Gartenbauwissenschaft, **65** (2). S.147–153, 2000, ISSN 0016–478X. © Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart

Räumliche und zeitliche Verteilung der Blattphotosynthese in einem Paprikabestand (*Capsicum annuum* L.)

Spatial and Temporal Distribution of Leaf Photosynthesis in a Sweet Pepper-stand (*Capsicum annuum* L.)

A. Heißner und H.-P. Kläring
(Institut für Gemüse- und Zierpflanzenbau Großbeeren/Erfurt e. V., Großbeeren)

Zusammenfassung

Die Modellierung von Biomasseproduktion und Ertrag erfordert die Darstellung der Bestandesphotosynthese, die sich aus der Photosynthese der einzelnen Blätter zusammensetzt. Um zu prüfen, wie die Blattphotosynthese in einem Paprikabestand (*Capsicum annuum* L. cv. Mazurka) im Gewächshaus verteilt ist, wurden in der Anbauperiode von April bis September Messungen an unterschiedlich inserierten Blättern unschattierter und schattierter Pflanzen durchgeführt.

Die Überlagerung der geprüften Effekte der Faktoren Schattierung und Blatthöhe durch das Klima wurde durch Einführung der Kovariablen (Bestrahlungsstärke, Temperatur, Dampfdruckdefizit und Messtag) berücksichtigt. Der um die Wirkung der Kovariablen korrigierte-CO_2-Gaswechsel der unschattierten und schattierten Pflanzen unterschied sich nicht. Demgegenüber erwies sich der Einfluß der Messhöhe als signifikant. Mit etwa 10 mg CO_2 dm^{-2} h^{-1} war der korrigierte CO_2-Gaswechsel der oberen Blätter am höchsten. In der mittlereren und unteren Messhöhe lagen die Werte um etwa 2 mg CO_2 dm^{-2} h^{-1} niedriger als in der oberen. Der Zeittrend des CO_2-Gaswechsels in der Messperiode war nicht signifikant. Für die aus den Blattmessungen abgeleitete Abhängigkeit des Bestandes CO_2-Gaswechsels von der Bestrahlungsstärke ergab sich weitgehende Übereinstimmung mit Berechnungen auf der Grundlage von Modellen in der Literatur für die Pflanze und den Pflanzenbestand.

Summary

Modelling of biomass production and yield requires the quantification of canopy photosynthesis that results from the photosynthesis of single leaves. To investigate the distribution of leaf photosynthesis in a greenhouse sweet pepper canopy (*Capsicum annuum* L. cv. Mazurka), measurements were carried out on single leaves at different heights during the growing period from the end of April to the end of September. The gas exchange of eight unshaded and eight shaded plants was measured using the LCA–4 gas exchange measuring system (ADC, UK). At approximately one week intervals, measurements were taken 20 to 25 cm above ground, at a height of half the plants' height, and on the top of the plants. The reduction in irradiance by shading was 36%.

Gas exchange data were evaluated by analysis of covariance to compare the results under the same conditions (irradiance, temperature, vapour pressure deficit and day of measurement). There were no differences in CO_2 gas exchange between unshaded and shaded plants, although a significant height influence was observed. The CO_2 gas exchange of the upper leaves (for mean conditions) was highest at about 10 mg CO_2 dm^{-2} h^{-1}. In the middle and lowest leaf positions, the CO_2 gas exchange was nearly 2 mg CO_2 dm^{-2} h^{-1} lower than the upper leaves. The time course for CO_2 gas exchange in the measuring period was not significant. The CO_2 gas exchange of the canopy in dependence on irradiance, derived from single leaf measurements, agrees largely with calculations on the basis of CO_2 gas exchange models, previously reported for single plants and plant canopies within greenhouses.

Einleitung

Biomasseproduktion und Ertrag beruhen auf der Bestandesphotosynthese (GUTSCHIK 1987), die ihrerseits von der Photosynthese der einzelnen Blätter bestimmt wird. Die Beiträge der Einzelblätter an der Bestandesphotosynthese unterliegen Schwankungen. Direkte Ursache hierfür ist die im allgemeinen inhomogene Verteilung der klimatischen Einflußgrößen im Bestand. Weitere Faktoren sind: die ontogenetische Entwicklung des einzelnen Blattes (BOLANOS und HSIAO 1991, DELGADO et al. 1994), die Anpassung des Photosyntheseapparates an unterschiedliche Umgebungsbedingungen wie Strahlung, Temperatur und CO_2-Konzentration (KRIEBITZSCH 1992, WILLIAMS und BLACK 1993, BARBOUR et al. 1994, LARCHER 1994, MICALEFF et al. 1995, GRODZINSKI et al. 1996, NILSEN und ORCUTT 1996, KEUTGEN et al. 1997) sowie der aktuelle Assimilatverbrauch von Früchten und Blüten (MAYORAL et al. 1985, GUCCI und FLORE 1989, MARCELIS 1991, HUCKLESBY und BLANKE 1992, BEN MIMOUN et al. 1996).

Die Einflussgröße, welche die räumliche Verteilung der Photosynthese in einem Bestand am stärksten beeinflußt, ist die Strahlung: Durch Absorption und Reflexion bildet sich ein, in Abhängigkeit von der Blattgeometrie mehr oder weniger ausgeprägter, Gradient der Bestrahlungsstärke aus, der zu Unterschieden in der Photosynthese zwischen den einzelnen Blattschichten des Bestandes führt. Die Simulation des Strahlungsregimes in Abhängigkeit von der Bestandesstruktur ist grundsätzlich möglich (ROSS 1981), erfor-

dert aber meistens komplizierte mathematische Modelle und aufwendige Berechnungen.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die räumliche und zeitliche Verteilung der Blattphotosynthese in einem Paprikabestand zu untersuchen. Dazu sollen in der Anbauperiode von April bis September der Netto – CO_2-Gaswechsel von einzelnen Blättern in drei Höhen des Bestandes von unschattierten und schattierten Pflanzen erfasst werden. Es soll geprüft werden, wie die aus den Blattmessungen sich ergebende Bestandesphotosynthese mit entsprechenden Ergebnissen aus Untersuchungen an der Einzelpflanze (HEISSNER 1997) bzw. am Bestand im Gewächshaus (NEDERHOFF und VEGTER 1994) korrespondiert.

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden in einem mit Noppenfolie eingedeckten Gewächshaus mit einer Fläche von etwa 450 m² im Zeitraum vom 27. April bis 21. September 1995 in Großbeeren (geographische Breite: 52.5 ° N) durchgeführt. Der Anbau der Paprikapflanzen (Sorte: 'Mazurka', Pflanztermin: 28. März) erfolgte mit einer Pflanzdichte von 3.3 Pflanzen m^{-2} bei zweitriebiger Kultur auf Steinwollematten mit einer Nährlösung entsprechend den Empfehlungen von VOOGT und BLOEMHARD (1993). Die Temperatur wurde durch Heizen und Lüften so geregelt, daß sich im 24-h-Mittel ein Wert von 20 °C ergab. CO_2 wurde nicht zugeführt. Die CO_2-Konzentrationen lagen tagsüber in der Regel zwischen 300 und 400 μl l^{-1}.

An 4 Stellen des Gewächshauses waren auf Flächen von 4 m × 4 m Schattiernetze (zwei Lagen) über den Pflanzen angebracht. Die tägliche Globalstrahlung betrug im Untersuchungszeitraum im Mittel 1794 J cm^{-2}. Das entspricht bei dem ermittelten Transmissionsgrad des Gewächshauses von 0.55 einer photosynthetisch wirksamen Strahlungsmenge von täglich etwa 22 mol m^{-2} über dem Bestand.

Die Blattphotosynthese wurde an 16 Pflanzen gemessen. 8 Pflanzen waren unschattiert (S0), die anderen 8 schattiert (S1). Bei den Messungen wurde die natürliche Position der Blätter weitgehend beibehalten. Die Untersuchungen erstreckten sich auf Blätter in drei Höhen: in 20 bis 25 cm über dem Boden (H1), in etwa halber Höhe der Pflanzen (H2) sowie an der Pflanzenspitze (H3). An der Pflanzenspitze wurden nur voll entwickelte Blätter in die Messungen einbezogen, deren Alter etwa 1 bis 2 Wochen betrug.

Für die Bestimmung des Blatt-CO_2-Gaswechsels stand das CO_2/H_2O-Gaswechselsystem LCA–4 (Analytical Development Company Ltd., UK) mit der Blattkammer PLC–4B (Größe des Küvettenfensters: 25 mm × 25 mm; Grenzschichtwiderstand/Wasserdampf: 0.8 m^2 s mol^{-1}) zur Verfügung. Eingestellt wurde eine Luftdurchflußrate von 350 ml min^{-1}. Neben dem CO_2-Gaswechsel wurden als Einflußgrößen die Temperatur in der Blattkammer, die Bestrahlungsstärke (photosynthetisch aktive Photonenflußdichte), die Luftfeuchte (Dampfdruckdefizit) und die CO_2-Konzentration bestimmt.

Die Messungen wurden in Abständen von durchschnittlich 7 Tagen jeweils in der Zeit von 10 bis 12 Uhr durchgeführt, wobei die Reihenfolge der Messungen immer die gleiche war. Gemessen wurde abwechselnd an Pflanzen in der Mitte der 16 m² großen unschattierten und schattierten Parzellen. Aus 21 Messterminen, 16 Pflanzen und 3 Messhöhen ergibt sich eine Gesamtzahl von 1008 Einzelmessungen in der Untersuchungsperiode. Davon waren 5 nicht vollständig und 6 wurden als fehlerhaft ausgesondert, so daß für die Auswertung 997 Datensätze zur Verfügung standen.

Die Messdaten wurden durch zwei Kovarianzanalysen mit den Faktoren Schattierung (Stufen: S0 und S1) und Höhe des Blattes (Stufen: H1, H2 und H3) sowie den folgenden Kovariablen ausgewertet:

1. Bestrahlungsstärke, Temperatur (Blattkammertemperatur), Dampfdruckdefizit und Messtermin (Tag im Jahr) (Kovarianzanalyse A) sowie
2. mit Modell berechneter CO_2 - Gaswechsel und Messtermin (Tag im Jahr) (Kovarianzanalyse B).

Durch Einbeziehung des Messtermins sollte geprüft werden, ob zeitliche Veränderungen im Vegetationsverlauf auftreten, die möglicherweise als Folge der Adaptation an unterschiedliche Strahlungsbedingungen und die Blattalterung zu erwarten sind. Im Falle der Kovarianzanalyse A wurde eine lineare Abhängigkeit von den klimatischen Einflußgrößen (Bestrahlungsstärke, Temperatur und Dampfdruckdefizit) geprüft, im Falle der Kovarianzanalyse B eine nichtlineare. Das Modell für die Kovarianzanalyse B basiert auf dem von HEISSNER (1997) zur Darstellung des CO_2-Gaswechsels von Paprikapflanzen verwendeten Ansatz:

$A = \{a_1 \times [1 - \exp(-a_2 \times Q)] \times (T + a_3 \times T^2) + a_4 \times T + a_5 \times T^2\} \times (1 + a_6 \times SD_0)/(1 + a_6 \times SD)$, Q: Bestrahlungsstärke, T: Temperatur, SD: Dampfdruckdefizit, $SD0 = 10$ hPa, a_1 bis a_6: Modellkoeffizienten.

Die Modellkoeffizienten wurden aus den Messdaten geschätzt. Den Kovarianzanalysen wurde die Methode der gleichzeitigen Schätzung der Effekte (Kovariable, Faktoren, Wechselwirkungen) zugrunde gelegt.

Ergebnisse

Die Einflussgrößen schwankten in einem großen Bereich (Tab. 1). Dies gilt insbesondere für die Bestrahlungsstärke (Tab. 2). Im Mittel betrug die Bestrahlungsstärke bei der schattierten Variante 64 % der unschattierten. Im Vergleich zu den Messungen in der oberen Blatthöhe (H3) ergab sich im Mittel eine Verringerung der Bestrahlungsstärke in der mittleren (H2) und unteren Höhe (H1) um 31 bzw. 47 % (Tab. 2). Aus den Einzelmessungen im Zeitraum von April bis September resultiert im Mittel für die lichtgünstigste Faktorkombination (H3/S0) eine Bestrahlungsstärke von 375 und für die lichtungünstigste (H1/S1) von 133 μmol m^{-2} s^{-1} (Tab. 2).

Aus der Tabelle der Korrelationskoeffizienten (Tab. 3) geht ein hoher Einfluß der Bestrahlungsstärke auf den CO_2 - Gaswechsel hervor ($r = 0.90$). Die höchsten Korrelationen zwischen den Einflußgrößen bestehen zwischen Bestrahlungsstärke und Temperatur sowie zwischen Temperatur und Dampfdruckdefizit.

Das Gesamtmittel des CO_2-Gaswechsels beträgt 8.90 mg dm^{-2} h^{-1}. Die Mittel für die 6 Kombinationen von

Tab.1. Einflussgrößen: Mittelwerte und Meßbereiche.
Environmental variables: means and ranges.

Einflußgröße	Mittelwert	Meßbereich
Bestrahlungsstärke (PAR), µmol m-2 s-1	224	7 ... 988
Temperatur, ° C	27,5	18.6 ... 31.6
Dampfdruckdefizit, hPa	15,7	4.0 ... 30.2

Schattierung und Blatthöhe liegen zwischen 5 und 15 mg dm^{-2} h^{-1} (Abb. 1). Es zeigt sich eine deutliche Abstufung der CO_2-Gaswechselwerte sowohl in Abhängigkeit von der Schattierung als auch der Blatt höhe (Abb. 1). Die gemessenen Einzelwerte (Abb. 2) spiegeln die Abhängigkeit von der Bestrahlungsstärke gut wider. Bei der unschattierten Variante betragen die Maximalwerte des CO_2-Gaswechsels etwa 35, bei der schattierten etwa 25 mg dm^{-2} h^{-1}. Die Maximalwerte der Bestrahlungsstärke liegen bei etwa 1000 bzw. 600 µmol m^{-2} s^{-1}.

Die durchgeführten Kovarianzanalysen (A und B) ergeben eine signifikante Abhängigkeit von der Bestrahlungsstärke, der Temperatur und dem Dampfdruckdefizit (Tab. 4). Ebenfalls signifikant ist die Abhängigkeit vom Modellwert. Als nicht signifikant erweist sich die Abhängigkeit vom Messtermin (Tag im Jahr). Von den Haupteffekten (S und H) läßt sich lediglich für die Blatthöhe eine signifikante Wirkung feststellen. Die Wechselwirkung von Schattierung und Blatthöhe ist nicht signifikant, wenn Bestrahlungsstärke, Temperatur, Dampfdruckdefizit und Messtermin als Kovariable einbezogen werden (Varianzanalyse A), jedoch signifikant bei Zugrundelegen des Modellwertes und des Messtermins als Kovariable (Varianzanalyse B) (Tab. 4).

Die varianzanalytische Auswertung ergibt eine Reststreuung von 2.67 (Kovarianzanalyse A) bzw. von 2.89 mg dm^{-2} h^{-1} (Kovarianzanalyse B). Bei der Schätzung der Modellkoeffizienten durch nichtlineare Regressionsanalyse (Tab. 5) beträgt die Reststreuung 2.78 mg dm^{-32} h^{-1}.

Werden die gemessenen Mittelwerte des CO_2-Gaswechsels entsprechend dem Ergebnis der Kovarianzanalyse korrigiert, so verringern sich die Unterschiede zwischen den einzelnen Kombinationen von Schattierung und Blatthöhe merklich (Abb. 3). Aber die Abhängigkeit von der Blatthöhe ist deutlich zu erkennen.

Die sich auf Grund der Kovarianzanalyse B ergebenden signifikanten Effekte der Wechselwirkung von Schattierung und Blatthöhe liegen zwischen –0.3 und +0.3 mg dm^{-2} h^{-1} (Abb. 4). Am stärksten macht sich die Wechselwirkung in der obersten Blatthöhe (H3) bemerkbar. Bei den unschattierten Blättern ist hier der Wechselwirkungseffekt positiv, bei den schattierten negativ. Im Untersuchungszeitraum nahm die Blattfläche je Pflanze im Mittel von 8.4 bis auf 88.5 dm^2 zu. Die aus den Strahlungs- und Blattflächenwerten kalkulierten Extinktionskoeffizienten im unschattierten Bestand liegen zwischen 0.49 und 1.58. Mittelwert und Standardabweichung über die Vegetationsperiode betragen 0.796 und 0.272. Im schattierten Bestand sind die Extinktionskoeffizienten etwas geringer (Bereich: 0.31 bis 0.90, Mittelwert und Standardabweichung: 0.640 und 0.141).

Diskussion

Versuchsfehler

Aus den durchgeführten statistischen Berechnungen ergibt sich eine Reststreuung des CO_2-Gaswechsels von fast 3 mg dm^{-2} h^{-1}. Das sind mehr als 30 % des Gesamtmittels. Als Ursachen kommen in Betracht: 1. die vor allem genetisch bedingte biologische Variabilität, 2. Abweichungen vom stationären Zustand bei der Messung sowie 3. Schwankungen der CO_2-Konzentration zwischen etwa 300 und 400 ppm während der Untersuchungen.

Wirkung der Schattierung

Obwohl Unterschiede in der mittleren Bestrahlungsstärke auf den Blättern der unschattierten und schattierten Pflanzen von 36 % bestanden (Tab. 2), konnte keine signifikante Differenz für den korrigierten CO_2-Gaswechsel nachgewiesen werden (Tab. 4). Das Ergebnis deckt sich mit Beobachtungen, nach denen die an ungünstige Strahlungsbedingungen adaptierten Blätter im Bereich niedriger Bestrahlungsstärken eine ähnliche photosynthetische Leistung aufweisen wie die an

Tab. 2. Mittlere Bestrahlungsstärke (µmol m^{-2} s^{-1}, PAR) in Abhängigkeit von Schattierung und Blatthöhe über dem Boden.
Mean irradiance (µmol m^{-2} s^{-1}, PAR) as dependent on shading and leaf height over the ground.

Schattierung	Bestrahlungsstärke in Blatthöhe			Mittel aus den Schattierstufen
	H1	H2	H3	
S0	187.4	257.2	375.0	273.2
S1	132.6	160.6	228.6	173.9
Mittel aus den Blatthöhen	160.0	208.9	301.8	gesamt: 223.6

Tab. 3. Korrelation zwischen Bestrahlungsstärke, Temperatur, Dampfdruckdefizit und Tag im Jahr (Matrix der Korrelationskoeffizienten).
Correlation between irradiance, temperature, vapour pressure deficit and day of the year (matrix of correlation coefficients).

	Bestrahlungsstärke	Temperatur	Dampfdruckdefizit	Tag im Jahr
CO_2-Gaswechsel	0.90	0.50	0.09	-0.22
Bestrahlungsstärke	-	0.52	0.18	-0.19
Temperatur	-	-	0.50	-0.23
Dampfdruckdefizit	-	-	-	0.35

hohe Strahlungsintensitäten angepassten. Untersuchungen von BARBOUR et al. (1994) an Erdnußpflanzen in der Klimakammer ergaben beispielsweise nach Adaptation keine Unterschiede der Nettophotosynthese von schattierten und unschattierten Pflanzen im Bereich bis 1000 μmol m^{-2} s^{-1} (PAR). Eine Differenz wurde erst bei einer Bestrahlungsstärke von 2000 μmol m^{-2} s^{-1} beobachtet.

Abhängigkeit von der Blatthöhe

Im Gegensatz zur Schattierung jedoch war der korrigierte CO_2-Gaswechsel (Abb. 3) verschieden hoch im Bestand angeordneter Blätter signifikant unterschiedlich (Tab. 4). Ohne Schattierung differierte der korrigierte CO_2-Gaswechsel zwischen der unteren und oberen Höhe um 2.4, mit Schattierung um 1.3 mg dm^{-2} h^{-1}. Der korrigierte CO_2-Gaswechsel der Blätter in der mittleren lag geringfügig über dem der Blätter in der unteren Höhe (Abb. 3). Die Abhängigkeit des CO_2-Gaswechsels von der Blatthöhe ist vor allem auf das unterschiedliche Entwicklungsstadium der Blätter zurückzuführen. In H3 wurden stets junge, in H1 dagegen zunehmend ältere Blätter gemessen. Die Abhängigkeit der photosynthetischen Leistung vom ontogenetischen Stadium belegen beispielsweise Untersuchungen von BOLANOS und HSIAO (1991) und DELGADO et al. (1994). Auch MYDLARZ et al. (1991) fanden an Paprikapflanzen im Gewächshaus eine Zunahme der Photosynthesekapazität (Messungen bei Bestrahlungsstärken > 750 μmol m^{-2} s^{-1}) mit der Blatthöhe (Ordnungszahl des Blattes). Untersuchungen von ROMERO-ARANDA und LONGUENESSE (1995) stellten eine solche Abhängigkeit auch für Tomaten fest.

Verlauf in der Anbauperiode

Eine Veränderung des CO_2-Gaswechsels im Verlauf der Anbauperiode konnte nicht nachgewiesen werden (Tab. 4). Dieser Sachverhalt spiegelt sich wider im Zeitverlauf der in Abb. 5 dargestellten Residuen (Differenzen aus gemessenem und mit dem Modell berechnetem

Tab. 4. Ergebnis der Kovarianzanalyse des CO_2-Gaswechsels (mg dm^{-2} h^{-1})
A: Kovariable: Bestrahlungsstärke, Temperatur, Sättigungsdefizit und Tag im Jahr
B: Kovariable: mit Modell berechneter CO_2- Gaswechsel und Tag im Jahr.

Summary of analysis of covariance of CO_2 gas exchange (mg dm^{-2} h^{-1})
A: Covariates: irradiance, temperature, vapour pressure deficit and day of the year
B: Covariates: with model calculated CO_2 gas exchange and day of the year.

Variationsursache	Regressionskoeffizient bzw. Signifikanz der Effekte A	B
Kovariable		
1. Mit Modell berechneter CO_2 - Gaswechsel (mg dm^{-2} h^{-1})		0.960*
2. Bestrahlungsstärke (μmol m^{-2} s^{-1}, PAR)	0.029*	
3. Temperatur (° C)	0.336*	
4. Dampfdruckdefizit (hPa)	–0.146*	
5. Tag im Jahr (d)	0.001	–0.003
Haupteffekte		
1. Schattierung (S)		
2. Höhe des Blattes (H)	*	*
Wechselwirkung Schattierung (S) und Höhe des Blattes (H)		*

* F - Test (Effekte) bzw. t - Test (Regressionskoeffizienten) signifikant (a = 0.05)

Tab. 5. Geschätzte Koeffizienten des Modells zur Darstellung des CO_2-Gaswechsels (mg dm^{-2} h^{-1}) in Abhängigkeit von der Bestrahlungsstärke (μmol m^{-2} s^{-1}), der Temperatur (° C) und dem Dampfdruckdefizit (hPa) durch einen nichtlinearen Ausdruck (Das Modell ist im Text beschrieben).
Estimated coefficients of model to describe CO_2 gas exchange (mg dm^{-2} h^{-1}) in dependence on irradiance (μmol m^{-2} s^{-1}), temperature (° C) and vapour pressure deficit (hPa) with a nonlinear expression (The model is described in text)

Modellkoeffizient	Wert	Asymptotischer Standardfehler
a_1	2.169	0.38
a_2	0.001676	0.00016
a_3	–0.01452	0.0029
a_4	0.03891	0.067
a_5	–0.002188	0.0026
a_6	0.0003291	0.000052

Gaswechsel). Darüber hinaus ist zu erkennen, dass die für die einzelnen Messtage errechneten Abweichungen zum Teil Schwankungen aufweisen, die nicht allein mit der Reststreuung der Messungen erklärt werden können. Es wurde deshalb untersucht, ob ein Einfluss der Strahlungsbedingungen in der unmittelbar dem Messtermin vorausgehenden Periode bestand. Aus diesem, hier nicht im einzelnen angeführten Resultat ergab sich kein Zusammenhang zwischen den Residuen und der Bestrahlung in Zeiträumen 3, 5 oder 7 Tage unmittelbar vor den jeweiligen Untersuchungsterminen. Möglicherweise ist wechselnder Blüten- und Fruchtbesatz Ursache der zeitlichen Veränderung der photosynthetischen Leistung. Durch Photosynthesemessungen an ganzen Paprikapflanzen ohne und mit Fruchtbehang hat NILWIK (1980) einen solchen Einfluß nachgewiesen. Festgestellt wurde eine Abhängigkeit der Blattphotosynthese vom Blüten- und Fruchtbesatz auch bei anderen Arten (MAYORAL et al. 1985, GUCCI und FLORE 1989, BEN MIMOUN et al. 1996). Für die starke Abweichung des Residuums am 179. Tag (Abb. 5) konnte keine Ursache gefunden werden.

Abschätzung des Bestandes-CO_2-Gaswechsels: Unter Berücksichtigung des in Abhängigkeit von der Höhe im Bestand erfaßten Blatt-CO_2-Gaswechsels (Abb. 3) wurde der Bestandes-CO_2-Gaswechsel für unterschiedliche Bestrahlungsstärken sowie die Bedingungen Temperatur 24 °C, CO_2-Konzentration 350 μl l^{-1} und Dampfdruckdefizit 10 hPa berechnet. Das Wachstumsstadium entsprach einem Blattflächenindex von 2.7. Zu diesem Zeitpunkt betrug die Trockenmasse der Wurzeln, des Stengels und der Früchte 200 g. Zugrunde gelegt wurden ein Respirationskoeffizient (Anteil der durch Atmung verbrauchten Trockenmasse pro Zeiteinheit) von 0.01 d^{-1} und der Faktor 44/30 zur Umrechnung der Trockenmasse (Kohlenhydrate) in CO_2. Als Extinktionskoeffizient wurde das Mittel (0.7) des im Versuch gemessenen eingesetzt. Die so berechnete Abhängigkeit der Bestandesphotosynthese von der Bestrahlungsstärke stimmt weitgehend mit den aus Messungen an der Einzelpflanze (HEISSNER 1997) bzw. am Pflanzenbestand (NEDERHOFF und VEGTER 1994, Experiment 5) sich ergebenden Beziehungen (Abb. 6) überein.

Schlußfolgerungen

1. Bei der Modellierung der Bestandesphotosynthese von Paprika ist die unterschiedliche Photosynthese der Blätter in den verschiedenen Höhen zu berücksichtigen.
2. Demgegenüber können der Einfluß eines bis um 30 bis 40 % verringerten Strahlungsangebotes und die zeitliche Änderung der Photosynthese in der

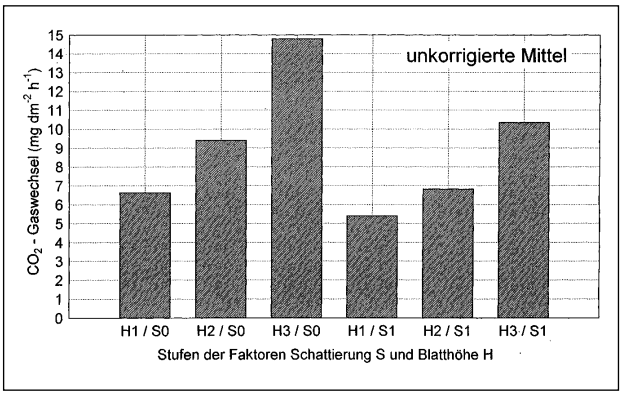


Abb. 1. Unkorrigierte Mittelwerte des Blatt-CO_2-Gaswechsels der geprüften Stufen von Schattierung (S) und Blatthöhe (H)
Non-adjusted means of leaf CO_2 gas exchange of tested shading (S) and leaf height levels (H)

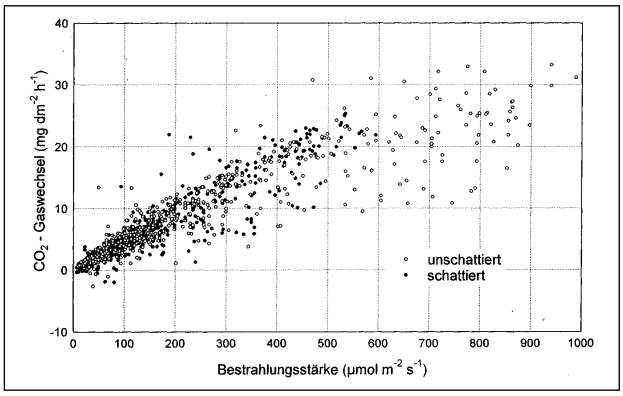


Abb. 2. Die gemessenen Einzelwerte des Blatt-CO_2-Gaswechsels in Abhängigkeit von der Bestrahlungsstärke
Measured values of leaf CO_2 gas exchange versus irradiance

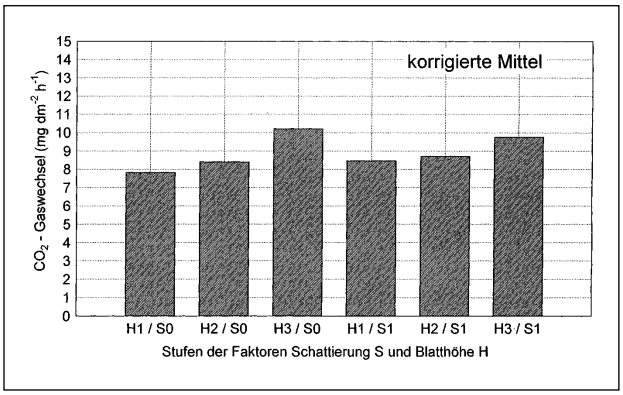


Abb. 3. Korrigierte Mittelwerte des Blatt-CO_2-Gaswechsels der geprüften Stufen von Schattierung (S) und Blatthöhe (H)
Adjusted means of leaf CO_2 gas exchange of tested shading (S)and leaf height levels (H)

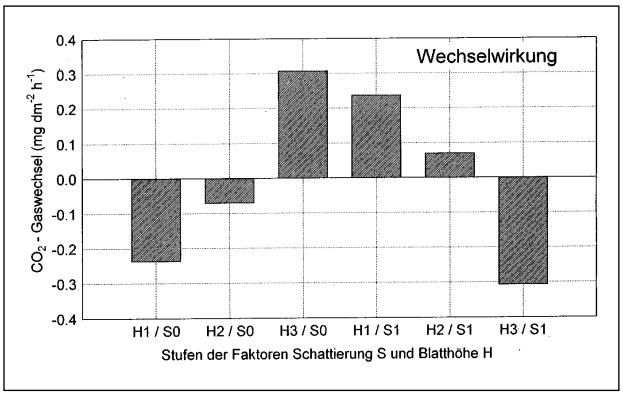


Abb. 4. Die Effekte der Wechselwirkung von Schattierung und Blatthöhe auf den CO_2 - Gaswechsel
The effects of interaction of shading and leaf height on CO_2 gas exchange

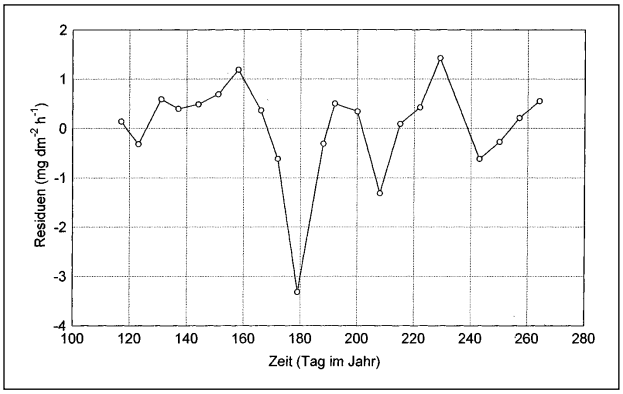


Abb. 5. Differenz von gemessenem und berechnetem Blatt-CO_2-Gaswechsel (Residuen) in Abhängigkeit von der Zeit
Difference of measured and calculated leaf CO_2 gas exchange (residuals) related to time

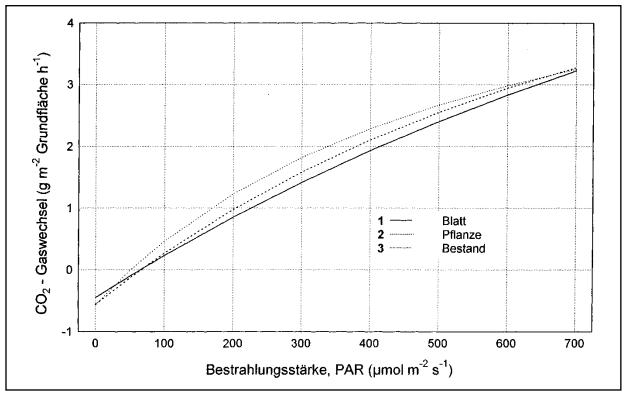


Abb. 6. Beziehung zwischen CO_2-Gaswechsel des Bestandes und Bestrahlungsstärke, abgeleitet aus Messungen am Blatt (Kurve 1), an der Pflanze (Kurve 2) und am Bestand (Kurve 3). Die Berechnung der Kurven ist im Text erläutert.
Relation between CO_2 gas exchange of the canopy and irradiance, derived from measurements on the leaf (curve 1), on the plant (curve 2) and on the plant stand (curve 3). Calculation of the curves are explained in the text.

Periode von April bis September vernachlässigt werden.

3. Die Abhängigkeit der Bestandesphotosynthese von der Bestrahlungsstärke kann mit dem aus den Messungen an einzelnen Blättern abgeleiteten Ausdruck beschrieben werden, wie der Vergleich mit Modellen, die auf Messungen an ganzen Pflanzen (HEISSNER 1997) und am Bestand im Gewächshaus (NEDERHOFF und VEGTER 1994) beruhen, zeigt.
4. Ungeklärt ist der quantitative Zusammenhang zwischen Bestandesphotosynthese von Paprika einerseits sowie Blüten- und Fruchtbesatz andererseits. Hierzu werden weitere Untersuchungen für notwendig erachtet.

Die Untersuchungen erfolgten mit Förderung des Bundesministers für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, des Ministers für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Brandenburg und des Ministers für Landwirtschaft, Naturschutz und Umwelt des Freistaates Thüringen.

Literatur

BARBOUR, J. C., D. C. BRIDGES and D. S. NESMITH 1994: Peanut acclimation to simulated shading by weeds. Agronomy Journal **86**, 874–880.

BEN MIMOUN, M., J.-J. LONGUENESSE and M. GENARD 1996: Pmax as related to leaf : fruit ratio and fruit assimilate demand in peach. Journal of Horticultural Science **71**, 767–775.

BOLANOS, J. A. and T. C. HSIAO 1991: Photosynthetic and respiratory characterization of field grown tomato. Photosynthesis Research **28**, 21–32.

DELGADO, E., J. VADELL and H. MEDRANO 1994: Photosynthesis during leaf ontogeny in field-grown Nicotiana tabacum L. lines selected by survival at low CO_2 concentrations. Journal of Experimental Botany **45**, 547–552.

GRODZINSKI, B., L. WOODROW, E. D. LEONARDOS, M. DIXON and M. J. TSUJITA 1996: Plant responses to short- and long-term exposures to high carbon dioxide levels in closed environments. Advances in Space Research **18**, 203–211.

GUCCI, R. and J. A. FLORE (1989): The effect of fruiting or fruit removal on leaf photosynthesis and dry matter distribution of tomato. Advances in Horticultural Science, **3**, 120–125.

GUTSCHICK, V. P. (1987): Quantifying limits to photosynthesis. In: WISIOL, K. und J. D. HESKEKETH (editors): Plant Growth Modeling for Resource Management, Vol. II, Quantifying Plant Processes, 67–87.

HEISSNER, A. 1997: Der CO_2-Gaswechsel von Paprikapflanzen in Abhängigkeitvon der Bestrahlungsstärke, der CO_2 - Konzentration, der Lufttemperatur und dem Dampfdrucksättigungsdefizit der Luft: Messungen und Modell. Gartenbauwissenschaft **62**, 78–90.

HUCKLESBY, D. P. and M. M. BLANKE 1992: Limitation of nitrogen assimilation in plants, IV. Effect of defruiting on nitrate assimilation, transpiration and photosynthesis in tomato leaf. Gartenbauwissenschaft **57**, 53–56.

KEUTGEN, N., K. CHEN and F. LENZ 1997: Responses of strawberry leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence and macronutrient contents to elevated CO_2. Journal of Plant Physiology **150**, 395–400.

KITANO, M., J. TATEISHI und H. EGUCHI 1995: Evaluation of leaf boundary layer conductance of a whole plant by application of abscisic acid inhibiting transpiration. Biotronics **24**, 51–58.

KRIEBITZSCH, W.-U. 1992: Der CO_2 - und H_2O - Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von Standortfaktoren. I. Lichtabhängigkeit der Photosynthese im Jahresgang. Flora **186**, 67–85.

LARCHER, W. 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. Eugen Ulmer Stuttgart, 5. Auflage, 394 S.

MARCELIS, L. F. M. 1991: Effects of sink demand on photosynthesis in cucumber. Journal of Experimental Botany **42**, 1387–1392.

MAYORAL, M. L., Z. PLAUT and L. REINHOLD 1985: Effect of translocation-hindering procedures on source leaf photosynthesis in cucumber. Plant Physiology **77**, 712–717.

MICALLEF, B. J., K. A. HASKINS, P. J. VANDERVEER, K.-S. ROH, C. K. SHEWMAKER and T. D. SHARKEY 1995: Altered photosynthesis, flowering, and fruiting in transgenic tomato plants that have an increased capacity for sucrose synthesis. Planta **196**, 327–334.

MYDLARZ, J., W. STARZECKI und S. CEBULA 1991: Topography of photosynthesis in sweet pepper plants in comparison with their potential possibilities. Folia Horticulturae, Ann. **III**/3, 97–106.

NEDERHOFF, E. M. und J. G. VEGTER 1994: Photosynthesis of stands of tomato, cucumber and sweet pepper measured in greenhouses under various CO_2-Concentrations. Annals of Botany **73**, 353–361.

NILSEN, E. T. und D. M. ORCUTT 1996: The physiology of plants under stress. John Wiley & Sons, Inc., New York · Chichester · Brisbane · Toronto · Singapore · Weinheim, 689 S.

NILWIK, H. J. M. 1980: Photosynthesis of whole sweet pepper plants 1. Response to irradiance and temperature influenced by cultivation conditions.
Photosynthetica **14**, 373–381.

ROMERO-ARANDA, R. and J. J. LONGUENESSE 1995: Modelling the effect of air vapour pressure deficit on leaf photosynthesis of greenhouse tomatoes: The importance of leave conductance to CO_2. Jounal of Horticulural Science **70**, 423–432.

ROSS, J. 1981: The radiation regime and architecture of plant strandsw Dr. W. Junk Publishers, The Hague-Boston-London.

VOOGT, W. und C. Blooemhard 1993: Voedingsoplos singen voor de teelt van paprika in steenwol en bij hergebruik van drainwater. Proefstation voor tuinbouw onder glas te Naaldwijk. No. **13**, 81 S.

WILLIAMS, D. G. and R. A. BLACK 1993: Phenotypic variation in contrasting temperature environments: growth and photosynthesis in *Pennisstum setaceum* from different altitudes on Hawaii. Functional Ecology **7**, 623–633.

Eingegangen: 15.7.1999 / 8.9.1999

Anschrift der Verfasser: Dr. Adolf Heißner / Dr. Hans-Peter Kläring, Institut für Gemüse- und Zierpflanzenbau Großbeeren / Erfurt e. V., Theodor-Echtermayer-Weg 1, 14979 Großbeeren