  $\mu_1$  und  $\mu_2$  die Koeffizienten verwendet, die den Elektronenbedarf für den  $\text{NADPH}^+$ -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  $\text{mol mol}^{-1}$  (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:

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

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

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

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

$J_{\text{max}}$  ist die maximale (lichtgesättigte) Rate von  $J$ . Unter den Bedingungen der Referenztemperatur ( $T_{\text{ref}} = 298,15 \text{ K}$ ) kann  $J_{\text{max}}$  nach Gl. 9 berechnet werden, wobei  $K_j$  (dimensionslos) in LEAFC3-N auf 2 gesetzt wurde (vgl. auch Wullschleger, 1993; Leuning, 1997).  $J_{\text{m25}}$  und  $V_{\text{m25}}$  sind die entsprechenden Größen von  $J_{\text{max}}$  und  $V_{\text{cmax}}$  bei  $T_{\text{ref}}$ . Die Größe  $\theta$  (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  $Q_i$ ,  $\varphi_a$  ( $\text{mol mol}^{-1}$ , Verhältnis der Stoffmengen von Elektronen und Quanten) ist die Quantenausbeute bezogen auf die absorbierte Strahlung (effektive Quantenausbeute),  $\alpha$  (dimensionslos) ist der Absorptionsfaktor, der den Anteil der absorbierten Strahlung an der einfallenden Strahlung angibt (zur Berechnung von  $\alpha$  siehe Abschnitt Material und Methoden). Die Kenngröße  $\varphi_a$  ergibt sich aus der maximalen theoretischen Quantenausbeute  $\varphi_{\text{amax}}$  ( $0,5 \text{ mol mol}^{-1}$ ), 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  $\varphi_a$  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  $R_d$ ,  $\Gamma^*$ ,  $K_o$  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 ( $8,3145 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ),  $\Delta H_a$  ( $\text{J mol}^{-1}$ ) die Aktivierungsenergie,  $\Delta H_d$  ( $\text{J mol}^{-1}$ ) die Deaktivierungsenergie und  $\Delta S$  ( $\text{J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ) 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  $\text{CO}_2$ -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  $V_{m25}$ ,  $\varphi_a$ ,  $C_{dr}$ ,  $m$  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  $\text{CO}_2$ -Konzentration beschrieben werden, jedoch erklärt die Funktion nicht das von Harley und Sharkey (1991) beschriebene Überschneiden von  $A_n$ - $C_i$ -Kurven bei unterschiedlichen  $\text{O}_2$ -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  $\beta_1$  (dimensionslos) und  $\beta_2$  (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:

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

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

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

#### *Beschreibung der Photosynthesekenngrößen $J_{\text{m25}}$ , $T_p$ und $R_{\text{dark}}$*

Im Modell LEAFC3-N wurde  $J_{\text{m25}}$  an  $V_{\text{m25}}$  gekoppelt (Gl. 8), da aus der Literatur bekannt ist, dass  $J_{\text{m25}}$  und  $V_{\text{m25}}$  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  $J_{\text{m25}}$  zu  $V_{\text{m25}}$  in Abhängigkeit von der Anzuchttemperatur (Berry und Björkman, 1980), der atmosphärischer  $\text{CO}_2$ -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  $J_{\text{m25}}$ - $V_{\text{m25}}$ -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  $N_m$  ( $\text{g g}^{-1}$ ) die Stickstoffmasse bezogen auf die Trockenmasse,  $P_B$  ( $\text{g g}^{-1}$ ) der Anteil des Stickstoffs an der Gesamtstickstoffmasse in den Blättern, der in den Enzymen der Elektronentransportkette gebunden ist,  $\sigma$  ( $\text{g m}^{-2}$ ;  $M_A$  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  $R_{\text{dark}}$ . 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  $R_{\text{dark}}$  linear an den Stickstoffgehalt gekoppelt. Die Stickstoffabhängigkeiten von  $\varphi_a$ ,  $m$  und  $\theta$

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,  $\gamma$  und  $\delta$  sind die Parameter der nichtlinearen Funktionen zur Beschreibung der Kenngrößen  $\varphi_a$ ,  $\theta$  und  $m$ .

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

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

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  $\Psi$  (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  $m_\Psi$  (dimensionslos):

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

$\Psi_{\text{crit}}$  (MPa, Wendepunkt der Funktion) ist das kritische Wasserpotential, bei dem  $m_\Psi$  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  $\Psi$  beeinflusst. Lawlor (2002) zeigte, dass mit fallendem  $\Psi$  die Nettphotosyntheserate bei gleich bleibendem  $C_i$  sigmoid abnimmt. Da die Kenngrößen  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$  linear mit  $A_n$  korrelieren, zeigen auch diese ein sigmoides Kurvenverhalten gegenüber  $\Psi$ . Aus den in dieser Arbeit durchgeführten Tagesverlaufsmessungen geht hervor, dass sowohl  $g_s$  als auch die  $A_n$ - $C_i$ -Abhängigkeit von  $\Psi$  beeinflusst wird. Daher ersetzen wir bei den Simulationsstudien zu den Tagesverlaufsmessungen die Kenngrößen  $m$ ,  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$  durch ihre entsprechenden Funktionen des Wasserpotentials  $\Psi$  (siehe auch Abschnitt 5, Modellvalidierung).

### *Modifikation der Temperaturabhängigkeiten*

Im Modell LEAFC3-N wird die Temperaturabhängigkeit von  $V_{\text{cmax}}$  durch die Arrheniusfunktion mit Deaktivierungsterm (Gl. 13) beschrieben. Bei dieser Funktion nimmt  $V_{\text{cmax}}$  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  $\Delta H_a$ ,  $\Delta H_d$  und  $\Delta S$  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  $\Delta H_d$  und  $\Delta S$  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 Gaswechselfmessungen 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<sup>-1</sup> und 60 kg ha<sup>-1</sup> 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, CO<sub>2</sub> = CO<sub>2</sub>-Responsekurven, TG = Tagesverlaufsmessungen, <sup>(a)</sup>: bei 6 Messtemperaturen (10; 15; 20; 25; 30; 35) °C, <sup>(b)</sup>: 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 <sub>2</sub>	-	212 <sup>(a)</sup>	-	
E2	Licht	36	22	21	
	CO <sub>2</sub>	211 <sup>(b)</sup>	160 <sup>(b)</sup>	160 <sup>(b)</sup>	
	Düngestufe	N0		N60	
	Organ	Blatt 4	Blatt F-1	Blatt 4	Blatt F-1
E3	Licht	22	36	16	32
	CO <sub>2</sub>	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 NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>,
- 143,2 mg K als K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>,
- 35,6 mg Mg als MgSO<sub>4</sub>,
- 26,2 mg P als Ca(H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub>,
- 0,238 ml 7 %ige FeCl<sub>3</sub>-Lsg.,
- 0,238 ml A-Z-Lsg. (a+b) und
- 119 mg CaCO<sub>3</sub>.

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 m<sup>2</sup>. Die Photonenflussdichte der photosynthetisch aktiven Strahlung in Höhe der Pflanzen betrug für eine Dauer von 16 h pro Tag ca. 380 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (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 CO<sub>2</sub>-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.

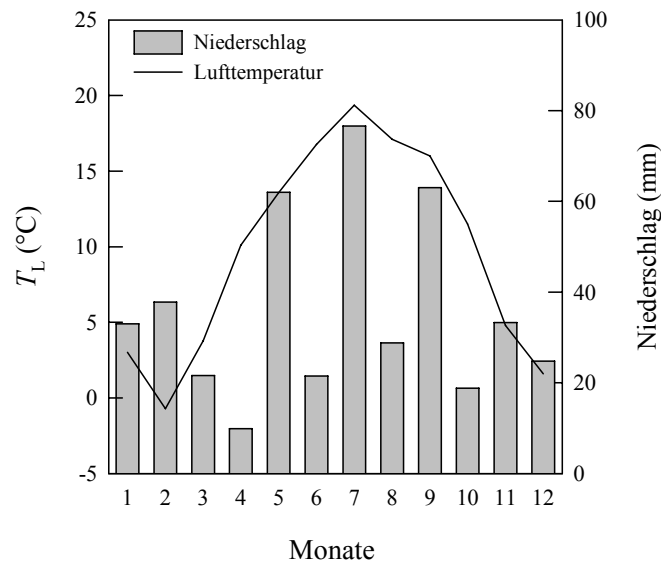


Abb. 2: Mittlere monatliche Lufttemperatur und monatliche Niederschlagssumme für den Standort Bad Lauchstädt im Versuchsjahr 2005 (Wetterdaten vom Intensivmessfeld Bad Lauchstädt, Arbeitsgruppe C/N-Dynamik, Dr. Franko, Helmholtz Zentrum für Umweltforschung UFZ, Department Bodenphysik).

Der als Blockanlage konzipierte Versuch umfasste insgesamt eine Fläche von  $5000 \text{ m}^2$ , 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  $\text{m}^2$ . 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 m<sup>2</sup> 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 H<sub>2</sub>O-Absorber, die CO<sub>2</sub>-Konzentration über einen CO<sub>2</sub>-Absorber und eine CO<sub>2</sub>-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 CO<sub>2</sub>-Konzentration auch die O<sub>2</sub>-Konzentration zu steuern, sodass die CO<sub>2</sub>-Responsekurven bei 2 unterschiedlichen Sauerstoffkonzentrationen, 2 % und 21 %, gemessen werden konnten. Mit Hilfe dieser Doppelmessung wurden die Carboxylierungsrate  $V_{\text{cmax}}$  und die Oxygenierungsrate  $V_{\text{omax}}$  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

#### *CO<sub>2</sub>-Responsekurven*

Zur Messung der CO<sub>2</sub>-Responsekurven wurde das Standardprogramm „CO<sub>2</sub> Response Curves“ der LI-6400-Geräte verwendet. Die Anzahl der CO<sub>2</sub>-Stufen je Messung wurde dem Blattalter angepasst und lag zwischen 7 und 12. Entsprechend wurde auch mit der CO<sub>2</sub>-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 CO<sub>2</sub>-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 CO<sub>2</sub>-Responsekurven zuerst bei 21 % O<sub>2</sub> und danach noch einmal bei 2 % O<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>O-Konzentrationen (bei Messungen mit 2 % O<sub>2</sub>) 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  $c_{\text{CO}_2}$  ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ) und  $c_{\text{H}_2\text{O}}$  ( $\text{mmol mol}^{-1}$ ) die  $\text{CO}_2$ - und  $\text{H}_2\text{O}$ -Konzentrationen der Küvettenluft 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 Küvetten- und Außenluft Diffusion durch die Dichtungen der Geräte auf. Diese Abweichung wurde mit leeren Küvetten 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 Küvette von  $100 \mu\text{mol s}^{-1}$  und wurde auf alle  $\text{CO}_2$ -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  $\text{CO}_2$ -Responsekurven im Bereich von 60 % bis 70 % gehalten. Die Blatttemperatur wurde während einer Messung auf einen konstanten Wert eingestellt. Die  $\text{CO}_2$ -Konzentration in der Küvette betrug  $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$ . In den folgenden Abschnitten werden in einigen Abbildungen die maximale (potentielle) Nettphotosyntheserate  $A_{\text{max}}$  und die maximale stomatäre Leitfähigkeit  $g_{\text{smax}}$  dargestellt. Diese Messungen beziehen sich auf die in den Lichtresponsekurven bei höchster Bestrahlungsstufe gemessenen Werte.  $R_{\text{dark}}$  und  $g_{\text{smin}}$  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 CO<sub>2</sub>- 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 CO<sub>2</sub>-Konzentration der Küvettenluft wurde bei 380 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 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“ CO<sub>2</sub>-Responsekurven durchgeführten Messungen (50 μmol mol<sup>-1</sup> 380 μmol mol<sup>-1</sup>) 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  $\sigma$  wurde der flächenbezogene Stickstoffgehalt  $N_a$  ( $\text{g m}^{-2}$ ) berechnet, der die Stickstoffmasse pro Einheit Blattfläche angibt.

Zur Berechnung des Absorptionsfaktors  $\alpha$  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  $\alpha$  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  $\alpha$ -SPAD-Abhängigkeit transformiert wurde. Der Koeffizient  $k_s$  (dimensionslos) beträgt 4,2.

Zur Charakterisierung des Pflanzenbestandes in E3 wurden wöchentlich 0,25  $\text{m}^2$  große Parzellenstücke in 4-facher Wiederholung beerntet. An diesen Pflanzen wurden die spezifische oberirdische Trockenmasse  $TM$  ( $\text{g m}^{-2}$ ) 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  $\Psi$  (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  $\Psi$  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  $\Psi$  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 ( $\text{RMSE}_s$ ) und nichtsystematischen ( $\text{RMSE}_u$ ) 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<sup>®</sup> (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  $TM$  ( $\text{g m}^{-2}$ ) bestimmt. Die  $13\text{ }^{\circ}\text{C}$ -Variante und die  $16\text{ }^{\circ}\text{C}$ -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 ( $22\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) 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  $13\text{ }^{\circ}\text{C}$ -Variante und die  $16\text{ }^{\circ}\text{C}$ -Variante in E2 und beide Düngestufen in E3 eine annähernd gleiche Abhängigkeit der Trockenmasse von der Temperatursumme aufwiesen.

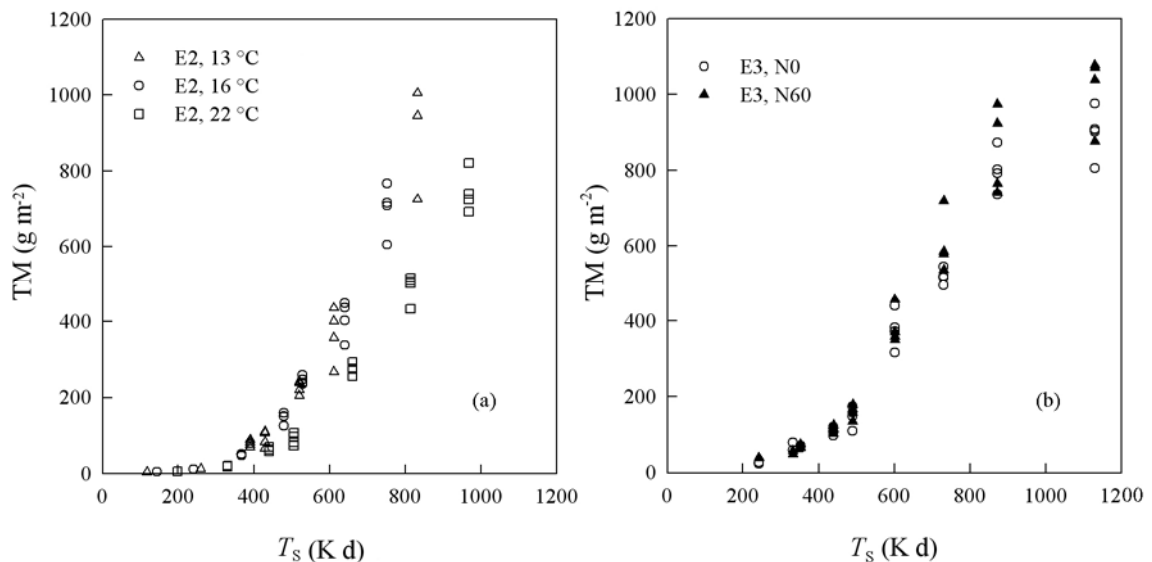


Abb. 3: Spezifische oberirdische Pflanzentrockenmasse in Abhängigkeit von der Temperatursumme (nach Aussaat) für die drei Temperaturstufen im Versuch E2 und die zwei Stickstoffdüngestufen in E3.

*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.

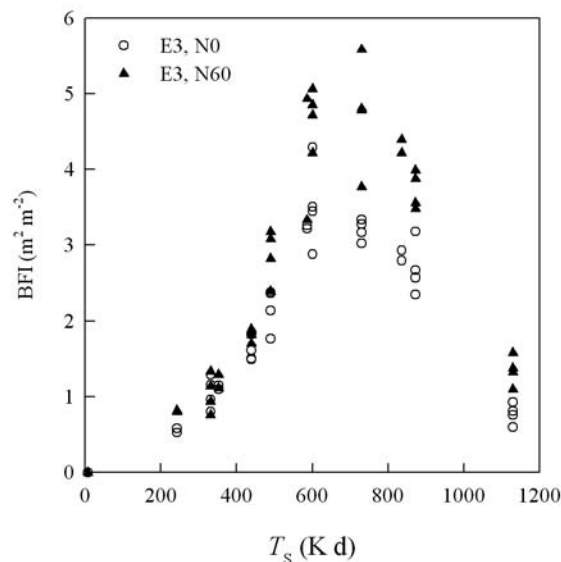


Abb. 4: Blattflächenindex des Pflanzenbestandes über der Temperatursumme (nach Aussaat) für die beiden Stickstoffdüngestufen im Versuch E3.

*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).

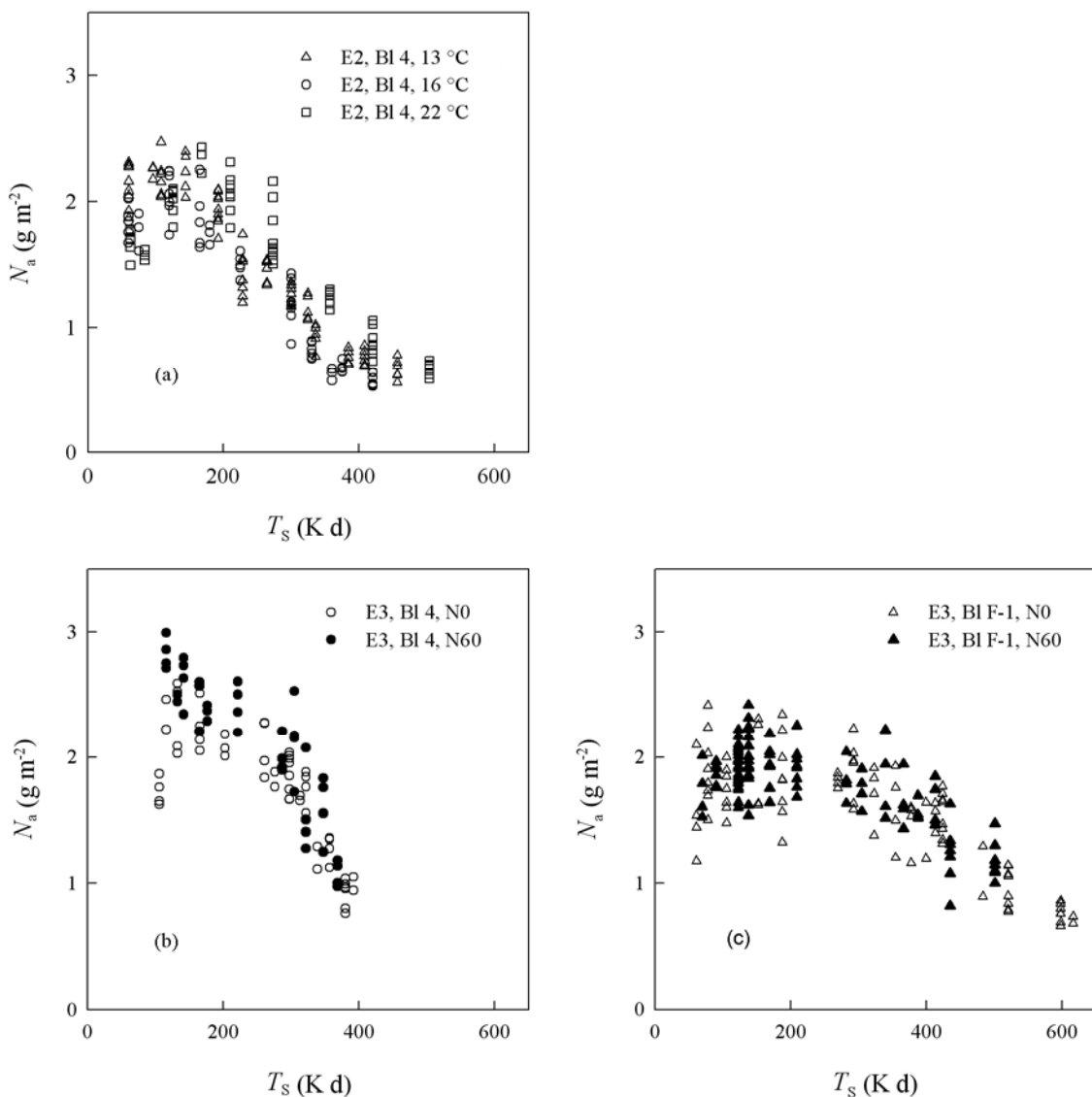


Abb. 5: Entwicklung der Blattstickstoffgehalte über der Temperatursumme (nach Blatterscheinen) für die drei Temperaturstufen im Versuch E2 und die zwei Stickstoffdüngestufen in E3.

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.

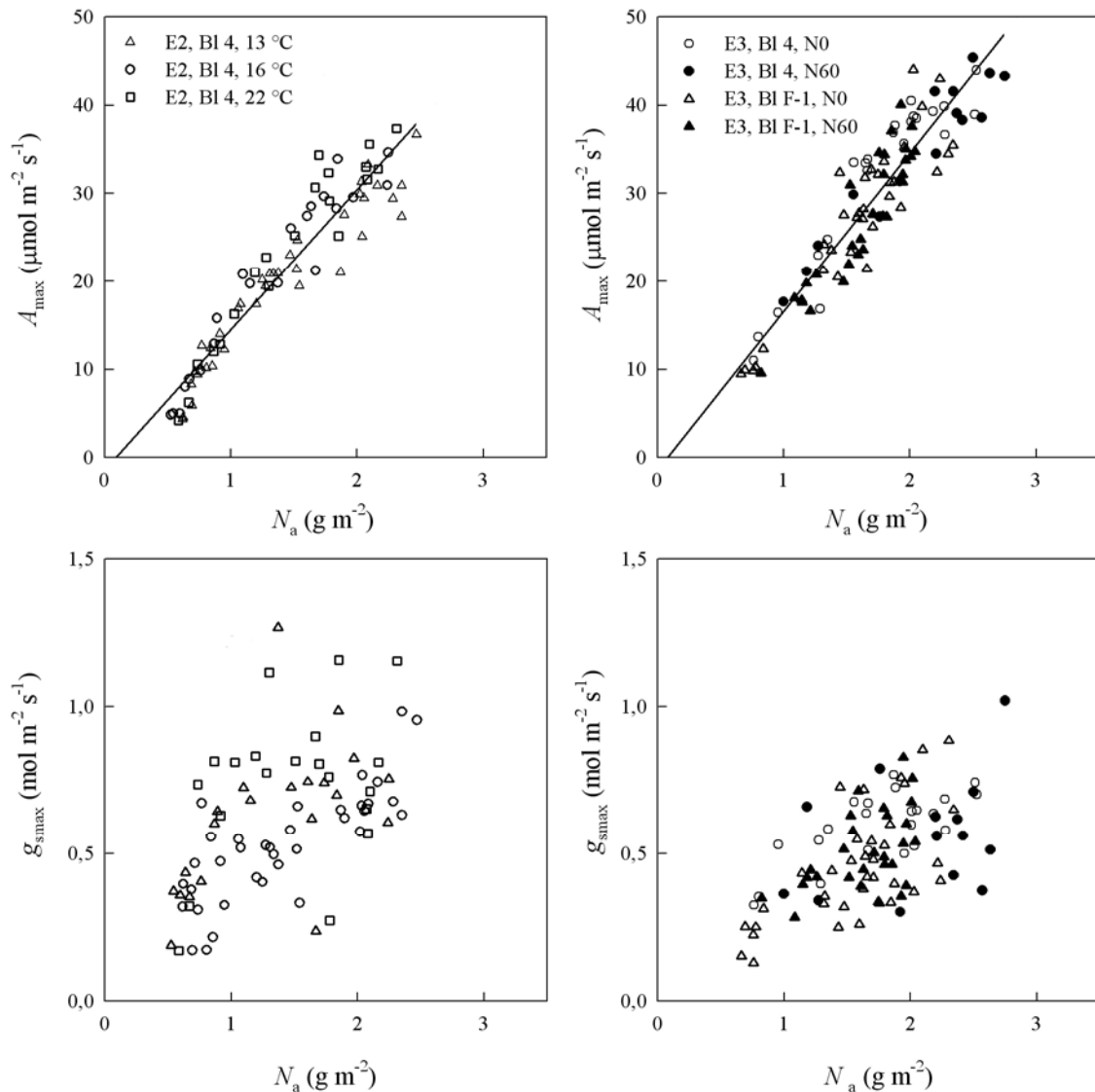


Abb. 6: Maximale Nettophotosyntheserate  $A_{\max}$  und maximale stomatäre Leitfähigkeit  $g_{s\max}$  in Abhängigkeit vom Blattstickstoffgehalt für die Blattetagen 4 und F-1 der Versuche E2 (nur Bl 4) und E3 bei drei unterschiedlichen Anzuchttemperaturen (E2) und zwei unterschiedlichen Stickstoffdüngestufen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

## 4.3 Parameter der Temperatur- und Stickstofffunktionen auf Grundlage der CO<sub>2</sub>-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`<sup>®</sup> (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 CO<sub>2</sub>-Responsekurven die Photosynthesekenngrößen  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ ,  $T_p$ ,  $K_c$  und  $K_o$  geschätzt. Hierbei erfolgte die Schätzung nach Gl. 37 mit  $\text{DBS} = A_{\text{mea}} - A_{\text{sim}}$ , wobei  $A_{\text{mea}}$  die gemessenen und  $A_{\text{sim}}$  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 CO<sub>2</sub>-Responsekurven der entsprechenden Limitierung unterliegen. Zur Bestimmung von  $V_{\text{cmax}}$ ,  $K_c$  und  $K_o$  wird der Zustand einer RuBP-Sättigung ( $W_c$ ) benötigt. Zum Schätzen von  $J_{\text{max}}$  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 CO<sub>2</sub>-Responsekurven bei zwei unterschiedlichen O<sub>2</sub>-Konzentrationen (21 % und 2 %) gemessen werden (Abb. 7; vgl. auch Harley und Sharkey, 1991). Nur unter Verwendung der Messdaten aus beiden CO<sub>2</sub>-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.

<b>Schritt 1</b>	Schätzen der Photosynthese-Kenngrößen	Schätzung <b>A1</b> ( $V_{\text{cmax}}, J_{\text{max}}, T_p$ )	Schätzung <b>A2</b> ( $V_{\text{cmax}}, J_{\text{max}}, T_p, K_c, K_o$ )
<b>Schritt 2</b>	Schätzen der Funktions-Parameter	Schätzung <b>B1</b> , Schätzen der Parameter separat für jede Variante E2 = [13 °C, 16 °C, 22 °C] E3 = [B1 4, B1 8, N0, N60]	Schätzung <b>B2</b> , Schätzen der Parameter mit gepoolten Datensätzen aus allen Varianten
<b>Schritt 3</b>	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  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  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  $\text{CO}_2$ -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  $V_{\text{cmax}}$ , die bei  $\text{CO}_2$ -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.

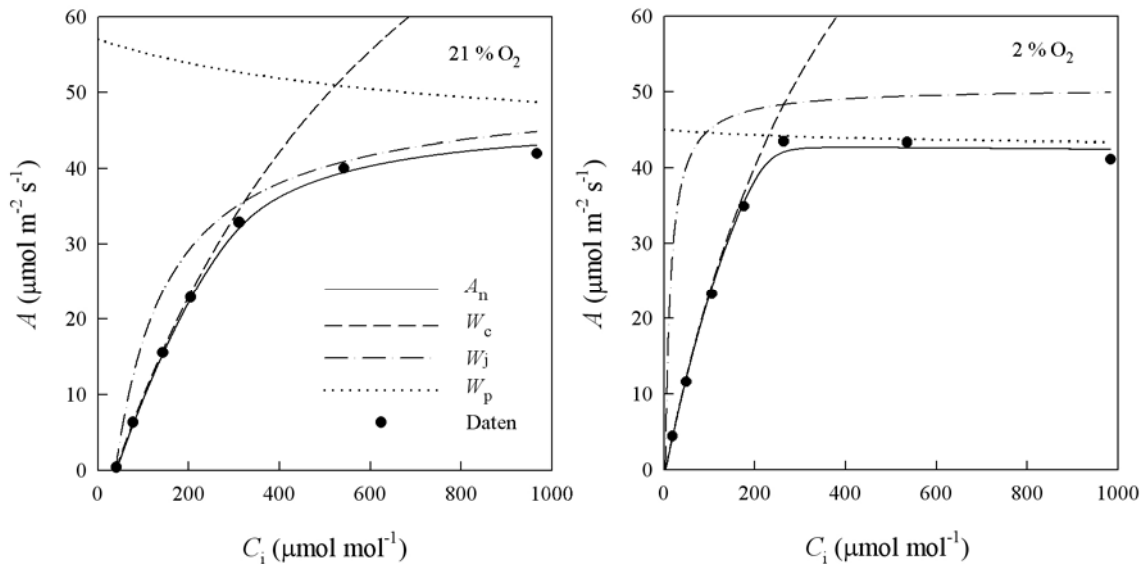


Abb. 7: Beispiel einer gemessenen CO<sub>2</sub>-Responsekurve (Punkte) bei 21 % und 2 % O<sub>2</sub>-Konzentration in der Küvettenluft und die mit dem Modell berechneten Raten der Teilprozesse  $W_c$ ,  $W_j$  und  $W_p$  mit der daraus resultierenden geschätzten Nettphotosyntheserate  $A_n$ .

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  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  und  $T_p$  geschätzt. Durch die erhöhte Anzahl an Freiheitsgraden vergrößert sich die Streuung der Einzelwerte für  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  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  $V_{\text{cmax}}$  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  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  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

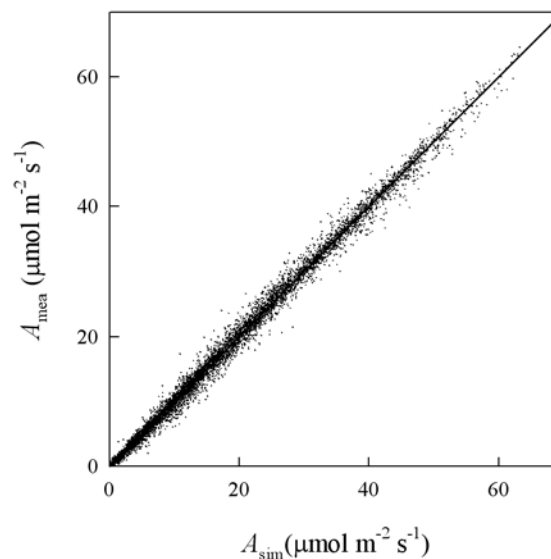


Abb. 8: Darstellung gemessener ( $A_{\text{mea}}$ ) vs. berechneter ( $A_{\text{sim}}$ ) Nettophotosyntheseraten und der zugehörigen Regressionsfunktion aus der Schätzung A1 für den Versuch E2. Die Linie ist die 1:1-Diagonale. Statistische Angaben siehe Tab. 4.

*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 CO<sub>2</sub>-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  $V_{\text{cmax}}$  über  $N_a$  und  $T_{\text{Bl}}$  die geschätzten  $V_{\text{cmax}}$ -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  $V_{\text{cmax}}$  mit drei und für  $J_{\text{max}}$  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).

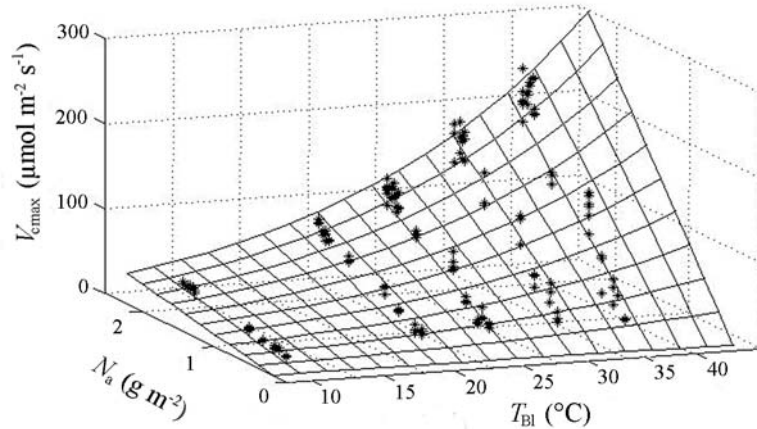


Abb. 9: Darstellung der aus den Gaswechselfmessungen geschätzten  $V_{cmax}$ -Werte über dem Blattstickstoffgehalt  $N_a$  und der Blatttemperatur  $T_{Bl}$  (Versuch E2, 16 °C Anzuchttemperatur).

#### *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 CO<sub>2</sub>-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<sup>-2</sup> 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<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>) 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.

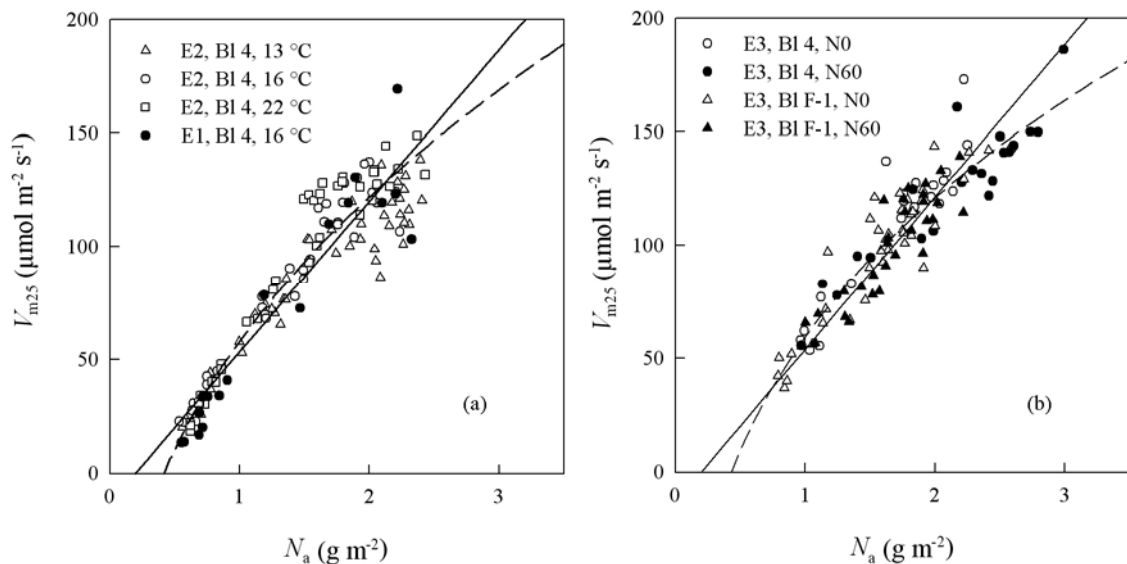


Abb. 10: Stickstoffabhängigkeit von  $V_{m25}$  für die Blattetagen 4 (E, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Lineare Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $s_{Na} = 66,6 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ,  $N_{amin} = 0,198 \text{ g m}^{-2}$ ,  $R^2 = 0,91$  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  $1 \text{ g m}^{-2}$  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  $59,3 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ,  $68,0 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$  und  $69,5 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$  (Tab. A1, Anhang). Auch im Versuch E3 lagen die Anstiege mit  $68,9 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ,  $62,9 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ,  $69,8 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$  und  $67,6 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$  in demselben Bereich (Tab A1, Anhang). Die mittleren geschätzten  $s_{Na}$ -Werte lagen in E2 bei  $64,9 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$  und in E3 bei  $67,3 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ . 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  $63,2 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$  und  $68,0 \text{ } \mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$  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 Blattetage 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 Blattetagen kein signifikanter Unterschied festgestellt werden.

#### *Einfluss der Blatttemperatur $T_{Bl}$*

Die Kenngröße  $V_{\text{cmax}}$  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  $\Delta H_a$  lagen im Versuch E2 für die drei Stufen der Anzuchttemperatur mit Werten von 46,0  $\text{kJ mol}^{-1}$ , 49,6  $\text{kJ mol}^{-1}$  und 52,9  $\text{kJ mol}^{-1}$  dicht beieinander (Tab. A1, Anhang). Das zeigt, dass die Temperaturabhängigkeit der Kenngröße  $V_{\text{cmax}}$  nur geringfügig von der Anzuchttemperatur beeinflusst wurde. Die aus den gepoolten Daten geschätzte mittlere Aktivierungsenergie erreichte 49,4  $\text{kJ mol}^{-1}$ . 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  $\text{kJ mol}^{-1}$  und 49,6  $\text{kJ mol}^{-1}$  nur geringfügig. Daraus wird ersichtlich, dass die Temperaturabhängigkeit von  $V_{\text{cmax}}$  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  $\Delta H_a$  hier bei 89,7  $\text{kJ mol}^{-1}$ . Im Gegensatz dazu lag der mit Gl. 12 geschätzte Wert bei 49,4  $\text{kJ mol}^{-1}$  (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.

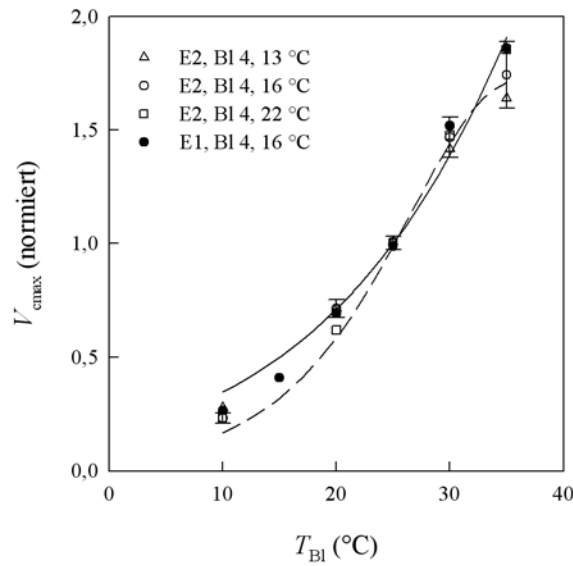


Abb. 11: Temperaturabhängigkeit von  $V_{\text{cmax}}$  (normiert auf 1 bei  $T_{\text{ref}} = 25 \text{ °C}$ ) mit Konfidenzintervallen der  $16 \text{ °C}$ -Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Durchgehende Linie: Gl. 12 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß:  $\Delta H_a = 49,4 \text{ kJ mol}^{-1}$ ,  $p_{25} = 1$ ,  $R^2 = 0,92$ . 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  $V_{\text{cmax}}$  die Parameter  $s_{\text{Na}}$  und  $\Delta H_a$  der einzelnen Varianten von E1, E2 und E3 über der Anzucht- und Entwicklungstemperatur  $T_W$ . Es wird deutlich, dass  $\Delta H_a$  in den Versuchen mit zunehmender  $T_W$  kontinuierlich anstieg, wobei sich die Werte der  $13 \text{ °C}$ - und  $22 \text{ °C}$ -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  $s_{\text{Na}}$  wurde hingegen nicht von der Anzucht- und Entwicklungstemperatur beeinflusst (Abb. 12b). Hier konnte mit der Regressionsfunktion lediglich 11 % der Variabilität von  $s_{\text{Na}}$  erklärt werden.



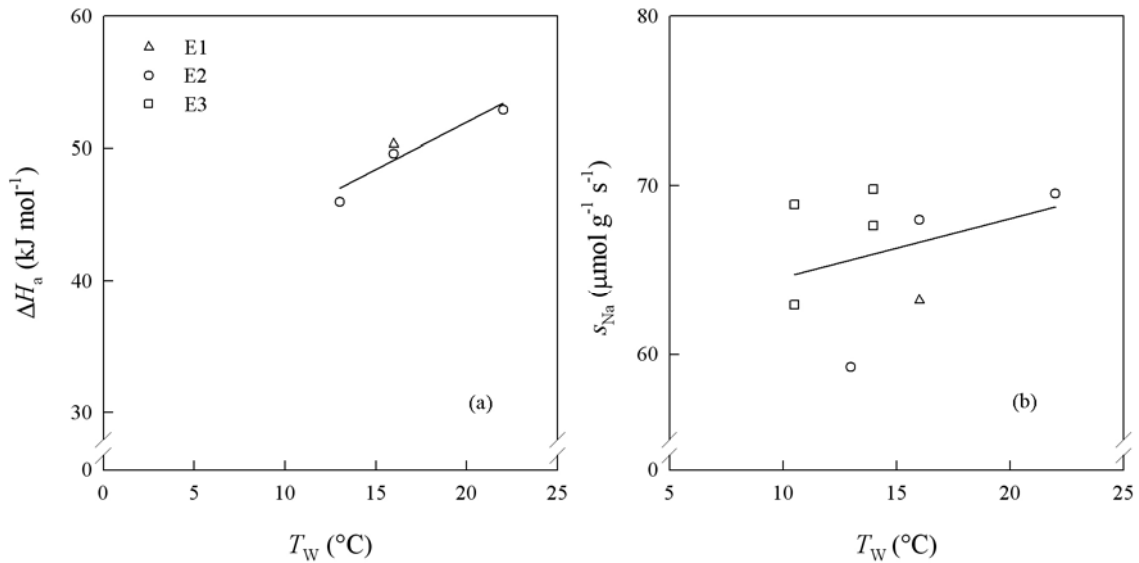


Abb. 12: Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur  $T_W$  auf die Parameter  $\Delta H_a$  und  $s_{Na}$  der Photosynthesekenngröße  $V_{cmax}$ . Funktionen mit Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a):  $\Delta H_a = z_1 T_W + z_2$ ,  $z_1 = 0,709 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ,  $z_2 = 37,8 \text{ kJ mol}^{-1}$ ,  $R^2 = 0,88$ ; 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 $\Delta H_a$ 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  $\Delta H_a$  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<sub>s</sub>) 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<sub>s</sub>) 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  $V_{\text{cmax}}$ -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 <sub>s</sub>		RMSE <sub>u</sub>		
				(-)	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	(%)	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	(%)	
E2	<b>Schätzung B1</b> (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	
	<b>Schätzung B2</b> (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	<b>Schätzung B1</b> (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	
<b>Schätzung B2</b> (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<sub>u</sub>) 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<sub>u</sub> 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  $V_{\text{cmax}}$  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  $\Delta H_a$  für eine hinreichend genaue Vorhersage der Kenngröße  $V_{\text{cmax}}$  von Bedeutung ist. Im Versuch E3, bei dem nur der Parameter  $s_{\text{Na}}$  die Berechnung von  $V_{\text{cmax}}$  beeinflusste, wiesen die RMSE<sub>s</sub>-Werte zwischen der Schätzung B1 und B2 kaum Unterschiede auf. Daraus lässt sich schlussfolgern, dass die vorhandene Variabilität von  $s_{\text{Na}}$  das Ergebnis von  $V_{\text{cmax}}$  nur geringfügig beeinflusst, die Variabilität von  $\Delta H_a$  sich hingegen auswirkt.

#### *Einfluss des Blattalters auf die $V_{\text{m25}}-N_a$ -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 Blattentwicklung die  $V_{\text{m25}}-N_a$ -Abhängigkeit nur sehr gering war. Junge Blätter besaßen hohe Stickstoffgehalte und hohe  $V_{\text{m25}}$ -Raten, beide Größen streuten aber recht stark. Erst mit zunehmendem Blattalter nahm die Korrelation zu. Hieraus ergibt sich, dass der flächenbezogene Gesamtstickstoffgehalt zu frühen Blattentwicklungsstadien ungeeignet ist, um die Variabilität von  $V_{\text{m25}}$  zu beschreiben. Bei alten Blättern ist hingegen eine sehr exakte Beschreibung möglich.

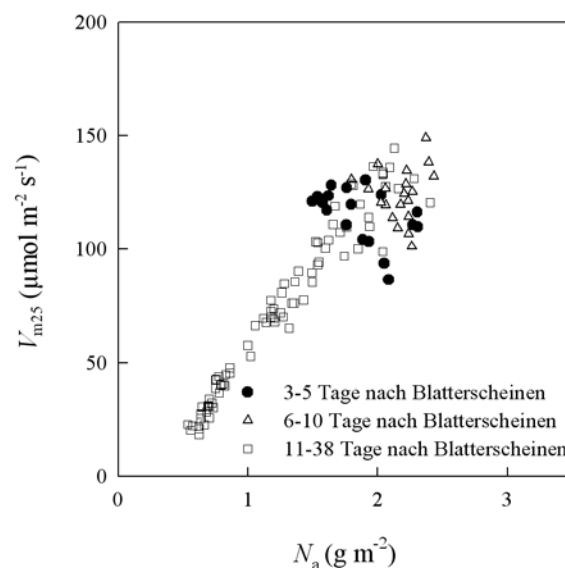


Abb. 13:  $V_{\text{m25}}-N_a$ -Abhängigkeit gestaffelt nach Tagen nach Blatterscheinen. Daten von allen Varianten aus dem Versuch E2.

### 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  $s_{\text{Na}}$  zwischen den Varianten direkt verglichen werden.

Im Versuch E2 lagen die Einzelwerte von  $s_{\text{Na}}$  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  $s_{\text{Na}}$ -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.

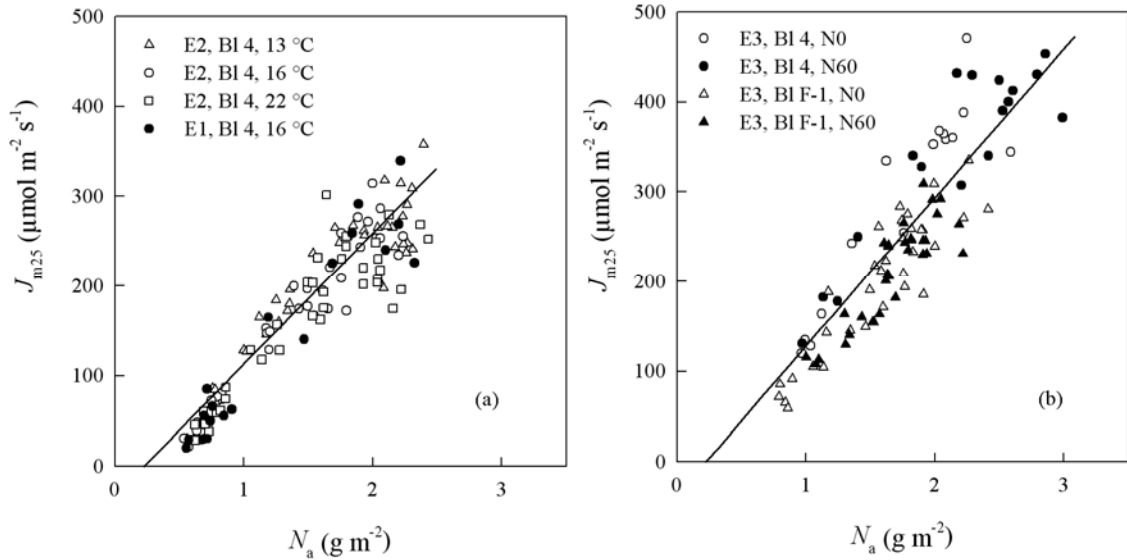


Abb. 14: Stickstoffabhängigkeit von  $J_{m25}$  für die Blattetagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $s_{Na} = 146 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ,  $N_{amin} = 0,225 \text{ g m}^{-2}$ ,  $R^2 = 0,82$  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  $\Delta H_a$ ,  $\Delta H_d$  und  $\Delta S$  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  $\Delta S$  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  $\Delta H_a$  und  $\Delta H_d$  freigegeben und gleichzeitig geschätzt. In diesen Schätzungen wurden für  $\Delta H_d$  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  $\Delta H_d$  ein Mittelwert eingesetzt, der bei  $152,3 \text{ kJ mol}^{-1}$  lag (zur Methode vgl. auch Medlyn et al., 2002a). Der Parameter  $\Delta H_a$  wurde in einer erneuten Schätzung mit den fixen Werten für  $\Delta H_d$  und  $\Delta S$  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<sub>s</sub>-Werte lagen für beide Schätzungen unter 2 %. Die Aktivierungsenergien im Versuch E2 lagen für die drei Varianten bei 42,4 kJ mol<sup>-1</sup>, 50,4 kJ mol<sup>-1</sup> und 57,2 kJ mol<sup>-1</sup>. Mit den als Wiederholung angelegten 16 °C-Varianten von E1 und E2 konnte gezeigt werden, dass sich die Werte für  $\Delta H_a$  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<sup>-1</sup> konnte die Temperaturabhängigkeit der drei Varianten gut abgebildet werden (Abb. 15).

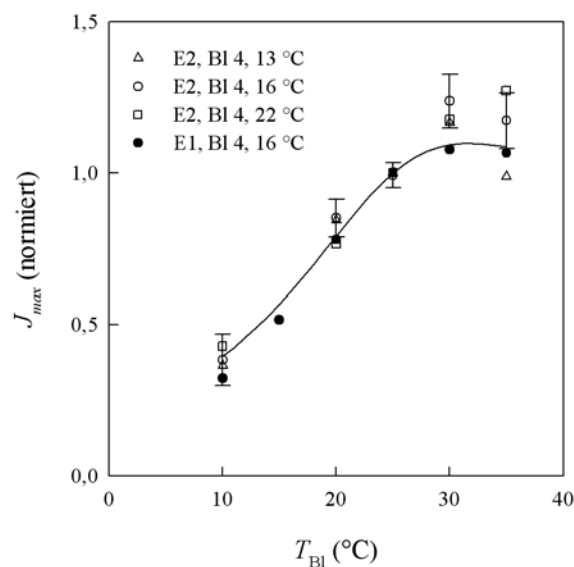


Abb. 15: Temperaturabhängigkeit von  $J_{\max}$  (normiert auf 1 bei  $T_{\text{ref}} = 25 \text{ °C}$ ) mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktion nach Gl. 13 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß:  $\Delta H_a = 48,9 \text{ kJ mol}^{-1}$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

#### $J_{m25}$ 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).

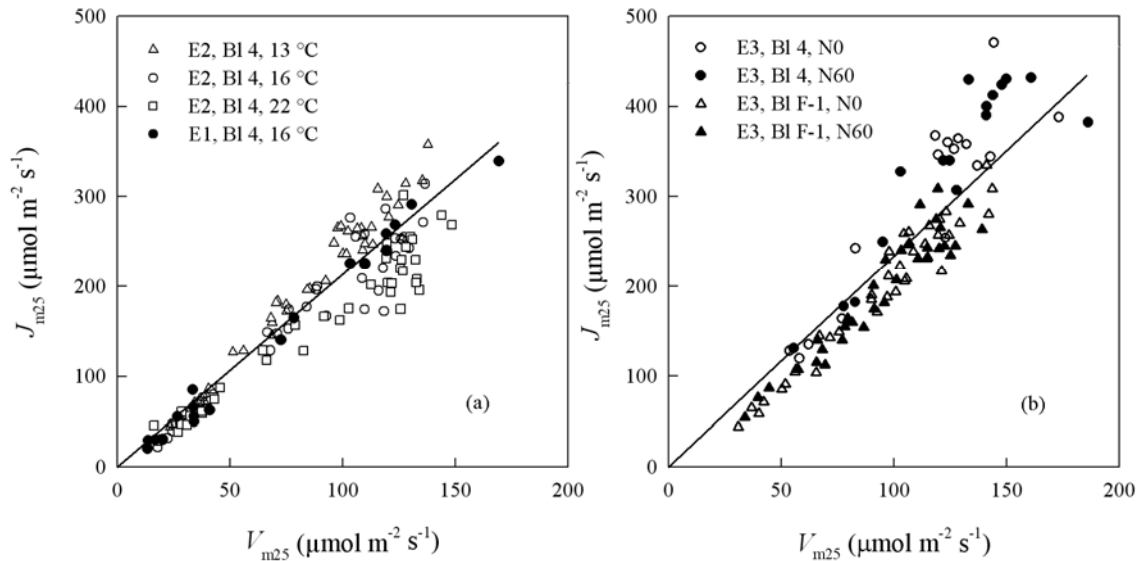


Abb. 16:  $J_{m25}$ - $V_{m25}$ -Abhängigkeit für die Blattetagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 25 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $s_{Vc} = 2,13$ ,  $y_{Vc} = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $R^2 = 0,81$  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  $\Delta H_a$ ,  $s_{Na}$  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  $\Delta H_a$  stieg mit zunehmender Anzuchttemperatur kontinuierlich von  $42,4 \text{ kJ mol}^{-1}$  in der  $13 \text{ °C}$ -Variante auf  $57,2 \text{ kJ mol}^{-1}$  in der  $22 \text{ °C}$ -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  $0,71$ .

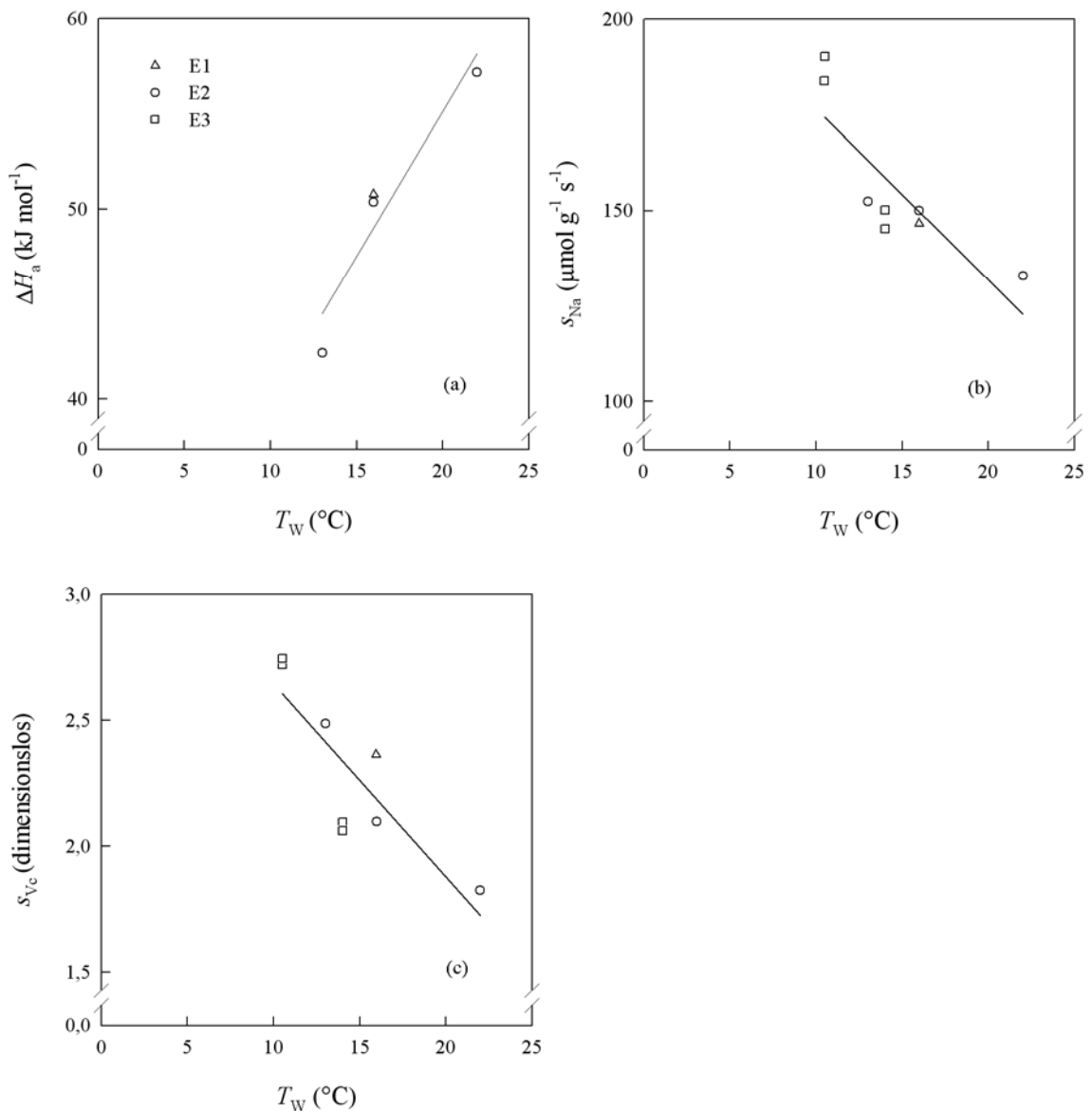


Abb. 17: Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur  $T_W$  auf die Parameter  $\Delta H_a$ ,  $s_{Na}$  und  $s_{Vc}$  der Photosynthesekenngröße  $J_{max}$ . Funktionen mit Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a):  $\Delta H_a = z_1 T_W + z_2$ ,  $z_1 = 1,52 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ,  $z_2 = 24,7 \text{ kJ mol}^{-1}$ ,  $R^2 = 0,91$ ; 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 $\Delta H_a$ 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 <sub>s</sub>		RMSE <sub>u</sub>		
				(-)	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	(%)	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	(%)	
E2	<b>Schätzung B1</b> (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	
	<b>Schätzung B2</b> (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	<b>Schätzung B1</b> (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	
<b>Schätzung B2</b> (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,  $\text{CO}_2$ -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  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$  wurde der Parameter  $N_{\text{amin}}$  auf den mittleren Wert aller Varianten gesetzt. Für  $T_{p25}$  lag dieser bei  $0,229 \text{ g m}^{-2}$ . Die mittleren Anstiegparameter 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  $s_{\text{Na}}$  in den  $T_{\text{W}}$ -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  $T_{\text{W}}$ ).

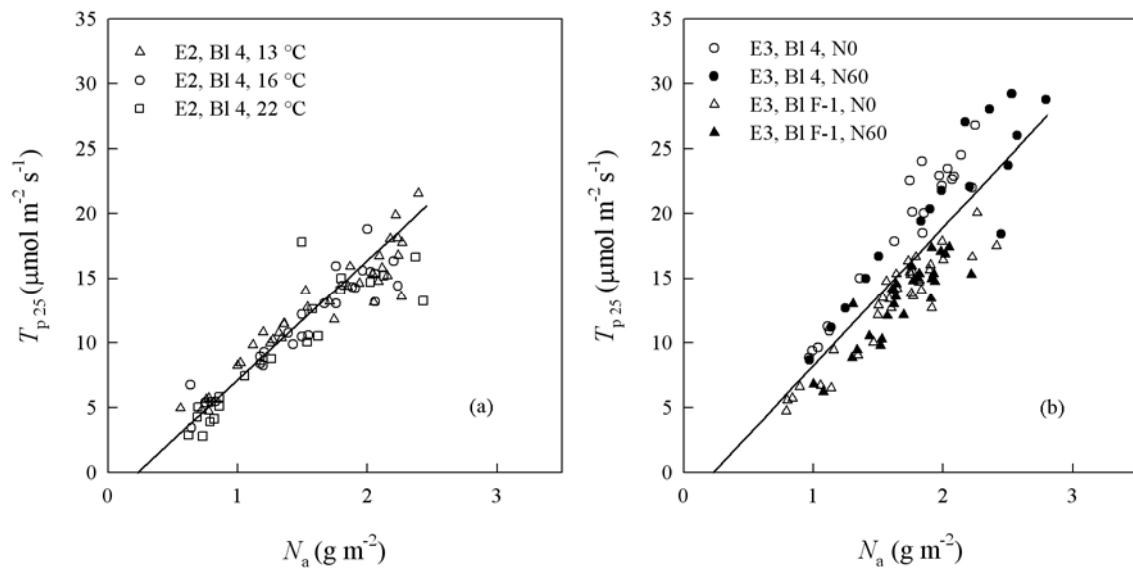


Abb. 18: Stickstoffabhängigkeit von  $T_{p25}$  für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $s_{\text{Na}} = 9,25 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ ,  $N_{\text{amin}}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

Die Parameter der Temperaturabhängigkeit von  $T_p$  wurden nach dem gleichen Verfahren wie bei der Kenngröße  $J_{\text{max}}$  bestimmt (siehe Abschnitt  $J_{\text{max}}$ ), wobei  $\Delta H_d$  bzw.  $\Delta S$  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  $\Delta H_d$  und  $\Delta S$  ergaben sich für die Aktivierungsenergie  $\Delta H_a$  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  $R^2 = 0,85$ .

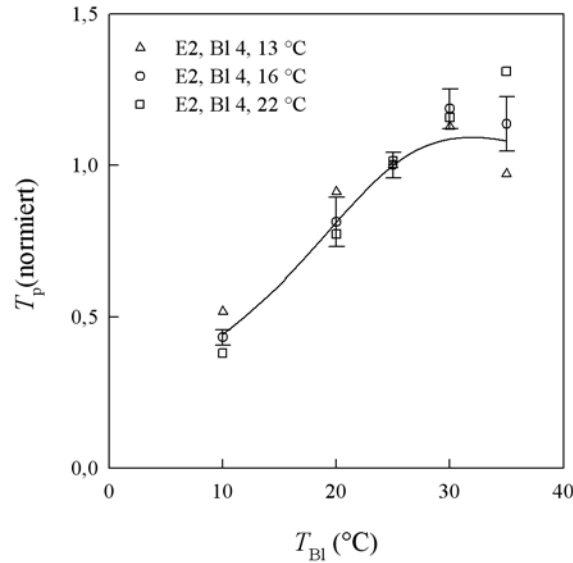


Abb. 19: Temperaturabhängigkeit von  $T_p$  (normiert auf 1 bei  $T_{ref} = 25$  °C) mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktion nach Gl. 13 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß:  $\Delta H_a = 47,0$  kJ mol<sup>-1</sup>,  $\Delta H_d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

#### $T_p$ 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).

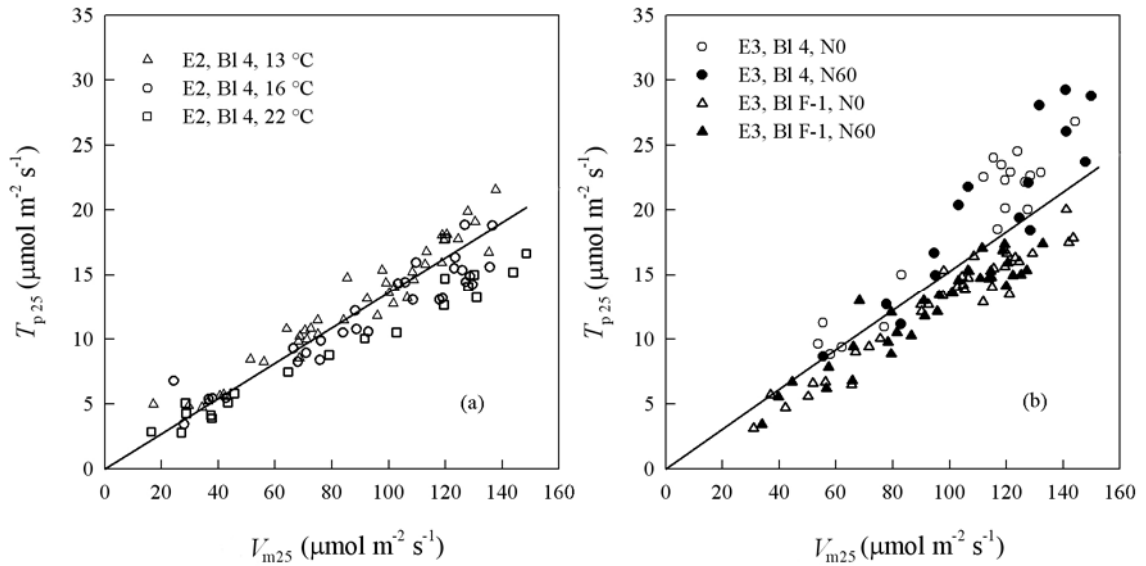


Abb. 20:  $T_{p25}$ - $V_{m25}$ -Abhängigkeit für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 25 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $s_{Vc} = 0,136$ ,  $y_{Vc} = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$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

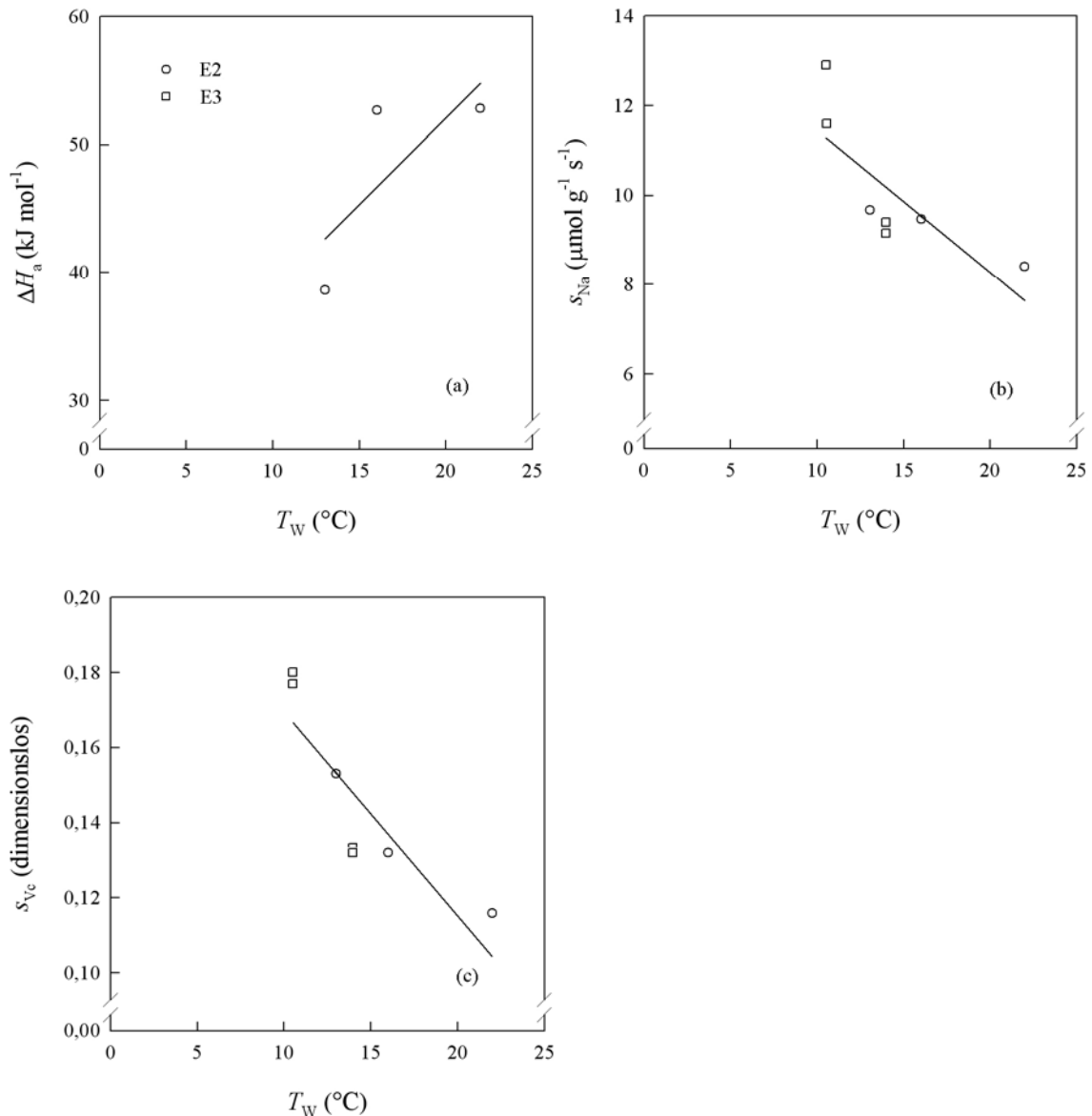


Abb. 21: Einfluss der Anzucht- und Entwicklungstemperatur auf die Parameter  $\Delta H_a$ ,  $s_{Na}$  und  $s_{vc}$  der Photosynthesekenngröße  $T_p$ . Funktionen mit Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a):  $\Delta H_a = z_1 T_W + z_2$ ,  $z_1 = 1,35 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ,  $z_2 = 25,0 \text{ kJ mol}^{-1}$ ,  $R^2 = 0,58$ ; 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  $s_{\text{Na}}$  von  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  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 $s_{\text{Na}}$ und $\Delta H_a$ auf $T_p$*

Der Vergleich der Schätzungen B1 und B2 hat gezeigt, inwieweit die Variabilität von  $s_{\text{Na}}$  und  $\Delta H_a$  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  $s_{\text{Na}}$ -Werte und für die 13 °C-Variante auch der  $\Delta H_a$ -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 <sub>s</sub>		RMSE <sub>u</sub>	
				(-)	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	(%)	( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	(%)
E2	<b>Schätzung B1</b> (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
	<b>Schätzung B2</b> (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	<b>Schätzung B1</b> (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
	<b>Schätzung B2</b> (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 CO<sub>2</sub>-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<sup>-1</sup>.



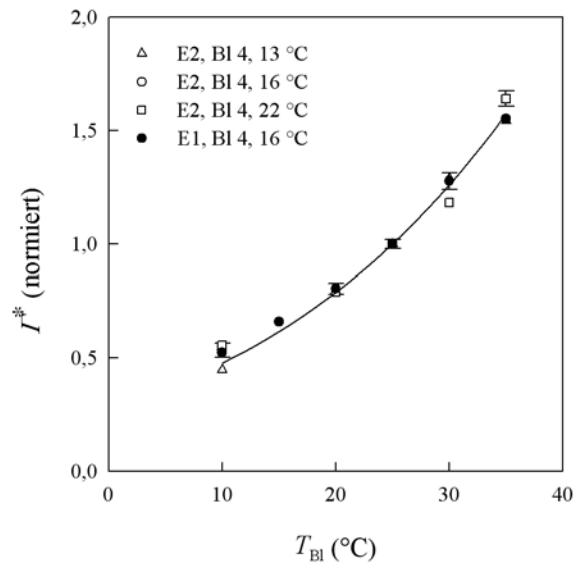


Abb. 22: Temperaturabhängigkeit von  $\Gamma^*$  (normiert auf 1 bei  $T_{ref} = 25$  °C) mit Konfidenzintervallen der 16 °C-Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktion nach Gl. 12 mit den Parametern und dem Bestimmtheitsmaß:  $\Delta H_a = 35,0$  kJ mol<sup>-1</sup>,  $p_{25}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

Neben der Temperaturabhängigkeit konnte für  $\Gamma^*$  auch eine schwache Stickstoffabhängigkeit festgestellt werden. Mit sinkendem Blattstickstoffgehalt stieg  $\Gamma^*_{25}$  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  $2,5$   $\text{g m}^{-2}$  ergab sich für  $\Gamma^*$  ein Wert von  $36,3$   $\mu\text{mol mol}^{-1}$ , bei niedrigen Gehalten ( $0,5$   $\text{g m}^{-2}$ ) von  $42,7$   $\mu\text{mol mol}^{-1}$ . Vernachlässigte man diese geringfügige Stickstoffabhängigkeit und ermittelte einen mittleren Wert von  $\Gamma^*$ , so lag dieser bei  $39$   $\mu\text{mol mol}^{-1}$ .

Die Höhe des CO<sub>2</sub>-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  $\Gamma^*_{25}$  bei einem O<sub>2</sub>-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).

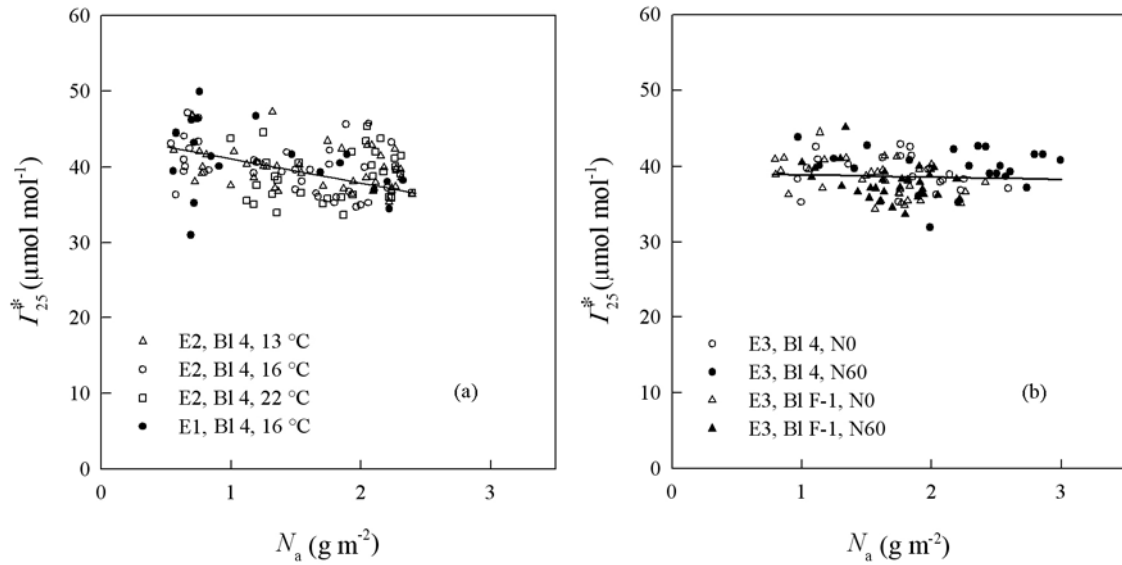


Abb. 23: Stickstoffabhängigkeit von  $I_{25}^*$  für die Blatttagen 4 (E1, E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 22 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $s_{\Gamma} = -4,23 \mu\text{mol m}^2 \text{mol}^{-1} \text{g}^{-1}$ ,  $y_{\Gamma} = 45,1 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ,  $R^2 = 0,09$  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  $367 \text{ mmol mol}^{-1}$  (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.

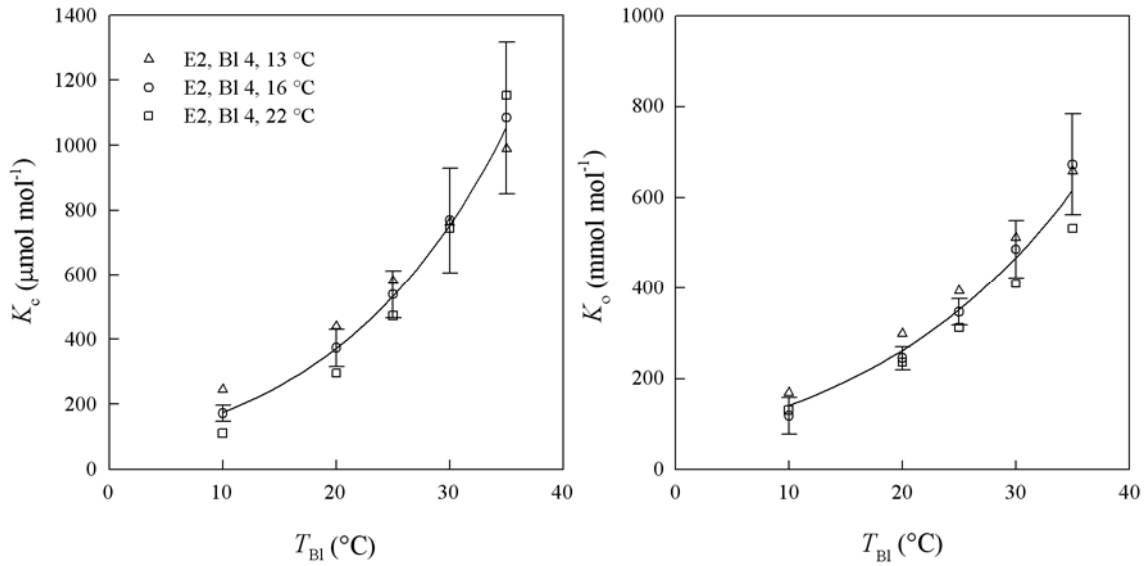


Abb. 24: Temperaturabhängigkeit von  $K_c$  und  $K_o$  mit Konfidenzintervallen der 16  $^{\circ}\text{C}$ -Variante (E2) für den Vergleich auf gleicher Temperaturstufe. Funktionen nach Gl. 12 mit den Parametern und den Bestimmtheitsmaßen für  $K_c$  und  $K_o$ :  $\Delta H_a = 52,2 \text{ kJ mol}^{-1}$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

## 4.4 Parameter der Stickstofffunktionen auf Grundlage der Lichtresponsekurven

### 4.4.1 Beschreibung der Schätzungen

Aus den Lichtresponsekurven wurden die Photosynthesekenngrößen  $\varphi_a$ ,  $\theta$  und  $R_{\text{dark}25}$  abgeleitet. Die Kenngrößen  $\varphi_a$  und  $\theta$  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  $\theta$  in dieser Schätzung Werte im gesamten möglichen Wertebereich von  $0 < \theta \leq 1$  annehmen konnte. Die Kenngröße  $\varphi_a$  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  $\varphi_a$ ,

$\theta$  und  $J_{\max}$  fast identische Photosynthesekurven zu erzeugen. Daher wurde die Bestimmung der Kenngrößen in zwei Teilschritte untergliedert, wobei die Schätzung der Quantenausbeute  $\phi_a$  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 CO<sub>2</sub> pro Mol einfallende Strahlung gebunden wird. Um daraus die entsprechende apparente Quantenausbeute an Elektronen,  $\phi_i$  (Elektronen pro Quanten in mol mol<sup>-1</sup>), 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  $\phi_a$  berechnet sich durch Division von  $\phi_i$  durch  $\alpha$ . Aus  $\phi_a$  können nach Gl. 23 die Parameter der nichtlinearen Stickstoffabhängigkeit berechnet werden.

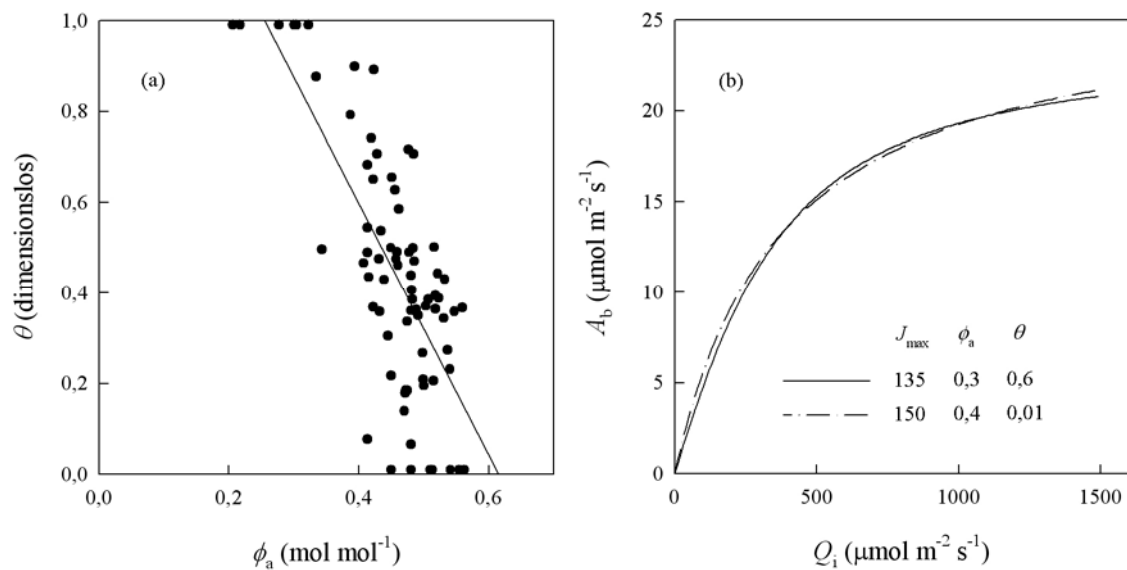


Abb. 25: (a) Korrelation von  $\theta$  und  $\phi_a$  bei gleichzeitiger Schätzung beider Kenngrößen aus Lichtresponsekurven. (b) Berechnete Lichtresponsekurven mit den in der Abb. angegebenen Kenngrößen (Einheiten siehe Text).

Im Anschluss an die Berechnung von  $\phi_i$  kann die Kenngröße  $\theta$  mit Hilfe von Gl. 6 und 8 geschätzt werden, wobei  $\theta$  und  $J_{\max}$  freigegeben sind und für  $\phi_i$  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  $\theta$  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  $\text{CO}_2$ -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  $\text{CO}_2$ -Responsekurven aufweisen, muss die Schätzung der Kenngröße  $\theta$  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  $\theta$  und  $J_{\max}$  sind wesentlich sensitiver als bei Freigabe aller Kenngrößen.

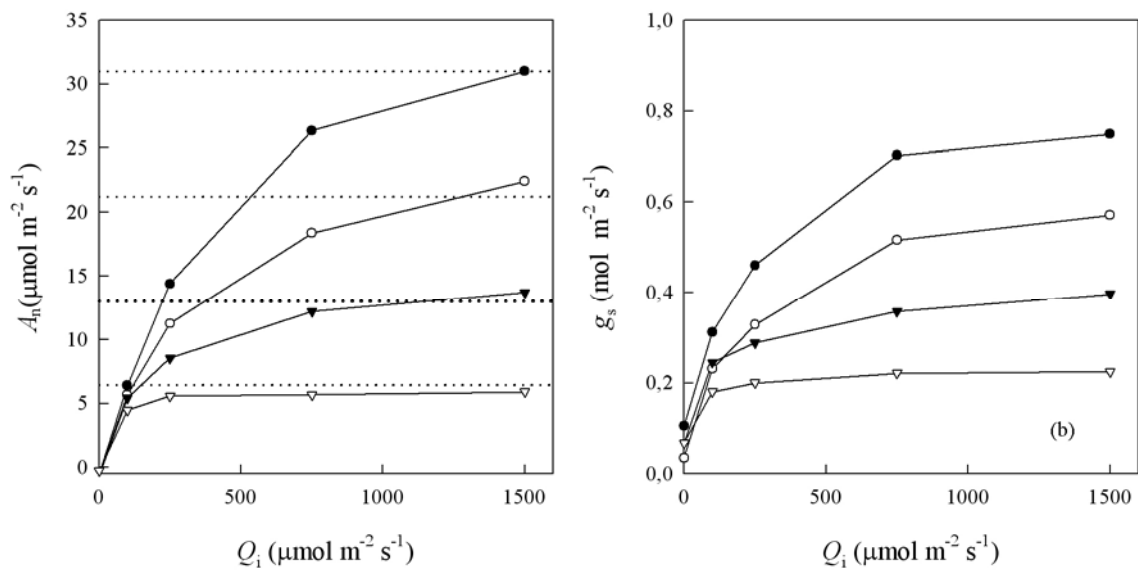


Abb. 26: Nettophotosyntheseraten  $A_n$  und stomatäre Leitfähigkeiten  $g_s$  in Abhängigkeit von der Strahlung bei 4 unterschiedlichen Stickstoffgehalten. (a) vier gemessene Lichtresponsekurven (durchgehende Linien) mit den dazugehörigen mittleren RuBP-gesättigten Photosyntheseraten (gepunktet); (b)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

Abb. 27 zeigt den Zusammenhang zwischen der Quantenausbeute  $\varphi_a$  und dem Blattstickstoffgehalt. Bei abnehmendem  $N_a$  blieb  $\varphi_a$  über einen weiten Bereich nahezu konstant bei etwa  $0,44 \text{ mol mol}^{-1}$  (Mittelwert aus E2 und E3). Erst bei Stickstoffgehalten unterhalb von  $1 \text{ g m}^{-2}$  sank  $\varphi_a$  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  $\varphi_a$  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  $\varphi_a$  nahm mit abnehmendem Stickstoffgehalt ab und erreichte bei einem  $N_a$ -Gehalt von  $0 \text{ g m}^{-2}$  (im Gegensatz zur linearen Funktion) eine Quantenausbeute von  $0 \text{ mol mol}^{-1}$ . Bei der linearen Funktion lag die Quantenausbeute bei einem Stickstoffgehalt von  $0 \text{ g m}^{-2}$  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  $\varphi_a$ - $N_a$ -Abhängigkeit bestand (Bestimmtheitsmaße zwischen 0,62 und 0,76), wurde diese auch im Modell implementiert.

Insgesamt lagen die  $\phi_a$ -Gehalte bei hohen Stickstoffgehalten in E3 etwas niedriger. Das ist auch an dem Parameter  $\gamma_1$  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  $\phi_a$ -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  $\gamma_2$  streute in beiden Versuchen um den Mittelwert  $2,29 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ , wobei kein Unterschied zwischen den Versuchen vorlag.

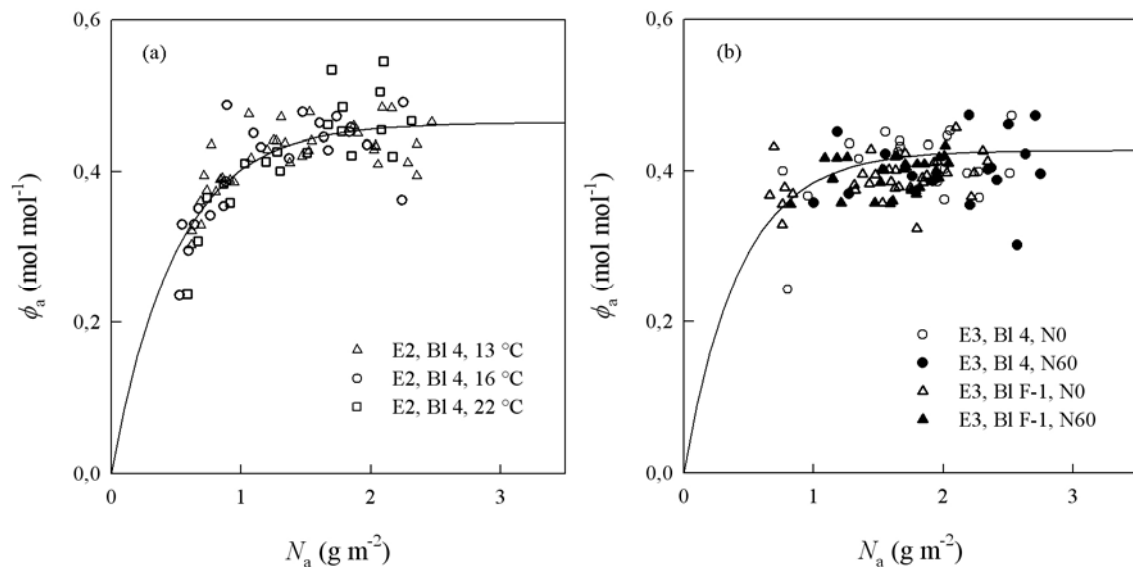


Abb. 27: Stickstoffabhängigkeit von  $\phi_a$  für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 23 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $\gamma_1 = 0,464 \text{ mol mol}^{-1}$ ,  $\gamma_2 = 2,018 \text{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

Die Kenngröße  $\theta$  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  $\theta$  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).

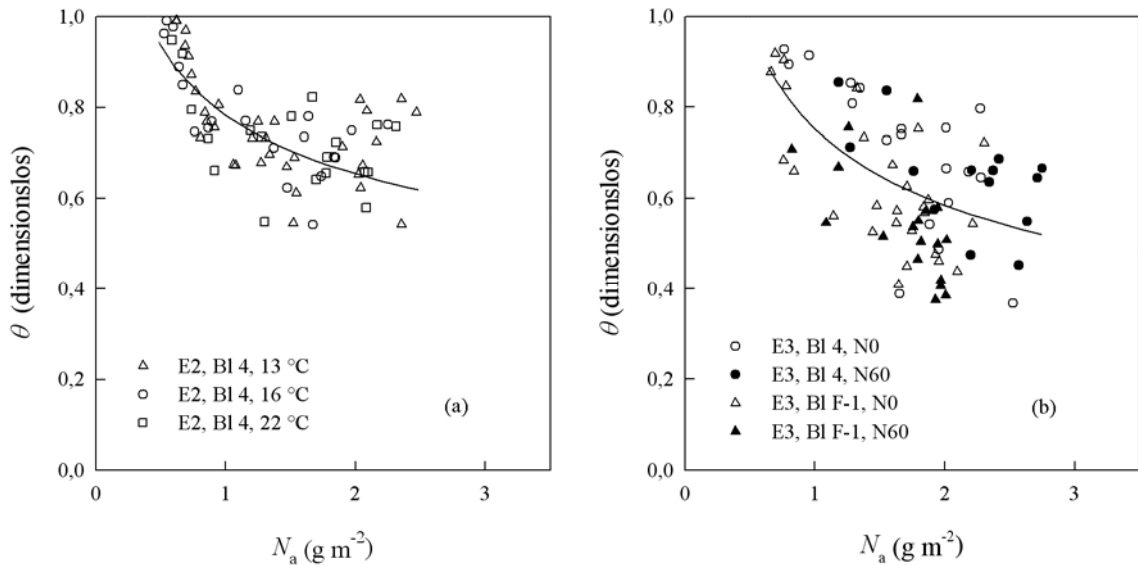


Abb. 28: Stickstoffabhängigkeit von  $\theta$  für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 24 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $\delta_1 = 0,783 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ ,  $\delta_2 = -0,258$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

#### 4.4.4 Dunkelatmungsrate $R_{\text{dark25}}$

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  $N_{\text{amin}}$ , der nach dem gleichen Verfahren geschätzt wurde wie der Parameter  $N_{\text{amin}}$  der Kenngröße  $V_{\text{cmax}}$ , lag bei  $0,118 \text{ g m}^{-2}$ . Die Anstiegsparameter  $s_{\text{Na}}$ , 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  $s_{\text{Na}}$  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  $R_{\text{dark25}}$  und  $V_{\text{m25}}$ . Die Bestimmtheitsmaße der Regressionsfunktionen, die aus den gepoolten Datensätzen berechnet wurden, betragen in E2 0,60 und in E3 0,25. Der dazugehörigen Parameter  $s_{\text{Vc}}$  lagen bei  $6,72 \cdot 10^{-3}$  und  $4,49 \cdot 10^{-3}$ ,  $y_{\text{Vc}}$  bei  $0,272 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Tab. A13, Anhang).



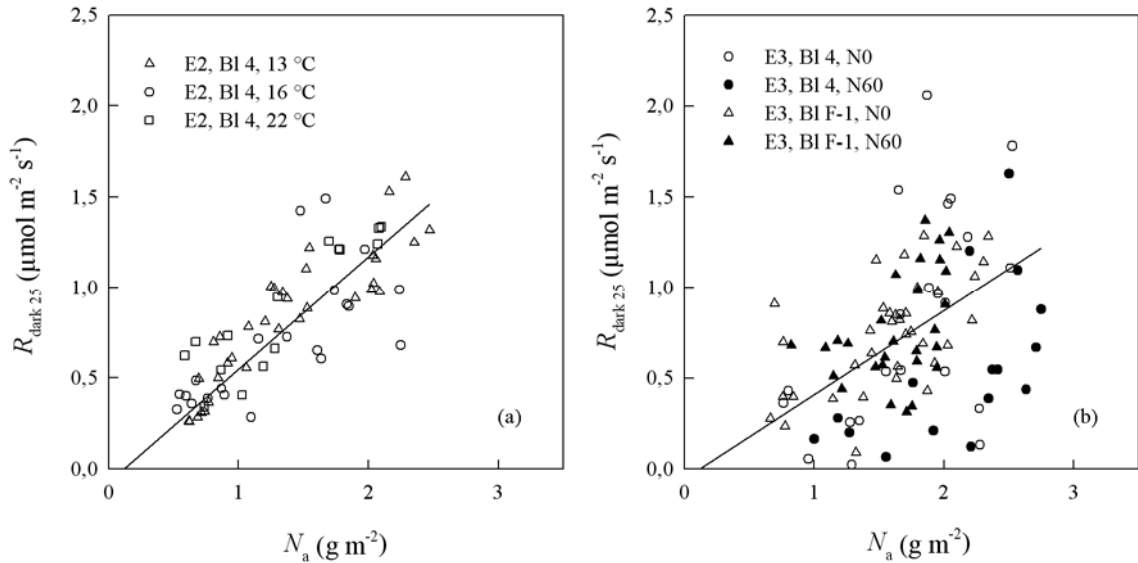


Abb. 29: Stickstoffabhängigkeit von  $R_{\text{dark}25}$  für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $s_{N_a} = 0,621 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$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

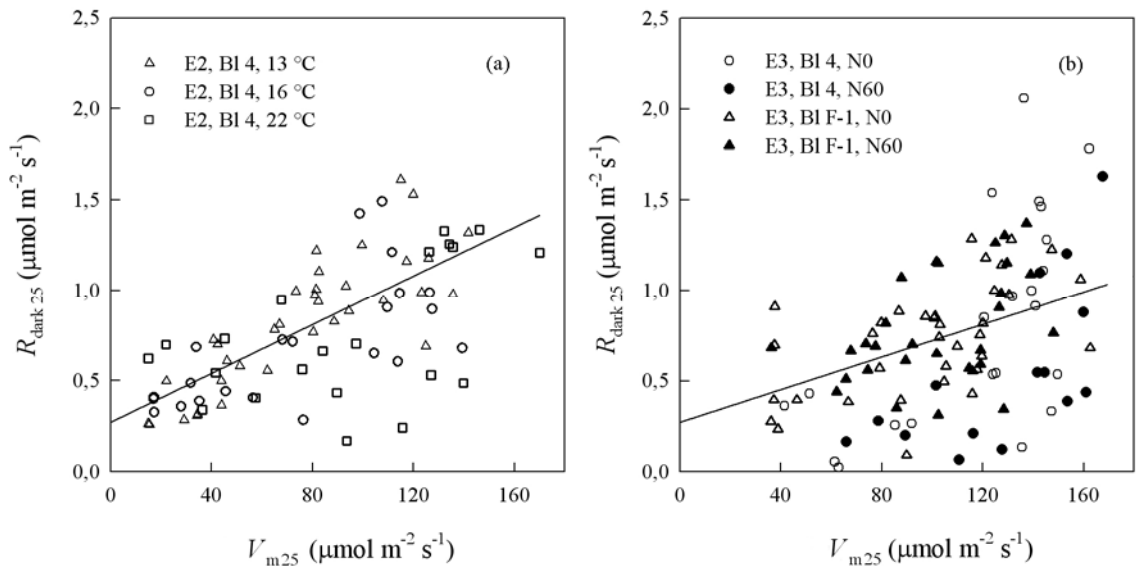


Abb. 30:  $R_{\text{dark}25}$ - $V_{m25}$ -Abhängigkeit für die Blatttagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 25 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $s_{V_c} = 6,72 \cdot 10^{-3}$ ,  $y_{V_c} = 0,272 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $R^2 = 0,60$  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 $V_{\text{cmax}}$ aus Licht- und $\text{CO}_2$ -Responsekurven

Die Photosynthesekenngröße  $V_{\text{cmax}}$  wurde, wie im Abschnitt 4.3.1 beschrieben, aus den  $\text{CO}_2$ -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  $V_{\text{cmax}}$ -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 ( $\text{CO}_2$ - oder Lichtresponsekurven) das Ergebnis der Kenngrößen- und Parameterschätzung beeinflusst.

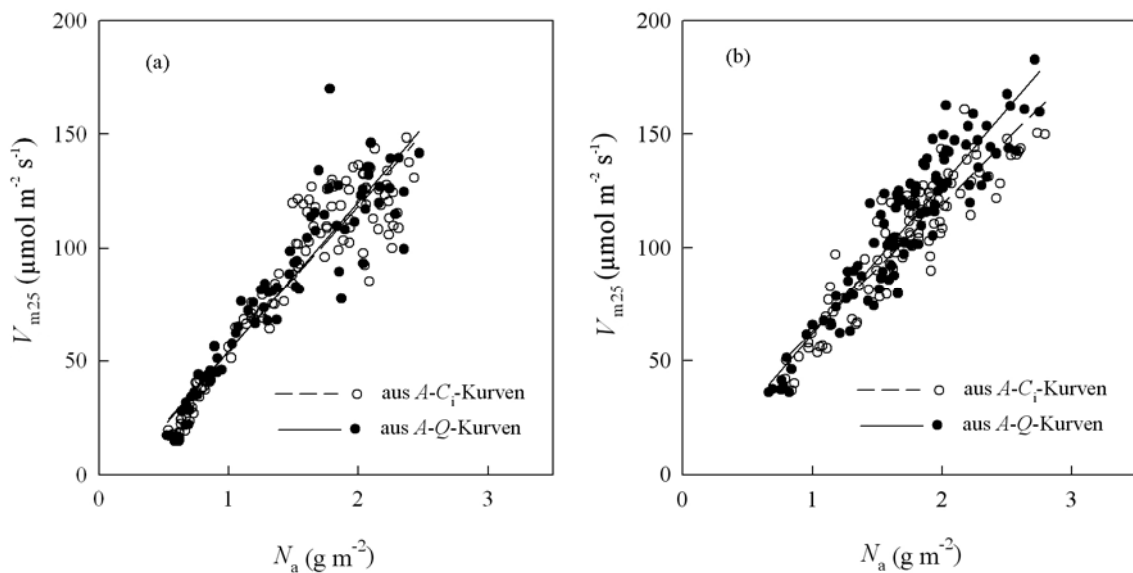


Abb. 31: Vergleich der  $V_{\text{m25}}-N_{\text{a}}$ -Abhängigkeit mit Werten aus den Licht- und  $\text{CO}_2$ -Responsekurven für  $V_{\text{m25}}$  für Versuch E2 (a) und Versuch E3 (b). Funktionen nach Gl. 21 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen für die durchgehende und gestrichelte Linie in (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  $\delta_1$  und  $\delta_2$  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  $-0,365$ .

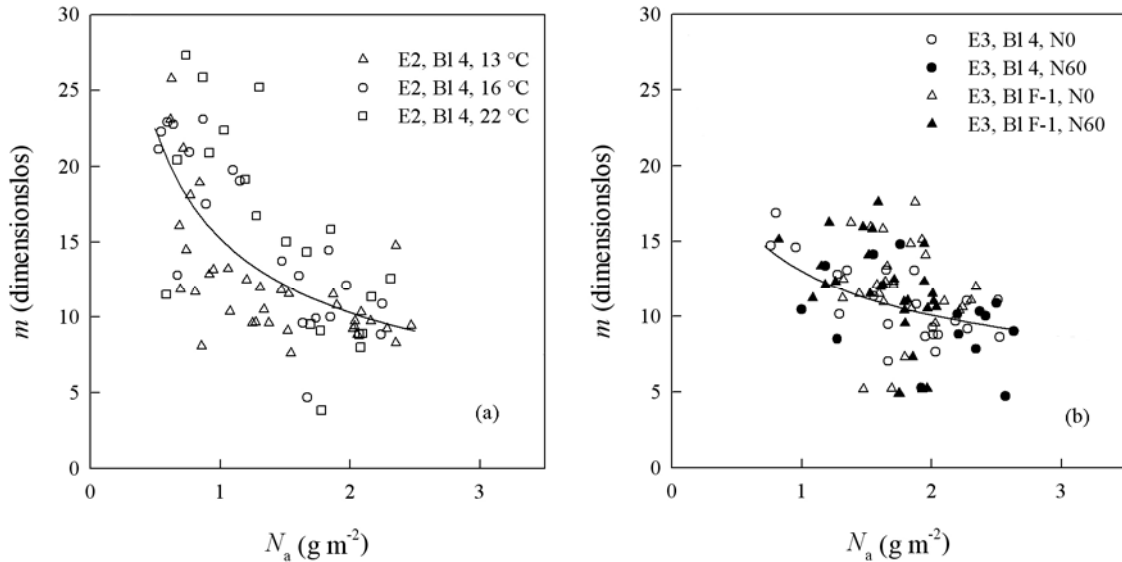


Abb. 32: Stickstoffabhängigkeit der Kenngröße  $m$  für die Blattetagen 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3). Funktionen nach Gl. 24 mit den Parametern und Bestimmtheitsmaßen in (a) und (b):  $\delta_1 = 15,2 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ ,  $\delta_2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

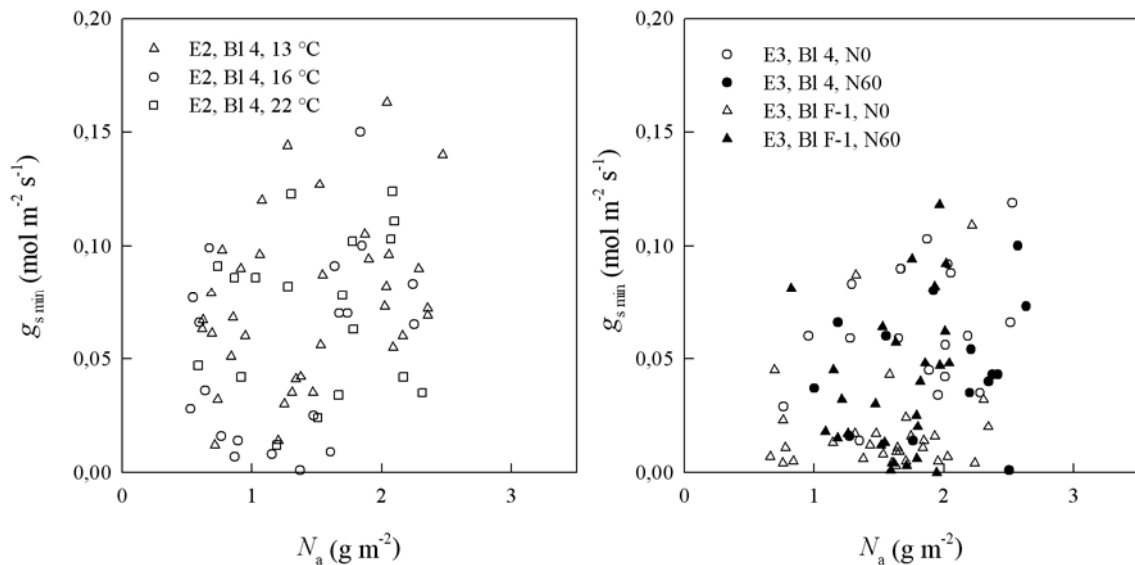


Abb. 33: Stickstoffabhängigkeit der minimalen stomatären Leitfähigkeit  $g_{smin}$  für die Blättertage 4 (E2, E3) und F-1 (E3) bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) und 2 Stickstoffdüngestufen (E3).

### 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  $\text{CO}_2$ -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  $\text{CO}_2$ -Responsekurven die  $V_{\text{cmax}}$ -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  $V_{\text{cmax}}$  mit der angewendeten Mess- und Schätzmethode gut reproduziert werden konnten. Die Abweichungen zwischen erster und zweiter Messung lagen für beiden Größen bei rund 5 %.

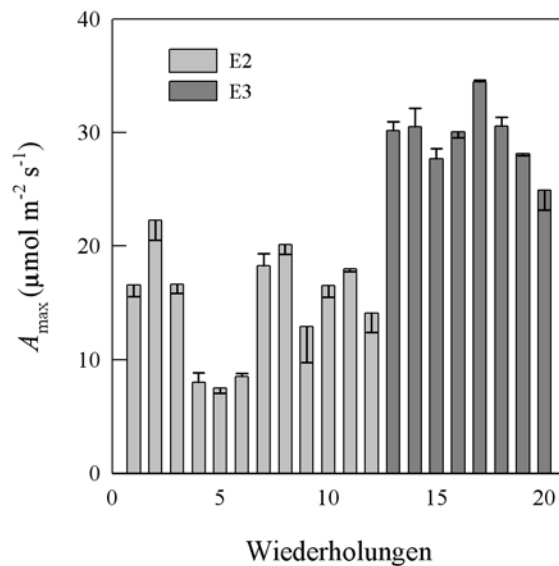


Abb. 34: Untersuchungen zur Reproduzierbarkeit der Photosynthesemessungen  $A_{\text{max}}$ . Die Säulen stellen die erste Messung je Blatt dar, die Fehlerbalken die Differenz zwischen erster und zweiter Messung. Anzahl der Messungen in E2:  $n = 12$ , in E3:  $n = 8$ .

### *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.

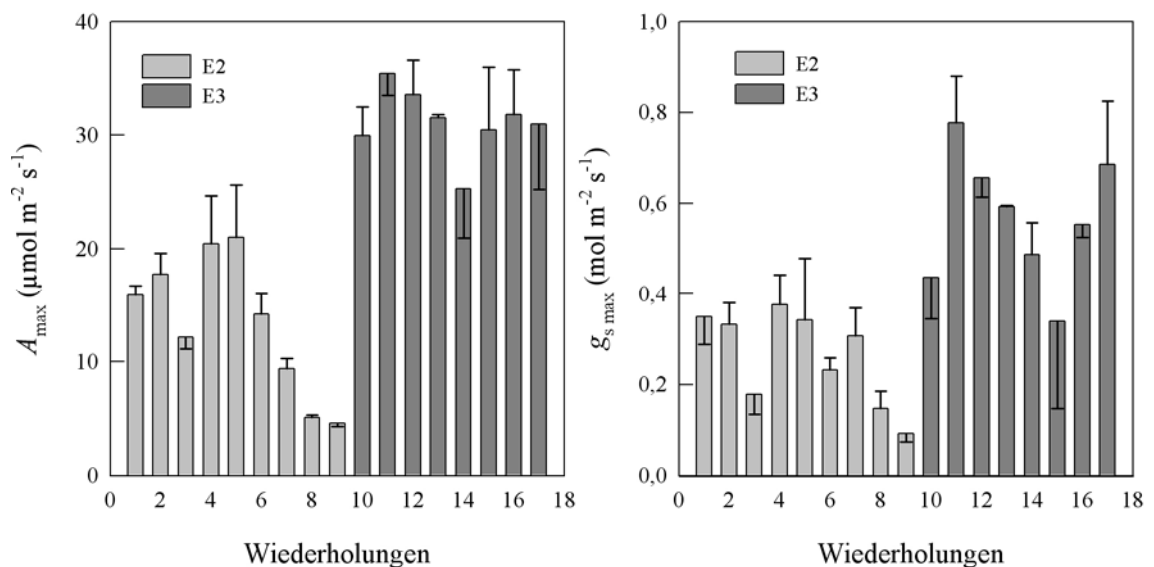


Abb. 35: Einfluss der Bestrahlungsrichtung auf die Nettphotosyntheserate  $A_{\max}$  und die stomatäre Leitfähigkeit  $g_{s\max}$ . Die Säulen stellen die Werte  $A_{\max}$  und  $g_{s\max}$  bei Bestrahlung der Blattoberseite dar, die Balken die Differenz von  $A_{\max}$  und  $g_{s\max}$  zwischen 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  $A_{\text{max}}$  als auch für  $g_{\text{smax}}$  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.

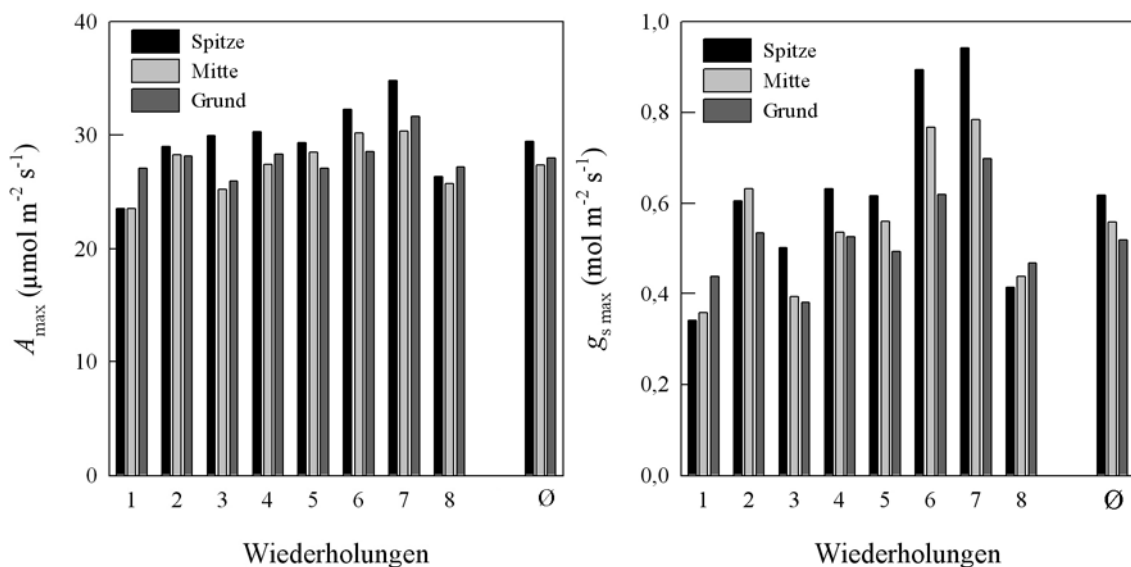


Abb. 36: Einfluss des Messpunktes innerhalb der Blattspreiten auf die Nettophotosyntheserate  $A_{\text{max}}$  und die stomatare Leitfähigkeit  $g_{\text{smax}}$ . Messungen an der Spitze, der Mitte und dem Grund der Blattspreiten. Anzahl der Wiederholungen:  $n = 8$ .

## 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  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  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  $s_{\text{Na}}$ ,  $s_{\text{Vc}}$  und  $\Delta H_a$  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. <sup>(a)</sup> Werte von Bernacchi et al. (2001).

Kenn- größe	Parameter (Einheit)	(Gl.)	Wert	Parameter = $z_1 T_W + z_2$
$V_{\text{cmax}}$	$N_{\text{amin}}$ (g m <sup>-2</sup> )	(21)	0,198	
	$s_{\text{Na}}$ (μmol g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	(21)	63,2	
	$\Delta H_a$ (kJ mol <sup>-1</sup> )	(12)	49,4	$z_1 = 0,709 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ , $z_2 = 37,8 \text{ kJ mol}^{-1}$
$J_{\text{max}}$	$N_{\text{amin}}$ (g m <sup>-2</sup> )	(21)	0,225	
	$s_{\text{Na}}$ (μmol g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	(21)	151	$z_1 = -4,49 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}$ , $z_2 = 222 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$
	$\Delta H_a$ (kJ mol <sup>-1</sup> )	(13)	48,9	$z_1 = 1,52 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ , $z_2 = 24,7 \text{ kJ mol}^{-1}$
	$\Delta H_d$ (kJ mol <sup>-1</sup> )	(13)	152,3	
	$\Delta S$ (J mol <sup>-1</sup> K <sup>-1</sup> )	(13)	495	
$T_p$	$N_{\text{amin}}$ (g m <sup>-2</sup> )	(21)	0,229	
	$s_{\text{Na}}$ (μmol g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	(21)	9,25	$z_1 = -0,317 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ K}^{-1}$ , $z_2 = 14,6 \text{ μmol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$
	$\Delta H_a$ (kJ mol <sup>-1</sup> )	(13)	47,0	$z_1 = 1,35 \text{ kJ mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ , $z_2 = 25,0 \text{ kJ mol}^{-1}$
	$\Delta H_d$ (kJ mol <sup>-1</sup> )	(13)	152,3	
	$\Delta S$ (J mol <sup>-1</sup> K <sup>-1</sup> )	(13)	495	
$K_c$	$K_{c25}$ (μmol mol <sup>-1</sup> )	(12)	404 <sup>(a)</sup>	
	$\Delta H_a$ (kJ mol <sup>-1</sup> )	(12)	79,4 <sup>(a)</sup>	
$K_o$	$K_{o25}$ (mmol mol <sup>-1</sup> )	(12)	278 <sup>(a)</sup>	
	$\Delta H_a$ (kJ mol <sup>-1</sup> )	(12)	36,4 <sup>(a)</sup>	
$I^*$	$y_\Gamma$ (μmol mol <sup>-1</sup> )	(22)	45,0	
	$s_\Gamma$ (μmol m <sup>2</sup> mol <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> )	(22)	-3,93	
	$\Delta H_a$ (kJ mol <sup>-1</sup> )	(12)	35,0	
$R_{\text{dark}}$	$N_{\text{amin}}$ (g m <sup>-2</sup> )	(21)	0,118	
	$s_{\text{Na}}$ (μmol g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )	(21)	0,493	
	$\Delta H_a$ (kJ mol <sup>-1</sup> )	(12)	46,4 <sup>(a)</sup>	
$\varphi_a$	$\gamma_1$ (mol mol <sup>-1</sup> )	(23)	0,437	
	$\gamma_2$ (m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	(23)	2,29	
$\theta$	$\delta_1$ (m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	(24)	0,767	
	$\delta_2$ (dimensionslos)	(24)	-0,321	
$m$	$\delta_1$ (m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	(24)	14,7	
	$\delta_2$ (dimensionslos)	(24)	-0,548	
$g_{\text{smin}}$	(mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	(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	
$\mu_1$ (mol mol <sup>-1</sup> )	(6)	4	von Caemmerer (2000, S. 33)
$\mu_2$ (mol mol <sup>-1</sup> )		8	
$k_1$ (dimensionslos)		0,33	Müller et al. (2005)
$k_2$ (dimensionslos)	(15)	0,5	
$k_3$ (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		15	
$\beta_1$ (dimensionslos)	(17)	3	Harley und Sharkey (1991; modifiziert)
$\beta_2$ (dimensionslos)		1	
$k_s$ (dimensionslos)	(8)	4,2	Müller et al. (2005)
$R$ (J mol <sup>-1</sup> K <sup>-1</sup> )		8,3145	
$T_{\text{ref}}$ (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.

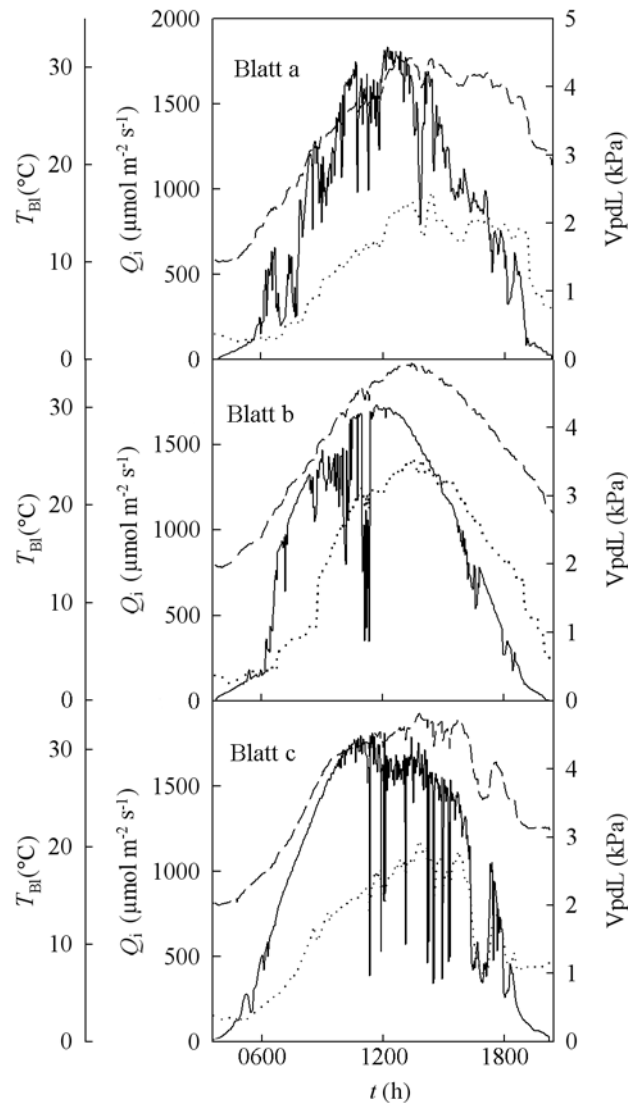


Abb. 37: Tagesverläufe der photosynthetisch aktiven Strahlung  $Q_i$  (durchgehende Linie), der Blatttemperatur  $T_{BL}$  (gestrichelte Linie) und des Blatt-Luft-Dampfdrucksättigungsdefizites VpdL (gepunktete Linie) für die Messungen an Blatt a, b und c.

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  $11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $N_a = 0,73 \text{ g m}^{-2}$ ).

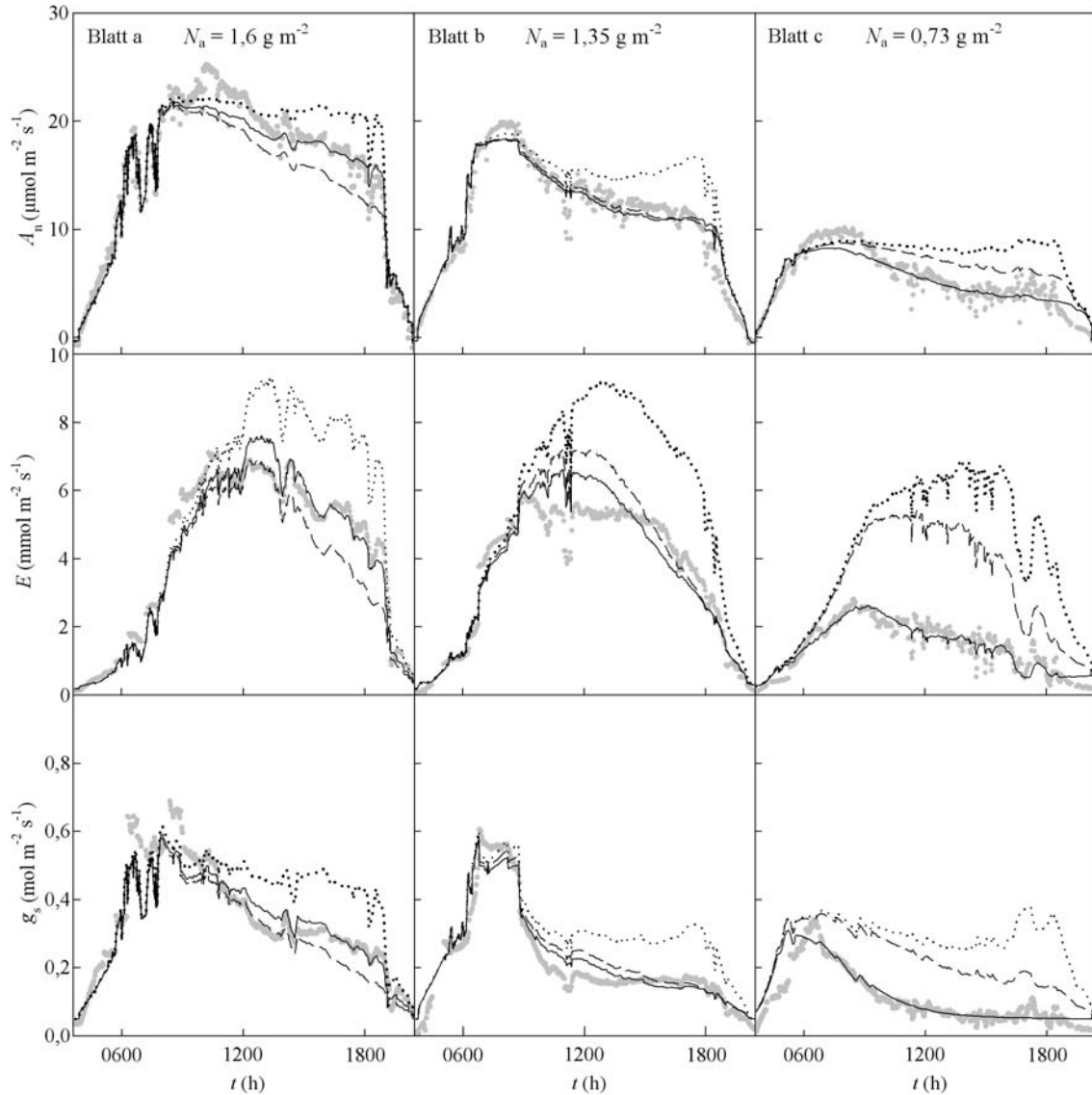


Abb. 38: Gemessene Daten (graue Kreise) und simulierte Daten (Linien) der Nettophotosyntheserate  $A_n$ , der Transpirationsrate  $E$  und der stomatären Leitfähigkeit  $g_s$  für drei ausgewählte Tagesverläufe. Gepunktete Linie: Modell ohne  $\Psi$ -Einfluss auf  $g_s$ ,  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$ , durchgehende Linie: Modell mit  $\Psi$ -Einfluss auf  $g_s$ ,  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$ , wobei die Parameter der Zeitabhängigkeit von  $\Psi_{\text{crit}}$  für jeden Tagesgang separat geschätzt wurden, gestrichelte Linie: Modell mit  $\Psi$ -Einfluss auf  $g_s$ ,  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$  mit einem einheitlichen Parametersatz für die Zeitabhängigkeit von  $\Psi_{\text{crit}}$  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 Gaswechsellmessungen die relativen Blattwassergehalte RWC bestimmt. Daraus wurde das Blattwasserpotential  $\Psi$  berechnet (siehe Abschnitt 3.2.3 Referenzmessungen).  $\Psi$  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).

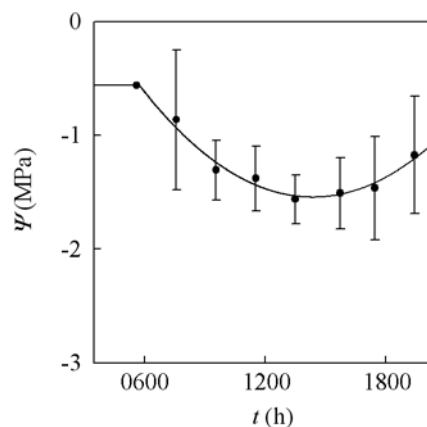


Abb. 39: Mittlerer Tagesverlauf des Blattwasserpotentials  $\Psi$  (Mittelwerte mit Standardabweichungen).  $\Psi = w_1 t^2 + w_2 t + w_3$ , mit  $w_1 = 0,013 \text{ MPa h}^{-2}$ ,  $w_2 = -0,397 \text{ MPa h}^{-1}$ ,  $w_3 = 1,51 \text{ MPa}$ ,  $\Psi = -0,561 \text{ MPa}$  wenn  $t < 0600 \text{ h}$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

In der Literatur wird diskutiert, dass sowohl  $g_s$  als auch das Verhältnis von  $A_n$  zu  $C_i$  durch  $\Psi$  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  $\Psi$ -Abhängigkeit für die Kenngrößen  $m$ ,  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$  implementiert (siehe Abschnitt 2.2 Modellmodifikationen, Gl. 26). Diese Gleichung hat die Parameter  $\Psi_{\text{crit}}$  und  $K$ . Da mit dem vorliegenden Wertebereich von  $\Psi$  (-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  $\Psi_{\text{crit}}$  für die Kenngröße  $m$  und ein Parameter  $\Psi_{\text{crit}}$  für  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$  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  $\Psi_{\text{crit}}$  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  $g_s$ - $\Psi$ -Verhältnis kann simuliert werden, wenn der Parameter  $\Psi_{\text{crit}}$  im Tagesverlauf ansteigt. Es fehlen jedoch Untersuchungen zu den physiologischen Hintergründen, die das Verhalten des Parameters  $\Psi_{\text{crit}}$  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<sup>-1</sup>) den Anstieg und  $d_2$  (MPa) den Achsenschnittpunkt der Funktion darstellen. Mit dieser erweiterten Trockenstressfunktion mit zeitabhängigem  $\Psi_{\text{crit}}$  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  $\Psi_{\text{crit}}$ -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).  $\text{RMSE}_s$  und  $\text{RMSE}_u$  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	$\text{RMSE}_s$	$\text{RMSE}_u$
			(-)	(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

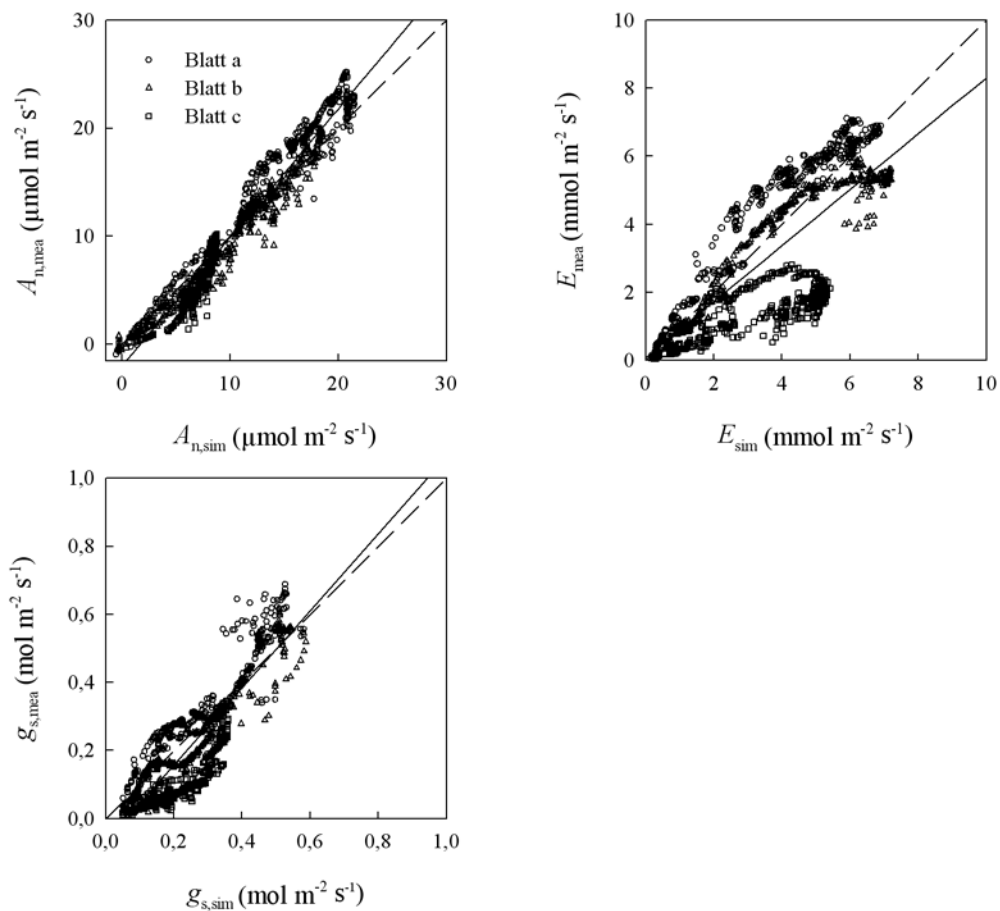


Abb. 40: Vergleich der gemessenen ( $A_{n,\text{mea}}$ ,  $E_{\text{mea}}$ ,  $g_{s,\text{mea}}$ ) und simulierten ( $A_{n,\text{sim}}$ ,  $E_{\text{sim}}$ ,  $g_{s,\text{sim}}$ ) Tagesverläufe der Nettophotosyntheserate  $A_n$ , der Transpirationsrate  $E$  und der stomatären Leitfähigkeit  $g_s$ . Für die Simulation wurde ein Parametersatz verwendet, bei dem eine einheitliche Zeitabhängigkeit des Parameters  $\Psi_{\text{crit}}$  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  $J_{\text{max}}$  ist die Kopplung an  $V_{\text{cmax}}$ . Leuning (1997) ermittelte aus den von Wullschleger (1993) zusammengestellten Daten für  $20^\circ\text{C}$  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  $J_{\text{max}}$ , 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  $J_{\text{max}}$  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  $s_{\text{Na}}$  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  $s_{\text{Na}}$  von  $5,13 \mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ .

#### *CO<sub>2</sub>-Kompensationspunkt $\Gamma^*$ und Dunkelatmungsrate $R_{\text{dark}25}$*

In den drei durchgeführten Versuchen lag  $\Gamma^*$  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  $\text{CO}_2$ -Kompensationspunkt in Anwesenheit der mitochondrialen Atmung,  $\Gamma$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), 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  $\Gamma$  werden durch ein variierendes  $R_d/V_{\text{cmax}}$ -Verhältnis hervorgerufen (Azcon-Bieto et al., 1981; Peisker et al., 1981; von Caemmerer, 2000). Da  $I^*$  jedoch als  $\text{CO}_2$ -Kompensationspunkt in Abwesenheit von  $R_d$  definiert ist, stehen die Änderungen von  $\Gamma$  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  $R_{\text{dark}}$  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  $R_{\text{dark}}$  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  $R_{\text{dark}}$  ist die Kopplung an  $V_{\text{cmax}}$ . Dazu wird das Verhältnis von  $R_{\text{dark}}$  zu  $V_{\text{cmax}}$  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  $\varphi_a$  und Krümmungsparameter  $\theta$* 

In eigenen Untersuchungen war die Quantenausbeute  $\varphi_a$  nichtlinear mit dem Stickstoffgehalt korreliert. Bei sinkendem  $N_a$  blieb  $\varphi_a$  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  $\varphi_a$  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  $\theta$  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  $\theta$ . 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  $\theta$  sowie die Stickstoffabhängigkeit von  $\theta$  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  $\delta_1$  und  $\delta_2$  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  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ ,  $T_p$ ,  $K_c$ ,  $K_o$  und  $I^*$  die Abhängigkeiten von der Blatttemperatur für Gerste neu bestimmt. Für  $V_{\text{cmax}}$  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  $35 \text{ °C}$  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  $\Delta H_d$  und  $\Delta S$  wurden von Müller et al. (2005) übernommen. Die Temperaturcharakteristik erreichte mit dieser Funktion ein Optimum bei  $35 \text{ °C}$ , die geschätzten Aktivierungsenergien lagen in dem von Walcroft et al. (1997) und Medlyn et al. (2002b) angegebenen Bereich.

Die Temperaturfunktion der Kenngröße  $J_{\text{max}}$  hatte ein klares Optimum bei  $32 \text{ °C}$ . Die Aktivierungsenergie lag im Mittel aller Versuche bei  $48,9 \text{ kJ mol}^{-1}$ . Die Parameter  $\Delta H_d$  und  $\Delta S$  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  $J_{\text{max}}$  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  $67 \text{ kJ mol}^{-1}$  ( $\Delta H_d = 243,7 \text{ kJ mol}^{-1}$ ,  $\Delta S = 784 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ) sowie für Linde  $42 \text{ kJ mol}^{-1}$  ( $\Delta H_d = 409,4 \text{ kJ mol}^{-1}$ ,  $\Delta S = 1290 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ) 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  $\Delta H_a$  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<sup>-1</sup> auf. Für  $\Delta H_d$  und  $\Delta S$  wurden Werte von 152,3 kJ mol<sup>-1</sup> und 495 J mol<sup>-1</sup> K<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup>. Bernacchi et al. (2001) fanden einen sehr ähnlichen Wert für Tabak (37,83 kJ mol<sup>-1</sup>). 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<sup>-1</sup> 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<sup>-1</sup> 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  $\Delta H_a$ ,  $s_{Na}$  und  $s_{Vc}$  mit der Anzucht- und Entwicklungstemperatur. Die Parameter  $\Delta H_a$  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  $\Delta H_a$  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  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$  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 Blattetage 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  $\Delta H_a$  von  $V_{\text{m25}}$ ,  $J_{\text{m25}}$  und  $T_{\text{p25}}$  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  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  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  $\Psi$  auf  $g_s$ ,  $V_{\text{cmax}}$  und  $J_{\text{max}}$  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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>, 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 CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 C<sub>3</sub> 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 CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> 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 C<sub>3</sub> photosynthesis at high CO<sub>2</sub>: Reversed O<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub>. *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 CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O 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  $[\text{CO}_2]$  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 CO<sub>2</sub>? *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 CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O 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 C<sub>3</sub> plants. *Ecological Modelling* **80**, 205-235.
- Ögren E. und Evans J.R., 1993: Photosynthetic light response curves. 1. The influence of CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> compensation concentration and CO<sub>2</sub> evolution in the darkness. *Photosynthetica* **15**, 161-168.
- Peri P.L., Moot D.J. und McNeil D.L., 2005: Modelling photosynthetic efficiency ( $\alpha$ ) 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 C<sub>3</sub> plants: Physics, physiology and rate limitations. *Botanical Review* **51**, 53-105.
- Sharkey T.D., 1985b: O<sub>2</sub>-insensitive photosynthesis in C<sub>3</sub> 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 CO<sub>2</sub>. *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 CO<sub>2</sub>: 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 C<sub>3</sub> 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 CO<sub>2</sub> assimilation. I. Influence of nitrogen nutrition, phosphorus nutrition, photon flux density, and ambient partial pressure of CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> assimilation. II. Influences of water stress and photoinhibition. *Plant Physiology* **78**, 830-834.
- Wullschlegel S.D., 1993: Biochemical limitations to carbon assimilation in C<sub>3</sub> plants – a retrospective analysis of the A/C<sub>i</sub> 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 <sub>2</sub> = CO <sub>2</sub> -Responsekurven, TG = Tagesverlaufsmessungen, <sup>(a)</sup> : bei 6 Messtemperaturen (10; 15; 20; 25; 30; 35) °C, <sup>(b)</sup> : 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 <sub>s</sub> und RMSE <sub>u</sub> sind die systematischen und unsystematischen Anteile der Wurzel der mittleren quadratischen Abweichung RMSE.	35
Tab. 5	Statistische Kriterien der Regressionsgeraden gemessener vs. geschätzter $V_{\text{cmax}}$ -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 $J_{\text{max}}$ -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. <sup>(a)</sup> 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  $V_{\text{cmax}}$  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  $A_{\text{max}}$  und maximale stomatare Leitfähigkeit  $g_{\text{smax}}$  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  $\text{CO}_2$ -Responsekurve (Punkte) bei 21 % und 2 %  $\text{O}_2$ -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 ( $A_{\text{mea}}$ ) vs. berechneter ( $A_{\text{sim}}$ ) 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  $V_{\text{cmax}}$ -Werte über dem Blattstickstoffgehalt  $N_a$  und der Blattemperatur  $T_{\text{BI}}$  (Versuch E2, 16 °C Anzuchttemperatur). 37
- Abb. 10 Stickstoffabhängigkeit von  $V_{\text{m25}}$  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  $V_{\text{cmax}}$  (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  $\Delta H_a$  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  $\Delta H_a$ ,  $s_{Na}$  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  $\Delta H_a$ ,  $s_{Na}$  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  $T_{\text{ref}} = 25 \text{ }^\circ\text{C}$ ) mit Konfidenzintervallen der  $16 \text{ }^\circ\text{C}$ -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  $16 \text{ }^\circ\text{C}$ -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  $\theta$  und  $\varphi_a$  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  $\varphi_a$  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  $\theta$  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  $\text{CO}_2$ -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 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  $\delta_1 = 13,0 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$ ,  $\delta_2 = -0,365$ ,  $R^2 = 0,22$ . 69
- Abb. 33 Stickstoffabhängigkeit der minimalen stomatären Leitfähigkeit  $g_{\text{min}}$  für die Blattetagen 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  $A_{\text{max}}$ . 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  $A_{\text{max}}$  und die stomatäre Leitfähigkeit  $g_{\text{smax}}$ . Die Säulen stellen die Werte  $A_{\text{max}}$  und  $g_{\text{smax}}$  bei Bestrahlung der Blattoberseite dar, die Balken die Differenz von  $A_{\text{max}}$  und  $g_{\text{smax}}$  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  $A_{\text{max}}$  und die stomatäre Leitfähigkeit  $g_{\text{smax}}$ . 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  $\Psi$ -Einfluss auf  $g_s$ ,  $V_{cmax}$  und  $J_{max}$ , durchgehende Linie: Modell mit  $\Psi$ -Einfluss auf  $g_s$ ,  $V_{cmax}$  und  $J_{max}$ , wobei die Parameter der Zeitabhängigkeit von  $\Psi_{crit}$  für jeden Tagesgang separat geschätzt wurden, gestrichelte Linie: Modell mit  $\Psi$ -Einfluss auf  $g_s$ ,  $V_{cmax}$  und  $J_{max}$  mit einem einheitlichen Parametersatz für die Zeitabhängigkeit von  $\Psi_{crit}$  für alle 18 Tagesverläufe (weitere Erklärungen siehe Text). 78
- Abb. 39 Mittlerer Tagesverlauf des Blattwasserpotentials  $\Psi$  (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  $\Psi_{crit}$  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	$s_{Na}$ ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	$N_{amin}$ ( $\text{g m}^{-2}$ )	$\Delta H_a$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta H_d$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta S_d$ ( $\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ )	$R^2$
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  $V_{\text{cmax}}$ . Die Parameter wurden an den Blattetagen 4 der Versuche E1 bis E2 bei 3 Anzuchttemperaturen (E2) mit den Schätzungen B1 und B2 ermittelt; <sup>(a)</sup> übernommen von Müller et al., 2005.

Versuch	T <sub>w</sub> (°C)	Blatt	N-Stufe	Schätzung	S <sub>Na</sub> ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	N <sub>amin</sub> ( $\text{g m}^{-2}$ )	$\Delta H_a$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta H_d$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta S_d$ ( $\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ )	R <sup>2</sup>
E1	16	4	-	B1	70,7	0,198	84,5	149,3 <sup>(a)</sup>	486 <sup>(a)</sup>	0,94
					[67,4; 74,0]		[79,7; 89,2]			
E2	13	4	-	B1	64,7	0,198	84,9	149,3 <sup>(a)</sup>	486 <sup>(a)</sup>	0,93
					[62,5; 66,8]		[81,6; 88,3]			
	16	4	-	B1	72,9	0,198	90,1	149,3 <sup>(a)</sup>	486 <sup>(a)</sup>	0,95
					[70,4; 75,6]		[86,5; 93,6]			
	22	4	-	B1	74,2	0,198	94,6	149,3 <sup>(a)</sup>	486 <sup>(a)</sup>	0,95
					[71,5; 76,9]		[91,1; 98,1]			
	13+16 +22	4	-	B2	69,9	0,198	89,7	149,3 <sup>(a)</sup>	486 <sup>(a)</sup>	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	$s_{Na}$ ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	$N_{\text{amin}}$ ( $\text{g m}^{-2}$ )	$\Delta H_a$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta H_d$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta S_d$ ( $\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ )	$R^2$
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  $V_{\text{cmax}}$ -Funktionen (Gl. 13 und 25) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße  $J_{\text{max}}$ . 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	$s_{V_c}$	$y_{V_c}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\Delta H_a$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta H_d$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta S_d$ ( $\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ )	$R^2$
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	$s_{Na}$ ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	$N_{amin}$ ( $\text{g m}^{-2}$ )	$\Delta H_a$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta H_d$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta S_d$ ( $\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ )	$R^2$
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  $V_{\text{cmax}}$ -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	$s_{Vc}$	$y_{Vc}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\Delta H_a$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta H_d$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$\Delta S_d$ ( $\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$ )	$R^2$
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  $\Gamma^*$ . 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	$s_{\Gamma^*}$ ( $\mu\text{mol m}^2 \text{ mol}^{-1} \text{ g}^{-1}$ )	$y_{\Gamma^*}$ ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	$\Delta H_a$ ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$R^2$
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	$K_{c25}$  ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ )	$\Delta H_a$  ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )	$R^2$
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 <sup>-1</sup> )	$\Delta H_a$  (kJ mol <sup>-1</sup> )	$R^2$
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  $\phi_a$ . 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	Schätzung	$\gamma_1$ (mol mol <sup>-1</sup> )	$\gamma_2$ (m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	$R^2$
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  $\theta$ . 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	$\delta_1$ (m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	$\delta_2$ (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  $R_{\text{dark25}}$ . 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	$s_{\text{Na}}$ ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	$N_{\text{amin}}$ ( $\text{g m}^{-2}$ )	$R^2$
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	
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	
E2 + E3	alle Daten gepoolt			B2	0,491	0,118	0,26
					[0,459; 0,523]		



Tab. A13: Parameter mit Konfidenzintervallen der  $V_{\text{cmax}}$ -Abhängigkeit (Gl. 25) zur Berechnung der Photosynthesekenngröße  $R_{\text{dark25}}$ . 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	$s_{Vc} * 10^{-3}$ (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	$\delta_1$ (m <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	$\delta_2$ (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.