

Institut für Pflanzenökologie  
der Justus-Liebig-Universität Gießen  
Leitung: Prof. Dr. Hans-Jürgen Jäger

**Charakterisierung des Wasserhaushalts  
von C<sub>3</sub> und C<sub>4</sub> Wildkräutern  
unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen**

**Characterising Water Economics  
of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Herbs  
in elevated CO<sub>2</sub>**

Diplomarbeit am Fachbereich Biologie

vorgelegt von

**Jens Kattge**

aus

Wuppertal

Gießen, im Juni 1996

# Inhaltsverzeichnis

Abstract

Zusammenfassung

<b>1</b>	<b>Einleitung und Aufgabenstellung</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Material und Methoden</b>	<b>7</b>
2.1	Charakterisierung der untersuchten Pflanzenarten . . . . .	7
2.1.1	Auswahl der Pflanzenarten . . . . .	7
2.1.2	<i>Chenopodium album</i> L. . . . .	8
2.1.3	<i>Senecio vulgaris</i> L. . . . .	8
2.1.4	<i>Amaranthus retroflexus</i> L. . . . .	9
2.2	Open-top-Kammern . . . . .	9
2.2.1	Beschreibung der Pflanzenexpositionsanlage . . . . .	9
2.2.2	Aufbau der Open-top-Kammern . . . . .	9
2.2.3	Kohlendioxidleitung, -dosierung und -analyse . . . . .	10
2.3	Erfassung von Klimadaten . . . . .	10
2.4	Anzucht und Kultur der Pflanzen . . . . .	10
2.4.1	Anzucht . . . . .	10
2.4.2	Düngung . . . . .	11
2.4.3	Pflanzenschutzmaßnahmen . . . . .	11
2.5	Wasserversorgung der Pflanzen . . . . .	12
2.5.1	Wasserversorgung und Bestimmung des Wasserverbrauches . . . . .	12
2.5.2	Die Bestimmung des Matrixpotentials im Boden . . . . .	12
2.5.3	Bestimmung der pF-Kurven . . . . .	14
2.5.4	Messung des Wasserverbrauches . . . . .	15

2.6	Bestimmung des Stickstoffgehaltes des Bodens . . . . .	15
2.7	Bonitierung und Ernte . . . . .	16
2.7.1	Wuchshöhe . . . . .	16
2.7.2	Blattzahl . . . . .	16
2.7.3	Generative Entwicklung . . . . .	16
2.7.4	Trockengewicht . . . . .	16
2.7.5	Blattfläche . . . . .	18
2.7.6	Verhältniswerte . . . . .	18
2.7.7	Stickstoffgehalt der Pflanzenorgane . . . . .	19
2.8	Gaswechselfmessungen . . . . .	19
2.9	Auswertung der Messungen . . . . .	21
2.9.1	Datenverarbeitung . . . . .	22
<b>3</b>	<b>Ergebnisse</b>	<b>23</b>
3.1	CO <sub>2</sub> -Konzentration . . . . .	24
3.2	Klima . . . . .	27
3.3	Stickstoffgehalt des Bodens . . . . .	31
3.4	Wasserhaushalt . . . . .	31
3.4.1	Ergebnisse der Bestimmung des Matrixpotentials . . . . .	31
3.4.2	Bodenwasser und Wasserverbrauch der Pflanzen . . . . .	39
3.5	Phänologie und Ernteergebnisse . . . . .	52
3.5.1	Höhenwachstum 1. Anzucht . . . . .	53
3.5.2	Trockengewicht 1. Anzucht . . . . .	55
3.5.3	Anteil der Organe an der Gesamtpflanze 1. Anzucht . . . . .	57
3.5.4	Trockengewicht, Transpirationssumme und WUE 1. Anzucht . . . . .	59
3.5.5	Verhältniswerte Blatt/Pflanze 1. Anzucht . . . . .	61
3.5.6	Höhenwachstum 2. Anzucht . . . . .	63
3.5.7	Blattzahl 2. Anzucht . . . . .	65
3.5.8	Vegetative und generative Entwicklung 2. Anzucht . . . . .	67
3.5.9	Trockengewicht 2. Anzucht . . . . .	71
3.5.10	Anteil der Organe an der Gesamtpflanze 2. Anzucht . . . . .	73
3.5.11	Trockengewicht, Transpirationssumme und WUE 2. Anzucht . . . . .	75

3.5.12	Blattgewicht, -fläche und -zahl 2. Anzucht . . . . .	77
3.5.13	Verhältniswerte Blatt/Pflanze 2. Anzucht . . . . .	79
3.6	Stickstoffgehalt der Pflanzen . . . . .	81
3.7	Ergebnisse der Gaswechselfmessungen . . . . .	93
3.7.1	Tagesgänge . . . . .	93
3.7.2	Phasendiagramme . . . . .	117
3.8	Zusammenfassung . . . . .	131
3.8.1	Wachstumsbedingungen . . . . .	131
3.8.2	<i>Chenopodium album</i> L. . . . .	131
3.8.3	<i>Senecio vulgaris</i> L. . . . .	133
3.8.4	<i>Amaranthus retroflexus</i> L. . . . .	135
<b>4</b>	<b>Diskussion</b> . . . . .	<b>138</b>
4.1	Expositionsbedingungen . . . . .	138
4.1.1	Die Stickstoffversorgung der Pflanzen . . . . .	141
4.2	Wachstumsverlauf und Wasserverbrauch . . . . .	141
4.3	Phänologie . . . . .	143
4.4	Biomasse . . . . .	144
4.5	Blattbezogene Ergebnisse . . . . .	145
4.6	Stickstoffgehalt der Pflanzen . . . . .	146
4.7	Photosynthese, Transpiration und WUE . . . . .	148
4.8	Vergleich von Blatt-Gaswechsel und Gesamtpflanze . . . . .	151
<b>5</b>	<b>Literaturverzeichnis</b> . . . . .	<b>154</b>

## Abstract

In 1995 we studied the impact of elevated atmospheric CO<sub>2</sub>-concentrations on photosynthetic water-use-efficiency and water-use-efficiency of plant growth in C<sub>3</sub>-species *Chenopodium album* and *Senecio vulgaris* and C<sub>4</sub>-species *Amaranthus retroflexus*. Plants were grown in open-top chambers with controlled water supply, two levels of nutrient supply and three levels of CO<sub>2</sub>-concentration (ambient, 550  $\mu\text{l l}^{-1}$ ; 715  $\mu\text{l l}^{-1}$ ). Soil-water-potential, water use, growth, development and gas-exchange were measured during the exposition period. Biomass, nitrogen concentration, Leaf area and water use efficiency of production were calculated after plant harvest.

The first exposition period was characterized by high temperatures and low water supply. The gas exchange of C<sub>3</sub> *Senecio* and *Chenopodium* indicate drought-stress. During the second period temperatures were lower, water supply was high.

Photosynthesis was obviously enhanced by high CO<sub>2</sub> in C<sub>3</sub> plants *Senecio* and *Chenopodium*. Even in C<sub>4</sub> plant *Amaranthus* photosynthesis was a little increased by high CO<sub>2</sub>.

Stomatal conductance of *Chenopodium* and *Amaranthus* was reduced in high CO<sub>2</sub>. Drought stress accelerated this reaction of *Chenopodium*. *Senecio* showed this CO<sub>2</sub> induced reduction of stomatal conductance only under dry conditions. As long as soil water status was good, stomates of *Senecio* seemed to be insensitive to high CO<sub>2</sub>. We conclude that drought stress generally accelerates the sensitivity of stomates to CO<sub>2</sub>.

The relation of external to intercellular CO<sub>2</sub> concentration seemed not to be influenced by CO<sub>2</sub>.

Water-use-efficiency of photosynthesis (WUE<sub>Ph</sub>) was visibly increased by 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  CO<sub>2</sub> in all three species. In this terms even C<sub>4</sub> plants might benefit from high CO<sub>2</sub>. WUE<sub>Ph</sub> was reduced by rising Vapour-Pressure-Deficit in all three species. WUE<sub>Ph</sub> of C<sub>4</sub> plant *Amaranthus* was generally much higher compared to C<sub>3</sub> plants *Senecio* and *Chenopodium*. Water-use-efficiency of productivity (WUE<sub>Pr</sub>) was significantly enhanced by high CO<sub>2</sub> in both *Senecio* and *Chenopodium*. Even C<sub>4</sub> plant *Amaranthus* showed improved WUE<sub>Pr</sub>, while growth and water consumption were little changed, but these effects were additive. At the end of the growth period Biomass accumulation was enhanced by high CO<sub>2</sub> in all three species. Growth of young C<sub>3</sub> plants *Senecio* and *Chenopodium* was so much accelerated by high CO<sub>2</sub>, that water consumption of the whole plant was increased during that period although stomatal conductance per dry weight was reduced. Acceleration of growth was diminished during the following weeks. At the end of the experiment *Senecio* had still consumed more water under high CO<sub>2</sub>, while *Chenopodium* used less.

Leaf biomass and Leaf area were little changed by high CO<sub>2</sub>. Specific leaf area (leaf area per leaf dry mass) was reduced in all three species by high CO<sub>2</sub>. Leaf area ratio (leaf area per plant dry mass) was reduced by high CO<sub>2</sub> in C<sub>3</sub> plants *Senecio* and *Chenopodium*, remained unchanged in C<sub>4</sub> *Amaranthus*.

Nitrogen concentration in plant tissue of was reduced significantly by high CO<sub>2</sub> in all three species, while the amount of nitrogen assimilated by plants remaind unchanged. We suppose the lower nitrogen concentration to be the result of higher carbon assimilation at limited nitrogen supply.

## Zusammenfassung

In der Vegetationsperiode 1995 wurde der Einfluß erhöhter atmosphärischer CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf Wachstum, Entwicklung und Wasserhaushalt der C<sub>3</sub>-Pflanzen *Chenopodium album* und *Senecio vulgaris* und der C<sub>4</sub>-Pflanze *Amaranthus retroflexus* untersucht. Hierzu wurden die Pflanzen bei kontrollierter Wasserversorgung bei zwei Düngestufen (0,500 mg N/Topf) und drei CO<sub>2</sub>Konzentrationen (Außenluft, 550  $\mu\text{l l}^{-1}$ ; 715  $\mu\text{l l}^{-1}$ ) in Open-top-Kammern exponiert. Im Verlauf der Expositionsperiode wurden Bodenwasserpotential, Wasserverbrauch, Wachstum und Entwicklung der Pflanze sowie der Gaswechsel auf Blattebene bestimmt. Aus den Ergebnissen der Ernte wurden Biomasse, Stickstoffgehalt, Blattfläche und Wassernutzungskoeffizient der Produktivität berechnet. Die erste Expositionsperiode war durch hohe Temperaturen und geringes Wasserangebot gekennzeichnet, so daß der Gaswechsel von *Senecio* und *Chenopodium* Anzeichen von Trockenstreß zeigten. Die zweite Expositionsperiode wies geringere Temperaturen und ein reichliches Wasserangebot auf.

Die C<sub>3</sub>-Pflanzen reagierten erwartungsgemäß mit gesteigerten Photosyntheseraten auf erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen. Bei *Chenopodium* deuteten sich Anzeichen einer Akklimatation der Photosynthese an erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen an. Diese können aber auch Ausdruck der beschleunigten Entwicklung und früheren Seneszenz sein. *Amaranthus* wies eine geringe Steigerung der Photosyntheserate durch erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf. Dies kann als Anzeichen für eine Anpassung der C<sub>4</sub>-Pflanze an erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen gedeutet werden.

*Chenopodium* und *Amaranthus* reagierten erwartungsgemäß mit gesenkter stomatärer Leitfähigkeit auf erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration, wobei die Reaktion von *Chenopodium* bei Trockenstreß deutlicher ausfiel als bei guter Wasserversorgung. *Senecio* zeigte nur bei einem angespannten Wasserhaushalt eine gesenkte stomatäre Leitfähigkeit, bei guter Wasserversorgung waren die Stomata insensitive für gesteigerte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen. Durch Trockenstreß wurde die Sensitivität der Stomata (der C<sub>3</sub>-Pflanzen) für erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen gesteigert.

Das Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration wurde durch die erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration bei keiner Pflanzenart geändert.

Der Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ( $WUE_{Ph}$ ) sank bei allen Arten mit zunehmendem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft. Die C<sub>4</sub> Art wies bei einem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft von 20 hPa eine doppelt so große  $WUE_{Ph}$  wie die C<sub>3</sub> Arten auf. In 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  war die  $WUE_{Ph}$  bei allen Arten um ca.100% gesteigert, gegenüber 400  $\mu\text{l l}^{-1}$ .

Der Wassernutzungskoeffizient der Produktivität ( $WUE_{Pr}$ ) war durch erhöhtes  $CO_2$  bei allen drei Arten gesteigert. *Chenopodium* erzielte in erhöhter  $CO_2$ -Konzentration größere Biomassen bei geringerem Wasserverbrauch. *Senecio* wies eine deutliche Biomassesteigerung auf, allerdings bei gesteigertem Wasserverbrauch. Bei *Amaranthus* waren sowohl Biomasse- als auch Transpirationsänderung gering, aber die Effekte addierten sich.  $WUE_{Pr}$  war zum Zeitpunkt der Ernte bei der  $C_4$ -Art *Amaranthus* doppelt so hoch wie bei den  $C_3$ -Arten. Das Wachstum wurde bei allen drei Arten durch erhöhte  $CO_2$ -Konzentrationen gefördert, wobei dieser Effekt bei den  $C_3$ -Pflanzen deutlicher ausfiel als bei *Amaranthus*. Die  $C_3$ -Pflanzen wiesen in erhöhter  $CO_2$ -Konzentration in der Jugendphase eine deutliche Wachstumsbeschleunigung gegenüber den Pflanzen in Außenluft auf. Dies führte in dieser Wachstumsphase zu höherem Wasserverbrauch der Pflanzen in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen. Mit zunehmendem Alter der Pflanzen verringerte sich die wachstumsstimulierende Wirkung der erhöhten  $CO_2$ -Konzentration, und die Pflanzen verbrauchten weniger Wasser als die Pflanzen in Umgebungsluft. Zum Zeitpunkt der Ernte hatte *Senecio* in erhöhter  $CO_2$ -Konzentration mehr Wasser verbraucht und *Chenopodium* weniger als in Außenluft.

Das Blattgewicht und die Blattfläche wurden durch die erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen wenig geändert. Das Verhältnis der Blattfläche zu Trockengewicht der Gesamtpflanze war bei den  $C_3$ -Pflanzen in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen verringert, bei *Amaranthus* unverändert. Das Verhältnis der Blattfläche zu Blattgewicht war bei allen Arten in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen verringert.

Die Stickstoffkonzentrationen in den Pflanzengeweben waren bei allen Arten in Pflanzen aus erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen geringer als in Pflanzen aus Außenkonzentration, wobei sich die aufgenommene Stickstoffmenge nicht unterschied. Die unterschiedliche Stickstoffkonzentration in den Pflanzen ist wahrscheinlich das Ergebnis gesteigerter Biomasseproduktion in erhöhter  $CO_2$ -Konzentration bei limitiertem Stickstoffangebot.

# Kapitel 1

## Einleitung und Aufgabenstellung

Die Zusammensetzung der Atmosphäre ist zunehmend anthropogenen Veränderungen unterworfen. Steigenden Konzentrationen von  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{NO}_x$ , halogenierten Kohlenwasserstoffen und troposphärischem  $\text{O}_3$  steht eine Abnahme der Konzentration von stratosphärischem  $\text{O}_3$  gegenüber (HOUGHTON et al. 1995).

$\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ , halogenierte Kohlenwasserstoffe und  $\text{O}_3$  wirken aufgrund ihrer Eigenschaft, Infrarotstrahlung zu absorbieren, als sogenannte „Treibhausgase“. Aus Gründen des Strahlungs- und Wärmehaushaltes der Atmosphäre und der Zirkulationsänderungen im Klimasystem können diese anthropogenen Emissionen und die daraus resultierenden Veränderungen der Atmosphäre zu Klimaänderungen führen. Fraglich ist dabei auch das Ausmaß und die regionale Ausprägung dieser Klimaänderungen sowie ihre Überlappung mit natürlichen Klimaschwankungen (SCHÖNWIESE 1994).

Eine besondere Bedeutung kommt hierbei dem  $\text{CO}_2$  zu, da es 50% des derzeit berechneten anthropogenen Treibhauseffektes ausmacht (HOUGHTON et al. 1995). Da  $\text{CO}_2$  ein essentieller Pflanzennährstoff ist, hat die Vegetation über ihre Abstrahlung und Evapotranspiration sowohl einen direkten als auch über die Beeinflussung des Kohlenstoffkreislaufes einen indirekten Einfluß auf das Klima. (AMTHOR 1995; SCHÖNWIESE 1994). Rekonstruktionen der  $\text{CO}_2$ -Konzentration aus Bohrungen in der Antarktis machen für die letzten 200000 Jahre Schwankungen zwischen 200 und 300  $\mu\text{l}^{-1}$  wahrscheinlich. Für das Jahr 2100 werden in Abhängigkeit von der Größe anthropogener Emissionen und abgeholzter Waldflächen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen zwischen 500 und 900  $\mu\text{l}^{-1}$  prognostiziert (HOUGHTON et al. 1995). Es wird erwartet, daß diese hohen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen auch ohne Berücksichtigung der Auswirkungen auf das Klima eine direkte Auswirkung auf die Vegetation haben (ROGERS & DAHLMAN 1993).

Die wichtigsten Orte der  $\text{CO}_2$ -Aufnahme durch höhere Pflanzen sind die Stomata und der Photosyntheseapparat. Durch die Stomata gelangt das gasförmige  $\text{CO}_2$  in den Pflanzenkörper und wird dort durch den Photosyntheseapparat assimiliert. Diese beiden Strukturen bilden die erste Angriffsstelle einer veränderten  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf die Pflanzen. Um die Veränderung der Vegetation in einer Welt mit erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration einschätzen zu können, ist es daher unter anderem notwendig, die Auswirkungen von langfristig erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf Photosynthese und stomatäre Leitfähigkeit zu kennen. Besondere Bedeutung kommt dabei der Fähigkeit der Pflanzen zu, durch phänotypische Anpassung (Akklimation) auf veränderte Umweltbedingungen zu reagieren. Die

Untersuchung der langfristigen Wirkung erhöhter  $\text{CO}_2$  Konzentrationen auf Photosynthese und stomatäre Leitfähigkeit ist daher Inhalt dieser Arbeit.

Es werden zwei Grundtypen der Assimilation von  $\text{CO}_2$  unterschieden: Zum einen der  $\text{C}_3$ -Typ, mit einer direkten Assimilation des Kohlenstoffes und zum anderen der  $\text{C}_4$ -Typ, der der letztendlichen Assimilation des Kohlenstoffes eine Vorfixierung voranstellt (VOET & VOET 1992). Die  $\text{C}_4$ -Pflanzen erreichen durch diese Vorfixierung eine wesentlich höhere  $\text{CO}_2$ -Konzentration im photosynthetisch aktiven Gewebe als die  $\text{C}_3$ -Pflanzen.

Die Entstehung der  $\text{C}_4$ -Pflanzen im Verlauf der Evolution wird als Anpassung an niedrige  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen der Atmosphäre vor 60 Millionen Jahren aufgefaßt, nachdem die Konzentrationen von über  $1000 \mu\text{l l}^{-1}$  in der Kreidezeit unter  $200 \mu\text{l l}^{-1}$  abgesunken waren (EHLERINGER et al. 1991). Unter den heutigen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen ist die Photosynthese von  $\text{C}_4$ -Pflanzen in der Regel nicht durch  $\text{CO}_2$  limitiert, und es ist nicht zu erwarten, daß eine Erhöhung der  $\text{CO}_2$ -Konzentration sich wesentlich auf die Photosyntheserate von  $\text{C}_4$ -Pflanzen auswirkt (ARP 1991).

Während sich die Nettphotosynthese der  $\text{C}_3$ -Pflanzen bei einer Verdoppelung der aktuellen  $\text{CO}_2$ -Konzentration aus physiologischen Erwägungen im Mittel um 66% erhöhen sollte, sollte die der  $\text{C}_4$ -Pflanzen nur um 4% steigen (TAIZ & ZEIGER 1991). Die tatsächlich beobachtete Steigerung der Photosyntheserate beträgt für  $\text{C}_3$ -Feldfrüchte im Mittel 25%, für die  $\text{C}_4$ -Pflanzen Mais und Hirse 5% (CURE & ACOCK 1986).

In Langzeitexperimenten wird bei  $\text{C}_3$ -Pflanzen oft eine Abnahme der photosynthesestimulierenden Wirkung erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen beobachtet (CURE & ACOCK 1986). Dieser Effekt wird einer geringeren Rubisco-Konzentration und -Aktivität, einer geringeren RuBP-Regenerationskapazität (u.a. EAMUS & JARVIS 1991; SAGE et al. 1987; ARP 1991; STITT 1991), Veränderung der Genexpression (KRAPP et al. 1991) oder einer mechanischen Schädigung der Chloroplasten durch Stärkeakkumulation (WULFF & STRAIN 1982; DE LUCIA et al. 1985) zugeschrieben. Bei Pflanzen, die unter erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen und gleichzeitig optimaler Stickstoffversorgung aufwachsen, wurden jedoch keine Veränderungen der Photosyntheseraten beobachtet (ROGERS et al. 1996; PETTERSSON & McDONALD 1994, SAGE 1994). Außerdem wurde gezeigt, daß die Photosyntheseraten linear vom Stickstoffgehalt der Blätter pro Blattfläche abhängen (SAGE et al. 1990, PETTERSSON & McDONALD 1994). Die beobachteten Veränderungen der Photosynthese durch Wachstum der Pflanzen in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen können deshalb als Anpassung der Pflanzen an erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen bei gleichzeitigem (durch verstärktes Wachstum induzierten) Stickstoffmangel angesehen werden. Unter diesen stickstofflimitierten Bedingungen hat die relative Senkenstärke der einzelnen Pflanzenorgane zueinander für die Stickstoffallokation in der Pflanze und damit auch für die Photosyntheseraten der Blätter eine große Bedeutung (PETTERSSON & McDONALD 1994). Eine Veränderung der Photosyntheseapparate der  $\text{C}_4$ -Pflanzen durch erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen konnte nicht allgemein festgestellt werden (SAGE 1994).

Einen maßgeblichen Einfluß auf die  $\text{CO}_2$ -Konzentration in den Chloroplasten hat neben der  $\text{CO}_2$ -Konzentration der Atmosphäre auch die Leitfähigkeit der Stomata für  $\text{CO}_2$ . Durch die Regulation der stomatären Leitfähigkeit kontrolliert die Pflanze den  $\text{CO}_2$ - und  $\text{H}_2\text{O}$ -Gaswechsel, wobei die Öffnungsweite der Stomata unter anderem durch den  $\text{CO}_2$ -Regelkreis und den  $\text{H}_2\text{O}$ -Regelkreis gesteuert wird (LARCHER 1994). Das  $\text{CO}_2$ -Signal, auf das die Stomata reagieren, scheint die interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration zu sein, wobei die Reizaufnahme offenbar auf der Oberfläche der Nebenzellen zum Mesophyll erfolgt. Der

„Akzeptor“ und der Weg der Signalübertragung sind jedoch noch nicht bekannt (MORISON 1987).

Geringe interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen bewirken in der Regel ein Öffnen der Stomata, hohe Konzentrationen ein Schließen, wobei diese Reaktionen stark von anderen Umweltfaktoren (z.B. Licht, Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft, Wasserpotential des Bodens), dem Zustand der Pflanze (Wasserstatus, endogene Rhythmen, Alter) und der Pflanzenart abhängen (LARCHER 1994). Die Beobachtungen reichen dabei von absoluter Unempfindlichkeit der Stomata für externe  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen zwischen 0 und  $2000 \mu\text{l l}^{-1}$  bei Baumwolle bis zu einer zehnfachen Abnahme der Leitfähigkeit bei einer Erhöhung der externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration von 300 auf  $500 \mu\text{l l}^{-1}$  bei Apfelblättern. Bei einer Verdoppelung der externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration von  $330 \mu\text{l l}^{-1}$  auf  $660 \mu\text{l l}^{-1}$  wurde bei 80 Messungen an 25 überwiegend krautigen Pflanzen eine durchschnittliche Abnahme der stomatären Leitfähigkeit um 40% gemessen, wobei kein Unterschied zwischen  $\text{C}_3$ - und  $\text{C}_4$ -Pflanzen auftrat (MORISON 1987). Andererseits konnte bei einer Analyse von Messungen an 40 Baumarten, die unter den verschiedenen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen aufgewachsen waren, kein signifikanter Einfluß der  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf die stomatäre Leitfähigkeit nachgewiesen werden (CURTIS 1996).

Die interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration wird bestimmt durch den  $\text{CO}_2$ -Fluß durch die Stomata und die Nettophotosyntheserate. Der Fluß durch die Stomata hängt sowohl vom Konzentrationsgradienten zwischen interzellulärer und externer  $\text{CO}_2$ -Konzentration als auch von der Grenzschicht- und Stomataleitfähigkeit ab. Die interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration wird von den Pflanzen in Abhängigkeit von Umweltbedingungen und Zustand der Pflanze geregelt, ist also nicht konstant, wohl aber konservativ, da sie sowohl Ergebnis als auch Signal der Regulation der stomatären Öffnungsweite ist.

In zahlreichen Versuchen hat sich gezeigt, daß das Verhältnis der internen zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) in etwa konstant bleibt, wenn die externe  $\text{CO}_2$ -Konzentration geändert wurde. Für  $\text{C}_3$ -Pflanzen liegt  $C_i/C_a$  typischerweise bei Werten um 0,7, für  $\text{C}_4$ -Pflanzen um 0,5, wobei diese Werte von Umweltbedingungen und Zustand der Pflanze abhängig sind (MORISON 1987; LARCHER 1994).

Da das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration das Ergebnis sowohl der Photosyntheserate als auch der stomatären Leitfähigkeit ist, wird es als Indikator einer Akklimation der stomatären Leitfähigkeit angesehen. Falls sich die Stomata unabhängig vom Photosyntheseapparat an die Wachstums  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen anpassen, sollte dies in einer Veränderung von  $C_i/C_a$  deutlich werden. In den wenigen bislang hierzu durchgeführten Untersuchungen konnte keine einheitliche Veränderung von  $C_i/C_a$  durch Wachstum in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen festgestellt werden (SAGE 1994).

Eine höhere externe  $\text{CO}_2$ -Konzentration erzeugt bei gleicher stomatärer Leitfähigkeit eine höhere interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration und ermöglicht damit eine größere Photosyntheserate bei gleicher Transpirationsrate. Darüberhinaus besteht die Möglichkeit, bei gleichbleibender Kohlenstoffaufnahme den Wasserverlust durch geringere stomatäre Leitfähigkeit zu reduzieren (FARQUHAR et al. 1978). Eine Verdoppelung der externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration von  $330 \mu\text{l l}^{-1}$  auf  $660 \mu\text{l l}^{-1}$  hat dabei in der Regel ein Verdoppeln des Wassernutzungskoeffizienten der Photosynthese ( $WUE_{Ph} = \text{Photosyntheserate}/\text{Transpirationsrate}$ ) zur Folge, wobei sich kein Unterschied zwischen  $\text{C}_3$ - und  $\text{C}_4$ -Pflanzen zeigt (MORISON 1993).

Eine unmittelbare Folge der geringeren stomatären Leitfähigkeit durch erhöhtes  $\text{CO}_2$  ist eine verminderte Transpirationskühlung der Blätter (IDSO et al. 1992). Die Pflanze kann

davon profitieren, solange ihre Umgebungstemperatur unterhalb ihres Temperaturoptimums liegt. Sie nimmt jedoch Schaden, wenn ihre Optimumstemperatur überschritten wird (KIMBALL et al. 1993). Die höheren Blattemperaturen haben ein erhöhte Differenz zwischen Wasserdampfsättigungsdefizit im Blatt und Umgebung zur Folge, was wiederum steigernd auf die Transpiration des Blattes wirkt.

Um das Stomataverhalten und die Transpiration der Pflanzen sinnvoll beschreiben zu können, ist es notwendig, sowohl das Wasserdampfdruckdefizit der Umgebungsluft als treibende Größe der Transpiration als auch die Wasserverfügbarkeit für die Pflanzen zu messen (KÖRNER 1995). Sofern die Pflanzen in Erde stehen, wird die Wasserverfügbarkeit durch den Wassergehalt und das Wasserpotential des Bodens bestimmt (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1992).

Die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme durch die Wurzel ist dabei abhängig von der Wasserpotentialdifferenz zwischen Wurzel und Boden, von der Austauschfläche der Wurzeln und von den Transferwiderständen für das Wasser im Boden (Nachleitwiderstand) und beim Übergang vom Boden in die Pflanze (Permeationswiderstand) (LARCHER 1994):

Die Wassernachleitung im Boden erfolgt kapillar, langsam und nur über kurze Strecken (einige mm bis cm). Mit zunehmender Ausschöpfung des Wassers im Porensystem nimmt der Nachleitwiderstand stark zu (die Leitfähigkeit stark ab), da der Durchmesser der wasserführenden Poren abnimmt.

Das Matrixpotential des Bodens entspricht dem Querschnitt der größten wasserführenden Poren. Es ist deshalb in Zusammenhang mit dem Wassergehalt des Bodens die entscheidende Größe für die Verfügbarkeit des Bodenwassers, solange der Gehalt an osmotisch wirksamen Substanzen in der Bodenlösung klein bleibt (kein salzbestimmter Standort) (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1992).

Von entscheidender Bedeutung ist die Frage, wie sich die auf Blattebene nachgewiesene Photosynthesesteigerung, Verringerung der stomatären Leitfähigkeit und damit Verbesserung des Wassernutzungskoeffizienten auf der Ebene der Einzelpflanze, des Pflanzenbestandes und auf der Ebene von Ökosystemen auswirkt. Bei jedem Übergang auf eine höhere Ebene gewinnt das System durch hinzukommende Interaktionen und Rückkopplungsmechanismen zwischen seinen Bausteinen neue, emergente Eigenschaften, die aus der Kenntnis nur der Einzelglieder nicht vorauszusehen wären (JARVIS 1995).

Der mittlere Biomassezuwachs in Experimenten an Einzelpflanzen oder kleinen Modellgesellschaften bei Wachstum unter ca.  $700 \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$  im Vergleich zu Wachstum in ca.  $330 \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$  beträgt für  $\text{C}_3$ -Feldfrüchte 58%, für  $\text{C}_3$ -Wildpflanzen 35%, für  $\text{C}_3$ -Bäume 41%, für  $\text{C}_4$ -Pflanzen 22% und für CAM-Pflanzen 15% (POORTER 1993). Um diesen Biomassezuwachs zu erreichen, wäre eine Steigerung der Photosyntheserate von 2–5% ausreichend. Als Ursache für diesen nur relativ geringen Biomassezuwachs wird der notwendigerweise veränderte Bau größerer Pflanzen angesehen, die im Vergleich zu kleinen Pflanzen einen größeren Anteil an Assimilaten in Stützgewebe investieren müssen. Dadurch verändert sich das Verhältnis der photosynthetisch aktiven Blattfläche zur atmenden Gesamtbiomasse der Pflanze, so daß ein größerer Teil des assimilierten Kohlenstoffes durch Respiration verloren geht (POORTER 1993). Außerdem kann es bei größeren Pflanzen in stärkerem Maße zu Selbstbeschattung kommen.

In den meisten Experimenten haben nicht alle Pflanzenorgane gleichmäßig von einem allgemeinem Biomassewachstum in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen profitiert. Diese veränderte

Allokation der Assimilate ist auf eine Verschiebung der relativen Senkenstärke der einzelnen Organe unter veränderten Umweltbedingungen zurückzuführen. Hierbei wird die Senkenstärke eines Organs für Kohlenstoff häufig durch die Verfügbarkeit von Stickstoff bestimmt (ROGERS et al. 1996). So wird oft ein überproportionaler Biomassezuwachs von stickstoffarmen, kohlenhydratreichen Organen wie Sproß und Früchten beobachtet. Dabei wird in der Regel eine Abnahme der Stickstoffkonzentration im Pflanzengewebe beobachtet. Diese tritt nicht auf, werden Pflanzen gleicher Größe aus verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen verglichen (COLEMAN et al. 1993). Ein Unterschied der Stickstoffkonzentration kann auch nicht festgestellt werden, wenn im Experiment eine optimale Stickstoffversorgung gewährleistet werden kann, wobei die Pflanzen in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen deutlich mehr Stickstoff aufnehmen als die Vergleichspflanzen (ROGERS 1996). STULEN & DEN HERTOEG (1993) zeigten in einer Übersicht, daß nur selten eine Auswirkung erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf die Biomasseallokation innerhalb der Pflanzen nachgewiesen wurde, sofern in den Experimenten eine gute Versorgung mit Wasser und Nährstoffen sichergestellt werden konnte.

Ein weiterer wachstumsbegrenzender Faktor für Sproß und Wurzelwachstum kann der zur Verfügung stehende Raum sein (MCCONNAUGHAY & BAZZAZ 1992). Nach THOMAS & STRAIN (1991) kann sich die Topfgröße über begrenztes Wurzelwachstum limitierend auf die Photosyntheserate auswirken. Oft war eine Stimulierung der Wachstumsraten nur in den ersten Wochen nach der Exposition zu erkennen (TOLLEY & STRAIN 1985, POORTER 1993; CHRIST & KÖRNER 1995). Bemerkenswert ist außerdem das Auftreten einer allgemeinen Entwicklungsbeschleunigung und einer verkürzten Lebensdauer (BAKER et al. 1990).

Den Blättern als den Orten der Photosynthese und der Transpiration kommt bei Wachstum und Wasserverbrauch der Pflanzen eine hervorragende Bedeutung zu. In einer Atmosphäre mit höherer CO<sub>2</sub>-Konzentration kann das Wachstum der Pflanzen sowohl durch höhere Photosyntheseraten pro Blattfläche als auch durch größere Blattflächen gefördert werden. In vielen Untersuchungen wird ein früheres und schnelleres Wachstum der Blätter und Blattflächen in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen beschrieben (WULFF & STRAIN 1982; DAHLMANN et al. 1985; NIJS et al. 1988; DOWNTON et al. 1990; ROZEMA et al. 1991). Dabei wurde häufig eine geringere spezifische Blattfläche beschrieben (ACOCK & ALLEN 1985), die zum einen auf eine Stärkeeinlagerung in den Chloroplasten (WONG 1990), zum anderen auf eine veränderte Blattmorphologie zurückgeführt werden kann. Während Stärkeeinlagerung die Photosynthese einschränken kann, kann eine veränderte Blattmorphologie erhöhte Photosyntheseraten ermöglichen (ROGERS 1983; TYREE & ALEXANDER 1983).

Auf der Ebene der Pflanzenpopulation und der Pflanzengesellschaft treten zunehmend die Interaktionen von Veränderungen der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen mit anderen abiotischen und biotischen Gegebenheiten in den Vordergrund. Hierbei ist an erster Stelle die intra- und interspezifische Konkurrenz um die Ressourcen Wasser, Nährstoffe und Strahlung zu nennen. Da verschiedene Arten unterschiedliche Förderung durch erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen erfahren, ist zu erwarten, daß dies zu einer Verschiebung der interspezifischen Konkurrenzskraft am natürlichen Standort führen wird (BAZZAZ 1990; KÖRNER 1995). Untersuchungen auf natürlich gewachsenen Standorten bestätigten diese Erwartungen, förderten aber auch Reaktionen zutage, die nicht direkt auf den Einfluß der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration zurückzuführen sind. Erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen können die Salztoleranz der Pflanzen fördern, so daß Arten, die unter heutigen Umweltverhältnissen eine geringe Salztoleranz aufweisen, bei erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in die Lebensräume der

heutigen Halophyten vordringen können (ARP et al. 1993). Aufgrund geringerer Bestandes-  
transpiration kann sich eine höhere Bodenfeuchte einstellen, wenig trockenresistente Arten  
erhalten dadurch einen zusätzlichen Wachstumsvorteil (KÖRNER 1995). Die Evapotrans-  
piration des Gesamtbestandes kann bei steigender  $\text{CO}_2$ -Konzentration der Atmosphäre  
jedoch sowohl steigen als auch sinken, je nach Balance der Pflanzen zwischen Reduktion  
der stomatären Leitfähigkeit und Wachstumsbeschleunigung (HILEMAN 1994; SENOCK et  
al. 1996).

Sofern der Grenzschichtwiderstand des Bestandes nicht zu groß und die Deckung nicht zu  
klein ist, kommt der stomatären Leitfähigkeit eine Schlüsselstellung bei der Regulation der  
Bestandesevapotranspiration zu (MEINZER 1993). Ändert sich die Evapotranspiration, so  
hat dies für das gesamte Ökosystem Folgen, wobei die folgenden Parameter hervorzuheben  
sind: Bodenfeuchte, Wachstumsperiode, Mineralisierungsrate, Nährstoffverfügbarkeit und  
-auswaschung, Artenzusammensetzung, Oberflächenabfluß, Erosion, Wolkenbildung und  
Niederschlag (FIELD et al. 1995).

Um die Entwicklung der Biomasseproduktion und Evapotranspiration der Vegetation bei  
steigender  $\text{CO}_2$ -Konzentration der Atmosphäre sinnvoll vorhersagen zu können, ist es  
daher notwendig sowohl die Änderung der Photosyntheserate als auch der stomatären  
Leitfähigkeit zu berücksichtigen. Dabei kommt der Akklimation des Photosyntheseappa-  
rates und der Stomata bei langfristiger Veränderungen der  $\text{CO}_2$ -Konzentration eine be-  
sondere Bedeutung zu. Während die Akklimation der Photosynthese an erhöhte  $\text{CO}_2$ -  
Konzentrationen ein vielfach untersuchtes Themengebiet darstellt, sind bezüglich der Ak-  
klimation der Stomata bisher sehr wenige Ergebnisse vorhanden (FIELD et al. 1995; SAGE  
1994).

Die vorliegende Arbeit soll zum Verständnis der Auswirkungen langfristig erhöhter  $\text{CO}_2$ -  
Konzentrationen auf Photosynthese und Transpiration der Einzelpflanze beitragen. Eine  
zentrale und noch ungeklärte Frage ist dabei die Übertragbarkeit von Einzelblattmessun-  
gen auf das Wachstum der Pflanze, unter Berücksichtigung der Verfügbarkeit des Boden-  
wassers und des Stickstoffhaushalts.

# Kapitel 2

## Material und Methoden

### 2.1 Charakterisierung der untersuchten Pflanzenarten

Die untersuchten Pflanzen entstammen den Arten: *Chenopodium album* L. (weißer Gänsefuß), *Senecio vulgaris* L. (gemeines Greiskraut) als Vertreter des C<sub>3</sub>-Weges der Kohlenstofffixierung und *Amaranthus retroflexus* L. (rauhaariger oder zurückgebogener Fuchschwanz) als C<sub>4</sub>-Species.

OBERDORFER (1990) bezeichnet die drei Arten als Charakterarten der Klasse *Chenopodieta* (Ein- und zweijährige Hackunkraut- und Ruderalgesellschaft; BRAUN-BLANQUET 1951). Sie kommen also im natürlichen Lebensraum nebeneinander vor.

Die Klasse der Hackunkraut- und Ruderalfluren wird der Klasse der Getreideunkrautfluren (*Secalietea cerealis*) gegenübergestellt, da sich zahlreiche Stickstoffzeiger sowohl unter Hackfrüchten und in Gärten als auch auf Ruderalstandorten wohlfühlen, während sie auf Getreidebeständen fehlen oder nur in geringerer Vitalität vorkommen (ELLENBERG 1986).

#### 2.1.1 Auswahl der Pflanzenarten

Ein Kennzeichen vieler Unkräuter ist die Fähigkeit, jederzeit auszukeimen und sich von der Keimung bis zur Fruchtreife rasch zu entwickeln. Außerdem müssen sie in der Lage sein, zeitweilige Beschattung zu ertragen, oder ihr durch Emporwachsen zu entgehen. Wegen dieser Eigenschaften sind sie für Expositionsexperimente in Open-top-Kammern gut geeignet und werden nicht nur hier in Gießen, sondern auch in anderen Arbeitsgruppen als beispielhafte krautige Nicht-Nutzpflanzen für Begasungsexperimente genutzt (CARLSON et al. 1982; SAGE et al. 1988)

Unter den in Frage kommenden Unkräutern boten sich die drei oben genannten Arten als Versuchspflanzen an, da sie für Gaswechsellmessungen geeignete Blattgrößen besitzen. Hinzu kommt, daß für diese Arten bereits Erfahrungen und Ergebnisse aus Expositionsexperimenten mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen verfügbar sind.

Die nachfolgend beschriebenen Charakteristiken der drei Pflanzenarten sind vor allem GRIME, HODGSON & HUNT (1988), OBERDORFER (1990) sowie ROTHMALER (1988) entnommen. Die Zeigerwerte wurden von ELLENBERG et al. (1992) angegeben.

### 2.1.2 *Chenopodium album* L.

*Chenopodium album* wird der Familie der Chenopodiaceae (Gänsefußgewächse) zugeordnet. Die aufrechte, einfach verzweigte Pflanze erreicht je nach Wachstumsbedingungen Höhen zwischen 20 und 150 cm. Die Blätter sind vielgestaltig, meist eiförmig, rhombisch bis lanzettlich, dabei deutlich gezähnt und in der Regel unter 10 cm<sup>2</sup> groß.

Die Blüten sind unscheinbar und in knäueligen Thyrsen zusammengefaßt; sie blühen von Juli bis Oktober.

Der sommerannuelle Therophyt kommt verbreitet in Unkrautfluren und als Erstbesiedler auf Schuttplätzen, an Wegen, in Gärten, auf Äckern und an Ufern vor. Er bevorzugt nährstoffreiche, offene, trockene bis frische Böden, kommt nicht in Feuchtgebieten vor, und die Reaktionszahl des Bodens darf einen pH Wert von 5 nicht unterschreiten. Die Wurzel der Pionierpflanze kann bis zu 1 m tief in den Boden eindringen und bildet keine Mycorrhiza. Der Sproß enthält eine ausgesprochen hohe Proteinkonzentration (HENDRY & BROCKLABANK unveröffentlicht, in GRIME et al.).

Nach den ELLENBERG-Zeigerwerten wird *Chenopodium album* als Pflanze eingestuft, die bevorzugt an stickstoffreichen, trockenen bis frischen Standorten vorkommt.

Die Heimat von *Chenopodium album* liegt im nördlichen Eurasien. Heute ist diese Art weltweit in den kühl gemäßigten Zonen verbreitet und gilt hier als das bedeutendste Ackerrunkraut.

### 2.1.3 *Senecio vulgaris* L.

*Senecio vulgaris* gehört zur Familie der Asteraceae (Korbblütengewächse). Die 10 bis 45 cm hohe Pflanze weist buchtig gelappte, wechselständige Blätter mit einer Größe bis zu 20 cm<sup>2</sup> auf.

Die Blüten sind — charakteristisch für diese Familie — in Köpfen angeordnet, die eine Einzelblüte vortäuschen. *Senecio* ist in der Lage, während des ganzen Jahres zu keimen, zu blühen und zu fruchten. Da die Entwicklungszeit von der Keimung bis zur Samenreife unter günstigen Bedingungen nur sechs Wochen beträgt, kann diese Art drei Generationen pro Jahr bilden.

Nach OBERDORFER ist diese Art in offenen Unkrautfluren, auf Äckern, an Wegen, auf Schuttplätzen und in Waldschlägen verbreitet. Als Stickstoff- und Garezeiger bevorzugt sie humose, nährstoffreiche und frische Standorte. Sie gedeiht allerdings auch auf nährstoffarmen und trockenen Böden, zeigt dann aber eine deutlich geringere Wuchsleistung und reduzierten Samenansatz. Das Verhältnis der generativen Biomasse zur Gesamtbiomasse bleibt dabei konstant.

*Senecio vulgaris* kommt nicht in Feuchtgebieten vor, und der pH-Wert der Bodenlösung darf nicht unter 4 liegen. Die Wurzel kann eine Tiefe von 45 cm erreichen und bildet manchmal eine Mycorrhiza.

Nach den ELLENBERG-Zeigerwerten wird *Senecio vulgaris* als Halblichtpflanze und Stickstoffzeiger eingestuft.

Die ursprünglich im mediterran-eurasischen Gebiet beheimatete Pflanzenart kommt heute weltweit in den gemäßigten Zonen vor.

### 2.1.4 *Amaranthus retroflexus* L.

*Amaranthus retroflexus* wird der Familie der Amaranthaceae (Fuchsschwanzgewächse) zugeordnet. Die aufrechte, einfach verzweigte Pflanze erreicht eine Größe von 20 bis 100 cm und hat wechselständige, rhombische Blätter, die eine Größe von über 30 cm<sup>2</sup> erreichen. Die kleinen, unscheinbaren Blüten sind in dichten Scheinähren angeordnet. Die Blütezeit beginnt im Juli und endet im September.

OBERDORFER beschreibt diese Art für Unkrautfluren, Müllplätze, Wege und Äcker. Der Sommerwärme liebende Wärmekeimer bevorzugt trockene bis frische, humose, sehr nährstoffreiche, lockere Böden und kann darin bis über 1 m tief wurzeln. Nach den ELLENBERG-Zeigerwerten wird *Amaranthus retroflexus* als Lichtpflanze und Wärmezeiger eingestuft, der bevorzugt auf stickstoffreichen trockenen Standorten vorkommt und eine subkontinentale Verbreitung aufweist.

Ursprünglich in wärmeren Gebieten Nordamerikas beheimatet, ist *Amaranthus retroflexus* in Europa ein Neophyt mit einer kontinental-mediterranen Ausbreitungstendenz.

## 2.2 Open-top-Kammern

Die Versuchspflanzen wurden während der Expositionsdauer kontrollierten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in der Luft ausgesetzt. Die Erzeugung einer solchen Atmosphäre erfolgte in den Open-top-Kammern der Pflanzenexpositionsanlage der Universität Gießen. Eine ausführliche Beschreibung der Anlage findet sich bei FANGMEIER et al. (1992).

### 2.2.1 Beschreibung der Pflanzenexpositionsanlage

Die Pflanzenexpositionsanlage der Universität Gießen beinhaltet 18 Open-top-Kammern und 6 Vergleichsstandorte im Freiland. Sie ist auf einer ebenen Fläche aufgebaut und erstreckt sich annähernd in Ost-West-Richtung, um eine gegenseitige Beschattung der Kammern möglichst gering zu halten. Die einzelnen Kammern sind versetzt angeordnet, und die Luftansaugkästen mit den Filtereinrichtungen befinden sich an der Nordseite der Kammern.

Die Kammern stehen über zuführende und rückführende Teflonschläuche mit einem Container in Verbindung. In diesem erfolgt die Dosierung der zugesetzten Gase, die Analyse der rückgeführten Gasproben, die Speicherung der Analyseergebnisse und die computergestützte Steuerung der Anlage.

### 2.2.2 Aufbau der Open-top-Kammern

Ein zylindrisches Aluminiumgestell mit einem Durchmesser von 315 cm und einer Höhe von 336 cm ist mit einer 0.2 cm dicken Polyethylenfolie bespannt. Das untere Drittel ist mit zwei Folien versehen. In der inneren Schicht befinden sich fünf Reihen mit jeweils 90 Löchern von 2 cm Durchmesser, durch die die Luftzufuhr in die Kammer erfolgt. In der äußeren Schicht befindet sich an der Nordseite die Verbindung zur Gebläseeinheit und ihr gegenüber an der Südseite der 80 cm breite Zugang zur Kammer.

Im oberen Drittel verjüngt sich der Kammerdurchmesser auf 220 cm. Das gewölbte Dach der Kammer überspannt dann wieder die gesamten 315 cm, so daß ein Ring offen bleibt, durch den das im unteren Bereich zugeführte Gasgemisch entweicht. Die zugeführte Gasmenge betrug 100 Kammervolumen pro Stunde.

Diese Konstruktion der Kammer bietet Schutz vor dem Eindringen von nicht quantifizierbarer Standortluft und von Niederschlägen, einschließlich der mitgeführten Deposition (HOGSETT et al. 1985, in WEIGEL & JÄGER 1988). Die zylindrische Form der Open-top-Kammer erreicht im Vergleich mit rechteckigen Kammern die besten Werte für das Aufrechterhalten der gewünschten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in den Kammern (LEADLEY & DRAKE 1993).

### 2.2.3 Kohlendioxidleitung, -dosierung und -analyse

Das zugesetzte CO<sub>2</sub> wird aus einem Vorratstank mit flüssigem CO<sub>2</sub> in den Container geleitet. Im Container befindet sich die Verzweigung der Gasleitung zu den einzelnen Kammern. Hinter dieser Verzweigung wird der Gasstrom durch ein Flußmeßgerät (Rotameter der Firma Rota) bestimmt und manuell so justiert, daß sich die CO<sub>2</sub>-Sollkonzentration in der jeweiligen Kammer einstellt.

In jeder Kammer befindet sich in der Mitte in einem Meter Höhe ein Gasansaugstutzen, durch den stündlich eine Gasprobe zur Analyse der tatsächlich erreichten Gaskonzentration gezogen wird. Das Ergebnis der Analyse wird von einem PC aufgezeichnet. Eine zusätzliche Meßstation außerhalb der Kammern dient dem Vergleich der Werte mit dem aktuellen CO<sub>2</sub>-Gehalt der Standortluft.

## 2.3 Erfassung von Klimadaten

An zwei Außenstandorten in jeweils 1,50 m Höhe wurden Temperatur (°C), relative Luftfeuchte (%) und Strahlung (Wm<sup>-2</sup>) gemessen und fortlaufend aufgezeichnet. Außerdem wurden Windgeschwindigkeit (ms<sup>-1</sup>) und Windrichtung in einer Höhe von fünf Metern auf dem Expositionsgelände gemessen. Eine Beschreibung der Meßeinrichtungen ist bei FANGMEIER et al. (1992) nachzulesen.

## 2.4 Anzucht und Kultur der Pflanzen

### 2.4.1 Anzucht

Das Experiment umfaßte zwei Expositionsperioden. Die Anzucht der Pflanzen erfolgte jeweils im Gewächshaus des Instituts für Pflanzenökologie der Universität Gießen. Das aus dem Botanischen Garten Oldenburg stammende Saatgut wurde in Anzuchtschalen in Vermiculit ausgebracht und fortlaufend gut bewässert. Sobald die Keimlinge eine ausreichende Größe erreicht hatten, wurden sie pikiert, wobei jeweils drei mittelgroße Individuen in einen Topf gepflanzt wurden. Eine Ausnahme bildeten die *Chenopodium*-Pflanzen der zweiten Anzucht. Da die Anzahl der gekeimten Samen gering war, konnten nur jeweils zwei Individuen in einen Topf gepflanzt werden.

Für die erste Expositionsperiode wurden vier Töpfe pro Art in die Kammern gesetzt, von denen drei in die Endernte eingingen und der vierte für zwischenzeitliche Blatternten genutzt wurde.

Für die zweite Expositionsperiode wurden drei Töpfe pro Art und Düngevariante in die Kammern gesetzt, von denen zwei in die Endernte eingingen und der dritte für Zwischenernten genutzt wurde. Die Töpfe wurden mit Etiketten versehen, auf denen die Behandlungsvarianten vermerkt waren.

Die verwendeten Töpfe hatten eine Höhe von 16 cm, am oberen Rand einen Durchmesser von 16 cm und faßten abzüglich des Gießrandes ein Volumen von 2,2 l.

Für das Experiment wurde gedämpfte Komposterde aus dem Gewächshaus des Institutes für Pflanzenökologie verwendet. Die Erde wurde gut durchmischt, und alle Töpfe mit der gleichen Menge an Erde gefüllt (1456 g Trockengewicht). Die Erde wurde in allen Töpfen auf das gleiche Volumen verdichtet, um gleiche Bodenstrukturen zu erzeugen und somit für alle Pflanzen gleiche Wachstumsbedingungen zu schaffen.

Während des Eintopfens wurden Erdproben entnommen, um an ihnen Trockengewicht und Stickstoffgehalt der eingefüllten Erde zu bestimmen.

## 2.4.2 Düngung

Die Pflanzen der ersten Anzucht wurden nicht gedüngt.

Die Pflanzen der zweiten Anzucht wurden in einer ungedüngten und einer gedüngten Variante exponiert. Die gedüngte Variante erhielt im Verlauf der Expositionsperiode einmal wöchentlich 100 ml einer 1%igen Wuxal super 8-8-6 (Schering) Lösung pro Gefäß. Das entsprach einer Stickstoffmenge von 100 mg pro Gefäß ( $67 \text{ mg N kg}^{-1}$  Boden-Trockengewicht) pro Woche. Insgesamt erhielt die gedüngte Variante 500 mg N pro Gefäß.

Der Dünger enthielt neben Stickstoff eine Reihe weiterer Pflanzennährstoffe. Für Wuxal-Super 8-8-6 wurden folgende Zusammensetzung angegeben:

	Gew.-%	Vol.-%		Gew.-%	Vol.-%
$\text{NO}_3\text{-N}$	2,9	2,9	B	0,01	0,012
$\text{NH}_4\text{-N}$	4,6	4,6	Cu	0,007	0,009
$\text{CO}(\text{NH}_2)_2\text{-N}$	2,5	2,0	Mn	0,013	0,016
$\text{P}_2\text{O}_5\text{-P}$	8,0	10,0	Mo	0,016	0,001
$\text{K}_2\text{O-K}$	6,0	7,5	Zn	0,005	0,006

Die Pflanzen wurden mit Leitungswasser gegossen und erhielten damit weitere Nährstoffe. Das zum Gießen verwendete Leitungswasser enthielt nach Auskunft der Stadtwerke 15 mg Nitrat pro Liter.

## 2.4.3 Pflanzenschutzmaßnahmen

Die Pflanzen der 1. Anzucht wurden am 74. Tag nach Anzucht mit Neudosan (Neudorf), die Pflanzen der 2. Anzucht am 31. Tag nach Anzucht mit Lizetan (Bayer) gespritzt, da sie von Insekten befallen waren.

Die Daten bezüglich Anzucht und Kultur der Pflanzen sind in der folgenden Tabelle zusammengefaßt.

Datum	Tag nach Aussaat	
<i>1. Anzucht</i>		
09.05.1995	0	Aussaat des Keimgutes
09.06.1995	32	Pikieren in Gefäße; Etikettierung
16.06.1995	39	Beginn der Exposition in Open-top-Kammern
21.07.1995	74	Spritzen mit Neudosan (Neudorf)
<i>2. Anzucht</i>		
11.07.1995	0	Aussaat des Keimgutes
20.07.1995	9	Pikieren in Gefäße; Etikettierung
07.08.1995	27	Beginn der Exposition
09.08.1995	29	Düngung (100ml 1Vol% Wuxal)
11.08.1995	31	Spritzen mit Lizetan
16.08.1995	36	Düngung (100ml 1Vol% Wuxal)
24.08.1995	44	Düngung (100ml 1Vol% Wuxal)
30.08.1995	50	Düngung (100ml 1Vol% Wuxal)
07.09.1995	58	Düngung (100ml 1Vol% Wuxal)

## 2.5 Wasserversorgung der Pflanzen

### 2.5.1 Wasserversorgung und Bestimmung des Wasserverbrauches

Da die Open-top-Kammern mit einem Dach versehen waren, wurden die Pflanzen nur durch Gießen mit Wasser versorgt.

Nach Ergebnissen aus der Literatur war zu erwarten, daß die Pflanzen in Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen geringere Transpirationsraten pro Blattfläche zeigen würden, bei gleichzeitig erhöhtem Gesamtwachstum. Es stellte sich nun die Frage, ob sich der Gesamtwasserverbrauch der Pflanzen unter den verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen unterscheiden würde. Um diese Fragestellung zu beantworten, und um allen Pflanzen die gleiche Wasserversorgung zukommen zu lassen, wurden die Pflanzgefäße ein- bis zweimal am Tag, in der Regel abends, gewogen und auf ein für alle Gefäße gleiches Zielgewicht im Bereich der Wassersättigung gegossen. Dabei wurde darauf geachtet, daß kein Wasser durch die Erde hindurchlief und im Untersetzer stehen blieb.

Der Unterschied zwischen dem Zielgewicht und dem am darauffolgenden Abend gemessenen Gewicht der Gefäße entspricht der Evapotranspiration aus den einzelnen Gefäßen. Die Evaporation von der Bodenoberfläche wurde auf die gleiche Weise an zwei gleichbehandelten Gefäßen bestimmt, in denen statt Pflanzen Pflanzenattrappen standen. Um die Transpiration der Pflanzen zu ermitteln, wurde die Differenz aus der Evapotranspiration der Gefäße mit Pflanzen und der Evaporation der Vergleichsgefäße gebildet.

### 2.5.2 Die Bestimmung des Matrixpotentials im Boden

Das Matrixpotential des Bodens wurde mit Tensiometern bestimmt. Das Wasser im Tensiometer steht durch die Keramikkerze mit der Bodenlösung in Verbindung. Es stellt sich

ein Gleichgewicht zwischen dem Matrixpotential des Bodens und dem hydraulischen Potential und dem Druckpotential im Tensiometer ein. Da auch gelöste Substanzen durch die Keramik diffundieren können, befinden sich Bodenlösung und Tensiometerlösung im Konzentrationsgleichgewicht. Das Tensiometer wird dadurch insensitive für das osmotische Potential der Bodenlösung und reagiert ausschließlich auf das Matrixpotential des Bodens.

Die im Experiment verwendeten Tensiometer-Rohre bestanden aus einer porösen P80 Keramikzelle mit einem Durchmesser von 2 cm und einer Länge von 6,7 cm (Hoechst Ceramtec Tensiometerzelle aus P80 12/20×67 mm). An diese Keramikzelle wurde mit Zweikomponenten-Epoxidharz ein 10 cm langes Rohr aus Plexiglas mit gleichem Außendurchmesser geklebt.

Das im Tensiometer-Rohr herrschende Druckpotential wurde mit einem portablen Einstich-Tensiometer, bestehend aus einem Druckaufnehmer und einem Ablesegerät, gemessen. Als Einstichtensiometer wurde ein Gerät der Firma Ballmoos AG verwendet (Tensiometer DMG 2120). Die Funktionstüchtigkeit des Einstichtensiometers wurde mit einem geeichten Barometer überprüft.

Das Matrixpotential des Bodens in der Umgebung der Keramikkerze wurde durch Subtraktion des hydrostatischen Potentials der Wassersäule im Tensiometer-Rohr vom angezeigten Druckpotential berechnet. Die Messbereichsgrenze von Tensimetern wird durch den Luftdurchtrittspunkt der Keramik bestimmt, sie lag bei 0,8 bar.

Nachdem die Tensiometer-Rohre mit entlüftetem Wasser gefüllt worden waren, wurden sie mit Gummistopfen mit umstülpbarem Rand verschlossen und bei dem Einfüllen des Bodens in die Gefäße in den Boden eingebaut.

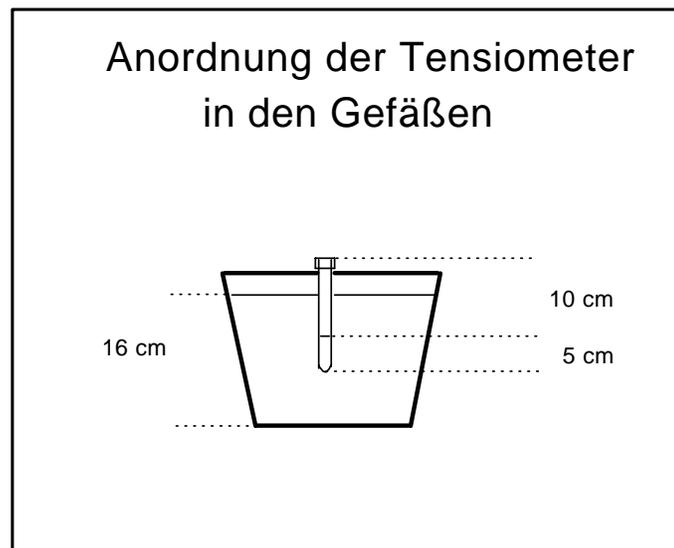


Abbildung 2.1: Lage der Tensiometer in den Gefäßen.

Beim Befüllen des Tensiometer-Rohres wurde darauf geachtet, daß eine kleine Luftblase im Tensiometer-Rohr eingeschlossen wurde. Ein vollständig mit Wasser gefülltes Tensiometer-Rohr würde infolge der geringen Kompressibilität des Wassers bei geringstem Volumen der Kanüle des Einstichtensiometers einen Druckabfall bewirken. Die im Tensiometer eingeschlossene Gasblase bewirkt, daß eine Abnahme des Volumens durch den Nadelein-

stich geringe Spannungsveränderungen im Bereich von 3 bis 10 hPa verursacht (Boyle-Mariottesches Gesetz) (MARTHALER et al. 1983).

Damit bei sinkendem Potential im Tensiometer nicht zusätzlich Gas aus dem Wasser freigesetzt wurde, wurde für das Befüllen der Tensiometer-Rohre entlüftetes Wasser verwendet (HARTGE & HORN 1992).

Es wurden 40 Tensiometerrohre in die Gefäße eingebaut, so daß pro Art und Behandlungsvariante ein bis zwei Gefäße mit Tensiometern bestückt wurden. Während der 2.Expositionsperiode wurden die Tensiometerkerzen am 13.08.1995 und am 12.09.1995 aus dem Boden genommen und von innen gesäubert, da in ihnen Algen gewachsen waren. Danach wurden sie wieder mit Wasser gefüllt und in die vorhandenen Löcher eingesetzt.

Die Spannung innerhalb der Tensiometerrohre wurde in der Regel abends, vor dem Gießen der Pflanzen bestimmt. War dies nicht der Fall, ist es bei der Darstellung der Ergebnisse ausdrücklich vermerkt.. Die Messungen wurden an folgenden Terminen durchgeführt:

1. Anzucht:

Datum	20.6.	28.6.	3.7.	4.7.	7.7.	9.7.	11.7.	15.7.	19.7.95
Tag der Exposition	4	12	17	18	21	23	25	29	33

2. Anzucht:

Datum	17.8.	19.8.	21.8.	22.8.	24.8.	25.8.	13.9.	14.9.
Tag der Exposition	10	12	14	15	17	18	36	37
Datum	16.9.	18.9.	20.9.95					
Tag der Exposition	39	41	43					

### 2.5.3 Bestimmung der pF-Kurven

Das Matrixpotential des Bodens wurde nur mit Hilfe der Tensiometer bestimmt und nicht anhand einer zweiten, unabhängigen Methode überprüft. Um die Funktionstüchtigkeit der Tensiometer und die Vergleichbarkeit der Gefäße untereinander zu testen, wurde das Wasserpotential zu dem Wassergehalt des Bodens in Beziehung gesetzt. Beim Befüllen der Gefäße war darauf geachtet worden, den Boden in allen Gefäßen gleich stark zu verdichten und somit gleiche Bodenstrukturen und Porengrößenverteilungen zu erzeugen. Sofern die Verteilung der Porengrößen in den verschiedenen Gefäßen wirklich gleich war, sollten gleiche Wassergehalte in verschiedenen Gefäßen mit gleichen Wasserspannungen einhergehen.

Die Gasblase im Tensiometerrohr verursacht eine gewisse Trägheit der Tensiometereinstellung zwischen Tensiometer und Boden. Diese gewinnt mit zunehmender Tension und der daraus resultierenden Abnahme der Leitfähigkeit des Bodens an Bedeutung (FREDE et al. 1984). Insbesondere wird die Abnahme der Wasserspannung bei Bewässerungsvorgängen verspätet angezeigt (HARTGE & HORN 1992). Die Verzögerung der Gleichgewichtseinstellung machte sich bemerkbar nach Einsetzen des Tensiometers in den Boden, nach Bewässerung eines relativ trockenen Bodens und bei sehr rascher Austrocknung des Bodens durch starke Transpiration der Pflanzen.

Für die weitere Auswertung wurden nur die Messungen berücksichtigt, für die davon ausgegangen wurde, daß sich das Gleichgewicht zwischen Bodenwasserpotential und Potential im Tensiometer-Rohr eingestellt hatte.

Das aus diesen Werten ermittelte Verhältnis von Wasserspannung zu Wassergehalt wurde innerhalb einer Anzucht auf die Tage und auf die Gefäße übertragen, an denen kein Wasserpotential gemessen wurde. Da die Wassergehalte für jedes Gefäß und jeden Tag aus den täglich gemessenen Gewichten berechnet wurden, konnte so der Verlauf der Wasserspannungen in den Gefäßen über die gesamte Expositionsperiode angegeben werden.

Die Wassergehalte wurden aus den Topfgewichten, dem Trockengewicht des Bodens (1456 g), der Dichte von Wasser ( $1 \text{ g ml}^{-1}$ ) und dem Volumen der Gefäße (2200 ml) berechnet:

$$\text{Wassergehalt (Vol \%)} = \frac{(\text{Topfgewicht} - \text{TG Boden}) \cdot \rho_{\text{H}_2\text{O}}}{\text{Volumen der Gefäße}} \cdot 100$$

#### 2.5.4 Messung des Wasserverbrauches

Die Pflanzen wurden im Verlauf der Exposition ein- bis zweimal am Tag auf ein festgelegtes Zielgewicht gegossen. Dabei wurde darauf geachtet, daß kein Wasser durch die Erde hindurchlief und im Untersetzer stehen blieb. Der Unterschied zwischen dem Zielgewicht und dem am darauffolgenden Abend gemessenen Gewicht der Gefäße entsprach der Evapotranspiration aus den einzelnen Gefäßen abzüglich der gebildeten Biomasse. Die Evaporation von der Bodenoberfläche wurde an zwei gleichbehandelten Gefäßen bestimmt, in denen statt Pflanzen Pflanzenattrappen standen. Um die Transpiration der Pflanzen zu ermitteln, wurde die Differenz aus der Evapotranspiration der Gefäße mit Pflanzen und der Evaporation der Vergleichsgefäße gebildet. Der Zuwachs an pflanzlicher Biomasse in den Gefäßen war im Vergleich zur Transpiration sehr gering. Er wurde abgeschätzt und zum Wasserverbrauch addiert. Auf diese Weise wurde die tägliche Transpiration und der Gesamtwasserverbrauch der Pflanzen während der Expositionsperiode ermittelt. Der Wassernutzungskoeffizient der Produktivität ( $WUE_{Pr}$ ) (LARCHER 1994) wurde als das Verhältnis der Trockensubstanz bei Ernte zu Gesamttranspiration während der Expositionsperiode gebildet.

## 2.6 Bestimmung des Stickstoffgehaltes des Bodens

Die Bodenproben, die während des Eintopfens entnommen worden waren, und die Bodenproben, die während der Ernte der Pflanzen genommen wurden, wurden bei  $-20^\circ\text{C}$  eingefroren und zusammen analysiert.

Der Gesamtstickstoffgehalt wurde nach der Methode von Kjeldahl ermittelt, wobei zu beachten ist, daß Stickstoff in Form von Nitrat nicht erfaßt wird. Der Gehalt an pflanzenverfügbarem Stickstoff in Form von Ammonium und Nitrat wurde photometrisch bestimmt. Ammonium wurde dabei in einen Indophenol-Farbstoff überführt, Nitrat wurde anhand seiner Absorption von UV-Strahlung mit einer Wellenlänge von 220 nm nachgewiesen. Genaue Beschreibungen der Methoden finden sich bei STEUBING & FANGMEIER (1992); SCHINNER et al. (1991) und VDLUFA (1991).

## 2.7 Bonitierung und Ernte

Es wurden die Pflanzen bonitiert, die für die Endernte vorgesehen waren. In der ersten Anzucht waren dies neun Pflanzen in drei Töpfen pro Art und Open-top-Kammer, in der zweiten Anzucht waren es sechs bzw. vier Pflanzen in zwei Töpfen pro Behandlungsvariante und Kammer. Die einzelnen Parameter wurden wie folgt erfaßt:

### 2.7.1 Wuchshöhe

Die Wuchshöhe wurde an jedem der Bonitierungstage ermittelt. Mit einem Zollstock wurde die Entfernung der apikalen Stengelspitze von der Topferdeebene gemessen. Aus den Messergebnissen der Höhe ( $H$ ) und der Zeit zwischen zwei Messungen ( $dt$ ) wurde die relative Zuwachsrate der Höhe pro Tag (RGRH) berechnet:

$$\text{RGRH (cm cm}^{-1} \text{ Tag}^{-1}) = \frac{dH}{dt} \cdot \frac{1}{H}$$

### 2.7.2 Blattzahl

Gezählt wurden alle grünen und seneszenten Blätter an der Pflanze. Seneszente Blätter, die von der Pflanze bereits abgeworfen waren, wurden getrennt gezählt und als abgeworfene Blätter notiert. Die Blattzahl wurde an den ersten Bonitierungsterminen und bei der Endernte erfaßt, da mit fortschreitendem Wachstum der Pflanze das Risiko einer mechanischen Beschädigung der Pflanze und der Ermittlung einer falschen Blattzahl zu groß wurde. Aus der Anzahl der Blätter ( $L$ ) und der Zeit zwischen zwei Messungen ( $dt$ ) wurde die relative Zuwachsrate der Blattzahlen (RGRL) berechnet:

$$\text{RGRL (Tag}^{-1}) = \frac{dL}{dt} \cdot \frac{1}{L}$$

### 2.7.3 Generative Entwicklung

Für alle Arten wurden die Daten notiert, an denen die ersten Knospen bzw. Blüten erkennbar waren. Bei *Senecio* wurden zusätzlich die Blütenstandsknospen, blühenden Blütenstände und verblühten Blütenstände an mehreren Boniturterminen gezählt.

In Tab. 2.1 sind die Termine der Bonitierungen, der Ernten von einzelnen Blättern für die Stickstoffanalyse und die Termine der Ernte angegeben. Der Blühbeginn der Pflanzen wurde während des täglichen Gießens im Verlauf der gesamten Expositionsperiode erfaßt.

### 2.7.4 Trockengewicht

Bei der Ernte der ersten Anzucht wurden Sproß inkl. generative Biomasse, Blätter und Wurzeln getrennt behandelt. Bei der Ernte der zweiten Anzucht wurden zusätzlich Sproß und generative Biomasse unterschieden.

Tabelle 2.1: Termine der Bonitierungen, Ernten von einzelnen Blättern und Gesamternten

Datum	Tag der Exposition	
<i>1. Anzucht</i>		
20.06.1995	4	Höhe
28.06.1995	12	Höhe
03.07.1995	17	Höhe
09.07.1995	23	Höhe
13.07.1995	27	Höhe
14.07.1995	28	Blattproben für Stickstoffbestimmung
26.07.1995	40	Ernte <i>Chenopodium</i> ; Höhe
27.07.1995	41	Ernte <i>Senecio</i> ; Höhe
28.07.1995	42	Ernte <i>Amaranth</i> ; Höhe
<i>1. Anzucht</i>		
09.08.1995	2	Höhe, Blattzahl
16.08.1995	9	Höhe, Blattzahl, Blütenstände <i>Senecio</i>
24.08.1995	17	Blattproben für Stickstoffbestimmung
25.08.1995	18	Höhe, Blattzahl, Blütenstände <i>Senecio</i>
02.09.1995	26	Höhe, seneszente Blätter, Blütenstände <i>Senecio</i>
06.09.1995	30	seneszente Blätter
09.09.1995	33	seneszente Blätter
14.09.1995	38	Blattproben für Stickstoffbestimmung
16.09.1995	40	Ernte <i>Senecio</i> ; Höhe, Blattzahl; Blütenstände
19.09.1995	43	Ernte <i>Amaranth</i> ; Höhe, Blattzahl
22.09.1995	46	Ernte <i>Chenopodium</i> ; Höhe, Blattzahl

Die oberirdischen Pflanzenteile wurden getrennt und gewogen. Danach wurden sie in Papiertüten verpackt und mehrere Tage bis zur Gewichtskonstanz bei 70°C im Trockenschrank getrocknet. Anschließend wurde das Trockengewicht bestimmt. Das Gewicht wurde mit einer Analysenwaage bestimmt.

Die Erde mit den Wurzeln wurde bei -20°C im Tiefkühlraum des Institutes tiefgefroren. Zu einem späteren Zeitpunkt wurden die Wurzeln durch Auswaschen der Erde gesäubert, getrocknet und ebenfalls gewogen. Da das Auswaschen extrem zeitaufwendig war, konnte aus jeder Kammer von jeder Art und Behandlungsvariante nur ein Topf ausgewaschen werden. Von den Pflanzen dieses Topfes wurde das Sproß-Wurzel-Verhältnis gebildet. Anhand dieses Verhältnisses wurde das Wurzelgewicht der anderen Pflanzen aus der gleichen Kammer und Düngestufe berechnet.

### 2.7.5 Blattfläche

Die Blattfläche wurde mit einem Blattflächenmeßgerätes der Firma Licor gemessen. Das Gerät wurde dabei zu Beginn jeder Ernte mit einer Metallplatte bekannter Größe kalibriert. Nach jeder Messung wurde das Transportband gesäubert, um Fehler durch Verschmutzung auszuschließen.

### 2.7.6 Verhältniswerte

Aus dem vorliegenden Datenmaterial wurden weiterhin folgende Verhältniswerte berechnet:

1. Die Differenz zwischen der Variante aus erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration und der Variante aus Außenkonzentration im Verhältnis zu dem Wert der Variante aus Außenkonzentration (relative Differenz)
2. Anteil der Organe Wurzel, Sproß, Frucht und Blatt an der Gesamtpflanze
3. Verhältnis zwischen Blattgewicht und Gewicht der Gesamtpflanze (leaf weight ratio *LWR*)
4. Verhältnis zwischen Blattfläche und Gewicht der Gesamtpflanze (leaf area ratio *LAR*)
5. Verhältnis zwischen Blattfläche und Blattgewicht (specific leaf area *SLA*)
6. Mittlere Blattgröße
7. Mittleres Blattgewicht
8. Mittleres Gewicht der Pflanze pro Blatt

### 2.7.7 Stickstoffgehalt der Pflanzenorgane

Während der Expositionsperiode wurden ausgewachsene, nicht seneszente Blätter von den dafür vorgesehenen Pflanzen entnommen und bei 70°C getrocknet. Der Stickstoffgehalt in den Proben wurde im Institut für Bodenkunde des Fachbereiches Agrarwissenschaften der Universität Gießen mit einem C/N-Analyser gemessen.

Die Stickstoffgehalte der nach der Ernte getrockneten Organe wurden mit der Methode nach Kjeldahl bestimmt. Hierzu wurden von den einzelnen Pflanzen einer Behandlungsvariante aus einer Kammer Mischproben gebildet. Aus den relativen Stickstoffgehalten wurden durch Multiplikation mit der Trockenmasse die absoluten Stickstoffgehalte der einzelnen Organe berechnet.

Während der Expositionsperiode wurden außerdem Blätter entnommen, um die Morphologie, die Kohlenhydratkonzentration, die Rubisco-Konzentration und -Aktivität zu bestimmen. Die Proben werden im Rahmen anderer Arbeiten bearbeitet.

## 2.8 Gaswechselfmessungen

Der Gaswechsel der Pflanzen wurde mit einem Porometer der Fima Licor — Modell 6200 — innerhalb der Kammern gemessen. Mit dem Licor-Gerät können innerhalb kurzer Zeit eine Reihe von stichprobenartigen Messungen durchgeführt werden. Es eignet sich daher, um vergleichende Tagesgänge des Gaswechsels an mehreren Pflanzen unter Umgebungsbedingungen aufzunehmen (FIELD et al. 1989).

Die Funktion des Porometers beruht auf Infrarotgasanalyse von CO<sub>2</sub> und Wasserdampf. Außerdem werden Lufttemperatur, Blattemperatur, photosynthetisch aktive Strahlung (*PAR*) und Gasflüsse direkt gemessen. Dieses Gerät arbeitet als sogenanntes geschlossenes System, in dem ein definiertes Luftvolumen zirkuliert, in diesem Fall 412 cm<sup>3</sup> inkl. Volumen der Küvette. Das in die Küvette eingespannte Blatt entnimmt durch die Photosynthese CO<sub>2</sub> aus dieser Luft und setzt durch die Transpiration Wasserdampf frei.

Die Photosyntheserate *A* wird aus der Geschwindigkeit der Abnahme der CO<sub>2</sub>-Konzentration berechnet. Zusätzlich werden Korrekturen für Luftdruck, Temperatur, Wassergehalt und den Fluß durch die Trocknungseinheit berücksichtigt.

Die mit der Transpiration zugeführte Menge an Wasserdampf wird der Luft wieder entzogen, indem ein Teil des Gasstromes durch eine Trocknungseinheit mit Silikagel geführt wird. Die Messung erfolgt also bei annähernd konstanter Luftfeuchte im System. Die Transpirationsrate *E* wird aus dem Fluß durch die Trocknungseinheit und der trotzdem auftretenden kleinen Luftfeuchteänderung im Porometer berechnet.

Zusätzlich werden weitere Korrekturen für den Gerätezustand (Qualität der Trocknungseinheit, Adsorption, Gasanalysator und Flußmesser) und Systemvolumina (Gesamtvolumen, Volumen der Gasanalysatoren) berücksichtigt.

Aus den so ermittelten Photosynthese- und Transpirationsraten wurden stomatäre Leitfähigkeit und interzelluläre CO<sub>2</sub>-Konzentration nach VON CAEMMERER & FARQUHAR (1981) und WELLES (1986) berechnet. Da die Blätter amphistomatisch waren und eine annähernd gleiche Stomatadichte auf Blattober- und -unterseite aufwiesen, wirkte sich die Korrektur der stomatären Leitfähigkeit nach WELLES (1986) für diese Blätter nicht aus.

Eine genaue Beschreibung der Meßprinzipien ist nachzulesen bei PEARCY, SCHULZE & ZIMMERMANN (1989) und FIELD, BALL & BERRY (1989).

Zu Beginn jeder Meßperiode wurde der CO<sub>2</sub>-Gasanalysator mit einem Eichgas bekannter CO<sub>2</sub>-Konzentration kalibriert. Am Morgen eines jeden Meßtages wurden die Dichtigkeit des Systems, der Gasflußmesser und die Qualität des Trocknungsmittels überprüft.

Während der Gaswechsellmessungen standen die Pflanzen innerhalb der Open-top-Kammern. Die Messungen wurden an ausgewachsenen, nicht seneszenten Blättern durchgeführt, wobei an einem Meßtag immer wieder die gleichen Blätter gemessen wurden. Die Blätter aller drei Pflanzenarten sind amphistomatisch. Um den Grenzschichtwiderstand möglichst gering zu halten, wurde die Luft innerhalb der Küvette mit einem kleinen Propeller stark verwirbelt.

Vor den Messungen wurde das Porometer in der jeweiligen Kammer bei offener Küvette akklimatisiert (CO<sub>2</sub>-Konzentration, Temperatur, Luftfeuchte). Zur Vorbereitung der Messung wurde anhand eines Vergleichsblattes der Fluß durch die Trocknungseinheit manuell so eingestellt, daß die Luftfeuchte im System konstant blieb. Um immer die gleichen Blattflächen einzuspannen, waren Blattschablonen für die verschiedenen Blattformen angefertigt worden. Für die eigentliche Messung wurde nach Einspannen des Blattes abgewartet bis die CO<sub>2</sub>-Konzentration im System keine Schwankungen mehr aufwies. Daraufhin wurden in rascher Folge vier Einzelmessungen durchgeführt.

Zur Ermittlung der Assimilationsrate wurde entweder die Zeit gemessen, in der die CO<sub>2</sub>-Konzentration um  $4 \mu\text{l l}^{-1}$  abfiel, oder es wurde die Abnahme der CO<sub>2</sub>-Konzentration in einem Zeitintervall von 10 Sekunden bestimmt. Für die vier Einzelmessungen war das Blatt nicht länger als zwei Minuten in der Küvette eingespannt.

Die Gaswechsellmessungen wurden, so weit möglich, unter Schönwetterbedingungen durchgeführt, um bei hoher Sonnenstrahlung konstante äußere Bedingungen und damit die Vergleichbarkeit aufeinanderfolgender Messungen zu gewährleisten. Die Messungen wurden im Verlauf des gesamten Tages durchgeführt. Die Pflanzen einer Art in den Kammern verschiedener CO<sub>2</sub>-Konzentration wurden nach Möglichkeit unmittelbar nacheinander gemessen.

Die Messungen wurden in Form von Tagesgängen der stomatären Leitfähigkeit, Photosyntheserate, Transpiration, interzellulärer CO<sub>2</sub>-Konzentration, Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration und des Wassernutzungskoeffizienten der Photosynthese dargestellt. Die Tagesgänge wurden anhand der ersten von vier Einzelmessungen konstruiert. Verhielt sich die erste Messung gegenüber den drei andern Einzelmessungen als Ausreißer, wurde die gesamte Messung nicht berücksichtigt.

Um Assimilation, Stomataleitfähigkeit, Transpiration und *WUE* in Relation zu Licht und Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft (*VPD*) darzustellen, wurden alle Einzelmessungen berücksichtigt. Da *VPD* und Temperatur sich in allen Meßperioden linear zueinander verhielten, wurde auf Darstellung des Verhaltens in Relation zur Temperatur verzichtet.

Während der 2. Expositionsperiode wurden am 08.09.1995 (31. Tag der Exposition) die Gefäße, deren Pflanzen nicht für die Endernte vorgesehen waren, zwischen  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  und  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Kammern vertauscht, um den Gaswechsel unter den veränderten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen zu messen.

Die Gaswechsellmessungen wurden an folgenden Terminen durchgeführt:

Datum	Tag der Exposition	
<i>1. Anzucht</i>		
07.07.1995	21	<i>Chenopodium</i>
11.07.1995	25	<i>Senecio</i>
14.07.1995	28	<i>Amaranth</i>
15.07.1995	29	<i>Chenopodium, Senecio, Amaranth</i>
<i>2. Anzucht</i>		
19.08.1995	12	<i>Chenopodium</i>
20.08.1995	13	<i>Senecio, Amaranth</i>
29.08.1995	22	<i>Chenopodium</i>
30.08.1995	23	<i>Chenopodium</i>
31.08.1995	24	<i>Chenopodium, Amaranth</i>
01.09.1995	25	<i>Amaranth</i>
04.09.1995	28	<i>Chenopodium, Senecio, Amaranth</i>
10.09.1995	33	<i>Chenopodium, Senecio, Amaranth</i>

## 2.9 Auswertung der Messungen

Die Meßwerte der Ernte und der wachstumsbegleitenden Untersuchungen wurden mit statistisch schließenden Verfahren ausgewertet. Aus den Meßwerten einer Art, Kammer und Behandlungsvariante wurde das arithmetische Mittel gebildet. Diese Mittelwerte dienten als Ausgangsdaten für die Statistik. Dadurch wurde sichergestellt, daß die Ausgangsdaten für die Statistik voneinander unabhängig waren. Gleichzeitig wurde dadurch die Variation, die durch Konkurrenz der Pflanzen innerhalb eines Topfes und durch genetische Variation zwischen den Pflanzen einer Art entstand, in ihrer Breite und Bedeutung gegenüber der Variation zwischen den Kammern zurückgedrängt. Allerdings wird durch dieses Verfahren die Anzahl der Parallelen, die der statistischen Berechnung zugrunde liegen, klein.

Die Pflanzen der ersten Anzucht wurden in Kammer 4, 18, 6, 16, 8 und 14 exponiert. Es wurden zu jeder angestrebten CO<sub>2</sub>-Stufe zwei Open-top-Kammern mit Pflanzen bestückt. Für die Auswertung wurden jedoch nur die in Kammer 4 (397 µl l<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> im 24 h-Mittel), 18 (407 µl l<sup>-1</sup>), 16 (550 µl l<sup>-1</sup>) und 14 (716 µl l<sup>-1</sup>) exponierten Pflanzen berücksichtigt.

Die Pflanzen aus Kammer 6 wurden nicht für die Auswertung berücksichtigt, da sie ab Anfang Juli so stark geschädigt waren, daß sie sich deutlich von den Pflanzen in allen anderen Kammern unterschieden. Die Blätter von *Chenopodium album* in dieser Kammer waren zum Zeitpunkt der Ernte bereits vollständig abgefallen (Daten: siehe Anhang).

Die Pflanzen aus Kammer 8 wurden für die Auswertung nicht berücksichtigt, da die CO<sub>2</sub>-Konzentration innerhalb dieser Kammer nicht als gesichert bestimmt betrachtet wurde. Die Ergebnisse des CO<sub>2</sub>-Analysators der Open-top-Anlage zeigten für Kammer 8 deutlich geringere Werte als für Kammer 14, für die in etwa die angestrebte CO<sub>2</sub>-Konzentration angezeigt wurde. Die Analyse der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen mit dem Infrarot-Gasanalysator des Licor-Gerätes ergab hingegen für Kammer 8 wesentlich höhere Werte als für Kammer 14. Die *WUE* der Produktivität aus Kammer 8 deutete im Vergleich zu der aus Kammer 14 auf eine höhere CO<sub>2</sub>-Konzentration in Kammer 8 hin (Daten: siehe Anhang).

Da für die Varianten mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen somit keine Parallelen verfügbar waren, wurden die Mittelwerte der Kammern mit Hilfe einer Regressionsanalyse für ein Modell ohne Parallelen bearbeitet.

Mit einer linearen Regressionsanalyse wurde ermittelt, ob die Steigung einer Ausgleichsgeraden signifikant von Null verschieden ist. Eine Aussage darüber, ob der Zusammenhang zwischen der bestimmten und der variablen Größe linear war, ist bei einer linearen Regression ohne Wiederholung nicht möglich (KÖHLER et al. 1984).

Die 2. Anzucht umfaßte zwei CO<sub>2</sub>-Varianten und zwei Düngestufen mit jeweils zwei Kammerparallelen. Die Mittelwerte aus den einzelnen Kammern wurden mit Hilfe einer zweifaktoriellen Varianzanalyse mit den festgelegten Faktoren CO<sub>2</sub>- und Düngestufe verglichen. Die Varianzhomogenität wurde nach Cochrans und Bartlett überprüft (KÖHLER et al. 1984; BROSIUS 1995).

### **2.9.1 Datenverarbeitung**

Die gewonnenen Daten wurden mit dem Tabellenkalkulationsprogramm EXCEL 5.0 aufbereitet. Für die statistische Auswertung fand das Programm SPSS 5.x Verwendung. Der Text wurde mit em<sub>T</sub>EX und dvips, die Graphiken mittels ORIGIN 3.5 erstellt.

# Kapitel 3

## Ergebnisse

Für die Darstellung der Ergebnisse erhielten die Arten und Behandlungsvarianten folgende Bezeichnung:

<b>C</b>	<i>Chenopodium album</i> L.
<b>S</b>	<i>Senecio vulgaris</i> L.
<b>A</b>	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.
<b>400</b>	Kammern mit CO <sub>2</sub> -Konzentrationen um 400 $\mu\text{l}^{-1}$
<b>550</b>	Kammern mit CO <sub>2</sub> -Konzentrationen um 550 $\mu\text{l}^{-1}$
<b>715</b>	Kammern mit CO <sub>2</sub> -Konzentrationen um 715 $\mu\text{l}^{-1}$
<b>+</b>	gedüngte Varianten

Für jede Messung wurden „Kammerwerte“ aus den Meßwerten an den Pflanzen einer Kammer gebildet. In den Abbildungen wird pro Variante nur ein Mittelwert mit Standardabweichung gezeigt, der aus den Kammerwerten der zwei Parallelen entsteht.

Von der ersten Anzucht konnten für die erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen nur jeweils die Ergebnisse einer Kammer berücksichtigt werden. Die dargestellten Ergebnisse entsprechen in diesem Fall den Mittelwerten aus einer Kammer. Bei der Darstellung des Wasserhaushaltes wurde generell auf die Angabe der Standardabweichung verzichtet, um die Übersichtlichkeit der Abbildung zu erhalten.

Die Ergebnisse der statistischen Auswertung bezüglich des Einflusses der CO<sub>2</sub>-Konzentrationsstufen und der Interaktion zwischen CO<sub>2</sub> und Düngung auf die Pflanzen wurden mit diesen Symbolen gekennzeichnet:

*	0,05 > p > 0,01	CO <sub>2</sub> -Effekt
**	0,01 > p > 0,001	CO <sub>2</sub> -Effekt
***	0,001 > p	CO <sub>2</sub> -Effekt
!	0,05 > p	Interaktion

Die einzelnen Mittelwerte der Kammern und die Ergebnisse der Statistik sind im Anhang aufgeführt.

### 3.1 CO<sub>2</sub>-Konzentration

Der Verlauf der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in den Kammern ist für die zwei Expositionsperioden in den Abbildungen 3.1–3.3 als Stundenwerte, 24 h-Mittel und als gemittelter Tagesgang dargestellt.

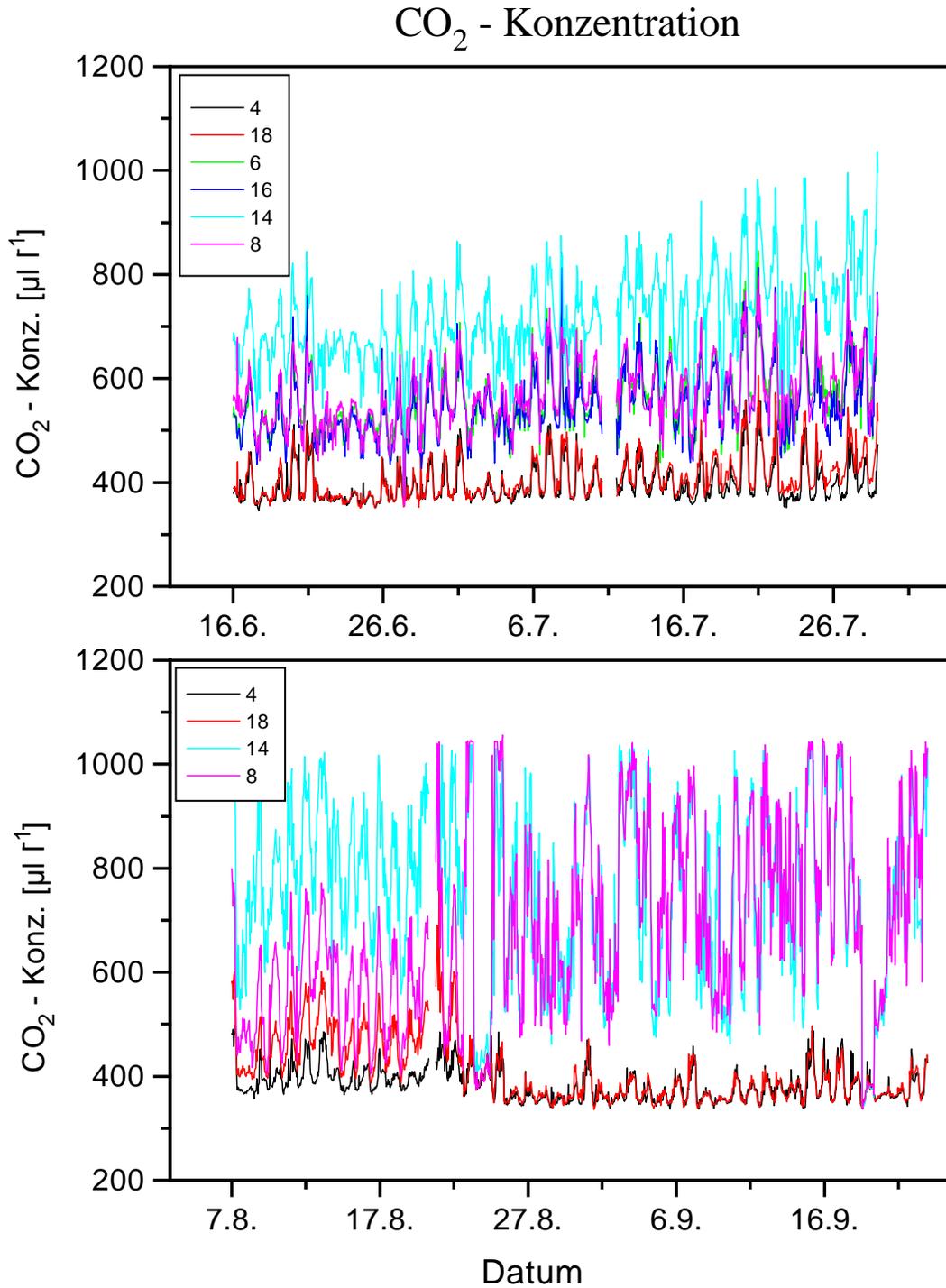


Abbildung 3.1: CO<sub>2</sub>-Konzentrationen; stündliche Messung in den Kammern 4, 18, 14, 8

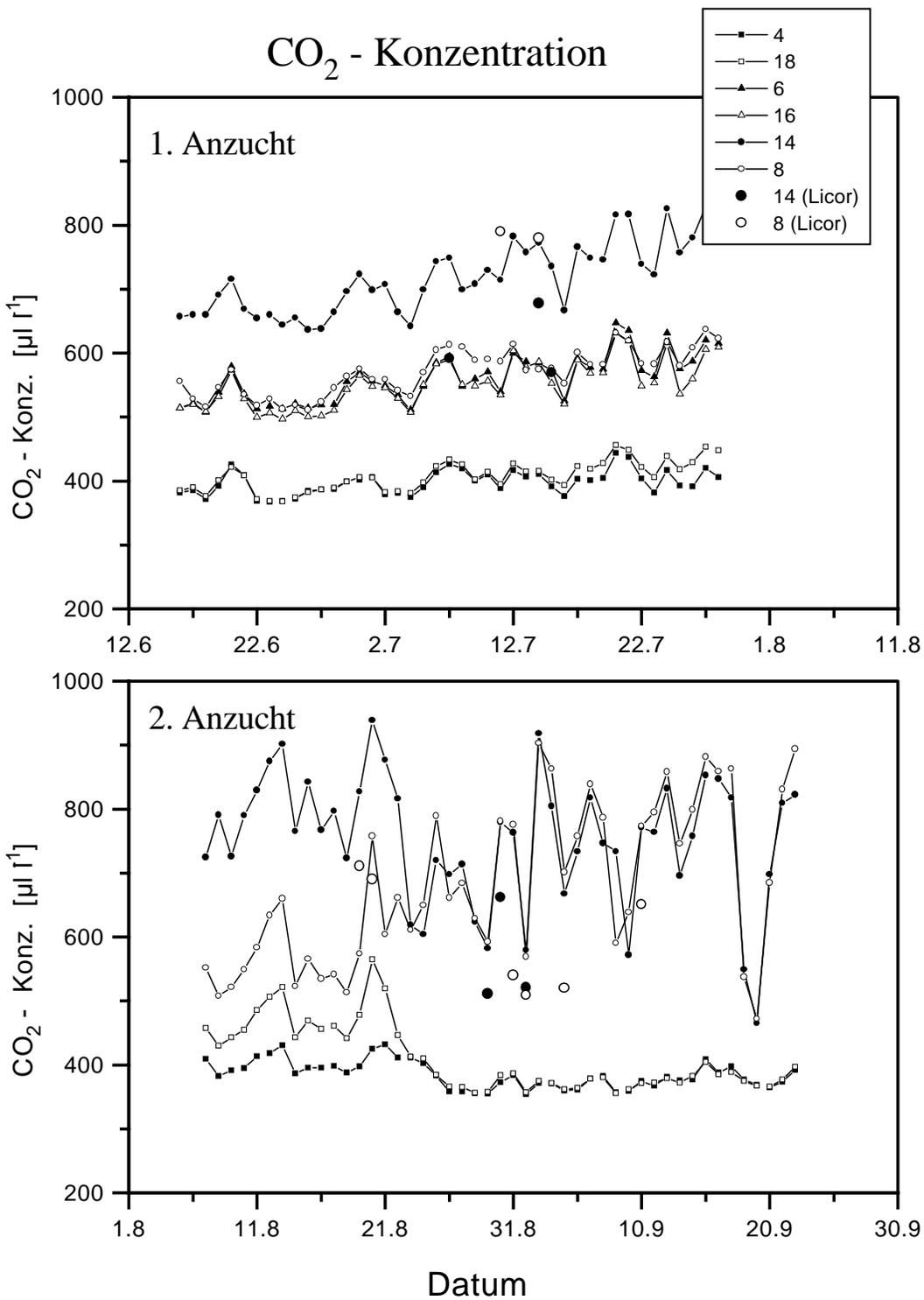


Abbildung 3.2: CO<sub>2</sub>-Konzentrationen; 24-h Mittelwerte der Messungen der Open-top-Anlage; Mittelwerte der Gaswechsellmessungen

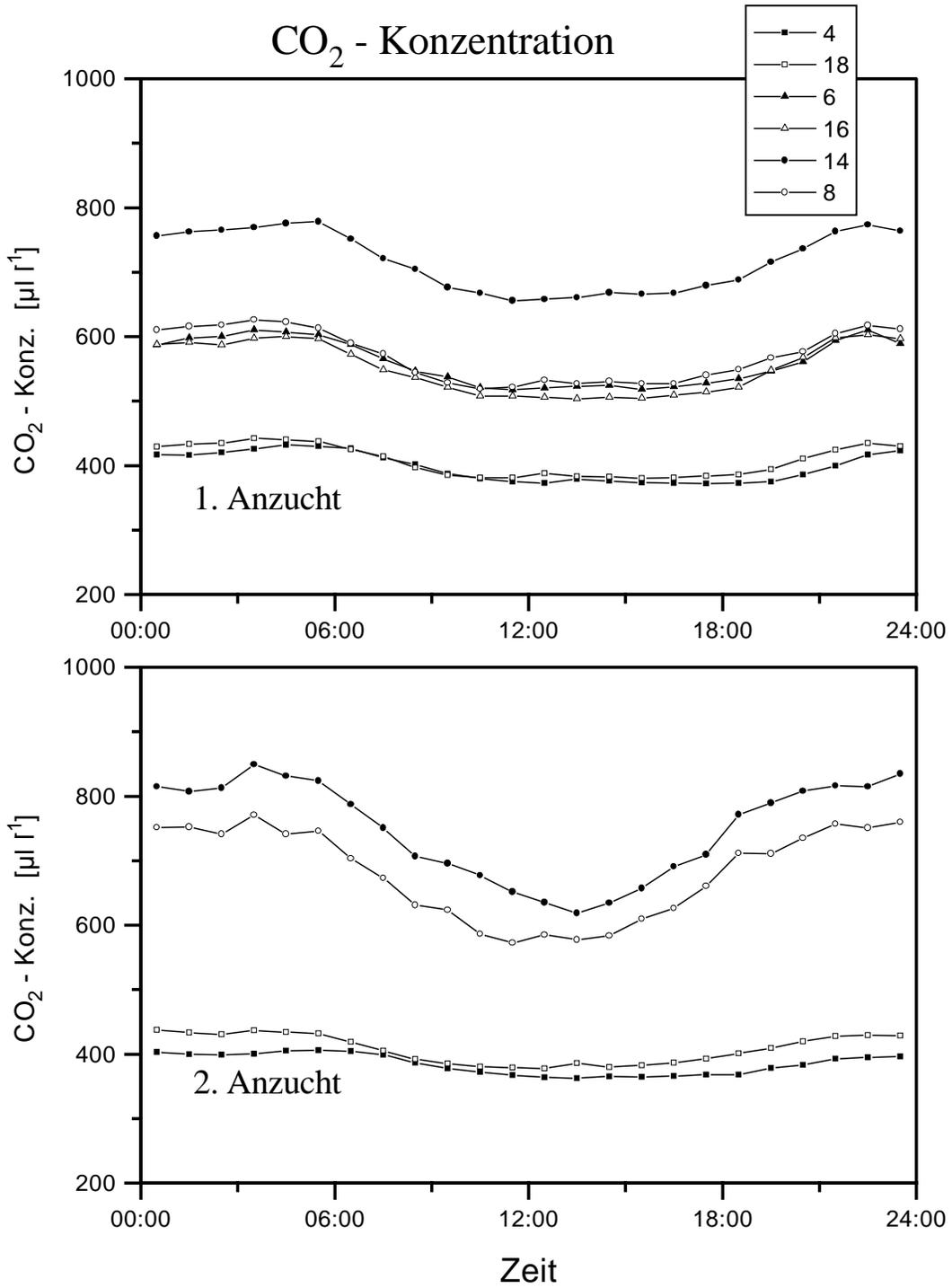


Abbildung 3.3: Mittelwerte der stündlichen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen während der 1. und 2. Expositionsperiode; mitteleuropäische Zeit

## 3.2 Klima

Die Abbildungen 3.4–3.7 zeigen den Verlauf der Tageswerte für Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit, Globalstrahlung und Windgeschwindigkeit während der Expositionsperioden.

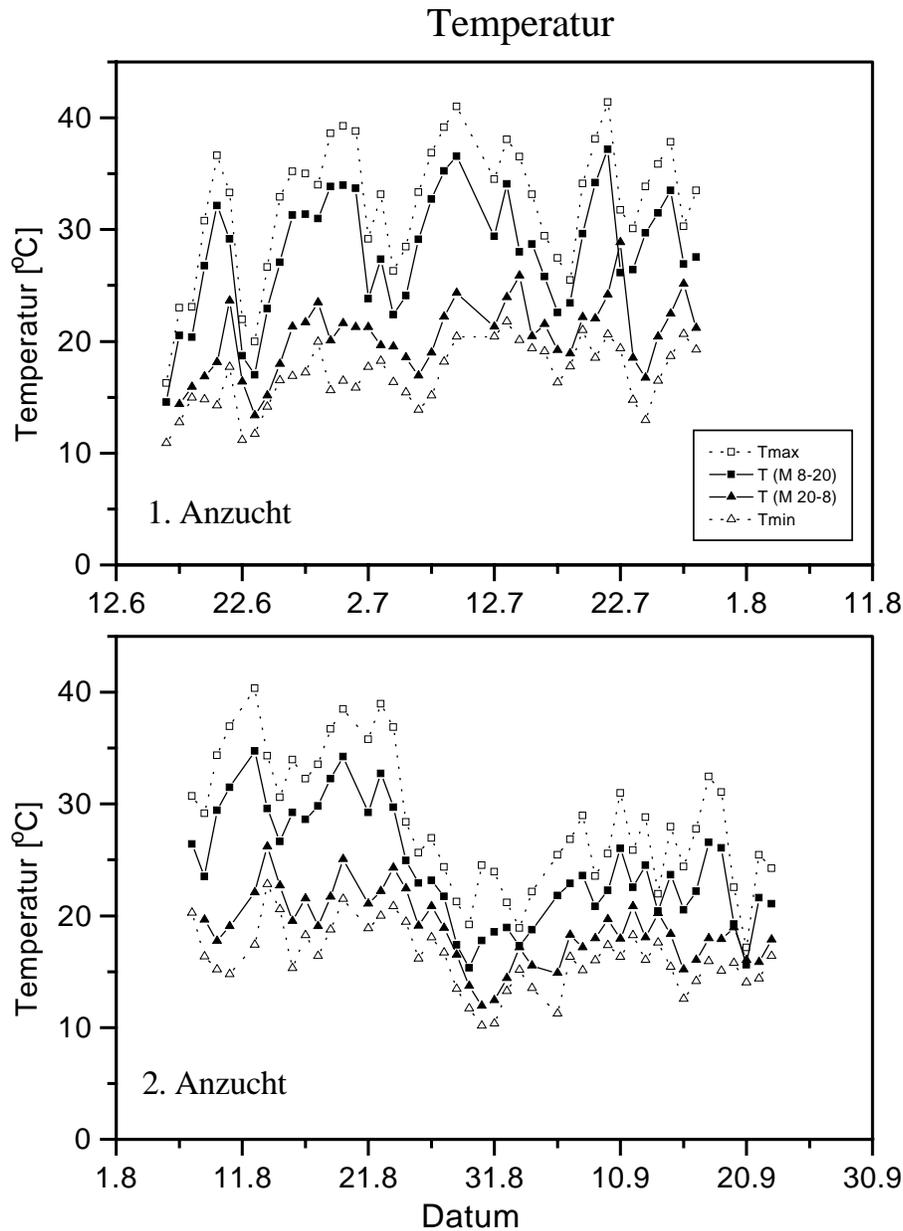


Abbildung 3.4: Tageswerte der Temperaturen während der 1. und 2. Expositionsperiode; Mittelwert der Tagestemperatur von 08:00 bis 20:00 Uhr (T(M 8-20)), Mittelwert der Nachttemperaturen von 20:00 bis 08:00 Uhr (T(M 20-8)), gemessene Höchsttemperatur (Tmax), geringste gemessene Temperatur (Tmin)

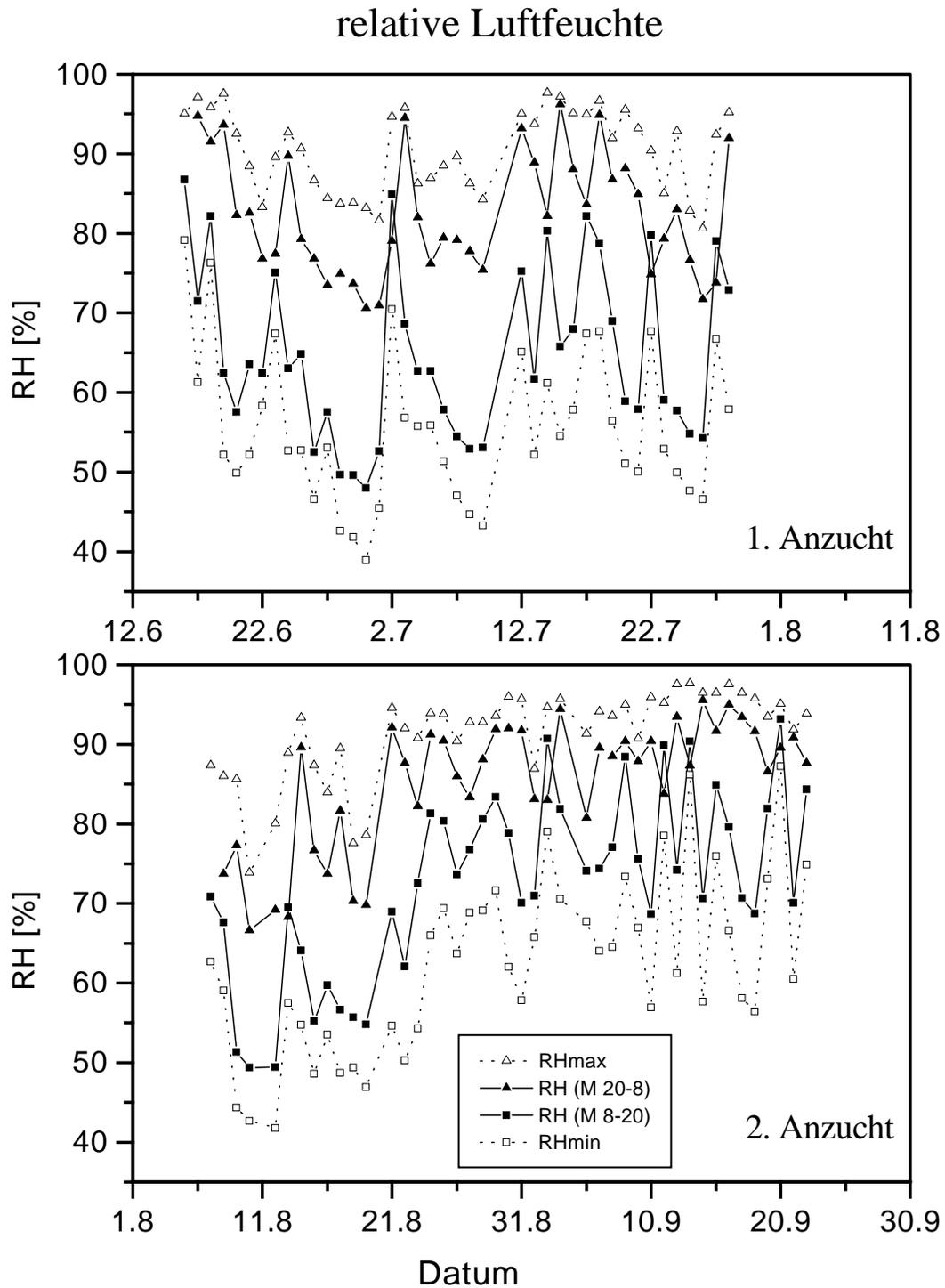


Abbildung 3.5: Tageswerte der Luftfeuchtigkeit während der 1. und 2. Expositionsperiode; Mittelwert der Luftfeuchte von 08:00 bis 20:00 Uhr (RH (M 8-20)), Mittelwert der Luftfeuchte von 20:00 bis 08:00 Uhr (RH(M 20-8)), höchste gemessene Luftfeuchtigkeit (RHmax), geringste gemessene Luftfeuchtigkeit (RHmin)

## Strahlung

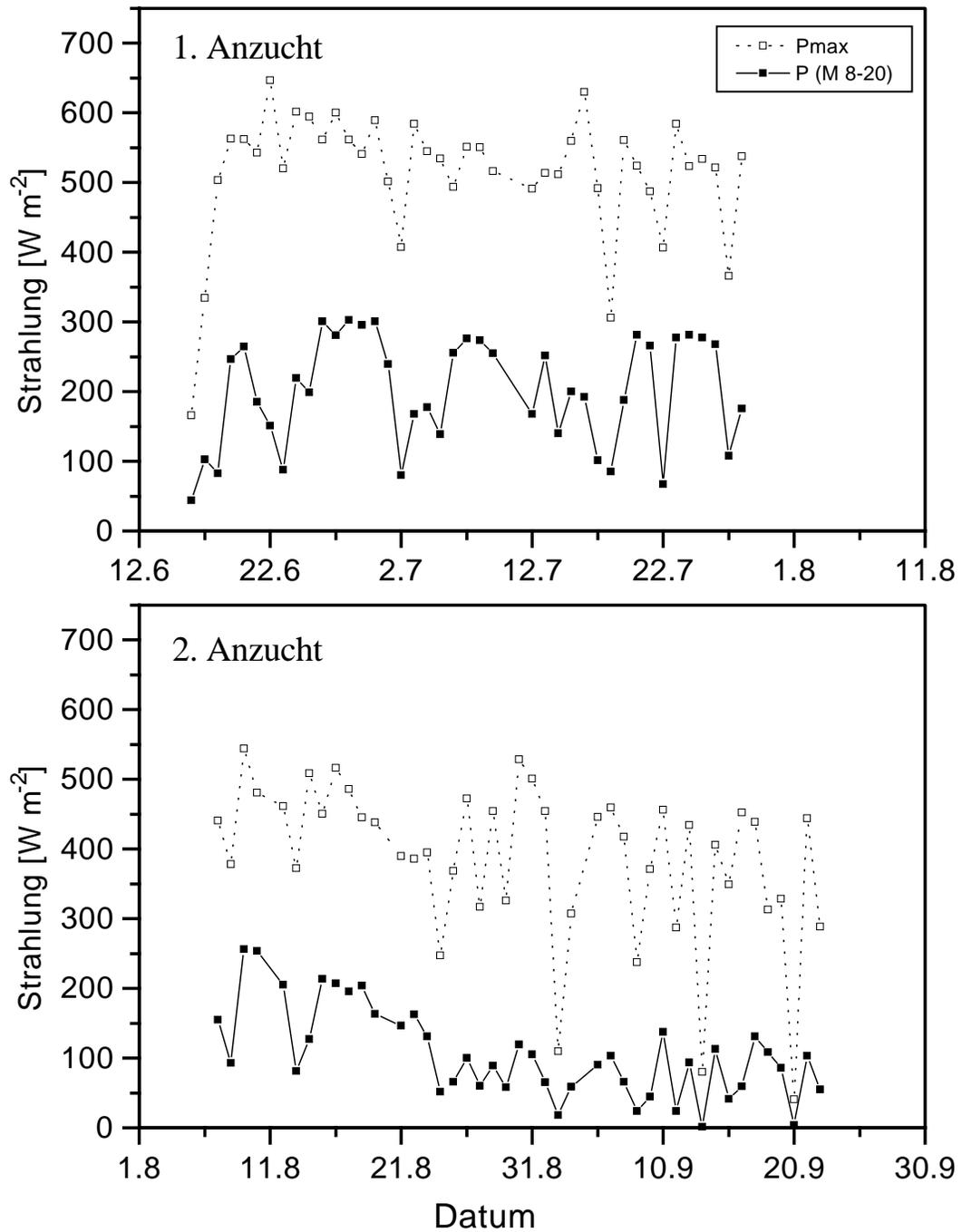


Abbildung 3.6: Globalstrahlung während der 1. und 2. Expositionsperiode; Mittelwert der Strahlung von 08:00 bis 20:00 Uhr (P(M 8-20)), höchste gemessene Strahlungsintensität (Pmax)

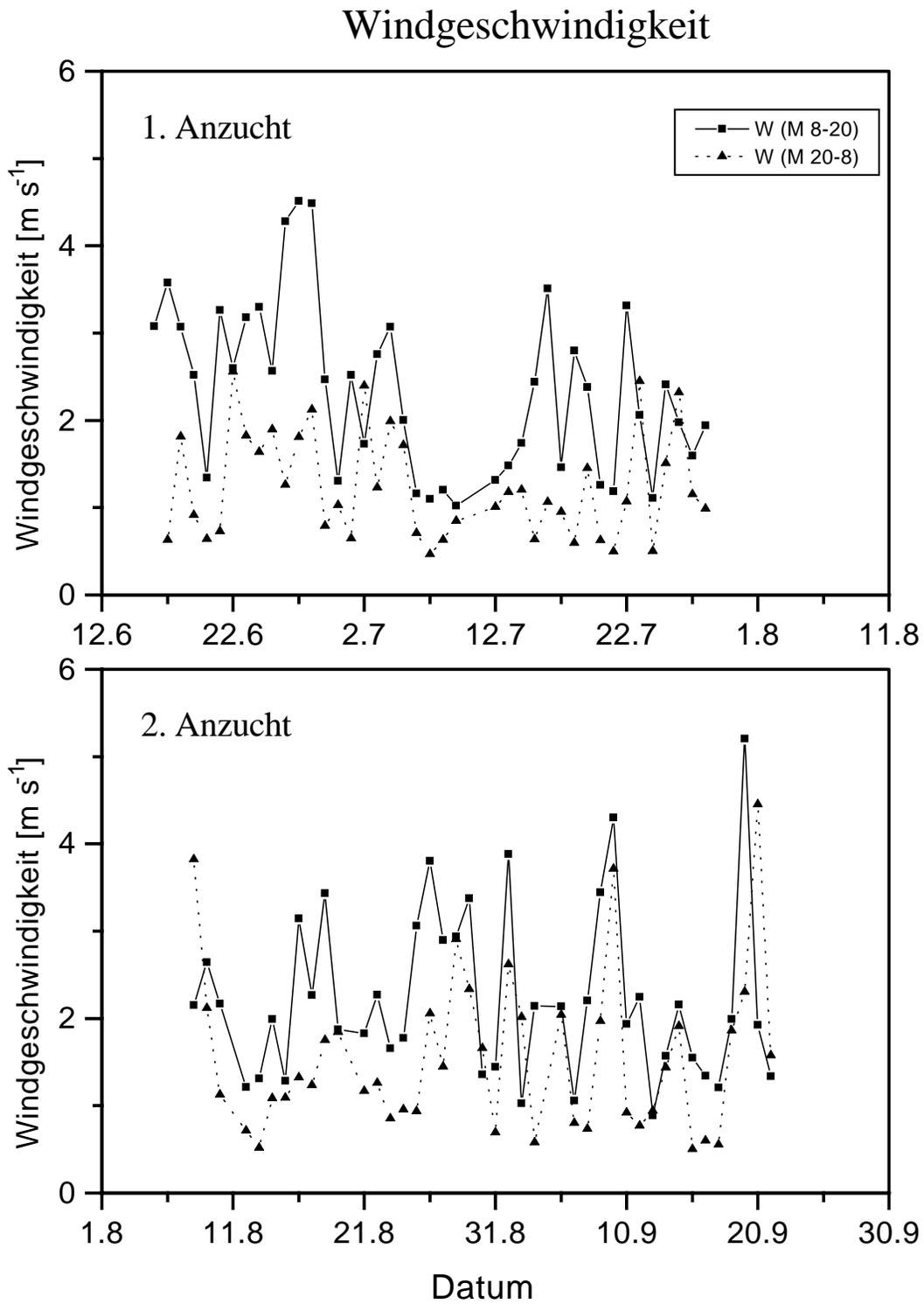


Abbildung 3.7: Windgeschwindigkeit während der 1. und 2. Expositionsperiode; Mittelwert der Windgeschwindigkeit von 08:00 bis 20:00 Uhr (W(M 8-20)), Mittelwert der Windgeschwindigkeit von 20:00 bis 08:00 Uhr (W(M 20-8))

### 3.3 Stickstoffgehalt des Bodens

Der Gehalt an organischem Stickstoff (Gesamtstickstoffgehalt nach Kjeldahl abzüglich des Ammoniumstickstoffes) lag sowohl in der Ausgangserde, als auch in der Erde nach Ernte der Pflanzen bei 6800 mg pro Topf (Abweichung 500 mg). Die Gehalte an Ammonium und Nitrat lagen in der Ausgangserde bei 125 bzw. 50 mg pro Topf (entsprechend 62,5 bzw. 25 kg N/ha, 8,5 bzw. 3,4 mg N/100 g TG Boden). Sie waren nach der Ernte der Pflanzen bei allen Varianten bis an die Nachweisgrenze reduziert.

### 3.4 Wasserhaushalt

#### 3.4.1 Ergebnisse der Bestimmung des Matrixpotentials

Die Ergebnisse der Wasserpotentialmessungen sind den Abbildungen 3.8–3.14 auf den folgenden Seiten zu entnehmen. Sie lassen sich wie folgt zusammenfassen:

1. Das Verhältnis von Wasserspannung zu Wassergehalt war nicht spezifisch für die einzelnen Varianten und Gefäße einer Anzucht.
2. Die Meßergebnisse für die Wasserspannung waren in hohem Maße abhängig vom Zeitpunkt der Messung.
3. Das Verhältnis von Matrixpotential zu Wassergehalt war zwischen der ersten und der zweiten Anzucht verschieden.

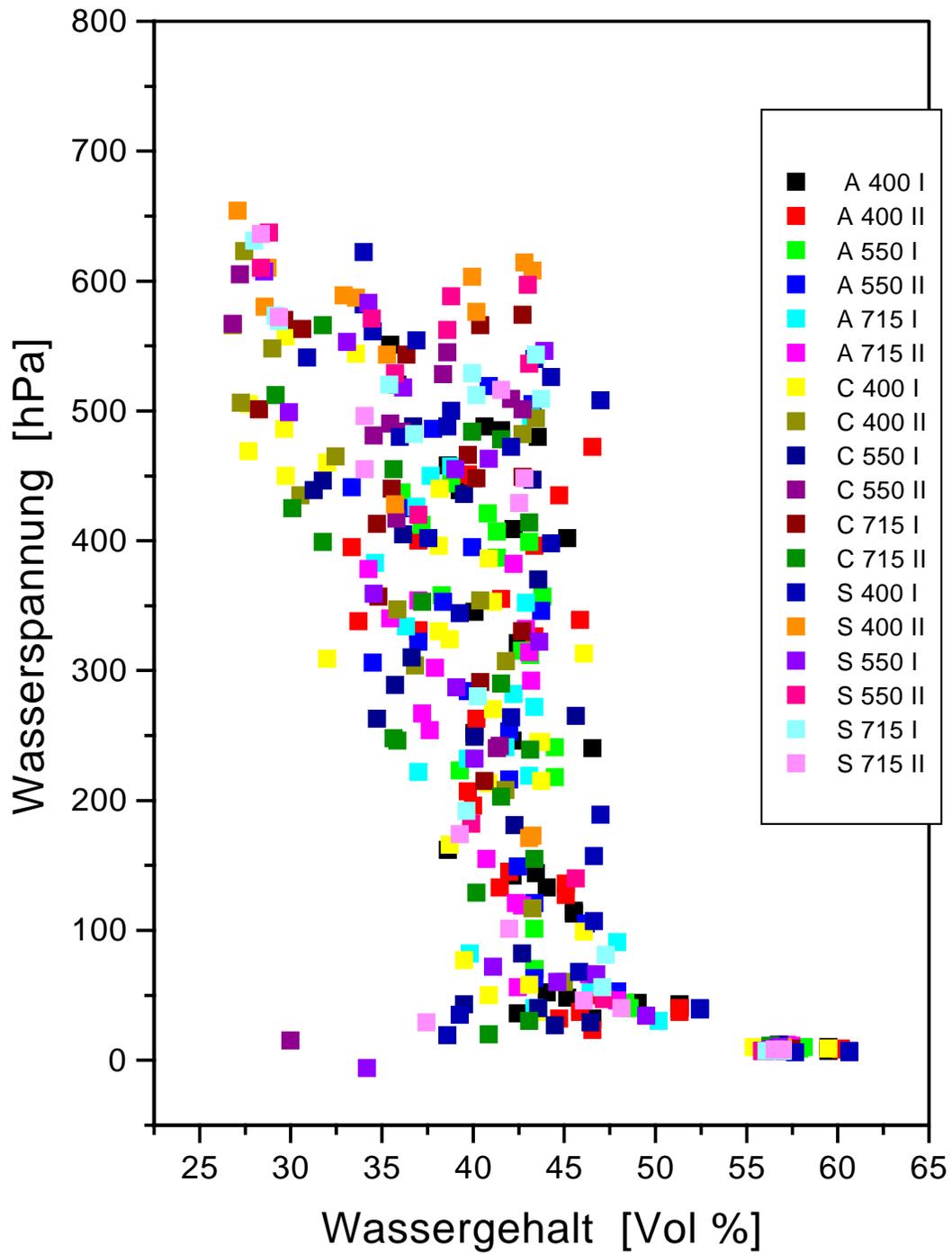


Abbildung 3.8: Wassergehalt und Wasserpotential der 1. Anzucht, gemessene Werte; die Varianten sind farblich voneinander getrennt

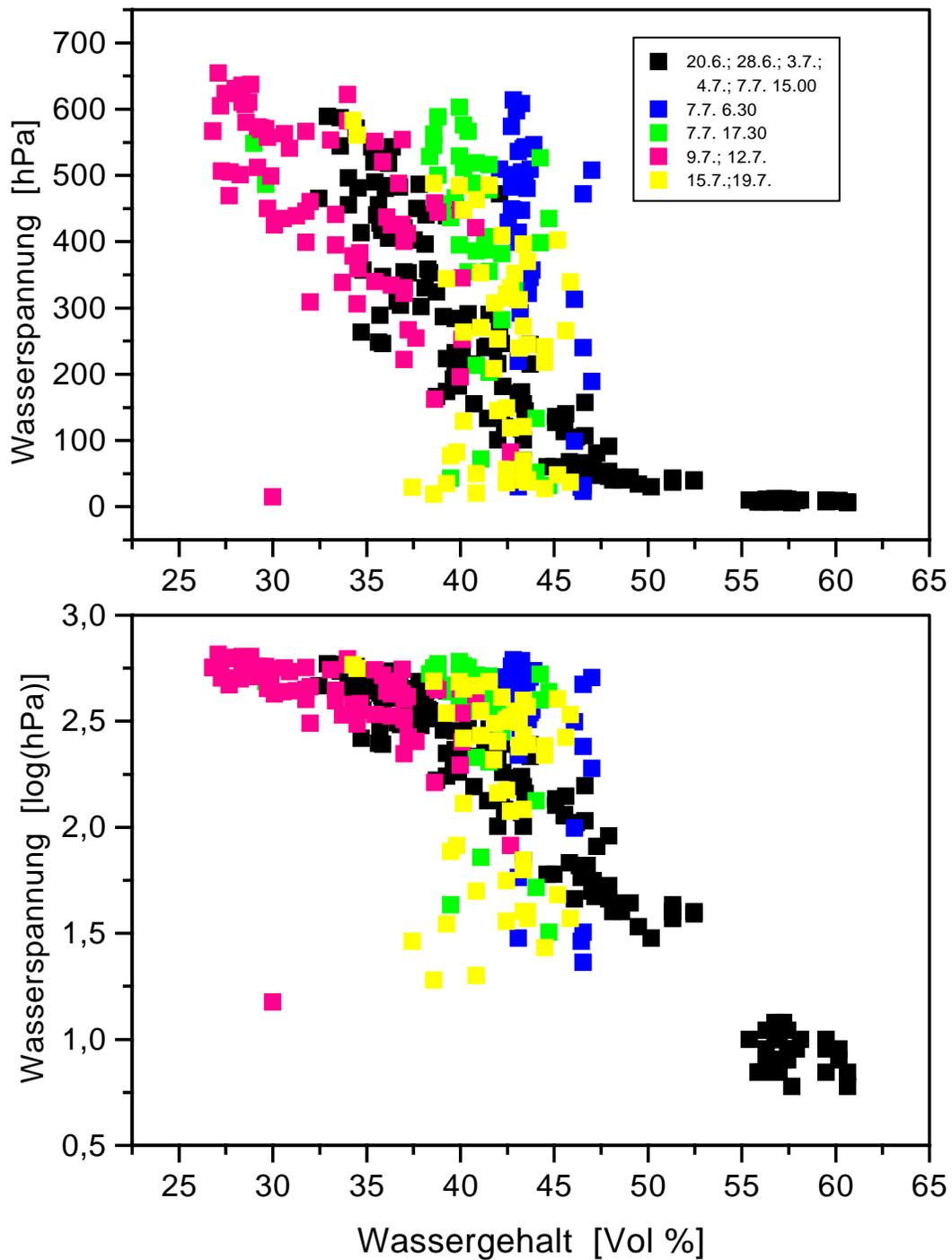


Abbildung 3.9: Wassergehalt und Wasserpotential der 1. Anzucht, gemessene Werte und logarithmische Darstellung des Wasserpotentials; die Meßperioden farblich getrennt.

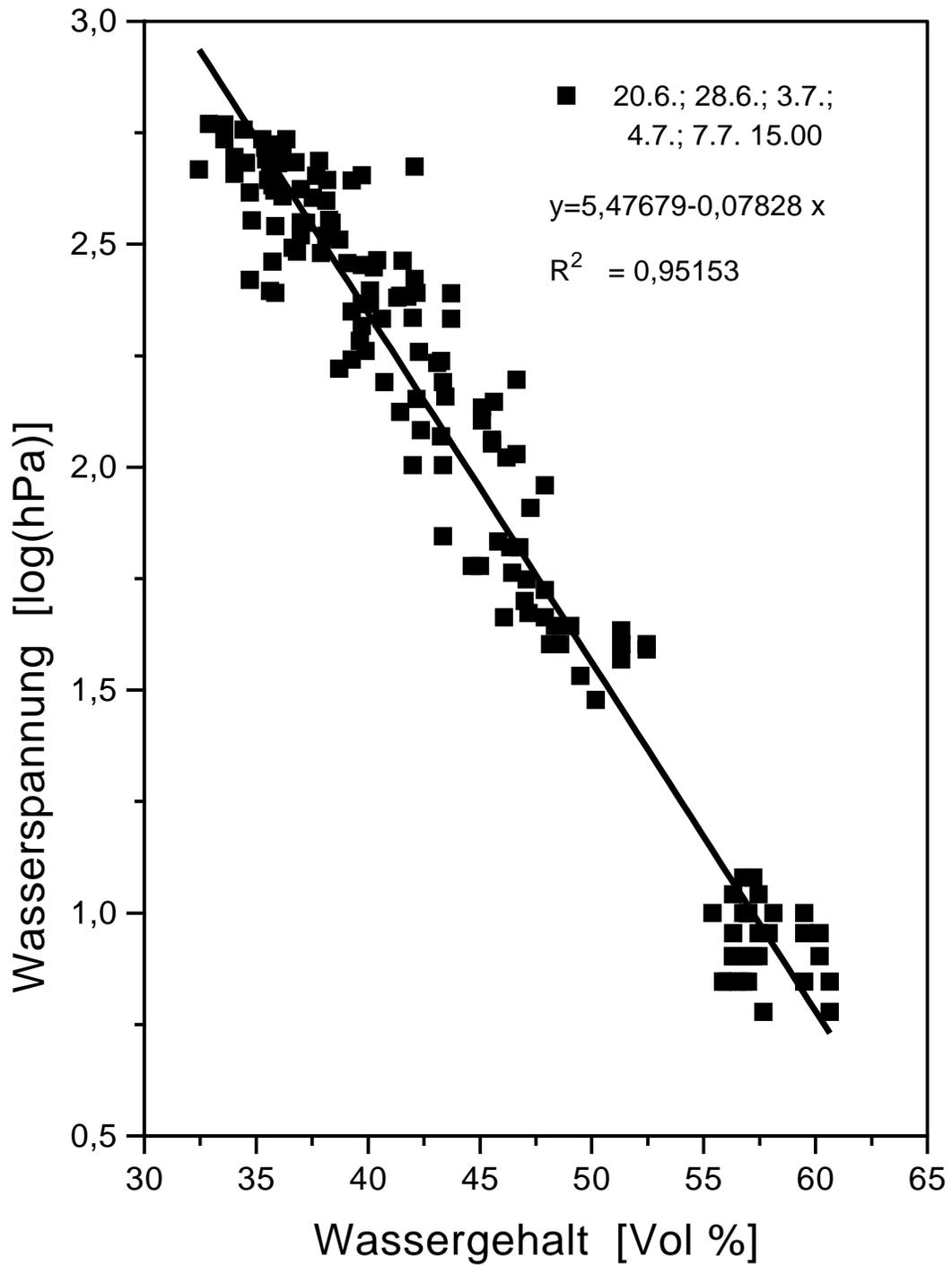


Abbildung 3.10: Lineare Regression für Wassergehalt und logarithmische Darstellung des Wasserpotentials für die Meßwerte vom 20.06. bis 07.07.1995

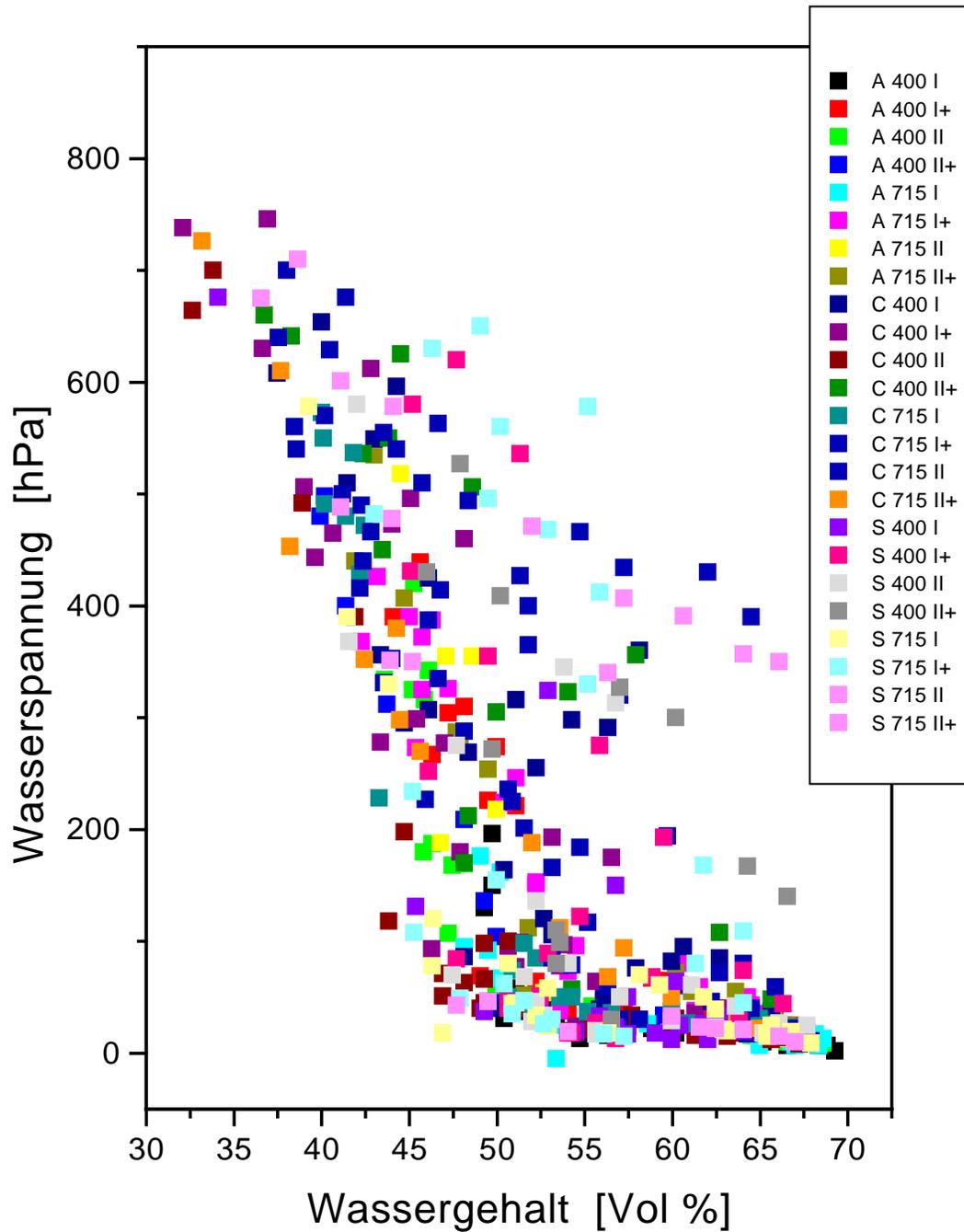


Abbildung 3.11: Wassergehalt und Wasserpotential der 2. Anzucht, gemessene Werte; die Varianten sind farblich voneinander getrennt

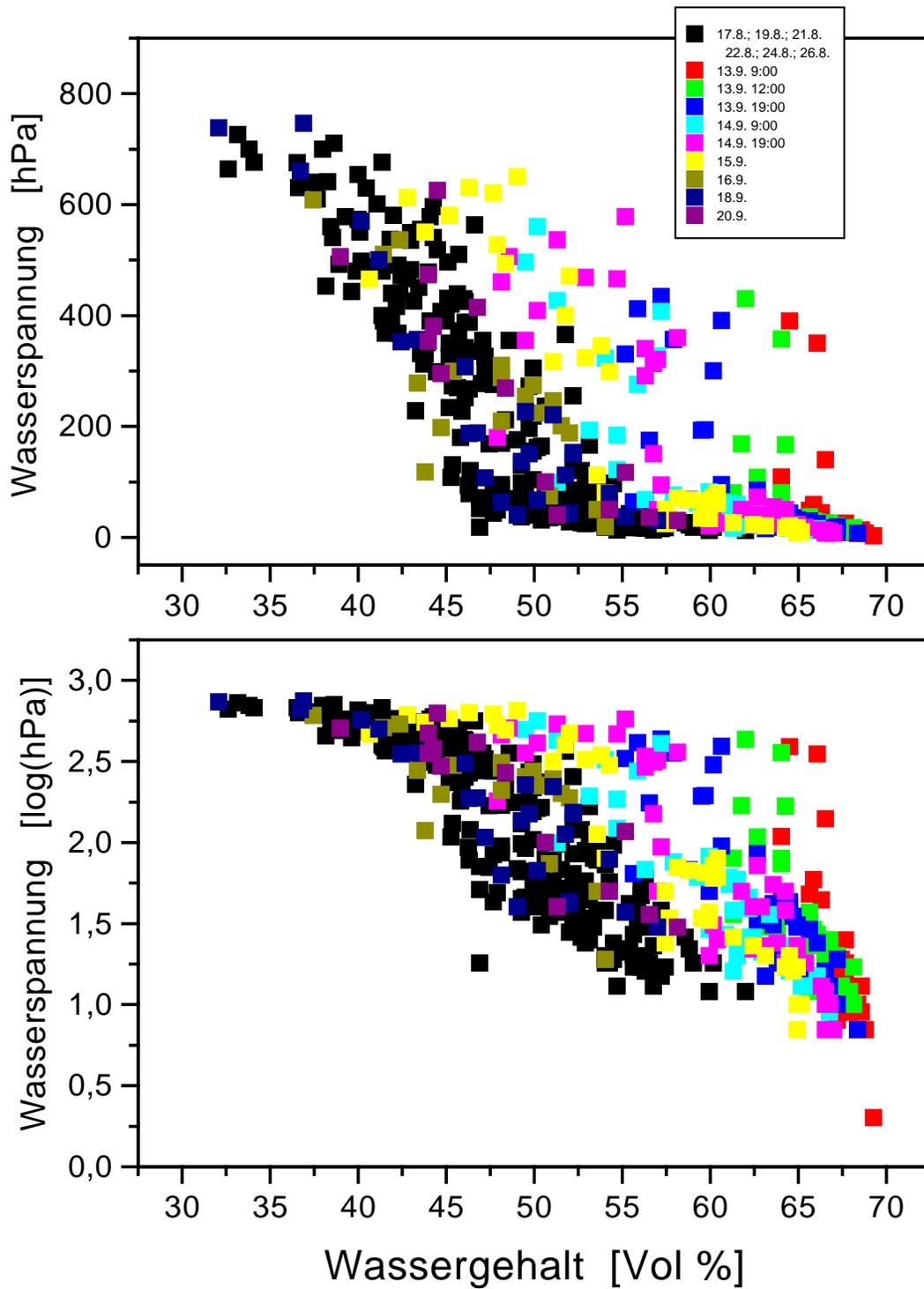


Abbildung 3.12: Wassergehalt und Wasserpotential der 2. Anzucht, gemessene Werte und logarithmische Darstellung des Wasserpotentials; die Meßperioden farblich getrennt.

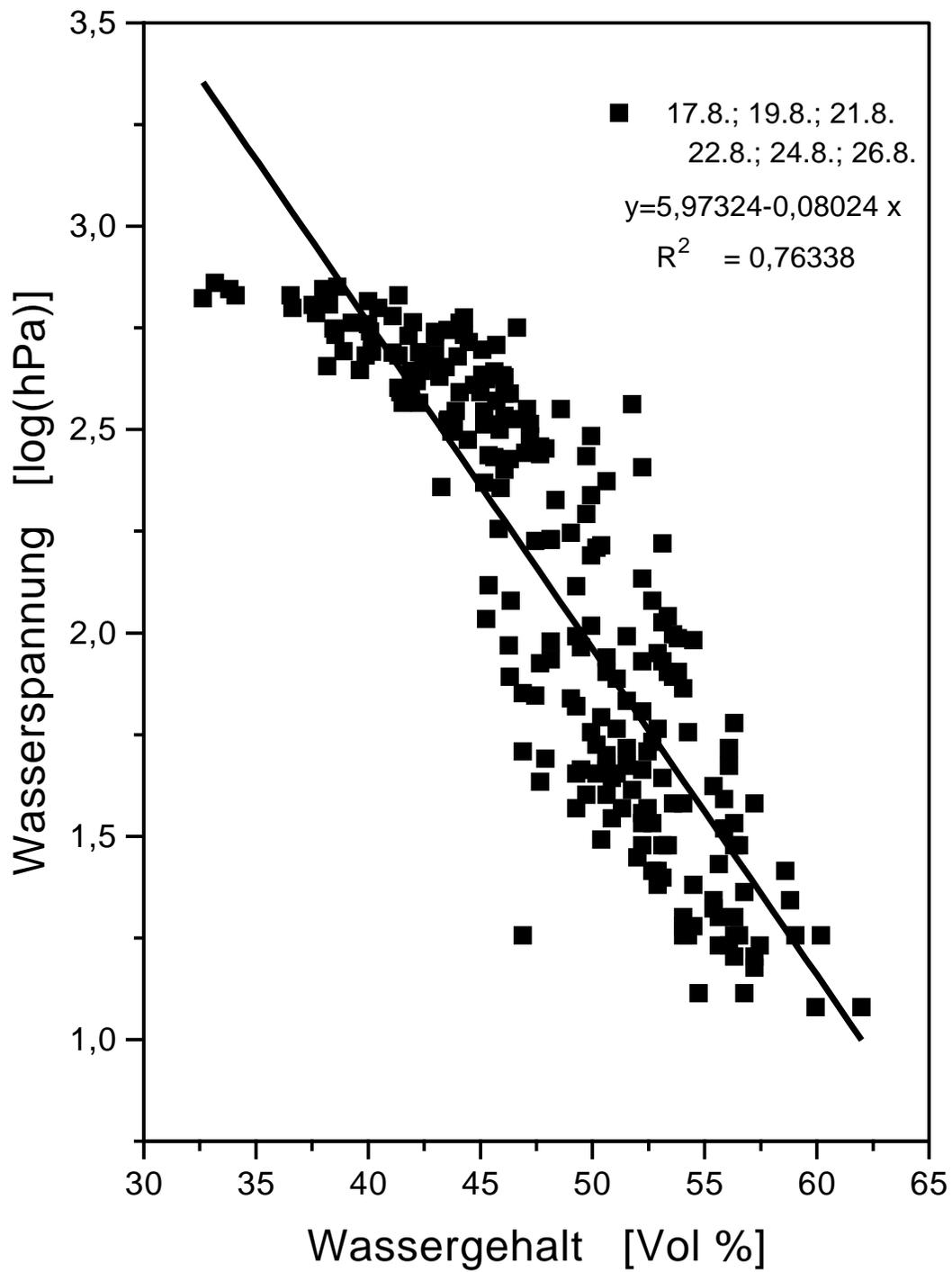


Abbildung 3.13: Lineare Regression für Wassergehalt und logarithmische Darstellung des Wasserpotentials für die Meßwerte vom 17.08. bis 26.08.1995

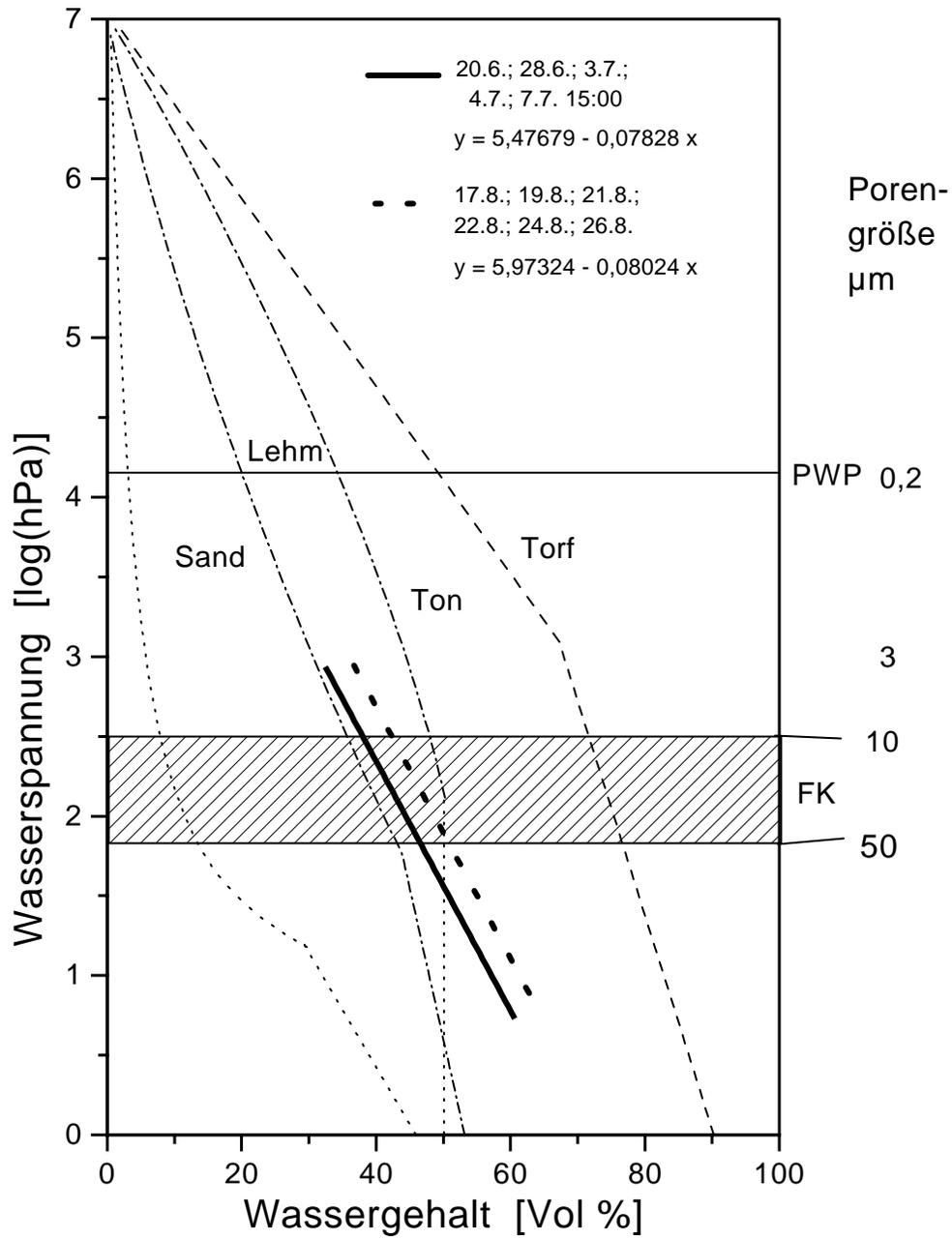


Abbildung 3.14: Wasserpotentialkurven wichtiger Böden; Vergleich mit den ermittelten Wasserpotentialkurven für Komposterde (verändert nach KUNTZE et al. 1994).

### 3.4.2 Bodenwasser und Wasserverbrauch der Pflanzen

Auf einer Abbildungsseite ist der Wasserhaushalt einer Art im Verlauf der Expositionsperiode in sechs Abbildungen charakterisiert. Die Abbildungen a und b stellen die Wasserversorgung, Abbildungen c bis f den Wasserverbrauch dar.

Zur Darstellung der einzelnen Parameter wurden Verlaufskurven gewählt, wobei auf der  $x$ -Achse das Datum ab Exposition bis zur Ernte aufgetragen ist. Die Behandlungsvarianten sind in unterschiedlichen Symbolen und Linienarten dargestellt. In jeder Abbildung ist der beschriebene Parameter verzeichnet.

Abb. a beschreibt den Verlauf der Bodenwassergehalte in Vol.-% vor und nach dem Gießen. Da die Wassergehalte nach dem Gießen für alle Behandlungsvarianten gleich waren, wurden die Behandlungsvarianten nicht getrennt aufgeführt.

Abb. b zeigt den Verlauf des Bodenwasserpotentials vor dem Gießen in hPa, wie er aus den Wassergehalten berechnet wurde.

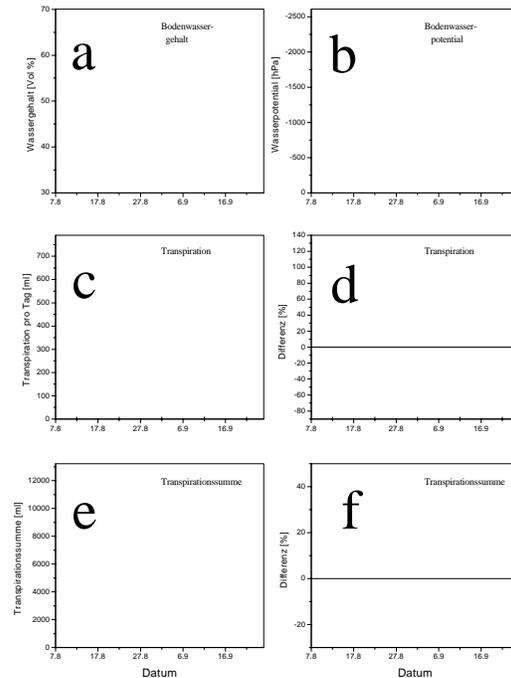
Abb. c stellt den Verlauf der täglichen Transpiration in ml dar.

Abb. d beschreibt die prozentuale Differenz der Transpiration der Varianten in höherer  $\text{CO}_2$ -Konzentration gegenüber der Transpiration der Varianten bei Umgebungs- $\text{CO}_2$ -Konzentration. Die Null-Linie entspricht der Variante bei Umgebungs- $\text{CO}_2$ -Konzentration. Symbole oberhalb der Null-Linie weisen auf eine höhere, Symbole unterhalb der Null-Linie auf eine niedrigere Transpiration der Varianten in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen hin.

Bei dieser relativen Darstellung der Ergebnisse ist zu beachten, daß bei kleinen absoluten Werten schon kleine Unterschiede große prozentuale Unterschiede bewirken können.

Abb. e stellt die über die Expositionsperiode aufsummierte Transpiration in ml dar, die als Transpirationssumme bezeichnet wird.

Abb. f beschreibt die prozentuale Differenz der Transpirationssumme analog zu Abb. d.



## Wasserhaushalt *Chenopodium album* 1. Anzucht

Abbildung a zeigt, daß die Bodenwassergehalte nach dem Gießen (n) im Verlauf der Expositionsperiode von 60 Vol% auf 44 Vol% abgesenkt wurden. Auch bei 44 Vol% Wassergehalt (Wasserpotential -107 hPa) enthielt der Boden nach dem Gießen eine Wassermenge im Bereich der Feldkapazität, die einem Wasserpotential zwischen 60 und 300 hPa entspricht (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1992). In der Zeit zwischen zwei Bewässerungen entzogen die Pflanzen dem Boden so viel Wasser, daß die Wassergehalte unter 30 Vol% abgesenkt wurden. Es sind dabei deutlich witterungsbedingte Schwankungen zu erkennen. Die niedrigsten Bodenwassergehalte entsprachen Bodenwasserpotentialen um -4000 hPa (Abb. b). Die Pflanzen zeigten an keinem Tag Anzeichen von Trockenstreß. Die Wassergehalte lagen für die drei Varianten im Vergleich zur täglichen Änderung an allen Tagen eng beieinander. Die Wasserpotentiale (Abb. b) zeigen allerdings gerade in den trockenen Bereichen deutliche Unterschiede zwischen den Varianten. Dies erklärt sich durch den exponentiellen Zusammenhang von Bodenwassergehalt und Bodenwasserspannung. Die 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante erzeugte mit einer Ausnahme (08.07.95) die niedrigsten Wasserpotentiale im Boden.

In Abb. c fällt auf, daß sich die hohe Transpiration am 10.07.95 nicht im Bodenwassergehalt widerspiegelt. Da dieser Tag sehr heiß war, wurde im Verlauf des Tages zweimal gegossen, so daß der Bodenwassergehalt trotz starker Transpiration ein hohes Niveau behielt.

Abbildung d zeigt, daß die Transpiration der Pflanzen unter erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration zu Beginn der Expositionsperiode über dem der Pflanzen in Umgebungsluft lag, um dann im Verlauf der Expositionsperiode unter deren Niveau abzusinken. Durch diesen Verlauf der Transpiration lag die Transpirationssumme der Pflanzen unter erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration bis zum 20. Tag (715  $\mu\text{l l}^{-1}$ ) bzw. bis zum 25. Tag (550  $\mu\text{l l}^{-1}$ ) nach Exposition über der der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante (Abb. e und f). Am Ende der Expositionsperiode war die Transpirationssumme der Pflanzen unter erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration signifikant geringer als die der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante (550  $\mu\text{l l}^{-1}$  -8%; 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  -12%).

# Chenopodium album (1. Anzucht)

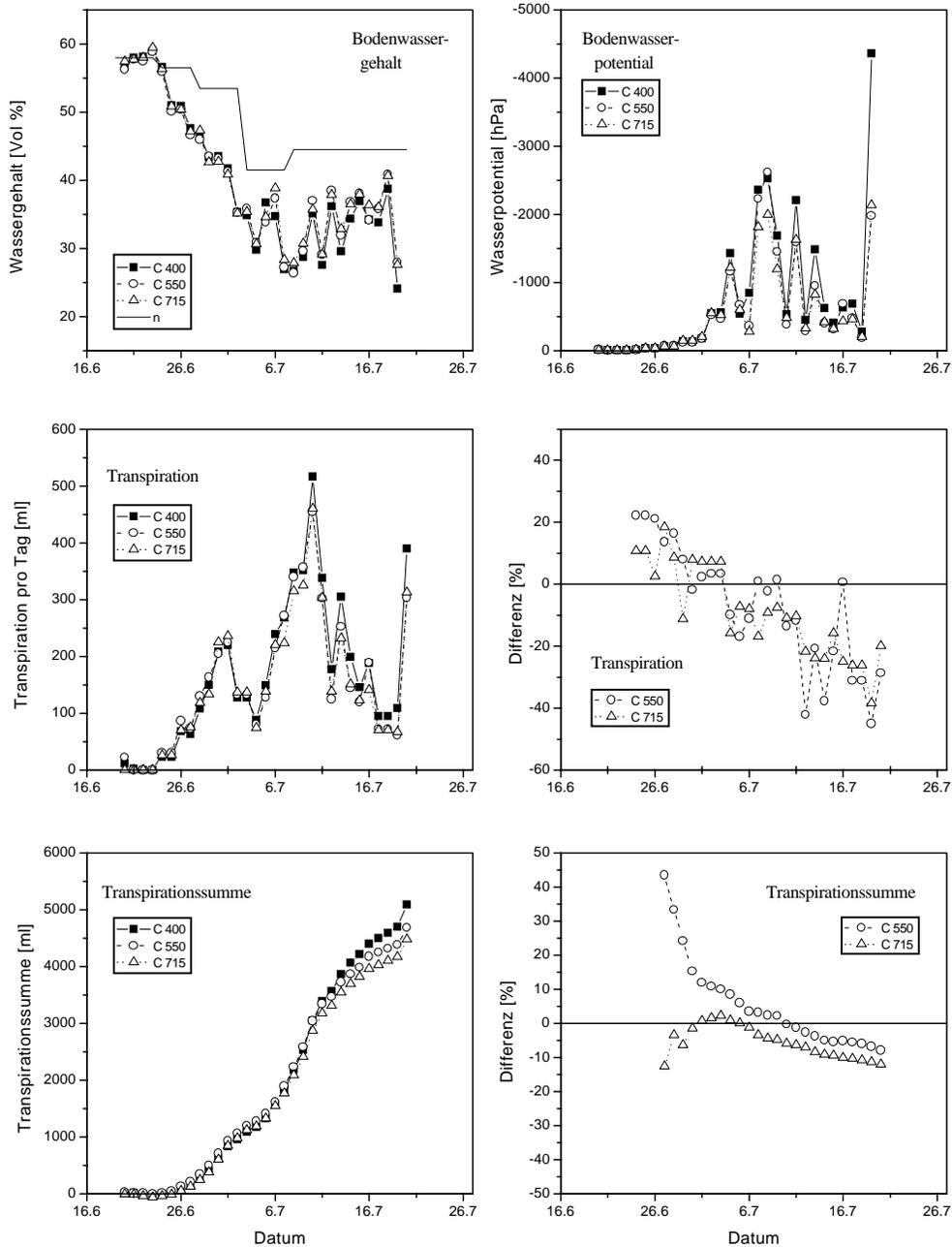


Abbildung 3.15: Wasserhaushalt *Chenopodium album* 1. Anzucht; Abb.a (o.l.): Bodenwassergehalt vor Gießen, n: Bodenwassergehalt nach Gießen; Abb.b (o.r.): Bodenwasserpotential; Abb.c (m.l.): tägliche Transpiration pro Gefäß; Abb. d (m.r.): relative Differenz der täglichen Transpiration der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration Abb.e (u.l.): Transpirationssumme pro Gefäß; Abb. f (u.r.) relative Differenz der Transpirationssumme der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration

## Wasserhaushalt *Senecio vulgaris* 1. Anzucht

Bodenwassergehalt und Bodenwasserspannung zeigen bei *Senecio* einen ähnlichen Verlauf wie bei *Chenopodium*, mit dem Unterschied, daß die Pflanzen in der Kammer mit  $550 \mu\text{l l}^{-1}$   $\text{CO}_2$  im gesamten Verlauf der Expositionsperiode täglich am meisten Wasser verdunsteten. Somit unterlagen sie den niedrigsten Bodenwassergehalten und den negativsten Bodenwasserpotentialen. Die Unterschiede zwischen den Varianten waren dabei im Vergleich zur täglichen Änderung gering. Die *Senecio*-Pflanzen zeigten am 8. und 9. 7. in allen Varianten deutliche Anzeichen von Wasserstreß (Turgorverlust der Blätter). Sie erholten sich bei Sonnenuntergang innerhalb einer halben Stunde, was darauf hindeutet, daß die Nachleitfähigkeit des Bodens für die Wasserversorgung limitierend war. Der niedrige Wassergehalt am 19. 7. und das für den 8. und 9. 7. ermittelte Wasserpotential in der Größenordnung von  $-2000 \text{ hPa}$  zeigen außerdem, daß die Pflanzen in bezug auf die absolute Verfügbarkeit nicht an ihre Grenzen gestoßen waren.

Die Transpiration von *Senecio* (Abb. c) lag in der gleichen Größenordnung wie die Transpiration von *Chenopodium*. Auch hier ist der Effekt des zweimaligen Gießens am 10.07.95 deutlich erkennbar. Die relativen Differenzen der Transpiration (Abb. d) waren, abgesehen vom Beginn der Expositionsperiode, kleiner als 20%. Die  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante zeigte höhere Transpiration als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante, wobei die Differenzen gegen Ende der Expositionsperiode kleiner wurden. Die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante zeigte in den ersten Tagen nach der Exposition ebenfalls eine höhere Transpiration als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Im Verlauf der Expositionsperiode lag die Transpiration unter der der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die Transpirationssummen (Abb. e und f) lagen zu Beginn der Exposition — wie auch bei *Chenopodium* — über denen der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Am Ende der Expositionsperiode hatten die Pflanzen der  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante 8% mehr und die Pflanzen der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante 7% weniger Wasser verbraucht als die Pflanzen der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

## Senecio vulgaris (1.Anzucht)

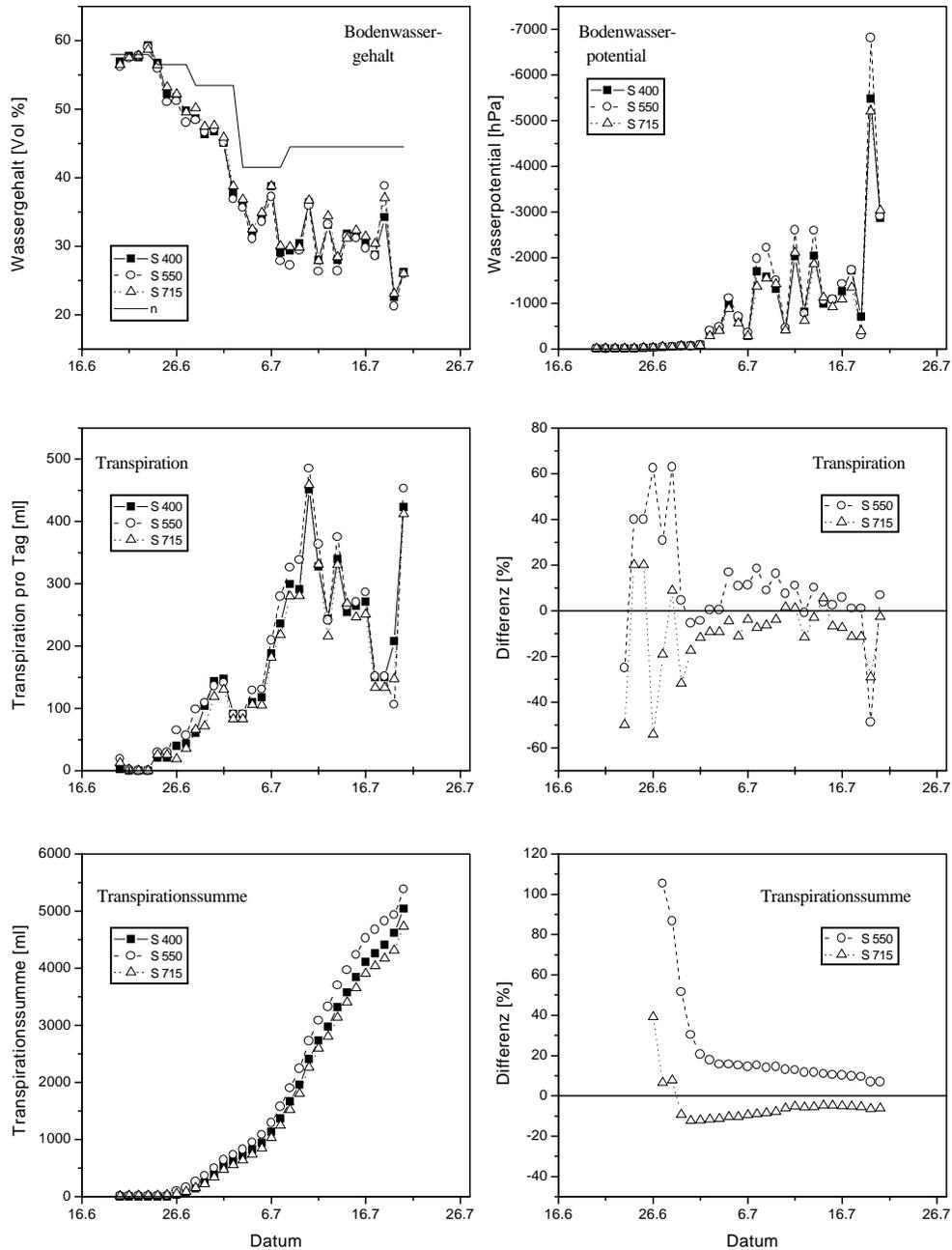


Abbildung 3.16: Wasserhaushalt *Senecio vulgaris* 1. Anzucht; Abb.a (o.l.): Bodenwassergehalt vor Gießen, n: Bodenwassergehalt nach Gießen; Abb.b (o.r.): Bodenwasserpotential; Abb.c (m.l.): tägliche Transpiration pro Gefäß; Abb. d (m.r.): relative Differenz der täglichen Transpiration der Varianten in erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration; Abb.e (u.l.): Transpirationssumme pro Gefäß; Abb. f (u.r.) relative Differenz der Transpirationssumme der Varianten in erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration

## Wasserhaushalt *Amaranthus retroflexus* 1. Anzucht

Der Verlauf des Bodenwassergehaltes und des Bodenwasserpentials ist bei *Amaranthus* im Vergleich zu *Chenopodium* und *Senecio* durch die deutlich geringeren Schwankungen, die weniger stark abgesenkten Bodenwassergehalte ( $> 30$  Vol%) (Abb. a) und die weniger negativen Bodenwasserpentiale ( $> -1500$  hPa) (Abb. b) gekennzeichnet. Dies ist die Folge einer im Vergleich deutlich geringeren Transpiration aller *Amaranthus* Varianten. Während *Chenopodium* und *Senecio* Transpirationsmengen über 500 ml pro Topf und Tag erreichten, betrug die höchste Transpirationsmenge der *Amaranthus* Pflanzen 270 ml pro Topf und Tag (Abb. c). Aufgrund der geringen Transpiration liegen sowohl die Wassergehalte als auch die Wasserspannung für alle *Amaranthus* Varianten dicht beieinander.

Die Transpiration der  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante lag bis zum 25. Tag nach Exposition um bis zu 50% über der Transpiration der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante, um danach bis auf zwei Ausnahmen unter diese zu sinken. Die Transpiration der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante lag durchgehend, z. T. um 40%, unter der der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante (Abb. d).

Die Transpirationssummen der *Amaranthus* Varianten lagen am Ende der Expositionsperiode zwischen 2000 und 3000 ml pro Topf (Abb. e) und damit deutlich unter den Transpirationssummen von *Chenopodium* und *Senecio*, die Werte um 5000 ml pro Topf erreichten. Die relative Differenz der Transpirationssumme fällt bei der  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante von über +80% auf +12% Mehrverbrauch, während sie bei der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante kontinuierlich bei 15% geringerem Verbrauch lag.

# Amaranthus retroflexus (1. Anzucht)

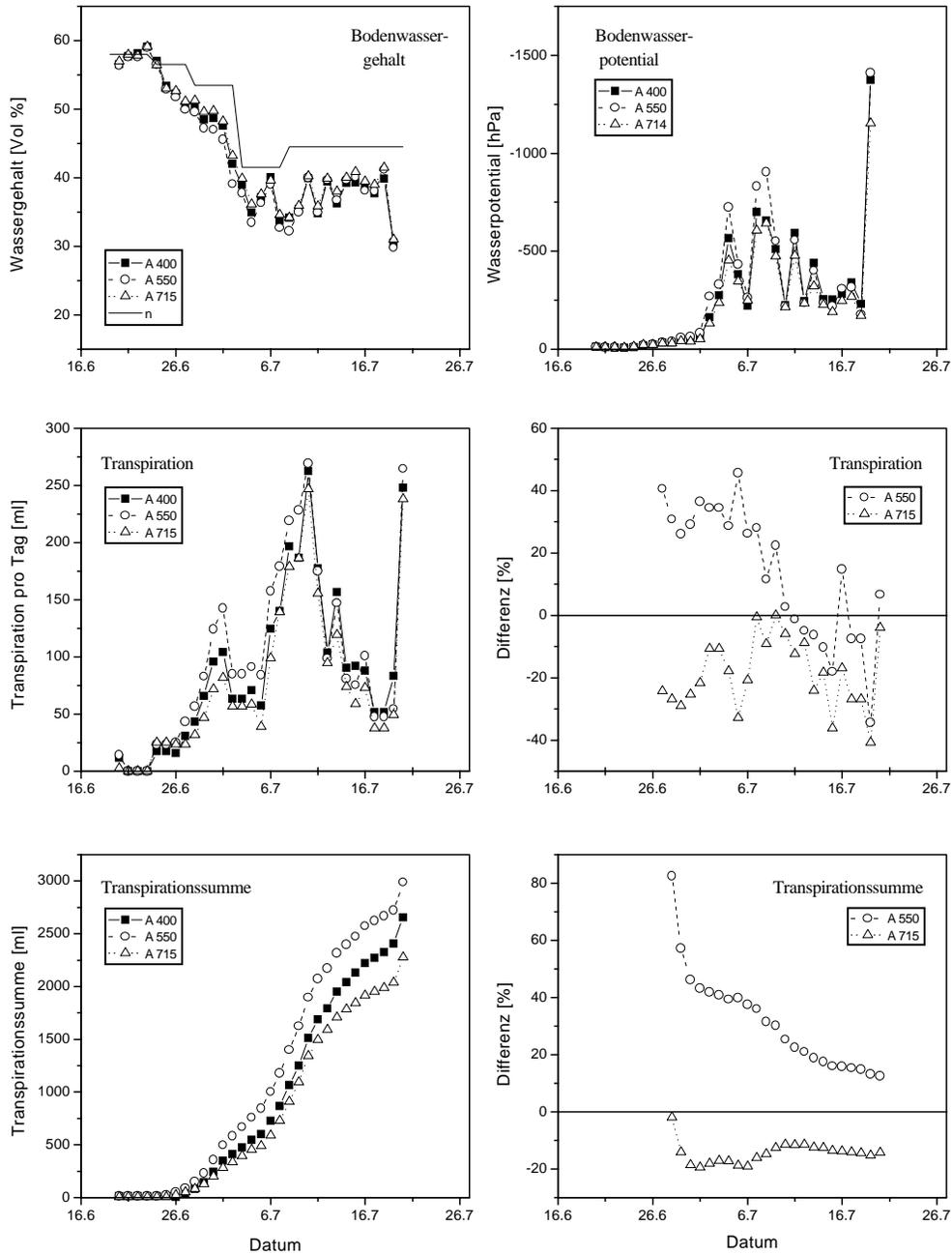


Abbildung 3.17: Wasserhaushalt *Amaranthus retroflexus* 1. Anzucht; Abb.a (o.l.): Bodenwassergehalt vor Gießen, n: Bodenwassergehalt nach Gießen; Abb.b (o.r.): Bodenwasserpotential; Abb.c (m.l.): tägliche Transpiration pro Gefäß; Abb. d (m.r.): relative Differenz der täglichen Transpiration der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration Abb.e (u.l.): Transpirationssumme pro Gefäß; Abb. f (u.r.) relative Differenz der Transpirationssumme der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration

## Wasserhaushalt *Chenopodium album* 2. Anzucht

Abbildung a zeigt, daß der Wassergehalt des Bodens nach dem Gießen im Verlauf der zweiten Expositionsperiode von 55 Vol% auf 70 Vol% gesteigert wurde. Diese Werte liegen um bis zu 35 Vol% über den Wassergehalten nach Gießen der ersten Anzucht. Im Verlauf der Zeit zwischen zwei Bewässerungen wurden die Wassergehalte durch Evapotranspiration bis maximal 35 Vol% abgesenkt. Um den 27. 8. und gegen Ende der Expositionsperiode wurden die geringsten Wassergehalte erreicht. Dies ist durch Pflanzenwachstum, Klima und nicht tägliches Gießen am Ende der Expositionsperiode zu erklären.

In Abbildung b ist zu erkennen, daß das Wasserpotential nicht deutlich negativere Werte als -1500 hPa erreichte.

In Abbildung c, tägliche Transpiration, ist zu erkennen, daß zu Beginn der Expositionsperiode bis zum 15. Tag nach Exposition die Transpiration der  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten über der der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten lag, wobei kein ausgesprochener Düngeeffekt zu erkennen ist. Gegen Ende der Expositionsperiode lag die Transpiration der gedüngten Pflanzen deutlich über der der ungedüngten Variante. Bis zum 27. 8. war ein Anstieg der Transpiration zu verzeichnen, der sich danach nicht weiter fortsetzte. Der Maximalwert der täglichen Transpiration der gedüngten Variante betragen 650 ml, während die ungedüngte Variante nur 400 ml erreichte.

Die relativen Differenzen der Transpiration (Abb. d) verhielten sich bei der gedüngten und der ungedüngten Variante ähnlich. Zu Beginn der Expositionsperiode stieg die Transpiration der  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten über die der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten, um ab dem 20. Tag nach Expositionsbeginn darunter zu liegen. Die Transpirationssumme (Abb. e und f)) beider  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten lag bis zum 25. bzw 30. Tag nach Exposition über der der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten, um danach unter diese zu sinken. Am Ende der Expositionsperiode lag die Transpirationssumme der ungedüngten Varianten deutlich unter der der gedüngten Varianten, wobei in beiden Fällen die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten weniger verdunstet hatten als die  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten. Der Effekt der  $\text{CO}_2$  Konzentration auf die Transpirationssumme war am Ende der Expositionsperiode signifikant auf dem 5% Niveau.

## Chenopodium album (2.Anzucht)

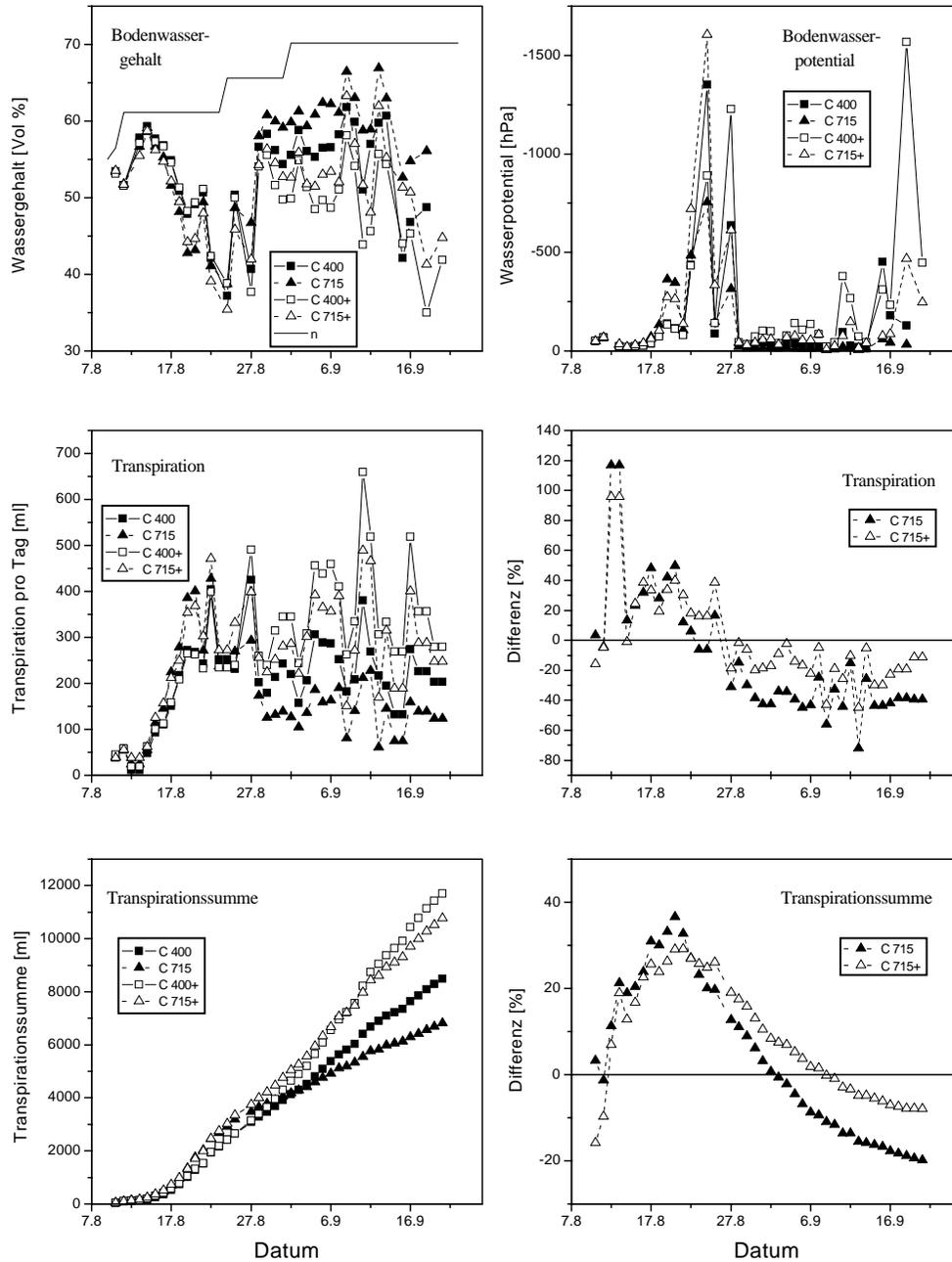


Abbildung 3.18: Wasserhaushalt *Chenopodium album* 2.. Anzucht; Abb.a (o.l.): Bodenwassergehalt vor Gießen, n: Bodenwassergehalt nach Gießen; Abb.b (o.r.): Bodenwasserpotential; Abb.c (m.l.): tägliche Transpiration pro Gefäß; Abb. d (m.r.): relative Differenz der täglichen Transpiration der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration Abb.e (u.l.): Transpirationssumme pro Gefäß; Abb. f (u.r.) relative Differenz der Transpirationssumme der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration

## Wasserhaushalt *Senecio vulgaris* 2. Anzucht

Abbildung a und b zeigen für die *Senecio* Pflanzen der 2. Anzucht wie für die *Chenopodium* Pflanzen dieselben hohen Wassergehalte nach dem Gießen, Absenkung der Wassergehalte vor dem Gießen auf Werte über 40 Vol% und dementsprechend wenig negative Wasserpotentiale (bis -800 hPa), d.h. geringe Schwankungsbreiten des Wasserpotentials.

Die Darstellung der Transpiration in Abbildung c zeigt neben den witterungsbedingten Schwankungen der Transpiration einen deutlichen Unterschied der Transpiration der gedüngten Varianten (max. 550 ml pro Tag) und der ungedüngten Varianten (max. 370 ml pro Tag) ab dem 25. Tag nach Exposition. Die Transpiration der gedüngten Variante steigt über die gesamte Expositionsperiode, während die ungedüngte Variante am 21. 8. ihr Maximum erreicht und danach auf diesem Niveau bleibt. Die relative Differenz der Transpiration (Abb. d) zeigt wieder für die gedüngten und ungedüngten Pflanzen einen ähnlichen Verlauf. Die Transpiration der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten lag zu Beginn der Expositionsperiode über der Transpiration der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante, näherte sich mit der Zeit dem 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Niveau an, und ab dem 30. Tag nach Exposition lag die Transpiration der ungedüngten 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante unter der ungedüngten 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante, während die Transpiration der gedüngten Varianten auf einem Niveau lagen. Die Transpirationssumme (Abb. e und f) der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten lag während der gesamten Expositionsperiode über der der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante, wobei sich die zu Beginn der Exposition gebildete Differenz gegen Ende der Expositionsperiode verkleinert. Die Transpirationssumme der ungedüngten Varianten lag gegen Ende der Expositionsperiode bei 6000 ml, die der gedüngten bei 8000 ml. Die 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten hatten jeweils 10% mehr verdunstet als die 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Der Effekt der  $\text{CO}_2$  Konzentration war nicht signifikant.

## Senecio vulgaris (2.Anzucht)

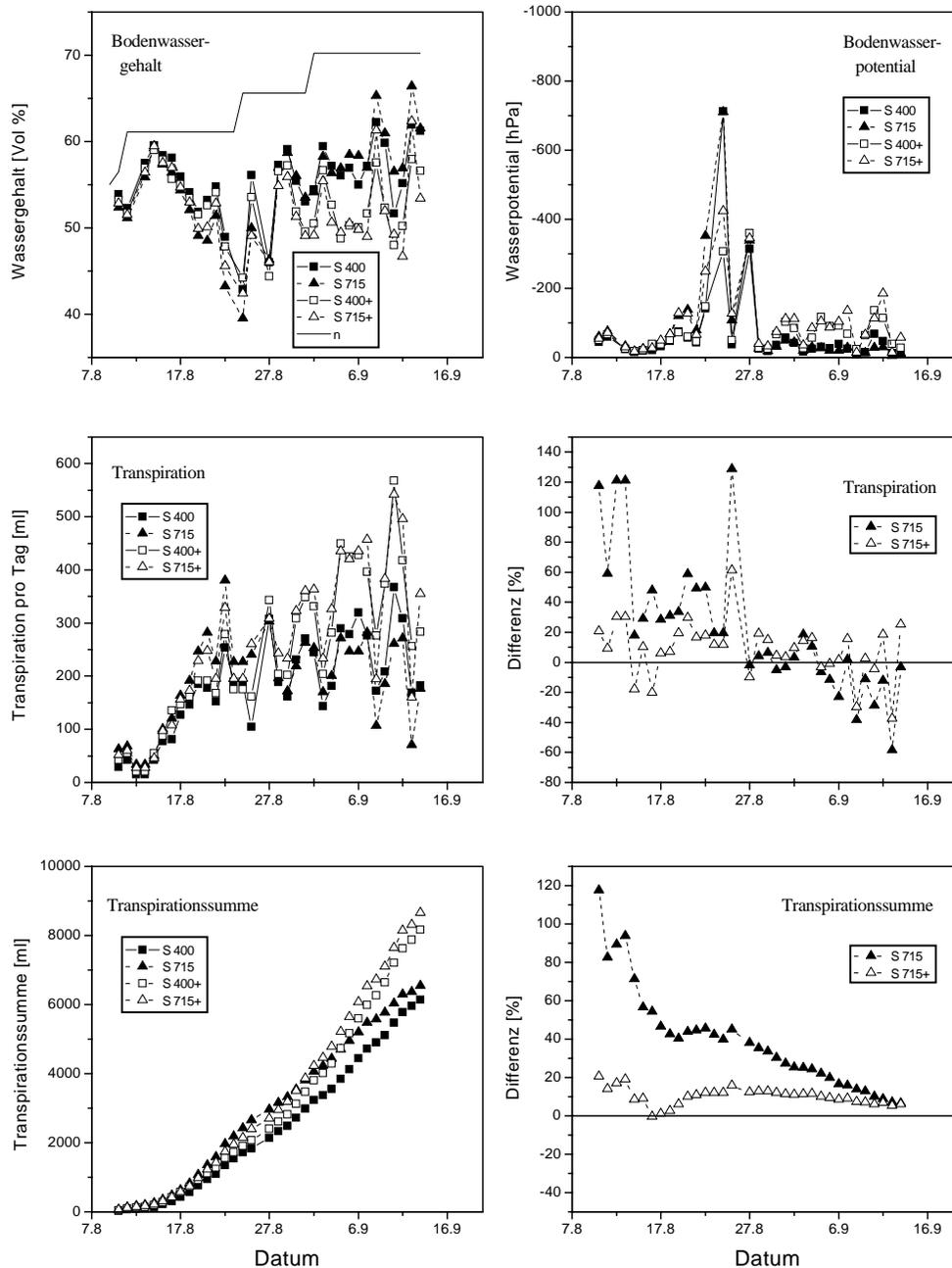


Abbildung 3.19: Wasserhaushalt *Senecio vulgaris* 2. Anzucht; Abb.a (o.l.): Bodenwassergehalt vor Gießen, n: Bodenwassergehalt nach Gießen; Abb.b (o.r.): Bodenwasserpotential; Abb.c (m.l.): tägliche Transpiration pro Gefäß; Abb. d (m.r.): relative Differenz der täglichen Transpiration der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration; Abb.e (u.l.): Transpirationssumme pro Gefäß; Abb. f (u.r.): relative Differenz der Transpirationssumme der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration

## Wasserhaushalt *Amaranthus retroflexus* 2. Anzucht

Wie bei *Chenopodium* und *Senecio* war der Wassergehalt des Bodens nach dem Gießen (Abb. a) sehr hoch. Vor dem Gießen lag der Wassergehalt nicht unter 40%. Die Werte für das Wasserpotential (Abb. b) waren dementsprechend nicht negativer als -500 hPa. Der Boden befand sich also immer im Bereich der Feldkapazität und feuchter. Die Transpiration pro Tag (Abb. c) zeigte einen gleichen Anstieg aller Varianten bis zum 20. 8. (13. Tag nach Exposition). Danach zeigten alle Varianten eine geringere Transpiration, wobei die gedüngten Varianten mehr verdunsteten als die ungedüngte. Insgesamt war das Niveau der Transpiration von *Amaranthus* niedriger als bei *Chenopodium* und *Senecio*. In Abb. d, relative Differenz der Transpiration, ist zu erkennen, daß die Transpiration durch erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen wenig verändert wurden. Die Schwankungen der relativen Angabe sind bei der geringen täglichen Transpiration von *Amaranthus* auf Grund der Genauigkeit der Waage ( $\pm 5$  g) erheblich. Auf die Transpirationssumme (Abb. e) hatte die CO<sub>2</sub>-Konzentration keinen signifikanten Einfluß, während sich die Düngung ab dem 15. Tag deutlich auswirkt und zu einer Transpirationssumme der gedüngten Pflanzen am Ende der Expositionsperiode um 6000 ml führte, während die ungedüngten nur 3800 ml verdunsteten. Der Gesamtwasserverbrauch pro Topf war bei *Amaranthus* in allen vergleichbaren Varianten deutlich geringer als bei *Senecio* und *Chenopodium*. Die relative Differenz der Transpirationssumme zwischen den beiden CO<sub>2</sub>-Stufen (Abb. f) zeigt für die gedüngte Variante zu Beginn der Exposition eine erhöhte Transpirationssumme, die am 22. Tag nach Exposition unter das Vergleichsniveau fiel. Die Transpirationssummen der ungedüngten Varianten waren in beiden CO<sub>2</sub>-Stufen über die gesamte Expositionsperiode ungefähr gleich.

## Amaranthus retroflexus (2.Anzucht)

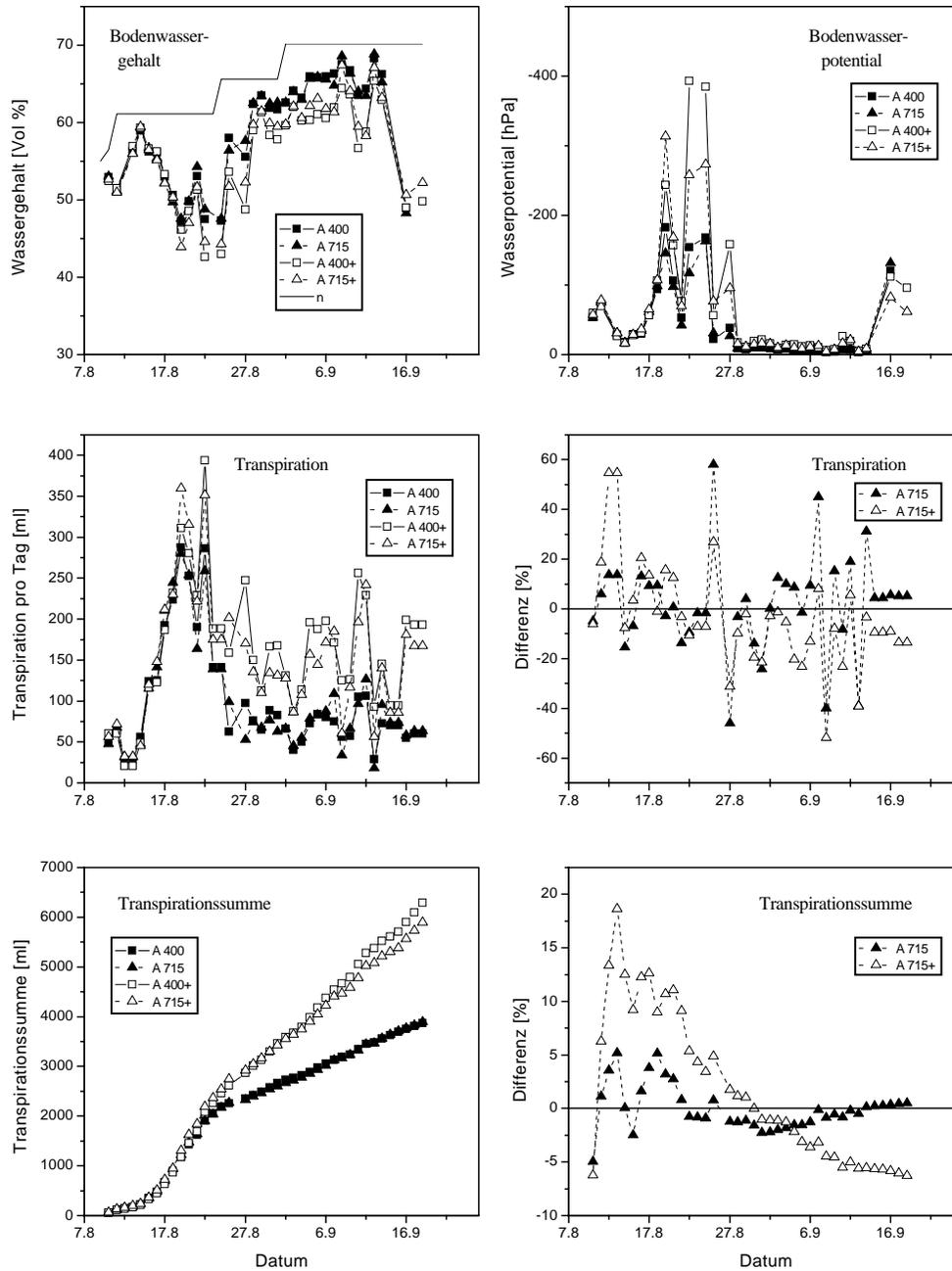


Abbildung 3.20: Wasserhaushalt *Amaranthus retroflexus* 2. Anzucht; Abb.a (o.l.): Bodenwassergehalt vor Gießen, n: Bodenwassergehalt nach Gießen; Abb.b (o.r.): Bodenwasserpotential; Abb.c (m.l.): tägliche Transpiration pro Gefäß; Abb. d (m.r.): relative Differenz der täglichen Transpiration der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration Abb.e (u.l.): Transpirationssumme pro Gefäß; Abb. f (u.r.) relative Differenz der Transpirationssumme der Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration gegenüber der Variante in Außenkonzentration

### 3.5 Wachstumsbegleitende phänologische Untersuchungen und Ergebnisse der Ernte

Auch in diesem Teil der Darstellung der Ergebnisse werden die erste und die zweite Anzucht getrennt behandelt. Auf einer Abbildungsseite wird das Verhalten der 3 Arten unter einem Aspekt in sechs Abbildungen charakterisiert. Während die Ergebnisse bezüglich des Wasserhaushaltes auf das Gefäß bezogen waren, sind die Ergebnisse in diesem Teil auf die Einzelpflanze bezogen. Die phänologischen Untersuchungen wurden als Verlaufskurven dargestellt, in denen die Expositionsperiode auf der  $x$ -Achse aufgetragen wurde. In den drei linken Abbildungen sind die absoluten Werte aufgetragen, in den drei rechten die relativen Zuwachsraten. Der Wert wurde auf der Mitte der Zeit zwischen den zwei Aufnahmedaten aufgetragen. Die Größen, die aus den Messungen der Ernte berechnet wurden, wurden als Säulendiagramme dargestellt. Die drei Abbildungen auf der linken Hälfte der Seite geben die Absolutwerte wieder, die drei Abbildungen auf der rechten Hälfte die relativen Differenzen.

### 3.5.1 Höhenwachstum 1. Anzucht

Die Darstellungen des Höhenwachstums aller drei Arten zeigen einen angedeutet sigmoiden Verlauf. Das Höhenwachstum war zum Zeitpunkt der Ernte noch nicht abgeschlossen. Die Ergebnisse der linearen Regressionsanalyse zeigten keinen signifikanten Zusammenhang zwischen der Höhe der Pflanzen und der  $\text{CO}_2$ -Konzentration in den Open-top Kammern.

#### *Chenopodium album*

Das Höhenwachstum der Varianten in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen war zu Beginn der Expositionsperioden gegenüber den Varianten in Umgebungsluft beschleunigt. Die zu Beginn gewonnene Höhendifferenz blieb während der folgenden Tage erhalten. Am Ende der Expositionsperiode war zuerst das Wachstum der Pflanzen in  $550 \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$  und später auch das der Pflanzen in  $715 \mu\text{l l}^{-1} \text{CO}_2$  gegenüber dem Wachstum der Vergleichspflanzen verlangsamt. Bei der Ernte wiesen die Pflanzen der  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante die geringste, die Pflanzen der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante die mittlere und die Pflanzen der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante die größte Höhe auf.

#### *Senecio vulgaris*

Die Höhen der *Senecio* Varianten zeigten bei allen Aufnahmen nur geringe Unterschiede untereinander. Ab der 3. Aufnahme hatte die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante eine größere Höhe als die beiden anderen Varianten, die über den gesamten Expositionszeitraum gleiche Höhen aufwiesen. Die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante baute ihren Vorsprung bis zum Ende der Expositionsperiode aus. Zwischen der 2. und 3. Aufnahme hatten die Varianten in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen deutlich höhere relative Zuwachsraten als die Pflanzen in Umgebungsluft. Zwischen den letzten Aufnahmen waren die relativen Zuwachsraten bei allen drei Varianten gleich.

#### *Amaranthus retroflexus*

Auch die Höhen der *Amaranthus* Varianten zeigten bei allen Aufnahmen nur geringe Differenzen. Die  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante war bis zur vorletzten Messung die höchste Variante, um am Ende von der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante übertroffen zu werden. In den relativen Zuwachsraten zeigt sich dieses als größte relative Zuwachsrate der  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante zwischen der zweiten und der dritten Aufnahme. Danach hatte die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante die größten relativen Zuwachsraten.

# Höhenwachstum

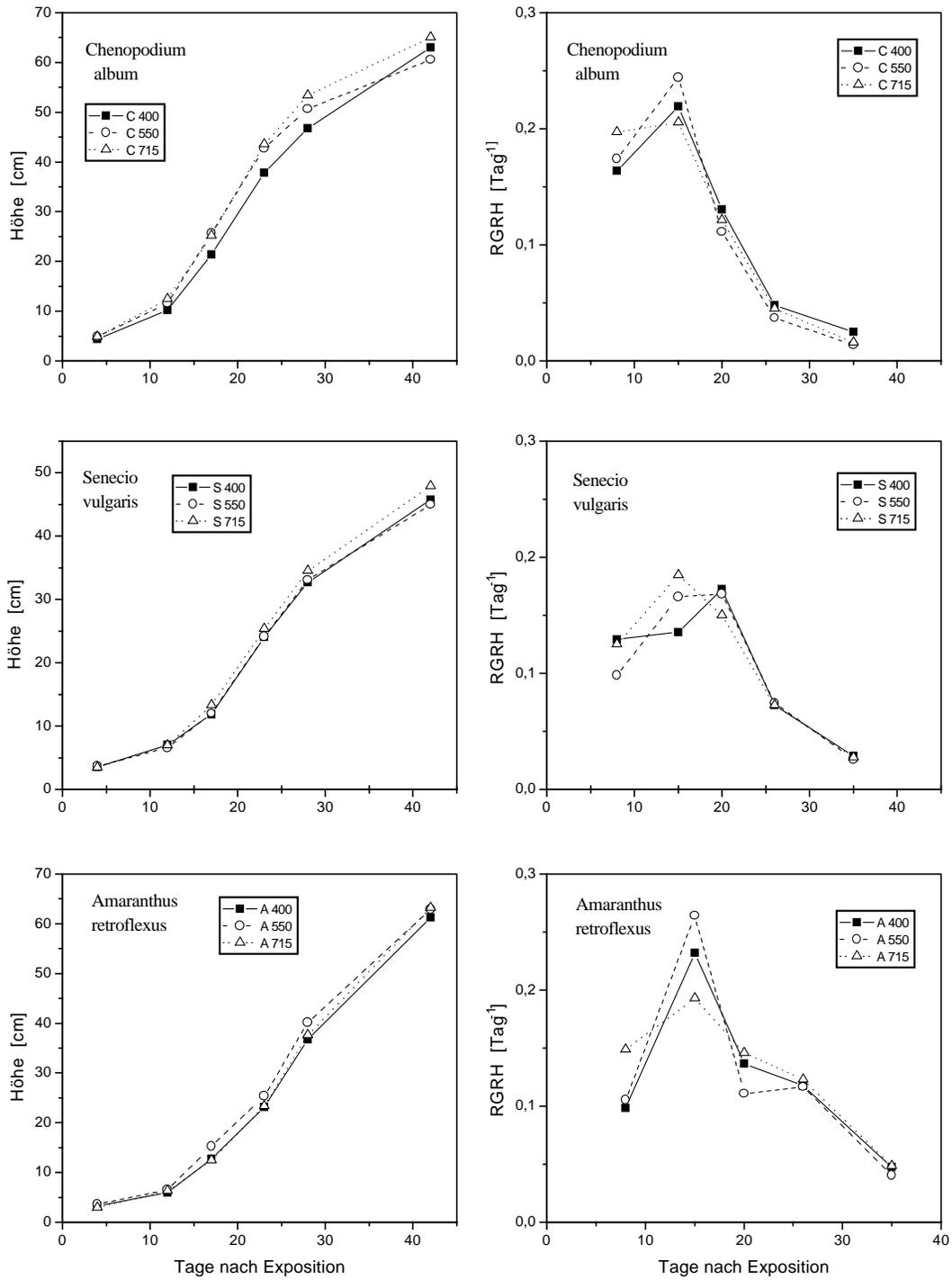


Abbildung 3.21: Höhenwachstum 1. Anzucht; linke Seite: ermittelte Höhen; rechte Seite: relative Zuwachsrates der Höhe pro Tag (RGRH)

### 3.5.2 Trockengewicht 1. Anzucht

In diesen Abbildungen sind die Trockengewichte der Wurzeln, des Sprosses inkl. der generativen Biomasse, der Blätter und der Gesamtpflanzen dargestellt, wie sie nach der Ernte ermittelt wurden. Die bereits abgefallenen Blätter wurden der Erntebiomasse hinzugefügt. Die Trockengewichte lagen für alle drei Arten zwischen 4 und 7 g pro Pflanze. Die Verteilung der Biomasse auf Wurzel, Sproß und Blätter war bei allen Arten ähnlich. Für *Chenopodium* war die Gesamtbiomasse und die Biomasse der Blätter, für *Senecio* die Gesamtbiomasse statistisch signifikant mit der CO<sub>2</sub>-Konzentration in den Kammern korreliert.

#### *Chenopodium album*

Die Biomasse der Gesamtpflanze war signifikant mit der CO<sub>2</sub>-Konzentration korreliert, wobei der Zuwachs der Gesamtpflanze in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen überwiegend auf den Zuwachs des Sprosses zurückzuführen war. Die absoluten Änderungen der Biomasse von Wurzel und Blatt (obwohl statistisch abgesichert) waren gering. Bei Betrachtung der relativen Differenzen fielen die Unterschiede zwischen dem Zuwachs des Sprosses und der anderen Pflanzenorgane weniger deutlich aus, aber auch relativ zur Vergleichsbiomasse nahm die Biomasse des Sprosses am stärksten zu.

#### *Senecio vulgaris*

Die Biomasse der Gesamtpflanzen war statistisch signifikant korreliert mit der CO<sub>2</sub>-Konzentration in den Kammern. Dieser Effekt war zum großen Teil durch die Zunahme der Wurzelbiomasse in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration zurückzuführen. Die Biomasse der Sprosse blieb nahezu unverändert, während bei der Biomasse der Blätter die 550 µl<sup>-1</sup> Variante den größten Wert erreichte (vgl. Transpirationssumme). Die Darstellung der relativen Differenzen zeigt die überaus starke Zunahme der Wurzelbiomasse in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen, während die anderen Größen kleinere relative Änderungen aufwiesen.

#### *Amaranthus retroflexus*

Bei *Amaranthus* war die Biomasse der 550 µl<sup>-1</sup> Variante am größten. Die größere Biomasse der Gesamtpflanze ergab sich überwiegend aus Sproß- und Wurzelbiomasse, die Biomasse der Blätter war wenig gesteigert. Die Gesamtbiomasse der 715 µl<sup>-1</sup> Variante war gegenüber der 400 µl<sup>-1</sup> Variante unverändert: die Wurzeln hatten eine höhere, der Sproß die gleiche und die Blätter einer geringere Biomasse. Die relativen Differenzen betonen den Zuwachs der Wurzeln in beiden Varianten mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen und die Abnahme der Blattbiomasse der 715 µl<sup>-1</sup> Variante.

# Trockengewicht

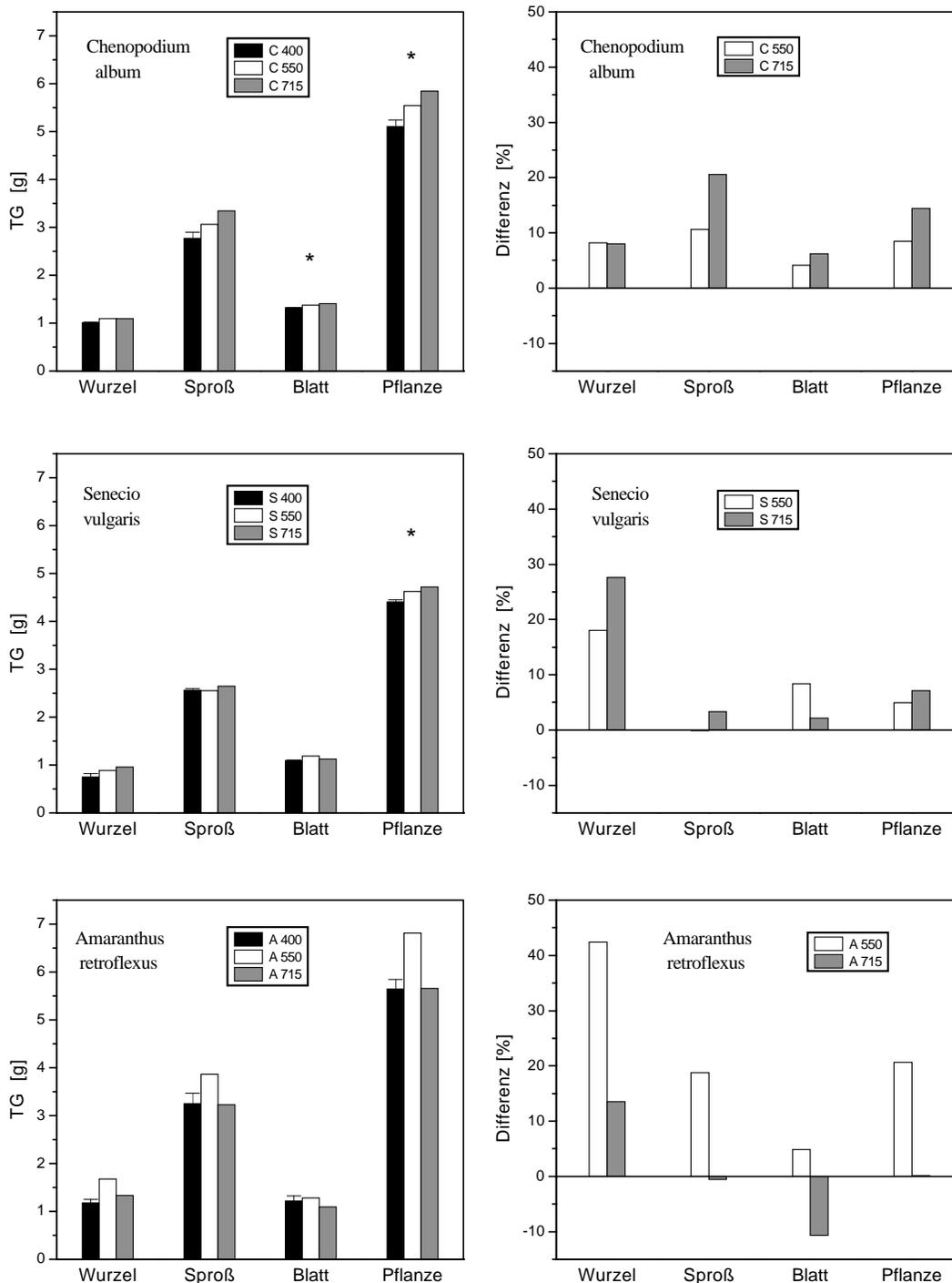


Abbildung 3.22: Trockengewicht 1. Anzucht; linke Seite: Trockengewicht der einzelnen Organe; rechte Seite: relative Differenzen der Trockengewichte zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration

### 3.5.3 Anteil der Organe an der Gesamtpflanze 1. Anzucht

Auf dieser Seite sind die Anteile der Organe Wurzel, Sproß inkl. generativer Biomasse und Blatt an der Gesamtpflanze dargestellt. Die relative Differenz zeigt dabei die Änderung des Anteils eines Organes an Pflanzen aus erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen im Verhältnis zu seinem Anteil an der Pflanze unter Umgebungs CO<sub>2</sub>-Konzentration. Die Anteile der einzelnen Organe an der Gesamtpflanze sind bei den drei Arten sehr ähnlich, im Vergleich zu der natürlich vorkommenden Spannbreite zwischen Pflanzen verschiedener Wuchsformen (vgl. LARCHER 1994). Der Sproß inkl. generativer Biomasse hat einen Anteil von rund 55%, Wurzeln und Blätter haben einen Anteil von jeweils 20–25%. Während die Biomasse der Blätter in fast allen Varianten unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen gegenüber den Vergleichsvarianten in Umgebungsluft erhöht war, hatte sie doch bei fast allen Varianten einen geringeren Anteil an der Gesamtbiomasse. Die Regressionsanalyse zeigte keinen signifikanten Zusammenhang zwischen dem Anteil eines Organs an der Gesamtpflanze und der CO<sub>2</sub>-Konzentration.

#### *Chenopodium album*

Die *Chenopodium*-Pflanzen zeigten bei erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen gegenüber den Vergleichspflanzen eine Förderung des Sprosses überwiegend auf Kosten der Blätter. Der Anteil der Wurzeln lag nur bei den Pflanzen der 715 µl<sup>-1</sup> Variante unter dem der 400 µl<sup>-1</sup> Variante. Die Darstellung der relativen Differenz betont den geringeren Anteil der Blätter zugunsten des Sprosses.

#### *Senecio vulgaris*

Die *Senecio*-Pflanzen hatten bei erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen einen höheren Wurzelanteil. Der Anteil des Sprosses war bei beiden Varianten in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen geringer als bei der Variante in Umgebungsluft. Der Anteil der Blätter war bei der 550 µl<sup>-1</sup> Variante gegenüber der 400 µl<sup>-1</sup> Variante höher, bei der 715 µl<sup>-1</sup> Variante niedriger als bei der 400 µl<sup>-1</sup> Variante.

#### *Amaranthus retroflexus*

Die *Amaranthus*-Pflanzen zeigten eine Förderung des Anteils der Wurzeln auf Kosten des Anteils der Blätter. Der Anteil des Sprosses blieb unverändert.

## Anteil der Organe an der Gesamtpflanze

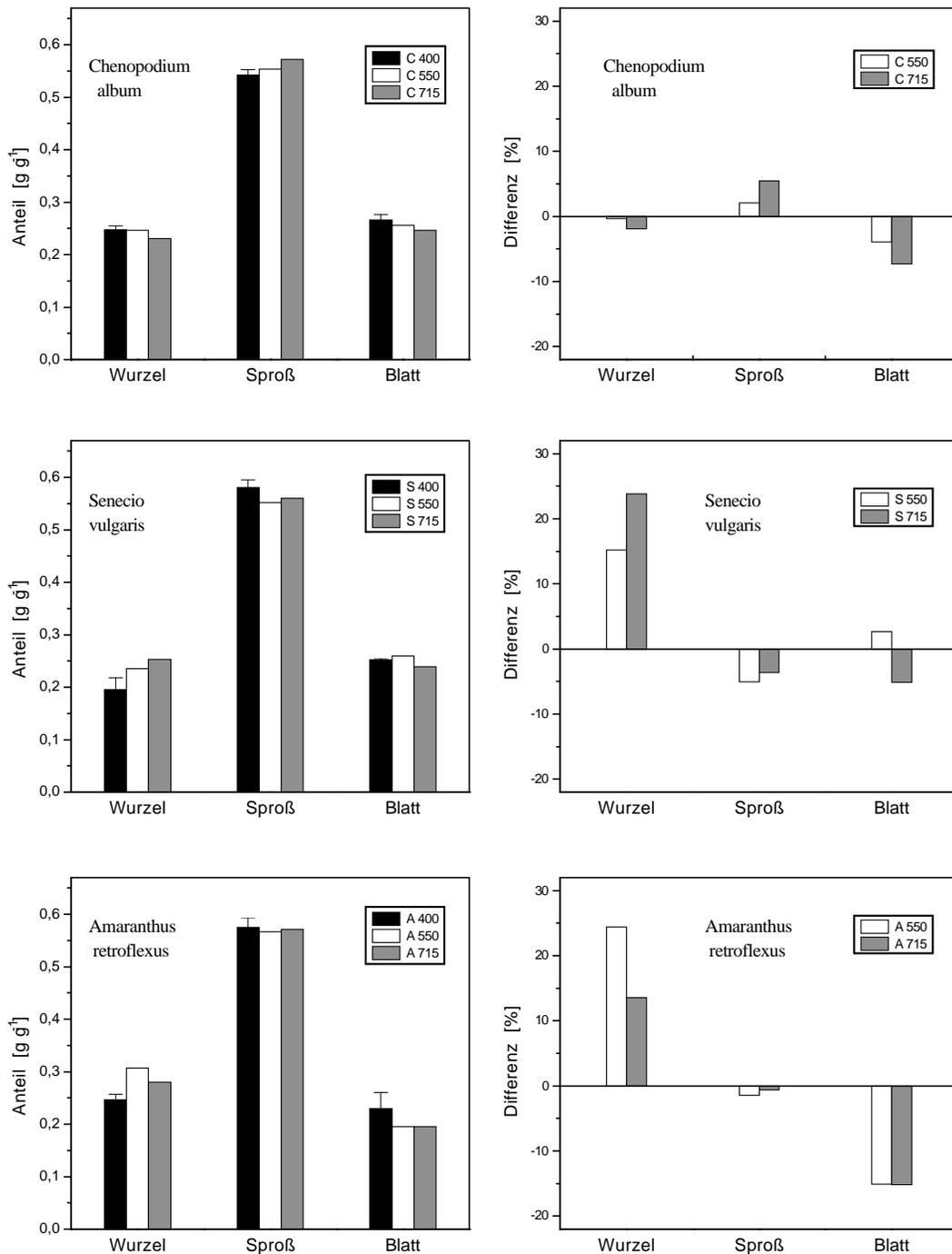


Abbildung 3.23: Anteil der Organe an der Gesamtpflanze 1. Anzucht; linke Seite: Anteil des Trockengewichtes der Organe am Trockengewicht der Gesamtpflanze; rechte Seite: relative Differenzen der Anteile an der Gesamtpflanze zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration

### 3.5.4 Trockengewicht, Transpirationssumme und WUE 1. Anzucht

In dieser Abbildung wird das Trockengewicht der Pflanzen bei der Ernte, die Transpirationssumme über die Expositionsperiode und der Wassernutzungskoeffizient der Produktivität ( $WUE_{Pr}$ , Water use efficiency) dargestellt. Der Wassernutzungskoeffizient der Produktivität wurde als Verhältnis der Transpirationssumme über die Expositionsperiode zum Trockengewicht bei der Ernte berechnet (vgl. LARCHER 1994, Seite 106). Die Trockengewichte der drei Arten unterschieden sich nur wenig, dagegen war die Transpirationssumme der  $C_3$ -Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio* mit knapp 2 l. pro Pflanze fast doppelt so hoch wie die Transpirationssumme der  $C_4$ -Pflanze *Amaranthus* mit knapp 1 l. Dieses ergab auch ein deutlich verschiedenes Niveau der  $WUE$  für die beiden Assimilationstypen: *Chenopodium* und *Senecio* produzierten 2–4 g Trockengewicht pro kg transpiriertes Wasser, während *Amaranthus* 6–7 g Trockengewicht pro kg Wasser produzierte (vgl. LARCHER Seite 107). In der Reaktion der Pflanzen auf erhöhte  $CO_2$ -Konzentrationen waren weder in Bezug auf das Trockengewicht noch in Bezug auf die Transpiration noch in Bezug auf die  $WUE$  deutliche Unterschiede zwischen den Assimilationstypen erkennbar, da sich schon die Reaktionen der beiden  $C_3$ -Arten stark voneinander unterschieden. In Bezug auf die  $WUE$  profitierte *Amaranthus* weniger stark von erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen als *Chenopodium*, aber stärker als *Senecio*.

Die lineare Regression zeigte bei *Chenopodium* für alle drei Parameter und bei *Senecio* für das Trockengewicht einen signifikanten Zusammenhang zwischen  $CO_2$ -Konzentration und Reaktion der Pflanzen. Vergleicht man nur die  $715 \mu l l^{-1}$  Varianten mit den  $400 \mu l l^{-1}$  Varianten, so bewirkt die erhöhte  $CO_2$ -Konzentration in allen Fällen ein höheres Trockengewicht (Ausnahme *Amaranthus*: gleiches Trockengewicht) bei geringerer Transpiration. Damit verbesserte sich die  $WUE$  von *Chenopodium* um rund 1g/kg bzw. 30%, die  $WUE$  von *Senecio* um 0,5 g/kg bzw. 15% und die  $WUE$  von *Amaranthus* um 1 g/kg bzw 15% (genaue Daten siehe Anhang).

# Trockengewicht, Transpiration und WUE

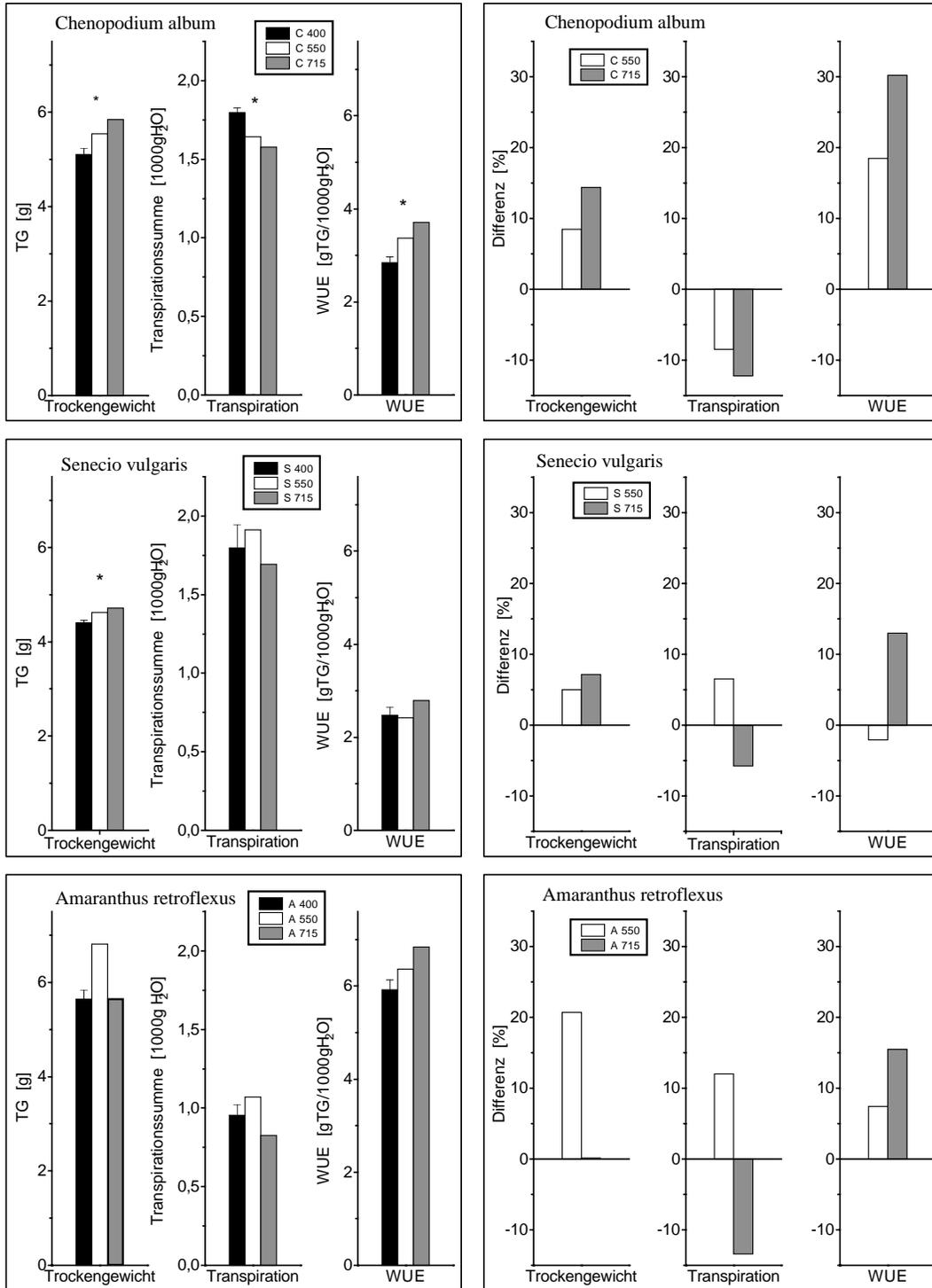


Abbildung 3.24: Trockengewicht, Transpirationssumme und *WUE* 1. Anzucht; linke Seite: Trockengewicht (TG), Transpirationssumme (Transpiration) und Wassernutzungskoeffizient der Produktivität (*WUE*) zum Zeitpunkt der Ernte; rechte Seite: relative Differenzen zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration und den Varianten in Umgebungsluft für Trockengewicht, Transpirationssumme und Wassernutzungskoeffizient der Produktivität

### 3.5.5 Verhältniswerte Blatt/Pflanze 1. Anzucht

In dieser Abbildungsseite sind die blattbezogenen Größen *LWR* (Leaf weight ratio), *LAR* (Leaf area ratio) und *SLA* (Specific leaf area) dargestellt.

Die Quotienten beschreiben die Verhältnisse von Blattfläche und -gewicht zum Pflanzengewicht und das Verhältnis der Blattfläche zu Blattgewicht, also die Dicke und Dichte der Blätter. Alle drei Arten hatten bei der Ernte ähnliche Blatt- und Pflanzengewichte (vgl. Trockengewicht pro Pflanze). Die Blattflächen unterschieden sich insofern, daß die *Amaranthus* Pflanzen eine deutlich geringere Blattfläche aufwiesen als die *Chenopodium* und *Senecio* Pflanzen. Im Vergleich der Verhältniswerte der drei Arten hatten die *Amaranthus* Pflanzen die niedrigsten Werte, wobei dieser Unterschied bei der *LAR* und der *SLA* besonders deutlich ausfiel. Die C<sub>4</sub>-Pflanze *Amaranthus* hatte deutlich weniger Blattfläche pro Biomasse der Gesamtpflanze entwickelt, oder anders ausgedrückt, eine gegebene Blattfläche ermöglichte die Produktion einer größeren pflanzlichen Biomasse als die gleiche Blattfläche der C<sub>3</sub>-Arten *Chenopodium* und *Senecio*. Dabei waren die Blätter von Amaranth dicker und/oder dichter als die Blätter von *Chenopodium* und *Senecio*. Bei der Betrachtung der Differenzen der Verhältnisse zwischen den Pflanzen aus Umgebungsluft und denen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen fällt auf, daß die Verhältnisse bei allen Pflanzen in beiden erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen geringere Werte aufweisen (Ausnahme *Senecio* 550 µl l<sup>-1</sup>). Die Pflanzen in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen haben mehr Pflanzengewicht pro Blattgewicht und -fläche produziert. Die Blätter der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen waren dicker und/oder dichter als die Blätter aus Kammern mit Umgebungsluft. Die Ergebnisse waren nicht zwar durchgängig bei allen Arten, aber in jedem Einzelfall nicht signifikant. Da die *SLA* der Pflanzen aus erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen geringer war als die *SLA* der Vergleichspflanzen, zeigte die *LAR* in allen Varianten deutlichere Unterschiede als die *LWR*. Auffallend ist dabei der deutliche Unterschied der *LAR* zwischen den *Amaranthus*-Pflanzen aus Umgebungsluft und Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen.

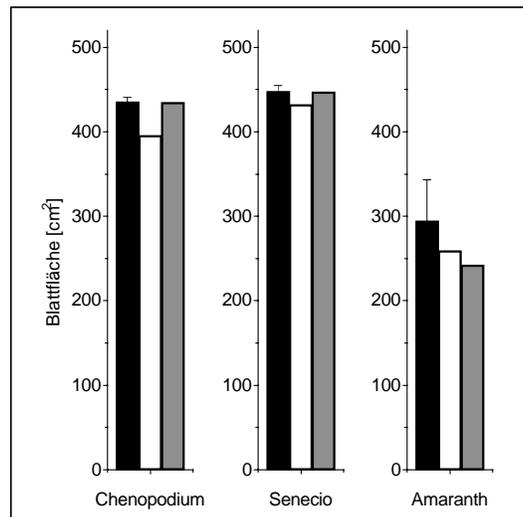


Abbildung 3.25: Blattfläche 1. Anzucht

## LWR, LAR, SLA

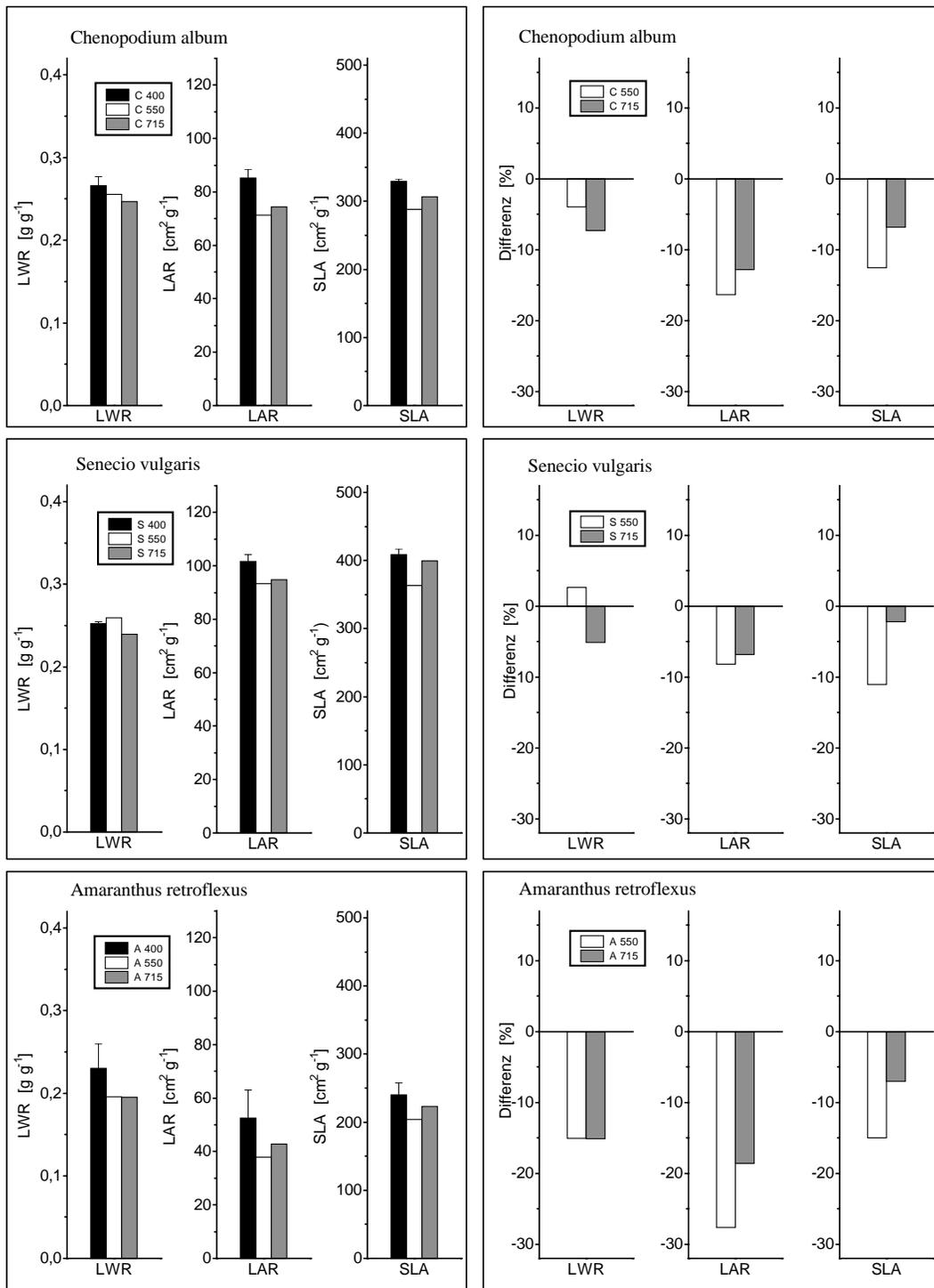


Abbildung 3.26: *LWR*, *LAR* und *SLA* 1. Anzucht; linke Seite: *LWR*, *LAR* und *SLA* zum Zeitpunkt der Ernte; rechte Seite: relative Differenz von *LWR*, *LAR* und *SLA* zwischen den Varianten aus erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration und den Varianten aus Außenkonzentration

### 3.5.6 Höhenwachstum 2. Anzucht

Während die Pflanzen der ersten Anzucht in atmosphärischen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen von  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ ,  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  und  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  exponiert wurden, wuchsen die Pflanzen der 2. Anzucht bei  $400$  und  $715 \mu\text{l l}^{-1}$   $\text{CO}_2$  in einer ungedüngten und einer gedüngten Variante heran. Es ist zu beachten, daß nur zwei *Chenopodium* Pflanzen pro Gefäß gepflanzt werden konnten.

Die Darstellungen des Höhenwachstums aller drei Arten zeigt einen sigmoiden Verlauf. Die Varianzanalyse ergab, daß die Höhe der *Chenopodium*-Pflanzen bei der zweiten bis vierten Aufnahme, nicht aber am Tag der Ernte, signifikant durch die  $\text{CO}_2$ -Konzentration beeinflusst wurde. Die relative Zuwachsrates zeigt eine signifikante Steigerung des Wachstums zwischen der ersten und der zweiten Aufnahme. Bei *Senecio* zeigte die Varianzanalyse für den Zeitpunkt der Ernte einen signifikanten Einfluß der  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf die Höhe.

#### *Chenopodium album*

Zu Beginn der Expositionsperiode bis zur vierten Aufnahme am 18. Tag nach der Exposition hatten die jeweiligen  $\text{CO}_2$ -Stufen ungefähr die gleiche Höhe, wobei die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante eine größere Höhe aufwies. Danach war das Wachstum der gedüngten Varianten gegenüber den ungedüngten beschleunigt, so daß zum Zeitpunkt der Ernte nur noch der Effekt der Düngung sichtbar war. Die relativen Zuwachsrates der Pflanzen in Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen lagen zwischen der 1. und 2. Aufnahme über denen der Vergleichspflanzen, zwischen der 4. und 6. Aufnahme lagen sie darunter.

#### *Senecio vulgaris*

Zu den Zeitpunkten der ersten drei Aufnahmen lagen die Höhen der verschiedenen Varianten eng beieinander. Am Tag der 5. Aufnahme (26 Tage nach Exposition) hatten beide  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Varianten eine auch in der Darstellung erkennbar größere Höhe als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Bei der Ernte war dieser Eindruck nicht mehr so deutlich, aber (durch die jetzt geringeren Standardabweichungen) signifikant. Das Wachstum der ungedüngten  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante war zwischen den letzten beiden Aufnahmen deutlich geringer als das Wachstum der anderen Varianten. Die Darstellung der relativen Wachstumsraten zeigen zwischen der 1. und 2. Aufnahme höhere Werte der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante gegenüber den  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Zwischen der 2. und 3. Aufnahme (6. bis 10. Tag nach Exposition) lag die relative Wachstumsrate der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Varianten über der der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. In dieser Periode wurde die Basis geschaffen für die sich später auch in cm ausdrückende größere Höhe der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Varianten.

#### *Amaranthus retroflexus*

Zu Beginn der Expositionsperiode waren die in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen wachsenden Pflanzen größer als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Ab der 4. Aufnahme (18. Tag nach Exposition) machte sich der der Einfluß der Düngung bemerkbar. Zum Zeitpunkt der Ernte waren die gedüngten Pflanzen deutlich höher als die ungedüngten, wobei die Pflanzen der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante der jeweiligen Düngestufe größer waren als die Pflanzen der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

# Höhenwachstum

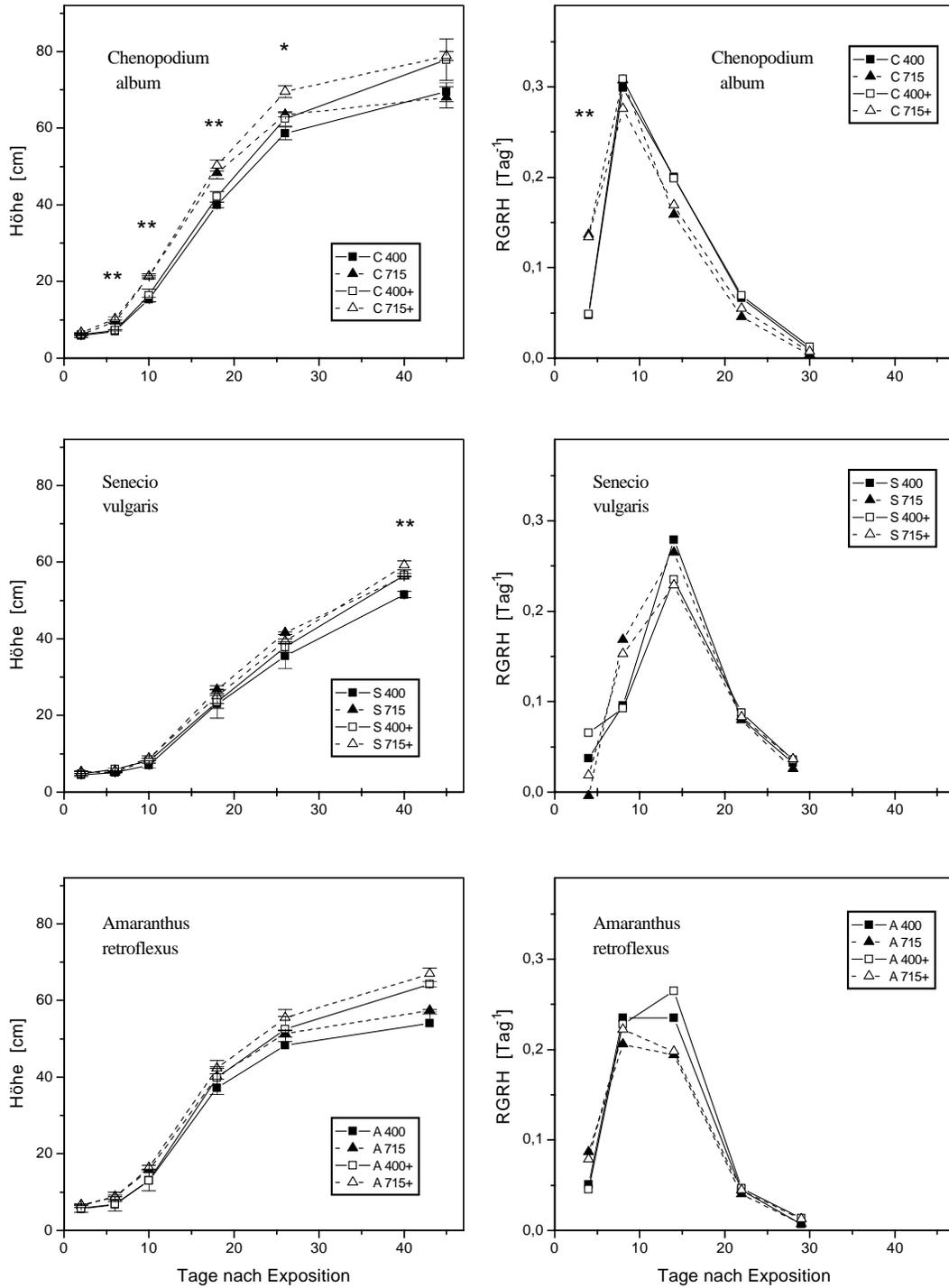


Abbildung 3.27: Höhenwachstum 2. Anzucht; linke Seite: ermittelte Höhen; rechte Seite: relative Zuwachsrate der Höhe pro Tag (RGRH)

### 3.5.7 Blattzahl 2. Anzucht

In dieser Abbildung sind die Blattzahlen zu den verschiedenen Aufnahmen dargestellt. Die relative Zuwachsrateschreibt die Bildung von neuen Blättern in Relation zur schon vorhandenen Anzahl von Blättern. Zum Zeitpunkt der Ernte war bei allen drei Arten sehr deutlich ein wachstumsfördernder Effekt der Düngung zu erkennen. In den Aufnahmen, die zu Beginn der Expositionsperiode durchgeführt wurden, hatten die Pflanzen in den Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen höhere Blattzahlen. Die Varianzanalyse ergab, daß der Unterschied der Blattzahlen zwischen den Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen und aus Kammern mit Umgebungsluft für *Chenopodium album* in der zweiten und dritten Aufnahme signifikant war. Für den Zeitpunkt der Ernte ergab die Varianzanalyse eine signifikante Interaktion zwischen  $\text{CO}_2$ -Konzentration und Düngung.

#### *Chenopodium album*

Während die Varianzanalyse für die erste Aufnahme, 2 Tage nach Exposition, überhaupt keinen Zusammenhang zwischen  $\text{CO}_2$ -Konzentration und Blattzahl angibt (Irrtumswahrscheinlichkeit 100%), so zeigt sie für die zweite Aufnahme (6 Tage nach Exposition), daß der Unterschied der Blattzahlen zwischen den  $\text{CO}_2$ -Varianten hoch signifikant war. Vier Tage später war der Unterschied immer noch signifikant, und jetzt auch in der Abbildung erkennbar. Die relativen Zuwachsrates geben sowohl für die Zeit zwischen der 1. und 2. Aufnahme als auch für die Zeit zwischen der 2. und 3. Aufnahme erhöhte relative Zuwachsrates für die Pflanzen in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen an.

#### *Senecio vulgaris*

*Senecio* hatte zu den Zeitpunkten der ersten drei Aufnahmen sehr geringe Blattzahlen, die keinen Unterschied zwischen den Behandlungen erkennen ließen. Bei der vierten Aufnahme waren die Blattzahlen der Pflanzen in Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen bei beiden Düngungsvarianten größer als die Blattzahlen von Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft. Dieser Unterschied war zum Zeitpunkt der Ernte nicht mehr zu erkennen, dafür trat der Einfluß der Düngung sehr deutlich zutage. Die Darstellung der relativen Wachstumsraten zeigt für die Periode zwischen der 2. und 4. Aufnahme (6. bis 18. Tag nach Exposition) größere relative Zuwachsrates für die Pflanzen in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen gegenüber den Vergleichspflanzen. Ein Effekt der Düngung wird für diesen Zeitraum nicht angezeigt. Er wird erst in der Zeit zwischen dem 18. Tag nach Exposition und der Ernte am 40. Tag nach Exposition deutlich.

#### *Amaranthus retroflexus*

Die Blattzahlen aller Varianten lagen bei den ersten drei Aufnahmen eng beieinander. Bei der 4. Aufnahme, am 18. Tag nach Exposition, war die Blattzahl der gedüngten Varianten höher als die der ungedüngten, wobei innerhalb einer Düngestufe die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Varianten größere Blattzahlen aufwiesen als die jeweilige  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Zum Zeitpunkt der Ernte war der Effekt der Düngung sehr stark, während ein Einfluß der  $\text{CO}_2$ -Konzentration nicht mehr zu erkennen war. Die relativen Zuwachsrates der Pflanzen in Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen waren zwischen der 1. und 2. Aufnahme größer als die der Vergleichspflanzen. Zwischen der 3. und 4. Aufnahme waren die relativen Wachstumsraten der gedüngten Varianten größer als die der ungedüngten.

# Blattzahl

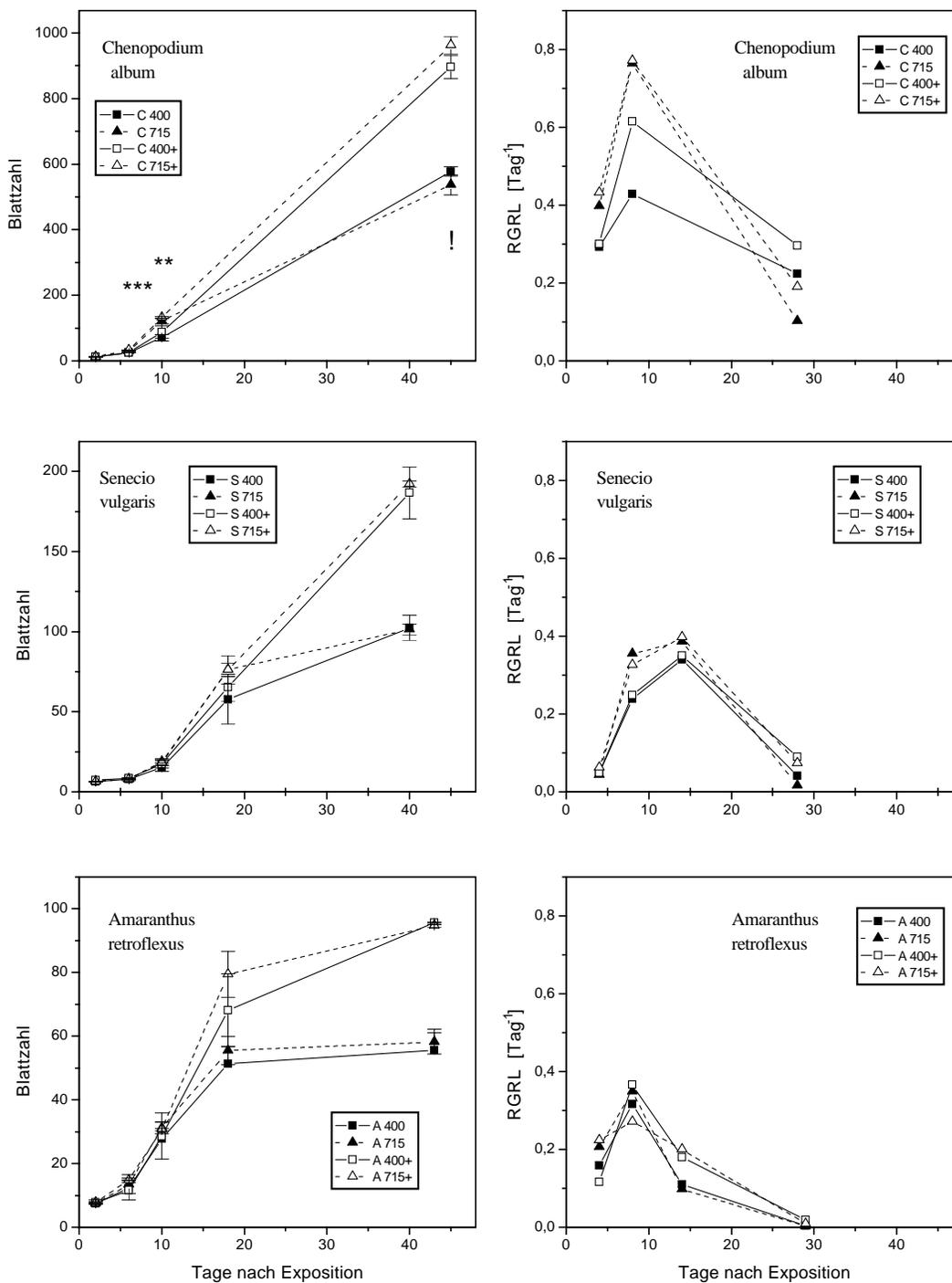


Abbildung 3.28: Entwicklung der Blattzahlen 2. Anzucht; linke Seite: ermittelte Blattzahl; rechte Seite: relative Zuwachsrate der Blattzahlen pro Tag (RGRL)

### 3.5.8 Vegetative und generative Entwicklung 2. Anzucht

Die vegetative Entwicklung wurde für *Chenopodium* und *Amaranthus* anhand der abgefallenen seneszenten Blätter beurteilt. *Senecio* hatte während der Expositionsperiode keine Blätter abgeworfen. Hier wurde die generative Entwicklung anhand der Blütenstände beurteilt.

#### *Chenopodium album*

Am 45. Tag nach Anzucht (18. Tag nach Exposition) wurden die ersten seneszenten Blätter erfaßt. Für die Pflanzen in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen wurden im Schnitt 2,5 seneszente Blätter pro Pflanze erfaßt, für die Vergleichspflanzen 1 Blatt. Bei der Aufnahme am 60. Tag nach Anzucht war die Anzahl der seneszenten Blätter der 715 µl<sup>-1</sup> Varianten erstmals signifikant höher als die der Vergleichspflanzen. Bei den ungedüngten Pflanzen wurde bis zur Ernte eine größere Anzahl an Blättern seneszent als bei den gedüngten, obwohl sie nur eine geringere Gesamtzahl an Blättern produziert hatten (vgl. Blattzahl).

#### *Amaranthus retroflexus*

Auch für die *Amaranthus* Pflanzen wurden die ersten seneszenten Blätter am 60. Tag nach Anzucht erfaßt. Hier waren die Unterschiede zwischen den verschiedenen CO<sub>2</sub>-Varianten weder signifikant noch einheitlich. Bei den ungedüngten *Amaranthus* Pflanzen wurde eine größere Anzahl an Blättern seneszent als bei den gedüngten, obwohl sie eine geringere Anzahl an Blättern produzierten.

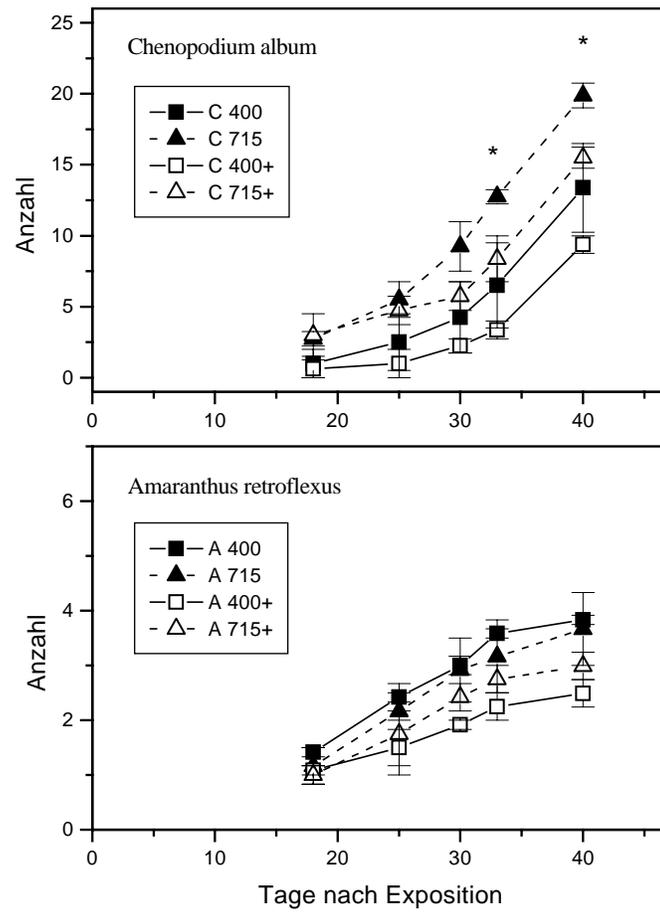


Abbildung 3.29: kumulierte Anzahl der abgefallenen Blätter von *Chenopodium album* und *Amaranthus retroflexus* 2. Anzucht im Verlauf der Expositionsperiode

*Senecio vulgaris*

Die generative Entwicklung von *Senecio* wurde anhand der Anzahl der Blütenstandsknospen, der blühenden Blütenstände und der abgeblühten Blütenstände charakterisiert. Die ersten Blütenstandsknospen wurden am 37. Tag nach Anzucht (10. Tag nach Exposition) erfaßt. Am 45. Tag nach Anzucht (18. Tag nach Exposition) hatten die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten eine größere Anzahl an Knospen entwickelt als die  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten, wobei die Anzahl bei den ungedüngten und gedüngten  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten gleich groß war. Bei der folgenden Aufnahme wurden die Knospen nicht erfaßt, bei der Ernte wurden sie den blühenden Blütenständen zugerechnet. Am 45. Tag nach der Anzucht wurden die ersten blühenden Blütenstände erfaßt, am 53. Tag nach Anzucht die ersten verblühten Blütenstände. Zum Zeitpunkt der Ernte war die Anzahl der blühenden Blütenstände der gedüngten Variante wesentlich größer als bei der ungedüngten Variante. Die Anzahl der verblühten Blütenstände war kleiner als die der blühenden und im Vergleich der Dünge-stufen ungefähr gleich. Das Verhältnis der blühenden zu den verblühten Blütenständen war für alle Varianten gleich, mit Ausnahme der ungedüngten  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante, die ein wesentlich höheres Verhältnis aufwies. Das Verhältnis zwischen dem Trockengewicht der generativen Biomasse und der Gesamtbiomasse (TGgen/TGges) zeigte keine großen Unterschiede zwischen den Düngevarianten. Die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten wiesen in beiden Düngevarianten ein im Vergleich zu den  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten niedrigeres Verhältnis auf.

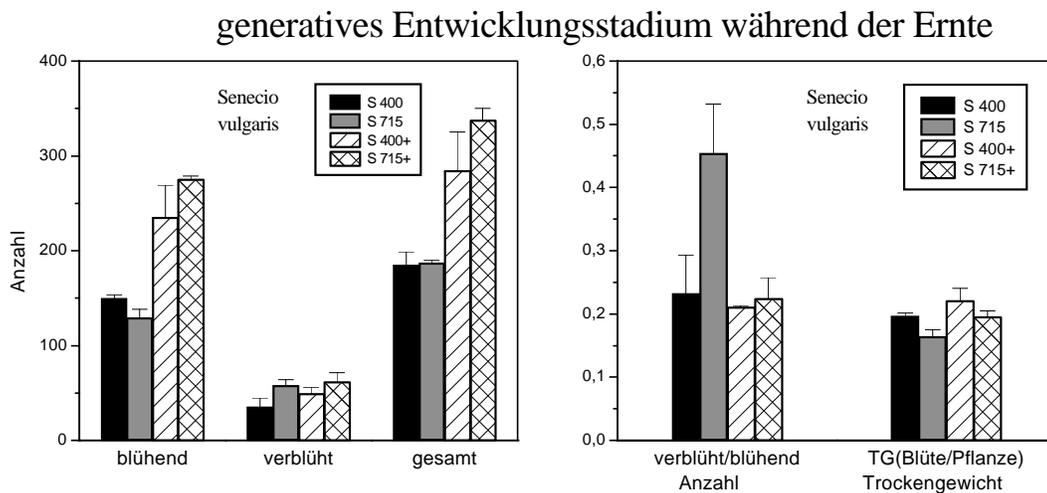


Abbildung 3.30: links: Anzahl der blühenden, verblühten und Gesamtzahl der Blütenstände von *Senecio vulgaris* 2. Anzucht; rechts: Verhältnis der blühenden zu den verblühten Blütenständen und Verhältnis der insgesamt gebildeten generativen Biomasse zur Gesamtbiomasse der Pflanze von *Senecio vulgaris* 2. Anzucht.

## Senecio vulgaris - generative Entwicklung

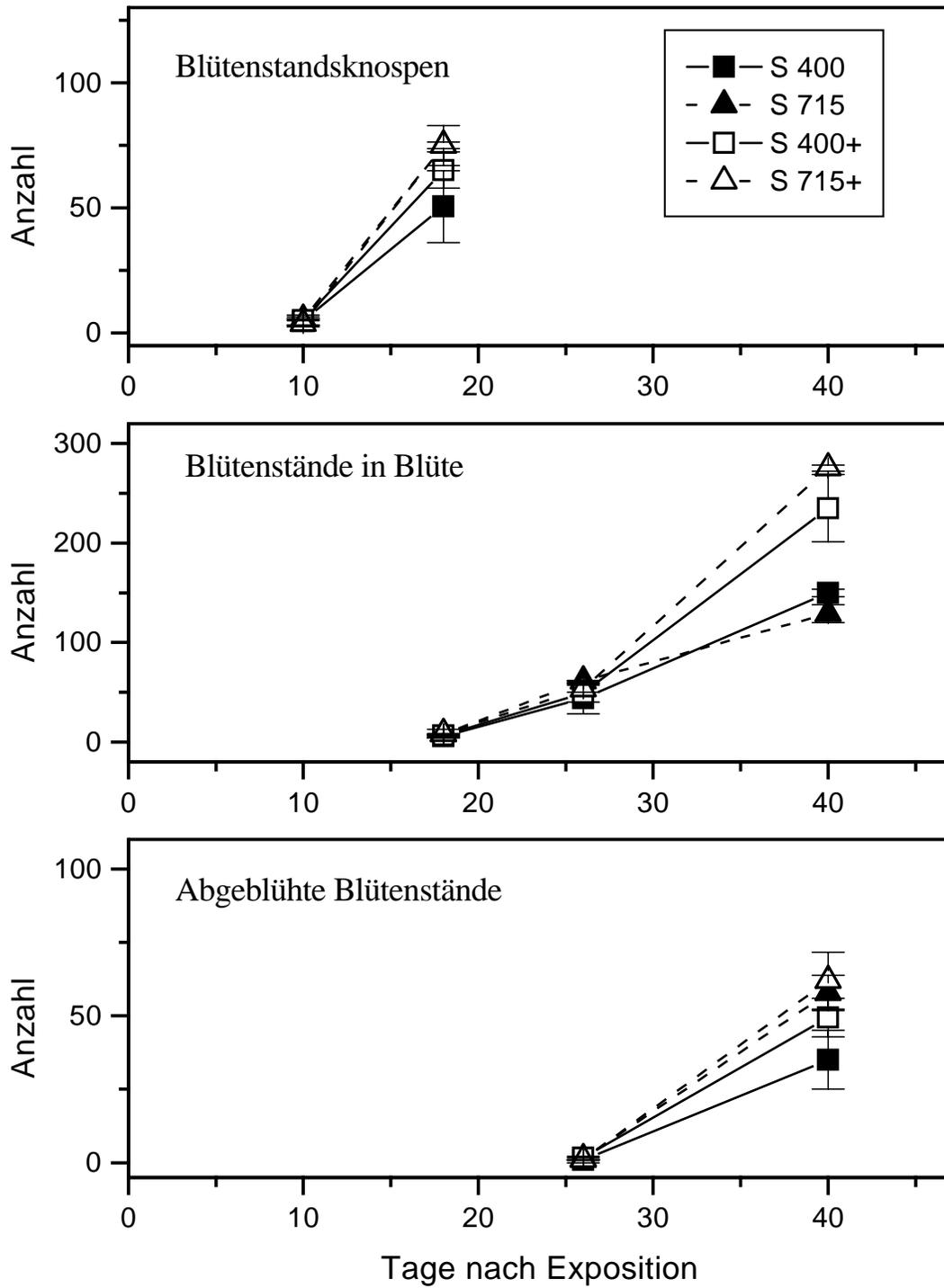


Abbildung 3.31: Entwicklung der Anzahl der Blütenstandsknospen, der blühenden Blütenstände und der abgeblühten Blütenstände von *Senecio vulgaris* 2. Anzucht.

### 3.5.9 Trockengewicht 2. Anzucht

Die Abbildung zeigt die Trockengewichte der Wurzel, des Sprosses, der generativen Biomasse (Frucht), der Blätter und der Gesamtpflanze. Die bereits abgefallenen Blätter und Samen wurden der Erntebiomasse hinzugerechnet. Da bei *Chenopodium* nur zwei Pflanzen in einem Gefäß aufwuchsen, während *Senecio* und *Amaranthus* drei Pflanzen pro Gefäß aufwiesen, wurde die Ordinate der Abbildung mit den Trockengewichten von *Chenopodium* auf 67% der Ordinaten von *Senecio* und *Amaranthus* gestaucht, so daß die Höhen der Säulen als Trockengewicht pro Gefäß auch zwischen den drei Arten miteinander vergleichbar sind. Das Gesamttrockengewicht pro Topf betrug für die ungedüngten Varianten zwischen 30 und 40 g, für die gedüngten Varianten zwischen 40 und 55 g. Der Effekt der Düngung ist deutlich zu erkennen. Die Verteilung der Biomasse auf die verschiedenen Organe war bei den drei Arten ähnlich, mit Ausnahme des geringen Anteils der generativen Biomasse von *Senecio*. Die Pflanzen in Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen wiesen für alle Arten, in beiden Düngestufen und in allen Organen (Ausnahme *Senecio* ungedüngte Variante Frucht und Blatt) höhere Trockengewichte auf als die Vergleichspflanzen. Diese Unterschiede sind für den Sproß und die Gesamtpflanze bei *Senecio* und für die Blätter bei *Amaranthus* signifikant. Ein deutlicher Unterschied in Bezug auf die Reaktion gegenüber erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen ist zwischen den C<sub>3</sub>-Pflanzen (*Chenopodium* und *Senecio*) und der C<sub>4</sub>-Pflanze (*Amaranth*) weder im Trockengewicht der Gesamtpflanze noch in den Trockengewichten der Organe erkennbar.

#### *Chenopodium album*

Alle Organe der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen wiesen ein höheres Trockengewicht auf als die Organe der Vergleichspflanzen. Auffallend ist die im Vergleich zur gedüngten Variante deutliche relative Änderung der Wurzelbiomasse der ungedüngten Variante, während die gedüngte Variante höhere relative Differenzen bei der generativen und der Blattbiomasse aufwies. Die relative Änderung der Gesamtpflanze der gedüngten Variante war wenig größer als die der ungedüngten Variante.

#### *Senecio vulgaris*

Bei *Senecio* wiesen alle Organe der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen, bis auf Frucht und Blatt der ungedüngten Variante, eine höhere Biomasse auf als die Vergleichspflanzen der gleichen Düngestufe. Auffallend ist weiterhin die hohe relative Differenz der Sproßbiomasse zwischen den 400 µl l<sup>-1</sup> und den 715 µl l<sup>-1</sup> Varianten. Die relative Änderung der Gesamtpflanze der gedüngten Variante war deutlich größer als die der ungedüngten Variante.

#### *Amaranthus retroflexus*

*Amaranthus* zeigte den im Vergleich mit *Chenopodium* und *Senecio* stärksten Effekt der Düngung. Alle Organe der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen wiesen ein höheres Trockengewicht auf als die Organe der Vergleichspflanzen. Die relative Differenz zwischen den Pflanzen aus Kammern mit verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen war bei der Blattbiomasse bei *Amaranthus* im Vergleich mit *Chenopodium* und *Senecio* am größten. Die relative Differenz der Wurzel der gedüngten Variante war größer als die der ungedüngten Variante, während bei den oberirdischen Pflanzenteilen und bei der Gesamtbio­masse die relative Differenz der ungedüngten Variante größer war als die der gedüngten.

# Trockengewicht pro Pflanze

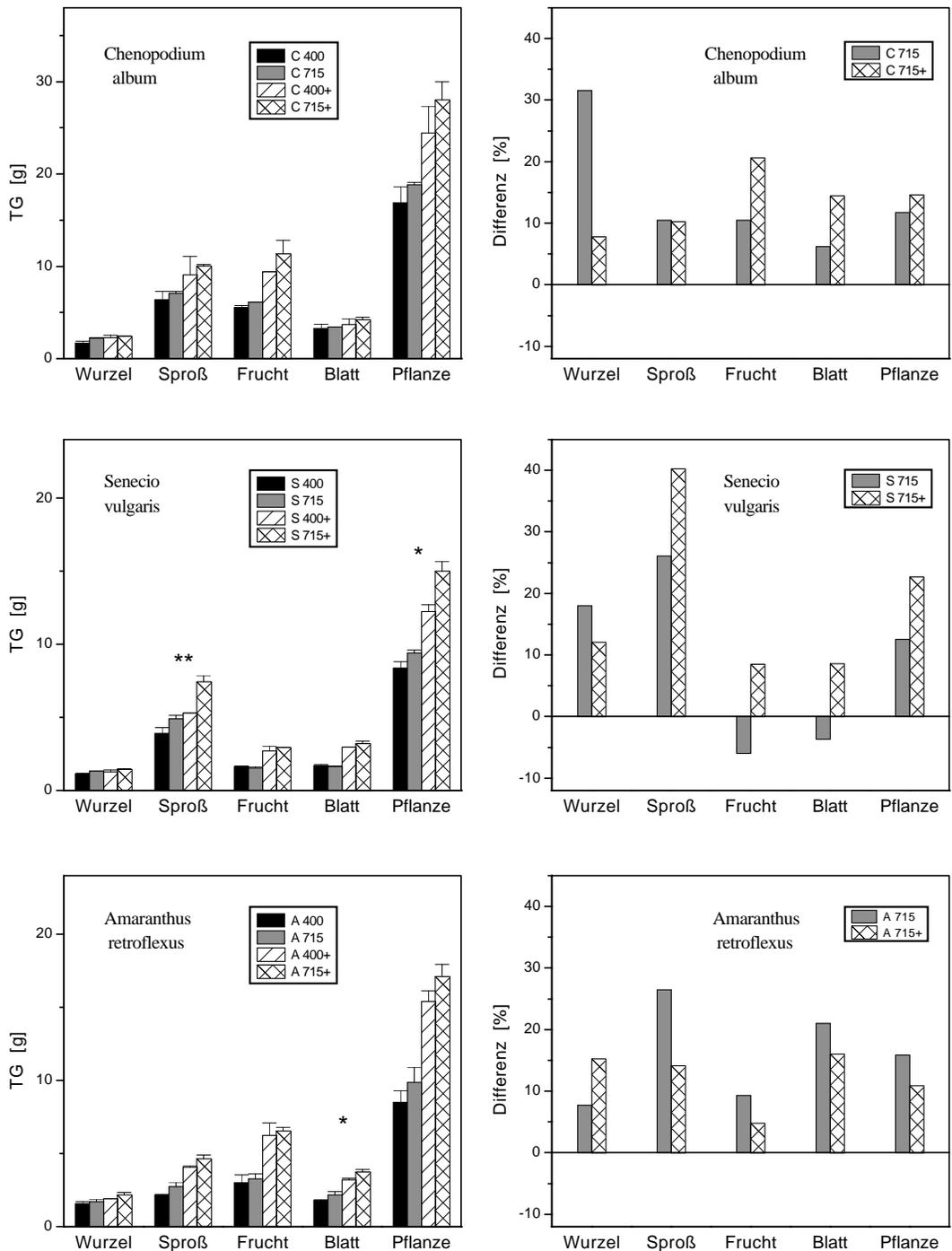


Abbildung 3.32: Trockengewicht 2. Anzucht; linke Seite: Trockengewicht der einzelnen Organe; rechte Seite: relative Differenzen der Trockengewichte zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration

### 3.5.10 Anteil der Organe an der Gesamtpflanze 2. Anzucht

Die Anteile der Organe an der Gesamtpflanze waren zum Zeitpunkt der Ernte bei *Chenopodium* und *Amaranthus* ähnlich. *Senecio* unterschied sich von den beiden anderen Arten durch den großen Anteil des Sprosses und den kleinen Anteil der generativen Biomasse. Der Anteil der Wurzeln lag bei allen drei Arten zwischen 10 und 22%, er war bei den gedüngten Varianten kleiner als bei den ungedüngten und durch die CO<sub>2</sub>-Konzentrationen war er wenig beeinflusst. Der Anteil der Blätter lag zwischen 15 und 25%, er war durch die Düngung wenig beeinflusst. Während die C<sub>3</sub>-Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen geringere Anteile der Blätter aufwiesen als die Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft, hatten die *Amaranthus* Pflanzen der 715 μl l<sup>-1</sup> Varianten einen höheren Anteil an Blättern als die 400 μl l<sup>-1</sup> Varianten.

#### *Chenopodium album*

Die Anteile der Organe an der Gesamtpflanze unterschieden sich wenig zwischen den Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft und aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen, abgesehen von dem deutlich höheren Anteil der Wurzel der ungedüngten Variante bei erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen.

#### *Senecio vulgaris*

Der Anteil an der Gesamtpflanze ist für alle Organe deutlich verschieden zwischen den Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft und aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen. Der Anteil der Wurzel war bei der ungedüngten Variante in Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen größer als der der Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft, während er bei den gedüngten Varianten niedriger lag. Der Anteil des Sprosses lag in beiden Düngevarianten in Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen signifikant höher, der Anteil von generativer Biomasse und Blättern niedriger als bei den Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft.

#### *Amaranthus retroflexus*

Die Anteile der Organe an der Gesamtpflanze unterschieden sich wenig zwischen den Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft und aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen.

## Anteil der Organe an der Gesamtpflanze

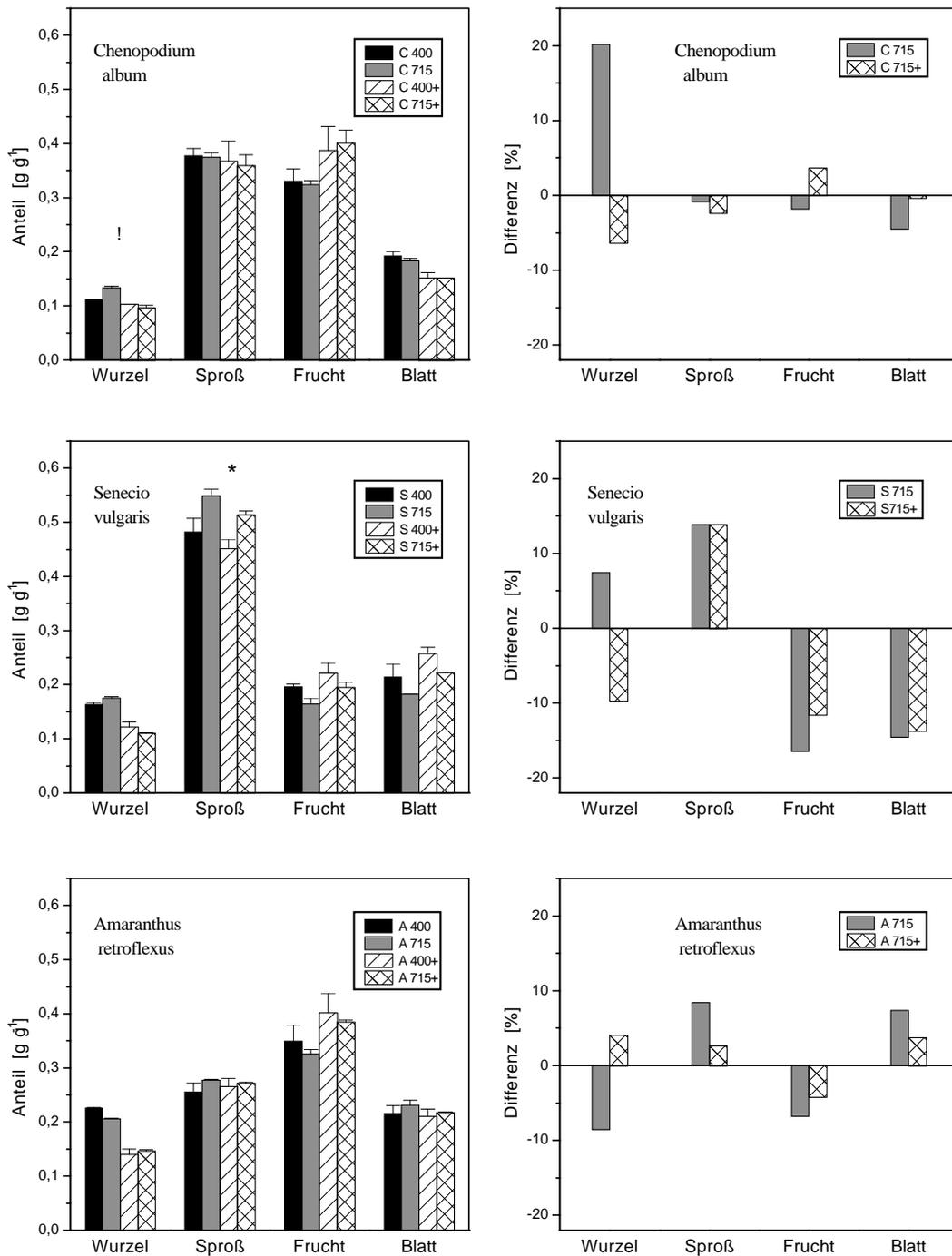


Abbildung 3.33: Anteil der Organe an der Gesamtpflanze 2. Anzucht; linke Seite: Anteil des Trockengewichtes der Organe am Trockengewicht der Gesamtpflanze; rechte Seite: relative Differenzen der Anteile an der Gesamtpflanze zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration.

### 3.5.11 Trockengewicht, Transpirationssumme und WUE 2.Anzucht

Bei der Betrachtung von Trockengewicht und Transpiration ist wieder zu beachten, daß die Ergebnisse pro Pflanze dargestellt sind, wobei *Chenopodium* mit nur zwei Pflanzen pro Topf wuchs. Die Skalierung der Ordinate ist dem angepaßt. Die Trockengewichte pro Topf waren für alle drei Arten ähnlich. Die Mittelwerte der ungedüngten Varianten lagen zwischen 25 und 37 g, die der gedüngten Varianten lagen zwischen 45 und 55 g pro Topf. Die Transpiration der verschiedenen Assimilationstypen unterschied sich deutlich. Während die Transpiration der  $C_3$ -Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio* zwischen 6 und 9 Litern in den ungedüngten Varianten bzw. 8 bis 12 Liter in den gedüngten Varianten lag, verdunstete *Amaranthus* nur 4 bzw. 6 Liter Wasser pro Topf während der Expositionsperiode. Dieses deutlich verschiedene Transpirationsverhalten ergab für *Amaranthus* deutlich höhere Wassernutzungskoeffizienten als für *Chenopodium* und *Senecio*. Der Einfluß der Düngung machte sich bei allen drei Arten sowohl in einer gesteigerten Biomasse als auch in einer erhöhten Transpiration bemerkbar. Die Wassernutzungskoeffizienten der drei Arten waren durch die Düngung wenig beeinflusst. Alle drei Pflanzenarten zeigten bei den Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen höhere Trockengewichte als bei den Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft. Die Transpiration war uneinheitlich verändert: *Chenopodium* hatte in beiden Düngestufen eine signifikant geringere Transpiration, *Senecio* eine höhere und *Amaranthus* in der ungedüngten Variante eine wenig veränderte, in der gedüngten Variante eine geringere Transpiration. Die Wassernutzungskoeffizienten waren bei allen drei Arten für die  $715 \mu l l^{-1}$  Varianten signifikant erhöht gegenüber den  $400 \mu l l^{-1}$  Varianten. Die *WUE* von *Chenopodium* verbesserte sich um rund 1,5 g/kg bzw. 20–40%, die *WUE* von *Senecio* um rund 0,5 g/kg bzw. 5–15% und die *WUE* von *Amaranthus* um rund 1 g/kg bzw. 15–17%. In der Reaktion der Pflanzen auf erhöhte  $CO_2$ -Konzentrationen waren weder in Bezug auf das Trockengewicht noch in Bezug auf die Transpiration noch in Bezug auf die *WUE* deutliche Unterschiede zwischen den Assimilationstypen erkennbar, da sich schon die Reaktionen der beiden  $C_3$  Arten stark voneinander unterschieden. In Bezug auf die *WUE* profitierte *Amaranthus* weniger stark von erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen als *Chenopodium*, aber stärker als *Senecio*.

# Trockengewicht, Transpiration und WUE

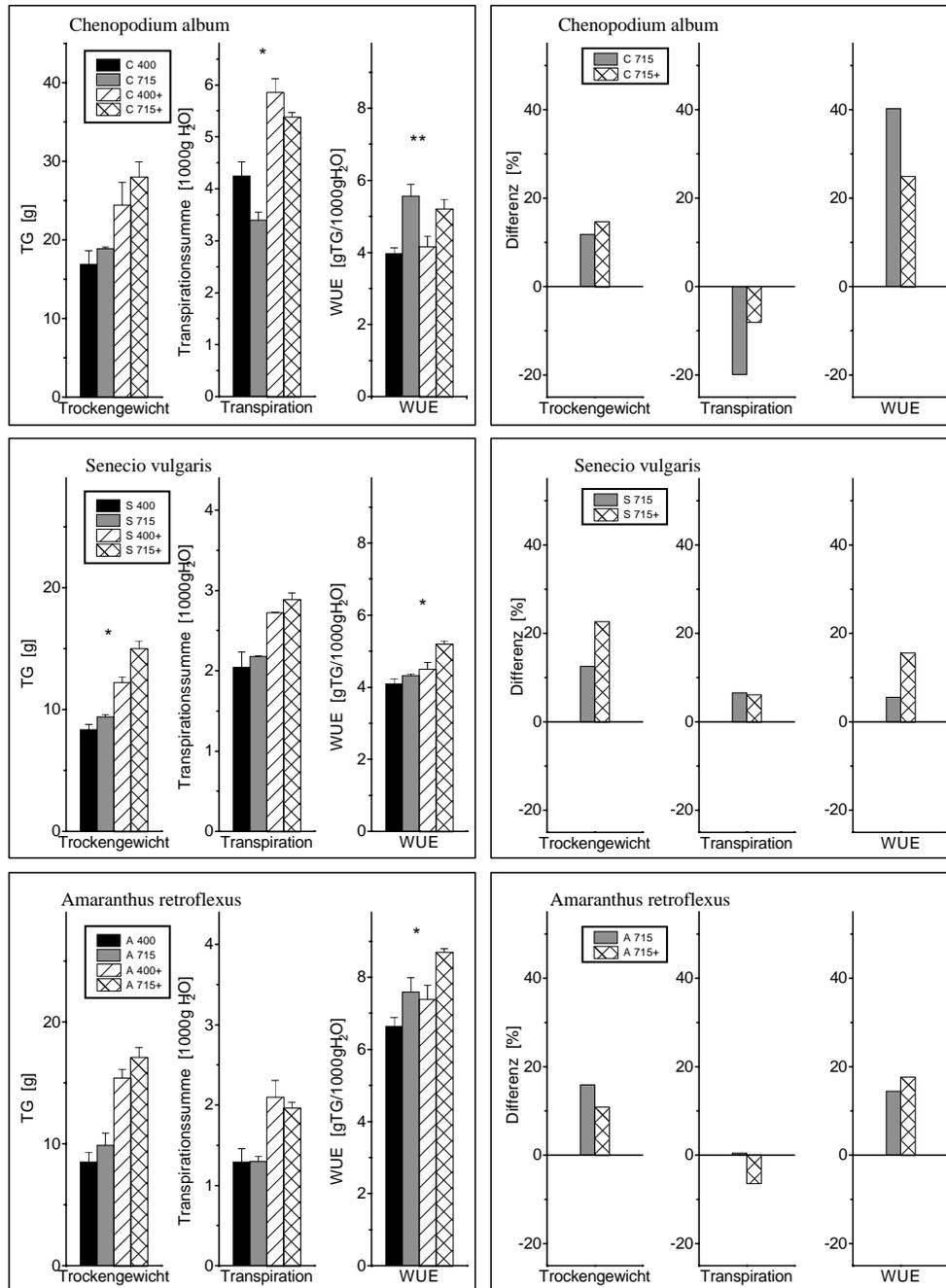


Abbildung 3.34: Trockengewicht, Transpirationssumme und *WUE* 2. Anzucht; linke Seite: Trockengewicht (TG), Transpirationssumme (Transpiration) und Wassernutzungskoeffizient der Produktivität (*WUE*) zum Zeitpunkt der Ernte; rechte Seite: relative Differenzen zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration und den Varianten in Umgebungsluft für Trockengewicht, Transpirationssumme und Wassernutzungskoeffizient der Produktivität

### 3.5.12 Blattgewicht, -fläche und -zahl 2. Anzucht

In dieser Abbildung sind die Ergebnisse der Ernte in Bezug auf Blattgewicht, -fläche und -zahl dargestellt. Es ist wieder zu beachten, daß bei *Chenopodium* nur zwei Pflanzen pro Gefäß wuchsen. Bei allen drei Parametern und allen drei Arten war ein deutlich wachstumsfördernder Effekt der Düngung zu erkennen. Das Trockengewicht der Blätter war bei allen Varianten aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen höher als bei den vergleichbaren Varianten aus Kammern mit Umgebungsluft (Ausnahme *Senecio* ungedüngte Variante). Dieser Unterschied war bei *Amaranthus* mit einer relativen Differenz bis zu 20% am deutlichsten und signifikant. Die Blattflächen der Varianten aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen waren bei den beiden C<sub>3</sub>-Arten *Chenopodium* und *Senecio* kleiner und bei der C<sub>4</sub>-Art *Amaranthus* größer als bei den vergleichbaren Varianten aus Kammern mit Umgebungsluft. Dieser Unterschied war bei *Senecio* statistisch abgesichert. Die Anzahl der Blätter zeigte nur geringe und uneinheitliche Unterschiede bei Vergleich der CO<sub>2</sub>-Varianten.

# Blattgewicht, -fläche und -zahl

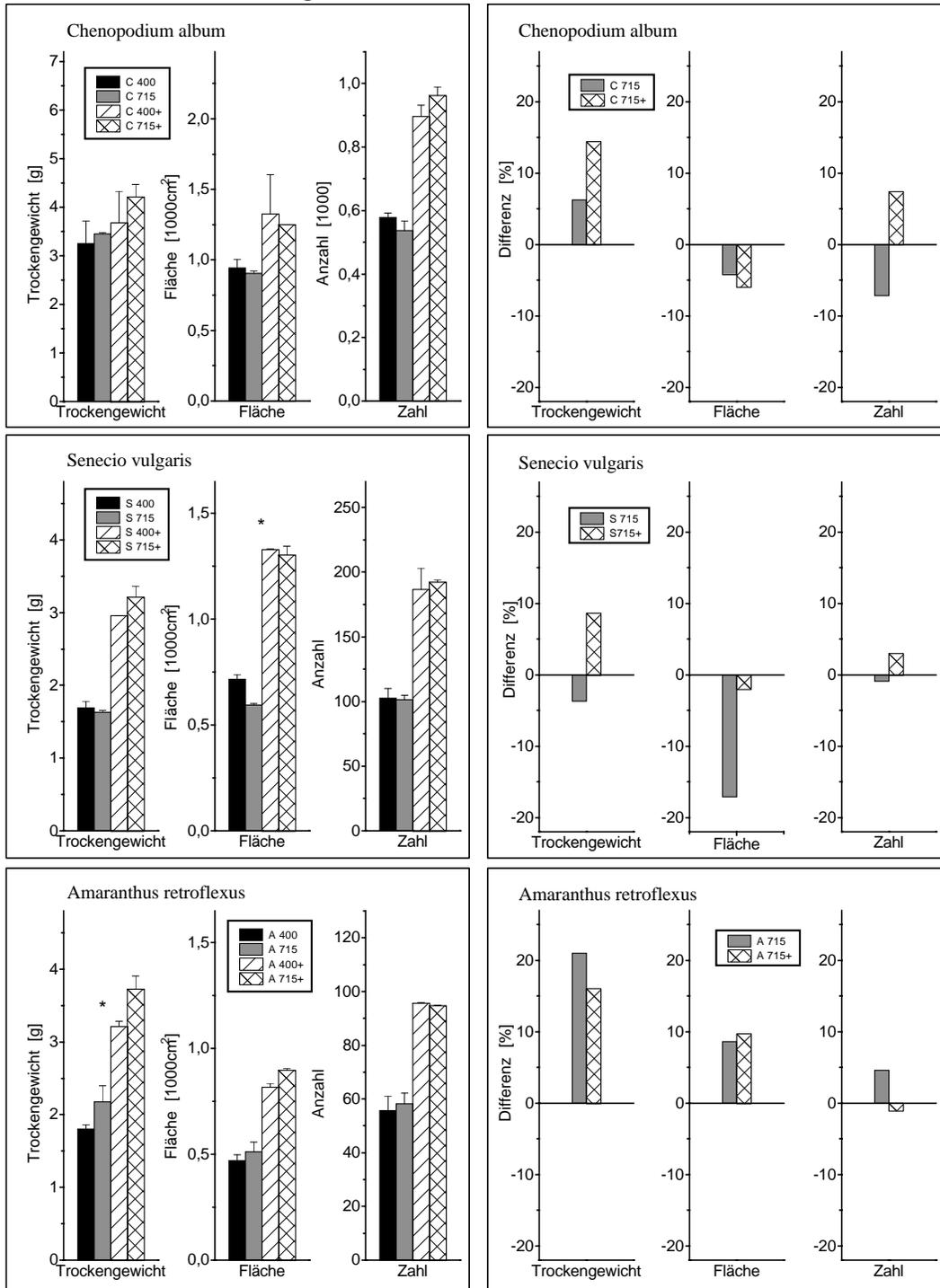


Abbildung 3.35: Blattgewicht, -fläche und -anzahl 2. Anzucht; linke Seite: Trockengewicht, Fläche und Anzahl der Blätter zum Zeitpunkt der Ernte; rechte Seite: relative Differenz von Trockengewicht, Fläche und Anzahl der Blätter zwischen den Varianten aus erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration und den Varianten aus Außenkonzentration

### 3.5.13 Verhältniswerte Blatt/Pflanze 2. Anzucht

In dieser Abbildungsseite sind die blattbezogenen Größen *LWR* (Leaf weight ratio), *LAR* (Leaf area ratio) und *SLA* (Specific leaf area) dargestellt. Ein deutlicher Düngeeffekt war bei diesen Verhältniswerten nicht erkennbar. Während sich die drei Parameter bei der ersten Anzucht zwischen der  $C_4$ -Pflanze *Amaranthus* und den  $C_3$ -Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio* um Größenordnungen unterschieden, ergaben bei der zweiten Anzucht *Chenopodium* und *Amaranthus* ähnliche, aber von *Senecio* verschiedene Ergebnisse. Der Vergleich der verschiedenen  $CO_2$ -Varianten zeigt, daß die drei Verhältniswerte bei allen drei Arten in beiden Düngestufen bei Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen niedriger lagen als in Kammern mit Umgebungsluft (Ausnahme *LWR* Amaranth). Eine Interaktion von Düngung und  $CO_2$ -Konzentration war nicht erkennbar. Ein Unterschied war erkennbar zwischen den relativen Differenzen der  $C_3$ - und  $C_4$ -Varianten. Das Verhältnis von Blattgewicht zu Pflanzengewicht (*LWR*) der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen war bei den  $C_3$ -Arten geringer, bei *Amaranthus* größer als bei den Vergleichspflanzen. Das Verhältnis von Blattfläche zu Pflanzengewicht (*LAR*) war bei den  $C_3$  Arten deutlich geringer (-10 – -25%), bei *Amaranthus* wenig verändert. Die  $C_3$ -Pflanzen konnten mit kleineren Blattflächen in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen mehr Biomasse erzeugen, wohingegen die  $C_4$ -Pflanze bei Steigerung der Gesamtbiomasse in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen die Blattfläche im gleichen Maß erhöht hat. Die *SLA* war bei *Chenopodium* Pflanzen in Kammern mit erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen deutlich, bei *Senecio* deutlich und signifikant, bei *Amaranthus* zwar signifikant, aber weniger deutlich geringer. Die Blätter wiesen für alle drei Arten bei Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen eine größere Dicke und/oder Dichte auf.

# LWR, LAR, SLA

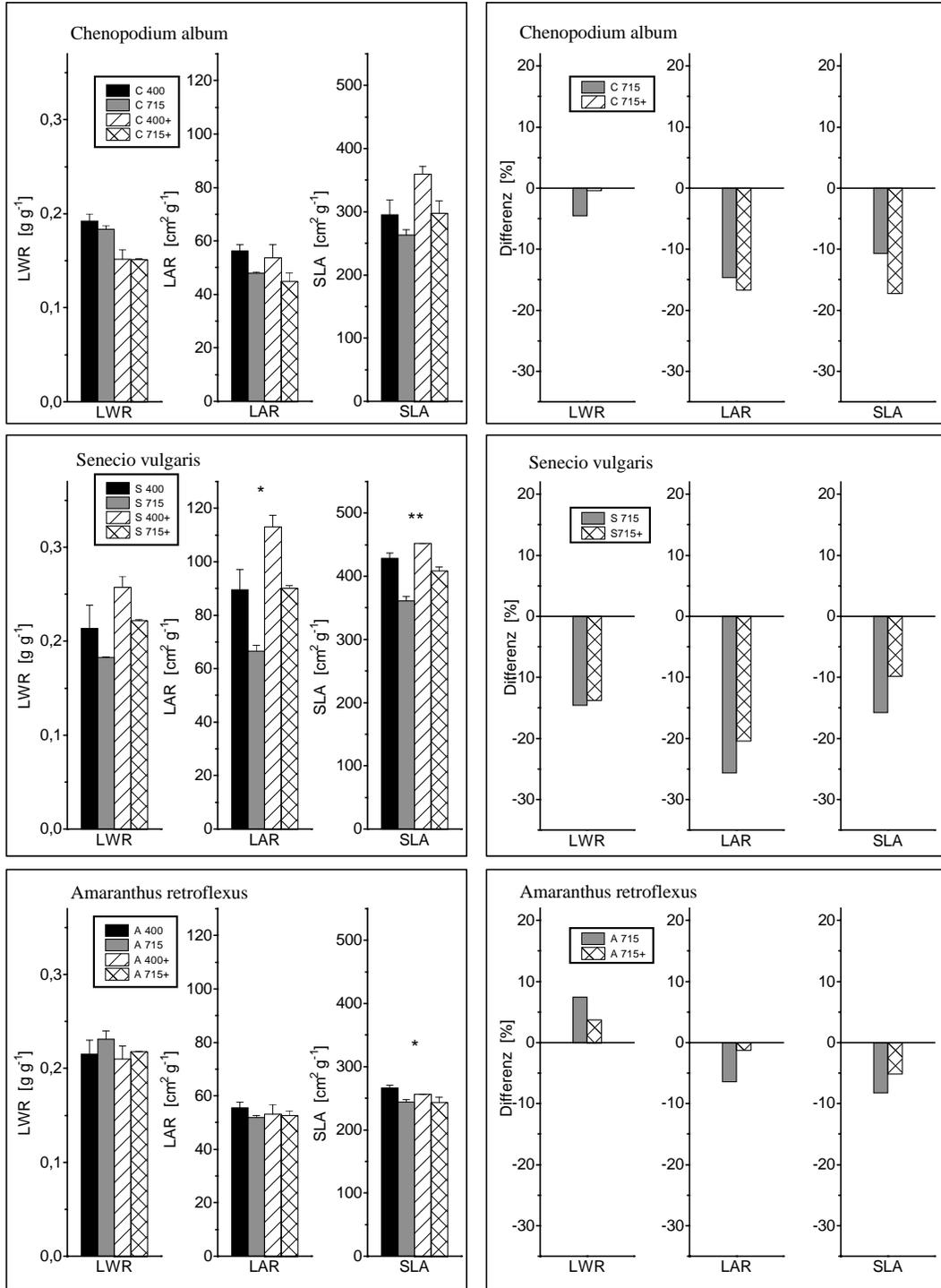


Abbildung 3.36: *LWR*, *LAR* und *SLA* 2.. Anzucht; linke Seite: *LWR*, *LAR* und *SLA* zum Zeitpunkt der Ernte; rechte Seite: relative Differenz von *LWR*, *LAR* und *SLA* zwischen den Varianten aus erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration und den Varianten aus Außenkonzentration

### 3.6 Stickstoffgehalt der Pflanzen

#### Stickstoffgehalt in % 1. Anzucht

Diese Abbildung gibt die Stickstoffgehalte der Wurzeln, des Sprosses inklusive generativer Biomasse, der Blätter und die daraus berechneten Stickstoffgehalte der Gesamtpflanze in % der Trockengewichte an. Zur Berechnung der Stickstoffgehalte der Gesamtpflanzen wurden die gemessenen Stickstoffgehalte der Organe mit deren Trockengewichten multipliziert. Die Produkte wurden addiert und durch die Gesamtbiomasse geteilt. Es wurden die Proben aus nur einer Open-top Kammer jeder CO<sub>2</sub>-Stufe gemessen. Die Stickstoffgehalte der einzelnen Organe lagen bei allen drei Arten in ähnlicher Größenordnung (Wurzel und Sproß: 0,7–1,7%, Blatt 2,2–3,2%, Gesamtpflanze 1,4–1,7%). Die Stickstoffgehalte im Blatt lagen bei der C<sub>4</sub>-Pflanze *Amaranthus* nicht deutlich unter den Stickstoffgehalten der C<sub>3</sub>-Pflanzen. In den Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen waren die Stickstoffgehalte der oberirdischen Organe und der Gesamtpflanzen durchweg niedriger als die Stickstoffgehalte der Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft. Auffallend ist die vergleichsweise deutlich geringere Stickstoffkonzentration in den Blättern der C<sub>4</sub>-Pflanze *Amaranthus* bei erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen (rel. Differenz -20%). In Bezug auf die Stickstoffgehalte der Wurzeln sind die deutlich erhöhten Werte der *Amaranthus* Pflanzen aus Kammern mit erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration bemerkenswert (rel. Differenz +30%). Die Stickstoffgehalte der Wurzeln von *Chenopodium* und *Senecio* aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen sind uneinheitlich verändert gegenüber den Wurzeln aus Kammern mit Umgebungsluft.

## Stickstoffgehalt in %

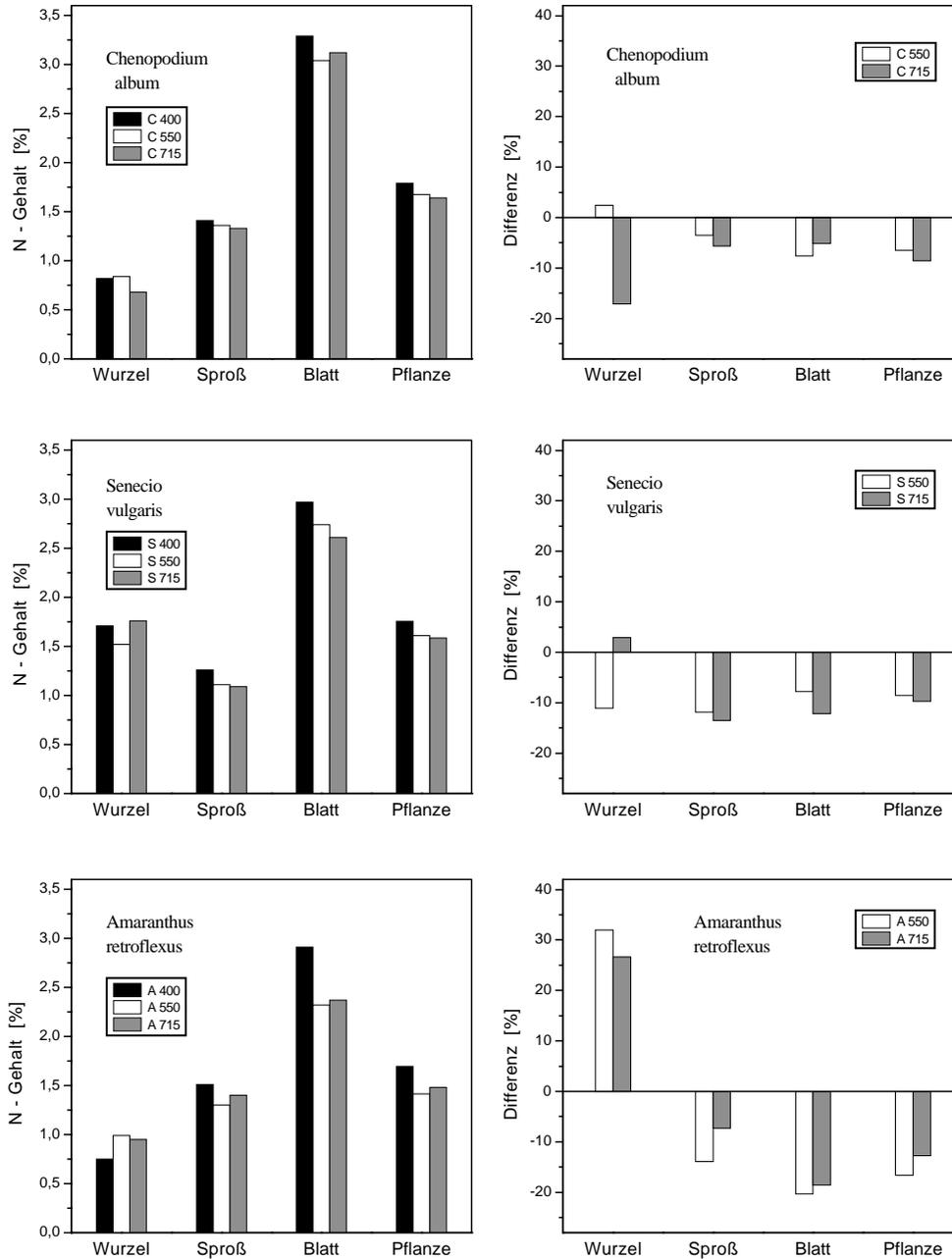


Abbildung 3.37: Stickstoffgehalte in % 1. Anzucht; linke Seite: Stickstoffgehalt der einzelnen Organe und der Gesamtpflanze im Verhältnis zum Trockengewicht, Angabe in %; rechte Seite: relative Differenz der Stickstoffgehalte in % zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration

## Stickstoffgehalt in g / Pflanze 1. Anzucht

Die Abbildung zeigt die Stickstoffgehalte in g pro Pflanze. Sie wurden durch Multiplikation aus den Stickstoffgehalten in % und den Trockengewichten der einzelnen Organe und der Gesamtpflanze berechnet. Der Gesamtstickstoffgehalt der Pflanze entspricht der Summe der Stickstoffgehalte der Organe. Er lag zwischen 80 und 100 mg. Da in einem Topf drei Pflanzen einer Art standen, wurden nach dieser Berechnung 240–300 mg Stickstoff von den Pflanzen aufgenommen. Die Analyse der Ausgangserde ergab einen Gehalt an direkt pflanzenverfügbarem Stickstoff von 175 mg pro Topf (125 mg  $\text{NO}_3\text{-N}$ ; 50 mg  $\text{NH}_3\text{-N}$ ). Durch das Gießen wurden nochmals ca. 25 mg Stickstoff mit dem Leitungswasser (16 mg  $\text{NO}_3\text{-N}$  pro Liter) hinzugefügt. Das Angebot an direkt pflanzenverfügbarem Stickstoff lag also bei 200 mg pro Topf. Bei der Analyse der Erde nach der Ernte lag der Gehalt an pflanzenverfügbarem Stickstoff im Bereich der Nachweisgrenze. Die Versorgung der Pflanzen mit dem aufgenommenen Stickstoff läßt sich durch Mineralisation erklären. Die Überlegungen zeigen aber auch, daß das Stickstoffangebot für die Pflanzen eher limitierend als optimal war. Während die relativen Stickstoffgehalte der Pflanzen in Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen in den oberirdischen Pflanzenteilen und in den Gesamtpflanzen durchweg niedriger lagen als in Kammern mit Umgebungsluft, waren die absoluten Gehalte uneinheitlich verändert. Die Stickstoffgehalte der Blätter waren in den Pflanzen, die in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen gewachsen waren, unverändert oder niedriger als in den Vergleichspflanzen. Besonders die *Amaranthus* Pflanzen hatten einen deutlich geringeren Gehalt an Stickstoff in den Blättern. Die Stickstoffgehalte der Wurzeln waren in den Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen zum Teil deutlich höher als die der Vergleichspflanzen. Die *Amaranthus* Pflanzen haben in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen weniger Stickstoff in den Blättern und mehr Stickstoff in den Wurzeln eingebaut als diejenigen, die in normalen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen aufgewachsen waren.

## Stickstoffgehalt in g / Pflanze

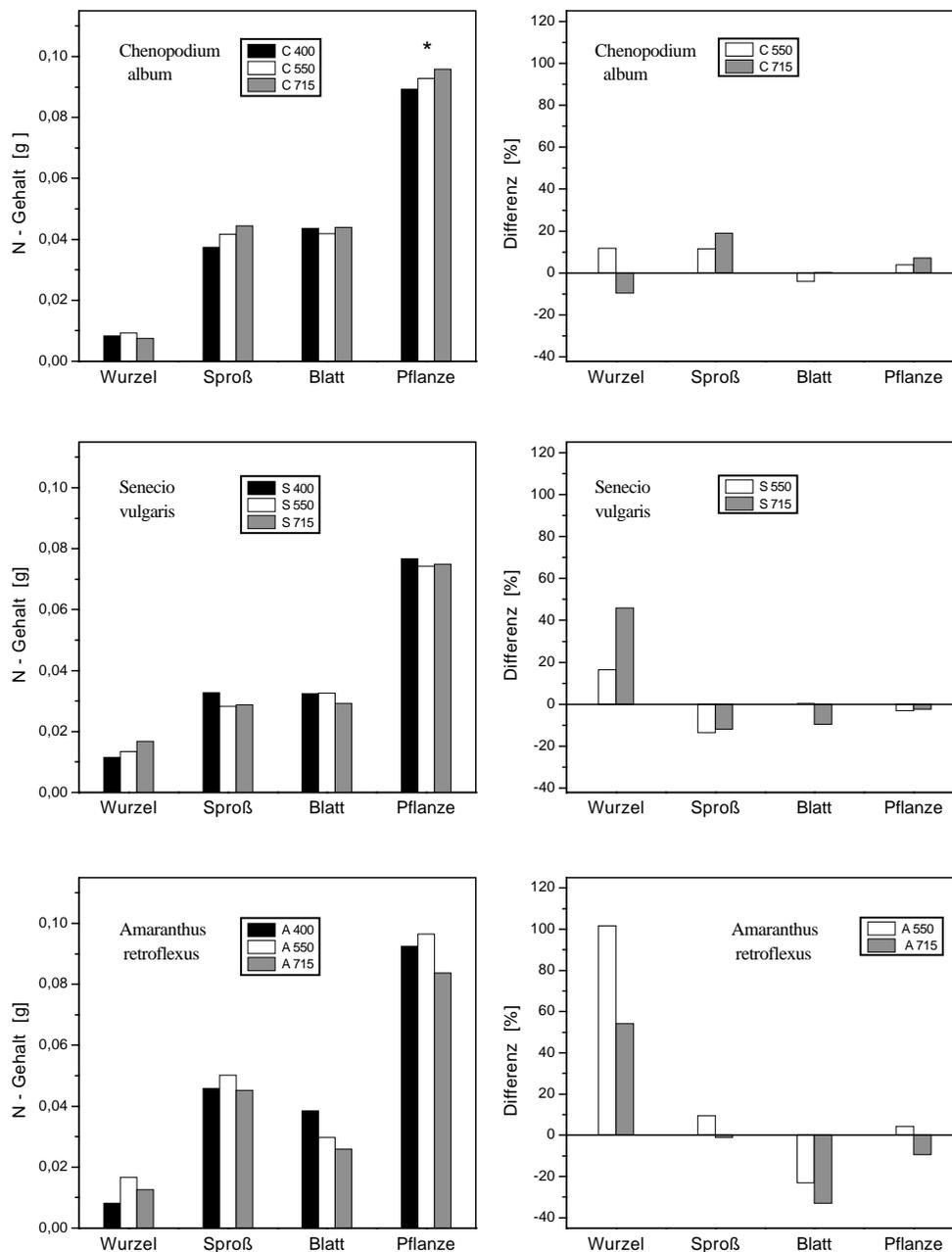


Abbildung 3.38: Stickstoffgehalte in g 1. Anzucht; linke Seite: Stickstoffgehalt der einzelnen Organe und der Gesamtpflanze, rechte Seite: relative Differenz der Stickstoffgehalte zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration

## Stickstoffgehalt im Blatt in % 1. Anzucht

Zur Bestimmung der Stickstoffgehalte im Blatt wurden zusätzlich zur Endernte (40.–42. Tag nach Anzucht) am 28. Tag nach Anzucht einzelne, ausgewachsene, nicht seneszenzente Blätter von den dafür angezogenen Pflanzen abgenommen. Die Analyse ergab ähnliche Stickstoffgehalte in allen Varianten zu beiden Zeitpunkten. Die Stickstoffgehalte der Blätter der C<sub>4</sub>-Pflanze *Amaranthus* waren nicht deutlich niedriger als die der C<sub>3</sub>-Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio*. Bei *Senecio* waren die Stickstoffgehalte in den Blättern der Endernte niedriger als in den Blättern vom 28. Tag nach Anzucht. Bei *Chenopodium* und *Senecio* zeigten sich diesbezüglich keine Unterschiede. Betrachtet man die Blätter aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen im Vergleich zu Blättern aus Umgebungsluft, so zeigt sich, daß die Stickstoffgehalte in Blättern der Varianten aus erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in allen Varianten und zu beiden Probezeitpunkten unter denen der Vergleichspflanzen lagen, wobei die einzelnen Unterschiede jeweils nicht signifikant waren. Bemerkenswert ist die gegenüber *Chenopodium* und *Senecio* deutliche Änderung der Stickstoffgehalte bei den *Amaranthus* Pflanzen.

## Stickstoff - Gehalt im Blatt in %

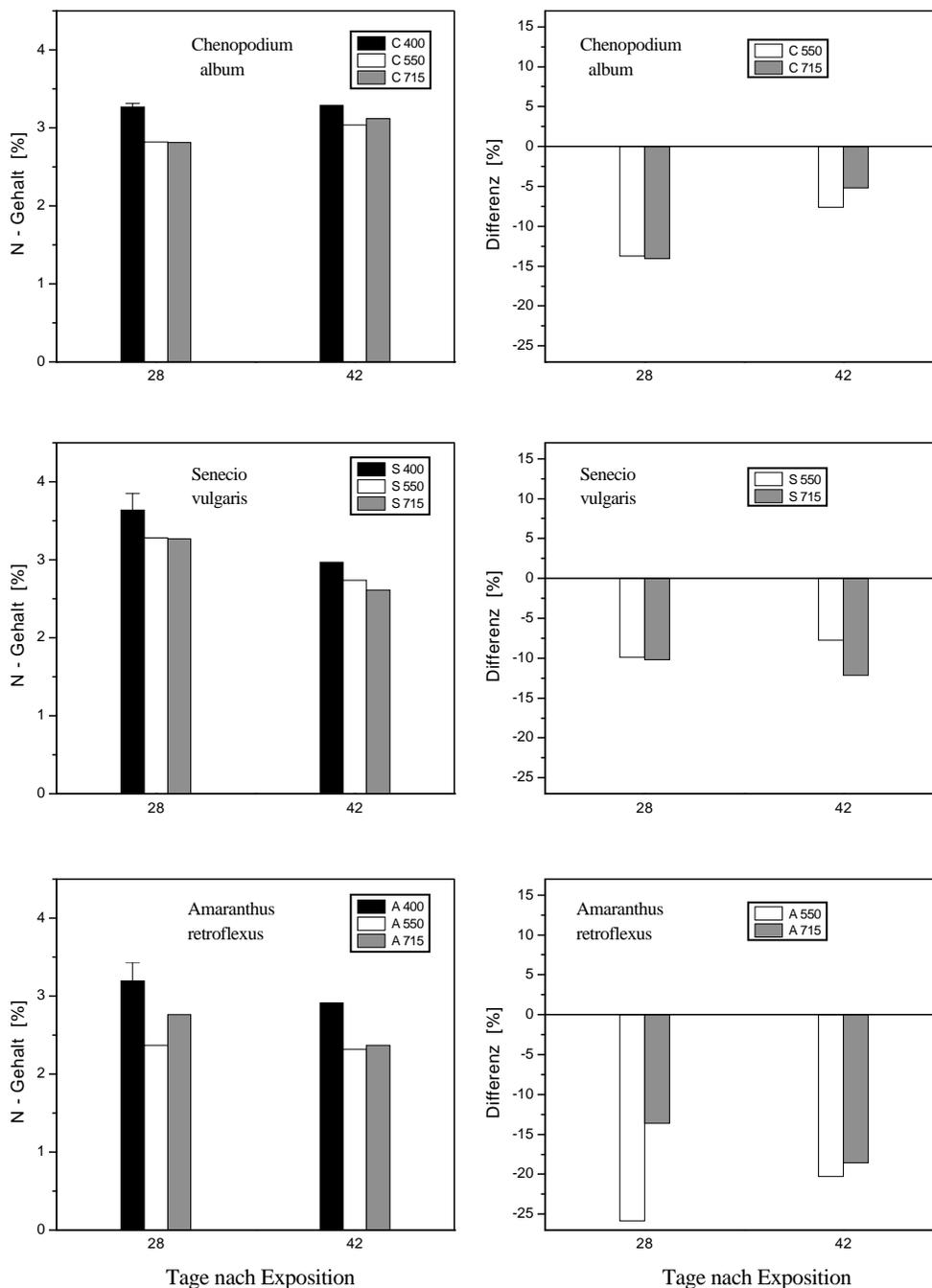


Abbildung 3.39: Stickstoffgehalt im Blatt in % 1. Anzucht am Tag 28 und 42 der Exposition; linke Seite: Stickstoffgehalt der Blätter im Verhältnis zu ihrem Trockengewicht, Angabe in %; rechte Seite: relative Differenz der Stickstoffgehalte zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration

## Stickstoffgehalt in % 2. Anzucht

Die Stickstoffkonzentrationen der einzelnen Organe waren bei allen drei Arten ähnlich, mit Ausnahme der Stickstoffkonzentrationen der Blätter. Die Blätter von *Amaranthus* wiesen sowohl in der ungedüngten als auch in der gedüngten Variante im Vergleich zu den beiden C<sub>3</sub> Arten geringere Konzentrationen auf. Der Vergleich der CO<sub>2</sub>-Varianten ergab für alle drei Arten, beide Düngestufen und alle Organe (Ausnahme: Wurzel *Amaranth*) geringere Stickstoffkonzentrationen der 715  $\mu\text{l}^{-1}$  Varianten. Dieser CO<sub>2</sub>-Effekt war in fast allen Fällen signifikant. Am deutlichsten war diese Absenkung der Stickstoffkonzentration in den Blättern von *Senecio* mit rund 0,7% geringeren Stickstoffgehalten in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration (rel. Differenz -22%). Die größte relative Differenz wies der Sproß von *Senecio* auf (rel. Differenz -33%). Die Reaktion der gedüngten Varianten entsprach mit Ausnahme der Wurzel von *Senecio* der Reaktion der ungedüngten Varianten. Die Reduktion der Stickstoffkonzentrationen war bei allen drei Arten für den Sproß und für die Blätter deutlicher als für die generative Biomasse. Bei Betrachtung der relativen Differenzen der Gesamtpflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft und erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen zeigte *Senecio* die größten Unterschiede (rel. Differenz -30%), gefolgt von *Chenopodium* (rel. Differenz -15%) und *Amaranthus* (rel. Differenz -10%).

# Stickstoffgehalt in %

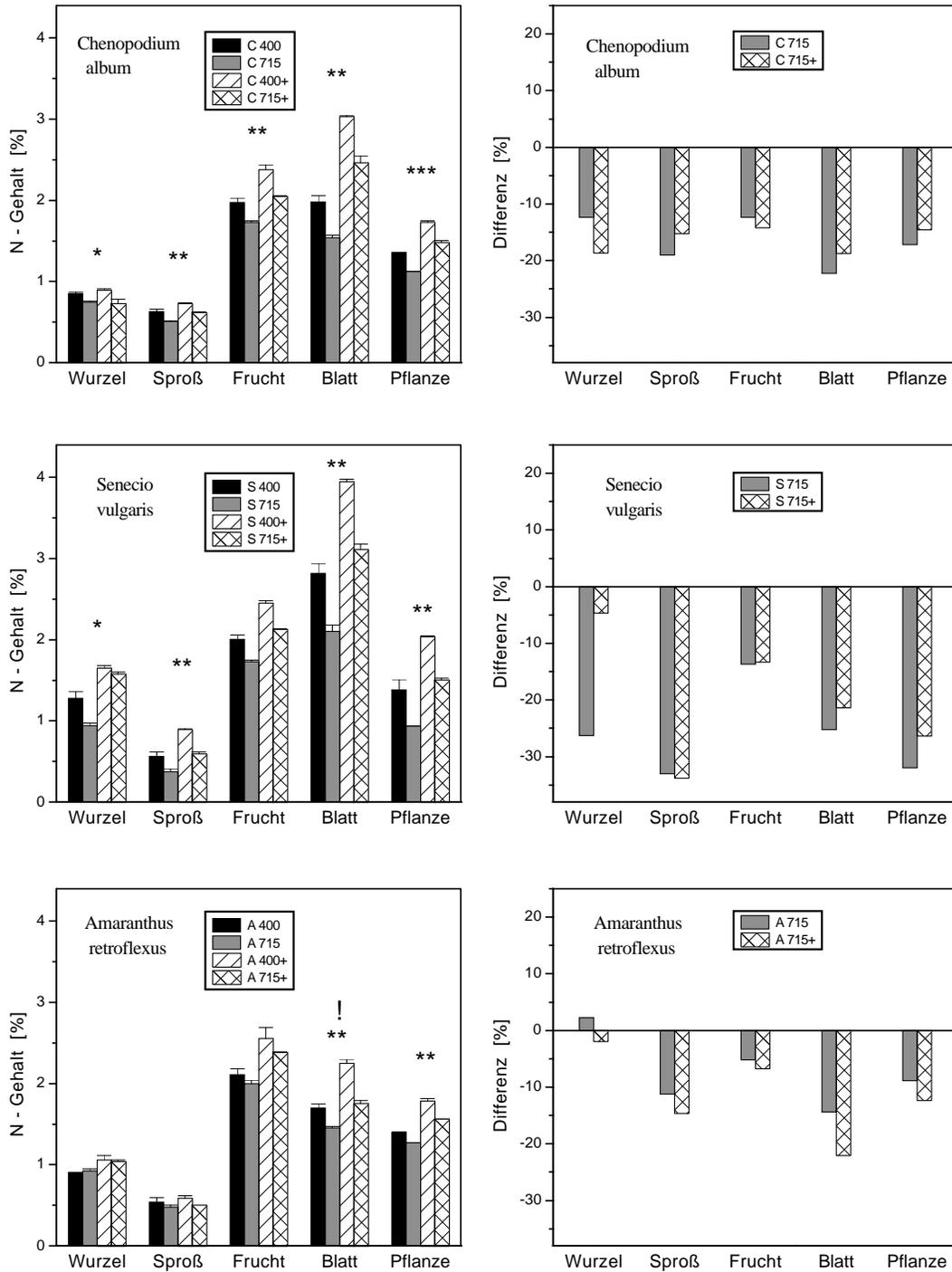


Abbildung 3.40: Stickstoffgehalte in % 2. Anzucht; linke Seite: Stickstoffgehalt der einzelnen Organe und der Gesamtpflanze im Verhältnis zum Trockengewicht, Angabe in %; rechte Seite: relative Differenz der Stickstoffgehalte in % zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration

## Stickstoffgehalt in g / Pflanze 2. Anzucht

Die Abbildung stellt die Stickstoffgehalte in Gramm dar, die aus den Stickstoffkonzentrationen und den Trockengewichten berechnet wurden. Die Stickstoffgehalte zeigen deutlich den Einfluß der Düngung. Die ungedüngten Pflanzen enthielten zwischen 300 und 400 mg Stickstoff pro Gefäß, die gedüngten zwischen 700 und 800 mg. Das Angebot an direkt pflanzenverfügbarem Stickstoff in der Ausgangserde und aus dem Gießwasser lag bei 200 mg und die gedüngte Stickstoffmenge betrug 500 mg pro Gefäß. In den Bodenproben, die nach der Ernte genommen wurden, waren die Stickstoffgehalte bis auf die Nachweisgrenze herabgesetzt. Die gedüngte Stickstoffmenge lag am Ende der Expositionsperiode nicht als löslicher Stickstoff vor, sie ist von den Pflanzen und/oder Mikroorganismen aufgenommen und als organischer Stickstoff festgelegt worden. Die in den gedüngten Pflanzen gegenüber den ungedüngten zusätzlich gefundene Stickstoffmenge entspricht der mit dem Dünger zugegebenen Menge an Stickstoff. Die über das Angebot an direkt pflanzenverfügbarem Stickstoff hinaus aufgenommene Stickstoffmenge ist durch Mineralisation erklärbar. Die Anteile der verschiedenen Organe an der Gesamtstickstoffmenge waren zwischen den drei Arten ähnlich, mit Ausnahme des Stickstoffgehaltes in der generativen Biomasse von *Senecio*, der niedriger lag als der von *Chenopodium* und *Amaranth*. Es war in der Verteilung des Stickstoffes auf die Organe und in den Stickstoffgehalten der Blätter kein deutlicher Unterschied zwischen den C<sub>3</sub>- und den C<sub>4</sub>-Pflanzen erkennbar, obwohl die Stickstoffkonzentrationen in den Blättern von *Amaranthus* niedriger waren als bei *Chenopodium* und *Senecio*. Dies wurde durch die relativ große Blattbiomasse ausgeglichen. Während die Stickstoffkonzentrationen der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in fast allen Pflanzenteilen deutlich niedriger lagen als die der Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft, waren die Stickstoffgehalte uneinheitlich verändert. Die Stickstoffmengen in den Gesamtpflanzen waren bei *Chenopodium* in Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen wenig geringer, bei *Senecio* deutlich und signifikant geringer, bei *Amaranthus* in der ungedüngten Variante wenig höher und in der gedüngten Variante wenig geringer als bei den 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten gleicher Düngestufe. Im Vergleich mit den anderen Organen sind die relativen Differenzen der Stickstoffgehalte in den Blättern der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten am deutlichsten negativ bzw. am wenigsten positiv gegenüber den 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Vergleichspflanzen (Ausnahme Wurzel von *Chenopodium* gedüngt).

# Stickstoffgehalt in g / Pflanze

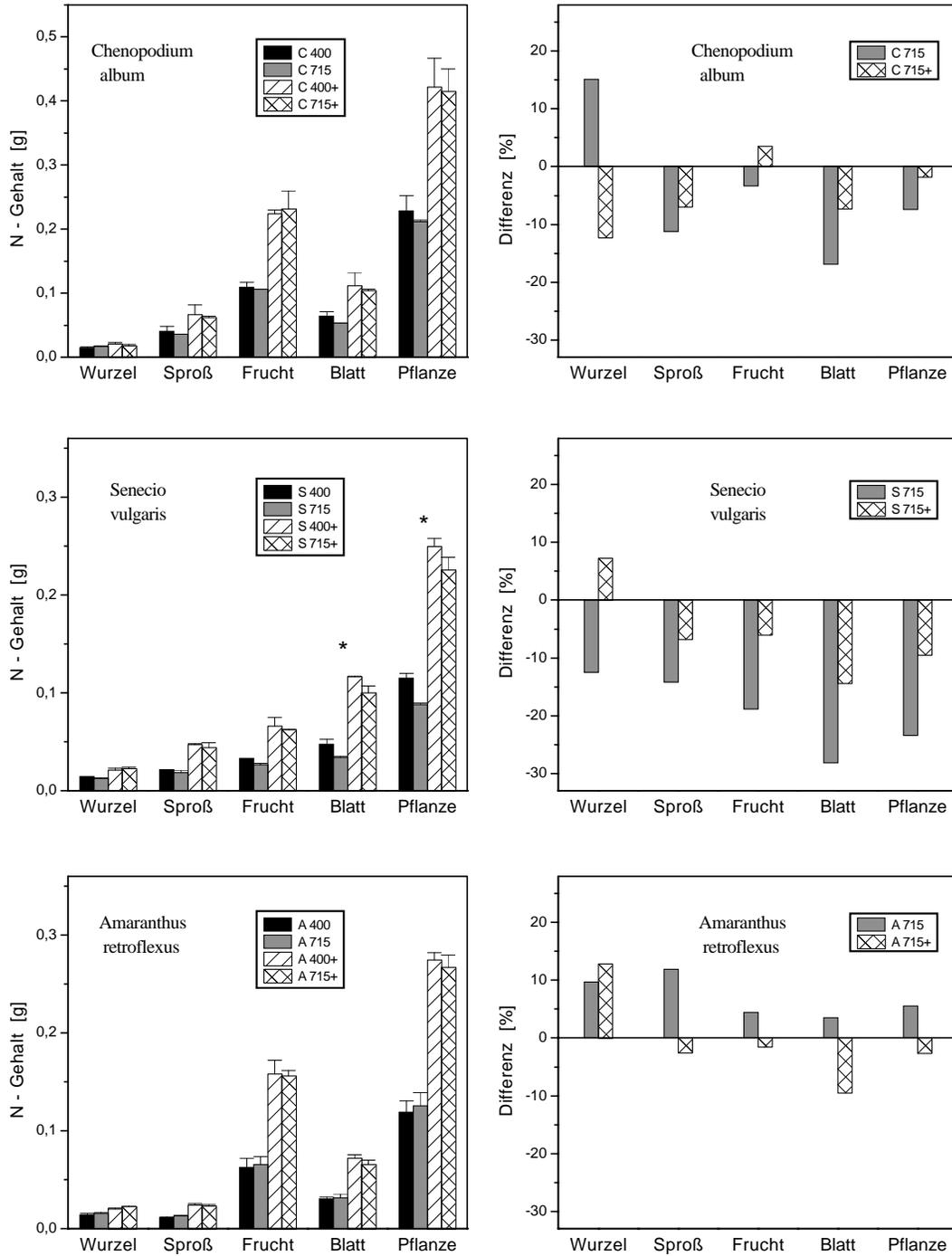


Abbildung 3.41: Stickstoffgehalte in g 2. Anzucht; linke Seite: Stickstoffgehalt der einzelnen Organe und der Gesamtpflanze, rechte Seite: relative Differenz der Stickstoffgehalte zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration

## Stickstoffgehalt im Blatt in % 2. Anzucht

Für die Bestimmung der Stickstoffkonzentrationen in den Blättern wurden am 17. und 38. Tag nach der Exposition ausgewachsene, nicht seneszente Blätter von den Pflanzen abgenommen. Die Stickstoffgehalte vom 40., 43. bzw. 46. Tag nach Anzucht wurden aus der gesamten Blattbiomasse der Ernte bestimmt. Deutlich zu erkennen sind die im Vergleich zum ersten Termin geringeren Stickstoffgehalte in den Proben der späteren Termine. Die C<sub>4</sub> Pflanze *Amaranthus* wies dabei im Vergleich zu den C<sub>3</sub> Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio* geringere Stickstoffkonzentrationen in den Blättern auf. Dieser Unterschied war in den Proben vom 17. Tag nach Exposition deutlicher als in den Proben vom Ende der Expositionsperiode. Der Einfluß der Düngung kommt in den höheren Stickstoffkonzentrationen der Blätter der gedüngten Varianten im Vergleich mit den Blättern der ungedüngten Varianten zum Ausdruck. Die Stickstoffkonzentrationen waren in den Blättern der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten mit einer Ausnahme (*Amaranthus* gedüngt 38. Tag nach Exposition) geringer als in den vergleichbaren 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Dieser Unterschied war am 17. Tag nach Exposition bei *Chenopodium* sehr deutlich und signifikant, bei *Senecio* und *Amaranthus* weniger stark ausgeprägt. In den Blättern, die am 38. Tag nach Exposition genommen wurden, waren die Unterschiede bei *Senecio* deutlich, aber nicht signifikant, bei *Amaranthus* nicht erkennbar. In der Erntebiomasse waren die Unterschiede zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten bei allen drei Arten signifikant.

# Stickstoff - Gehalt im Blatt in %

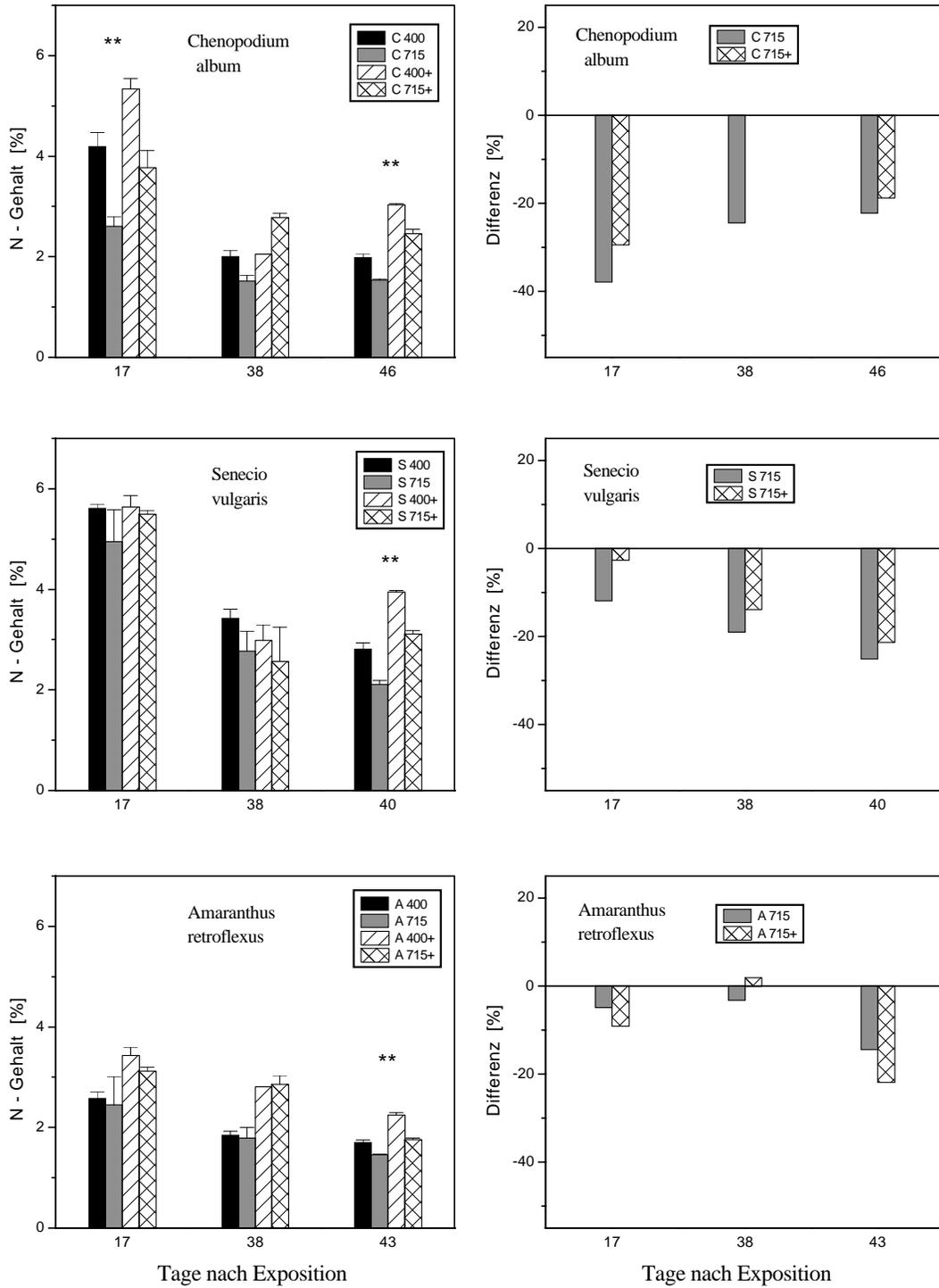


Abbildung 3.42: Stickstoffgehalt im Blatt in % 2. Anzucht am Tag 17 und 38 nach Exposition und bei der Ernte; linke Seite: Stickstoffgehalt der Blätter im Verhältnis zu ihrem Trockengewicht, Angabe in %; rechte Seite: relative Differenz der Stickstoffgehalte zwischen den Varianten in erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentration und den Varianten in Außenkonzentration

## 3.7 Ergebnisse der Gaswechsellmessungen

### 3.7.1 Tagesgänge

#### Tagesgang von *Chenopodium album* am 15.07.95

Der 15.07.95 war wechselnd bewölkt, die Durchschnittstemperatur für die Zeit von 8–20 Uhr lag bei 28°C, die Maximaltemperatur bei 32°C. Die relative Luftfeuchte lag im Durchschnitt bei 65% mit einem Minimum von 55%. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400	550	715
Transpiration [ml]	145	119	122
Wassergehalt abends [Vol %]	36,9	38,0	37,9
Wasserspannung abends [hPa]	412	315	320

Die Darstellung der stomatären Leitfähigkeit ( $g_s$ ) zeigt für das Blatt der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante eine am Morgen ansteigende und ab 11 Uhr fallende stomatäre Leitfähigkeit. Das Blatt der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante hatte bei allen Messungen im Verlauf des Tages niedrige stomatäre Leitfähigkeiten. Die gemessenen Werte der stomatären Leitfähigkeit sind im Vergleich zu den Werten der 2. Anzucht niedrig

Die Werte der Transpiration ( $E$ ) stiegen im Verlauf des Tages und erreichten in den Messungen um 17 Uhr ihr Maximum, um danach abzusinken. Sie spiegeln den Verlauf des Wasserdampfdefizites der Luft wider. Die relativ hohen stomatären Leitfähigkeiten der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante am Vormittag sind nicht mit hohen Transpirationsraten gekoppelt, da zu dieser Zeit das Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft gering war.

Die gemessenen Photosyntheseraten ( $A$ ) zeigten am Vormittag keinen deutlichen Unterschied zwischen den Varianten. Bei den Messungen ab 16 Uhr hatte das Blatt der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante geringere Photosyntheseraten als das Blatt der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

Die interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen ( $C_i$ ) waren im Verlauf des Tages relativ konstant und lagen deutlich voneinander getrennt.

Die Verhältnisse von interzellulärer zu externer CO<sub>2</sub>-Konzentration ( $C_i/C_a$ ) lagen dicht beieinander und schwankten im Verlauf des Tages zwischen Werten von 0,6 und 1.

Der Wassernutzungskoeffizient ( $WUE$ ) sank im Verlauf des Tages bei steigendem Wassersättigungsdefizit der Luft, um am Abend bei sinkendem Wassersättigungsdefizit wieder anzusteigen. Die Werte der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen dabei nicht immer deutlich, aber durchgehend über den Werten der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

## Chenopodium 15.07.95

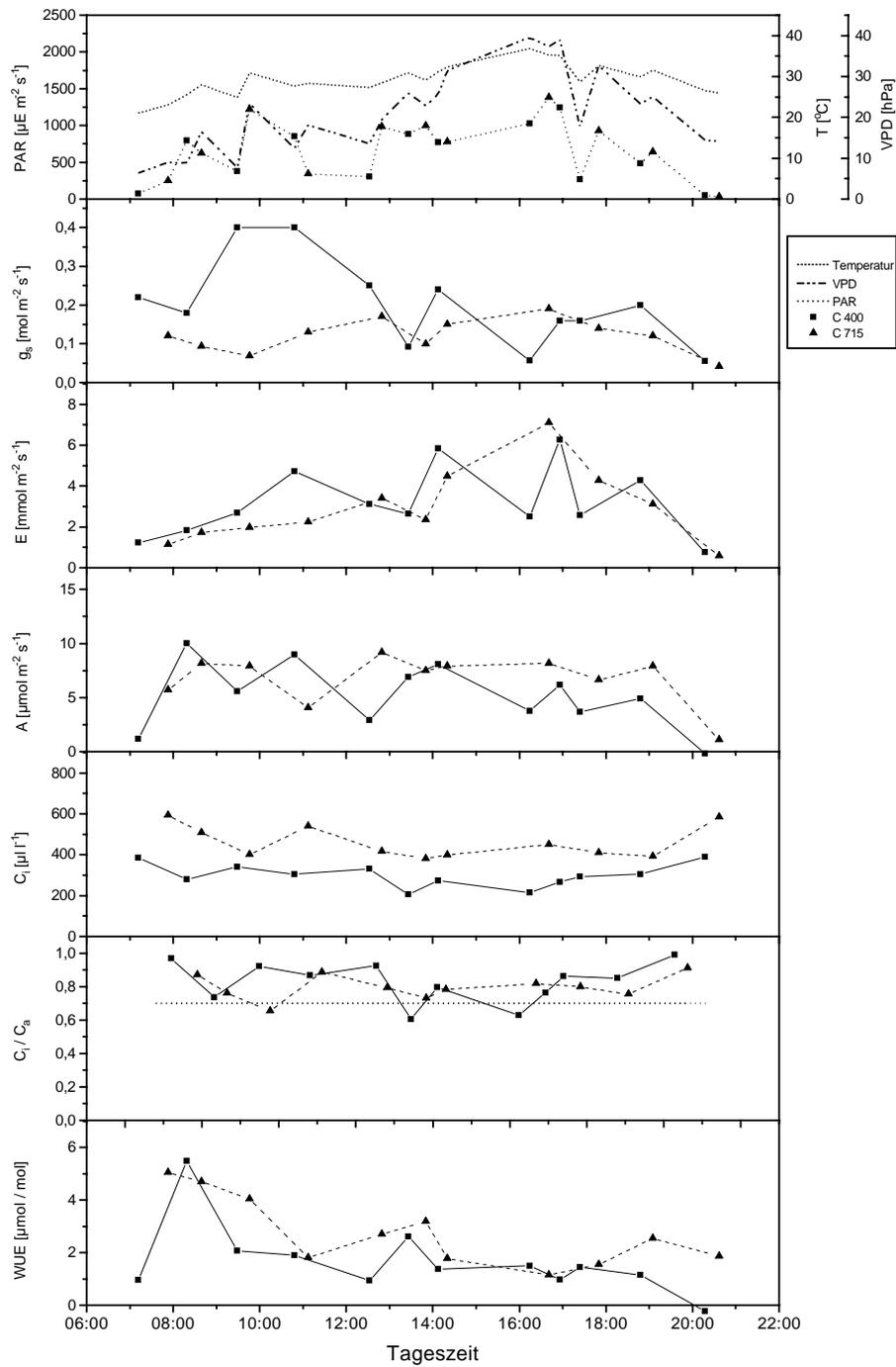


Abbildung 3.43: *Chenopodium album* 15.07.1995; photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), Wasserdampfsättigungsdefizit (VPD), Temperatur (T), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate (E), Photosyntheserate (A), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mitteleuropäische Zeit)

### Tagesgang von *Chenopodium album* am 19.08.95

Der 19.08.95 war warm und sonnig mit einer Schlechtwetterperiode am Mittag. Die Durchschnittstemperatur für die Zeit von 8–20 Uhr lag bei 32°C, die Maximaltemperatur bei 38°C. Die relative Luftfeuchte lag im Durchschnitt bei 55% mit einem Minimum von 47%. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400	715	400+	715+
Transpiration [ml]	271	385	264	352
Wassergehalt abends [Vol %]	47,9	42,7	48,2	44,2
Wasserspannung abends [hPa]	137	363	133	271

Die stomatäre Leitfähigkeit war im Verlauf des Tages konstant mit einer leicht fallenden Tendenz. Die Leitfähigkeit stieg morgens mit steigender Strahlung leicht an, um abends bei untergehender Sonne deutlich zurückzugehen. Die Werte der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten lagen am Vormittag deutlich, am Nachmittag tendenziell über den Werten der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Ein Effekt der Düngung auf die stomatäre Leitfähigkeit war nicht zu erkennen.

Im Gegensatz zur stomatären Leitfähigkeit stieg die Transpirationsrate analog zu dem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft gegen Nachmittag an.

Die Photosyntheserate zeigte parallel zur Strahlung einen deutlichen Tagesgang. Die Werte der ungedüngten und gedüngten 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten lagen bei Messungen mit hohen Strahlungsintensitäten deutlich über den Werten der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Die gemessenen maximalen Photosyntheseraten lagen bei 35 bzw 25  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Sowohl die Werte der stomatären Leitfähigkeit als auch die Photosyntheseraten lagen deutlich über den bei der ersten Anzucht gemessenen Werten.

Die Werte der interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentration unterschieden sich deutlich zwischen den verschiedenen CO<sub>2</sub>-Varianten, mit großen Schwankungen und leicht fallender Tendenz bei den Messungen an 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Dagegen waren die interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten fast konstant.

Das Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration war bei beiden CO<sub>2</sub>-Varianten gleich.

Die Wassernutzungskoeffizienten nahmen im Verlauf des Vormittags mit steigendem Wassersättigungsdefizit der Luft ab. Sie lagen im Verlauf des gesamten Tages bei den 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten auf Grund höherer Photosyntheseraten bei gleichen bis tendenziell geringeren Transpirationsraten über den Wassernutzungskoeffizienten der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten.

## Chenopodium 19.08.95

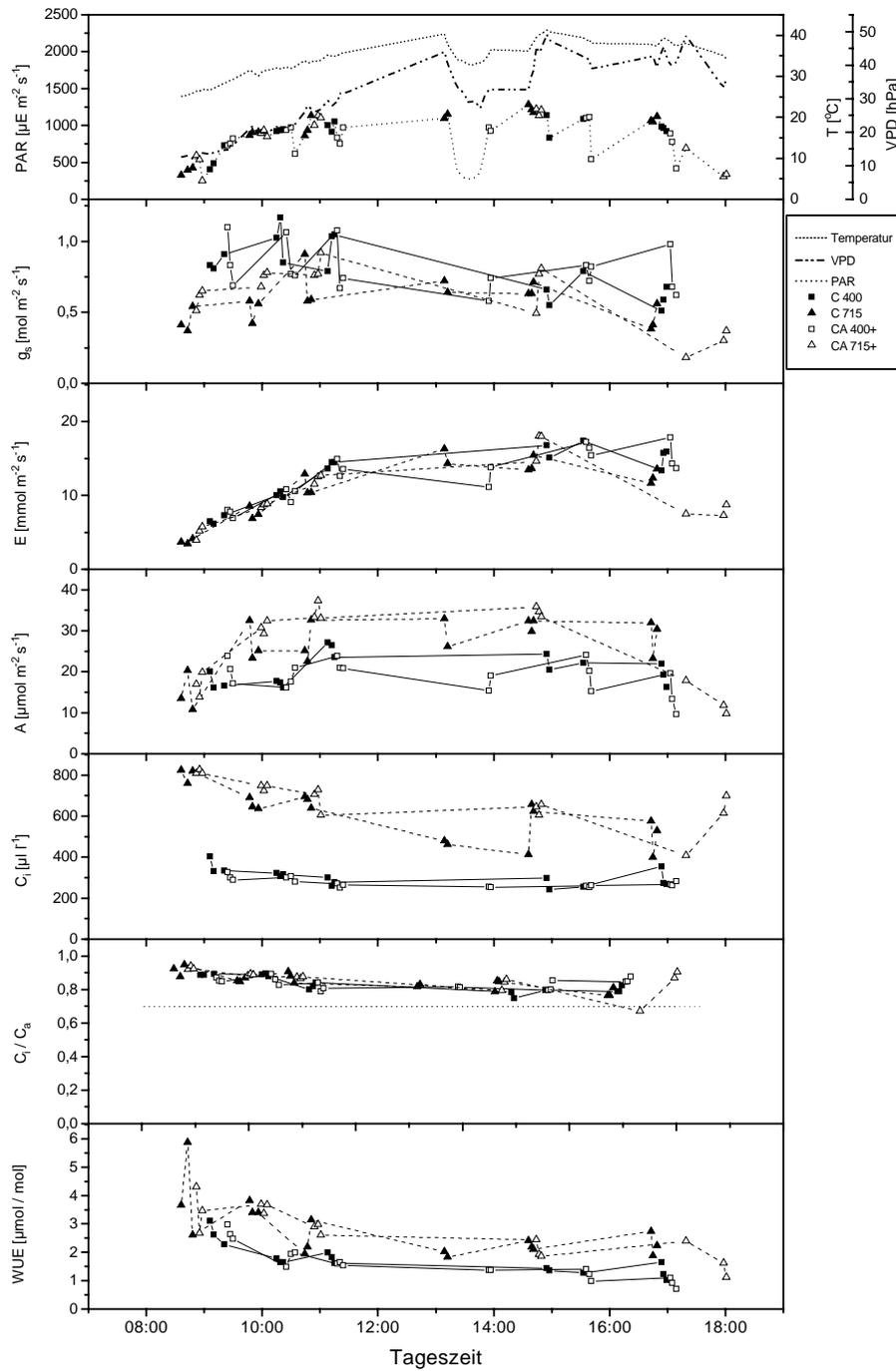


Abbildung 3.44: *Chenopodium album* 19.08.1995; photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), Wasserdampfsättigungsdefizit (VPD), Temperatur (T), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate (E), Photosyntheserate (A), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mitteleuropäische Zeit)

### Tagesgang von *Chenopodium album* am 30.08.95

Der 30.08.95 war kühl und wechselnd bewölkt. Die Durchschnittstemperatur für die Zeit von 8–20 Uhr lag bei 18°C, die Maximaltemperatur bei 25°C. Die relative Luftfeuchte lag im Durchschnitt bei 78% mit einem Minimum von 62%. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400	715	400+	715+
Transpiration [ml]	213	131	314	251
Wassergehalt abends [Vol %]	56,2	59,9	51,6	54,5
Wasserspannung abends [hPa]	30	14	71	40

Die stomatären Leitfähigkeiten der gedüngten 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante waren deutlich höher als die der anderen Varianten. Die Werte waren im Verlaufe des Tages annähernd konstant, mit einer zum Nachmittag leicht fallenden Tendenz.

Die Transpirationsraten zeigten einen Tagesgang parallel zu dem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft. Die Werte der gedüngten Varianten lagen über den Werten der ungedüngten Varianten, wobei die 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten gegenüber den 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten die geringeren Transpirationsraten aufwiesen.

Die Photosyntheseraten zeigten einen Tagesgang parallel zur Strahlung. Die gedüngte 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante wies bei hohen Strahlungsintensitäten deutlich höhere Photosyntheseraten auf, als die drei anderen Varianten.

Die berechneten interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen lagen für die CO<sub>2</sub>-Varianten deutlich getrennt, während die Verhältnisse der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration bei allen Varianten gleich waren. Bei geringer Strahlungsintensität morgens und abends lagen die Quotienten bei einem Wert nahe 1, während sie bei höheren Strahlungsintensitäten bei Werten um 0,7 lagen.

Die Werte der Wassernutzungskoeffizienten lassen weder eine Veränderung im Verlauf des Tages noch einen Unterschied zwischen den Varianten erkennen.

## Chenopodium 30.08.95

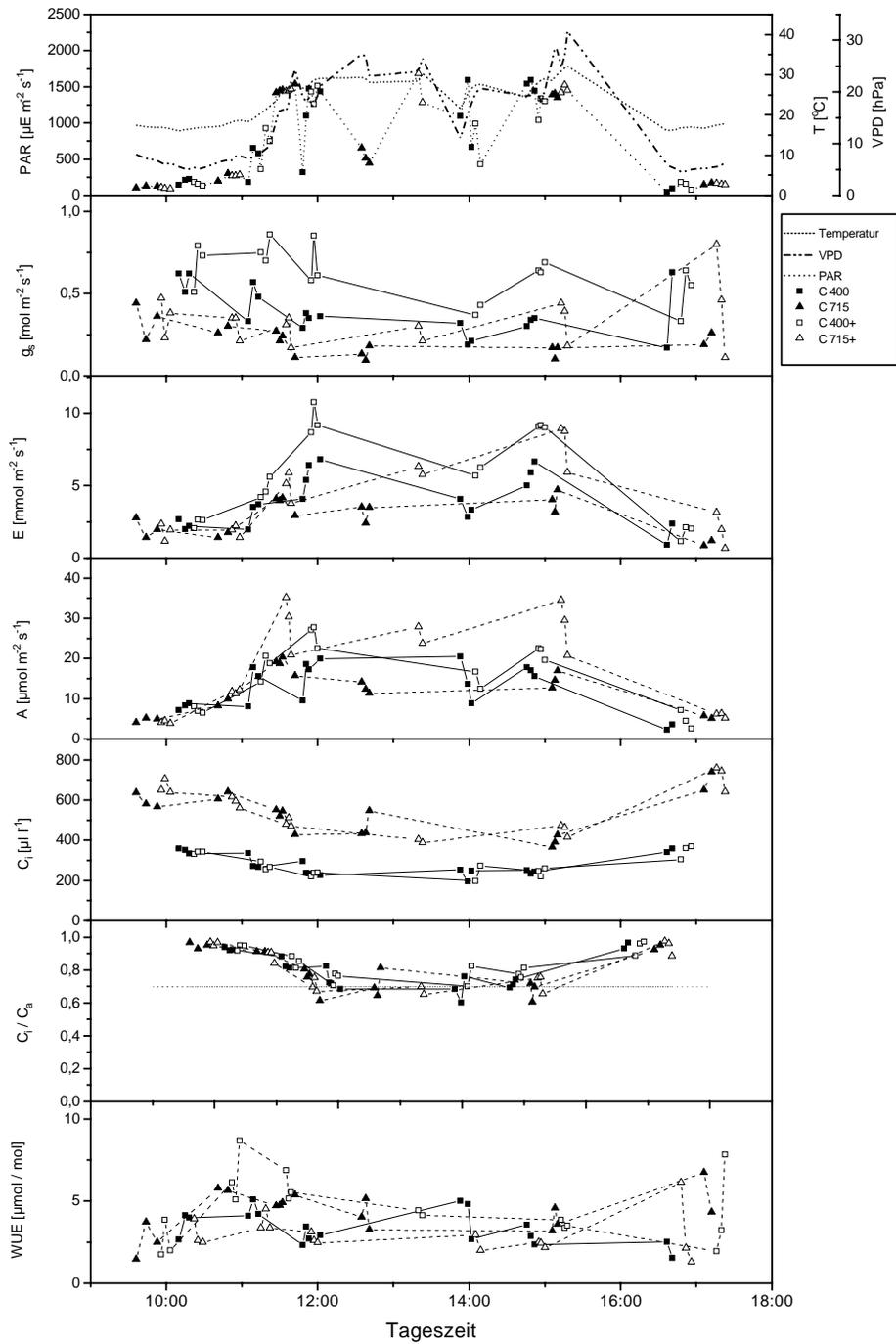


Abbildung 3.45: *Chenopodium album* 30.08.1995; photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), Wasserdampfsättigungsdefizit (VPD), Temperatur ( $T$ ), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate ( $E$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mitteleuropäische Zeit)

## Tagesgang von *Chenopodium album* am 10.09.95

Der 10.09.95 war nach einer mehrwöchigen Schlechtwetterperiode relativ sonnig und warm. Die Durchschnittstemperatur für die Zeit von 8–20 Uhr lag bei 26°C, die Maximaltemperatur bei 32°C. Die relative Luftfeuchte lag im Durchschnitt bei 68% mit einem Minimum von 56%. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400	715	400+(715)	715+(400)
Transpiration [ml]	659	488	470	505
Wassergehalt abends [Vol %]	43,8	51,6	54,5	52,9
Wasserspannung abends [hPa]	378	75	40	53

Nachdem am 08.09.95 Töpfe mit gedüngten Varianten zwischen den 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  und 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammern vertauscht worden waren, wurden diese Pflanzen am 10.09.95 bezüglich ihres Gaswechsels verglichen. Es wurden in jeder Kammer Messungen an zwei Pflanzen durchgeführt, die in dieser Kammer aufgewachsen waren, und eine Messung an der Pflanze, die in einer Kammer der jeweils anderen Konzentrationsstufe gewachsen war. Es wurden nur Messungen an gedüngten Pflanzen durchgeführt, da die Blätter der ungedüngten Pflanzen sichtbare Seneszenzerscheinungen aufwiesen.

Die Werte der stomatären Leitfähigkeit, der Transpirations- und der Photosyntheseraten zeigten einen der Strahlung parallelen Tagesgang. Die Pflanzen, die während der Messungen in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer standen, wiesen höhere stomatäre Leitfähigkeiten auf als die Pflanzen in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer. Die in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer aufgewachsenen Pflanzen zeigten dabei die höchsten Leitfähigkeiten. Die Pflanze, die von der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  in die 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer umgesetzt worden war, wies die geringsten stomatären Leitfähigkeiten auf.

Die 700  $\mu\text{l l}^{-1}$  Pflanzen in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer zeigte die mit Abstand geringste Photosyntheserate, während die 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Pflanze in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer die höchste Photosyntheserate bei geringer stomatärer Leitfähigkeit aufwies. Die nicht vertauschten Exemplare wiesen in etwa gleich Photosyntheseraten auf.

Die interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen unterschieden sich analog zu den CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in den Kammern, in denen die Pflanzen gemessen wurden. Das Verhältnis zwischen interzellulärer zu externer CO<sub>2</sub>-Konzentration war bei den Pflanzen, die in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer aufgewachsen waren, höher als das Verhältnis bei den in 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammern aufgewachsenen Pflanzen.

Der Wassernutzungskoeffizient war bei den Messungen an der Pflanze am größten, die in 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  aufgewachsen war und in 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  gemessen wurde, gefolgt von den beiden Varianten, die in der Kammer gemessen wurden, in der sie aufgewachsen waren. Die 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  und die 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Pflanzen wiesen also gleiche Wassernutzungskoeffizienten auf, wenn sie in ihrer gewohnten Umgebung gemessen wurde. Die Pflanze aus der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer, die in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer gemessen wurde, zeigte die niedrigsten Wassernutzungskoeffizienten.

## Chenopodium 10.09.95

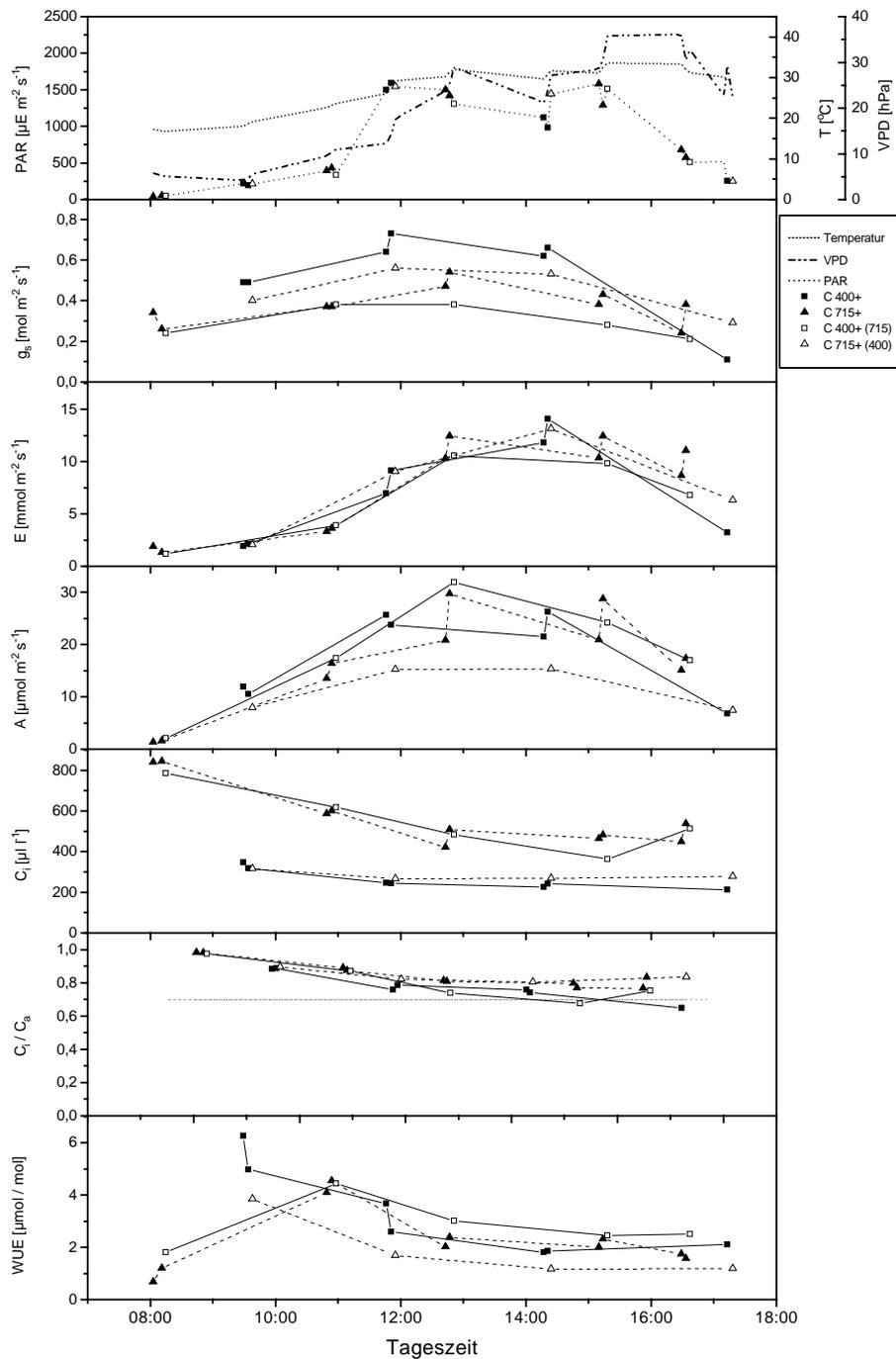


Abbildung 3.46: *Chenopodium album* 10.09.1995; photosynthetisch aktive Strahlung ( $PAR$ ), Wasserdampfsättigungsdefizit ( $VPD$ ), Temperatur ( $T$ ), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate ( $E$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $CO_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $CO_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mittleuropäische Zeit)

### Tagesgang von *Senecio vulgaris* am 11.07.95

Der 11.07.95 war diesig und sehr warm, bis gegen 16 Uhr ein Gewitter aufzog. Die Lufttemperaturen während der Messung überschritten  $40^{\circ}\text{C}$ , das Wasserdampfsättigungsdefizit erreichte einen Maximalwert von 60 hPa. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400	550	715
Transpiration [ml]	327	363	330
Wassergehalt abends [Vol %]	28,0	26,4	27,8
Wasserspannung abends [hPa]	2026	2600	2100

Die stomatären Leitfähigkeiten nahmen im Verlauf des Tages bei beiden CO<sub>2</sub>-Varianten ab. Während die 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante am Vormittag geringere Leitfähigkeiten aufwies, lagen sie am Nachmittag über denen der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

Die Transpiration zeigte einen Tagesgang mit einem Maximum gegen 12 Uhr, in dem sich das steigende Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft und die sinkende stomatäre Leitfähigkeit widerspiegeln.

Die Photosyntheserate der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante lag den gesamten Tag über der der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Der Tagesgang der Photosyntheserate zeigte ein Maximum gegen 11 Uhr. Vor 11 Uhr stieg die Photosyntheserate mit stark steigender Strahlungsintensität. Nach 11 Uhr war die Strahlung konstant, die Photosyntheserate sank ab.

Die interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen waren im Verlauf des Tages konstant und unterschiedlich zwischen den verschiedenen CO<sub>2</sub>-Varianten.

Das Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration sank bei beiden CO<sub>2</sub>-Varianten nahezu parallel von Werten um 0,9 auf Werte um 0,7, wobei das Verhältnis bei der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante ab 11 Uhr unter dem der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante lag.

Die ermittelten Wassernutzungskoeffizienten der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen während des gesamten Tages auf Grund der höheren Photosyntheserate über denen der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

Die Ergebnisse der stomatären Leitfähigkeit, der Photosyntheserate, der interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentration und des Verhältnisses der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen deuten auf einen im Verlauf des Tages wachsenden Wasserstreß auf zellulärer Ebene. Die Blätter konnten die einfallende Strahlung nicht effektiv durch Photosynthese umsetzen, so daß trotz sinkender stomatärer Leitfähigkeit die interzelluläre CO<sub>2</sub>-Konzentration konstant hoch blieb.

## Senecio 11.07.95

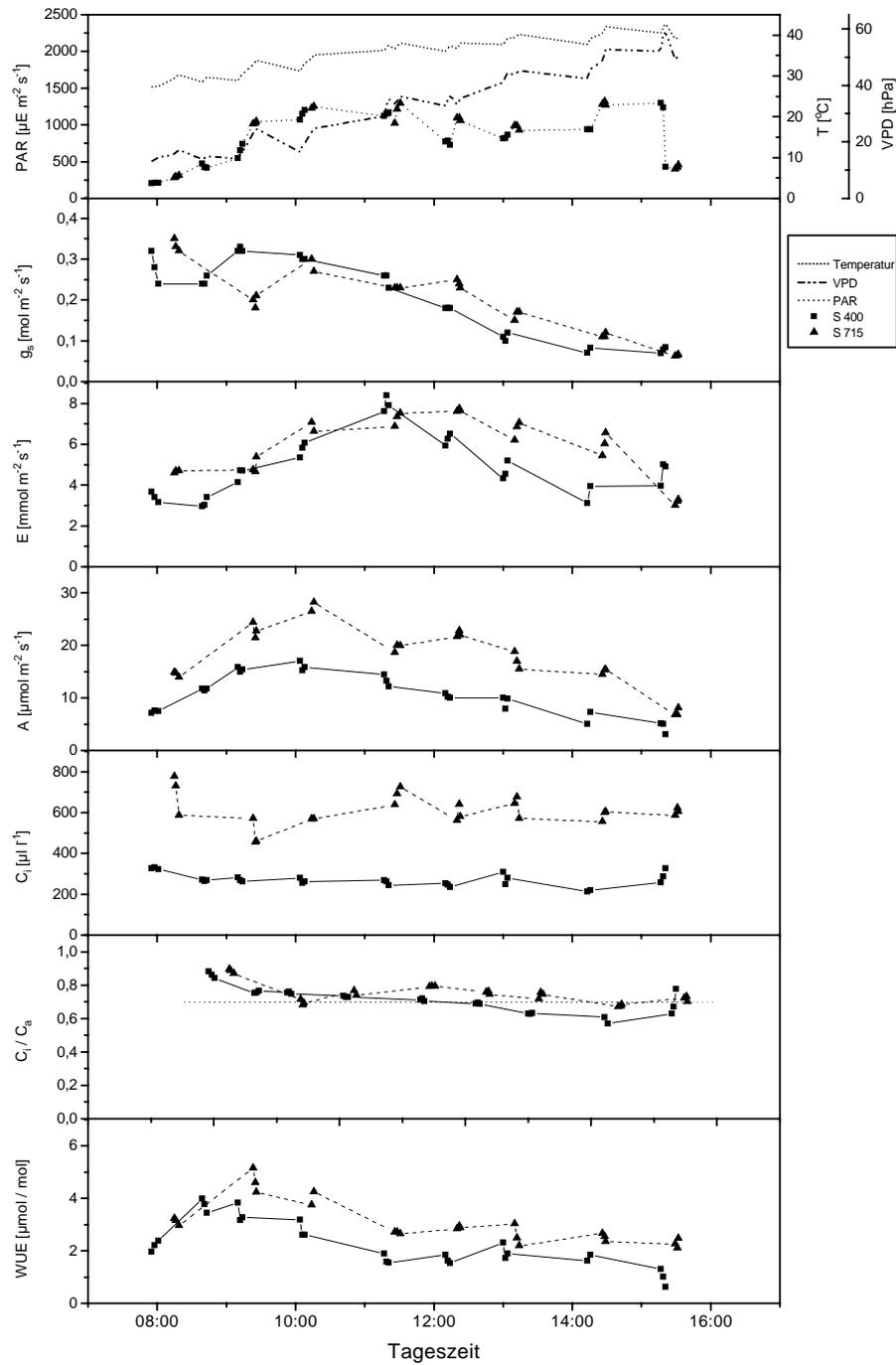


Abbildung 3.47: *Senecio vulgaris* 11.07.1995; photosynthetisch aktive Strahlung ( $PAR$ ), Wasserdampfsättigungsdefizit ( $VPD$ ), Temperatur ( $T$ ), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate ( $E$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mittleuropäische Zeit)

### Tagesgang von *Senecio vulgaris* am 15.07.95

Der 15.07.95 war wechselnd bewölkt, die Durchschnittstemperatur für die Zeit von 8–20 Uhr lag bei 28°C, die Maximaltemperatur bei 32°C. Die relative Luftfeuchte lag im Durchschnitt bei 65% mit einem Minimum von 55%. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400	550	715
Transpiration [ml]	264	270	246
Wassergehalt abends [Vol %]	31,5	31,2	32,3
Wasserspannung abends [hPa]	1081	1087	917

Die stomatären Leitfähigkeiten waren bis 14 Uhr konstant und sanken danach ab, wobei die Werte der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante am Vormittag unter und am Nachmittag leicht über den Werten der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen.

Für die Transpiration ergab sich daraus ein Tagesgang mit einem Maximalwert um 14 Uhr. Die Werte der beiden CO<sub>2</sub>-Varianten unterschieden sich auf Grund des geringen Wasserdampfsättigungsdefizites der Luft am Vormittag wenig, obwohl sich die stomatären Leitfähigkeiten deutlich unterschieden.

Die Werte der Photosyntheseraten waren für beide CO<sub>2</sub>-Varianten ähnlich. Die interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen waren zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten verschieden und fielen im Verlauf des Tages leicht ab.

Das Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration war bei beiden Varianten gleich. Es wies am Nachmittag ein Minimum auf, als die stomatären Leitfähigkeiten klein waren und die Strahlung noch Photosynthese ermöglichte.

Die Wassernutzungskoeffizienten beider Varianten unterschieden sich wenig.

## Senecio 15.07.95

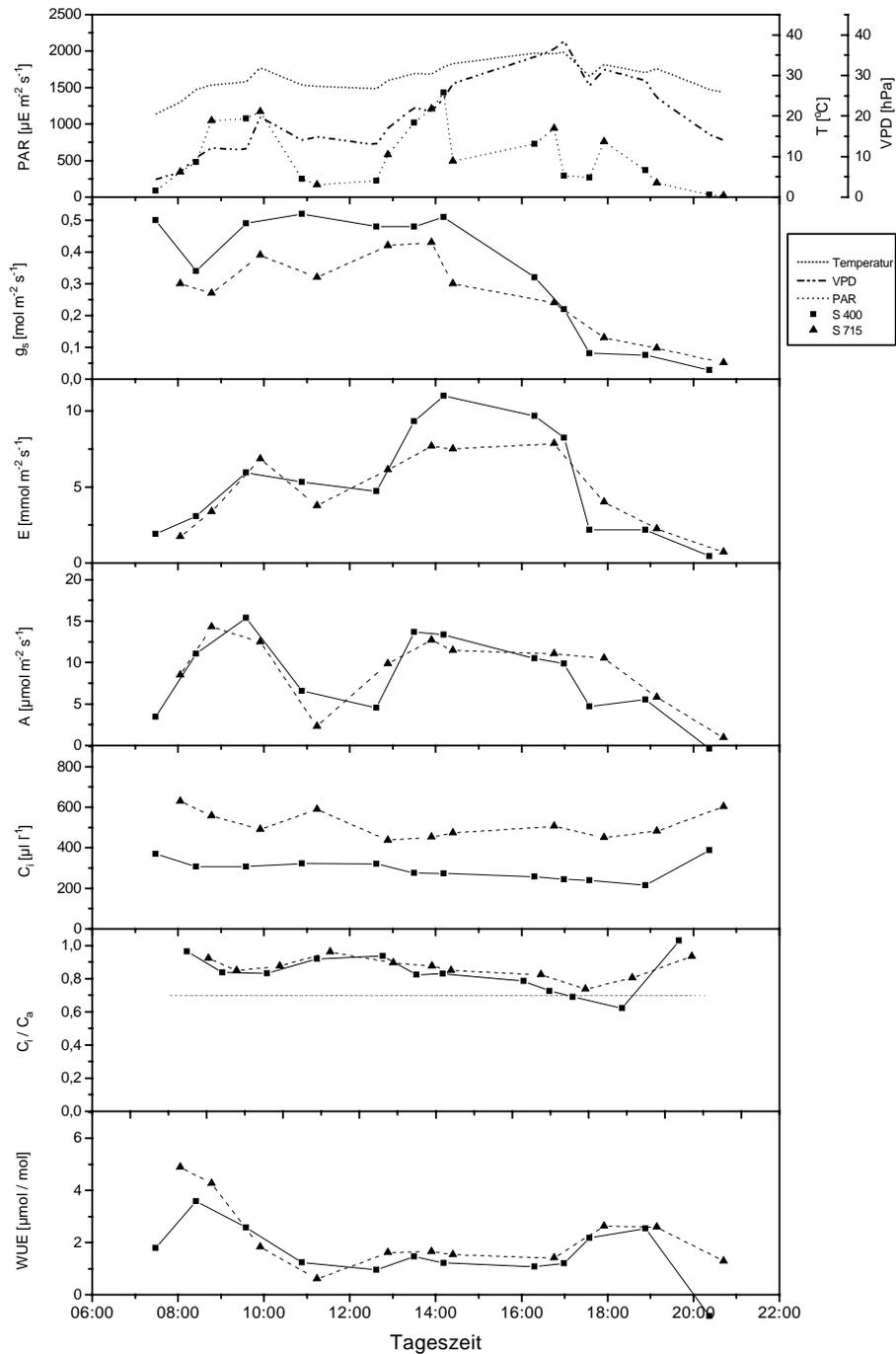


Abbildung 3.48: *Senecio vulgaris* 15.07.1995; photosynthetisch aktive Strahlung ( $PAR$ ), Wasserdampfsättigungsdefizit ( $VPD$ ), Temperatur ( $T$ ), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate ( $E$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mittleuropäische Zeit)

Abbildung 3.49: Wasserhaushalt *Senecio vulgaris* 1. Anzucht.

### Tagesgang von *Senecio vulgaris* am 20.08.95

Der 20.08.95 war nach einem Gewitter am Morgen in der Zeit zwischen 12 und 17 Uhr warm und sonnig. Die Temperatur erreichte in den Kammern 40°C, das Wasserdampfdefizit der Luft 40 hPa. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400+	715+
Transpiration [ml]	191	247
Wassergehalt abends [Vol %]	52,6	50,0
Wasserspannung abends [hPa]	60	127

Die stomatären Leitfähigkeiten lagen im Meßzeitraum bei konstant hohen Werten, bis am Nachmittag die Strahlung abfiel. Zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten waren keine Unterschiede zu erkennen.

Die Transpirationsraten stiegen bei konstanten Leitfähigkeiten mit steigenden Werten des Wasserdampfdefizites der Luft an.

Die Photosyntheseraten zeigten einen an Strahlung und Temperatur orientierten Tagesgang. Die Pflanzen der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante erreichten bei hohen Strahlungsintensitäten und hoher Temperatur deutlich größere Werte als die Pflanzen der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

Die interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen waren konstant und verschieden zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten, die Verhältnisse zwischen interzellulärer CO<sub>2</sub>-Konzentration und externer CO<sub>2</sub>-Konzentration waren konstant, gleich und mit Werten um 0,9 hoch.

Die Wassernutzungskoeffizienten fielen im Verlauf des Meßzeitraumes mit steigendem Wassersättigungsdefizit der Luft. Die Werte der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen am Nachmittag auf Grund der höheren Photosyntheserate über denen der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

## Senecio 20.08.95

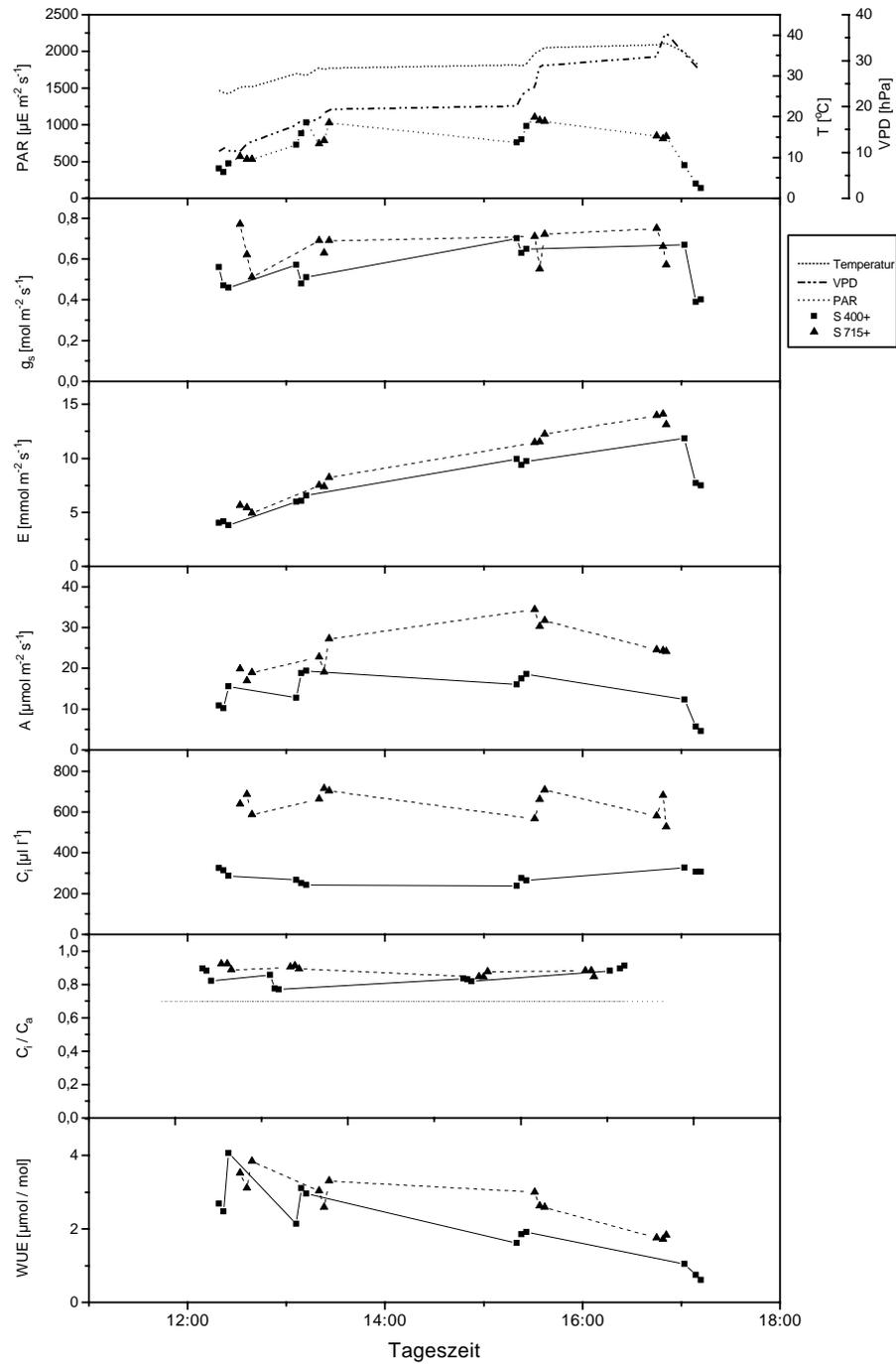


Abbildung 3.50: *Senecio vulgaris* 20.08.1995; photosynthetisch aktive Strahlung ( $PAR$ ), Wasserdampfsättigungsdefizit ( $VPD$ ), Temperatur ( $T$ ), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate ( $E$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mittleuropäische Zeit)

### Tagesgang von *Senecio vulgaris* am 04.09.95

Das Wetter war am 04.09.95 wechselnd bewölkt mit Temperaturen in den Kammern um 25°C und Wasserdampfdruckdefiziten um 15 hPa. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400+	715+
Transpiration [ml]	450	435
Wassergehalt abends [Vol %]	48,8	49,5
Wasserspannung abends [hPa]	117	104

Die Werte der stomatären Leitfähigkeiten fielen im Verlauf des Tages leicht ab. Unterschiede zwischen den Pflanzen der verschiedenen CO<sub>2</sub>-Varianten waren sowohl bei den stomatären Leitfähigkeiten als auch bei den Transpirationsraten nicht zu erkennen.

Demgegenüber zeigten die Photosyntheseraten der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante deutlich höhere Werte als die der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

Die interzelluläre CO<sub>2</sub>-Konzentration der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante lag bei einigen Messungen so niedrig wie die der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Dies kann auf hohe Photosyntheseraten bei geringen stomatären Leitfähigkeiten zurückzuführen sein. Diese können bei plötzlicher Sonneneinstrahlung nach Durchzug einer Wolke auftreten, da die Photosynthese sofort reagiert, während die Stomata einige Minuten bis zur vollständigen Öffnung benötigen.

Entsprechen der niedrigen interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentration war auch das Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration bei der Mittagsmessung der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante niedrig. Das schließt eine geringe externe CO<sub>2</sub>-Konzentration zur Erklärung der geringen interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentration aus. Das Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration zeigte keine Unterschiede zwischen den verschiedenen CO<sub>2</sub>-Varianten.

Die Wassernutzungskoeffizienten der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante waren auf Grund ihrer höheren Photosyntheserate größer als die der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

## Senecio 04.09.95

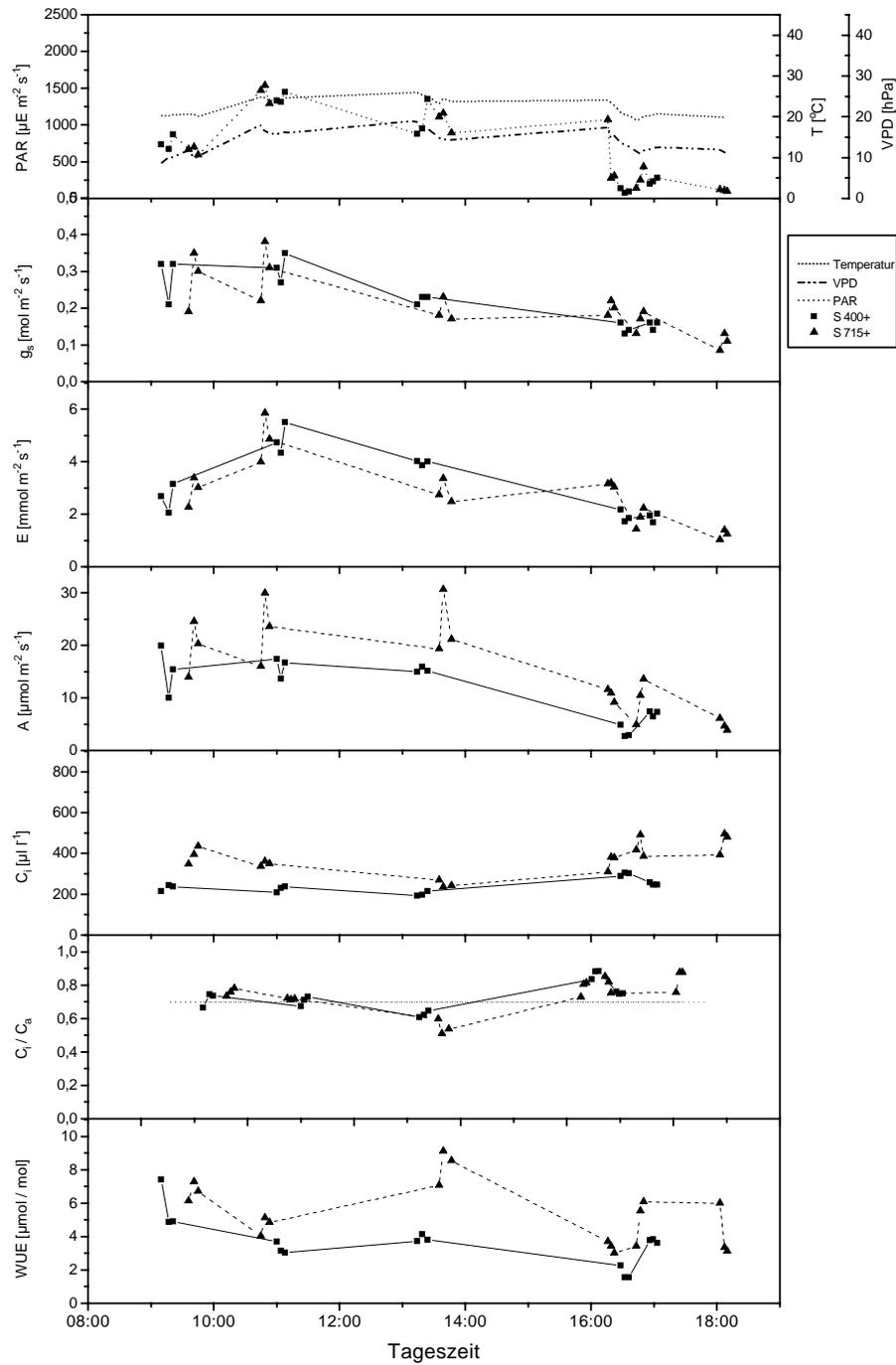


Abbildung 3.51: *Senecio vulgaris* 04.09.1995; photosynthetisch aktive Strahlung ( $PAR$ ), Wasserdampfsättigungsdefizit ( $VPD$ ), Temperatur ( $T$ ), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate ( $E$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mitteleuropäische Zeit)

### Tagesgang von *Senecio vulgaris* am 10.09.95

Der 10.09.95 war nach einer mehrwöchigen Schlechtwetterperiode relativ sonnig und warm. Die Durchschnittstemperatur für die Zeit von 8–20 Uhr lag bei 26°C, die Maximaltemperatur bei 32°C. Die relative Luftfeuchte lag im Durchschnitt bei 68% mit einem Minimum von 56%. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400	715	400+(715)	715+(400)
Transpiration [ml]	568	541	510	655
Wassergehalt abends [Vol %]	48,0	49,2	52,7	46,1
Wasserspannung abends [hPa]	136	112	55	188

Wie bei *Chenopodium*, so wurden auch bei *Senecio* am 10.09.95 Messungen an Pflanzen in ihrer Herkunftskammer und nach Austausch am 08.09.95 in Kammern der jeweils anderen CO<sub>2</sub>-Konzentration durchgeführt.

Die stomatäre Leitfähigkeit zeigt keine Unterschiede bezüglich der Herkunft der Pflanzen. Die in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer gemessenen Pflanzen zeigten vormittags eine geringere, nachmittags eine höhere Leitfähigkeit als die in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer. Das Blatt der aus der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  in die 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer umgesetzten Pflanze wies dabei geringere Leitfähigkeiten auf als die Blätter der unter 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  aufgewachsenen Pflanze. Der Tagesgang der stomatären Leitfähigkeiten spiegelt sich in der Transpiration wider.

Die gemessenen Photosyntheseraten reagieren auf die CO<sub>2</sub>-Konzentration während der Messung und zeigen keinen Unterschied bezüglich der Herkunft der Blätter. Die Pflanzen in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer wiesen am Nachmittag deutlich höhere Photosyntheseraten auf als die Pflanzen in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer.

Die interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen unterschieden sich deutlich zwischen den Kammern; innerhalb einer Kammer dagegen lagen die Werte dicht beisammen.

Das Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration war bei allen Pflanzen einheitlich. Es fiel im Verlauf des Tages von Werten um 0,9 auf Werte um 0,6. Dies spiegelt die Tagesgänge von Strahlung, stomatärer Leitfähigkeit und Photosynthese wider und deutet auf einen am Nachmittag angespannten Wasserhaushalt hin, wobei die Photosyntheseleistung nicht durch Wasserstreß auf zellulärer Ebene eingeschränkt wurde, sondern durch die geringere stomatäre Leitfähigkeit begrenzt wurde.

Die ermittelten Wassernutzungskoeffizienten zeigten einen zum Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft spiegelbildlichen Verlauf. Sie lagen für die in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer gemessenen Pflanzen am Nachmittag auf Grund ihrer höheren Photosyntheseraten über denen der in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer gemessenen Pflanzen.

## Senecio 10.09.95

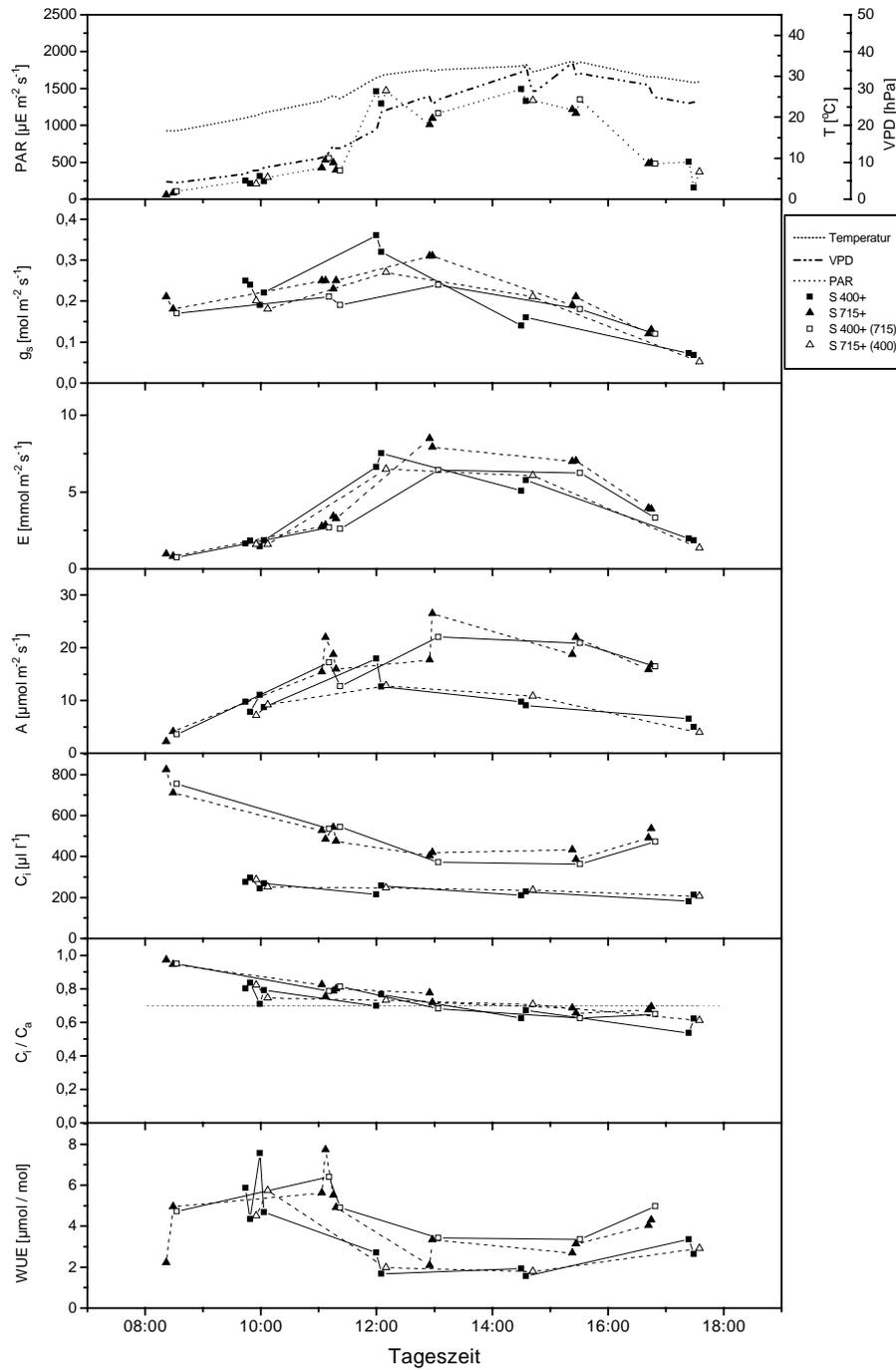


Abbildung 3.52: *Senecio vulgaris* 10.09.1995; photosynthetisch aktive Strahlung ( $PAR$ ), Wasserdampfsättigungsdefizit ( $VPD$ ), Temperatur ( $T$ ), stomatare Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate ( $E$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mittleuropäische Zeit)

### Tagesgang von *Amaranthus retroflexus* am 15.07.95

Der 15.07.95 war wechselnd bewölkt, die Durchschnittstemperatur für die Zeit von 8–20 Uhr lag bei 28°C, die Maximaltemperatur bei 32°C. Die relative Luftfeuchte lag im Durchschnitt bei 65% mit einem Minimum von 55%. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400	550	715
Transpiration [ml]	92	75	59
Wassergehalt abends [Vol %]	39,3	40,1	40,8
Wasserspannung abends [hPa]	252	219	190

Die stomatären Leitfähigkeiten lagen auf einem niedrigen Niveau und spiegelten während des gesamten Tages den Verlauf der Strahlung wider. Die Werte der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen während des gesamten Meßzeitraumes zum Teil deutlich unter denen der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die Transpirationsraten der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante waren aufgrund etwas höherer Wasserdampfsättigungsdefizite der Luft während der Messungen in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer nur tendenziell geringer als die der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

Die Photosyntheseraten folgten dem Verlauf der Strahlung und zeigten keinen Einfluß der CO<sub>2</sub>-Konzentration. Bei sehr niedriger Strahlungsintensität am Abend überwog die Respiration.

Die interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen verhielten sich spiegelbildlich zur Strahlung und lagen für die verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen deutlich getrennt.

Das Verhältnis zwischen interzellulärer und externer CO<sub>2</sub>-Konzentration zeigte keinen Unterschied zwischen den Pflanzen der verschiedenen CO<sub>2</sub>-Stufen. Das Minimum wies einen Wert um 0,3 auf. Dieser niedrige Verhältniswert ist typisch für C<sub>4</sub>-Pflanzen.

Der Tagesgang der Wassernutzungskoeffizienten verlief spiegelbildlich zum Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft, wobei die C<sub>4</sub>-Pflanze *Amaranthus* deutlich höhere Werte erreichte als die C<sub>3</sub>-Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio*. Die 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante wies bei fast allen Messungen etwas höhere Wassernutzungskoeffizienten auf als die 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

## Amaranth 15.07.95

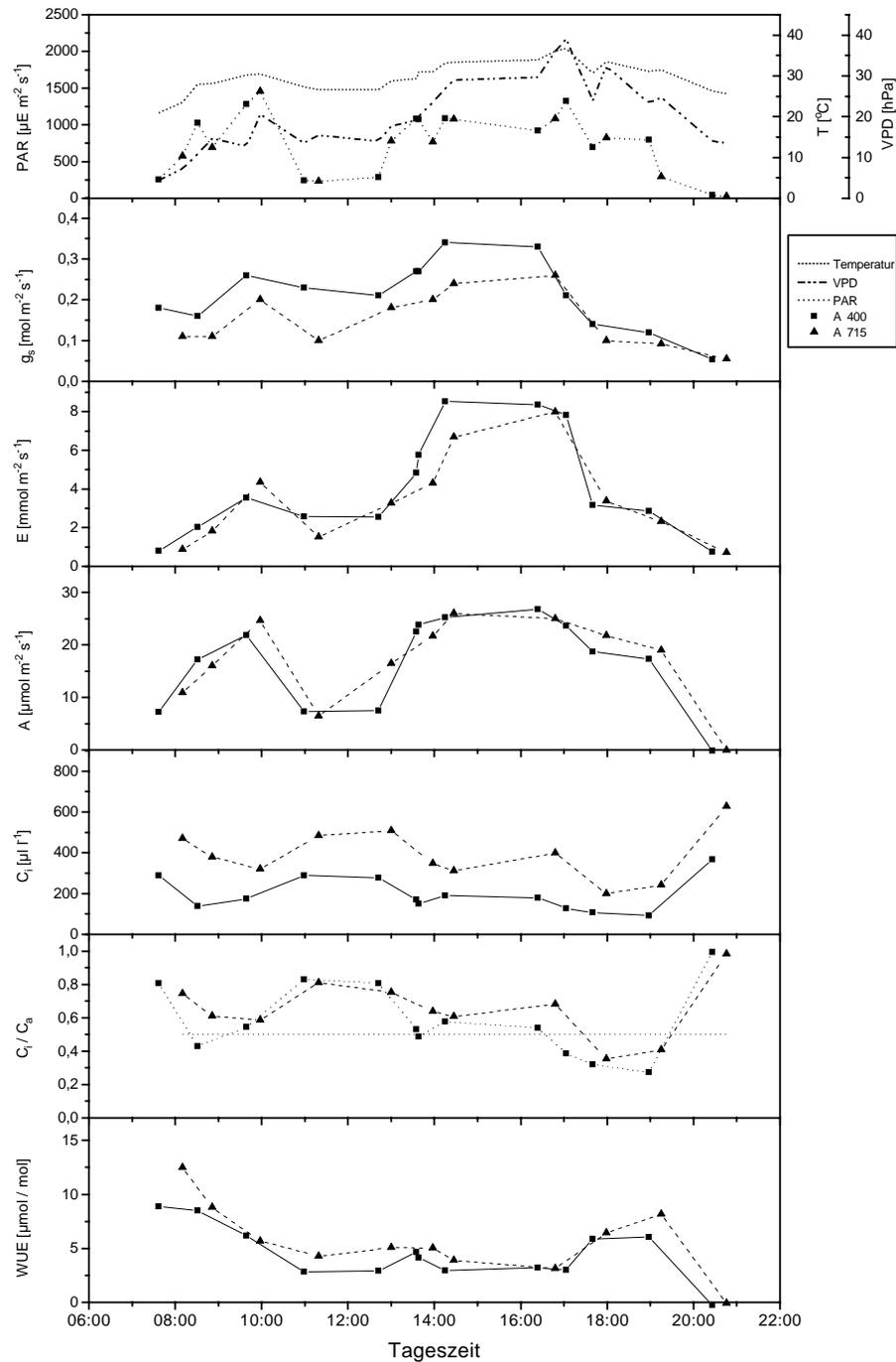


Abbildung 3.53: *Amaranthus retroflexus* 15.07.1995; photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), Wasserdampfsättigungsdefizit (VPD), Temperatur (T), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate (E), Photosyntheserate (A), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mitteleuropäische Zeit)

### Tagesgang von *Amaranthus retroflexus* am 20.08.95

Der 20.08.95 war nach einem Gewitter am Morgen in der Zeit zwischen 12 und 17 Uhr warm und sonnig. Die Temperatur erreichte in den Kammern  $40^{\circ}\text{C}$ , das Wasserdampfdefizit der Luft 40 hPa. Der Wasserhaushalt war durch die in folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400+	715+
Transpiration [ml]	280	315
Wassergehalt abends [Vol %]	48,6	47,0
Wasserspannung abends [hPa]	157	168

Die stomatären Leitfähigkeiten folgten dem Verlauf der Strahlung. Sie wiesen im Vergleich zu Messungen an jungen *Chenopodium* und *Senecio* Pflanzen ein niedriges Niveau auf, wobei die Werte der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante unter denen der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen.

Die Transpiration gab diese Unterschiede in gemilderter Form wieder, wobei der Einfluß des Wasserdampfsättigungsdefizites der Luft sichtbar wird.

Die Photosyntheseraten folgten dem Tagesgang der Strahlung. Die höheren Werte der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante gegenüber der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante am Nachmittag können durch die etwas höheren Strahlungswerte begründet sein. Die interzelluläre CO<sub>2</sub>-Konzentration der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante wies am Nachmittag bei einer Messung einen sehr geringen Wert auf, der durch eine niedrige externe CO<sub>2</sub>-Konzentration zustande kam, wie der Vergleich mit dem Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration zeigt. Ansonsten lag die interzelluläre CO<sub>2</sub>-Konzentration der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante über der der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

Das Verhältnis zwischen der interzellulären und der externen CO<sub>2</sub>-Konzentration wies bei direkt aufeinander folgenden Messungen an verschiedenen Blättern in einer Kammer große Differenzen auf. Aufgrund der geringen Strahlungsintensitäten bei gleichzeitig guter Wasserversorgung lag das Niveau des Verhältnisses mit Werten um 0,8 hoch. Ein Unterschied zwischen den beiden CO<sub>2</sub>-Varianten war nicht zu erkennen.

Die Werte des Wassernutzungskoeffizienten lagen auf einem im Vergleich mit *Chenopodium* und *Senecio* hohen Niveau, wobei die 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante höhere Werte aufwies als die 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Variante.

## Amaranth 20.08.95

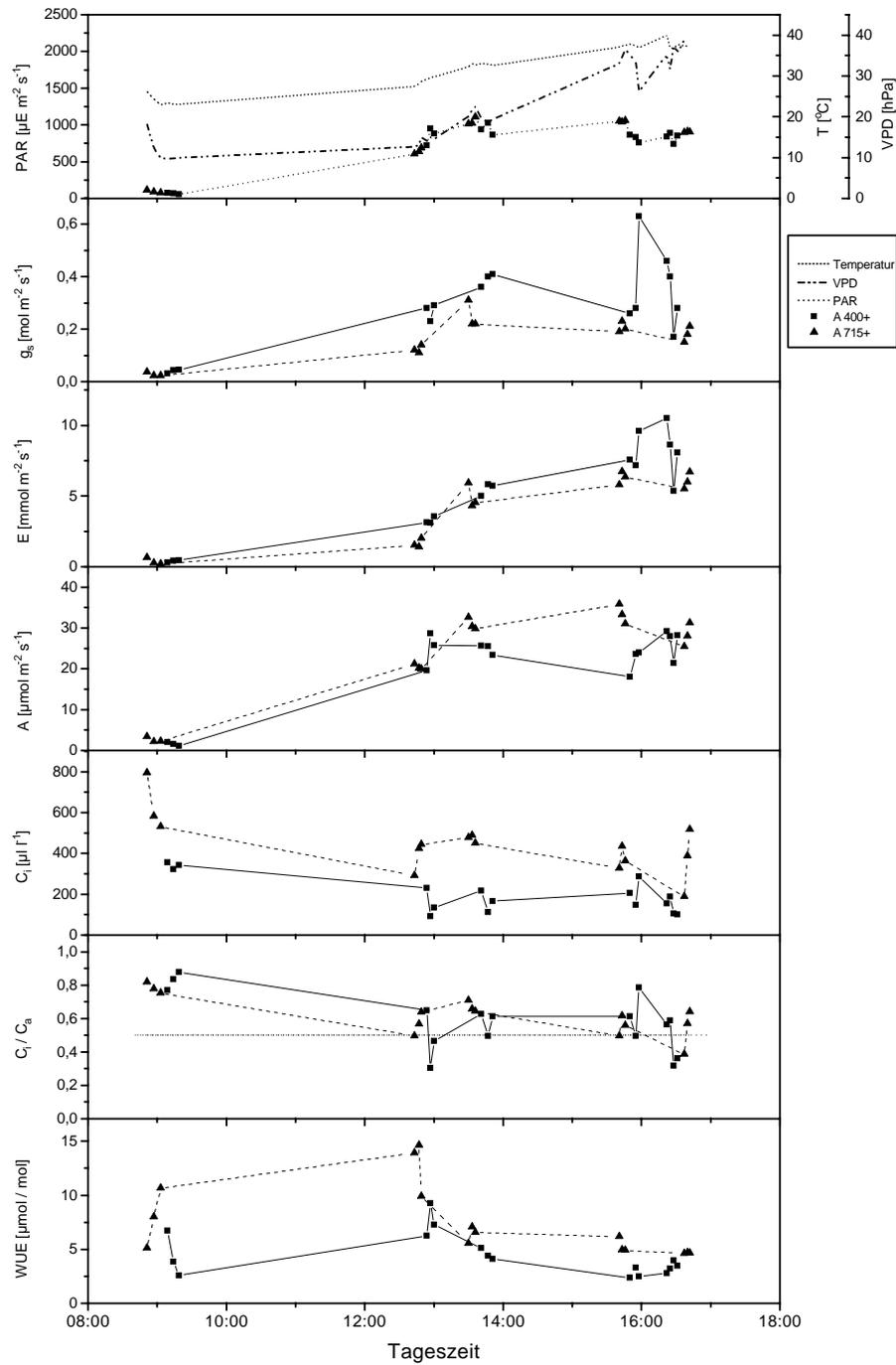


Abbildung 3.54: *Amaranthus retroflexus* 20.08.1995; photosynthetisch aktive Strahlung (PAR), Wasserdampfsättigungsdefizit (VPD), Temperatur ( $T$ ), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate ( $E$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mitteleuropäische Zeit)

### Tagesgang von *Amaranthus retroflexus* am 10.09.95

Der 10.09.95 war nach einer mehrwöchigen Schlechtwetterperiode relativ sonnig und warm. Die Durchschnittstemperatur für die Zeit von 8–20 Uhr lag bei 26°C, die Maximaltemperatur bei 32°C. Die relative Luftfeuchte lag im Durchschnitt bei 68% mit einem Minimum von 56%. Der Wasserhaushalt war durch die folgenden Daten gekennzeichnet.

CO <sub>2</sub> -Variante [ $\mu\text{l l}^{-1}$ ]	400	715	400+(715)	715+(400)
Transpiration [ml]	256	196	200	225
Wassergehalt abends [Vol %]	56,7	59,4	61,3	60,2
Wasserspannung abends [hPa]	26	16	11	14

Wie bei *Chenopodium*, so wurden auch bei *Amaranthus* am 10.09.95 Messungen an Pflanzen in ihrer Herkunftskammer und nach Austausch am 08.09.95 in Kammern der jeweils anderen CO<sub>2</sub>-Konzentration durchgeführt.

Die stomatäre Leitfähigkeit folgte dem Tagesgang der Strahlung, wobei die Werte während des gesamten Tages auf einem niedrigen Niveau lagen. Die in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer aufgewachsenen Pflanzen zeigten gegenüber den in 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  CO<sub>2</sub> aufgewachsenen Pflanzen bei der Messung in beiden CO<sub>2</sub>-Konzentrationen größere Leitfähigkeiten. Die in 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  aufgewachsene und dort gemessene Pflanze zeigte die höchsten stomatären Leitfähigkeiten, während die in 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  CO<sub>2</sub> aufgewachsene und dort gemessene Pflanze die niedrigsten Leitfähigkeiten aufwies. Die getauschten Pflanzen zeigten die gleichen, zwischen den beiden Extremen liegenden Leitfähigkeiten.

In den Transpirationsraten wurde dieser Unterschied durch etwas verschiedene Wasserdampfsättigungsdefizite der Luft zum Teil ausgeglichen.

Die Photosyntheseraten spiegelten sehr empfindlich die Strahlung wider. Bei hohen Strahlungsintensitäten erreichte die in 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  CO<sub>2</sub> aufgewachsene Pflanze, die in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer gemessen wurde, die höchste Photosyntheseraten, während die in 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  CO<sub>2</sub> aufgewachsene und in 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  gemessene Pflanze die geringste Photosyntheserate zeigte. Im Gegensatz zu den stomatären Leitfähigkeiten lagen die Photosyntheseraten der Pflanzen, an denen die Messungen in ihrer Aufwuchskammer durchgeführt wurden, zwischen den beiden getauschten Extremen.

Die interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentrationen der Messungen in Kammern mit verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen lagen auf zwei im Tagesverlauf konstanten, deutlich voneinander getrennten Niveaus. Es war kein Effekt der Herkunftskammer auf die Höhe der interzellulären CO<sub>2</sub>-Konzentration zu erkennen.

Das Verhältnis der interzellulären zur externen CO<sub>2</sub>-Konzentration hatte bei den Messungen in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer Werte um 0,5, während die Messungen in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer um 0,3 lagen, sofern die Messungen bei geringen Strahlungsstärken nicht berücksichtigt werden. Ein Einfluß der CO<sub>2</sub>-Konzentration der Herkunftskammer war dabei nicht zu erkennen.

Der Tagesgang der Wassernutzungskoeffizienten war in beiden Kammern spiegelbildlich zum Tagesgang des Wasserdampfsättigungsdefizites. Die Werte der Messungen, die in der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer durchgeführt wurden, waren deutlich höher als die der Messungen in der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammer. Ein Einfluß der CO<sub>2</sub>-Konzentration in der Herkunftskammer der Pflanzen auf die Wassernutzungskoeffizienten war nicht zu erkennen.

## Amaranth 10.09.95

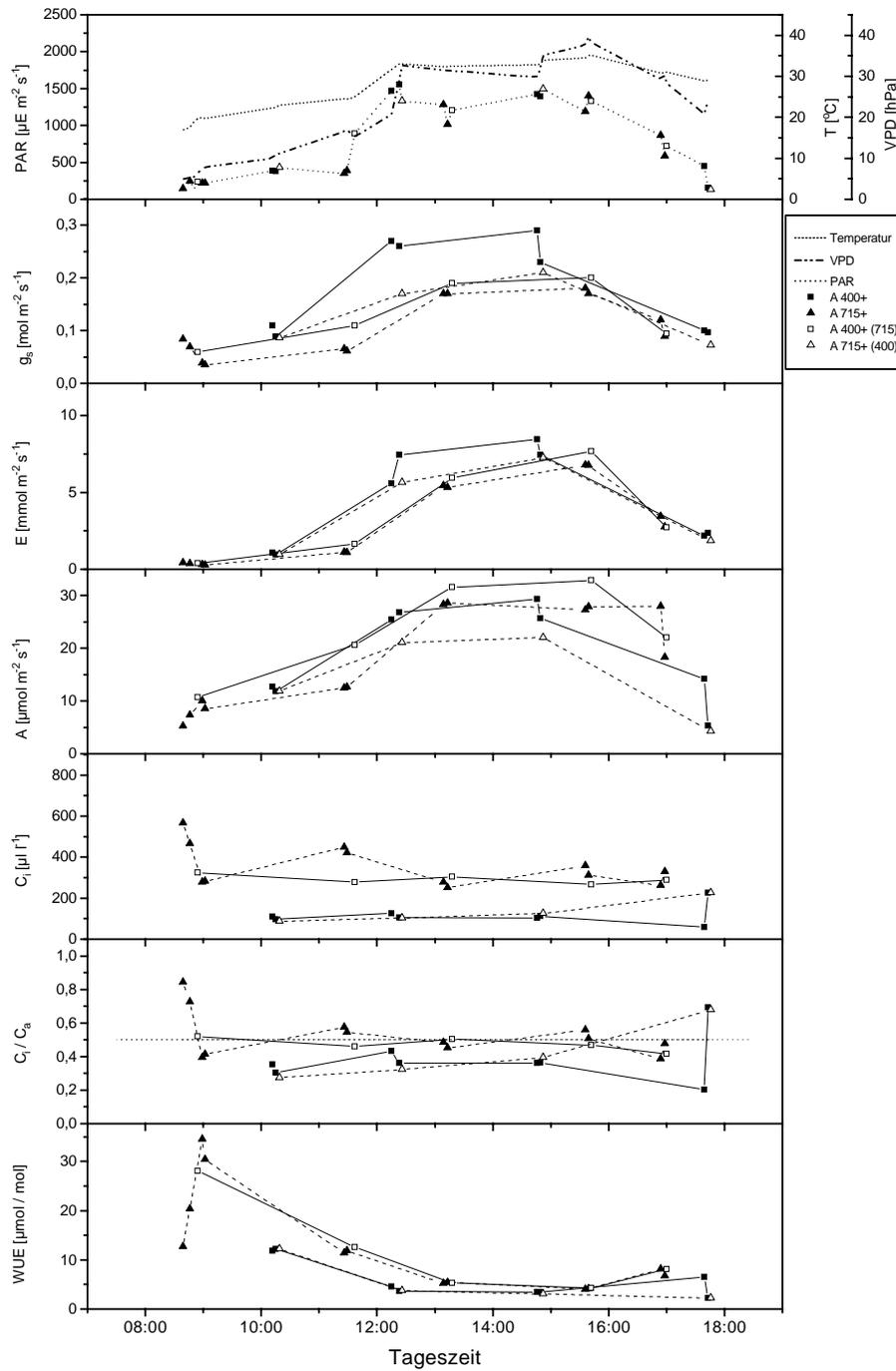


Abbildung 3.55: *Amaranthus retroflexus* 10.09.1995; photosynthetisch aktive Strahlung ( $PAR$ ), Wasserdampfsättigungsdefizit ( $VPD$ ), Temperatur ( $T$ ), stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Transpirationsrate ( $E$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i/C_a$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese im Verlauf des Tages (Mitteleuropäische Zeit)

### 3.7.2 Phasendiagramme

#### *Chenopodium album* 1. Anzucht ungedüngt

Die Wachstumsbedingungen waren an beiden Tagen durch hohe Temperaturen und ein knappes Wasserangebot gekennzeichnet. Bei der Auftragung der stomatären Leitfähigkeiten gegen die Lichtstärke deuteten Werte beider Varianten den Verlauf einer Maximumfunktion an. Die Werte der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante waren bei allen Lichtstärken geringer als die der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante, und der Maximalwert wurde bei einer höheren Lichtstärke erreicht. Die Werte beider Varianten zeigten abgesehen von Ausreißern eine Abnahme der stomatären Leitfähigkeit mit steigendem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft, wobei die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante auch bei geringem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft geringe stomatäre Leitfähigkeiten aufwies. Trotz abnehmender stomatärer Leitfähigkeit stieg die Transpirationsrate beider Varianten mit steigendem Wasserdampfsättigungsdefizit an, um bei Defiziten über 30 bzw. 40 hPa wieder abzusinken. Die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante zeigt abgesehen von den Transpirationsraten bei sehr hohen Wasserdampfsättigungsdefiziten geringere Transpirationsraten als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die Umhüllenden der Photosyntheseraten deuteten sowohl in Abhängigkeit von der Strahlung als auch vom Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft Maximumfunktionen an. Beide Varianten erreichten den gleichen Maximalwert der Photosyntheserate, wenn man von zwei Ausreißern der Messungen bei  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  absieht. Die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante konnte aber vor allem im Bereich hoher Lichtstärken, die bei diesen Messungen mit hohen Wasserdampfsättigungsdefiziten der Luft gekoppelt waren, deutlich höhere Photosyntheseraten erzielen als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante, da die interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen trotz geringen stomatären Leitfähigkeiten höher lagen. Die Wassernutzungskoeffizienten der Photosynthese fielen bei steigendem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft, wobei die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante bei allen Wasserdampfsättigungsdefiziten höhere Wassernutzungskoeffizienten aufwies als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. In Bezug auf die Lichtstärke zeigte die  $WUE$  der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante eine Maximumfunktion, während die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante bei geringen und hohen Strahlungswerten hohe Wassernutzungskoeffizienten aufwies.

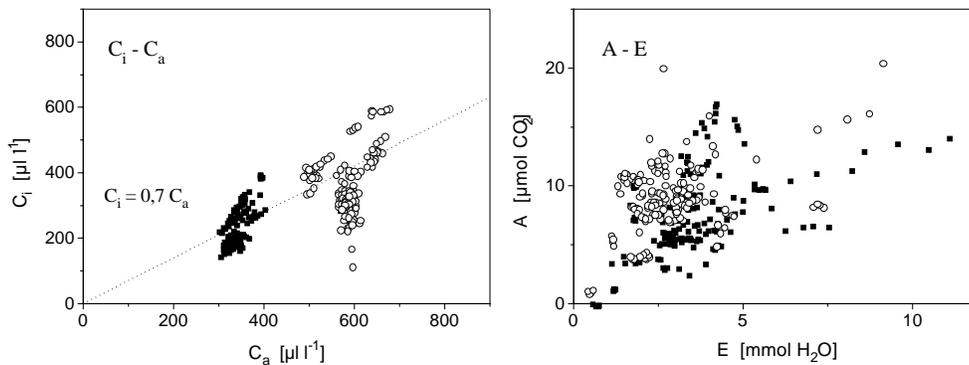


Abbildung 3.56: *Chenopodium album* 1. Anzucht, das Verhältnis der interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ) zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_a$ ) und das Verhältnis von Photosyntheserate ( $A$ ) zu Transpirationsrate ( $E$ ); Aufnahmedaten: 07. und 15.07.1995

## Chenopodium album 1. Anzucht (ungedüngt)

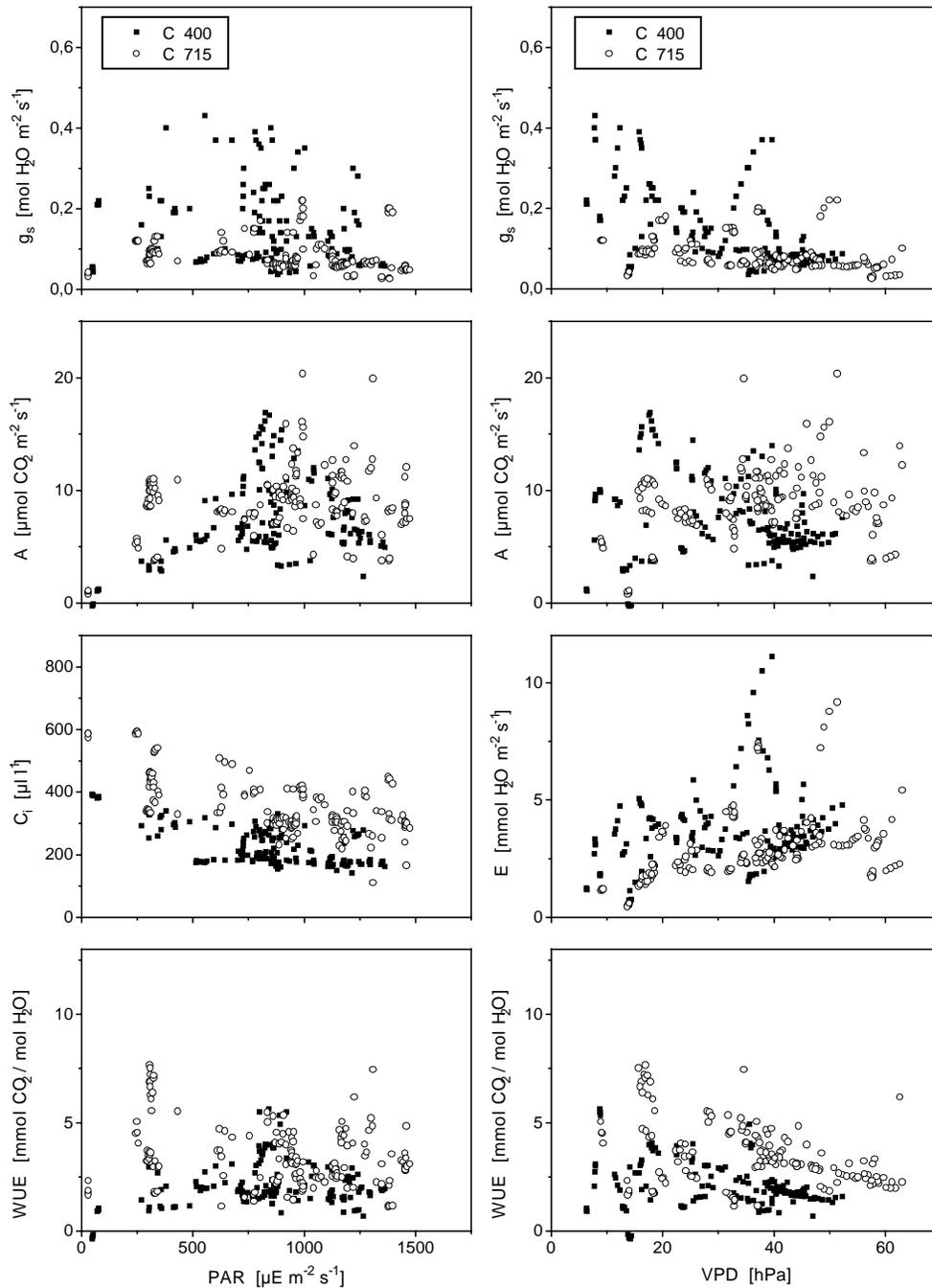


Abbildung 3.57: *Chenopodium album* 1. Anzucht, stomatare Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), Transpirationsrate ( $E$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ( $WUE$ ) in Abhängigkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung ( $PAR$ ) und Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft ( $VPD$ ); Aufnahme-daten: 07. und 15.07.1995

### *Chenopodium album* 2. Anzucht ungedüngt

Die Wachstumsverhältnisse an den verschiedenen Meßtagen waren durch verschiedene Temperaturen und Luftfeuchten bei hohem Wasserangebot gekennzeichnet. Die Umhüllenden für die Werte der stomatäre Leitfähigkeit deuten sowohl in Abhängigkeit von der Strahlungsstärke als auch in Abhängigkeit vom Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft eine Maximumkurve an. Die Maxima der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen deutlich über denen der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die Werte der Transpiration stiegen nahezu linear mit dem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft an, wobei die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante bei Wasserdampfsättigungsdefiziten unterhalb von 40 hPa etwas höhere Leitfähigkeiten aufwies als die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die Umhüllenden der Photosyntheseraten deuteten sowohl in Abhängigkeit von der Strahlung als auch vom Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft Maximumfunktionen an. Die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante erreichte deutlich höhere Photosyntheseraten. Die Wassernutzungskoeffizienten zeigten in Abhängigkeit vom Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft fallende Werte. Die Maximalwerte der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen im Bereich geringer Wasserdampfsättigungsdefizite und geringer Lichtstärken bis zu 100% über denen der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die Darstellung der Photosyntheserate in Relation zur Transpiration zeigt, daß die Photosyntheseraten der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante bei gleicher Transpiration vor allem bei hohen Transpirationsraten über denen der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen.

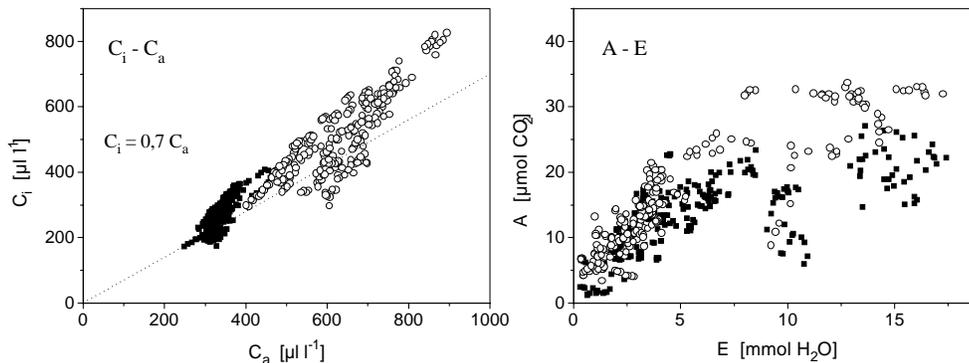


Abbildung 3.58: *Chenopodium album* 2. Anzucht ungedüngt; das Verhältnis der interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ) zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_a$ ) und das Verhältnis von Photosyntheserate ( $A$ ) zu Transpirationsrate ( $E$ ); Aufnahmedaten: 19., 29., 30. und 31.08.1995

## Chenopodium album 2. Anzucht (ungedüngt)

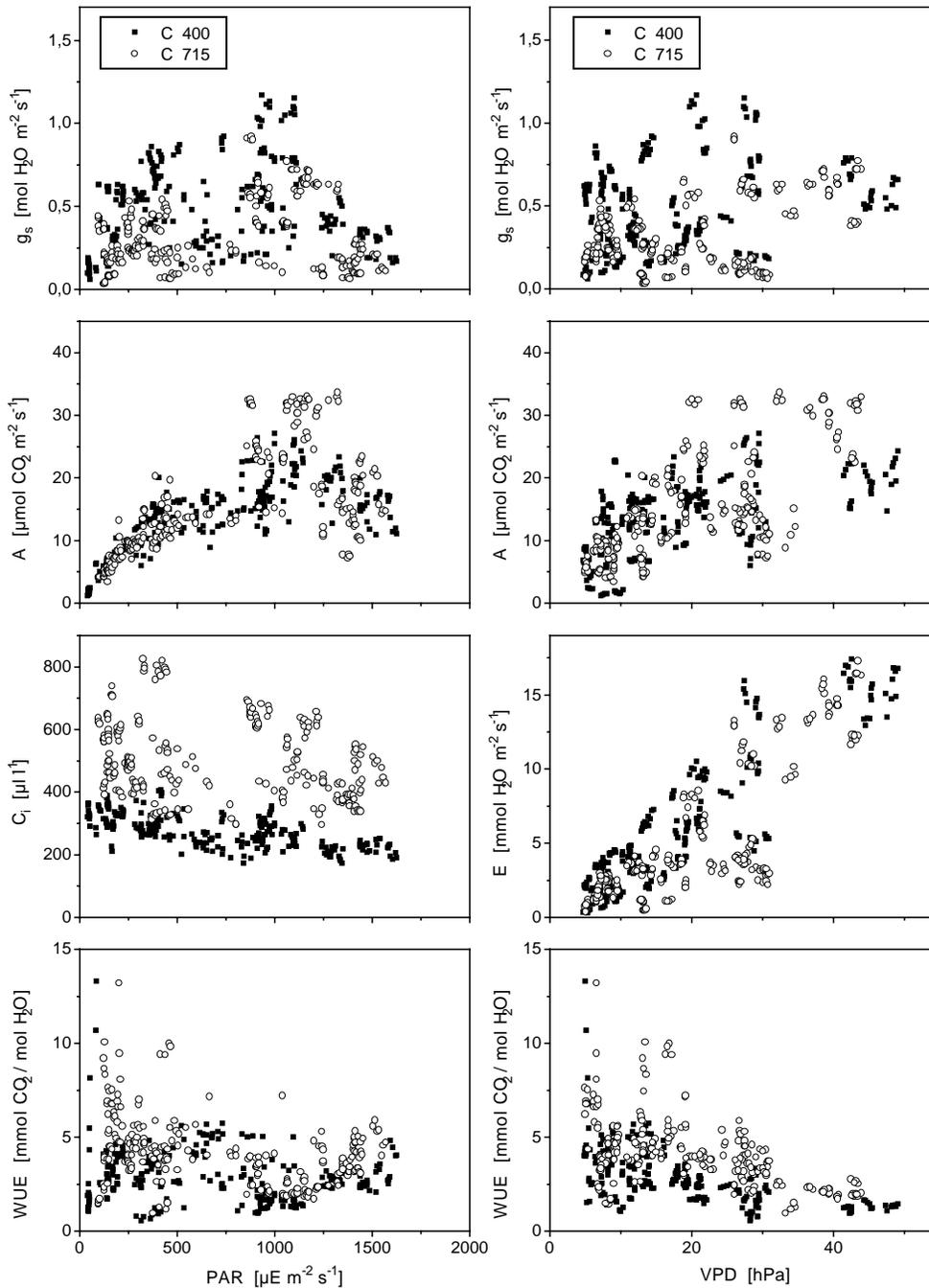


Abbildung 3.59: *Chenopodium album* 2. Anzucht ungedüngt; stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), Transpirationsrate ( $E$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ( $WUE$ ) in Abhängigkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung ( $PAR$ ) und Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft ( $VPD$ ); Aufnahme daten: 19., 29., 30. und 31.08.1995

## *Chenopodium album* 2. Anzucht gedüngt

Die Umhüllenden für die Werte der stomatäre Leitfähigkeit deuten sowohl in Abhängigkeit von der Strahlungsstärke als auch in Abhängigkeit vom Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft eine Maximumkurve an. Die Maximalwerte der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Variante lagen nur geringfügig über denen der  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante. Die Umhüllenden der Transpirationsraten zeigten mit zunehmendem Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft linear steigende Werte im unteren Bereich und geringere Steigerung im Bereich hoher Wasserdampf-sättigungsdefizite. Die maximalen Transpirationraten unterschieden sich nur geringfügig. Die Umhüllenden der Photosyntheseraten hatten sowohl in Abhängigkeit von der Strahlung als auch vom Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft den Verlauf einer Maximumsfunktion. Die Maximalwerte der  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante lagen um 30% über denen der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Variante. Bei hohen Strahlungsintensitäten und geringen stomatären Leitfähigkeiten lagen die interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen der  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante deutlich über denen der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Variante, so daß die Pflanzen die einfallende Strahlung effektiv in Photosynthese umsetzen konnten. Die Werte der Wassernutzungskoeffizienten fielen bei steigenden Wasserdampf-sättigungsdefiziten. Die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante zeigte bei alle Wasserdampf-sättigungsdefiziten und allen Strahlungswerten höhere Werte als die  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Variante. Bei der Darstellung der Photosyntheserate in Relation zur Transpiration zeigt sich, daß die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten bei gleichen Transpirationsraten höhere Photosyntheseraten erreichten.

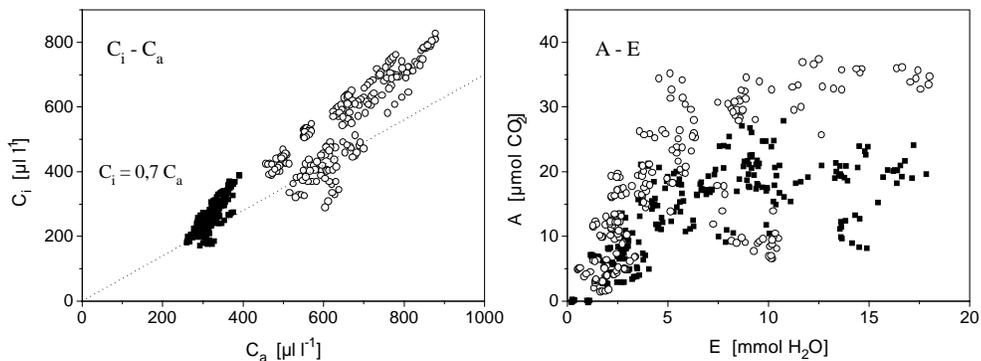


Abbildung 3.60: *Chenopodium album* 2. Anzucht gedüngt; das Verhältnis der interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ) zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_a$ ) und das Verhältnis von Photosyntheserate ( $A$ ) zu Transpirationsrate ( $E$ ); Aufnahmedaten: 19., 29., 30., 31.08. und 04.09.1995

## Chenopodium album 2. Anzucht (gedüngt)

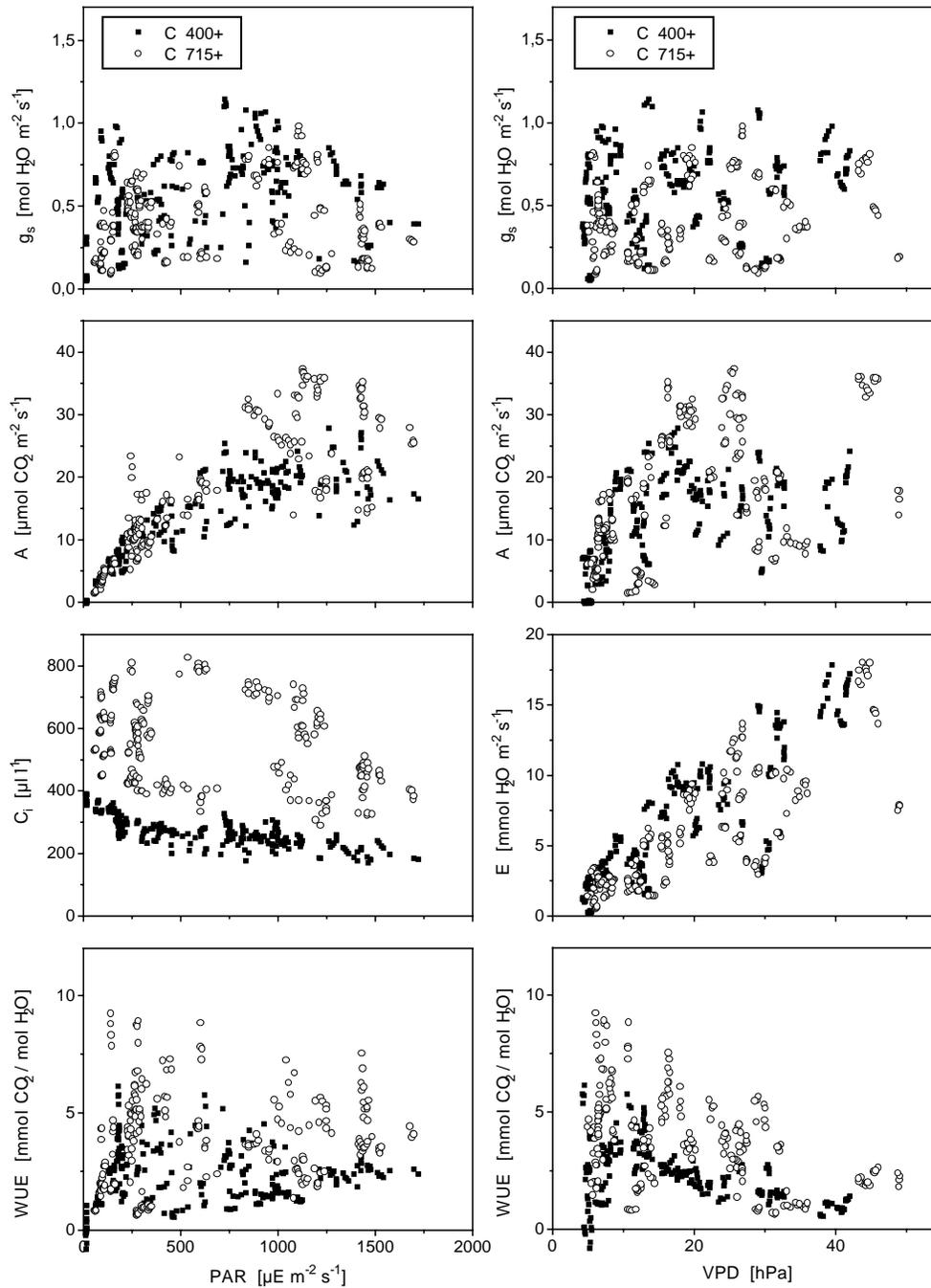


Abbildung 3.61: *Chenopodium album* 2. Anzucht gedüngt; stomatare Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), Transpirationsrate ( $E$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ( $WUE$ ) in Abhängigkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung ( $PAR$ ) und Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft ( $VPD$ ); Aufnahme-daten: 19., 29., 30., 31.08. und 04.09.1995

### *Senecio vulgaris* 1. Anzucht ungedüngt

Die Wachstumsbedingungen waren durch hohe Temperaturen und Wasserdampf-sättigungsdefizite der Luft bei gleichzeitigem geringem Wasserangebot gekennzeichnet. Die stomatäre Leitfähigkeit zeigt bei allen Strahlungsintensitäten sowohl hohe als auch geringe Werte, wobei die Maximalwerte der  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante unter denen der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Variante lagen. Mit zunehmendem Wasserdampf-sättigungsdefizit nahmen die Werte der Leitfähigkeit ab. Bei niedrigen Wasserdampf-sättigungsdefiziten wiesen die  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Pflanzen höhere Leitfähigkeiten auf als die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Pflanzen, während die Leitfähigkeiten bei hohen Wasserdampf-sättigungsdefiziten sehr niedrig und ungefähr gleich waren. Die Umhüllenden der Transpirationsraten beider Varianten zeigten den Verlauf einer Maximumkurve und erreichten bei Wasserdampf-sättigungsdefiziten von 25 bzw 35 hPa das Maximum. Die Photosyntheseraten folgten in Abhängigkeit von der Strahlung einer Sättigungsfunktion, während sie mit steigenden Werten des Wasserdampf-sättigungsdefizites der Luft fielen. Die Maximalwerte der  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante lagen deutlich über denen der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Variante. Der Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese folgte in Abhängigkeit von der Strahlung einer Maximumkurve, während sie mit steigenden Wasserdampf-sättigungsdefiziten der Luft fallende Werte aufwiesen. Die Maximalwerte der  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante lagen in allen Bereichen der Strahlung und des Wasserdampf-sättigungsdefizites deutlich über denen der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Variante.

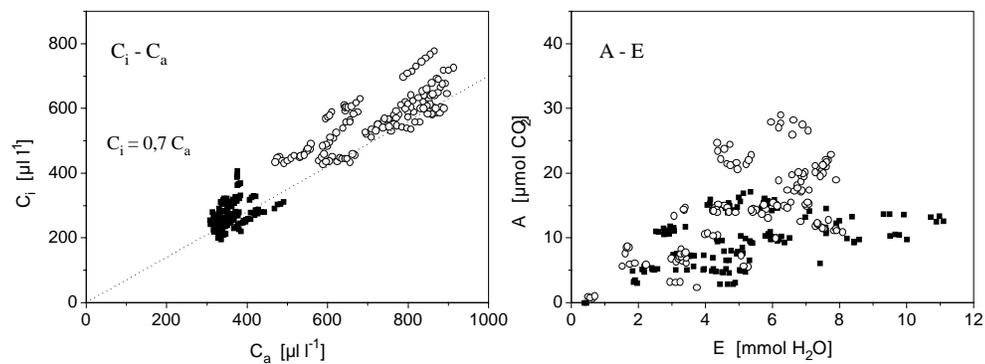


Abbildung 3.62: *Senecio vulgaris* 1. Anzucht; das Verhältnis der interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ) zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_a$ ) und das Verhältnis von Photosyntheserate ( $A$ ) zu Transpirationsrate ( $E$ ); Aufnahmedaten: 11.07. und 15.07.1995

## Senecio vulgaris 1. Anzucht (ungedüngt)

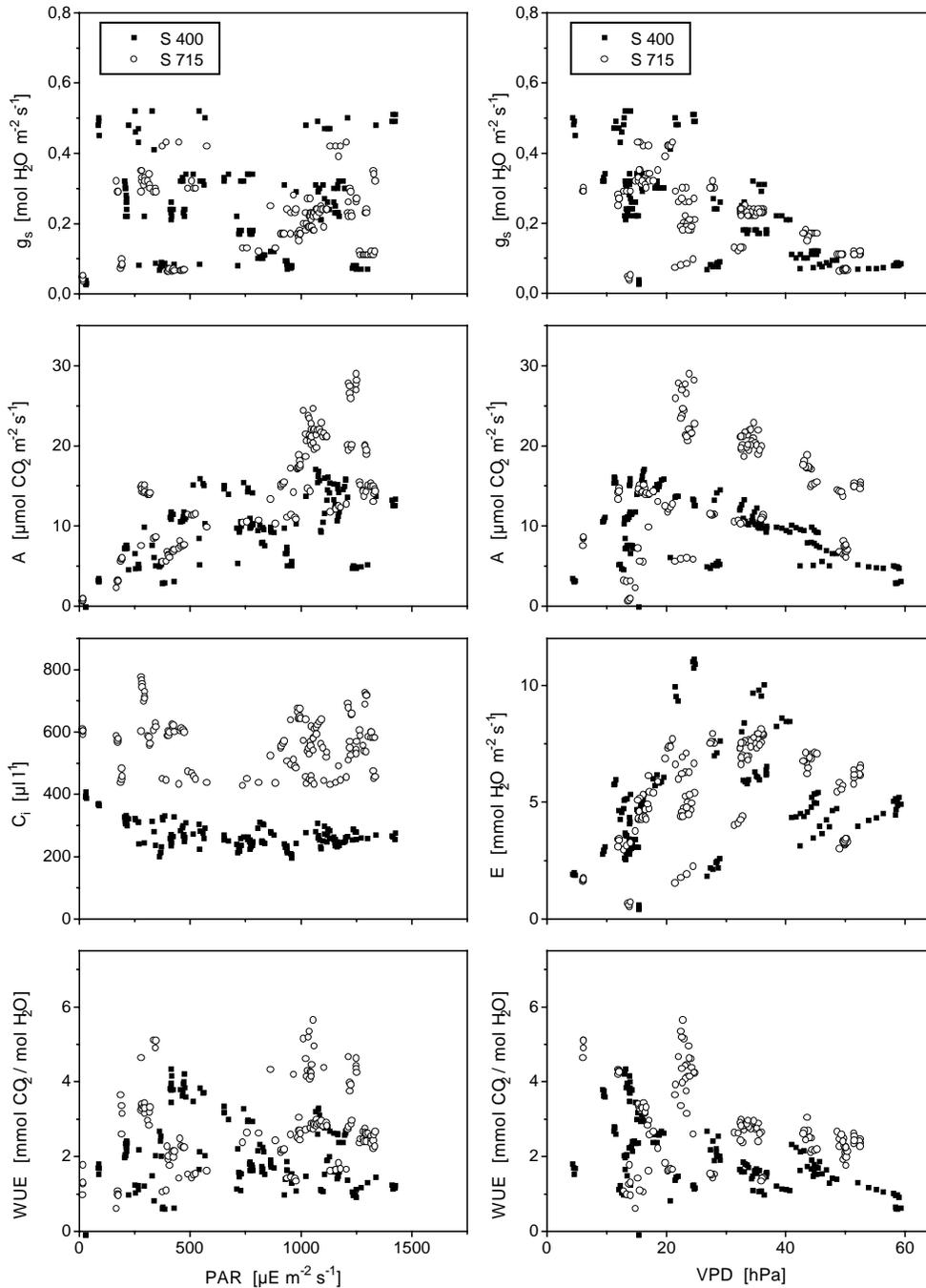


Abbildung 3.63: *Senecio vulgaris* 1. Anzucht; stomatare Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), Transpirationsrate ( $E$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ( $WUE$ ) in Abhängigkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung ( $PAR$ ) und Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft ( $VPD$ ); Aufnahmedaten: 11.07. und 15.07.1995

### *Senecio vulgaris* 2. Anzucht gedüngt

Die Wachstumsverhältnisse an den verschiedenen Meßtagen waren durch verschiedene Temperaturen und Luftfeuchten bei hohem Wasserangebot gekennzeichnet. Die Umhüllenden der stomatären Leitfähigkeiten zeigten sowohl in Relation zur Strahlung als auch zum Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft Maximumfunktionen. Die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante wies höhere Maximalwerte der stomatären Leitfähigkeit auf als die  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Variante. Die Transpirationsraten zeigten in Relation zum Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft den Verlauf einer Sättigungsfunktion. Die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Pflanzen zeigten höhere Transpirationsraten als die  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Pflanzen. Die Umhüllenden der Photosyntheseraten zeigten sowohl in Relation zur Strahlung als auch in Relation zum Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft den Verlauf von Maximumfunktionen, wobei die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante die deutlich höheren Photosyntheseraten aufwies. Die Werte der Wassernutzungskoeffizienten der Photosynthese zeigten gegenüber der Strahlung den Verlauf einer Maximumfunktion, gegenüber dem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft eine mit steigenden Wasserdampfsättigungsdefiziten fallende Kurve. Die  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante erreichte deutlich höhere Maximalwerte. Die Gegenüberstellung von Transpirationsraten und Photosyntheseraten zeigt die deutlich höheren Photosyntheseraten bei mittleren und hohen Transpirationsraten.

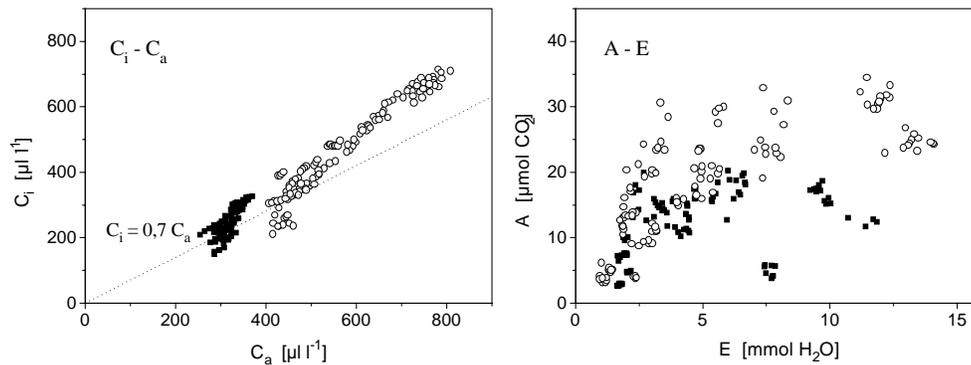


Abbildung 3.64: *Senecio vulgaris* 2. Anzucht gedüngt; das Verhältnis der interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ) zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_a$ ) und das Verhältnis von Photosyntheserate ( $A$ ) zu Transpirationsrate ( $E$ ); Aufnahmedaten: 20.08. und 04.09.1995

## Senecio vulgaris 2. Anzucht (gedüngt)

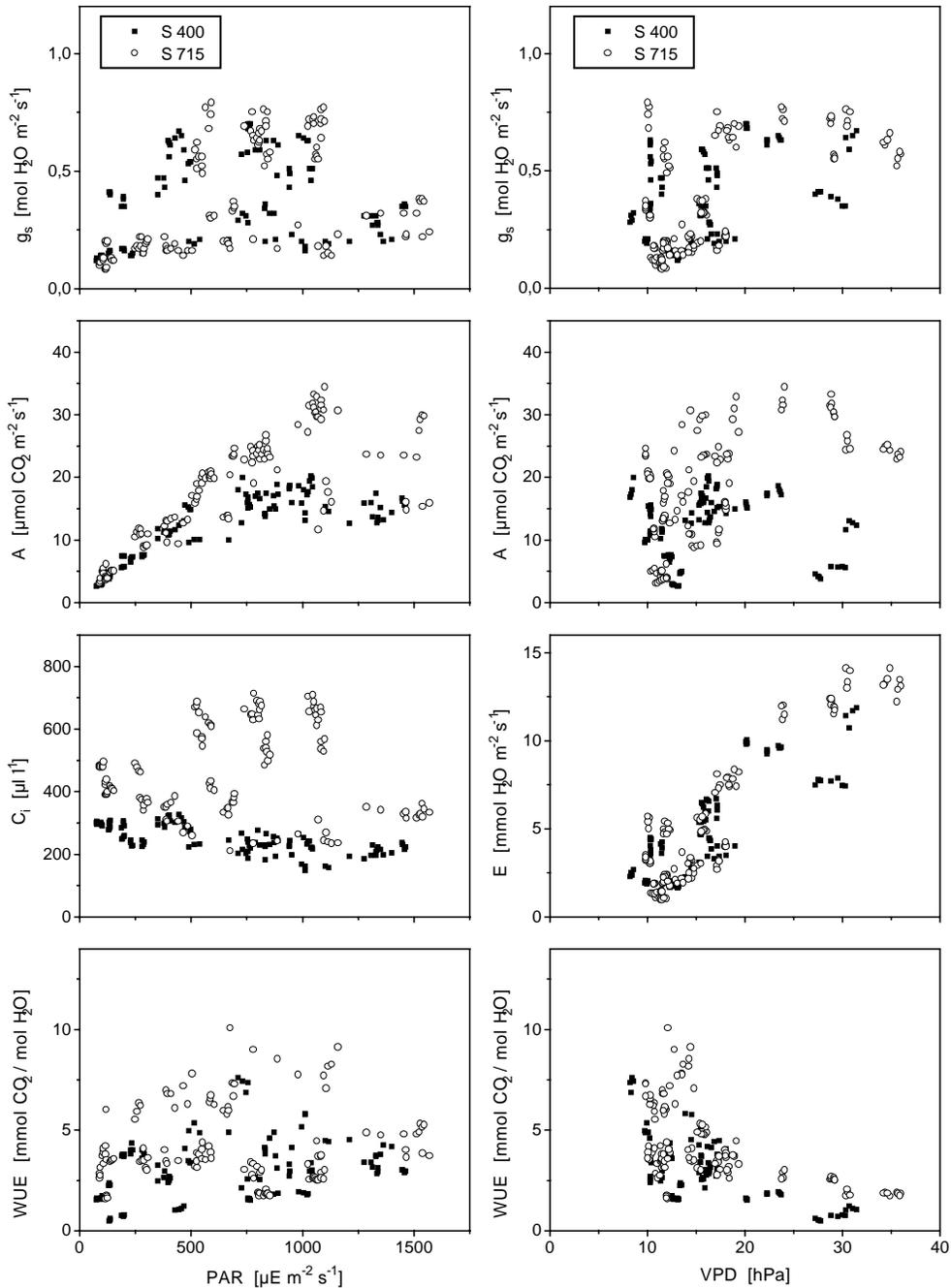


Abbildung 3.65: *Senecio vulgaris* 2. Anzucht gedüngt; stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), Transpirationsrate ( $E$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ( $WUE$ ) in Abhängigkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung ( $PAR$ ) und Wasserdampfättigungsdefizit der Luft ( $VPD$ ); Aufnahmedaten: 20.08. und 04.09.1995

### *Amaranthus retroflexus* 1. Anzucht ungedüngt

Die Umhüllende der Werte der stomatären Leitfähigkeit zeigte gegenüber der Strahlung eine Maximumkurve, gegenüber dem Wasserdampfdefizit der Luft eine Sättigungskurve. Die niedrigen Leitfähigkeiten bei hoher Strahlungsintensität sind am 15.07.95 gemessen worden, so daß die Stomata eventuell aufgrund ihres eigenen Tagesrhythmus trotz hoher Strahlungsintensität und geringem Wasserdampfdefizites der Luft nicht weit öffneten. Die Werte der Transpiration stiegen linear mit dem Wasserdampfdefizit der Luft, wobei die Werte der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante deutlich niedriger lagen. Die Maximalwerte der Photosynthese deuten gegenüber der Strahlung eine Sättigungskurve, gegenüber dem Wasserdampfdefizit der Luft eine Maximumfunktion an. Die Werte der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen auf gleicher Höhe wie die Werte der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die Werte des Wassernutzungskoeffizienten der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen bei geringen Strahlungsintensitäten, aber im gesamten Spektrum der Wasserdampfdefizites der Luft, deutlich über den Werten der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. In der Gegenüberstellung von Transpiration und Photosynthese zeigt sich das in den zwei Asammlungen von Meßwerten bei mittleren Transpirationsraten. Die Wolke der Werte der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante lag bei Photosyntheseraten oberhalb der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die maximal erreichten Werte der Photosynthese und Transpiration unterschieden sich kaum.

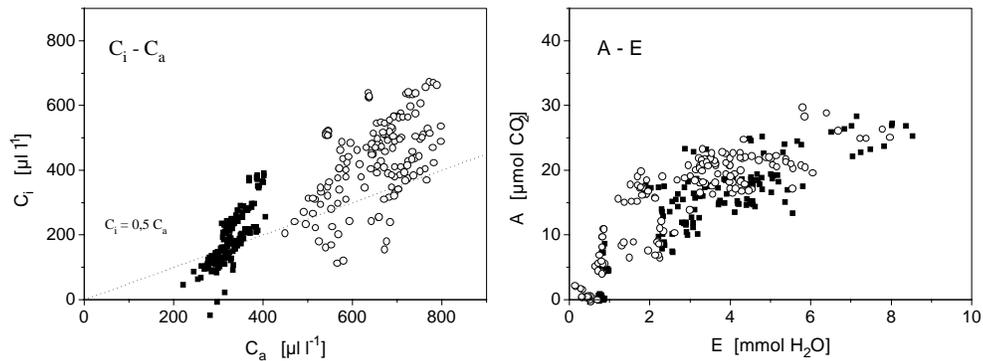


Abbildung 3.66: *Amaranthus retroflexus* 1. Anzucht; das Verhältnis der interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ) zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_a$ ) und das Verhältnis von Photosyntheserate ( $A$ ) zu Transpirationsrate ( $E$ ); Aufnahmedaten: 14.07. und 15.07.1995

## Amaranthus retroflexus 1. Anzucht (ungedüngt)

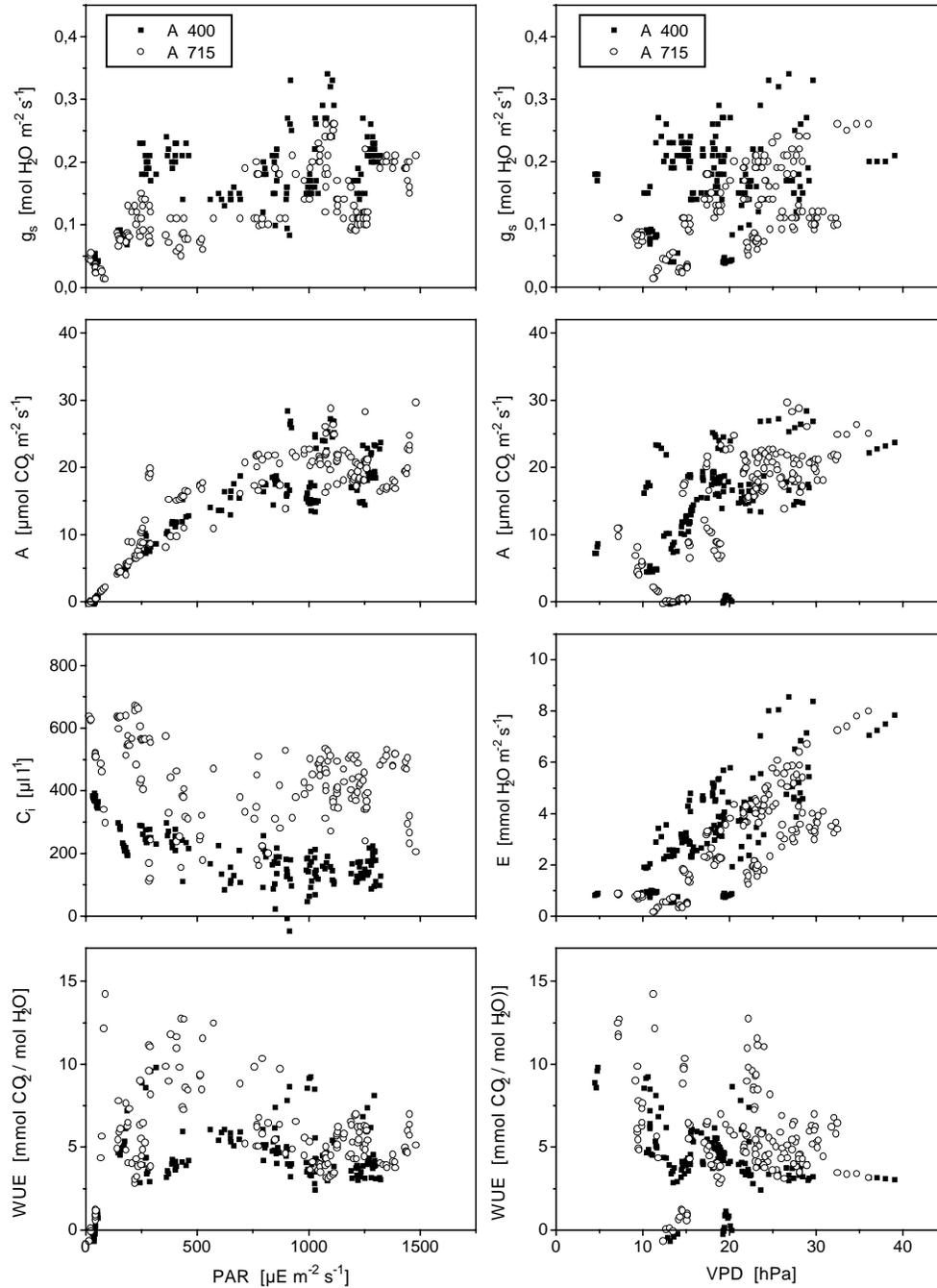


Abbildung 3.67: *Amaranthus retroflexus* 1. Anzucht; stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), Transpirationsrate ( $E$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ( $WUE$ ) in Abhängigkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung ( $PAR$ ) und Wasserdampfättigungsdefizit der Luft ( $VPD$ ); Aufnahme-daten: 14.07. und 15.07.1995

### *Amaranthus retroflexus* 2. Anzucht gedüngt

Die Umhüllenden der stomatären Leitfähigkeit und der Photosyntheseraten entsprachen in ihrem Verlauf sowohl gegenüber der Strahlung als auch gegenüber dem Wasserdampfdefizit der Luft einer Maximumskurve, wobei die Werte der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante bei deutlich geringeren Leitfähigkeiten und höheren Photosyntheseraten lagen als die der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die Umhüllenden der Transpirationsraten in Relation zum Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft entsprachen dem Verlauf von Sättigungskurven mit maximalen Transpirationsraten der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante deutlich über denen der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Die Maximalwerte der Wassernutzungskoeffizienten fallen sowohl bei steigenden Strahlungswerten als auch bei steigender Wasserdampfsättigung der Luft. Die Maxima der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante lagen bei allen Strahlungen und allen Wasserdampfsättigungsdefiziten deutlich über denen der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante. Bei der Gegenüberstellung von Transpirationsraten und Photosyntheseraten spiegelt sich dies in der unterschiedlichen Form der Punktwolken wider. Die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante erreichte im Vergleich zur  $400 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante höhere Photosyntheseraten bei geringeren Transpirationsraten.

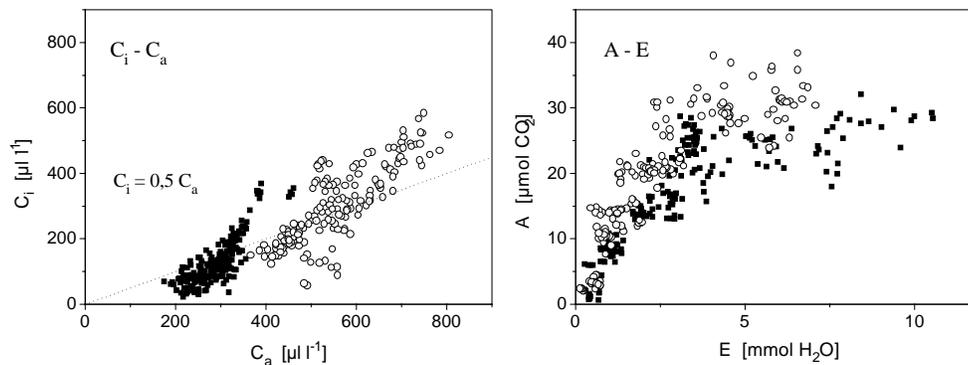


Abbildung 3.68: *Amaranthus retroflexus* 2. Anzucht gedüngt; das Verhältnis der interzellulären  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ) zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_a$ ) und das Verhältnis von Photosyntheserate ( $A$ ) zu Transpirationsrate ( $E$ ); Aufnahmedaten: 20., 31.08., 01. und 04.09.1995

## Amaranthus retroflexus 2. Anzucht (gedüngt)

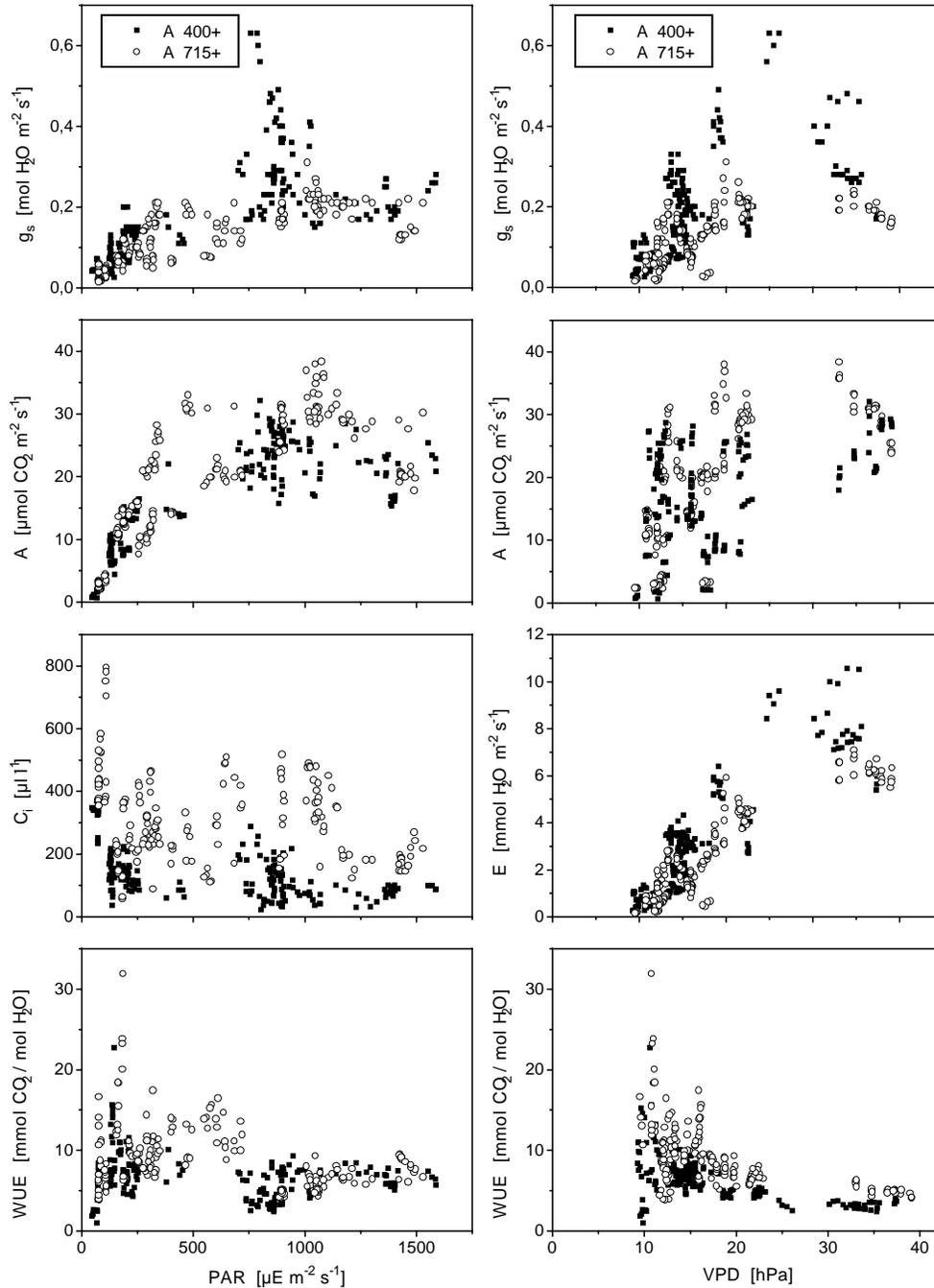


Abbildung 3.69: *Amaranthus retroflexus* 2. Anzucht gedüngt; stomatäre Leitfähigkeit ( $g_s$ ), Photosyntheserate ( $A$ ), interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $C_i$ ), Transpirationsrate ( $E$ ) und Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ( $WUE$ ) in Abhängigkeit von photosynthetisch aktiver Strahlung ( $PAR$ ) und Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft ( $VPD$ ); Aufnahme-daten: 20., 31.08., 01. und 04.09.1995

## 3.8 Zusammenfassung

### 3.8.1 Wachstumsbedingungen

Die Witterung während der ersten Expositionsperiode war warm und sonnig bis zeitweilig bewölkt. Es wechselten sich kurzfristig Schönwetterperioden mit bewölkten Perioden ab. Das Wasserangebot war mit einem Wassergehalt der Erde von 44 Vol% nach dem Gießen relativ gering. Die Wasserversorgung der Pflanzen war deshalb durch starke tägliche Schwankungen des Bodenwassergehaltes und -potentials gekennzeichnet (Maximalwerte des Wasserpotentials bis -7000 hPa). Die Evapotranspiration von *Chenopodium* und *Senecio* lag wesentlich über der von *Amaranthus*, daher waren sie von dem limitierten Wasserangebot stärker betroffen. Dies führte bei ihnen an sonnigen Tagen zu einem angespannten Wasserhaushalt (Turgorverlust bei *Senecio*, Stomataschluß).

Die Witterung während der zweiten Expositionsperiode war zu Beginn sonnig und heiß, ab dem 25.08.1995 (16. Tag nach Exposition) jedoch kühl und wechselnd bis stark bewölkt. Die Wasserversorgung der Pflanzen war durch hohe Bodenwassergehalte (über 70% nach dem Gießen) gekennzeichnet. Dadurch waren die täglichen Schwankungen des Bodenwasserpotentials gering, trotz zum Teil hoher Evapotranspirationsraten.

Die CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in den Kammern erhöhten Konzentrationen schwankten sehr stark. Die höchsten gemessenen Konzentrationen lagen über 1000  $\mu\text{l}^{-1}$  CO<sub>2</sub>, die geringsten um 400  $\mu\text{l}^{-1}$ . Die zweite Expositionsperiode war von diesem Phänomen aufgrund der höheren Windgeschwindigkeiten stärker betroffen als die erste. Die CO<sub>2</sub>-Konzentrationen der beiden 715  $\mu\text{l}^{-1}$ -Kammern unterschieden sich zu Beginn der zweiten Expositionsperiode bis zum 15. Tag nach Exposition (Mittelwert für Tage 1 bis 15 nach Exposition: Kammer 8: 582  $\mu\text{l}^{-1}$ ; Kammer 14: 818  $\mu\text{l}^{-1}$ ). Die Stickstoffversorgung war dadurch gekennzeichnet, daß zu Beginn der Exposition hohe Gehalte an pflanzenverfügbarem Stickstoff in der Erde vorhanden waren, die sowohl in den ungedüngten als auch in den gedüngten Varianten zum Zeitpunkt der Ernte bis an die Nachweisgrenze der angewandten Verfahren reduziert waren.

### 3.8.2 *Chenopodium album* L.

Die Transpiration von *Chenopodium* erreichte während der ersten Expositionsperiode Maximalwerte um 500 ml/Tag und Gefäß, während der zweiten Expositionsperiode 650 ml/Tag und Gefäß. Bis zum 20. Tag nach der Exposition hatten die Pflanzen in Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen einen höheren Wasserverbrauch als die Pflanzen in Kammern mit Umgebungsluft, danach einen geringeren. Zum Zeitpunkt der Ernte waren die Transpirationssummen der Pflanzen in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in beiden Expositionsperioden signifikant geringer als die der Pflanzen in Umgebungsluft. Das Höhenwachstum und die Zunahme der Blattzahl spiegeln diesen Effekt wider, indem sie zu Beginn der Expositionsperiode bei den Pflanzen in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen beschleunigt waren. Bei der Ernte war dann bezüglich der Höhe und Anzahl der Blätter kein signifikanter Unterschied zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten mehr zu erkennen, während der wachstumsfördernde Einfluß der Düngung jetzt deutlich und signifikant war. Die vegetative Entwicklung wurde für die zweite Anzucht anhand der seneszenten Blätter charakterisiert. Am 18. Tag nach Exposition wurden bei allen Varianten die ersten seneszenten

Tabelle 3.1: *Chenopodium album* L; Zusammenfassung der Ergebnisse der wachstumsbegleitenden Untersuchungen und der Ernte; relative Differenzen der Varianten aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen gegenüber den Varianten aus Kammern mit Umgebungsluft in % und Signifikanzen

	1. Anzucht			2. Anzucht		
	550	715	sig.	715	715 +	sig.
Höhe 1.Aufnahme	10,02	10,02		4,30	8,24	
Höhe 2.Aufnahme	13,72	22,38		36,64	39,30	**
Höhe 3.Aufnahme	20,04	17,93		38,21	30,53	**
Höhe 4. Aufnahme	13,23	15,30		20,63	19,29	**
Höhe 5. Aufnahme	8,45	14,15		8,32	11,20	*
Höhe bei der Ernte	-3,87	3,17		-2,16	1,28	
Trockengewicht Pflanze	8,48	14,40	*	11,76	14,62	
Trockengewicht Wurzel	8,16	8,06		31,56	7,80	
Trockengewicht Sproß	10,67	20,61		10,46	10,23	
Trockengewicht Frucht				10,49	20,60	
Trockengewicht Blatt	4,15	6,25	*	6,24	14,44	
Anteil der Wurzel	4,89	-1,89		20,15	-6,32	
Anteil des Sproßes	2,06	5,48		-0,82	-2,32	
Anteil der Früchte				-1,86	3,63	
Anteil der Blätter	-3,95	-7,31		-4,51	-0,35	
Blattfläche	-9,14	-0,14		-4,23	-5,94	
<i>LAR</i>	-16,32	-12,79		-14,69	-16,63	
<i>SLA</i>	-12,54	-6,83		-10,69	-17,16	
Transpirationssumme	-8,50	-12,19	*	-19,89	-8,02	*
<i>WUE<sub>Pr</sub></i>	18,46	30,18	*	40,24	24,93	**
N-Konzentration Pflanze	-6,53	-8,54		-17,14	-14,47	***
N-Konzentration Wurzel	2,44	-17,07		-12,35	-18,54	*
N-Konzentration Sproß	-3,55	-5,67		-19,05	-15,17	**
N-Konzentration Früchte				-12,41	-14,08	**
N-Konzentration Blatt	-7,60	-5,17		-22,22	-18,65	**

Blätter erfaßt. Zum Zeitpunkt der Ernte war die Anzahl der seneszenten und abgeworfenen Blätter der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten signifikant höher als die der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten, wobei die Gesamtzahl der seneszenten Blätter zwischen 10 und 20 pro Pflanze lag. Das Trockengewicht der Varianten aus erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen war in Bezug auf die Gesamtpflanze und in Bezug auf alle Organe gegenüber den Pflanzen aus Umgebungsluft erhöht. Dies war aber nur für die Gesamtpflanzen der ersten Anzucht signifikant. Die Anteile der Organe unterschieden sich bei den Pflanzen aus verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen wenig, wobei der Anteil der Blätter an der Gesamtpflanze (*LWR*) in den Varianten mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen leicht unter dem Anteil bei den 400  $\mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten lag. Die Blattfläche, das Verhältnis von Blattfläche zu Gesamtgewicht der Pflanze (*LAR*) und die spezifische Blattfläche (*SLA*) waren bei allen Varianten aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen geringer als bei Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft, ohne daß dies im einzelnen signifikant war.

Die Wassernutzungskoeffizienten der Produktivität (*WUE<sub>Pr</sub>*) waren bei allen Varianten mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen gegenüber denen aus Kammern mit Umgebungsluft

deutlich erhöht. Dieser Effekt war für beide Anzuchten signifikant. Die Stickstoffkonzentrationen waren in allen Organen der Pflanzen aus erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen geringer als in denen der vergleichbaren  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Dies kam durch gesteigertes Wachstum bei wenig veränderten Gesamtstickstoffgehalten zustande. Die Stickstoffkonzentrationen im Blatt unterschieden sich bei der 1. Anzucht wenig zwischen den  $\text{CO}_2$ -Varianten, während sie in den  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten der 2. Anzucht signifikant niedriger lagen als in den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Die Düngung kompensierte diesen Effekt, so daß gedüngte  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten gleiche Stickstoffkonzentrationen aufwiesen wie ungedüngte  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Die Stickstoffkonzentration in den Blätter nahm mit zunehmendem Alter der Pflanzen ab. Zum Zeitpunkt der Ernte war die Stickstoffmenge pro Blattfläche wenig verändert.

Die Ergebnisse der Gaswechsellmessungen zeigen sowohl geringere stomatäre Leitfähigkeiten als auch höhere Photosyntheseraten der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten gegenüber den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten, so daß der Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese durchgehend verbessert war. Während die Pflanzen der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten bei den ersten Messungen nach der Exposition deutlich höhere Photosyntheseraten aufwiesen, profitierten sie bei den späteren Messungen durch geringere stomatäre Leitfähigkeiten bei ähnlichen Photosyntheseraten. Bei den Messungen an Pflanzen mit limitiertem Wasserangebot hatten die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten schon am Vormittag geringe stomatäre Leitfähigkeiten, während die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten am Vormittag höhere stomatäre Leitfähigkeiten aufwiesen, um die Stomata am Nachmittag ebenfalls zu schließen.

### 3.8.3 *Senecio vulgaris* L.

Die Transpiration der *Senecio*-Pflanzen erreichte pro Gefäß in der ersten Expositionsperiode Werte um  $500 \text{ ml/Tag}$ , in der zweiten Expositionsperiode  $550 \text{ ml/Tag}$ . Die  $550 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der 1. Anzucht wies im Verlauf der gesamten Expositionsperiode einen höheren, die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante einen etwas geringeren Wasserverbrauch auf als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante. Die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten der zweiten Anzucht hatten zu Beginn der Expositionsperioden einen höheren, später dann den gleichen bis etwas geringeren Wasserverbrauch als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten gleicher Düngestufe. Zum Zeitpunkt der Ernte war die Transpirationssumme der  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante der ersten Anzucht und der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten der 2. Anzucht größer als die Transpirationssumme der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten, während die Transpirationssumme der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der wasserlimitierten ersten Anzucht unter der der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante lag. Die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten waren zum Zeitpunkt der Ernte höher als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Die relative Zuwachsrates der Höhe war bei den Pflanzen in Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen zwischen dem 6. und 17. Tag nach Exposition deutlich höher als bei den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Diese Wachstumsbeschleunigung der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten zu Beginn der Expositionsperiode zeigte sich bei der 2. Anzucht auch an den Blattzahlen. Allerdings wiesen die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten zum Zeitpunkt der Ernte geringere Blattzahlen auf als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten.

Die Charakterisierung der generativen Entwicklung der 2. Anzucht anhand der Blütenstandszahlen zeigte keine signifikanten Unterschiede. Allerdings war der Anteil der verblühten Blütenstände der nicht gedüngten  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante gegenüber der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante deutlich erhöht. Die Trockengewichte der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen waren bei beiden Anzuchten signifikant höher als die Trockengewichte der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Bei den Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen war bei der ersten Anzucht der Anteil der Wurzeln, bei der zweiten An-

Tabelle 3.2: *Senecio vulgaris* L; Zusammenfassung der Ergebnisse der wachstumsbegleitenden Untersuchungen und der Ernte; relative Differenzen der Varianten aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen gegenüber den Varianten aus Kammern mit Umgebungsluft in % und Signifikanzen

	1. Anzucht			2. Anzucht		
	550	715	sig.	715	715 +	sig.
Höhe 1.Aufnahme	4,86	-17,43		16,67	7,89	
Höhe 2.Aufnahme	-7,02	-18,07		0,00	-8,33	
Höhe 3.Aufnahme	1,39	-6,13		21,26	8,21	
Höhe 4. Aufnahme	0,21	-12,26		15,96	6,38	
Höhe 5. Aufnahme	1,36	-11,89		16,64	3,96	
Höhe bei der Ernte	-1,57	-12,75		9,22	4,41	*
Höhe bei der Ernte	-1,57	-12,75		9,22	4,41	*
Trockengewicht Pflanze	4,97	7,16	*	12,54	22,64	*
Trockengewicht Wurzel	18,00	27,63		18,04	12,04	
Trockengewicht Sproß	-0,28	3,32		26,09	40,28	*
Trockengewicht Frucht				-5,98	8,48	
Trockengewicht Blatt	8,35	2,18		3,70	8,60	
Anteil der Wurzel	15,23	23,83		7,41	-9,68	
Anteil des Sproßes	-5,03	-3,61		13,81	13,86	*
Anteil der Früchte				-16,46	-11,55	
Anteil der Blätter	2,65	-5,13		-14,56	-13,70	
Blattfläche	-3,60	-0,12		-17,20	-1,98	*
<i>LAR</i>	-8,19	-6,82		-25,68	-20,34	*
<i>SLA</i>	-11,04	-2,22		-15,75	-9,73	**
Transpirationssumme	6,55	-5,77		6,59	6,14	
<i>WUE<sub>Pr</sub></i>	-2,10	13,02		5,58	15,55	*
N-Konzentration Pflanze	-8,52	-9,71		-31,98	-26,31	**
N-Konzentration Wurzel	-11,11	2,92		-26,27	-4,55	*
N-Konzentration Sproß	-11,90	-13,49		-33,04	-33,71	**
N-Konzentration Früchte				-13,72	-13,27	
N-Konzentration Blatt	-7,74	-12,12		-25,22	-21,27	**

zucht der Anteil des Sprosses an der Gesamtpflanze deutlich höher als bei den 400  $\mu\text{l}^{-1}$ -Varianten. Der Anteil der Blätter (*LWR*) war in der ersten Anzucht nahezu unverändert, bei den 715  $\mu\text{l}^{-1}$ -Varianten der zweiten Anzucht um ca.14% geringer als bei den 400  $\mu\text{l}^{-1}$ -Varianten. Die Blattfläche, die Blattfläche pro Pflanzengewicht (*LAR*) und die spezifische Blattfläche (*SLA*) der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen waren gegenüber den Pflanzen aus Kammern mit Umgebungsluft geringer, wobei diese Effekte für die zweite Anzucht signifikant waren.

Die Wassernutzungskoeffizienten der Produktivität (*WUE<sub>Pr</sub>*) waren zum Zeitpunkt der Ernte für die zweite Anzucht deutlich höher als für die erste Anzucht. Die 715  $\mu\text{l}^{-1}$ -Varianten beider Anzuchten zeigten aufgrund der deutlichen Trockengewichtssteigerungen eine höhere *WUE* als die 400  $\mu\text{l}^{-1}$ -Varianten. Die 550  $\mu\text{l}^{-1}$ -Variante der ersten Anzucht wies eine geringere *WUE* auf als die 400  $\mu\text{l}^{-1}$ -Variante. Die Stickstoffkonzentrationen in den Gesamtpflanzen und in den Organen waren bei den Varianten aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen niedriger als die der 400  $\mu\text{l}^{-1}$ -Varianten. Dies kam durch

eine größere Biomasse bei geringeren absoluten Stickstoffgehalten zustande. Die Stickstoffkonzentrationen der Blätter von Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen waren bei der ersten Anzucht zum Zeitpunkt der Ernte um 10 % geringer, bei der zweiten Anzucht am 17. Tag nach Exposition wenig verändert bei der Ernte um 20 % geringer als die Stickstoffkonzentration in den Blättern der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Der Stickstoffgehalt pro Blattfläche war bei der 1. Anzucht unverändert, bei der 2. Anzucht in den  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten geringer als in den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten.

Die Ergebnisse der Gaswechsellmessungen zeigen bezüglich der stomatären Leitfähigkeiten und der Transpiration geringe Unterschiede zwischen den  $\text{CO}_2$ -Varianten, mit Ausnahme der Messungen am 15.07.95. Bei diesen Messungen waren die stomatären Leitfähigkeiten der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante geringer als die der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante. Die Photosyntheseraten der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten lagen bei gleichen stomatären Leitfähigkeiten deutlich über denen der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Der Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese ( $WUE_{Ph}$ ) war bei den  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten im Vergleich zu den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten größer, da sie höhere Photosyntheseraten bei gleichen Transpirationsraten aufwiesen (Ausnahme: 15.07.95).

### 3.8.4 *Amaranthus retroflexus* L.

Die Transpiration der *Amaranthus*-Pflanzen erreichte pro Gefäß in der ersten Anzucht 270 ml/Tag, in der zweiten Anzucht 400 ml/Tag. Die Transpiration der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen verhielt sich in Relation zu den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten uneinheitlich: die  $500 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante verbrauchte zu Beginn der Expositionsperiode mehr Wasser, am Ende weniger; die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der 1. Anzucht verbrauchte im Verlauf der gesamten Expositionsperiode weniger, beide  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten der 2. Anzucht verbrauchten in etwa soviel Wasser wie die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Die Transpirationssumme über die gesamte Expositionsperiode lag bei der  $550 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der 1. Anzucht und der ungedüngten  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante über, bei der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der ersten Anzucht und der gedüngten  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der zweiten Anzucht unter den vergleichbaren  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten.

Das Höhenwachstum zeigte im Verlauf beider Anzuchten nur geringe Unterschiede zwischen den  $\text{CO}_2$ -Varianten. Die relativen Zuwachsraten der Höhe waren bei den Varianten in Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen während der ersten 10 Tage höher als bei den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Dieser Effekt zeigt sich auch bei der Zuwachsrate der Blattzahlen, wodurch die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten im Verlauf der Exposition größere Blattzahlen aufwiesen als die  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Zum Zeitpunkt der Ernte unterschieden sich die Blattzahlen zwischen den  $\text{CO}_2$ -Varianten wenig, aber zwischen den Düngevarianten sehr stark.

Die Charakterisierung der vegetativen Entwicklung anhand der abgefallenen Blätter zeigte keine Unterschiede zwischen den  $\text{CO}_2$ -Varianten. Das Trockengewicht der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen war bei beiden Anzuchten höher als das Trockengewicht der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Bei der feuchten 2. Anzucht war der Zuwachs des Trockengewichtes der Blätter signifikant, wohingegen das Trockengewicht der Blätter der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der trockenen 1. Anzucht unter dem der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante lag. Der Anteil der Blätter an der Gesamtpflanze ( $LWR$ ) war bei den Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen der ersten Anzucht um 15 % geringer, bei der 2. Anzucht um 7 bzw. 4 % höher als bei den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten.

Tabelle 3.3: *Amaranthus retroflexus* L; Zusammenfassung der Ergebnisse der wachstumsbegleitenden Untersuchungen und der Ernte; relative Differenzen der Varianten aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen gegenüber den Varianten aus Kammern mit Umgebungsluft in % und Signifikanzen

	1. Anzucht			2. Anzucht		
	550	715	sig.	715	715 +	sig.
Höhe 1.Aufnahme	7,72	-12,56		16,38	14,32	
Höhe 2.Aufnahme	11,38	7,47		30,22	25,23	
Höhe 3.Aufnahme	19,61	-2,24		20,37	25,50	
Höhe 4. Aufnahme	9,32	0,69		8,07	6,06	
Höhe 5. Aufnahme	9,05	2,42		6,34	5,55	
Höhe bei der Ernte	2,72	3,26		6,33	4,15	
Trockengewicht Pflanze	20,68	0,21		15,85	10,90	
Trockengewicht Wurzel	42,38	13,55		7,72	15,24	
Trockengewicht Sproß	18,77	-0,51		26,48	14,16	
Trockengewicht Frucht				9,32	4,81	
Trockengewicht Blatt	4,87	-10,71		20,98	16,02	*
Anteil der Wurzel	24,39	13,54		-8,54	4,02	
Anteil des Sproßes	-1,47	-0,61		8,41	2,62	
Anteil der Früchte				-6,82	-4,20	
Anteil der Blätter	-15,07	-15,15		7,40	3,71	
Blattfläche	-12,11	-17,83		8,59	9,70	
<i>LAR</i>	-27,68	-18,57		-6,46	-1,22	
<i>SLA</i>	-14,97	-7,00		-8,28	-5,07	*
Transpirationssumme	12,03	-13,42		,49	-6,3	
<i>WUE<sub>Pr</sub></i>	7,46	15,47		14,40	17,67	*
N-Konzentration Pflanze	-16,60	-12,76		-8,85	-12,24	**
N-Konzentration Wurzel	32,00	26,67		2,21	-1,89	
N-Konzentration Sproß	-13,91	-7,28		-11,21	-14,53	
N-Konzentration Früchte				-5,21	-6,65	
N-Konzentration Blatt	-20,27	-18,56		-14,41	-22,00	**

Die Blattflächen der 550  $\mu\text{l l}^{-1}$  und der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der 1. Anzucht waren kleiner, die beider 715  $\mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten der zweiten Anzucht größer als die der vergleichbaren 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Das Verhältnis von Blattfläche zu Pflanzengewicht (*LAR*) und von Blattfläche zu Blattgewicht (*SLA*) war bei allen Varianten aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen kleiner als bei den Pflanzen aus 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Kammern. Die Wassernutzungskoeffizienten der Produktivität (*WUE<sub>Pr</sub>*) waren bei allen Varianten aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen größer als bei den Varianten aus Kammern mit Umgebungsluft.

Die Stickstoffkonzentrationen in den Gesamtpflanzen und in allen Organen, außer den Wurzeln, waren bei der Ernte bei allen Varianten unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen geringer als bei den Varianten unter Umgebungsluft. Dies war das Ergebnis des gesteigerten Wachstums bei gleicher Stickstoffaufnahme. Die Stickstoffgehalte in den Blättern der 550  $\mu\text{l l}^{-1}$  und 715  $\mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten der ersten Anzucht und der gedüngten 715  $\mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der 2. Anzucht waren geringer, die der ungedüngten 715  $\mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der 2. Anzucht höher als die Stickstoffgehalte der Blätter der 400  $\mu\text{l l}^{-1}$  Varianten. Die Stick-

stoffgehalte pro Blattfläche waren bei der ersten Anzucht unverändert, bei der 2. Anzucht in den  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten geringer als in den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten.

Die Ergebnisse der Gaswechselfmessungen zeigen, daß die stomatären Leitfähigkeiten der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten etwas geringer und die Photosyntheseraten etwas größer waren als die der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Somit war der Wassernutzungskoeffizient der Photosynthese bei den  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten durchgehend höher als bei den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten. Das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration war bei den verschiedenen  $\text{CO}_2$ -Varianten gleich.

# Kapitel 4

## Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurde der Einfluß erhöhter Kohlendioxid Konzentrationen auf Wachstum und Wasserverbrauch der C<sub>3</sub>-Species *Chenopodium album* und *Senecio vulgaris* und der C<sub>4</sub>-Art *Amaranthus retroflexus* untersucht. Hierzu wurden die Pflanzen in zwei Anzuchten bei verschiedener Wasser- und Nährstoffversorgung exponiert. Im Verlauf der Expositionsperioden wurden Transpiration, Wachstum und Entwicklung der Gesamtpflanzen sowie der Gaswechsel der Blätter untersucht. Aus den Ergebnissen der Ernte wurden Biomasse, Stickstoffgehalte, blattbezogene Größen und die Wassernutzungskoeffizienten der Produktivität bestimmt. Nachfolgend werden nach Besprechung der ergebnisrelevanten Expositionsbedingungen die Resultate der Wachstumsprotokolle, des Wasserverbrauches, der Ernte und der Gaswechsellmessungen miteinander in Beziehung gesetzt und diskutiert.

### 4.1 Expositionsbedingungen

#### Auswirkungen der Exposition in Open-top-Kammern auf die Umweltbedingungen der Pflanzen

Pflanzen reagieren auf Änderungen sowohl der chemischen als auch der physikalischen Umwelt. Expositionsversuche in Gewächshäusern oder in Anlagen mit kontrollierter Umwelt haben den Nachteil, daß die physikalischen Umweltfaktoren den Verhältnissen im Freiland wenig entsprechen. Feldexpositionsanlagen wie Open-top-Kammern bieten den Vorteil, daß die klimatischen Bedingungen in ihnen, insbesondere die jahreszeitlichen Schwankungen und die Tagesgänge der Werte für Strahlung im photosynthetisch aktiven Bereich, Temperatur und relative Luftfeuchte den Umweltverhältnissen im Freiland weitgehend entsprechen.

Ein Vergleich von Freiland und Open-top-Kammer in Bezug auf Temperatur und relative Luftfeuchte ergab für die Vegetationsperiode des Jahres 1991 folgende Ergebnisse. Die durchschnittliche Temperatur lag innerhalb der Kammern 2,3 °C höher und die relative Luftfeuchte 5% niedriger als im Freiland. Am ausgeprägtesten waren die Temperaturunterschiede in der Zeit zwischen 12:00 und 15:00 Uhr (3,5 °C). Die Temperaturdifferenzen zwischen Kammer und Freiland überstiegen nie 4,8 °C (FANGMEIER et al. 1992). Das System stellt somit eine Annäherung an natürliche Umweltbedingungen dar (WEIGEL et al. 1992).

Jedoch sind Abweichungen innerhalb der Kammern von den Freilandverhältnissen bei den Faktoren

- Windgeschwindigkeit
- Temperatur und Luftfeuchte
- Strahlung
- Niederschlag

zu beobachten.

Windgeschwindigkeit, Windrichtung und damit Turbulenz der Atmosphäre sind innerhalb der Kammern im Gegensatz zum Freiland stets mehr oder weniger konstant (GRÜNHAGE et al. 1992).

Durch die Polyethylenfolie wird Strahlung im photosynthetisch aktiven Bereich wenig absorbiert, während Wellenlängen unterhalb 385 nm nahezu vollständig absorbiert werden (FANGMEIER et al. 1992).

Veränderte Strahlungsbilanzen, höhere Temperatur, geringere Luftfeuchte und Unterschiede der Windgeschwindigkeiten wirken sich über ein höheres Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft und veränderte Grenzflächenwiderstände auf die Transpiration der Pflanzen aus. Temperaturänderungen können die Reaktionsgeschwindigkeiten und damit die Gleichgewichtslage biochemischer Reaktionen verschieben, auf morphogenetische Prozesse einwirken und den Stoff- und Energieaustausch mit der Umgebung beeinflussen (LONG & WOODWARD 1988). Darüber hinaus sind Interaktionen zwischen dem Einfluß von Temperatur und CO<sub>2</sub>-Konzentration auf das Wachstum der Pflanzen dokumentiert (IDSO et al. (1987); COLEMAN & BAZZAZ 1992). BAKER & ALLEN (1993) kommen zu dem Schluß, daß sowohl Stärke als auch Richtung der Reaktion auf gleichzeitige CO<sub>2</sub>- und Temperaturänderung von den Ausgangsbedingungen abhängt und artspezifisch ist.

Da das Klima innerhalb der Kammern deutliche Unterschiede in den Bereichen Strahlung, Temperatur, Wasserdampfdruckdefizit der Luft und Windgeschwindigkeit gegenüber dem Freiland aufweist, sind in Open-top-Kammern gewonnene Ergebnisse daher nicht, oder nur sehr bedingt auf das Freiland übertragbar. In diesem Experiment wurden dementsprechend nur Reaktionen von Pflanzen, die in Open-top-Kammern wuchsen, miteinander verglichen. Hierbei wuchsen sowohl die Pflanzen in Außenluft als auch die Pflanzen in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration unter den gleichen, gegenüber dem Freiland allerdings deutlich veränderten, Klimabedingungen heran. Die unterschiedlichen Reaktionen der Pflanzen können somit nur als Reaktion auf veränderte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen unter den spezifischen klimatischen Bedingungen innerhalb der Kammern verstanden werden.

### Die CO<sub>2</sub>-Konzentrationen innerhalb der Kammern

Die Kammern der 715  $\mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten wiesen starke kurzzeitige Schwankungen der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf. PENUELAS et al. (1995) zeigten für Pfeffer, daß sich Schwankungen von erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen nachteilig auf das Wachstum auswirkten. Außerdem ist für die 2. Anzucht zu berücksichtigen, daß für Kammer 8 während der ersten 15 Tage der Exposition nur eine mittlere CO<sub>2</sub>-Konzentration von 582  $\mu\text{l l}^{-1}$  gemessen wurde, während die parallele Kammer 14 eine Konzentration von 818  $\mu\text{l l}^{-1}$  erreichte. Da gerade in den ersten Tagen nach der Exposition die deutlichsten Effekte einer erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration hervorgerufen werden (KÖRNER 1995), müssen diese Konzentrationsunterschiede bei der Diskussion der Ergebnisse berücksichtigt werden. Es waren allerdings keine einheitlichen

Unterschiede des Pflanzenwachstums zwischen den  $715 \mu\text{l}^{-1}$ -Kammern zu beobachten und die Aufnahme dieser Konzentrationsunterschiede als Kovariante in die Varianzanalyse führte nicht zu einer Verbesserung des statistischen Modells. Dies ist möglicherweise dadurch zu erklären, daß bei korrekter Konzentration in der Kammer die angegebene zu geringe  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf einen Meßfehler zurückzuführen ist.

## Die Bodenverhältnisse und Topfgröße

Die Exposition der Pflanzen erfolgte in Gefäßen mit einem Volumen von 2,2 l. Dieses Topfvolumen führte in Zusammenhang mit mäßigem Gießen und hohen Temperaturen bei der 1. Anzucht zu starken Schwankungen des Bodenwassergehaltes. Die Gasblase im Tensiometerrohr verursachte eine gewisse Trägheit der Tensiometereinstellung zwischen Tensiometer und Boden. Diese gewinnt mit zunehmender Tension und der daraus resultierenden Abnahme der Leitfähigkeit des Bodens an Bedeutung (FREDE et al. 1984). Insbesondere wird die Abnahme der Wasserspannung bei Bewässerungsvorgängen verspätet angezeigt (HARTGE & HORN 1992). Die Verzögerung der Gleichgewichtseinstellung machte sich bemerkbar nach Einsetzen des Tensiometers in den Boden, nach Bewässerung eines relativ trockenen Bodens und bei sehr rascher Austrocknung des Bodens durch starke Transpiration der Pflanzen. Daher konnten bei der Auswertung der Ergebnisse der Bestimmung des Matrixpotentials viele Messergebnisse nicht berücksichtigt werden und die Genauigkeit der berücksichtigten Messergebnisse ist vor allem im Bereich der Messgrenze sehr kritisch zu beurteilen.

Da der Boden ein sehr heterogenes Substrat ist, ist weiterhin die Größe der Tensiometerkerzen von Bedeutung für die Genauigkeit der Bestimmung des Matrixpotentials. Große Tensiometerkerzen (8 cm Länge, 2 cm Durchmesser) berühren mit größerer Wahrscheinlichkeit große, gesättigte Wasserporen als kleine Tensiometerkerzen (0,5 cm Länge und Durchmesser). Sie zeigen daher die geringste Wasserspannung in einer großen Umgebung an, während kleine Tensiometerkerzen die Variabilität der Wasserspannung im Bodenvolumen genauer erfassen (RUNDEL & JARELL 1989).

Trotz alledem konnten die Messungen des Wasserpotentials die starken Schwankungen des Wasserpotentials während der 1. Anzucht und die geringen Werte des Wasserpotentials während der 2. Anzucht deutlich machen.

Die starken Schwankungen des Bodenwassergehaltes und -potentials während der 1. Expositionsperiode sind für Freilandbedingungen nicht typisch (HARTGE & HORN 1992). Während der 2. Expositionsperiode lagen die Bodenwassergehalte bei typischen Werten für feuchte Standorte, die wiederum im Freiland keine typischen Standorte der untersuchten Pflanzen sind.

Die Topfgröße kann, zumindest für die gedüngten Pflanzen der zweiten Anzucht, einen wachstumsbegrenzenden Einfluß gehabt haben, der zu geringeren Unterschieden der Trockengewichte und der Sproß-Wurzel-Verhältnisse zwischen den  $\text{CO}_2$  Varianten führte, als dies in größeren Töpfen möglich gewesen wäre. ARP (1991) und THOMAS & STRAIN (1991) zeigten, daß die Topfgröße sowohl auf Photosyntheseraten als auch auf die Biomasseproduktion limitierend wirken kann.

### 4.1.1 Die Stickstoffversorgung der Pflanzen

Die Pflanzen wurden in zwei verschiedenen Dünge­stufen angezo­gen. Für beide Dünge­stufen ergab die Analyse des Gehaltes von pflanzenverfügbarem Stickstoff im Boden eine Absen­kung von sehr hohen Werten vor der Exposition ( $120\text{mgN/kgBoden}$ ) auf Werte im Bereich der Nachweisgrenze der angewandten Methoden (im Durchschnitt  $5\text{mgN/kgBoden}$ ) nach der Exposition. Diese Absen­kung des Gehaltes an pflanzenverfügbarem Stickstoff kann so­wohl die Folge einer Aufnahme durch die Pflanzen als auch von N-Immobilisierung durch Mikroorganismen sein (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1992). Ein Vergleich des Gehaltes an pflanzenverfügbarem Stickstoff im Boden mit den Stickstoffgehalten der Pflanzen zeigte, daß die Pflanzen mehr Stickstoff aufgenommen hatten, als in der Ausgangserde als pflanzenverfügbar nachgewiesen worden war. Die Differenz liegt in einer Größenordnung, die durch Mineralisierung erklärbar ist (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1992).

Die Stickstoffversorgung der Pflanzen kann daher in keinem Fall als optimal bezeichnet werden, sondern nur als mehr oder weniger günstig. Zukünftige Experimente sollten so angelegt werden, daß eine genaue Dosierung und Bilanzierung des Stickstoffes möglich ist.

## 4.2 Wachstumsverlauf und Wasserverbrauch

Bei vielen Expositionsexperimenten konnten für Einzelpflanzen, kleine Modellgemeinschaften und auf ackerbaulichen Nutzflächen Wachstumssteigerungen durch erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen festgestellt werden (KIMBALL 1983; POORTER 1993; IDSO & IDSO 1994; MAUNEY et al. 1994). Langfristige Experimente an gewachsener Vegetation am Wuchsort ergaben hingegen ein uneinheitliches Bild bezüglich der Gesamtbiomasse, deuten aber auf eine Verschiebung des Konkurrenzgefüges innerhalb der Pflanzengemeinschaft hin (OECHEL et al. 1991; ARP et al. 1993; KNAPP et al. 1994; LEADLY et al. 1996). Oft war eine Stimulierung der Wachstumsraten nur in den ersten Wochen nach der Exposition zu erkennen (TOLLEY & STRAIN 1985, POORTER 1993; CHRIST & KÖRNER 1995). POORTER (1993) nennt drei Gründe, warum die Wachstumsstimulation durch erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen oft nur vorübergehend ist: Zum einen Umweltbedingungen, wie begrenztes Nährstoffangebot und begrenzter Wurzel- und Luftraum, als zweites eine physiologische Limitation durch Akklimation der Photosynthese auf Grund begrenzter Senken für Assimilate und als drittes den notwendigerweise anderen Bau größerer Pflanzen. In einjährigen Pflanzenpopulationen, wie sie diese Arten, bilden, Können unterschiedliche Wachstumsraten in der frühen Lebensphase zu Differenzen in den Wettbewerbshierarchien (GARBU­TT et al. 1990).

In diesem Experiment wurde das Wachstum der Pflanzen anhand der Höhe und der Blattzahlen bestimmt. Die in dieser Arbeit berechneten relativen Zuwachsraten sind nicht dazu geeignet das Pflanzenwachstum im Verlauf der gesamten Expositionsperiode zu beschreiben, da sie nicht auf die Biomasse bezogen sind und keine Korrekturen für verschiedenen Pflanzenbau enthalten (POORTER 1993). Aber sie zeigen die Unterschiede im Wachstumsverlauf zu Beginn der Exposition, als alle Pflanzen die gleichen Größenverhältnisse aufwiesen.

Entsprechend den Ergebnissen aus der Literatur konnten bei allen untersuchten Arten Wachstumssteigerungen festgestellt werden, die sich durchweg in den ersten Tagen der Exposition manifestierten, wobei der Effekt bei den  $\text{C}_3$ -Arten *Chenopodium* und *Senecio* deutlicher war als bei der  $\text{C}_4$ -Art *Amaranth*. Unter erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen waren

bei *Chenopodium* und *Amaranth* die relativen Zuwachsraten von sowohl Höhe als auch Blattzahl zwischen dem 2. und 6. Tag nach der Exposition gegenüber den Vergleichspflanzen größer, während sie bei *Senecio* zwischen dem 6. und 10. Tag größer waren. Diese Unterschiede bezüglich des Wachstumsverlaufes waren sowohl bei der 1. Anzucht als auch bei der 2. Anzucht in ungedüngter wie gedüngter Variante zu erkennen. Dieses in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen früher beschleunigte Wachstum von *Chenopodium* und *Amaranth* kann in Konkurrenz mit *Senecio* am natürlichen Standort einen Konkurrenzvorteil darstellen.

Zu Beginn der Exposition war das Wachstum durch einen  $\text{CO}_2$ -Düngeeffekt beschleunigt und es war kein Effekt der Mineraldüngung zu erkennen, während am Ende der 2. Expositionsperiode der Einfluß der Mineral Düngung überwog und zum Zeitpunkt der Ernte die Pflanzengröße prägte. Dies deutet darauf hin, daß zu Beginn der Exposition die Nährstoffversorgung für alle Pflanzen auf Grund des großen Vorrates an pflanzenverfügbarem Stickstoff in der Erde gleich gut war, während gegen Ende der Expositionsperiode die Nährstoffversorgung der gedüngten Pflanzen deutlich besser war, als die der ungedüngten Pflanzen, die allein auf den vom Boden zur Verfügung gestellten Stickstoff angewiesen waren. Dies zeigt, daß zu Beginn der Exposition, als Nährstoffe und Raum in ausreichendem Maße vorhanden waren, die geringe  $\text{CO}_2$ -Konzentration die Wachstumsgeschwindigkeit in starkem Maße limitierte.

Die Transpiration der Gesamtpflanzen spiegelt diese Wachstumsbeschleunigung in der frühen Phase der Exposition bei *Chenopodium* und *Senecio* (Ausnahme  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante der ersten Anzucht) wider. Die tägliche Transpiration der Pflanzen in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen war bis zum 20. Tag nach Exposition größer als die der Pflanzen in Umgebungsluft. Dies läßt in Verbindung mit gleichen bzw. kleineren gemessenen Transpirationsraten pro Blattfläche auf größere Gesamtblattflächen der Pflanzen in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen in der ersten Phase der Exposition schließen. Diese Ergebnisse entsprechen den Beobachtungen von KIMBALL et al. (1994), der in einem Freilandbegasungsexperiment mit Baumwolle unter erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen in der Hauptvegetationszeit größere Evapotranspirationsraten nachwies, obwohl die Transpirationsrate pro Blattfläche geringer war. Er führte dies auf die Entwicklung größerer Blattflächen zurück. Am Ende der Vegetationszeit ermittelte auch er geringeren Wasserverbrauch der Pflanzen unter erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen, da die Wachstumsstimulation eingeschränkt war. Die Entwicklung der Evapotranspirationsrate bei steigenden  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen der Atmosphäre wird offenbar auch im Freiland von dem Verhältnis der Wachstumsänderung gegenüber der Änderung der stomatären Leitfähigkeit geprägt.

Bei *Amaranth* waren die Reaktionen uneinheitlich. Während der warmen, trockenen 1. Expositionsperiode wies die  $550 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante zu Beginn der Exposition höheren, am Ende geringeren Wasserverbrauch auf, während die  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante durchgehend geringere tägliche Transpirationsraten aufwies. Dies deutet in Zusammenhang mit der Entwicklung der Höhe auf ein unverändertes Wachstum der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$  Variante gegenüber den Vergleichspflanzen hin, während die Pflanzen in der  $550 \mu\text{l l}^{-1}$ -Kammer, ähnlich wie *Chenopodium* und *Senecio*, eine Wachstumsbeschleunigung zu Beginn der Exposition aufwies. Im Verlauf der 2. Expositionsperiode traten keine Unterschiede der Transpiration zwischen den  $\text{CO}_2$ -Varianten auf. Da bei den  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten geringere Transpirationsraten bezogen auf die Blattfläche gemessen wurden als bei den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten, deutet dies für die feuchte 2. Expositionsperiode auf kontinuierlich größere Blattflächen der  $715 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten hin.

Während bei den  $\text{C}_3$ -Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio* die Veränderung der stomatären

Leitfähigkeit unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration durch den zusätzlichen Wachstumsschub zu Beginn der Exposition überlagert wurde, war die Entwicklung der C<sub>4</sub>-Pflanze *Amaranth* bei 715  $\mu\text{l l}^{-1}$  von einer kontinuierlichen Wachstumsänderung geprägt. In 550  $\mu\text{l l}^{-1}$  zeigte *Amaranth* jedoch eine ähnliche Entwicklung wie *Chenopodium* und *Senecio*.

Die Ergebnisse dieses Experiments stimmen insofern mit den Ergebnissen von PETRY (1993) und WULFF (1994) überein, als beide unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen für *Chenopodium* und *Senecio* zumindest in einer Periode der Entwicklung eine signifikante Steigerung der Höhe feststellten, während *Amaranth* nur bei WULFF (1994) ein verändertes Höhenwachstum aufwies. Eine uneinheitliche Reaktion der *Amaranth*-Pflanzen auf erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen bei unterschiedlichen Umweltbedingungen wird auch bei TREMMEL & PATTERSON (1993) und ACKERLY et al. (1992) beschrieben.

### 4.3 Phänologie

In Bezug auf die jahreszeitliche Entwicklung (Phänologie) der Pflanzen sind in der Literatur unterschiedliche Reaktionen auf erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen beschrieben. Viele Arbeiten bezeugen eine Beschleunigung der Entwicklung und eine Verkürzung der Vegetationsdauer bei C<sub>3</sub>-Pflanzenarten mit früherer Seneszenz der Blätter, früherer Blüte und Fruchtreife (CHANG 1975; PAEZ et al. 1980 und 1983). In anderen Arbeiten konnten keine phänologischen Veränderungen festgestellt werden (GIFFORD 1977), oder es fanden sich Hinweise auf eine langsamere Entwicklung (CARTER & PETERSON 1983).

Bei der Untersuchung physiologischer Parameter, wie stomatärer Leitfähigkeit oder Photosyntheserate, ist zu berücksichtigen, daß diese sich im Verlauf der Entwicklung der Pflanze verändern. So nahmen in den untersuchten Pflanzen die Stickstoffkonzentrationen der Blätter, die gemessenen maximalen Photosyntheseraten und stomatären Leitfähigkeiten mit fortschreitender Entwicklung der Pflanzen ab. Beobachtete Unterschiede der physiologischen Parameter können somit auf eine durch den experimentellen Ansatz veränderte Entwicklungsgeschwindigkeit zurückzuführen sein.

Bei den Pflanzen der 1. Expositionsperiode wurde anhand der Bestimmung des Blühbeginns keine Veränderung der Entwicklung beobachtet. In der 2. Expositionsperiode zeigte *Senecio* in der ungedüngten Variante in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen eine beschleunigte generative Entwicklung, die sich zum Zeitpunkt der Ernte in einem größeren Verhältnis von verblühten zu blühenden Blütenständen ausdrückte. Die generative Entwicklung der gedüngten Variante war von der CO<sub>2</sub>-Konzentration nicht beeinflusst. Eine Veränderung der Entwicklung der Blätter wurde nicht beobachtet. Bei *Chenopodium* wurde anhand der größeren Anzahl seneszenten Blätter in beiden Düngestufen der 2. Anzucht eine beschleunigte vegetative Entwicklung in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen diagnostiziert. Bei *Amaranth* wurden keine CO<sub>2</sub>-bedingten Entwicklungsveränderungen beobachtet.

Bei der Interpretation der Ergebnisse der Gaswechsellmessungen und der Stickstoffanalyse muß also zumindest bei *Chenopodium* eine schnellere Entwicklung mit frühzeitigerer Seneszenz der Blätter in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen berücksichtigt werden, während *Senecio* und *Amaranth* auch in verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen zum gleichen Zeitpunkt das gleich Entwicklungsstadium erreicht hatten.

## 4.4 Biomasse

In 89 Untersuchungen an 159 Pflanzenarten betrug der mittlere Biomassezugewinn bei einer Erhöhung der  $\text{CO}_2$ -Konzentration von  $350 \mu\text{l l}^{-1}$  auf  $700 \mu\text{l l}^{-1}$  37%, schwankte jedoch von Art zu Art und zwischen den verschiedenen Untersuchungen an einer Art erheblich (POORTER 1993). So wurde bei *Chenopodium* in einer Untersuchung von HUNT et al. (1991) keine Reaktion auf erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen nachgewiesen, während CARLSON & BAZZAZ (1982) einen Biomassezugewinn von 60% beschrieben. Eine Ursache für diese Diskrepanz kann neben unterschiedlichen Expositionsbedingungen und gentischer Variabilität auch in der unterschiedlichen Dauer der Exposition, 46 bzw. 28 Tage, liegen. Gerade *Chenopodium* zeigte in dieser Arbeit zu Beginn der Expositionsperiode eine Wachstumsbeschleunigung, in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen, während die Unterschiede gegen Ende zum Ende der Expositionsperiode abnahmen. Für *Amaranth* beschrieben BAZZAZ et al. (1989) einen Biomassezugewinn von 56%, während COLEMAN et al. (1991) einen leichten Rückgang der Biomasse in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen beschreiben.

In diesem Experiment wurde eine Trockengewichtszunahme der Pflanzen zum Zeitpunkt der Ernte von maximal 23% verzeichnet. Der Biomassezugewinn war für *Chenopodium* der ersten Anzucht und *Senecio* in beiden Anzuchten signifikant, während für *Amaranth* keine signifikante Steigerung festgestellt wurde. Dies bestätigt den aus der Literatur (POORTER 1993) bekannten größeren relativen Biomassezuwachs der  $\text{C}_3$ -Pflanzen gegenüber  $\text{C}_4$ -Pflanzen.

Die im Vergleich zu den durchschnittlichen Werten der Literatur geringen Zuwachsraten bei erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen sind nicht ungewöhnlich für Wildpflanzen da eine große Variabilität der Ergebnisse beobachtet wird. Die Ergebnisse entsprechen den Werten, die PETRY (1993) bei ähnlichem experimentellen Ansatz für diese Pflanzenarten ermittelt hat. Das deutlich geringere Verhältnis der photosynthetisch aktiven Blattfläche zur atmenden Biomasse, das sich in der geringeren *LAR* der Varianten aus erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen ausdrückte, kann eine mögliche Ursache der geringen Wachstumssteigerung sein (POORTER 1993). Eine weitere Ursache für den nur geringen Biomassezugewinn kann aber auch die starke Schwankung der  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen in den Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen sein (PENUELAS et al. 1995). Außerdem ist die geringe  $\text{CO}_2$ -Konzentration in Kammer 8 am Beginn der 2. Expositionsperiode zu berücksichtigen.

Die Anteile der verschiedenen Organe am Trockengewicht der Gesamtpflanzen waren bei *Chenopodium* und *Amaranth* in allen Varianten durch die  $\text{CO}_2$ -Konzentration nicht signifikant beeinflusst. *Senecio* zeigte in der 2. Anzucht eine signifikante Zunahme des Anteils des Sproßes an der Gesamtpflanze. Eine häufige Beobachtung bei Experimenten mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen ist ein gesteigertes Wachstum von Wurzeln und Wurzelorganen (DEL CASTILLO et al. 1989; CURTIS et al. 1990; ROGERS et al. 1989; NORBY & O'NEILL 1991). Ein verstärktes Wurzelwachstum unter erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen resultiert wahrscheinlich aus der Notwendigkeit, Kohlenstoffaufnahme und Nährstoffaufnahme auszubalancieren. Es ist bekannt, daß Nährstoffmangel zu verstärktem Wurzelwachstum führen kann (ACOCK & PASTERNAK 1986). OVERDIECK (1993) beschreibt auch eine um bis zu 25 % gesteigerte Aufnahme an Nährstoffen durch Pflanzen in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen. STULEN & DEN HERTOOG (1993) zeigten in einer Übersicht, daß nur selten eine Auswirkung erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen auf die Biomasseallokation innerhalb der Pflanzen nachgewiesen wurde, sofern in den Experimenten eine gute Versorgung mit Wasser und Nährstoffen sichergestellt werden konnte.

In diesem Experiment war der Anteil der Wurzeln an der Gesamttrockenmasse bei den Pflanzen in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen in der trockenen, ungedüngten 1. Anzucht bei *Senecio* und *Amaranth* erhöht, während er bei *Chenopodium* unverändert blieb. In der zweiten Anzucht war er bei *Chenopodium* und *Senecio* in der ungedüngten  $715 \mu\text{l}^{-1}$ -Variante erhöht. Diese höheren Wurzelgewichte und Anteile der Wurzeln an der Gesamtpflanze deuten auf einen Nährstoffmangel dieser Pflanzen hin, waren allerdings nicht signifikant und hatten keine höhere Stickstoffaufnahme der Pflanzen zur Folge. Die Bestimmung der Wurzelbiomasse ist allerdings kritisch zu beurteilen, da experimentelle Fehler das Ergebnis leicht verfälschen können: die Grenze zwischen Sproß und Wurzel ist nicht immer klar erkennbar, Reinigung und Bestimmung von toter Wurzelbiomasse ist sehr schwierig, Wasser-, Nährstoffversorgung und Topfgröße können das Ergebnis verfälschen.

Für dieses Experiment kann festgestellt werden, daß die  $\text{C}_3$ -Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio* in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen einen signifikanten Biomassezuwachs verzeichneten, während die Biomasse der  $\text{C}_4$ -Pflanze *Amaranth* bei erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen nicht signifikant anstieg. Eine Verschiebung der Kohlenstoffallokation in den ungedüngten Varianten unter erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen Richtung Sproß und Wurzel deutet auf einen Nährstoffmangel dieser Varianten hin.

## 4.5 Blattbezogene Ergebnisse

In vielen Untersuchungen wird ein früheres und schnelleres Wachstum der Blätter und Blattflächen in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen beschrieben (WULFF & STRAIN 1982; DAHLMANN et al. 1985; NIJS et al. 1988; DOWNTON et al. 1990; ROZEMA et al. 1991), während ACKERLY et al. (1992) für die  $\text{C}_4$ -Pflanze *Amaranth* sowohl größere, als auch geringere Blattflächen beschreiben. Eine Steigerung des Blattflächenwachstums in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen kann sowohl Folge einer erhöhten Photosyntheserate (ROGERS et al. 1984; NORBY et al. 1986) als auch eines verbesserten Wasserpotentials in den Blattzellen sein (SIONIT et al. 1981; NORBY et al. 1986).

Im Gegensatz zu den in der Literatur beschriebenen Ergebnissen waren in dieser Arbeit die Blattflächen der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen zum Zeitpunkt der Ernte in den meisten Fällen geringer als die der Pflanzen aus Kammern mit Außenluft, wobei dieser Effekt nur für *Senecio* in der 2. Anzucht signifikant war. Der höhere Wasserverbrauch der *Chenopodium* und *Senecio* Pflanzen zu Beginn der Exposition deutet jedoch wie schon erwähnt auf größere Blattflächen dieser beiden Arten in der frühen Entwicklungsphase hin. Die *Amaranth* Pflanzen entwickelten in der warmen 1. Anzucht kleinere und in der kühleren 2. Anzucht größere Blattflächen. Dies bestätigt die große Variabilität der Reaktion auf erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen von *Amaranth* bei verschiedenen Temperaturen (ACKERLY et al. 1992; COLEMAN et al. 1992; TREMMEL & PATTERSON 1993).

Für die Biomasse der Blätter wird in der Literatur zumeist eine Zunahme durch erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen beschrieben (BAZZAZ1990) Auch in dieser Arbeit waren die Trockengewichte der Blätter zum Zeitpunkt der Ernte bei den meisten Varianten in gesteigerten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen erhöht, wobei dies für *Chenopodium* in der ersten und *Amaranth* in der zweiten Anzucht signifikant war. Im Gegensatz zu den Beobachtungen von PETRY(1993), der eine signifikante Steigerung der Trockengewichte der Blätter bei *Senecio* beschrieb, aber in Übereinstimmung mit der Arbeit von WULFF(1994) waren die

Blattgewichte von *Senecio* in diesem Experiment nicht signifikant durch die CO<sub>2</sub>-Konzentration beeinflusst.

Die in diesem Experiment zum Zeitpunkt der Ernte zumeist beobachtete kleinere Blattfläche der Varianten aus erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen bei größerem Blattgewicht war das Ergebnis einer unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen bei allen Varianten verringerten spezifischen Blattfläche (*SLA*). Dieser Effekt war bei *Amaranth* und *Senecio* der zweiten Anzucht signifikant. Eine Verringerung der *SLA* kann sowohl Ergebnis von Stärkeeinlagerung in den Chloroplasten (WONG1990) als auch einer veränderten Blattmorphologie, mit einer größeren Dicke des Schwammparenchyms und einer größeren Anzahl von Lagen des Palisadenparenchyms sein (ROGERS1983; THOMAS & HARVEY1983). Während die Stärkeeinlagerung sich negativ auf die Photosynthese auswirkt, kann die veränderte Blattmorphologie eine höhere Photosyntheseleistung pro Blattfläche ermöglichen (TYREE & ALEXANDER1993). Dickere Blätter weisen jedoch auch längere Diffusionswege für CO<sub>2</sub> von den Stomata zu den Chloroplasten auf, was unter heutigen CO<sub>2</sub>-Bedingungen von Nachteil sein kann (ACOCK & PASTERNAK1986; PARKHURST1994).

In einer Reihe von Arbeiten zeigte sich unter erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration keine Änderung oder eine Verringerung der *LAR* (ROZEMA 1993; ROGERS1993; STULEN & DEN HERTOOG 1993). In diesem Experiment waren zum Zeitpunkt der Ernte die Werte der *LAR* für alle Varianten in erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen kleiner als die Werte für die Pflanzen in Kammern mit Außenluft. Dies bedeutet, daß unter erhöhtem CO<sub>2</sub> weniger Blattfläche notwendig war, um die Pflanzen mit fixiertem Kohlenstoff zu versorgen (FANGMEIER 1995). Das Ergebnis war allerdings nur für die *Senecio* Pflanzen der 2. Anzucht signifikant. Der Zugewinn der Pflanze an Kohlenstoff entspricht der Differenz von Photosynthese und Respiration. Daher beeinflusst das Verhältnis von photosynthetisch aktiver Blattfläche zum Gesamtgewicht der Pflanzen (*LAR*) in starkem Maße die relativen Zuwachsraten der Pflanzen. Diese geringere *LAR* kann zum Teil die relativ geringen Trockengewichtsunterschiede zwischen den Pflanzen aus erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen und Umgebungsluft erklären.

## 4.6 Stickstoffgehalt der Pflanzen

Viele Untersuchungen wiesen bei Pflanzen, die unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen wuchsen, geringere Stickstoffkonzentration in allen Geweben bei gleichzeitigem Biomassezugewinn nach (BROWN 1991; CONROY et al. 1992; STULEN & DEN HERTOOG 1993). Diese Beobachtungen waren meist mit einem erhöhten Wurzel-Sproß Verhältnis gekoppelt, welches für Stickstoffmangelbedingungen charakteristisch ist. Wurde während des Experiments die Stickstoffversorgung in einer Nährlösung oder einem Bodensubstrat optimal gestaltet, so war trotz hohen Biomassegewinnes kein Unterschied der Stickstoffkonzentration in den Pflanzengeweben erkennbar (VESSEY et al. 1990; ROGERS et al. 1996). COLEMAN et al. (1993) zeigten, daß sich die Stickstoffkonzentration in Pflanzen aus unterschiedlichen CO<sub>2</sub>-Behandlungen nicht unterschieden, wenn sie Pflanzen mit gleicher Größe verglichen, und nicht wie üblich Pflanzen gleichen Alters. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß eine geringere Stickstoffkonzentration in Pflanzen aus erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen nicht das Ergebnis einer effektiveren Stickstoffnutzung ist, sondern allein auf beschleunigtes Wachstum zurückzuführen ist.

In dem hier durchgeführten Experiment war die Stickstoff-Konzentration der Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen geringer, als in den Varianten aus Kammern

mit Außenluft. Außerdem war das Wurzel-Sproß Verhältnis der ungedüngten Pflanzen in den meisten Fällen vergrößert, der wachstumsstimulierende Effekt der Mineraldüngung in der zweiten Anzucht wesentlich stärker als der Einfluß der erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration, und in allen Varianten war der Gehalt an pflanzenverfügbarem Stickstoff in Boden nach der Exposition sehr gering. Dies deutet darauf hin, daß die Pflanzen nicht optimal mit Stickstoff versorgt waren und die Änderungen der Stickstoffkonzentration in den Pflanzengewebe keine physiologische Anpassung an erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen waren, sondern Ausdruck des Stickstoffmangels der Pflanzen (COLEMAN et al. 1993; ROGERS 1996). Da der pflanzenverfügbare Stickstoff im Boden an den meisten Standorten ein limitierender Wachstumsfaktor ist, wirkt sich die größere Kohlenstoffassimilation in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration auch am natürlichen Standort oder bei landwirtschaftlicher Nutzung auf das C/N-Verhältnis der Pflanzen aus. Dies kann bedeutende Folgen für die Qualität der landwirtschaftlichen Produkte, für die Tierwelt und für den Abbau der organischen Substanz im Boden haben (CONROY et al. 1992; HULUKA et al. 1994; ROGERS 1996; LAMBERS 1993; LINCOLN 1993; VAN DE GEIJN & VAN VEEN 1993).

Die Reaktionen der ungedüngten und der gedüngten Pflanzen auf erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen unterschieden sich in den meisten Fällen nicht. Dies deckt sich mit den Ergebnissen einer Zusammenstellung von IDSO & IDSO (1994). Die Statistik zeigte nur für das Wurzel-Sproß-Verhältnis und die Blattzahl bei der Ernte eine signifikante Interaktion zwischen den CO<sub>2</sub>-Konzentrationen und der Mineraldüngung.

Die Gesamtgehalte an Stickstoff unterschieden sich zwischen den Pflanzen aus verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen bei *Chenopodium* und *Amaranth* nicht, während die *Senecio*-Pflanzen aus Kammern mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen signifikant geringere Stickstoffgehalte aufwiesen. Die Aufnahme von Stickstoff wird durch vielfältige Interaktionen zwischen Pflanze, Boden und Mikroorganismen beeinflusst. Diese Interaktionen können durch erhöhte CO<sub>2</sub>-Gehalte der Atmosphäre sowohl kurzfristig, als auch langfristig verändert werden (CONROY et al. 1992; OVERDIECK 1993, STULEN & DEN HERTOOG 1993). Eine Verschiebung der Stickstoffgehalte von den Blättern zu anderen Pflanzenorganen, konnte nur in Ansätzen bei *Amaranth* der ersten trockenen Expositionsperiode und *Chenopodium* und *Senecio* in der zweiten Expositionsperiode beobachtet werden. Ein Unterschied in der Stickstoffallokation kann zum einen das Ergebnis einer schnelleren Entwicklung oder ein Hinweis auf erhöhte Stickstoffnutzungseffektivität sein.

Die Stickstoffkonzentration in den Blättern nahm mit zunehmendem Pflanzenalter ab. Die Konzentrationen in den Blättern aus erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen waren stets deutlich geringer als in den Blättern der Vergleichspflanzen, sofern sie auf das Blattgewicht bezogen wurden. Dies gilt auch bei Berücksichtigung der schnelleren Entwicklung der *Chenopodium*-Pflanzen in erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration.

Die Stickstoffgehalte pro Blattfläche hingegen wiesen zum Zeitpunkt der Ernte geringere Unterschiede zwischen den CO<sub>2</sub>-Varianten auf. Bei den Pflanzen aus erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen wurden die geringeren Stickstoffkonzentrationen in den Blättern durch geringere spezifische Blattflächen ausgeglichen. Ähnliche Ergebnisse wies ROGERS (1995 und 1996) für Weizen und Baumwolle bei begrenztem Stickstoffangebot und erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentration nach. Da die Photosynthesekapazität vom Stickstoffgehalt der Blätter pro Blattfläche abhängt (SAGE 1994), bedeutet dies, daß sich die Photosynthesekapazität der Blätter durch die Exposition in verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen nicht deutlich geändert haben sollte.

## 4.7 Photosynthese, Transpiration und WUE

In der Regel reagieren  $C_3$ -Pflanzen sowohl mit größerer Photosyntheserate als auch mit geringerer stomatärer Leitfähigkeit auf erhöhte  $CO_2$ -Konzentrationen, während die Photosyntheserate der  $C_4$ -Pflanzen nur geringfügig ansteigt ) bei in der Regel sinkender stomatärer Leitfähigkeit (KIMBALL 1993; TAI & ZEIGER 1991; MORISON 1987).

In dieser Arbeit wurden der Gaswechsel unter den Umgebungsbedingungen der Kammer gemessen. Daher stellen die gemessenen Werte immer die Reaktion der Pflanze auf die Gesamtheit der variablen und zum Teil voneinander abhängigen Umweltbedingungen dar. Die Darstellung der stomatären Leitfähigkeit, Photosyntheserate, Transpirationsrate und  $WUE_{Ph}$  in Relation zur jeweils gemessenen photosynthetisch aktiven Strahlung und  $VPD$  ergibt daher zum Teil ein den Ergebnissen aus Laborexperimenten widersprechendes Bild. Bei Laborexperimenten können die Randbedingungen konstant gehalten und die betrachteten Parameter in fast beliebiger Weise variiert werden. Bei den hier diskutierten Messungen war die Temperatur linear mit dem  $VPD$  korreliert und hohe Werte der photosynthetisch aktiven Strahlung waren zumeist an hohe Temperatur und hohes  $VPD$  gekoppelt. Außerdem hat der endogene Rhythmus der Pflanzen einen Einfluß auf die Reaktionen der Pflanze. Dies fand nur bei der Darstellung der Ergebnisse in Form von Tagesgängen Berücksichtigung, nicht bei der zusammenfassenden Darstellung in Relation zu Strahlung und  $VPD$ .

In der trockenen 1. Anzucht zeigte die stomatäre Leitfähigkeit bei *Chenopodium* und *Senecio* die von JARVIS & MORISON (1981) beschriebene lineare Abnahme bei steigendem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft. Da Strahlung und Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft an allen Messtagen linear korreliert waren wurde die Photosyntheserate bei hohen Lichtstärken durch die reduzierte stomatäre Leitfähigkeit so weit reduziert, daß bei hohen Lichtstärken geringere Photosyntheseraten zu verzeichnen waren als bei mittleren. Auch die lineare Abhängigkeit der Transpiration vom Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft wurde durch das Schließen der Stomata gebrochen. Diese Beobachtungen und die Kenntnis der geringen Wassergehalte und stark negativen Bodenwasserpotentiale deuten auf Wasserstreß der *Chenopodium* und *Senecio*-Pflanzen der ersten Anzucht. Die  $C_4$ -Pflanze Amaranth hingegen zeigte auch während der 1. Anzucht keine Anzeichen von Wasserstreß, was auf die generell geringere stomatäre Leitfähigkeit und die geringere Blattfläche zurückzuführen ist.

Während der zweiten Expositionsperiode war die Wasserversorgung gut, so daß auch bei hohen Werten des Wasserdampfsättigungsdefizites der Luft nur eine geringe Reaktion der Stomata beobachtet werden konnte. Demzufolge stieg die Photosyntheserate mit steigender Strahlung in Form einer Sättigungsfunktion und die Transpiration stieg linear mit steigendem  $VPD$ .

Die Stomata der  $C_4$ -Pflanze *Amaranth* reagierten in beiden Anzuchten nur bei hohen Lichtstärken mit größerer Öffnungsweite. Bei sehr hohem  $VPD$  schlossen auch die *Amaranth*-Pflanzen die Stomata.

Die durchschnittliche Leitfähigkeit der  $C_4$ -Pflanze *Amaranth* war deutlich geringer, als die der  $C_3$ -Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio*, was den typischen Werten aus der Literatur entspricht (z.B. NIE et al. 1992).

Die stomatäre Leitfähigkeit von *Chenopodium* und *Amaranth* war in diesem Experiment bei Pflanzen in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen geringer als bei vergleichbaren Messungen

in Umgebungsluft. Die *Senecio*-Pflanzen wiesen nur während der trockenen ersten Expositionsperiode in  $715 \mu\text{l}^{-1}$  eine geringere stomatäre Leitfähigkeit auf als die Pflanzen in  $400 \mu\text{l}^{-1}$ . Dies deutet auf eine geringe Sensitivität der Stomata von *Senecio* gegenüber  $\text{CO}_2$  hin, während *Chenopodium* und *Amaranth* wie erwartet eine starke Reaktion der Stomata aufwiesen.

Während der trockenen ersten Anzucht war die Sensibilität der stomatären Leitfähigkeit für  $\text{CO}_2$  bei *Chenopodium* und *Senecio* erhöht. Die Stomata der  $400 \mu\text{l}^{-1}$  Varianten öffneten morgens, während der Wassergehalt im Boden relativ hoch war, um nachmittags mit zunehmendem Wasserstreß zu schließen. .

Bei *Amaranth* konnten keine Symptome von Wasserstreß beobachtet werden. Die Stomata der  $715 \mu\text{l}^{-1}$  Variante hingegen wiesen während des gesamten Tages geringe Leitfähigkeit auf. Die geringere Leitfähigkeit bei *Amaranth* ist wahrscheinlich eher das Ergebnis allgemein reduzierter stomatärer Leitfähigkeit in erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration und das Schließen am Nachmittag eine Reaktion auf sinkende Werte der Strahlung. Die Beobachtung, daß die Stomata in erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration in stärkerem Maße auf einen angespannten Wasserhaushalt reagieren entspricht den Ergebnissen, die SAGE (1994) zusammengestellt hat.

Während der zweiten, feuchten Exposition wies *Senecio* in beiden  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen gleiche stomatäre Leitfähigkeiten auf. Diese für Kräuter ungewöhnliche Reaktion war möglicherweise auf die ausgesprochen gute Wasserversorgung während der zweiten Expositionsperiode zurückzuführen. Diese Insensitivität der Stomata gegenüber erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen wurde auch für *Carex flacca* beschrieben. Die außergewöhnliche Reaktion hatte für *Carex flacca* einen deutlichen Konkurrenzvorteil im FACE (free air carbon enrichment) Experiment auf Grünland zur Folge. Es wurde unter erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration eine deutliche Steigerung des Anteils dieser Pflanze an der gesamten Biomasse festgestellt (KÖRNER 1995). Bei Bäumen ist diese Unempfindlichkeit der stomatären Leitfähigkeit für höhere  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen häufig anzutreffen (BUNCE 1992; CURTIS 1996), während FIELD et al. (1995) an 23 Baumarten eine durchschnittlich um 23% verringerte stomatäre Leitfähigkeit ermittelten.

Das Verhältnis der interzellulären zur externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration war im Verlauf des Tages nicht konstant, sondern durch Umweltfaktoren und Zustand der Pflanze verändert. *Amaranth* als  $\text{C}_4$ -Pflanze wies im Durchschnitt ein deutlich kleineres Verhältnis auf als die  $\text{C}_3$ -Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio*, was den allgemeinen Erfahrungen für  $\text{C}_3$ - und  $\text{C}_4$ -Pflanzen entspricht (CARLSON et al. 1980; MORISON 1987; GARBUT et al. 1990). Zwischen den verschiedenen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen waren die Unterschiede von  $C_i/C_a$  gering. Die interzelluläre  $\text{CO}_2$ -Konzentration stieg sowohl bei den  $\text{C}_3$ -Arten als auch bei *Amaranth* proportional mit der externen  $\text{CO}_2$ -Konzentration an.

SAGE (1994) betrachtet das  $C_i/C_a$  Verhältnis als Indikator einer vom Photosyntheseapparat unabhängigen Akklimation der Stomata an veränderte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen, da dieses Verhältnis das Ergebnis der äußeren  $\text{CO}_2$ -Konzentration, der Leitfähigkeiten für  $\text{CO}_2$  und der Photosynthese ist. Da in diesem Experiment keine Veränderung des  $C_i/C_a$  Verhältnisses beobachtet werden konnte, ist demnach keine Akklimation der Stomata unabhängig von der Entwicklung des Photosyntheseapparats anzunehmen.

Die maximalen Photosyntheseraten nahmen wie die Stickstoffkonzentrationen in den Blättern bei allen drei Arten mit zunehmendem Alter der Pflanzen ab. Dies entspricht den Beobachtungen von SAGE et al. (1990), der für *Chenopodium* eine lineare Beziehung

zwischen Stickstoffgehalt der Blätter pro Blattfläche und Photosynthesekapazität nachwies.

Die maximalen gemessenen Photosyntheseraten der  $C_3$ -Arten *Chenopodium* und *Senecio* waren in beiden Anzuchten in erhöhtem  $CO_2$  deutlich gesteigert. Diese Ergebnisse entsprachen den allgemeinen Erfahrungen (GARBUIT et al. 1990) und zeigen, daß auch nach längerem Wachstum unter erhöhter  $CO_2$ -Konzentration die Photosyntheserate der  $715 \mu l l^{-1}$  Variante nicht auf die Photosyntheserate der  $400 \mu l l^{-1}$  Variante herunterreguliert wurde. Die erhöhte  $CO_2$ -Konzentration behielt bis zum Ende der Exposition einen assimilationssteigernden Effekt auf der Ebene der Photosynthese. Dieser Effekt konnte unter anderem deshalb nicht mehr in höhere Wachstumsraten umgesetzt werden, da die *LAR* der  $715 \mu l l^{-1}$  Varianten unter der der  $400 \mu l l^{-1}$  Varianten lag. Außerdem blieb bei dieser Untersuchung die Auswirkung der erhöhten  $CO_2$ -Konzentration auf die Respiration unberücksichtigt.

Bei den Messungen an umgesetzten Pflanzen zeigte sich bei *Senecio* kein Effekt der  $CO_2$ -Konzentration in der in der die Pflanzen aufgewachsen waren, die Pflanzen verhielten sich alle entsprechend der  $CO_2$ -Konzentration der Kammer, in der sie gemessen wurden, obwohl für *Senecio* eine Abnahme der Stickstoffkonzentration pro Blattfläche um 12% nachgewiesen wurde, was eine Reduktion der Photosyntheserate bewirken sollte (SAGE 1990). Dies hatte unter den Bedingungen der Messungen offensichtlich keinen Effekt auf die Photosyntheseleistung. Es ist dabei allerdings einzuschränken, daß die Messungen an ausgewachsenen Blättern durchgeführt wurden, während der Stickstoffgehalt aus der gesamten Blattbiomasse bestimmt wurde.

Bei *Chenopodium* wies die  $715 \mu l l^{-1}$ -Pflanze in der  $400 \mu l l^{-1}$ -Kammer deutlich geringere Assimilationsraten auf, als die nicht umgesetzten Pflanzen. Dies kann das Ergebnis einer langfristigen Akklimation an höhere  $CO_2$ -Konzentrationen sein, da die *Chenopodium*-umpflanzen unter erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen eine hohe Photosyntheseleistung aufrechterhalten, aber den Photosyntheseapparat so weit reduziert hatten, daß die Fähigkeit bei geringeren  $CO_2$ -Konzentrationen hohe Photosyntheseraten zu erzielen verloren gegangen ist (SAGE 1994). Die veränderte Photosyntheseleistung kann allerdings auch durch die fortgeschrittenere Entwicklung der  $715 \mu l l^{-1}$  Variante gegenüber der  $400 \mu l l^{-1}$  Variante verursacht worden sein.

Die Photosyntheseraten von *Amaranth* waren bei der ersten Anzucht nicht und bei der zweiten Anzucht wenig erhöht waren. Die Steigerung der Photosyntheserate unter erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen kann eine Anpassung der Pflanze an erhöhte  $CO_2$ -Konzentrationen darstellen, da bei unverändertem Photosyntheseapparat nur eine sehr geringe Reaktion auf erhöhte  $CO_2$ -Konzentrationen erfolgen sollte. Ähnliche Ergebnisse für  $C_4$ -Pflanzen wiesen KNAPP et al. (1993) und GARBUIT et al. (1990) für Pflanzen, die unter erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen aufwachsen nach. Ein weiteres Anzeichen für eine derartige Akklimation stellt die signifikante Verringerung der *SLA* dar, die in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen eine effektivere Umsetzung der Strahlung in Assimilate erlauben kann, wobei längere Diffusionswege bei erhöhten interzellulären  $CO_2$ -Konzentrationen in Kauf genommen werden. Andererseits kann die höhere Photosyntheserate in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen auch ein Anzeichen dafür, daß *Amaranth*  $CO_2$  nicht in so effektiver Weise zu konzentrieren vermag, wie bisher für  $C_4$ -Pflanzen angenommen und somit doch von erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen profitiert.

Die Wassernutzungskoeffizienten der Photosynthese ( $WUE_{Ph}$ ) waren bei allen drei Arten in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen gesteigert. Während *Chenopodium* und *Amaranth*

bei geringeren Transpirationsraten höhere Photosyntheseraten erzielten, blieben die Transpirationsraten von *Senecio* unverändert, bei deutlich gesteigerten Photosyntheseraten. Die maximalen Werte der  $WUE_{Ph}$  sanken mit zunehmendem Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft. Amaranth wies als  $C_4$ -Pflanze in beiden Anzuchten doppelt so hohe Werte der  $WUE_{Ph}$  auf wie die  $C_3$ -Arten *Chenopodium* und *Senecio*. Sowohl die Größenordnung der maximalen  $WUE_{Ph}$ , 3–4  $mmolCO_2/molH_2O$  für *Chenopodium* und *Senecio*, 7  $mmolCO_2/molH_2O$  für *Amaranth* bei Umgebungs  $CO_2$  und einem Wasserdampfdefizit der Luft von 20 hPa, als auch die relative Änderung der Werte in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen um circa 100% entsprachen den von MORISON (1993) zusammengestellten Werten für 20  $C_3$ - und 9  $C_4$ -Arten.

CARLSON & BAZZAZ (1982) ermittelten für *Chenopodium* und *Amaranth* bei einer  $CO_2$ -Konzentration von 300  $\mu l l^{-1}$  geringere Werte der  $WUE_{Ph}$ , als in diesem Experiment gemessen wurden, aber ähnliche Steigerungsraten bei Verdoppelung der  $CO_2$ -Konzentration. Die gleiche Steigerungsrate bei erhöhter  $CO_2$ -Konzentration unterstreicht den Einfluß der  $CO_2$ -Konzentration auf die  $WUE_{Ph}$ .

## 4.8 Vergleich der Gaswechselfmessungen mit Transpiration und Wachstum der Gesamtpflanzen

Die Gaswechselfmessungen zeigten für *Chenopodium* und *Senecio* deutlich höhere Photosyntheseraten bei Messung in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen, bei Amaranth nur geringe Unterschiede. Die Biomasse bei der Ernte spiegelte dieses wieder. *Chenopodium* und *Senecio* erreichten in 715  $\mu l l^{-1}$  signifikanten Biomassezuwachs gegenüber Wachstum in 400  $\mu l l^{-1}$ , während die Biomasseänderung bei Amaranth nicht signifikant war.

Die stomatare Leitfähigkeit von *Chenopodium* und Amaranth war in erhöhten  $CO_2$ -Konzentrationen geringer, als in Außenkonzentration. Trotzdem wies *Chenopodium* in 715  $\mu l l^{-1}$  zu Beginn der Expositionsperiode eine höhere Transpiration der Gesamtpflanze auf als in 400  $\mu l l^{-1}$ . Dies wurde durch einen Wachstumsschub und größere Blattflächen zu Beginn der Expositionsperiode erklärt. Gegen Ende der Expositionsperiode sank die Transpiration der Gesamtpflanze in 715  $\mu l l^{-1}$  unter die der Pflanze in 400  $\mu l l^{-1}$ . Bei der Ernte wies die 715  $\mu l l^{-1}$  Variante auch eine geringere Blattfläche auf, als die 400  $\mu l l^{-1}$  Variante. Amaranth wies in den gesamten Expositionsperioden gleiche Transpiration der Gesamtpflanze in beiden  $CO_2$ -Konzentrationen auf. Die Stomata von *Senecio* zeigten sich weitgehend insensitiv für  $CO_2$ , solange die Wasserversorgung gut war. Bei Wassermangel öffneten die Stomata in 700  $\mu l l^{-1}$  in wesentlich geringerem Maße als in 400  $\mu l l^{-1}$ . Diese geringe Sensitivität der Stomata gegenüber  $CO_2$  führte in Zusammenhang mit beschleunigtem Wachstum in erhöhter  $CO_2$ -Konzentration zu einem höheren Wasserverbrauch der 715  $\mu l l^{-1}$  Variante gegenüber der 400  $\mu l l^{-1}$  Variante im Verlaufe der gesamten Vegetationsperiode.

Die  $WUE_{Ph}$  zeigte bei einem  $VPD$  von 20 hPa große Unterschiede zwischen den Typen der Kohlenstofffixierung, aber für alle 3 Pflanzenarten eine Steigerung um ca. 100%.

Die für den Zeitpunkt der Ernte ermittelte  $WUE_{Pr}$  lag in für die 400  $\mu l l^{-1}$ -Varianten mit 2,5–4,5 g  $CO_2/kg H_2O$  für *Chenopodium* und *Senecio* und 5,9–7,4 g  $CO_2/kg H_2O$  für *Amaranth* im Bereich der Werte, die MORISON (1993) und LARCHER (1994) für krautige  $C_3$ - und  $C_4$ -Pflanzen angeben. Wie die  $WUE_{Ph}$  war auch die  $WUE_{Pr}$  für die  $C_4$ -Pflanze

*Amaranth* in etwa doppelt so groß wie die  $WUE_{Pr}$  der  $C_3$ -Pflanzen *Chenopodium* und *Senecio*. Die  $700 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten wiesen eine Steigerung der  $WUE_{Pr}$  um 5–40% gegenüber den  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten auf. Diese Werte liegen im Vergleich mit den von MORISON (1993) zusammengestellten Werten für Kulturpflanzen niedrig, was möglicherweise durch die für Wildkräuter typischen geringen Biomassezugewinne der  $700 \mu\text{l l}^{-1}$ -Varianten erklärbar ist.

Die stärkste Verbesserung der  $WUE_{Pr}$  wies *Chenopodium* auf (24–40%), während *Senecio* und *Amaranth* eine Verbesserung zwischen 5 und 17% zeigten. Bei *Chenopodium* und *Amaranth* war die verbesserte  $WUE_{Pr}$  auf Biomassezugewinn bei zum Zeitpunkt der Ernte geringerem Wasserverbrauch zurückzuführen. *Senecio* wies einen deutlichen Biomassezugewinn bei höherem Wasserverbrauch auf.

In der Literatur werden für Einzelpflanzenpflanzen in erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen verbesserte Wassernutzungskoeffizienten sowohl für die Photosynthese, als auch für die Biomasseproduktion der Gesamtpflanze beschrieben. Aus der  $WUE_{Ph}$  kann jedoch nicht ohne weiteres auf den Wassernutzungskoeffizienten der Produktivität ( $WUE_{Pr}$ ) geschlossen werden, da die Respirationsraten, die nächtliche Transpiration, die Allokation der Assimilate und der Aufbau des Bestandes die  $WUE_{Pr}$  wesentlich bestimmen. Es existieren darüberhinaus Rückkopplungseffekte zwischen dem Mikroklima und der Evapotranspiration der Gesamtpflanze bzw. des Bestandes. Bei einer Verdoppelung der aktuellen  $\text{CO}_2$ -Konzentration der Atmosphäre steigt die  $WUE_{Ph}$  um durchschnittlich 100%, die  $WUE_{Pr}$  steigt bei einem Vergleich an landwirtschaftlichen Nutzpflanzen um 44% (MORISON 1993).

Die hier beobachteten Veränderungen von Biomasse und Wasserverbrauch der Gesamtpflanze durch Erhöhung der  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen wurden auch bei Freilandbegasungen von Pflanzenbeständen mit erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen beschrieben. HILEMAN (1996) beschreibt bei einer Anreicherung der  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf  $550 \mu\text{l l}^{-1}$  für Baumwolle eine unveränderte Evaporation des Bestandes, bis gegen Ende der Wachstumsperiode der Wasserverbrauch der  $700 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante unter dem der  $400 \mu\text{l l}^{-1}$ -Variante lag. Die um 13–44% herabgesetzte stomatäre Leitfähigkeit wurde zu Beginn der Wachstumsperiode durch ein schnelleres Wachstum der Blattflächen ausgeglichen, bis eine weitere Wachstumssteigerung durch Selbstbeschattung und veränderte Allokation der Assimilate eingeschränkt wurde. Die Photosyntheserate des Bestandes war mittags um 19–44% erhöht und dies ergab bei der Ernte eine um 37% größere Biomasse.

Während Baumwolle als Einzelpflanze überdurchschnittlich mit überdurchschnittlich starkem Biomassezuwachs auf erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen reagiert, zeigt Weizen geringere Biomassezuwächse (CURE & ACOCK 1986). Dementsprechend beschrieben KIMBALL (1993) und SENOCK (1996) für Weizen in Freilandbegasung eine leicht verringerte Transpiration im Verlauf der gesamten Wachstumsperiode.

KÖRNER (1995) beschreibt für Grünland unter  $\text{CO}_2$  Anreicherung eine um 10 bis 15% herabgesetzte Evapotranspiration, da die bestandesbildende Art *Bromus erectus* mit deutlich abgesenkter stomatärer Leitfähigkeit auf höhere  $\text{CO}_2$ -Konzentration reagiert, ohne daß diese Transpirationseinschränkung durch eine größere transpirierende Biomasse ausgeglichen wurde.

Diese Ergebnisse der Freilandexperimente bestätigen die Beobachtungen, die in diesem Experiment gemacht wurden. Bezüglich der Photosyntheserate reagieren die Pflanzen in etwa entsprechend ihrem Kohlenstofffixierungsmechanismus. Wobei die  $C_3$ -Pflanzen deutliche Zuwachsraten zeigen, die auch in der Regel über einen längeren Zeitraum erhalten bleiben und nur geringfügig durch Akklimatisierung zurückgehen, während  $C_4$ -Pflanzen

mit einer sehr geringen Steigerung der Photosyntheserate reagieren. Die höhere Photosyntheserate führt vor allem bei  $C_3$ -Pflanzen zu einem beschleunigten Wachstum zu Beginn der Entwicklung, wenn andere Ressourcen, wie Nährstoffe, Licht und Raum ausreichend vorhanden sind. Zu einem späteren Zeitpunkt der Entwicklung kann die Photosynthesesteigerung nicht mehr in Wachstumssteigerung umgesetzt werden, da andere Ressourcen zunehmend begrenzend wirken und sich die Proportionen der Pflanzen verändern. Eine erhöhte  $CO_2$ -Konzentration führt in den meisten Fällen zu einer deutlichen Reduktion der stomatären Leitfähigkeit, sowohl bei  $C_3$ - als auch bei  $C_4$ -Pflanzen. Dabei treten aber Ausnahmen auf, deren Stomata nicht auf eine veränderte  $CO_2$ -Konzentration reagieren. Eine Akklimation der Stomata an erhöhte  $CO_2$ -Konzentrationen konnte in der Regel nicht festgestellt werden. Allerdings können Stomata bei erhöhter  $CO_2$ -Konzentration empfindlicher auf Wasserstreß reagieren. Die Transpiration der Einzelpflanze, wie auch die Evapotranspiration des Bestandes wird maßgeblich durch das Verhältnis der Steigerung der Blattfläche gegenüber der Reduktion der stomatären Leitfähigkeit geprägt.

# Kapitel 5

## Literaturverzeichnis

ACKERLY D.D., COLEMAN J.S., MORSE S.R., BAZZAZ F.A. 1992: CO<sub>2</sub> and temperature effects on leaf area production in two annual plant species. *Ecology* **73** (4). 1260–1269.

ACOCK B., ALLEN L.H. 1985: Crop responses to elevated carbon dioxide concentrations. Direct Effects of Increasing Carbon Dioxide on Vegetation (eds Strain B.R., Cure J.D), pp 55–97. USED OE, Washington, DC.

ACOCK B., PASTERNAK D. 1986: Effects of CO<sub>2</sub> concentration on composition, anatomy and morphology of plants. In: Enoch H.Z., Kimball B.A. (eds), Carbon dioxide enrichment of greenhouse crops. II. Physiology, yield and economics, 41–52. CRC Press, Boca Raton, Florida.

ALBERTS B., DENNIS B., LEWIS J., RAFF M., ROBERTS K., WATSON J.D. 1994: Molekularbiologie der Zelle. VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim.

AMTHOR J.S. 1995: Terrestrial higher-plant response to increasing atmospheric CO<sub>2</sub>; global carbon cycle. *Global Change Biology*, 243–274

ANDRE M., DU CLOUX H. 1993: Interaction of CO<sub>2</sub> enrichment and water limitations on photosynthesis and water efficiency in wheat. *Plant Physiol. Biochem.* **3** (1). 103–112.

ARP W.J. 1991: Vegetation of a North American salt marsh and elevated atmospheric carbon dioxide. Amsterdam, 1991.

ARP W.J., DRAKE B.G., POCKMANN W.T., CURTIS P.S., WHIGHAM D.F. 1993: Interactions between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> salt marsh plant species during four years of exposure to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. In: Rozema J., Lambers H., van de Geijn S.C., Cambridge M.L.: CO<sub>2</sub> and Biosphere, *Vegetatio* **104/105**, 1993, 133–145. Kluwer Academic Publishers, Belgium.

ATKINS P.W. 1990: Physikalische Chemie. VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim.

BAKER J.T., ALLEN JR. L.H. 1993: Contrasting crop species responses to CO<sub>2</sub> and temperature: rice, soy bean and citrus. In: Rozema J., Lambers H., van de Geijn S.C., Cambridge M.L. (eds): CO<sub>2</sub> and biosphere. *Vegetatio* **104/105**, 239–269. Kluwer Academic Publishers, Belgium.

BAZZAZ F.A., GARBUTT K., REEKIE E.G., WILLIAMS W.E 1989: Using growth analysis to interpret competition between a C<sub>3</sub> and a C<sub>4</sub> annual under ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia* **79**, 223–235.

- BAZZAZ F.A. 1990: The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels. *Annual Review of Ecological Systems* **21**, 167–196.
- BLIEFERT C. 1994: Umweltchemie, VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim.
- BROSIUS G., BROSIUS F. 1995: SPSS Base System and Professional Statistics. International Thomson Publishing, Bonn Albany.
- BROWN K.R. 1991: Carbon dioxide enrichment accelerates the decline in nutrient status and relative growth of *Populus tremuloides* Mitchx seedlings. *Tree physiology* **8**, 161–173.
- BUNCE J.A. 1992: Stomatal conductance, photosynthesis and respiration of temperate deciduous tree seedlings grown outdoors at an elevated concentration of carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment* **15**, 541–549.
- VON CAEMMERER S., FARQUHAR G.D. 1981: Some Relationships between the Biochemistry of Photosynthesis and the Gas Exchange of Leaves. *Planta* **153**, 376–387.
- CARLSON R.W., BAZZAZ F.A. 1980: The effect of elevated CO<sub>2</sub> concentrations on growth, photosynthesis, transpiration and water use efficiency of plants, In: Singh J.J., Deepak A. (eds.), Environmental and Climatic Impact of Coal Utilization. Academic Press, New York, 609–622.
- CARLSON R.W., BAZZAZ F.A. 1982: Photosynthetic and growth response to fumigation with SO<sub>2</sub> at elevated CO<sub>2</sub> for C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Oecologia* **54**, 50–54.
- CARTER C.R., PETERSON R.M. 1983: Effects of a CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere on the growth and competitive interaction of a C<sub>3</sub> and a C<sub>4</sub> grass. *Oecologia* **58**, 188–193.
- CHANG C.W. 1975: Carbonic anhydrase and senescence in cotton plants. *Plant Physiology* **55**, 515–519.
- CHRIST R.A., KÖRNER CH. 1995: CO<sub>2</sub> responses: the significance of the first few days. *Journal of Experimental Botany* **46**, 1661–1667.
- COLEMAN J.S., BAZZAZ F.A. 1992: Effects of CO<sub>2</sub> and temperature on growth and resource use of co-occurring C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> annuals. *Ecology* **73**, 1244–1259.
- COLEMAN J.S., MCCONNAUGHAY K.D.M., BAZZAZ F.A. 1993: Elevated CO<sub>2</sub> and plant nitrogen-use: is reduced tissue nitrogen concentration size-dependent? *Oecologia* **93**, 195–200.
- COLEMAN J.S., ROCHEFORT L., BAZZAZ F.A., WOODWARD F.I. 1991: Atmospheric CO<sub>2</sub>, plant nitrogen status and the susceptibility of plants to an acute increase in temperature. *Plant, Cell and Environment* **14**, 667–674.
- CONROY J.P. 1992: Influence of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations on plant nutrition. *Australian Journal of Botany* **40**, 445–56.
- CONROY J., HOCKING P. 1993: Nitrogen Nutrition of C<sub>3</sub> plants at elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Physiologia Plantarum* **89**, 570–576.
- CURE J.D. 1985: Carbon dioxide doubling response: a crop survey. In: Strain B.R., Cure J.D.(eds), Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. United States Department of Energy Report, National Technical Information Service, Springfield, Virginia, USA.

- CURE J.D., ACOCK B. 1986: Crop response to carbon dioxide doubling: a literature survey. *Agricultural and Forest Meteorology* **38**, 127–148.
- CURTIS P.S. 1996: A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment* **19**, 127–137.
- CURTIS P.S., BALDUMAN L.M., DRAKE B.G., WHIGHAM D.F. 1990: Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> effects on below-ground processes in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> estuarine marsh communities. *Ecology* **71**, 2001–2006.
- DAHLMANN R.C., STRAIN B.R., ROGERS H.H. 1995: Impact of CO<sub>2</sub> enrichment on the regional evapotranspiration of agroecosystems, a theoretical and numerical modelling study. In: Rozema J., Lambers H., van de Geijn S.C., Cambridge M.L. (eds): CO<sub>2</sub> and biosphere. *Vegetatio* **104/105**, 77–97. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- DEL CASTILLO D., ACOCK B., REDDY V.R., ACOCK M.C. 1989: Elongation and branching of roots on soy bean plants in a carbon dioxide-enriched aerial environment. *Agronomy Journal* **81**, 692–695.
- DU CLOUX H., ANDRE M., DAGUENET A., MASSIMINO J. 1987: Wheat response to CO<sub>2</sub> enrichment: Growth and CO<sub>2</sub> exchanges at two plant densities. *Journal of Experimental Botany* **8**, 1421–1431.
- EHLERINGER J.R., SAGE R.F., FLANAGAN L.B., PEARCY R.W. 1991: Climate Change and the Evolution of C<sub>4</sub> Photosynthesis. *Trees*, **6**.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W., PAULISSEN D. 1991: *Scripta Geobotanica* **18**, Göttingen.
- ELLENBERG H. 1986: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Ulmer, Stuttgart.
- FANGMEIER A., STEIN W., JÄGER H.J. 1992: Advantages of an open-top chamber plant exposure system to assess the impact of atmospheric trace gases on vegetation. *Angewandte Botanik* **66**, 97–105.
- FANGMEIER A., PETRY R., WULFF K., JÄGER H.J. 1995: Reaktion von Wildpflanzen auf CO<sub>2</sub>-Erhöhung: Fallstudie an Vertretern der Hackunkrautfluren mit unterschiedlichen CO<sub>2</sub>-Fixierungsmechanismen. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **24**.
- FARQUHAR G.D., RASCHKE K. 1978: On the resistance to transpiration of the sites of evaporation within the leaves. *Plant physiology* **61**, 100–1005.
- FIELD C.B., BALL J.T., BERRY J.A. 1989: Photosynthesis: principles and field techniques. In: Pearcy R.W., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Rundel P.W.: Plant Physiological Ecology. Chapman and Hall, London New York.
- FIELD C.B., JACKSON R.B., MOONEY H.A. 1995: Stomatal responses to increased CO<sub>2</sub>: implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell and Environment* **18**, 1214–1225.
- FREDE H.G., WEINZIERL W., MEYER B. 1984: Ein tragbares elektronisches Einstichtensiometer. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* **147**, 131–134.
- FREDEEN A.L., FIELD C.D. 1995: Contrasting leaf Ecosystem CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O. *Photosynthesis Research* **43**, 263–271.

- GARBUTT K., BAZZAZ F.A. 1984: The effect of elevated CO<sub>2</sub> on plants. III. Flower, fruit and seed production and abortion. *New Phytologist* **98**, 433–446.
- GARBUTT K., WILLIAMS W.E., BAZZAZ F.A. 1990: Analysis of differential response of five annuals to elevated CO<sub>2</sub> during growth. *Ecology* **7**, 1185–1194.
- GEJIN S.C. VAN DE, VAN VEEN J.A. 1993: Implications of increased carbon dioxide levels for carbon input and turnover in soils. In: Rozema, Lambers, van de Geijn, Cambridge 1993: CO<sub>2</sub> and Biosphere. *Vegetatio* **104/105**, 283–295. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- GIFFORD R.M. 1977: Growth pattern, CO<sub>2</sub> exchange and dry weight distribution in wheat growing under different photosynthetic environments. *Australian Journal of Plant Physiology* **4**, 99–110.
- GRIME J.P., HODGSON J.G., HUNT R. 1986: Comparative Plant Ecology. Unwin Hyman, London.
- HARDY R.W.F., HAVELKA, V.D. 1975: Photosynthate as a major factor limiting N<sub>2</sub> fixation by field grown legumes with emphasis on soybeans. In: P.S. Nutman (ed). International Biological Programme. 7. Symbiotic Nitrogen Fixation in Plants. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- HARTGE K.H., HORN R. 1992: Die physikalische Untersuchung von Böden. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- HEAGLE A.S., BODY D.E., HECK, W.W. 1973: An open-top field chamber to assess the impact of air pollution on plants. *Journal of Environmental Quality* **2**, 365–368.
- HILEMAN D.R., HULUKA G., KENJIGE P.K., SINHA N., BHATTACHARYA N.C., BISWAS P.K., LEWIN K.F., NAGY J., HENDREY G.R. 1994: Canopy photosynthesis and transpiration of field-grown cotton exposed to free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) and differential irrigation. *Agricultural and Forest Meteorology* **70**, 189–207.
- HOUGHTON J.T., MEIRA FILHO L.G., BRUCE J., HOESUNG LEE, CALLANDER B.A., HAITES E., HARRIS N., MASKELL K. (eds.) 1995: Climate Change 1994. Radiative Forcing of Climate Change and An Evaluation of the IPCC IS92 Emission Scenarios, Cambridge University Press, Cambridge.
- HULUKA G., HILEMAN D.R., BISWAS P.K., LEWIN K.F., NAGY J., HENDREY G.R. 1994: Effects of elevated CO<sub>2</sub> and water stress on mineral concentration of cotton. *Agricultural and Forest Meteorology* **70**, 141–152.
- HUNT R. 1990: Basic growth analysis. Unwin Hyman, London.
- HUNT R., HAND D.W., HANNAH M.A., NEAL A.M. 1991: Response to CO<sub>2</sub> enrichment in 27 herbaceous species. *Functional Ecology* **5**, 410–421.
- IDSO K.E., IDSO S.B. 1994: Plant responses to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment in the face of environmental constraints: a review of the past ten years research. *Agricultural and Forest Meteorology* **69**, 153–203.
- IDSO S.B., KIMBALL B.A., ANDERSON M.G., MAUNEY J.R. 1987: Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on plant growth: the interactive role of air temperature. *Agriculture Ecosystems and Environment* **20**, 1–10.

- JARVIS P.G., MORISON J.I.L. 1981: The control of transpiration and photosynthesis by the stomata. In: Jarvis P.G., Mansfield T.A. (eds.), *Stomatal physiology*, Cambridge University Press, Cambridge. 247–279.
- JONES P., ALLEN L.H., JONES J.W., BOOTE K.J., CAMPBELL W.J. 1984: Soybean canopy growth, photosynthesis and transpiration responses to whole-season carbon dioxide enrichment. *Agronomy Journal* **76**, 633–637.
- KIMBALL B.A., MAUNEY J.R., NAKAYAMA F.S., IDSO S.B. 1993: Effects of increasing atmospheric CO<sub>2</sub> on vegetation. In: Rozema, Lambers, van de Geijn, Cambridge 1993: CO<sub>2</sub> and Biosphere. *Vegetatio* **104/105**, 65–75. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- KIMBALL B.A. 1983: Carbon dioxide and agricultural yield: an assemblage and analysis of 430 prior observations. *Agronomy Journal* **75**, 779–788.
- KIMBALL B.A.; LAMORTE R.L.; SEAY R.S.; PINTER P.J.; ROKEY R.R.; HUNSACKER D.J.; DUGAS W.A.; HEUER M.L.; MAUNEY J.R.; HENDREY G.R.; LEWIN K.F.; NAGY J. 1994: Effects of free-air CO<sub>2</sub> enrichment on energy balance and evapotranspiration of cotton. *Agricultural and Forest Meteorology* **70**, 259–278.
- KNAPP A.K., HAMERLYNCK E.P., OVENSBY C.E. 1993: Photosynthetic and water relations responses to elevated CO<sub>2</sub> in the C<sub>4</sub> grass *Andropogon gerardii*. *International Journal of Plant Science* **154**, 459–466.
- KNAPP A.K., COCKE M., HAMERLYNCK E.P., OVENSBY C.E. 1994: Effect of elevated CO<sub>2</sub> on stomatal density and distribution in a C<sub>4</sub> grass and C<sub>3</sub> forb under field conditions. *Annals of Botany* **74**, 595–599.
- KÖHLER W., SCHACHTEL G., VOLESKE P. 1984: Biometrie. Einführung in die Statistik für Biologen und Agrarwissenschaftler. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- KÖRNER CH., PELAEZ-RIEDL S., VAN BEL A. J. E. 1995: CO<sub>2</sub> Responsiveness of plants: a possible link to phloem loading. *Plant, Cell and Environment* **18**, 595–600.
- KUNTZE H., ROESCHMANN G., SCHWERDTFEGER G. 1994: Bodenkunde. Ulmer, Stuttgart.
- LAMBERS H. 1993: Rising CO<sub>2</sub>, secondary plant metabolism, plant-herbivore interactions and litter decomposition, Theoretical considerations. In: J. Rozema, H. Lambers, S.C. van de Geijn, M.L. Cambridge (eds). CO<sub>2</sub> and Biosphere. *Vegetatio* **104/105**, 263–273. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- LARCHER W. 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. Ulmer, Stuttgart.
- LEADLEY P.W., DRAKE B.G. 1993: Open top chambers for exposing plant canopies to elevated CO<sub>2</sub> concentration and for measuring net gas exchange. In: J. Rozema, H. Lambers, S.C. van de Geijn, M.L. Cambridge (eds). CO<sub>2</sub> and Biosphere. *Vegetatio* **104/105**, 3–15. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- LEADLEY P, RÖTZEL C., BERGER M. 1996: Biomass and diversity responses to elevated CO<sub>2</sub> in a calcareous grassland ecosystem. in Pro Clim-Forum for Climate and Global Change; Scientific symposium, Basel March 14-16.
- LIBBERT E. 1987: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart New York.

- LINCOLN D.E. 1993: The influence of plant carbon dioxide and nutrient supply on susceptibility to insect herbivores. In: J. Rozema, H. Lambers, S.C. van de Geijn, M.L. Cambridge (eds). *CO<sub>2</sub> and Biosphere. Vegetatio* **104/105**, 273–283. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- LONG S.P., WOODWARD F.I. 1988: Plants and temperature, Symposia of the Society for Experimental Biology **42**
- MANDL R.H., WEINSTEIN, L.H., MCCUNE D.C., KEVENY M. 1973: A cylindrical open-top chamber for the exposure of plants to air pollutants in the field. *Journal of Environmental Quality* **2**, 371–376.
- MAUNEY J.R., KIMBALL B.A., PINTER JR P.J., LE MORTE R., LEWIN K., NAGY J., HENDREY G.R. 1994: Growth and yield of cotton in response to the FACE environment. *Agricultural and Forest Meteorology*
- MARTHALER H.P., VOGELSANDER W., RICHARD F., WIERENGA P.J. 1983: A Pressure Transducer for Field Tensiometers. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **47**, 624–626.
- MCCONNAUGHAY K.D.M., BAZZAZ F.A. 1992: The occupation and fragmentation of space: consequences of neighbouring roots. *Functional Ecology* **6**, 704–710.
- MOHR H., SCHOPFER P. 1985: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- MORISON J.I.L. 1993: Response of plants to CO<sub>2</sub> under water limited conditions. In: Rozema J., Lambers H., van de Geijn S.C., Cambridge M.L. (eds): *CO<sub>2</sub> and biosphere. Vegetatio* **104/105**, 193–209. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- MORISON J.I.L. 1987: Intercellular CO<sub>2</sub> concentration and stomatal response to CO<sub>2</sub>. In: Zeiger E., Farquhar G.D., Cowan I.R. (eds), *Stomatal function*. 229–251. Stanford University Press, Stanford, California.
- NIE D., KIRKHAM M.B., KANEMASU E.T. 1992: Photosynthesis of a C<sub>3</sub> grass and a C<sub>4</sub> grass under elevated CO<sub>2</sub>. *Photosynthetica* **26**, 189–198.
- NIJS I., IMPENS I., BEHAEGHE T. 1988: Effects of rising atmospheric carbon dioxide on gas exchange and growth of perennial ryegrass. *Photosynthetica* **22**, 44–50.
- NIJS I., IMPENS I., BEHAEGHE T. 1989: Effects of different CO<sub>2</sub> environments on the photosynthesis-yield relationship and the carbon and water balance of a white clover (*Trifolium repens* L. cv. Blanca) sward. *Journal of Experimental Botany* **40**, 353–359.
- NORBY R.J., O'NEILL E.G. 1991: Leaf area compensation and nutrient interactions in CO<sub>2</sub>-enriched seedlings of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.). *New Phytologist* **117**, 515–528.
- NORBY R.J., O'NEILL E.G. 1996: Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient poor soil. *Plant Physiology* **82**, 83–89.
- PARKHUST D.F. 1994: Diffusion of CO<sub>2</sub> and other gases inside leaves. *New Phytologist* **126**, 449–479.
- OBERDORFER E. 1990: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Ulmer Verlag, Stuttgart.

- OVERDIECK D. 1993: Elevated CO<sub>2</sub> and the mineral content of herbaceous and woody plants. *Vegetatio* **104/105**, 403–411.
- PAEZ A., HELLMERS H., STRAIN B.R. 1980: CO<sub>2</sub> effects on apical dominance in *Pisum sativum* *Physiologia plantarum* **50**, 43–46.
- PAEZ A., HELLMERS H., STRAIN B.R. 1983: CO<sub>2</sub> enrichment, drought stress and growth of Alaska pea plants (*Pisum sativum*). *Physiologia plantarum* **58**, 161–165.
- PEARCY R.W., SCHULZE E.-D., ZIMMERMANN R. 1989: Measurement of transpiration and leaf conductance. In Pearcy R.W., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Rundel P.W.: Plant Physiological Ecology. Chapman and Hall, London New York.
- PENUELAS J., AZCON-BIETO J. 1995: Changes in leaf <sup>13</sup>C of herbarium plants species during the last three centuries of CO<sub>2</sub> increase. *Plant, Cell and Environment* **18**, 485–489.
- PETRY R. 1993: Reaktion von Ackerunkräutern aus der Klasse der Chenopodietea mit unterschiedlichem Kohlendioxid-Fixierungsmechanismus auf erhöhte Kohlendioxidkonzentration. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Justus Liebig Universität Gießen.
- POORTER H. 1993: Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO<sub>2</sub> concentration. In: Rozema J., Lambers H., van de Geijn S.C., Cambridge M.L. (eds): CO<sub>2</sub> and biosphere. *Vegetatio* 104/ 105, 77–79. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- ROGERS H.H., BINGHAM G.E., CURE J.D., SMITH J.M. , SURANO K.A. 1983: Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. *Journal of Environmental Quality* **12**, 569–574.
- ROGERS H.H., CURE J.D., THOMAS J.F. , SMITH J.M. 1984: Influence of elevated CO<sub>2</sub> on growth of soy bean plants. *Crop Science* **24**, 361–366.
- ROGERS H.H., PRIOR S.A., O'NEILL E.G. 1989: Response of roots in field growth cotton subjected to free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE). *American Society of Plant Physiology Abstracts, Addendum* **1**, 4.
- ROGERS H.H., DAHLMANN R.C. 1993: Crop responses to CO<sub>2</sub> enrichment. In: Rozema J., Lambers H., van de Geijn S.C., Cambridge M.L.: CO<sub>2</sub> and Biosphere, Kluwer Academic Publishers *Vegetatio* **104/105**, 1993, 117–132. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- ROGERS G.S., MILHAM P.J., THIBAUD M.-C., CONROY J.P. 1996: Interactions between rising CO<sub>2</sub> concentration and nitrogen supply in cotton. I. Growth and leaf nitrogen concentration. *Australian Journal of Plant Physiology* **23**, 119–125.
- ROTHMALER W. 1988: Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BRD. Schubert R., Werner K., Meusel H.; Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin.
- ROZEMA J., LENSSEN G.M., ARP W.J., STAAL J.W.M.VAN DE 1991a: Global change, the impact of the greenhouse effect (atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment) and the increased UV-B radiation on terrestrial plants. In: Rozema J., Verkleij J.A.C (eds), *Ecological Responses to Environmental Stresses*. Kluwer Academic, Dordrecht. 220–231.
- ROZEMA J., DOREL F., JANISSEN R., LENSSEN G.M., BROEKMAN R., ARP W.J., DRAKE B.G. 1991b: Effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on growth, photosynthesis and water relations of salt marsh species. *Aquatic Botany* **39**, 45–55.

- ROZEMA J. 1993: Plant responses to atmospheric carbon dioxide enrichment: Interactions with some soil and atmospheric conditions. In: Rozema J., Lambers H., van de Geijn S.C., Cambridge M.L.: CO<sub>2</sub> and Biosphere, Kluwer Academic Publishers *Vegetatio* **104/105**, 1993, 173–190. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- RUNDEL W.P., JARELL W.M. 1989: Water in the environment. In Percy R.W., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Rundel P.W.: Plant Physiological Ecology. Chapman and Hall, London New York.
- SAGE R.F. 1994: Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO<sub>2</sub>: the gas exchange perspective. *Photosynthesis Research* **39**, 351–368.
- SAGE R.F., PERCY R.W. 1987a: The nitrogen use efficiency of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. Leaf nitrogen, growth and biomass partitioning in *Chenopodium album L.* and *Amaranthus retroflexus L.* *Plant Physiol* **84**, 954–958.
- SAGE R.F., PERCY R.W. 1987b: The nitrogen use efficiency of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album L.* and *Amaranthus retroflexus L.* *Plant Physiol* **84**, 959–963.
- SAGE R.F., SHARKEY T.D., PERCY R.W. 1990: The effect of leaf nitrogen and temperature on the CO<sub>2</sub> response of photosynthesis in the C<sub>3</sub> dicot *Chenopodium album L.* *Australian Journal of Plant Physiology* **17**, 135–148.
- SCHEFFER F., SCHACHTSCHABEL P., BLUME H.P., BRÜMMER G., HARTGE K.H., SCHWERTMANN U., FISCHER W.R., RENGER M., STREBEL O. 1992: Lehrbuch der Bodenkunde. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- SCHINNER F., ÖHLINGER R., KANDELER E. 1991: Bodenbiologische Arbeitsmethoden. Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- SENOCK R.S., HAM J.M., LOUGHIN T.M., KIMBALL B.A., HUNSAKER D.J., PINTER P.J., WALL G.W., GARCIA R.L., LAMORTE R.L. 1996: Sap flow in wheat under free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant, Cell and Environment* **19**, 147–158.
- SIONIT N., STRAIN B.R., HELLMERS H., KRAMER P.J. 1981: Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and water stress on water relations of wheat. *Botanical Gazette* **142**, 191–196.
- SIONIT N., STRAIN B.R., HELLMERS H., RIECHERS G.H., JAEGER C.H. 1985: Long term atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment effects and the growth and development of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **15**, 468–471.
- STITT M. 1991: Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment* **14**, 741–762
- STRASBURGER E., NOLL F., SCHENCK H., SCHIMPER A.F W. 1991: Lehrbuch der Botanik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart Jena New York.
- STEUBING L., FANGMEIER A. 1992: Pflanzenökologisches Praktikum. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- STULEN I., DEN HERTOOG J. 1993: Root growth and functioning under atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. In: Rozema J., Lambers H., van de Geijn S.C., Cambridge M.L. (eds): CO<sub>2</sub> and biosphere. *Vegetatio* **104/105**, 99–115. Kluwer Academic Publishers, Belgium.

- TAIZ L., ZEIGER E. 1991: Plant Physiology. The Benjamin Cummings Pub. Co., Redwood City, CA, USA.
- THOMAS R.B., STRAIN B.R. 1991: Roots restriction as a factor in photosynthetic acclimation of cotton seedlings grown in elevated carbon dioxide. *Plant Physiology* **96**, 627–634.
- THOMAS J.F., HARVEY C.N. 1983: Leaf anatomy of four species grown under continuous CO<sub>2</sub> enrichment. *Botanical Gazette* **144**, 303–309.
- TOLLEY L.C., STRAIN B.R. 1984: Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and water-stress on gas-exchange of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings growth under different irradiation levels. *Oecologia* **69**, 454–459.
- TREMMELE D.C., PATTERSON, D.T. 1993: Responses of soy bean and five weeds to CO<sub>2</sub> enrichment under two temperature regimes. *Canadian Journal of Plant Science* **73**: 1249–1260.
- TYREE M.T., ALEXANDER J.D. 1993: Plant water relations and the effect of elevated CO<sub>2</sub>: a review and suggestions for future research. In: Rozema J., Lambers H., van de Geijn S.C., Cambridge M.L. (eds): CO<sub>2</sub> and biosphere. *Vegetatio* **104/105**, 47–62. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- VDLUFA 1991: Methodenbuch, Band 1: Die Untersuchung von Böden. VDLUFA Verlag, Darmstadt.
- VESSEY K.J., TOLLEY H.L., RAPER C.D. 1990: Nitrogen nutrition and temporal effects of enhanced carbon dioxide on soybean growth. *Crop Science* **30**, 287–294.
- VOET D., VOET J.G. 1992: Biochemie. VCH Weinheim New York Basel Cambridge
- WEIGEL H.J., JÄGER H.J. 1988: Zur Ökotoxikologie von Luftschadstoffen. 11. Aufbau und Funktionsweise einer Expositionsanlage aus Open-top Kammern zur Untersuchung von Immissionswirkungen auf Pflanzen. *Landbauforschung Völkenrode* **38**, 182–195
- WEIGEL H.J., MEJER G.J., JÄGER H.J. 1992: Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Landwirtschaft: Open-top Kammern zur Untersuchung von Langzeitwirkung erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf landwirtschaftliche Pflanzen. *Angewandte Botanik* **66**, 135–142.
- WELLES J. 1986: A Portable Photosynthesis System. In Gensler W.G. (ed.): Advanced Agricultural Instrumentation. Martinus Nijhoff Publishers, Boston.
- WONG S.C. 1990: Elevated atmospheric partial pressure of CO<sub>2</sub> and plant growth. II. Non-structural carbohydrate content and its effect on growth parameters. *Photosynthesis Research* **23**, 171–180.
- WULFF R.D., STRAIN B.R. 1982: Effect of CO<sub>2</sub> enrichment on growth and photosynthesis of *Desmodium paniculatum*. *Canadian Journal of Botany* **60**, 1084–1091.
- WULFF K. 1994: Veränderungen des Konkurrenzverhaltens in einer Modellgemeinschaft aus Ruderalarten unter dem Einfluß erhöhter CO<sub>2</sub> Konzentrationen. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der Justus Liebig Universität Gießen.