

Die Photosyntheserate während der Entwicklung der Kartoffelpflanze

ANTJE MOLL

Institut für Kartoffelforschung Gross Lüsewitz der Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR, Gross Lüsewitz/Kreis Rostock, DDR

Abschluss des Manuskriptes: 11. Januar 1980

Summary, Résumé S. 325

Zusätzliche Stichworte: Knollenbildung, Ontogenese, Reifegruppen

Zusammenfassung

Während der Ontogenese wurde mit Hilfe von $^{14}\text{CO}_2$ die Photosyntheserate von Blattscheiben der im mittleren bis oberen Stengel inserierten Blätter von Gewächshaus- und Feldpflanzen bestimmt. Folgender Verlauf erwies sich als typisch: eine hohe Photosyntheserate während der Jugendentwicklung, ein Abfall während des Knollenansatzes, ein Maximum in der Speicherphase, dem ein starker Abfall infolge zunehmender Senescenz bei 60-70 % des maximalen Knollenertrages folgt. Vergleichende Untersuchungen der Photosyntheserate an Genotypen unterschiedlicher Vegetationslänge sollten im Maximum zu Beginn der Blüte (Ende Juni bis Anfang Juli) erfolgen. Unter Schwachlicht gezogene Pflanzen wiesen einen atypischen Verlauf auf, die Photosyntheserate fiel mit zunehmender Alterung kontinuierlich ab.

Einleitung

Die photosynthetische Leistung des Blattapparates zeigt im Laufe der Ontogenese der Kartoffelpflanze charakteristische Veränderungen, die offenbar nicht mit der Alterung des Einzelblattes korrelieren. Frier (1977) gibt einen Überblick über die in der Literatur beschriebenen Verläufe der Nettoassimilationsrate (E) und diskutiert sie anhand eigener Ergebnisse. Alle Autoren ermittelten eine hohe Produktionsleistung während der Jugendentwicklung. Für den weiteren Verlauf der produktiven Leistung des Blattapparates werden jedoch sehr unterschiedliche Kurven beschrieben. Frier beobachtete einen mehr oder weniger kontinuierlichen Abfall der Nettoassimilations- und Bruttphotosyntheserate mit zunehmender Alterung. Demgegenüber berichten Moorby (1970) und Sale (1973) über einen erneuten Anstieg von E gegen Ende der Vegetationsperiode. Gifford & Moorby (1967) beschreiben ein Minimum von E vor der Knollenbildung, dem ein Maximum nach Knollenansatz folgt. Ein ähnlicher Kurvenverlauf wurde von Raeuber & Engel (1966) experimentell für die Produktivität der Blattmasse ermittelt. Vorangegangene eigene Bestimmungen der Photosyntheserate (Moll & Henniger, 1978; von Meltzer & Moll, 1979) ergaben ein Minimum etwa zum Termin des Knollenansatzes mit einem nachfolgenden Maximum. Genaue Kenntnisse über die Abhängigkeit der photosynthetischen Leistung vom ontogenetischen Stadium der Pflanze sind eine Voraussetzung für die Einschätzung der Rolle

dieses Merkmals für die Ertragsbildung allgemein, wie auch für vergleichende Untersuchungen an Genotypen. Deshalb wird in dieser Arbeit der Versuch unternommen, die vorhandenen Kenntnisse zu präzisieren und die aufgetretenen Widersprüche zu klären.

Zur Charakterisierung der produktiven Leistungsfähigkeit des Blattapparates wird die Rate der $^{14}\text{CO}_2$ -Fixierung von Blattscheiben der im mittleren bis oberen Stengelteil inserierten, d.h. voll funktionsfähigen Blätter verwendet. Diese Blattfraktion stellt von der Fläche und Leistung her den grössten Anteil der Produktionskapazität. Die ermittelte Photosyntheserate stellt eine potentielle Rate dar, die nicht notwendigerweise mit der unter den gegebenen Witterungsbedingungen im Tagesverlauf realisierten 'aktuellen Photosyntheserate' übereinstimmen muss.

Material und Methode

Als Versuchsmaterial dienten aus Augenstecklingen in 9 und 13 cm Töpfen sowie aus Knollen in Mitscherlichgefässen angezogene Gewächshaus- und Feldpflanzen. Die Gefässpflanzen erhielten eine der Gefässgrösse entsprechende Standarddüngung. Die Anzucht erfolgte von März bis August, in einem Gewächshaus mit (ab Mai) offenen Seitenwänden, so dass die Aussentemperaturen wirksam wurden. Die Aufzucht im Winter (Dezember bis Februar) wurde unter Zusatzbeleuchtung (Quecksilberhochdrucklampe 400 W m^{-2} , ca. $65 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in Pflanzenhöhe) bei Temperaturen von $10\text{--}13^\circ\text{C}$ (nachts) und $17\text{--}20^\circ\text{C}$ (tags) durchgeführt.

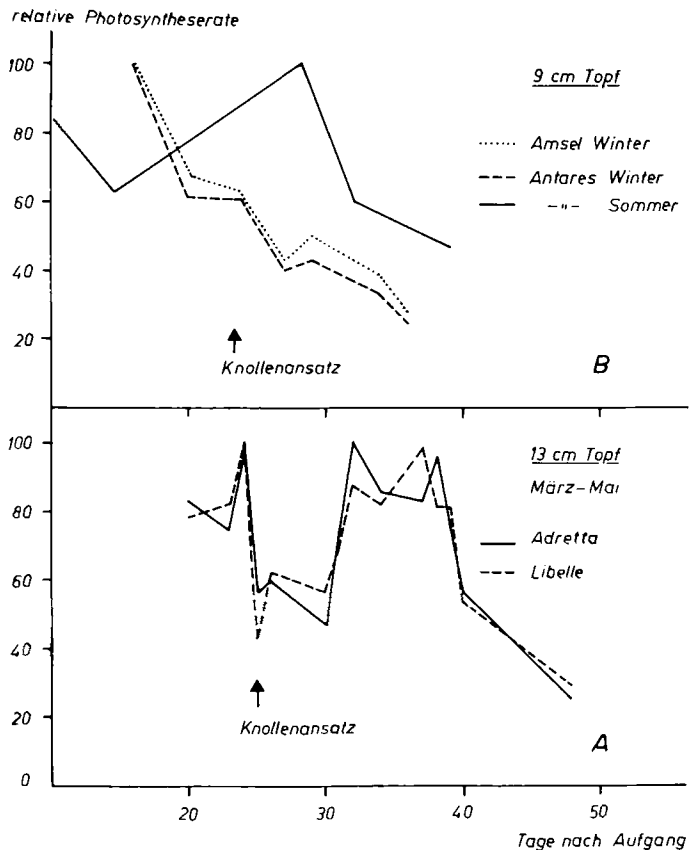
Die Feldpflanzen wurden 1978 in jeweils drei Wiederholungen zu 20 Pflanzen unter Verwendung von vorgekeimtem Pflanzgut mit Zusatzbewässerung (Bodenfeuchte $> 50\%$) angebaut. Die Pflanzendichte betrug 4 Pflanzen pro m^2 . Der Sommer des Versuchsjahres war mit Ausnahme der ersten Junidekaden feucht und kühl.

Für die Bestimmung der Photosyntheserate wurden mit einer Lochzange 24 Blattscheiben ($r = 3,6 \text{ mm}$) den 'vollfunktionsfähigen' Blättern von 12 (Gewächshaus) bzw. 20 (Freiland) Pflanzen entnommen. Die Ermittlung der Photosyntheserate erfolgte über $^{14}\text{CO}_2$ -Applikation nach Moll & Henniger (1978). Wichtigste Bedingungen waren: Lichtsättigung, 20°C , Belichtungsdauer 20 min, Tageszeit erstes Drittel der Lichtperiode, CO_2 -Konzentration $0,06\%$ (Gewächshauspflanzen), bzw. $0,4\%$ (Freilandpflanzen). Die letzte Konzentration liegt im Sättigungsbereich, der auch während der $^{14}\text{CO}_2$ -Assimilation im geschlossenen System nicht unterschritten wird. Die geringe Beschickung der Küvetten mit Pflanzenmaterial erlaubte bei den Gewächshausversuchen die Verwendung einer niedrigen CO_2 -Konzentration, während der $^{14}\text{CO}_2$ -Photosynthese dieser Varianten wurde der Bereich der atmosphärischen Konzentration erreicht. Die pro Blattfläche aufgenommene Radioaktivität in Impulsen pro Minute diente als Mass der $^{14}\text{CO}_2$ -Fixierung und entspricht der Nettophotosyntheserate unter den gegebenen Bedingungen. In den Abbildungen werden Relativwerte angegeben, da die eingesetzten Aktivitäten nur innerhalb eines Versuches identisch waren. Absolutwerte für die CO_2 -Fixierung ($\text{CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) konnten unter den gewählten Bedingungen nicht ermittelt werden. Um kurzfristige Änderungen der Photosyntheserate zu erfassen, erfolgten die Probenahmen in relativ kurzen Zeitsabständen von 1 bis 5 Tagen. Die Proberodungen zur Bestimmung der Gesamt- und Knollenmassen wurden an parallel angezogenen Pflanzen durchgeführt.

Ergebnisse und Diskussion

Abb. 1A weist für beide untersuchten Sorten ein ausgeprägtes Minimum der Photosyntheserate während der Knollenbildung auf, dem ein Maximum in der Speicherphase folgt. Dagegen demonstriert die Winteranzucht von 2 Sorten (Abb. 1B)

Abb. 1. Relative Photosyntheserate (maximaler Wert = 100) der mittleren Blätter eintriebiger Gefäßpflanzen während ihrer Entwicklung unter unterschiedlichen Anzuchtbedingungen.



Relative Photosyntheserate - Relative rate of photosynthesis - Taux relatif de photosynthèse
 Tage nach Aufgang - Days after emergence - Jours après la levée
 Knollenansatz - Tuber initiation - Formation des tubercules
 Topf - Pot - Pot
 Winter - Winter - Hiver
 Sommer - Summer - Été

Fig. 1. Relative rate of photosynthesis (max. = 100) of central leaves from single-stemmed plants during development under varying growing conditions.
 Fig. 1. Taux relatif de photosynthèse (max. = 100) des feuilles médianes de plantes de pomme de terre à tige unique, pendant la croissance, sous différentes conditions.

einen mehr oder weniger kontinuierlichen Abfall der Photosyntheserate mit zunehmendem Alter der Pflanzen, wie er auch von Frier (1977) für die Anzucht unter relativ schwachem Licht beschrieben wird. Im Vergleich zur Winteranzucht zeigte die Sommeranzucht der gleichen Sorte (nach Moll & Henniger, 1978) trotz der unzureichenden Terminfolge den prinzipiell gleichen Kurventyp wie Abb. 1A. Danach scheinen die Lichtunterschiede für den unterschiedlichen Kurvenverlauf verantwortlich zu sein. Offenbar verläuft die Entwicklung unter relativ schwacher Beleuchtung atypisch, so dass der Höhepunkt der Entwicklung des photosynthetischen Apparates, wie ihn Kislyakova et al. (1967) beschreiben, nicht erreicht wird, sondern sofort Seneszenzprozesse wirksam werden.

Bei mehrtriebigen Pflanzen (Abb. 2) sind Minimum und Maximum nicht so scharf abgegrenzt, da das physiologische Alter der einzelnen Triebe einer Pflanze unterschiedlich sein kann. Bei beiden untersuchten Sorten traten jedoch auch hier zur Zeit der Knollenbildung niedrige Werte auf, während in der Phase der linearen Massezunahme der Knollen bis zum Erreichen von 60–70 % des Knollenertrages maximale Werte zu verzeichnen waren. Die Untersuchungen an Feldpflanzen bei hoher CO₂-Konzentration ergaben den gleichen Kurvenverlauf für die Photosyntheserate, obwohl Minimum und Maximum nicht so stark differenziert waren (Abb. 3 und 4). Das Maximum trat auch hier erst deutlich später als der Knollenansatz auf. Eine varianzanalytische Verrechnung der Werte von 7 Sorten mit vergleichbarer Vegetationslänge (101–109 Tage) weist sowohl das Minimum wie das Maximum der Photosyntheserate als signifikant aus. Ein deutlicher Abfall der Photosyntheserate erfolgt auch im Feld bei 60–70 % des Knollenertrages (Abb. 3). In dieser Zeit

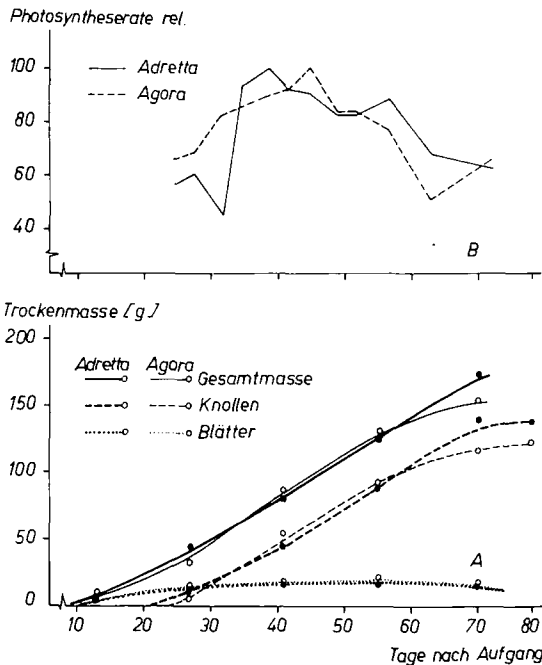


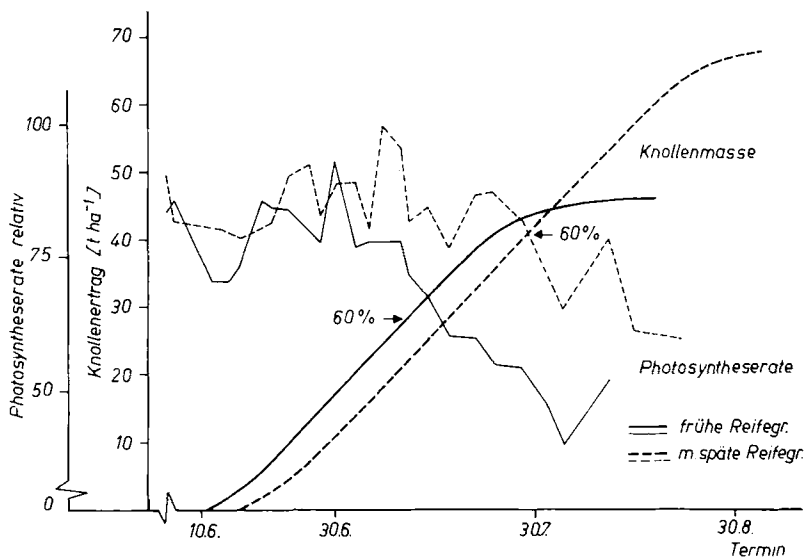
Abb. 2. Trockenmassezunahme und relative Photosyntheserate der mittleren Blätter nach der Knollenbildung bei mehrtriebigen Gefäßpflanzen.

Trockenmasse (g) Dry matter
Matière sèche
Gesamtmasse Total weight Masse
total
Knollen Tubers Tubercules
Blätter Leaves Feuilles
Photosyntheserate rel., Tage nach
Aufgang - See Fig. 1 - Voir Fig. 1

Fig. 2. Increase in dry matter and relative rate of photosynthesis of central leaves from multi-stemmed plants according to tuber development.

Fig. 2. Accroissement de la matière sèche et taux relatif de photosynthèse des feuilles médianes sur des plantes à tiges multiples après la formation des tubercules.

Abb. 3. Relative Photosyntheserate der mittleren Blätter sowie Knollenmasse von Feldpflanzen der frühen und mittelspäten Reifegruppe.



Termin - Date - Date
 Knollenertrag - Tuber yield - Rendement des tubercules
 Knollenmasse - Tuber yield - Masse des tubercules
 Frühe Reifegruppe - Early maturity group - Groupe de variétés précoces
 m.späte Reifegruppe - Medium late maturity group - Groupe de variétés mi-tardives
 Photosyntheserate rel. - See Fig. 1 - Voir Fig. 1

Fig. 3. Relative rate of photosynthesis of central leaves and of tuber yield increase of field grown plants of early and medium late maturity groups.
 Fig. 3. Taux de photosynthèse relatif des feuilles médianes et masse de tubercules de plantes en plein champ d'un groupe de variétés précoces et mi-tardives.

beginnt der Export gespeicherter Assimilate aus dem Kraut in die Knollen, so dass die Knollen auf Kosten der Krautmasse ihre konstante Wachstumsrate aufrechterhalten (Raeuber & Engel, 1966; Moorby, 1970). Die Seneszenz wird durch einsetzende Vergilbung sichtbar.

Die Abbildungen 3 und 4 zeigen, dass sich die Reifegruppen erst in der 2. Hälfte der Vegetationsperiode deutlich differenzieren. Die Möglichkeit, vergleichende Untersuchungen der potentiellen Photosyntheserate an Genotypen bei nicht genau definierter Reifezeit durchzuführen, bietet sich zur Zeit des Maximums, das mit Ausnahme der sehr frühen Typen bei allen Reifegruppen in einem Zeitraum von ca. 2 Wochen Ende Juni bis Anfang Juli um den Blütetermin zusammenfällt (Abb. 4).

Ein Vergleich des hier dargestellten Verlaufs der an isolierten Blattscheiben bestimmten Photosyntheserate von im Sommer angezogenen Pflanzen mit den Literaturergebnissen zeigt prinzipielle Übereinstimmung mit den von Moorby & Gifford (1967) und Collins (1977) für die Nettoassimilationsrate sowie von Raeuber &

Engel (1966) für die Produktivität der Blattmasse ermittelten Kurven. Erwähnt werden soll in diesem Zusammenhang, dass die mathematisch-statistische Bearbeitung der experimentellen Werte bei Ræuber & Engel zu einem Verlust des Minimum-Maximumverlaufs der Kurve führte. Den gleichen Effekt beschreibt Frier (1977) für Werte von Bremner & Taha (1966). In beiden Fällen resultierten Modellkurven, die mit zunehmendem Alter kontinuierlich abfielen. Hier liegt die Vermutung nahe, dass die angewandten mathematischen Methoden den experimentellen Befunden nicht voll gerecht wurden.

Der Nachweis des typischen ontogenetischen Verlaufs der potentiellen Photosyntheserate in isolierten Blattscheiben zeigt, dass die photosynthetische Leistung nicht nur über die unmittelbare Assimilatforderung durch das Sinkorgan gesteuert wird (Moorby, 1970), sondern dass im Blattgewebe, möglicherweise hormonkontrolliert, unterschiedliche photosynthetische Aktivitäten manifestiert werden. Dabei ist der photosynthetische Apparat offenbar in dem Stadium, das sowohl durch die Blüte wie durch die höchsten Massenzunahme (Abb. 2) charakterisiert wird, auf eine Phase höchster Aktivität programmiert (vergl. Kislyakova et al., 1967). Die minimalen Photosyntheseraten während des Knollenansatzes sind möglicherweise Ausdruck einer gewissen Konkurrenz zwischen Kraut und Knollen.

Ein Anstieg der photosynthetischen Leistung der Blätter im Alter, wie er von einigen Autoren (s. Einleitung) beschrieben wird, wurde von uns trotz entsprechenden Bemühungen nicht gefunden. Es ist denkbar, dass dem beschriebenen Anstieg der Nettoassimilationsrate kein echter Anstieg der Photosyntheserate entspricht, sondern dass er rein rechnerisch aus der ungleichmässigen Abnahme der Blattfläche resultiert. Nach unseren Beobachtungen haften bei manchen Sorten unter bestimmten Bedingungen vergilbte Blätter längere Zeit am Stengel. Sie gehen mit in die Berechnung der

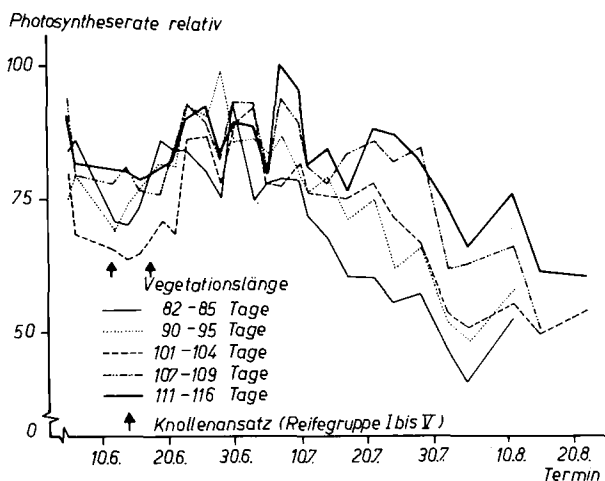


Abb. 4. Relative Photosyntheserate der mittleren Blätter von Feldpflanzen der verschiedenen Reifegruppen während ihrer Entwicklung.

Vegetationslänge - Duration of vegetative period - *Durée de végétation*

Tage - Day - *Jours*

Photosyntheserate relativ, Knollenansatz - See Fig. 1 - *Voir Fig. 1*

Termin, Reifegruppe - See Fig. 3 - *Voir Fig. 3*

Fig. 4. Relative rate of photosynthesis of central leaves of field grown plants of different maturity groups during development.

Fig. 4. Taux relatif de photosynthèse des feuilles médianes de plantes de plein champ de différents groupes de précocités pendant leur croissance.

Blattfläche ein, ohne wesentlich an der Photosynthese beteiligt zu sein. Bei einer plötzlichen Abszission dieser Blätter infolge herbstlicher Witterung reduziert sich die Blattfläche drastisch und es wird ein Anstieg der Produktivität der Restblätter vorgetäuscht.

Summary

Rate of photosynthesis during the development of the potato plant

The rate of photosynthesis in discs removed from leaves taken from the central to the upper stem zone was determined with the help of $^{14}\text{CO}_2$. The following were the most important experimental conditions to establish a potential rate: plants were subjected to light saturation and high (0.06-0.4 %) CO_2 concentration. Experimental plants were grown in pots of varying size in the glasshouse during the summer or with supplementary lighting during the winter. In addition, during one year, experiments were carried out on plants in the field. Samples were taken at close intervals during the development of the plants. With the exception of plants grown during the winter, the following typical trend in the rate of photosynthesis was observed: high values during the early stages of development, with a minimum at the time of tuber initiation and a maximum during the

period of linear bulking of the tubers and, finally, a fall at the time when the crop reached 60-70 % of the maximal yield (Figs. 3 and 4). In the case of single-stemmed plants, the minimum and maximum were sharply defined (Fig. 1A), whereas, in the case of multi-stemmed plants, the curves showed a greater degree of similarity (Figs. 2, 3 and 4). The rate of photosynthesis shown by plants grown under low light intensities showed a steady fall with increasing age (Fig. 1B). Comparable experiments on the rate of photosynthesis of genotypes having a variation in the length of their period of vegetative growth, grown under field conditions, should be carried out during the period of maximal photosynthetic activity following the beginning of flowering towards the end of June until the beginning of July (Fig. 4).

Résumé

L'activité photosynthétique pendant le développement de la plante de pomme de terre

L'activité photosynthétique a été étudiée à l'aide du marquage au $^{14}\text{CO}_2$ de rondelles de feuilles de la partie médiane à la partie supérieure de la tige. Les principales conditions expérimentales furent les suivantes: saturation de lumière et concentration élevée de CO_2 (0,06-0,4 %) pour que les valeurs correspondent à un taux potentiel de photosynthèse.

Les plantes d'essais ont été cultivées en pots de différents volumes, en serre en été et en saison hivernale avec une lumière d'appoint. D'autre part, un contrôle annuel a également été réalisé sur des plantes de plein champ. L'échantillonnage a été effectué à mesure pendant la période de croissance.

A l'exception des plantes cultivées en hiver, une activité photosynthétique typique suivante a été observée: activité très élevée sur les plantes jeunes, un minimum lors de la

formation des tubercules, le maximum est atteint pendant l'accroissement linéaire des tubercules, et une diminution lorsque 60-70 % du rendement maximum est atteint (fig. 3 et 4).

Pour les plantes à tige unique cultivées en pots, le minimum et le maximum se distinguaient nettement (fig. 1A); en revanche, chez les plantes à multiples tiges, l'évolution de la courbe était plus régulière (fig. 2, 3, 4).

Pour les plantes obtenues par une faible luminosité, le taux de photosynthèse diminuait régulièrement avec leur vieillissement (fig. 1B).

Les mesures comparatives de la photosynthèse des génotypes de différentes maturités au champ devraient être effectuées durant l'activité maximale, soit après début de floraison, fin juin jusqu'à début juillet (fig. 4).

Literatur

- Bremner, P. M. & M. A. Taha, 1966. Studies in potato agronomy. I. The effects of variety, seed size and spacing on growth, development and yield. *J. agric. Sci.* 66: 241-252.
- Collins, W. B., 1977. Comparison of growth and tuber development in three potato cultivars with diverse canopy size. *Canad. J. Pl. Sci.* 57: 797-801.
- Frier, V., 1977. The relationships between photosynthesis and tuber growth in *Solanum tuberosum* L. *J. exp. Bot.* 28: 999-1007.
- Gifford, R. M. & J. Moorby, 1967. The effect of CCC on the initiation of potato tubers. *Eur. Potato J.* 10: 235-238.
- Kislyakova, T. E., B. M. Golubkova, I. J., 1967. Vzaimosvyaz struktury i funktsii fotosyntehticheskogo apparata v ontogeneze Kartofelya. (Relation of structure and function of the photosynthetic apparatus in potato ontogenesis.) *Fiziol. Rost.* 14: 5-14.
- Meltzer, H. von & A. Moll, 1979. Der Einfluss von Gibberellin und anderen wachstumsfördernden Substanzen auf die Ertragsbildung der Kartoffel. *Arch. Acker- u. PflBau u. Bodenk., Berlin* 23: 21-28.
- Moll, A. & W. Henniger, 1978. Genotypische Photosyntheserate von Kartoffeln und ihre mögliche Rolle für die Ertragsbildung. *Photosynthetica* 12: 51-61.
- Moorby, J., 1970. The production, storage and translocation in developing potato plants. *Ann. Bot.* 34: 297-308.
- Raeuber, A. & K.-H. Engel, 1966. Untersuchungen über den Verlauf der Massenzunahme bei Kartoffeln (*Solanum tuberosum*) in Abhängigkeit von Umwelt- und Erbguteinflüssen. *Abhandl. met. Dienstes DDR.* X Nr. 76.
- Sale, P. J. M., 1973. Productivity of vegetable crops in a region of high solar input. I. Growth and developing of the potato (*Solanum tuberosum* L.). *Aust. J. agric. Res.* 24: 733-749.