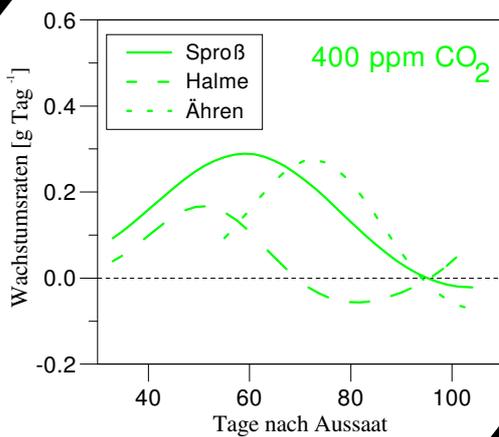
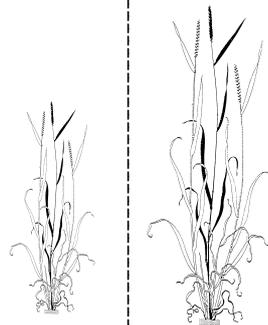
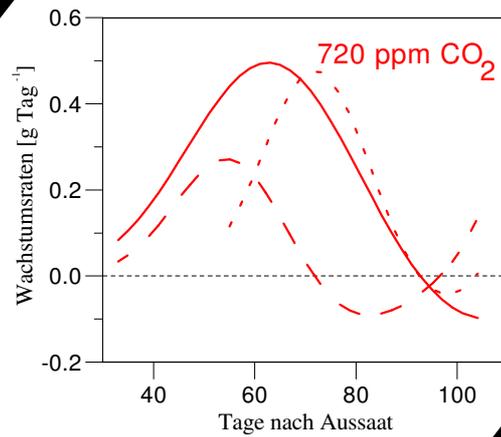


Der Kohlenstoffhaushalt von Weizen in der Interaktion erhöhter CO_2 -/ O_3 -Konzentration und Stickstoff- versorgung

Zukunft ?



Gegenwart

Dissertation

vorgelegt von Uwe Grüters
(am Fachbereich Biologie der
Justus Liebig Universität Giessen)

**Der Kohlenstoffhaushalt von Weizen
in der Interaktion
erhöhter CO₂-/O₃-Konzentration
und Stickstoffversorgung:**

Aufklärung durch funktionale Wachstumsanalyse,
ein Photosynthese-Modell und
Kohlenhydrat-Analytik in Kohlenstoffquellen und -senken

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
am Fachbereich Biologie
der Justus Liebig Universität Giessen

vorgelegt von
Uwe Grüters

Giessen, im Oktober 1998

Meinen Eltern

*Er sah: dies Wasser lief und lief, immerzu lief es,
und war doch immer da, war immer und **allezeit** dasselbe und doch jeden Augenblick neu!*

Hermann Hesse, Siddhartha

Vorwort

Am Anfang war das Thema der Dissertation auf die Untersuchung der interaktiven Wirkung von erhöhtem atmosphärischem Kohlendioxid, erhöhtem Ozon und Stickstoffdüngung auf Photosynthese und Kohlenstoff-Metabolismus des Sommerweizens beschränkt. Das Studium der CO₂-Literatur machte klar, daß ich in diesem Zusammenhang Phänomene der physiologisch-biochemischen Ebene, nämlich eine „Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO₂“ und ein „Ungleichgewicht der Kohlenstoffquellen und -senken“, untersuchen wollte.

Zwei Veröffentlichungen haben zu einer Ausweitung des Untersuchungsgegenstandes auf den Kohlenstoffhaushalt geführt: Faszinierend war das 1995 erschienene Special der „Plant, Cell & Environment“ zur „Scaling-Problematik“ (z.B. Jarvis 1995, Körner 1995). Poorter hat im Jahr 1993 in dem Buch „CO₂ and Biosphere“ dargestellt, wie physiologische Ebene (Akklimation) und Wachstumsebene der CO₂-Reaktion (Temporäre Wachstumsförderung) zusammenspielen, welche Probleme bei diesem „Scaling“ existieren (Poorter 1993). Viel Merkwürdiges, viel Fragliches war in Poorter's Veröffentlichung, das mein Interesse weckte. So kam ich zusätzlich zu der funktionalen Wachstumsanalyse, die Wachstum zeitlich differenziert beschreibt und deren Methodik in den Büchern von Hunt und Causton & Venus ausführlich dokumentiert ist (Hunt 1982, Hunt 1990, Causton & Venus 1981). Durch die CO₂-Problematik initiiert, wurde die funktionale Wachstumsanalyse dann auch auf Ozon angewandt.

„Scaling“ bedeutet, die Ergebnisse der verschiedenen Untersuchungsebenen zu vernetzen, und daraus Eigenschaften des Systems zu erschließen (Jarvis 1995, zu „network causality/network thinking“ siehe Sattler 1986 S.129-138).

Für mich bestand bei diesem Verfahren die Gefahr sich im eigenen Netzwerk zu verstricken. Damit es dem Leser nicht ebenso ergeht, war mir die Verständlichkeit ein Anliegen. Kapitel wurden aus diesem Grunde nach dem Vorbild von Taiz & Zeiger's „Plant Physiology“ modular konzipiert (Taiz & Zeiger 1991), und es wurden „Detailfragen der Fragestellung“ sowie „Kurzzusammenfassungen der Ergebnisse“ als Vermittler zwischen den Großkapiteln eingesetzt. Ich hoffe, es ist mir gelungen: Ich hoffe, es ist verständlich — und spannend zu lesen.

Gießen, den 15. 10. 1998

Uwe Grüters

Danksagung

Mein Dank richtet sich zunächst an Herrn Prof. Dr. H.-J. Jäger für die Überlassung des Themas, die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes und die uneingeschränkte Nutzung aller Einrichtungen.

Herzlich danken möchte ich Privatdozent Dr. Andreas Fangmeier. Er ließ mir als freundschaftlicher Betreuer viel Freiraum, unterstützte mich tatkräftig bei der Umsetzung von Ideen, gab viele wertvolle Ratschläge und stand jederzeit für Diskussionen zur Verfügung.

Die Methode der Fructanbestimmung etablierte Dipl. Biol. Bettina Hoffstädter mit mir zusammen. Ein Verfahren der RubisCO-Aktivitäts- und Mengenbestimmung wurde von Dipl. Biol. Michael Götzl und mir gemeinsam erarbeitet. Für die gute Kooperation bedanke ich mich; es hat Spaß gemacht. Dipl. Phys. Johannes Hoffstadt leistete hervorragende Hilfestellung bei der Photosynthese-Modellierung. Bei der Bewältigung mathematischer Probleme im Umgang mit der funktionalen Wachstumsanalyse half mir Dr. Gerrit Eichner. Danke für eure Hilfe! Dipl. Biol. Birte Vermehren, Dipl. Biol. Petra Högy, Dr. Alexandra Sandhage-Hoffmann möchte ich für die gute Zusammenarbeit in der Arbeitsgruppe danken, Dipl. Biol. Jens Kattge für geduldiges Zuhören und wichtige Anregungen. Mit praktischem Rat und praktischer Hilfe stets zur Stelle waren unsere technischen Angestellten Alexandra Amend, Sabine Martis, Angelika Böhlke und Wolfgang Stein. Alle sorgten für eine kreative und aufbauende Arbeitsatmosphäre. Die Enge der eigenen Gedankenkreise weitete oft Dr. med. Alfons Lindemann. Viel stützende Kraft kam von meiner Lebenspartnerin Ulrike Brockerhoff. Meine Eltern unterstützten mich finanziell und gedanklich während der Auswertung. Ohne die Hilfe dieser Menschen wäre die Arbeit nicht zustande gekommen. Allen gilt mein herzlicher Dank.

Diese Dissertation wurde aus Mitteln des Bundesministeriums für Landwirtschaft der Bundesrepublik Deutschland finanziert.

Häufig verwendete Abkürzungen und Symbole

Behandlungsvarianten:		
Abkürzung	Symbol	Beschreibung
A-NF	-	Außenluftkonzentration an CO ₂ /O ₃
A160-NF	-	Außenluft + 160 μmol mol ⁻¹ CO ₂
A320-NF	-	Außenluft + 320 μmol mol ⁻¹ CO ₂
A-NF1,5	-	Außenluft + 1,5-fache O ₃ -Konzentration
A320-NF1,5	-	Außenluft + 320 μmol mol ⁻¹ CO ₂ + 1,5-fache O ₃ -Konzentration
„+Düngung“	+Dgg.	Düngung mit 270 kg N ha ⁻¹
„-Düngung“	-Dgg.	Düngung mit 150 kg N ha ⁻¹

Funktionale Wachstumsanalyse:					
Abkürzung	Symbol, Def.	Einheit	Größe		
			(englisch)	(deutsch)	
A	L _A	m ²	leaf area	Blattfläche	
-	L _W	g	leaf weight	Blatttrockenmasse	
-	t	Tag	day after sowing	Tag nach Aussaat	
AGR	G	g Tag ⁻¹	absolute growth rate	Absolute Wachstumsrate	
LAD	∫ L _A dt	m ² Tag	leaf area duration	Blattflächenlebensdauer	
LAR	L _A /W	m ² g ⁻¹	leaf area ratio	Verhältnis Blattfläche zu Oberirdischer Trockenmasse	
LWR	L _W /W	g g ⁻¹	leaf weight ratio	Verhältnis Blatttrockenmasse zu Oberirdischer Trockenmasse	
NAR	E	g m ⁻² Tag ⁻¹	net assimilation rate	Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit	
RGR	R	% Tag ⁻¹	relative growth rate	Relative Wachstumsrate	
-	k		allometric constant	Wachstumskonstante der Allometrie	
R		g	root dry mass	Wurzeltrockenmasse	
S		g	shoot dry mass	Sproßtrockenmasse	
SLA	L _A /L _W	m ² g ⁻¹	specific leaf area	Spezifische Blattfläche	
TM		g	dry mass	Trockenmasse	
TM _{Oberirdisch}	W	g	aboveground dry mass	Oberirdische Trockenmasse	

Gaswechsel:		
Abkürzung	Einheit	Größe
A	μmol m ⁻² s ⁻¹	(Netto-) Photosyntheserate
c _a	Pa	Außen-CO ₂ -Partialdruck
CE	μmol m ⁻² s ⁻¹ Pa ⁻¹	Carboxylierungseffizienz
C _i	Pa oder μmol mol ⁻¹	Interzellulärer CO ₂ -Partialdruck oder Interzelluläre CO ₂ -Konzentration
E	mmol m ⁻² s ⁻¹	Transpiration
g _{s CO2}	mol m ⁻² s ⁻¹	Stomatäre Leitfähigkeit für CO ₂
g _{s H2O}	mol m ⁻² s ⁻¹	Stomatäre Leitfähigkeit für Wasserdampf
PPFD oder I	μmol m ⁻² s ⁻¹	Photonenflußdichte
J	μmol E m ⁻² s ⁻¹	e ⁻ -Transportrate
J _{max}	μmol E m ⁻² s ⁻¹	Lichtgesättigte e ⁻ -Transportrate
K _c	Pa	Michaelis-Menten-Konstante der Carboxylierung durch die RubisCO
K _o	Pa	Michaelis-Menten-Konstante der Oxygenierung durch die RubisCO
K _m	Pa	Michaelis-Menten-Konstante der RubisCO
O	Pa	Interzellulärer O ₂ -Partialdruck
P _i	-	Anorganisches Phosphat
R _D	μmol m ⁻² s ⁻¹	„Dunkel-Respiration“ im Licht („day respiration“)
RF	%	Relative Luftfeuchte
RubisCO	-	Ribulose-1,5-bisphosphat Carboxylase/Oxygenase
RuBP	-	Ribulose-1,5-bisphosphat
T _{Blatt}	°C	Blattemperatur
TPU	μmol m ⁻² s ⁻¹	Triosephosphatverbrauch
V _{C max}	μmol m ⁻² s ⁻¹	Maximale Carboxylierungsrate der RubisCO
WSD	mb	Wasserdampfsättigungsdefizit
Γ*	Pa	Scheinbarer CO ₂ -Kompensationspunkt (nach Addition von R _D)

VIII HÄUFIG VERWENDETE ABKÜRZUNGEN UND SYMBOLE

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	V
Danksagung	VI
Abkürzungen und Symbole	VII
I EINLEITUNG	1
I.1 FRAGESTELLUNG	8
II MATERIAL UND METHODEN	11
II.1 PFLANZENKULTUR	11
II.2 BEHANDLUNGSVARIANTEN, EXPOSITIONSBEDINGUNGEN UND WITTERUNG	13
II.3 WIRKUNGSERHEBUNGEN	19
II.3.1 Wachstums- und Ertragsmessungen	19
II.3.2 Gaswechselformung	20
II.3.3 Kohlenhydrat-Analyse	23
II.3.4 Statistische Analysen	30
III ERGEBNISSE	33
III.1 METHODISCHE ASPEKTE	34
III.1.1 Methodik der Wachstumsanalyse	34
III.1.2 Der Weg zu einem kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modell	44
III.2 DER KOHLENSTOFFHAUSHALT VON WEIZENPFLANZEN IN DER INTERAKTION ERHÖHTER CO₂-, O₃-KONZENTRATION UND STICKSTOFFVERSORGUNG	55
III.2.1 Oberirdische Biomasse, Harvest-Index und Ertrag zur Erntereife	55
III.2.2 Das Wachstum der Gesamtpflanze	59
III.2.3 Die Sproß:Wurzel-Allometrie	68
III.2.4 Reaktionen der Kohlenstoffsenken	72
III.2.4.1 Die Zusammensetzung des Ertrages	72
III.2.4.2 Das Ährenwachstum	77
III.2.4.3 Das Halmwachstum	88
III.2.4.4 Die Kohlenhydratreserven der Halme (im Wachstumszusammenhang)	100

III.2.5 Reaktionen der Kohlenstoffquellen	104
III.2.5.1 Das Blattwachstum.....	104
III.2.5.2 Verhältnisgrößen der Wachstumsanalyse.....	121
III.2.5.3 Der Gaswechsel von Blättern und Ähren	133
III.2.5.4 CO ₂ -Antwortkurven der Photosynthese	160
III.2.5.5 Das Photosynthese-/Stomata-Modell	164
III.2.5.6 Die Kohlenhydrat-Gehalte in Blättern.....	176
IV DISKUSSION	179
IV.1 METHODISCHE ASPEKTE	179
IV.1.1 Methodik der Wachstumsanalyse	179
IV.1.2 Der Weg zu einem kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modell	181
IV.2 DER KOHLENSTOFFHAUSHALT VON WEIZENPFLANZEN IN DER INTERAKTION	
ERHÖHTER CO₂-, O₃-KONZENTRATION UND STICKSTOFFVERSORGUNG	184
IV.2.1 Oberirdische Biomasse, Harvest-Index und Ertrag zur Erntereife	184
IV.2.2 Das Wachstum der Gesamtpflanze.....	191
IV.2.3 Die Sproß:Wurzel-Allometrie	196
IV.2.4 Reaktionen der Kohlenstoffsenken.....	200
IV.2.4.1 Die Zusammensetzung des Ertrages	200
IV.2.4.2 Das Ährenwachstum	205
IV.2.4.3 Das Halmwachstum	211
IV.2.4.4 Die Kohlenhydratreserven der Halme (im Wachstumszusammenhang).....	213
IV.2.5 Reaktionen der Kohlenstoffquellen	215
IV.2.5.1 Das Blattwachstum	215
IV.2.5.2 Verhältnisgrößen der Wachstumsanalyse	221
IV.2.5.3 Der Gaswechsel von Blättern und Ähren.....	228
IV.2.5.4 CO ₂ -Antwortkurven der Photosynthese.....	232
IV.2.5.5 Das Photosynthese-/Stomata-Modell.....	241
IV.2.5.6 Die Kohlenhydrat-Gehalte in Blättern	248
V ZUSAMMENFASSUNG	253
VI LITERATURVERZEICHNIS.....	257

I Einleitung

Wir Menschen rufen heute durch unsere Aktivitäten globale Veränderungen in der Konzentration und Verteilung atmosphärischer Spurengase hervor. Wir stören so das dynamische Gleichgewicht der Stoffkreisläufe zwischen Biosphäre, Geosphäre, Hydrosphäre und Atmosphäre auf der Erde. Die vom Menschen emittierten Spurengase greifen ferner in den globalen Strahlungshaushalt ein. Der anthropogene Konzentrationsanstieg hat seit dem späten 19. Jahrhundert eine globale Erwärmung von 0,3-0,6°C verursacht und wird, setzt man Weltklima-Modelle zukünftigen Emissionsszenarien aus, bis zum Jahr 2100 eine weitere Temperaturerhöhung um 0,9-3,5°C herbeiführen (IPCC 1996).

Klimarelevante Spurengase, deren Konzentrationen sich derzeit durch menschliches Zutun erhöhen, sind — absteigend nach ihrer Klimawirksamkeit sortiert — Kohlendioxid (CO₂), Methan (CH₄), troposphärisches Ozon (O₃) und Lachgas (N₂O).

Kohlendioxid, dessen Konzentration durch Verbrennung fossiler Energieträger, Landnutzungsänderung vornehmlich in den Tropen und Emissionen aus der Zementproduktion seit Beginn der Industrialisierung um mehr als 30% von vormals 280 auf heute 367 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ zugenommen hat, ist nicht nur das klimawirksamste dieser Gase, sondern auch *die* Kohlenstoffquelle für Pflanzen. Der Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC 1996) prognostiziert, basierend auf globalen Kohlenstoffmodellen und Emissionsszenarien, im Mittel eine weitere Verdopplung der CO₂-Konzentration bis zum Jahr 2100.

Ozon ist ein Spurenstoff von hoher Phytotoxizität, der ebenfalls direkt auf den pflanzlichen Metabolismus einwirkt (Guderian 1985). Mit einem Anstieg um 25 ppb hat sich seine Konzentration auf der nördlichen Hemisphäre seit Beginn der Industrialisierung in etwa verdoppelt (IPCC 1996). Ozon bildet sich in der Troposphäre, wenn die hauptsächlich aus Autoabgasen stammenden Komponenten Kohlenmonoxid, gasförmige organische Kohlenstoffverbindungen und Stickstoffmonoxid photochemisch miteinander reagieren. Auch für Ozon steht zu erwarten, daß sich der Aufwärtstrend der Konzentration fortsetzt.

Ein umfassendes Verständnis, wie Kohlenstoffhaushalt und Stoffproduktion heutiger Weizensorten auf die Änderung der atmosphärischen Zusammensetzung, insbesondere auf den Konzentrationsanstieg der direkt auf Pflanzen wirkenden Gase reagieren, ist das Fundament für die Vorhersage zukünftiger Weizenerträge. Eine solche Kenntnis ist angesichts steigender Bevölkerungszahlen von globaler Bedeutung, denn Weizen ist aufgrund seiner Anbaufläche und Ertragsmenge die wichtigste Nahrungspflanze der Menschheit (Morison & Long 1995).

Auswirkungen erhöhter CO₂-Konzentration auf den pflanzlichen Kohlenstoffhaushalt

Erhöhte Kohlendioxidkonzentration hat prinzipiell positive Auswirkungen auf den Kohlenstoffhaushalt, und damit auf die Ertragsbildung von Nutzpflanzen, die Kohlendioxid nach dem C₃-Weg einbauen (Kimball et al. 1983, Cure & Acock 1986).

Bevor die CO₂-Auswirkungen auf den Kohlenstoffhaushalt detailliert beschrieben werden, sollte man eine Begriffsbestimmung vornehmen und Prozesse benennen, die im Kohlenstoffhaushalt von Bedeutung sind. Das spezifische Wachstumsverhalten einer Pflanze basiert auf dem Kohlenstoffgewinn, der hauptsächlich durch die Blatt-Nettophotosynthese als Bilanz verschiedener blattinterner CO₂-bindender und ~freisetzender physiologischer Prozesse erzielt wird. In der Pflanze werden ständig Assimilate von den Produktionsstätten (bei Weizen: photosynthetisch-aktive Blätter, Spelzen als „Quellen“) zu den Orten des Verbrauches und der Speicherung (bei Weizen: Meristeme, Halme, Körner als „Senken“) verlagert (Hay & Walker 1989, Wardlaw 1990, Evans & Wardlaw 1996). Die Verwertung und Verteilung der Assimilate (Allokation) bestimmt maßgeblich Wachstumsverhalten und Ertragsbildung (Fichtner et al. 1994). Der Kohlenstoffhaushalt einer Pflanze umfaßt das komplexe Wirkungsgefüge aller genannten Prozesse (nach Larcher 1994a).

Auf der physiologischen Ebene ist die Photosynthese der Prozeß, über den die pflanzliche Biomasse-Produktion auf steigende CO₂-Konzentration reagieren kann. Setzt man das Blatt einer C₃-Pflanze kurzfristig verdoppelter CO₂-Konzentration aus, kommt es zu einem 20-75%igen Anstieg der blattflächenbezogenen Photosyntheserate (Stitt 1991, Long et al. 1993). Üblicherweise mißt man nicht nur die Photosyntheserate bei kurzfristig verdoppelter CO₂-Konzentration, sondern exponiert das Blatt einem Spektrum von CO₂-Konzentrationen und zieht aus den so aufgenommenen CO₂-Antwortkurven der Photosynthese, den sogenannten *A/c_i-Kurven* (Sage 1994), entsprechende Rückschlüsse auf das Verhalten bei CO₂-Verdopplung.

Wachsen C₃-Pflanzen heute in einer Atmosphäre der Zukunft mit verdoppelter CO₂-Konzentration heran, zeigten sie gegenüber Kontrollpflanzen Veränderungen in ihren *A/c_i-Kurven* (Sage et al. 1989) und wiesen bei der Wachstums-CO₂-Konzentration eine niedrigere (Fall 1) oder eine höhere (Fall 2) Photosyntheseleistung auf als kurzfristig mit verdoppelter Konzentration konfrontierte Pflanzen, d.h. es ergab sich eine geringere (Fall 1) oder eine stärkere (Fall 2) CO₂-bedingte Steigerung der Photosynthese als die eingangs erwähnten 20-75%. Von vielen Autoren wurde dieses Phänomen (Fall 1,2) „Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO₂“ genannt; eine

langfristige Steigerung der Photosynthese (Fall 2) ist dann „positive Akklimation“ (Stitt 1991, Sage 1994, Pettersson & McDonald 1994, kritische Anmerkungen: Sage & Reid 1994).

Es ist mehrfach der Versuch unternommen worden, Ursachen für die Veränderungen auf der Ebene der Physiologie oder auf der Ebene der Assimilatverteilung zu benennen. So heißt es, CO₂-bedingte Veränderungen von A/c_i-Kurven könnten mechanistisch interpretiert werden (Sage & Reid 1994). Sie (Fall 1a) seien direkte oder indirekte Wirkung einer gestörten Assimilatverteilung (Azcon-Bieto 1983, Stitt 1991, Sheen 1994). Häufig wurde in diesem Zusammenhang unter erhöhtem CO₂ eine Akkumulation von Kohlenhydraten (Stärke) in Blättern festgestellt, die im Extremfall zu einer mechanischen Schädigung von Chloroplasten führen konnte. Der weitgehend einhelligen Interpretation nach konnten Reserven der Kohlenstoffquellen, der Blätter, also nicht für das Wachstum von Kohlenstoffsenken genutzt werden, und das Wachstum dieser Pflanzen war senkenlimitiert. Veränderungen in den A/c_i-Kurven (Fall 1b) seien eine Wirkung reduzierter Blattstickstoffgehalte (Stitt 1991, Pettersson & McDonald 1994). Erhöhtes CO₂ induziert bei ansonsten gleicher Behandlung über ein verbessertes Wachstum und einen dadurch verursachten Verdünnungseffekt einen Stickstoffmangel. Veränderungen in den A/c_i-Kurven (Fall 2) seien Auswirkungen einer Umverteilung des Stickstoffs aus dem CO₂-fixierenden Enzym Ribulosebiphosphat-Carboxylase (RubisCO) zugunsten der Prozesse, die den photosynthetischen Primärakzeptor Ribulosebiphosphat (RuBP) regenerieren (Sage et al. 1989, Sage 1994). Über diese rein qualitative Analyse der Änderungen geht man hinaus, wenn man das weithin anerkannte mechanistische Photosynthese-Modell nach Farquhar, von Caemmerer & Berry (Farquhar et al. 1980) anhand der A/c_i-Kurven parametrisiert und die Abhängigkeit der Modellparameter von blattinternen Faktoren und Umweltfaktoren untersucht (Harley et al. 1992). So wurde in der vorliegenden Untersuchung vorgegangen.

Die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit („net assimilation rate“ NAR) — eine mit der Photosyntheserate korrelierende, aber auch von der Assimilatverteilung abhängende Größe der Stoffbildungsebene — erschien in Wachstumsstudien übereinstimmend durch erhöhtes CO₂ anfänglich stärker erhöht. Diese Reaktion wurde in Analogie zu der Photosynthesereaktion ebenfalls als „Akklimation“ gedeutet (Cure & Acock 1986, Poorter 1993).

Die Allokation der Assimilate bestimmt maßgeblich das Wachstumsverhalten der Einzelpflanze. Die Regelmechanismen im Betriebs-, Bau- und Depotstoffwechsel, die über die Verwertung der Assimilate entscheiden, sind allerdings bislang nur ansatzweise verstanden (Wardlaw 1990). Insofern ist es verständlich, daß Untersuchungen, in wieweit verdoppelte Kohlendioxidkonzentration in das Allokationsgeschehen eingreift, unterschiedliche Resultate

erbracht haben. Poorter (1993) registrierte bei verschiedenen Species eine reduzierte Investition in Blattfläche, weil Blätter aufgrund von Kohlenhydratakkumulation eine geringere spezifische Blattfläche besaßen. Stulen et al. (1994) dokumentierten hingegen für verschiedene Species eine unveränderte Investition in Blattfläche. Für die Allokation in Richtung Sproß und Wurzel gilt Ähnliches. Nach Farrar & Gunn (1996) wird die Sproß:Wurzel-Allokation nicht durch CO₂ beeinflusst. Im Gegensatz dazu erkennen Stulen & den Hertog (1993) den CO₂-Einfluß auf den Parameter als abhängig von dem Mineralstoffhaushalt; ausschließlich in Mineralstoff-Mangelsituationen (v.a. N-Mangel) verschiebt sich die Allokation in Richtung Wurzel. Insgesamt ergibt sich, daß auf der Allokationsebene noch erheblicher Forschungsbedarf besteht.

Poorter (1993) diskutiert, wie physiologische Ebene (für ihn: Fall 1 der Akklimation) und Wachstumsebene der CO₂-Reaktion zusammenspielen. Die von Poorter (1993) in seinem Vergleich von Literaturquellen gefundene 37%ige Stimulation der Biomasse von vegetativen Pflanzen bei „optimaler Nährstoffversorgung“ und bei Verdopplung der gegenwärtigen CO₂-Konzentration ist anhand von Modellrechnungen rückführbar auf eine 2-5%ige Photosynthesesteigerung und nicht auf 20-50% Steigerung, wie man sie nach Poorter aus A/c_i-Kurven kennt. Das ist eine Diskrepanz von einer Größenordnung, die Poorter auf der Wachstumsebene ableitet aus der vielfach beobachteten Zeitabhängigkeit der CO₂-Wachstumsförderung. Die stärkste Förderung der relativen Wachstumsrate trat häufig zu Beginn einer Exposition mit erhöhtem CO₂ auf. Poorter diskutiert als mögliche Ursachen für diese Zeitabhängigkeit Vorgänge auf der Ebene der Allokation oder auf der Ebene der Physiologie sowie Gesetzmäßigkeiten auf der Ebene der Stoffbildung, nämlich experimentelle Artefakte (Topfgrößeneffekt), eine Photosyntheseakklimation (Fall 1a,b) sowie die Abnahme der relativen Wachstumsrate mit zunehmender Pflanzengröße. Diese Abnahme ist darin begründet, daß größere Pflanzen einen größeren Anteil nicht-photosynthetisch-aktiver Organe und Gewebe besitzen. Pflanzen, die durch CO₂-Exposition größer geworden sind, erfahren diese Restriktion ihres Wachstums früher. Obwohl Poorter's Ausführungen hier suggestiv sind, weist er darauf hin, daß die Stimulation absoluter Wachstumsraten durch CO₂ sehr wohl fortbestehen kann, und betont, daß diesbezüglich Forschungsbedarf bestehe.

Aus Poorter's Ausführungen wird die Notwendigkeit deutlich, die Wachstumsreaktion auf CO₂-Erhöhung für eine Vernetzung mit der physiologischen Ebene mittels einer Methode zu untersuchen, die in der Lage ist, Wachstum zeitlich differenziert zu beschreiben. Eine solche Methode steht mit der funktionalen Wachstumsanalyse zur Verfügung (Hunt 1990), die in

der vorliegenden Untersuchung zur Anwendung kam. Innerhalb der funktionalen Wachstumsanalyse gibt es zudem eine Reihe von Verfahren für eine zeitlich differenzierte Charakterisierung des Allokationsverhaltens. Aus der dynamischen Betrachtungsweise könnten neue Erkenntnisse erwachsen, wie erhöhtes CO₂ sich auf die Assimilatverteilung auswirkt.

Besonderheiten im Kohlenstoffhaushalt von Weizen

Von Weizen können einige Besonderheiten in der Reaktion auf erhöhtes CO₂ erwartet werden: Nach Farrar & Williams (1991) wurden CO₂-Untersuchungen bis dato hauptsächlich an stärkespeichernden Arten durchgeführt, und es ist fraglich, ob Species mit differentem Kohlenhydratstoffwechsel, z.B. Fructanspeicherer wie Weizen (Pollock & Chatterton 1988, Pollock et al. 1996), in ähnlicher Weise auf erhöhtes CO₂ reagieren. Weizen ist eine Species mit äußerst komplexen Beziehungen zwischen Kohlenstoffquellen und Kohlenstoffsenken. Bei Weizen dienen nicht nur die Blätter, sondern auch in einem hohen Maße die Spelzen als Kohlenstoffquellen. In vielen ontogenetischen Phasen vermag Weizen die Zahl und/oder Stärke seiner Kohlenstoffsenken der Assimilatversorgung durch die Kohlenstoffquellen anzupassen. In der Bestockung gelingt dies durch Anlage einer höheren Halmzahl (die später die Ährenzahl determiniert), während des Schossens durch Anlage von intermediären Halmkohlenhydratreserven (vgl. hierzu Wardlaw 1990), während der Ährcheninitiierung durch Anlage einer höheren Kornzahl pro Ähre und während der Kornfüllung eventuell durch Steigerung des Tausendkorngewichtes (Hay & Walker 1989). Fraglich ist, ob sich angesichts dieser Fähigkeit bei Weizen unter erhöhtem CO₂ ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht, also ein verändertes Allokationsmuster, entwickelt.

Interaktion mit dem Stickstoffhaushalt

Kohlenstoffhaushalt und Mineralstoffhaushalt greifen auf vielfältige Weise ineinander. Unter den Mineralstoffen kommt dem Stickstoff die größte Bedeutung zu. Mengenmäßig an erster Stelle stehend, ist er ein echter „Baustoff der Phytomasse“ (Larcher 1994a). In Blättern ist Stickstoff wegen seines Vorkommens in Chlorophyll, Thylakoid- und Enzymstrukturen maßgeblich am Aufbau des Photosyntheseapparates beteiligt (Sage & Reid 1994). Die Photosyntheserate pro Blattflächeneinheit zeigt sich ebenso wie die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit in vielen Experimenten übereinstimmend als linear abhängig vom Blatt-N-Gehalt

(Sage & Percy 1987a, Sage & Percy 1987b, McDonald 1989, Larcher 1994a). In A/c_i-Kurven erwiesen sich sowohl RubisCO-Aktivität als auch RuBP-Regeneration als N-abhängig (Sage & Reid 1994). Die Versorgung mit Stickstoff hat darüber hinaus einen grundlegenden Einfluß auf die Verteilung der Assimilate (McDonald 1989, Larcher 1994a). Positiv mit dem Stickstoffgehalt der Pflanze korrelieren die Investition in Blattfläche und die spezifische Blattfläche (McDonald 1989). Die Allokation in Richtung Wurzel wird im Fall einer N-Mangelernährung einseitig gefördert (Ågren & Ingestad 1987). Im Mangelzustand kommt es zu einer Stärkeakkumulation in Blättern, weil für den Assimilatverbrauch in Wachstumsprozessen der Stickstoff fehlt (Fichtner et al. 1994). Darauf beruht die bekannte Abhängigkeit der Blattflächenausbildung von der Stickstoffverfügbarkeit und schließlich der enge Zusammenhang zwischen Stickstoffversorgung und Biomassezunahme (Ingestad & Ågren 1988).

Die Reaktion von Pflanzen auf eine Erhöhung der atmosphärischen Kohlendioxidkonzentration steht in Wechselwirkung mit dem Stickstoffhaushalt (Rozema 1993). Auf der physiologischen Ebene ist eine CO₂ x N-Interaktion zu erwarten, da sich die Stickstoffversorgung auf die Entwicklung der Photosynthese-Akklimation auswirkt (Pettersson & McDonald 1994). Der Stickstoffverdünnungseffekt, hervorgerufen durch das forcierte Wachstum, könnte sich in Abhängigkeit von der N-Versorgung zu verschiedenen Zeitpunkten ereignen, und Allokationsmuster dürften sich verschieben. CO₂-Erhöhung und N-Versorgung beeinflussen die Sproß:Wurzel-Allokation vermutlich interaktiv (Stulen & den Hertog 1993). Cure & Acock (1986) legten entsprechend dar, daß niedrige Stickstoffgaben den Biomasse- und Ertragszuwachs der 10 weltweit wichtigsten landwirtschaftlichen Kulturpflanzen bei CO₂-Verdopplung begrenzen.

Interaktion mit erhöhter Ozonkonzentration

Ozon gilt seit Ende der 80er Jahre in Europa als das bedeutsamste phytotoxische Spurengas (UNECE 1988). Aktuelle Grenz- und Richtwerte zum Schutz der Vegetation wurden aus Ergebnissen von Open-Top-Kammerexperimenten (OTC) entwickelt und beruhen zur Zeit auf dem AOT40-Konzept (= accumulated exposure over a threshold of 40 ppb, Fuhrer et al. 1997). Obwohl die Grenzwert-Diskussion noch nicht abgeschlossen ist und Grenzwerte gerade in jüngster Zeit von Jäger und Mitarbeitern wegen der vom Freiland abweichenden Ozonflüsse in OTC in Frage gestellt wurden (Grünhage & Jäger 1994), muß man davon ausgehen,

daß Ozon heute schon in Europa über weite Gebiete vegetationsschädigend wirkt (Fuhrer 1996 zit. in Fuhrer et al. 1997).

Wie andere luftgetragene Schadgase wird Ozon über die Stomata in die Blätter aufgenommen (Winner 1994) und entfaltet dort seine primären Schadwirkungen. Blattintern werden auf zellulärer Ebene Membranen geschädigt, ionische Ungleichgewichte stellen sich ein, und Stoffwechselstörungen werden ausgelöst (Heath 1994). Der Photosyntheseprozess wird hauptsächlich durch oxidativen Angriff von Ozonfolgeradikalen auf die Ribulosebisphosphat-Carboxylase (RubisCO) beeinträchtigt (Pell et al. 1994b). Eine RubisCO-Schädigung läßt sich anhand von A/c_i -Kurven diagnostizieren. Ozon induziert in Blättern energiebedürftige enzymgestützte Verteidigungssysteme (Kangasjärvi et al. 1994). Konsequenz der primären Schadwirkung ist für Kulturpflanzen schlechteres Wachstum und reduzierter Ertrag (Heck et al. 1983, Heck et al. 1984, Krupa et al. 1995, Fuhrer et al. 1997). Bislang mangelt es an Untersuchungen zum Allokationsverhalten unter Ozoneinfluß. Mooney & Winner (1988) können in ihrem Review zur Wirkung von Schadgasen auf Kohlenstoffverwerb, Allokation und Wachstum auf ganze zwei Wachstumsstudien Bezug nehmen. In jüngerer Zeit bilden die Publikationen aus dem US-amerikanischen ROPIS-Programm (= „Response of Plants to Interacting Stresses“, Goldstein & Ferson 1994, Laurence et al. 1994) eine Ausnahme. Von den Autoren wurden Allokationsverschiebungen bei Bäumen unter Ozoneinfluß untersucht. Sowohl Mooney & Winner (1988) als auch die Autoren der ROPIS-Experimente kommen zu dem Schluß, daß Pflanzen mehr in Blätter investieren, um deren Schädigung zu kompensieren.

Ein zunehmender Trend für das troposphärische Ozon ist vielfach belegt (Messungen Kap Arkona, Rügen Feister & Warmbt 1987, Zitate in Cape et al. 1994). Wie bei anhaltendem Trend steigende Ozonkonzentrationen mit der prognostizierten Erhöhung des atmosphärischen Kohlendioxids interagieren werden, und welche Folgen für landwirtschaftliche Kulturpflanzen daraus erwachsen, darüber besteht noch große Unklarheit. Bekannt ist, daß erhöhtes CO_2 in den pflanzlichen Wasserhaushalt eingreift und einen Stomataschluß herbeiführt (Morrison 1987, Tyree & Alexander 1993). Darauf zurückgreifend, stellte Allen (1990) die Hypothese auf, daß erhöhtes CO_2 über den Stomataschluß Pflanzen vor Ozonschäden zu schützen vermag.

1.1 Fragestellung

Im Rahmen des ESPACE-Wheat-Programms (European Stress Physiology and Climate Experiment) der Europäischen Union wurden in Gießen während der Vegetationsperioden 1994/1995 Sommerweizensorten (*Triticum aestivum* L. cv. Nandu, Minaret) in einem Open-Top-Kammerexperiment erhöhten CO₂- und erhöhten O₃-Konzentrationen bei verschiedenen Stickstoffgaben ausgesetzt. Auf der physiologischen Ebene wurden folgende Wirkungserhebungen vorgenommen: Gaswechsellmessungen an Blättern und Ähren, Kohlenhydratanalytik in Blättern und Halmen, Aufnahme von A/c_i-Kurven, Parametrisierung eines Photosynthesemodells anhand der A/c_i-Kurven. Auf der Organ- und Gesamtpflanzenebene erfolgte die Wirkungserhebung mit Methoden der funktionalen Wachstumsanalyse, die Wachstum und Allokation zeitlich differenziert beschreibt. Unterstützt wurde die funktionale Analyse durch die klassische Wachstumsanalyse, die zu wichtigen phänologischen Stadien durchgeführt wurde. Mithilfe dieser Wirkungserhebungen sollten Fragen geklärt werden, die sich aus der Einleitung ergeben und im folgenden vorgestellt werden.

Das gesamte Kapitel III.2 des Ergebnisteils sucht die allgemeine Frage zu beantworten:

- Wie interagieren erhöhte CO₂-Konzentration, erhöhte O₃-Konzentration und verschiedene Stickstoffgaben auf der Gesamtpflanzen-, Organ-, physiologischen und biochemischen Ebene von Sommerweizen?

Die weiteren Fragen sind durch die CO₂-Problematik gelenkt und spezieller Natur. In Klammern sind die Kapitel zu finden, die sich der entsprechenden Fragestellung zuwenden. Die ersten Fragen in diesem Bereich betreffen das Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration:

- Welche Förderung der Oberirdischen Trockenmasse tritt unter erhöhtem CO₂ zur Erntereife auf? Bleibt die Förderung des Kornertrages zur Erntereife — eine Kohlenstoffsenken-Reaktion — hinter der Wachstumsförderung zurück? (Kapitel III.2.1)
- Wird das Weizen-Wachstum nur temporär durch erhöhtes CO₂ gefördert? Werden gleich große Pflanzen stets durch CO₂ im Wachstum gefördert? (Kapitel III.2.2)
- Verschiebt sich unter erhöhtem CO₂ in Verbindung mit induziertem N-Mangel die Sproß:Wurzel-Allokation in Richtung Wurzel? (Kapitel III.2.3)

Der zweite Fragenkomplex betrifft die Reaktion der Kohlenstoffsinken auf CO₂-Exposition (Kapitel III.2.4):

- Welche Ertragskomponenten tragen zur erwarteten CO₂-Ertragssteigerung bei? Wie verhält sich die Senkenzahl? Wieviele der Halme bilden Ähren aus? Welchen Anteil tragen Haupt- und Nebenhalm zum CO₂-Ertragszuwachs bei? (Kapitel III.2.4.1)
- Wie verändert sich das Ähren- und Halmwachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration? Welche Senkenstärke und -aktivität weisen die beiden Organsysteme auf? Welchen Einfluß hat eine CO₂-Erhöhung auf die Bestockung? (Kapitel III.2.4.2 und 3)
- Wie reagieren die temporären Kohlenhydratreserven im Halm auf CO₂; welchen Beitrag liefern sie zur Kornfüllung? (Kapitel III.2.4.4)

Der dritte Komplex dreht sich um Reaktionen der Kohlenstoffquellen auf CO₂-Exposition (Kapitel III.2.5):

- Wie entwickeln sich Blattfläche und Blatt-Trockenmasse unter erhöhtem CO₂? (Kapitel III.2.5.1)
- Wie reagieren die Blattflächen-beinhaltenen Kerngrößen der Wachstumsanalyse (LAR, LWR, SLA, NAR als Maß für Gesamtpflanzenphotosynthese) auf die CO₂-Begasung? (Kapitel III.2.5.2)
- Welche quantitative Veränderung erfährt die Fahnenblatt- und Ähren-Photosynthese unter erhöhtem CO₂? Wie reagieren die Stomata? (Kapitel III.2.5.3)
- Zeigen sich CO₂-bedingte Modifikationen der A/c_i-Kurven? Wenn ja, welcher Typ der Akklimation liegt vor? (Kapitel III.2.5.4)
- Läßt sich durch ein kombiniertes Photosynthese-Stomata-Modell, getrieben von Blatt-N-Gehalt und Umweltvariablen zum Meßzeitpunkt, die Fahnenblattphotosynthese vorhersagen? Liefert die Modellanwendung Anhaltspunkte für das Auftreten einer Senken-Limitation oder einer Akklimation der Photosynthese? (Kapitel III.2.5.5)
- Welche Rückschlüsse kann man aus den Blatt-Kohlenhydratgehalten auf die Quellen:Senken-Charakteristik von Weizen unter erhöhtem CO₂ ziehen? (Kapitel III.2.5.6)

II Material und Methoden

II.1 Pflanzenkultur

Die beiden Sommerweizensorten Nandu und Minaret (*Triticum aestivum* L. cv. Nandu, cv. Minaret) wurden in zwei Expositionsjahren angebaut.

Nandu ist diejenige Sommerweizensorte, die laut aktueller Sortenliste in Deutschland am häufigsten angebaut wird. An dieser Sorte nahm unsere Arbeitsgruppe 1994 ausschließlich Wachstums- und Ertragsuntersuchungen vor. Die Sommerweizensorte Minaret wurde sowohl 1994 als auch 1995 für physiologisch/biochemische Analysen und Wachstums-/Ertrags-Untersuchungen verwendet. 1995 wurde Minaret zusätzlich einer zeitlich differenzierten Wachstumsanalyse unterzogen. Aus diesem Grunde ließen sich bei der Sorte Minaret im Jahr 1995 Ergebnisse beider Untersuchungsebenen gut verknüpfen.

Die Pflanzen wurden in der Gießener Expositionsanlage aus Open-Top-Kammern exponiert. Eine Beschreibung der Anlage findet sich bei Fangmeier et al. (1992). Die Konstruktion der Kammern ist angelehnt an die von Heagle et al. (1973) erstmalig beschriebene.

Ausgesät wurden die Pflanzen 1994 am 28. 4. und 1995 am 27. 4.. Die Aussaat erfolgte direkt in den Open-Top-Kammern in Rohrtöpfe (Länge 42 cm, Durchmesser 10,3 cm, Volumen 3,3 l), die weiß gestrichen waren, um eine Überhitzung zu vermeiden. Es handelte sich also um ein Topfkultur-Experiment. Als Substrat diente ein lehmiger Sandboden, der von einer Ackerfläche aus der Nähe Gießens stammte und vor der Befüllung der Töpfe mit Sand im Verhältnis 1:1 gemischt wurde. Durch die Sandbeimischung wurde eine Verdichtung des Substrats in den Töpfen vermieden. Die Begasung begann vor dem Auflaufen der Saat, das etwa 7 Tage nach dem Aussaat-Termin erfolgte. 18 Tage nach Aussaat wurden die Pflanzen von 5 auf 2 Pflanzen pro Topf vereinzelt.

Einen Zeitplan der Düngerapplikation zeigt Tabelle 2.1. Es wurden zwei Düngerbehandlungen gegeben: Die eine Hälfte der Töpfe in einer Kammer war gut mit Dünger versorgt („+Düngung“: +Dgg.), die andere war „mangelversorgt“ („-Düngung“: -Dgg.). 1994 erfolgte Ozonbegasung nur mit guter Düngemittelversorgung, während sich 1995 auch in den „Ozon“-Kammern beide Düngevarianten befanden. Wie Tabelle 2.1 zu entnehmen ist, wurde Weizen an vier Terminen zu den Stadien „Keimung“, „Bestockung“, „Schossen“ und „Ährenschieben“ gedüngt. Die Wahl der Termine orientierte sich an gängiger landwirtschaftlicher Praxis (Reiner et al. 1992). Einem Verlust durchgesickerten Düngers beugten Untersetzer vor: Das Sickerwasser wurde nach den Düngeterminen wieder der Substratoberfläche zugeführt.

Die Grundversorgung (Applikation 1) wurde stets in Form eines NPK-Flüssigdüngers gegeben. An den übrigen Terminen erhielt die „-Düngung“ nur NPK-Flüssigdünger, während zusätzliche Stickstoffgaben für die gute Mineralstoffversorgung in Form von NH_4NO_3 verabreicht wurden. Die Gesamtmenge an Stickstoff in der „+Düngung“ war so gewählt, daß heute übliche Düngergaben um ca. 50% überschritten wurden (Reiner et al. 1992), und orientierte sich damit an der erwarteten Wachstumssteigerung unter erhöhtem CO_2 .

Eine Tropfen-Bewässerungsanlage der Firma DGT versorgte das Getreide im Zweitagesabstand mit Wasser. Trockenstreß wurde nach Möglichkeit vermieden; die Pflanzen waren insgesamt gut gewässert. Die Töpfe waren zur Bestandes-Simulation in den Kammern dichtgestellt. Die Bestandesdichte wurde nach jeder Ernte wiederhergestellt, indem die Töpfe neu gruppiert wurden. Eine Pestizidapplikation wurde 1994 am 56. Tag nach Aussaat (Pirimor) und 1995 am 75./82. Tag nach Aussaat (Neudosan) erforderlich. Sie erfolgte nach dem „ceteris paribus“-Prinzip in allen Kammern.

Tab. 2.1: Zeitplan der Düngerapplikation in den Expositionsjahren 1994/1995. Wachstumsstadien nach dem Phänologieschlüssel von Tottman & Broad (1987).

Nr. der Applikation	Datum und Wachstumsstadium	Expositionsjahr	
		1994	1995
1	Datum	28. 04.	02. 05.
	Tag nach Aussaat	00	05
	Stadium	00	07
	N-Gabe (kg ha^{-1}):	20/20	20/20
	„-Dgg./+Dgg.“		
2	Datum	30. 05.	02. 06.
	Tag nach Aussaat	32	36
	Stadium	24	24
	N-Gabe (kg ha^{-1}):	65/125	65/140
	„-Dgg./+Dgg.“		
3	Datum	13. 06.	12. 06.
	Tag nach Aussaat	46	46
	Stadium	34	37
	N-Gabe (kg ha^{-1}):	26/50	26/60
	„-Dgg./+Dgg.“		
4	Datum	23. 06.	30. 06.
	Tag nach Aussaat	56	64
	Stadium	57	65
	N-Gabe (kg ha^{-1}):	39/75	39/80
	„-Dgg./+Dgg.“		
	Ges. N-Gabe (kg ha^{-1})	150/270	150/300
	„-Dgg./+Dgg.“		

II.2 Behandlungsvarianten, Expositionsbedingungen und Witterung

Die Behandlungsvarianten:

In beiden Expositionsjahren wurden nur nichtgefilterte Kammern (NF) für die Experimente verwendet: In der Kontrollvariante A-NF war die Kohlendioxid- und Ozonkonzentration demzufolge nahe der Außenluftkonzentration (siehe Tabelle 2.2). CO₂-Begasung steigerte in den Behandlungen A160-NF und A320-NF die Konzentration um 160 oder um 320 µmol mol⁻¹. Die proportionale Ozonaddition (Fangmeier et al. 1992) folgte dem Tagesverlauf der Außenluftkonzentration und erhöhte die Werte auf das Anderthalb- bis Zweifache (Varianten NF1,5 der Tabelle 2.2). Ozonaddition war nur mit Außenluft-CO₂ (A-NF1,5) und höchster CO₂-Konzentration (A320-NF1,5) kombiniert. Jede Behandlung wurde in zwei Kammern wiederholt. 1995 mußte jedoch eine Kammer der Begasungsvariante A-NF1,5 wegen eines Ozon-unfalls aus der Untersuchung ausgeschlossen werden. Die Praxis, nichtgefilterte Luft zu verwenden, unterschied sich von der Praxis der Vergangenheit, bei der die Wirkung Ozon-angereicherter Luft mit derjenigen Aktivkohle-gefilterter Luft verglichen wurde (Fangmeier et al. 1993).

Die Expositionsbedingungen:

Tabelle 2.2 enthält die innerhalb der beiden Expositionsperioden in den einzelnen Behandlungen erreichten 24-Stundenmittel der Spurengaskonzentrationen. Dargestellt sind auch die Hintergrundkonzentrationen anderer phytotoxischer Spurengase (NO, NO₂, SO₂) am Standort Gießen. Niedrige SO₂-Konzentrationen, wie sie typisch für den Sommer in Deutschland sind, wurden in der Expositionszeit gemessen. Vom Umweltbundesamt veröffentlichte Jahresmittelwerte der NO₂-Konzentrationen lagen im alten Bundesgebiet flächendeckend zwischen 10,5 und 20,9 nmol mol⁻¹ (UBA 1992). Die hier gemessenen Mittelwerte für den Expositionszeitraum befanden sich am unteren Rand dieses Konzentrationsbereiches. Auf Kohlendioxid und Ozon wird weiter unten eingegangen.

Tab. 2.2: Spurengas-Konzentrationen in der Außenluft und in den Open-top-Kammern (24-Stundenmittel von Expositionsbeginn bis zur Erntereife) für die Expositionsjahre 1994/1995. Die Mittelwerte der zwei Kammerwiederholungen sind durch ‘/’ getrennt. Abkürzungen der Behandlungen: A: CO₂-Konz. in der Außenluft, A160: CO₂-Konz. in der Außenluft plus 160 μmol mol⁻¹, A320: CO₂-Konz. in der Außenluft plus 320 μmol mol⁻¹, NF: O₃-Konzentration in der Außenluft, NF1,5: 1,5-fache Außenluft-O₃-Konzentration

Jahr	Spurengas CO ₂ : μmol/mol Rest: nmol/mol	Außen- luft	Behandlung				
			A-NF	A160-NF	A320-NF	A-NF1,5	A320-NF1,5
1994	CO ₂	362	363/359	515/534	628/649	362/367	625/653
	O ₃	30,1	29,2/30,0	30,1/29,9	29,6/30,0	38,8/39,1	39,5/42,5
	NO	2,1				2,0	
	NO ₂	12,1				11,5	
	SO ₂	< 1,0	< 1,0	< 1,0	< 1,0	< 1,0	< 1,0
1995	CO ₂	396	395/407	547/537	697/584	395/397	604/588
	O ₃	26,6	24,5/23,7	23,4/23,0	22,7/25,0	45,5/44,4	47,1/44,5
	NO	3,3		3,1			2,5
	NO ₂	10,5		10,0			10,5
	SO ₂	< 1,0	< 1,0	< 1,0	< 1,0	< 1,0	< 1,0

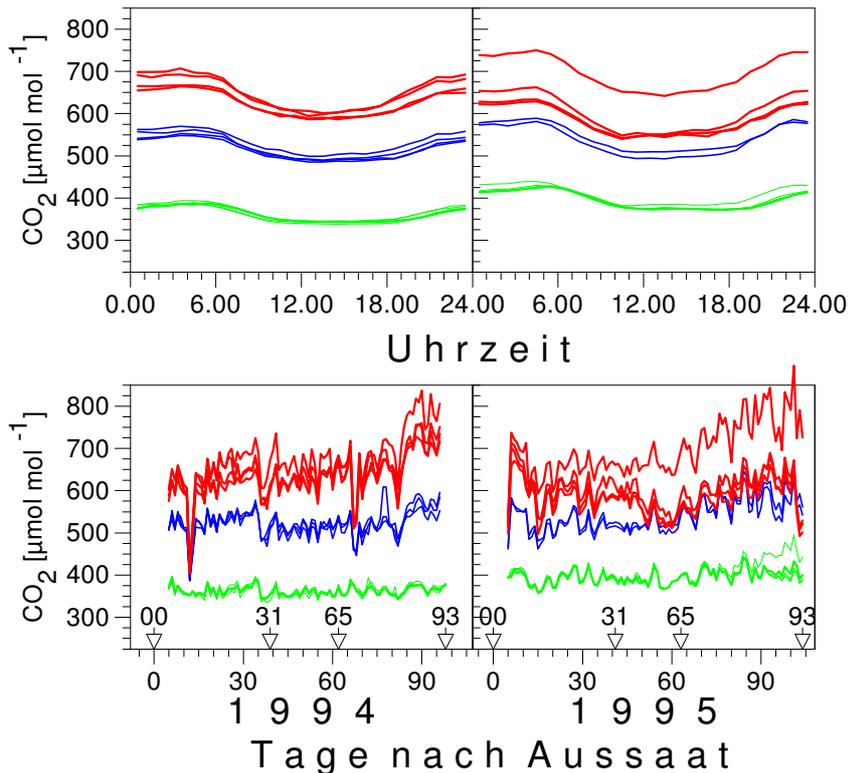


Abb. 2.1: oben: Tagesverlauf der CO₂-Stundenmittel 1994/1995.
unten: Verlauf der 24-Stundenmittel der CO₂-Konzentration 1994/1995.
 Mit Pfeilen gekennzeichnet sind die Stadien nach dem Phänologieschlüssel von Tottman & Broad (1987): Aussaat 00, Beginn Schossen 31, Vollblüte 65, Erntereife 93.

Abbildung 2.1 zeigt in den oberen Grafiken den Tagesverlauf der CO₂-Konzentration mit niedrigen Tages- und hohen Nacht-Konzentrationen. Für die höchste Konzentration traten

1995 Unterschiede zwischen den Kammerwiederholungen auf (vgl. Tabelle 2.2). Von dem Ährenschieben an wichen die Konzentrationen voneinander ab, wie die untere Graphik der Abbildung 2.1 darlegt.

Wie für einen stadtnahen Standort zu erwarten (UBA 1992, Cape et al. 1994), war die Ozonbelastung am Nachmittag hoch, und die Stundenmittel der Ozonkonzentration schwankten im Tagesverlauf stark (vgl. Abbildung 2.2 oben). Nach einem Anstieg am Vormittag traten maximale Stundenmittel zwischen 14⁰⁰ und 18⁰⁰ Uhr auf; am späteren Abend sank die Konzentration deutlich ab. Die Maxima der Stundenmittel für die Expositionsperiode betragen in den NF-Kammern 40 nmol mol⁻¹ und 80 nmol mol⁻¹ in den NF1,5-Behandlungen. Höchste gemessene Stundenmittel waren etwa 2,5-fach höher. Bis zum Stadium „Schossen“ waren die Ozonwerte niedrig (Ausnahme: Tag 10 im Jahr 1995; siehe Abbildung 2.2 unten). In beiden Untersuchungsjahren stiegen die Ozon-Tagesmittel kurz vor Erreichen der Vollblüte an und verblieben bis zur Erntereife auf einem hohen Niveau. Diese Phase war durch eine sonnige, heiße und trockene Witterung gekennzeichnet (siehe unten).

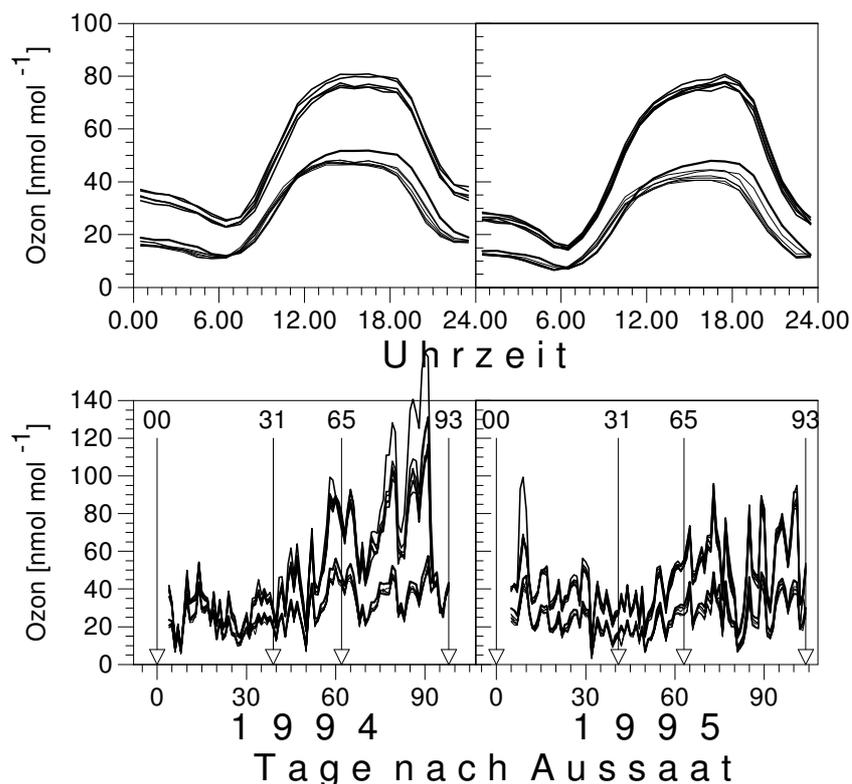


Abb. 2.2: oben: Tagesverlauf der O₃-Stundenmittel 1994/1995.

unten: Verlauf der 24-Stundenmittel der O₃-Konzentration 1994/1995.

Mit Pfeilen gekennzeichnet sind die Stadien nach dem Phänologieschlüssel von Tottman & Broad (1987): Aussaat 00, Beginn Schossen 31, Vollblüte 65, Erntereife 93.

In der Europäischen Union basieren die Ozon-Grenzwerte zum Schutz der Vegetation zur Zeit auf dem AOT40-Konzept (= accumulated exposure over a threshold of 40 ppb, Fuhrer et al. 1997). Für die Expositionsperioden 1994 und 1995 waren die kalkulierten AOT40-Werte vergleichbar. In Abbildung 2.3 sind für die Expositionsperiode 1995 AOT40-Entwicklung und die darauf beruhende Schätzung ozonbedingter Ertragsausfälle dargestellt. In Open-Top-Kammerstudien existierte gemeinhin bis 35 ppm h eine lineare Beziehung zwischen AOT40-Wert und ozonbedingtem Weizenenertragsausfall (Fuhrer et al. 1997, siehe Definitionsbereich Abbildung 2.3). Insofern waren massive Ertragsausfälle (40%) schon in der NF-Variante zu erwarten. Nimmt man an, daß die Linearität auch bei höheren AOT40 bestehen bleibt, hätte Ozon in NF1,5 mit einem AOT40-Wert von ca. 60 ppm h die Ertragsbildung gänzlich unterdrücken müssen.

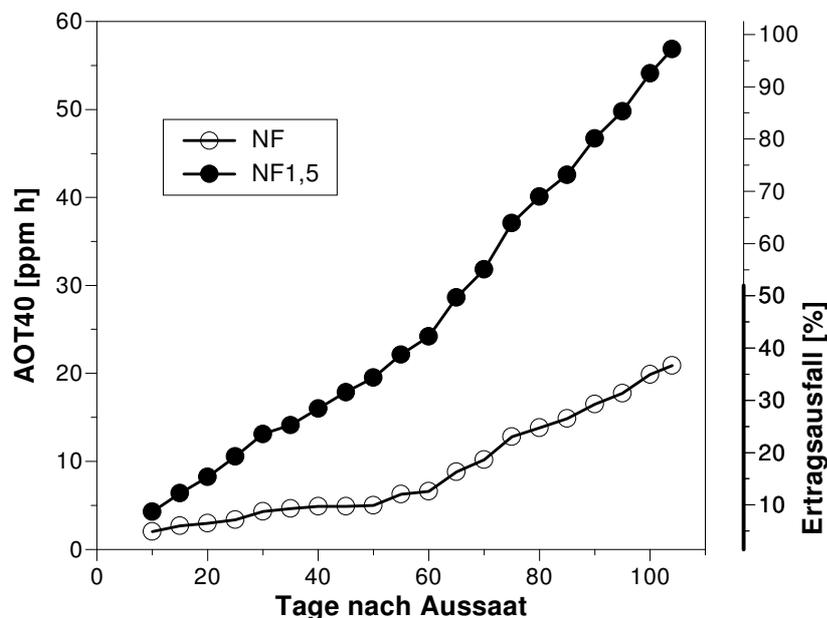


Abb. 2.3: Entwicklung der AOT40-Werte während der Expositionsperiode 1995 und aus AOT40-Werten geschätzter Ertragsausfall (Fett: Definitionsbereich, Erläuterung siehe Text).

Die Witterungsbedingungen:

Mikroklimatische Faktoren beeinflussen das Pflanzenwachstum. Obwohl Open-Top-Kammern zu den freilandnahen Expositionssystemen zählen, weichen (mikro-)klimatische Faktoren innerhalb der Kammern von denen des Freilands in einem für das Pflanzenwachstum relevanten Ausmaß ab (Fuhrer 1994). Um welche Abweichungen handelt es sich dabei?

Die Einstrahlung differiert gegenüber den Außenverhältnissen. Für die Absorptionseigenschaften der Polyethylenfolie gilt: Geringe Absorption im sichtbaren Wellenlängenbereich; fast komplette Absorption unterhalb 385 nm (Fangmeier et al. 1992). Es existiert ein Einfluß der Kammerventilationsrate auf die Ausbildung von Grenzschichten, die rückwirken kann auf den Gaswechsel. Wachstum und Entwicklung von Weizen sind abhängig von der Temperatursumme (Reiner et al. 1992). Nach Fangmeier et al. (1992) war die Durchschnittstemperatur aber während einer sonnenreichen Periode im Sommer um 2,3°C höher und die relative Feuchte um 5% niedriger als Außen. Die maximale Temperaturdifferenz betrug 4,8°C; die maximale Differenz der relativen Feuchte 10%. Da diese Differenzen am Tage bei witterungsbedingt ohnehin schon hoher Temperatur und niedriger relativer Feuchte auftreten und für kammerinterne Extrembedingungen sorgen, muß zu dieser Zeit ein Einfluß auf den Gaswechsel existieren (zum Temperatureinfluß auf die Photosynthese siehe Larcher 1994b).

Die Expositionsperiode beider Jahre indes kann aufgrund der Wetterverhältnisse (vgl. Abbildung 2.4) in zwei distinkte Phasen eingeteilt werden: Phase 1 dauerte von der Aussaat bis kurz vor der Blüte und war durch wechselhafte Bedingungen, niedrige Temperaturen und eine hohe relative Feuchte gekennzeichnet. In der Phase 2, die den Zeitraum von Blüte bis Erntereife umfasst, war es sonnig, heiß und trocken. Maximale Tages-Temperaturen lagen in dieser Zeit häufig oberhalb von 35°C, die relative Feuchte konnte dann in den Kammern unter 30% absinken.

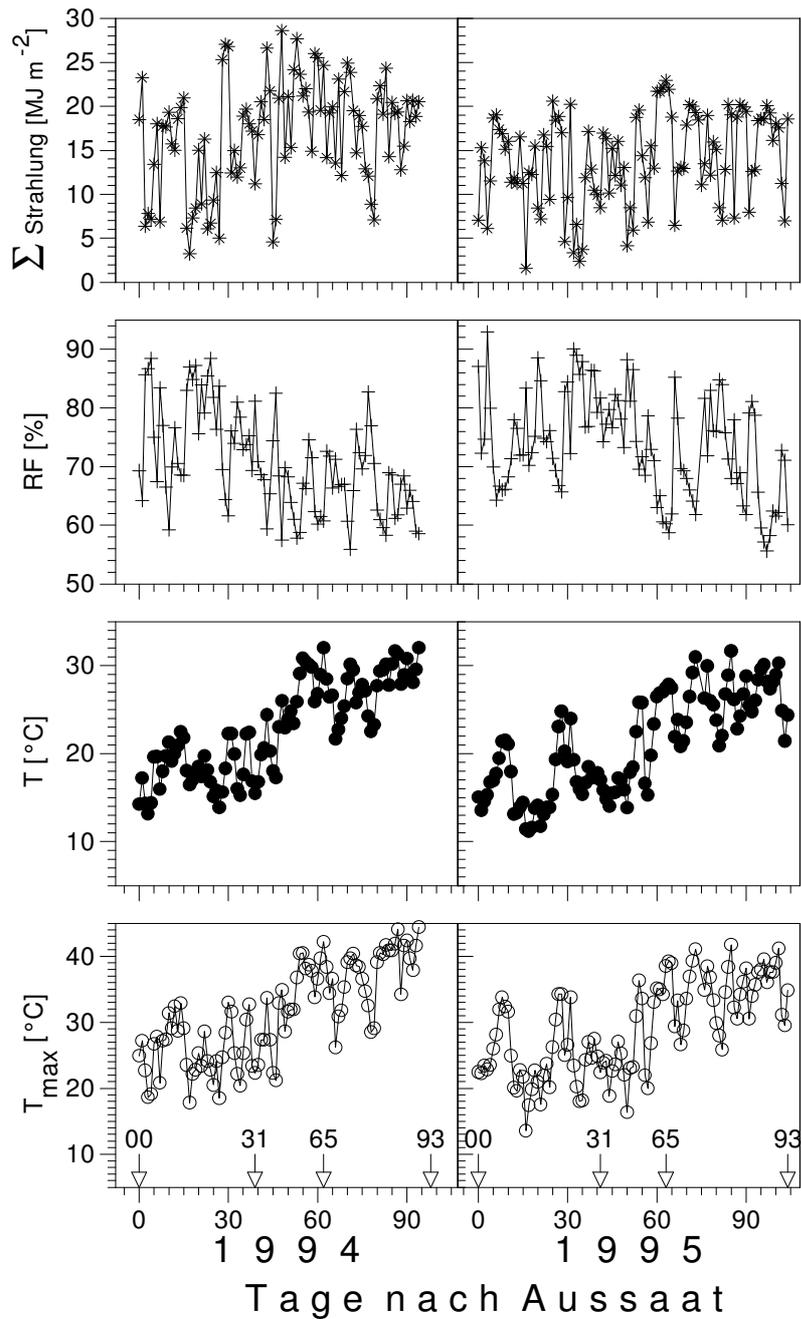


Abb. 2.4: Verlauf der Strahlungssummen (Σ Strahlung), der Tagesmittel der relativen Feuchte (RF), der Tagesmittel der Temperatur (T), der maximalen Tagestemperatur (T_{\max}) 1994/1995. Mit Pfeilen gekennzeichnet sind die Stadien nach dem Phänologieschlüssel von Tottman & Broad (1987): Aussaat 00, Beginn Schossen 31, Vollblüte 65, Erntereife 93.

II.3 Wirkungserhebungen

II.3.1 Wachstums- und Ertragsmessungen

1994 wurden beide Weizensorten viermal für eine Biomassebestimmung geerntet. Die vier Ernten erfolgten zu den Stadien Schossen, Anthese, Milchreife, Erntereife. Geerntet wurden jeweils 4 Töpfe (4 Parallelen) der einzelnen Behandlungsvarianten in einer Kammer. Zusätzlich wurde bei der Sorte Minaret, beginnend mit dem 48. Tag nach Aussaat (Stadium: Beginn Schossen) und endend mit der Erntereife am 92. Tag, in wöchentlichem Abstand eine Biomasse-Ernte von 4 Töpfen pro Variante durchgeführt. Bei diesen Ernten wurden die Haupthalme in die Internodienfraktionen 1-3 zerlegt, getrocknet (24 Stunden bei 105°C), gemahlen und für spätere Kohlenhydratanalysen zurückgelegt (zwei unterste Internodien: Fraktion 1, folgendes: Fraktion 2, Ährenstiel: Fraktion 3).

Bei der einzigen 1995 angebauten Sommerweizensorte Minaret wurde eine andere Vorgehensweise gewählt als im Jahr 1994. Die „klassische“ Praxis, eine große Zahl von Pflanzen an wenigen Terminen zu ernten und über Varianzanalyse auf Behandlungsunterschiede zu testen, wurde ergänzt um den sogenannten funktionalen Ansatz nach Hunt (1990). In der funktionalen Wachstumsanalyse werden Ernten in kürzeren Abständen und mit geringerer Wiederholungszahl vorgenommen. Entsprechend wurden 1995 an Sommerweizen 3 „klassische“ Ernten mit jeweils 5 geernteten Töpfen pro Kammer und Variante in den Stadien Schossen, Blüte und Erntereife und 8 „funktionale“ Ernten mit 1 geerntetem Topf im wöchentlichen Intervall durchgeführt. Die nicht mit Ozon begasten Pflanzen wurden dreimal zusätzlich geerntet (3 Töpfe).

Die Termine für die Biomasse-Ernten (Ausnahme: 8 Zwischenernten für Halm-Kohlenhydratanalysen an Sorte Minaret im Jahr 1994) können Tabelle 2.3 entnommen werden.

Zu den einzelnen Ernteterminen wurde die Zahl der Pflanzenorgane (Blätter, Halme, Ähren) und nach 24-stündiger Trocknung bei 105°C die Trockenmasse der Fraktionen bestimmt. Grüne Blattflächen und Fahnenblattflächen, soweit vorhanden, wurden mit dem Blattflächenmeßgerät LI-COR 3300 (LI-COR, Lincoln, NE, USA) gemessen. Gewichte photosynthetisch aktiver und seneszenten Blätter wurden getrennt erfaßt; Blätter dann als seneszent gewertet, wenn 50% ihrer Fläche gelb war. Der Harvest-Index (Verhältnis Kornertrag zu Oberirdischer Trockenmasse) sowie die Ertragsparameter Tausendkorngewicht, Kornzahl pro Ähre und Ährenzahl liegen für die Endernten vor.

Von jeder Variante wurde ein Topf bei den wöchentlichen „funktionalen“ Ernten des Jahres 1995 für eine spätere Wurzelraumanalyse zurückgestellt und bis dahin im Kühlraum aufbewahrt. Die Ergebnisse der Wurzel-Trockenmassenbestimmung flossen in die Sproß:Wurzel-Allometrie ein.

Die Bestimmung der Stickstoffgehalte getrockneter Proben wurde in Auftrag gegeben. Die Messungen wurden mit einem Element-Analysator CHN Rapid (Heraeus, Hanau, Germany) im Institut für Bodenkunde der JLU Gießen vorgenommen.

Tab. 2.3: Zeitplan der Biomasse-Ernten in den Expositionsjahren 1994/1995. Stadien nach dem Phänologieschlüssel von Tottman & Broad (1987). Wdh. = Zahl der Wiederholungen pro Kammer und Variante.

Ernte	Sommerweizensorte und Expositionsjahr		Stadium	Wdh.
	Nandu/ Minaret 1994	Minaret 1995		
1. (klassisch)	08. 06.	07. 06.	31-33	4/5
2. (klassisch)	30. 06.	29. 06.	65	4/5
3. (klassisch)	11. 07.		75	4
4. (klassisch)	01. 08.	09. 08.	93	4/5
		30. 05.	22-27	1
		14. 06.	39	1
		21. 06.	52	1
funktionale Ernten:		05. 07.	69	1
		13. 07.	77	1
		20. 07.	83	1
		27. 07.	92	1
		02. 08.	92	1

II.3.2 Gaswechselformung

Messungen des Momentan-Gaswechsels auf der Ebene des Blattes oder der Ähre wurden 1994 an beiden angebauten Weizensorten vorgenommen und erfolgten direkt in den Kammern, also unter Wuchsbedingungen.

Da es keinen diskreten Photosynthesensensor gibt, wird Gaswechsel mit Meßsystemen gemessen (Field et al. 1989). In solchen Systemen erfolgt die Messung von Photosynthese (A), Transpiration (E), Stomatärer Leitfähigkeit (g_s) und Interzellulärer CO_2 -Konzentration (c_i) simultan. Die von dem Meßsystem ausgegebene Photosyntheserate stellt hierbei einen kalkulierten Parameter dar (Field et al. 1989). Dasselbe gilt für die Transpiration, etc..

Gemessen wurde hier mit dem portablen LI-6200 (LI-COR, Lincoln, NE, USA). Bei dem LI-6200 handelt es sich um ein geschlossenes, absolut messendes Gaswechselmeßsystem. Eine Funktionsbeschreibung des Systems findet sich bei Field et al. (1989) und von Willert et al. (1995). Detaillierte Angaben, auch zu den System-Gleichungen, liefert die Geräteanleitung

„LI-6200 Technical Reference“ (LI-COR 1990). Auf die Darstellung der Gleichungen wird hier verzichtet. Allgemeine Gaswechselberechnungen präsentieren Ball (1987), Field et al. (1989) und von Willert et al. (1995), darunter auch solche für geschlossene Systeme. Abbildung 2.5 zeigt ein Funktionsschema des Gerätes.

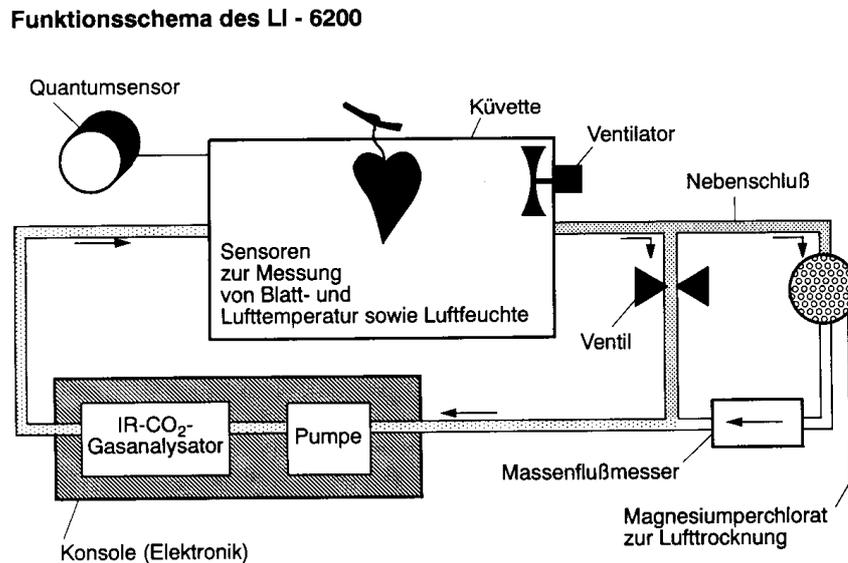


Abb. 2.5: Funktionsschema des geschlossenen Gaswechselmeßsystems LI-6200. Erläuterungen siehe Text. (nach von Willert et al. 1995)

Das LI-6200 besteht grundsätzlich aus drei Komponenten, dem IR-CO₂-Gasanalysator, der Kuvette und der Nebenschluß-Trocknungseinheit. Angeschlossen ist als Bestandteil der Konsole ein Daten-Logger.

Der Infrarot-CO₂-Gasanalysator (LI-6250) gehört dem differentiellen nicht-dispersiven Typ an und mißt die absolute CO₂-Konzentration über deren Absorption im Infrarot-Wellenlängenbereich. Für die Messung von Absolutkonzentrationen muß die Referenzseite des Gasanalysators über Natronkalk CO₂-frei gehalten werden. Der LI-6250 ist aus Gründen der Vibrationsunempfindlichkeit mit einem Blei-Selen-Detektor und nicht mit einem „normalen“ Luft-Detektor (Sestak et al. 1971, Field et al. 1989) ausgestattet. Ein dem Detektor vorgeschalteter optischer Filter schließt eine Wasserdampf-Querempfindlichkeit aus, er ist nur durchlässig im Bereich des 4,26 µm CO₂-Absorptionsbandes.

Die Kuvette, in die ein Blattsegment zur Messung eingespannt wird, besteht aus transparentem Lexan mit einer inneren Lage aus Teflon, um Wasserdampfabsorption zu reduzieren. Für einen dichten Abschluß zum Blatt (Dichtigkeit stellt bei geschlossenen Systemen ein bedeutsames Problem dar.) sorgte ein geschlossener Schaum aus Polyethylen (Volara). Die

Kammergröße muß bei geschlossenen Systemen auf die Photosynthese des eingespannten Objektes abgestimmt sein. Hier wurde eine Viertel-Liter-Kammer eingesetzt. Die Küvette ist ausgestattet mit Sensoren für Photonenflußdichte (Quantumsensor), Blatt-, Lufttemperatur und Luftfeuchte. Die Spannungssignale der Sensoren, ebenso wie die von Gasanalysator und Massenflußmesser, werden von einem Daten-Logger aufgezeichnet und verrechnet. Ein Ventilator durchmischt die Küvettenluft und erhöht so die Grenzschichtleitfähigkeit des Blattes. Aus der Verdunstung eines feuchten Whatman-Filterpapiers ähnlicher Dimensionierung, wie sie Weizenblätter haben, wurde die Leitfähigkeit der Blattgrenzschicht bei angeschaltetem Ventilator geschätzt. Eine Pumpe, die im geschlossenen Kreislauf von Küvette und Gasanalysator lokalisiert ist, sorgt für einen kontinuierlichen Luftdurchstrom. Alle Schlauchverbindungen bestehen aus BEV-A-LINE, das auch Field et al. (1989) wegen seiner geringen Wasserdampfabsorptionseigenschaften und seines geringen Preises empfehlen.

Die Trocknungseinheit, gefüllt mit Magnesiumperchlorat, befindet sich im Nebenschluß. Vor der eigentlichen Messung wurde in einer Testmessung der für die Trocknung notwendige Luftdurchsatz ermittelt; dabei wurde das Ventil der Einheit manuell reguliert, bis die Feuchte konstant blieb. So wurde dem System eine der Transpiration entsprechende Wasserdampfmenge durch Trocknung entzogen, und die relative Feuchte während der Messung annähernd konstant gehalten. Für die Kalkulation der Transpiration ist in der Trocknungseinheit ein Massenflußmesser lokalisiert.

Das Funktionsprinzip des LI-6200 ist wie folgt: Der Analysator mißt die vom eingespannten Blattsegment hervorgerufene Reduktion der Absolut-CO₂-Konzentration im geschlossenen Kreislauf. Für die Berechnung der Photosyntheserate wird die Zeit, die das Blatt für eine Reduktion der Absolut-CO₂-Konzentration im System um 4 µmol mol⁻¹ benötigt, multipliziert mit dem totalen Systemvolumen (Küvette, Schlauchverbindungen, Gasanalysator) und bezogen auf die eingespannte Blattfläche. Aus einer Sequenz von 4 Photosynthesemessungen (Reduktion der CO₂-Konzentration um 4 x 4 µmol mol⁻¹) mußte der erste Wert meist verworfen werden, weil sich noch kein Gleichgewicht eingestellt hatte. Die Gaswechselformung verläuft mit dem System so schnell (1-2 Minuten), daß sich die mikroklimatischen Bedingungen für das Blatt nur unwesentlich ändern. Deshalb wurde bei der Konstruktion des LI-6200 auf jegliche Kontrolle der Umweltparameter in der Küvette verzichtet. Der primäre Einsatzzweck des LI-6200 ist demzufolge die Messung des Momentan-Gaswechsels im Feld.

An allen Meßtagen wurde vor Meßbeginn folgende Prozedur — Dauer etwa 1,5 Stunden — durchgeführt: Zunächst mußte sich das laufende Porometer innerhalb von ca. 30 Minuten

an die Kammerbedingungen adaptieren. Anschließend wurde eine Kalibration des Analysators durchgeführt. Die nichtlineare Beziehung von CO₂-Konzentration und Spannungssignal ist durch ein Polynom vorgegeben. Durch eine in den Systemkreislauf geschaltete Natronkalk-Einheit wurde die CO₂-Konzentration auf der Probenseite abgesenkt und dann eine Nulleinstellung vorgenommen. Für die Kalibration der „Steigung“ stand ein Eichgas mit 500 μmol mol⁻¹ CO₂ zur Verfügung. Im Anschluß daran wurde das System auf Lecks getestet. Die CO₂-Konzentration im Kreislauf wurde dazu erniedrigt, und aus der Rate, mit der die Konzentration wieder anstieg, wurde auf die Leckrate geschlossen. Eine Leck-Korrektur wurde in die Systemgleichungen eingeführt. Die jeweils bei dem Leck-Test gemessene Leckrate wurde für die Korrektur eingegeben. Ein weiterer Test, der K-Test, quantifizierte die Effekte der Wasserdampfabsorption und diente dem allgemeinen System-Check. Probleme wie feuchte Trocknungseinheit, Kondensation oder Schmutz im System, noch nicht erfolgte Akklimation an die Außenbedingungen zeigen sich im K-Test.

Die Messungen erfolgten im Zeitraum 3. 6. - 10. 7. 1994 zwischen 11⁰⁰ und 19⁰⁰ Uhr unabhängig von den Witterungsbedingungen, d.h. sowohl bewölkte als auch Strahlungstage wurden einbezogen. Anfangs wurden jüngste, gerade vollständig entfaltete Blätter vermessen; später wurde das Fahnenblatt für die Messungen herangezogen. Die Ährenphotosynthese der Weizensorte Minaret wurde in der Periode 24. 6. - 10. 7. 1994 bestimmt. In diese Messungen waren die Behandlungen A-NF, A320-NF, A-NF1,5, A320-NF1,5 einbezogen.

Wegen der Problematik, die mit dem Vergleich von Gaswechselfparametern aus Feldmessungen verbunden ist, erfolgte die Analyse der Gaswechseldaten mit speziellen graphischen Methoden, die in den Kapiteln II.3.4 sowie III.2.5.3 beschrieben sind.

II.3.3 Kohlenhydrat-Analyse

Kohlenhydrat-Analysen wurden an der Sommerweizensorte Minaret vorgenommen. 1994 erfolgten die Messungen an Proben der Haupthalme, 1995 erfolgten sie an Proben jüngster Blätter.

Die Ernteprozedur:

1994 wurden beginnend mit dem Stadium 30 (Schossen) und endend mit der Erntereife in wöchentlichen Abständen 4 Töpfe pro Variante (A-NF, A320-NF, nur „+Düngung“) aus einer der Kammerwiederholungen geerntet. Die Haupthalme wurden in die Internodi-

en-Fractionen 1-3 zerlegt, getrocknet (24 Stunden bei 105°C), gemahlen und für die spätere Analyse zurückgelegt. Fraktion 1 bestand aus den zwei untersten Internodien, Fraktion 2 aus dem nach oben folgenden Internodium und Fraktion 3 aus dem Ährenstiel.

1995 wurden Kohlenhydrate in jüngsten entfalteten Blättern sowie in Fahnenblättern der Weizensorte Minaret bestimmt. Pflanzen der Behandlungen A-NF, A-NF1,5 und A320-NF, A320-NF1,5 (allesamt „+Düngung“) aus den ersten 6 wöchentlichen Ernten wurden für die Analysen genommen. Die Anzahl der Parallelen pro Variante und Kammer betrug dabei 1. Die letzte in die Analyse einbezogene Ernte erfolgte am 69. Tag nach Aussaat. Die Ernte der Blätter fand jeweils um 14⁰⁰ Uhr statt. Da die Proben für weitere biochemische Analysen zur Verfügung stehen sollten, wurden sie sofort in flüssigen Stickstoff eingebracht und bei -80°C aufbewahrt.

Die Probenaufarbeitung:

Bei den Proben des Untersuchungsjahres 1994 wurden 10 mg trockenes Probenmaterial eingewogen. Bei dem gefrorenen Frischmaterial aus dem Jahr 1995 waren es 80 mg. Jede Probe wurde folgendem Extraktionsverfahren unterzogen — ein Verfahren, das sich an der klassischen, in dem Buch „Methods in Plant Biochemistry“ (Sturgeon 1990, Avigad 1990, Pontis 1990) vorgestellten Methode orientierte: Zunächst erfolgte eine Inkubation der Probe in 3 x 3,33 ml 80%igem Ethanol und 2 x 5 ml Wasser. Die Inkubationszeit betrug jeweils 30 Minuten. Jedesmal wurde 15 Minuten bei 80°C im Ultraschallbad und 15 Minuten bei 100°C im Wasserbad inkubiert. Um saure Fructanhydrolyse zu vermeiden, wurde das Extraktionswasser mit Triethanolamin auf pH 7,5 gebracht. Nach jedem Extraktionsschritt wurden die ethanol-/wasserlöslichen Verbindungen von den unlöslichen Zellbestandteilen durch Zentrifugation in einer Heraeus Biofuge (3500 rpm) abgetrennt. Die 3 Ethanolextrakte bzw. 2 Wasserextrakte wurden dekantiert, später vereinigt und auf 20 ml aufgefüllt. Ein abschließender Filtrationsschritt entfernte höhermolekulare Verbindungen sowie störende Farbstoffe (Chlorophyll). Dazu dienten Sep-Pak-Säulen (WatersTM Sep-Pak Vac). Die Alkohol-/Wasserextrakte enthielten nun — bereit für die Analyse — die löslichen Kohlenhydrate; im Pellet befand sich die in den gewählten Extraktionsmitteln unlösliche Stärke. Das Pellet wurde vor der Stärkeanalyse im Wärmeschrank 1-2 Stunden bei 90°C getrocknet.

Der Nachweis reduzierender Zucker:

Der photometrische Nachweis reduzierender Zucker (hier im wesentlichen freie Glucose und Fructose) basierte auf einer Methode von Lever (1977). Der Nachweis nutzt die Bildung eines gelben, bei 415 nm absorbierenden Farbkomplexes aus, die stattfindet, wenn reduzierende Enden der Zuckermoleküle in heißer alkalischer Lösung mit dem Oxidationsmittel 4-Hydroxybenzoesäure-Hydrazid (PAHBAH) reagieren. Bei dem Farbkomplex handelt es sich entweder um Dibenzoylhydrazone (bei Reaktion mit Glucose) oder um anionische Hydrazon-Formen (bei Reaktion mit anderen reduzierenden Zuckern). Zugewetzte zweiwertige Kationen (hier: Ca^{2+}) erhöhen die Absorption der Farbkomplexe (Lever et al. 1984).

0,4 ml Probenlösung und wechselnde Mengen einer Glucoselösung ($0,1 \text{ g Glucose l}^{-1}$) für die Eichreihe, die bei jedem Nachweis mitlief, wurden zunächst nach folgendem Schema mit Wasser versetzt:

Pipettierschema: Reduzierende Zucker	Probe [ml]	Eichreihe [$\mu\text{g Glucose}$]							
		0	10	20	30	40	60	80	90
Extrakt [ml]	0,4	-	-	-	-	-	-	-	-
Glucoselösung [ml]	-	-	0,1	0,2	0,3	0,4	0,6	0,8	0,9
Aqua dest. [ml]	0,6	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,4	0,2	0,1

Dem Saccharose-Nachweis (siehe unten) analog wurden die Lösungen dann 2 Stunden bei 30°C im Wasserbad inkubiert. Nach Zugabe von 5 ml Lösung P und kurzem Durchmischen mittels Vortex erfolgte eine erneute Inkubation für 5 min im kochenden Wasserbad. Der dabei entstehende Farbkomplex mußte aufgrund seiner Instabilität (ca. 20 min stabil) sofort nach dem Abkühlen im Spektrophotometer (Beckman DU 64) gemessen werden.

Die Nachweislösung setzte sich wie folgt zusammen:

Lösung A: 14,704 g tri-Na-Citrat-Dihydrat
 1,47 g $\text{CaCl}_2 \times 2 \text{ H}_2\text{O}$
 20 g NaOH-Plätzchen
 gelöst in Aqua dest., aufgefüllt auf 1 l Gesamtvolumen

Lösung P: 5 g Hydroxybenzoesäure-Hydrazid
 gelöst in 1 l Lösung A

Der Gehalt an reduzierenden Zuckern wurde anhand der mitgeführten Eichreihe nach folgender Formel berechnet:

$$\text{Reduzierende Zucker } [\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{TM}] = \frac{\text{Wert aus Eichgerade } [\mu\text{g Glucose}] \cdot \text{Verdünnungsfaktor}}{\text{Einwaage } [\text{mg TM}] \cdot 1000}$$

Der Verdünnungsfaktor betrug 50. Für die Blätter mußte die eingewogene Frischmasse noch mit dem Verhältnis Trockenmasse/Frischmasse multipliziert werden, um die Einwaage Trockenmasse (Einwaage TM) zu erhalten.

Der Saccharose-Nachweis:

Die Saccharose selbst ist ein nicht-reduzierendes Disaccharid (β -D-Fructosefuranosyl- α -D-Glucosepyranosid, Avigad 1990). Sie wird durch Invertase (β -D-Fructofuranosidase, EC 3.2.1.26) unter Wasseraddition gespalten (Avigad 1990). Durch Wahl einer kurzen Inkubationszeit läßt sich die Invertase-Spaltung von Fructanen der Inulin-Serie (Pontis 1990) verhindern. Die bei der Saccharose-Spaltung entstehenden Einfachzucker β -D-Fructose und α -D-Glucose sind reduzierend und konnten durch die oben beschriebene Methode zum Nachweis reduzierender Zucker nach Lever (1977) quantitativ erfaßt werden.

0,2 ml Probenlösung wurden hier mit 0,1 ml Invertaselösung und 0,7 ml Aqua dest. versetzt, und es wurde wiederum eine Glucose-Eichreihe erstellt. Dabei wurde nach folgendem Pipettierschema vorgegangen:

Pipettierschema: Saccharose	Probe [ml]	Eichreihe [μ g Glucose]							
		0	10	20	30	40	60	80	90
Extrakt [ml]	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Glucoselösung [ml]	-	-	0,1	0,2	0,3	0,4	0,6	0,8	0,9
Invertase [ml]	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Aqua dest. [ml]	0,7	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,3	0,1	-

Die Lösungen wurden sodann mit der Invertase 2 Stunden bei 30°C im Wasserbad inkubiert. Die weitere Vorgehensweise einschließlich des photometrischen Nachweises war wie oben bereits beschrieben.

Der Gehalt an Saccharose plus Reduzierenden Zuckern läßt sich anhand der Eichreihe errechnen. Zur Berechnung diene folgende Formel:

$$\text{Saccharose + Red. Z. [g} \cdot \text{g}^{-1}\text{TM]} = \frac{\text{Wert aus Eichgerade [}\mu\text{g Glucose]} \cdot \text{Verdünnungsfaktor}}{\text{Einwaage [mg TM]} \cdot 1000}$$

Der Verdünnungsfaktor betrug hier 100. Bei Einwaage von Frischmasse wurde wiederum mit dem Verhältnis Trockenmasse/Frischmasse multipliziert, um die Einwaage Trockenmasse (Einwaage TM) zu erhalten.

Um den Saccharosegehalt zu erhalten, mußte der Gehalt an reduzierenden Zuckern subtrahiert werden. Der so kalkulierte Saccharose-Gehalt war aufgrund der Wasseraddition bei der enzymatischen Spaltung zu hoch und wurde durch Multiplikation mit dem Faktor 0,95 entsprechend korrigiert. Also gilt:

$$\text{Saccharose [g} \cdot \text{g}^{-1}\text{TM]} = ((\text{Saccharose} + \text{Red. Z.}) - \text{Red. Z.}) \cdot 0,95$$

Der Fructan-Nachweis:

Es ist bekannt, daß Sommerweizen neben Isokestose Fructane vom Phlein-Typ (Verknüpfung der Fructose über β -2,6-Bindungen) sowie verzweigte Fructane enthält (Pollock & Chatterton 1988, Pontis 1990). Fructane sind Oligo- bis Polysaccharide, bestehend aus Fructose-Monomeren und einer endständigen Saccharoseeinheit (Pollock & Chatterton 1988). Sie sind, wie Saccharose, säurelabil. Fructane, selbst nicht-reduzierend, werden durch Säure-Hydrolyse in die reduzierenden Fructose-Monomere überführt. Der Nachweis nutzte diese Eigenschaft: Fructane werden gemäß Pontis (1990) aus der Zunahme der Reduktionskraft nach milder saurer Hydrolyse mengenmäßig erfaßt. Es konnte folglich Lever's Methode reduzierende Zucker nachzuweisen (Lever 1977) auch für den Fructan-Nachweis eingesetzt werden.

Das oben beschriebene Extraktionsverfahren trennte die Fructane auf. Während Fructane mit weniger als 7 Fructoseeinheiten als ethanollöslich gelten, sind solche mit größerer Kettenlänge wasserlöslich (Pontis 1990). Von dieser Fraktionierung wurde allerdings kein Gebrauch gemacht, da die Extrakte auch hier vereinigt wurden.

0,4 ml Probe wurden mit 0,6 ml 0,2N HCl versetzt Die Fructan-Hydrolyse erfolgte über 120 Minuten bei 100°C im Wasserbad. Ob die Inkubationszeit ausreichend war, wurde durch Zugabe von Inulin zur Probenlösung getestet. Bei einer gewählten Dauer von 90 Minuten konnten 95% des eingewogenen Inulins als reduzierende Zucker nachgewiesen werden. Damit war die maximale Nachweisgrenze erreicht, denn 5% des Inulins bilden bei Säurebehandlung nicht-reduzierendes Difructoseanhydrid. Da Fructane vom Phlein-Typ ungefähr 1,5-fach säurelabiler sind als solche vom Inulin-Typ und eine zusätzliche Sicherheitsreserve von 30 min eingeführt wurde, sollte die Phlein-Hydrolyse bei Wahl einer 120-minütigen Inkubationszeit vollständig erfolgt sein. Die Eichreihe wurde mit der Verdünnungsreihe einer Fructoselösung (0,1 g Fructose gelöst in 1 l 0,12 N HCl) erstellt. Es wurde folgendes Pipettierschema eingehalten:

Pipettierschema: Fructane	Probe [ml]	Eichreihe [μg Fructose]							
		0	10	20	30	40	60	80	90
Extrakt [ml]	0,4	-	-	-	-	-	-	-	-
Fructoselösung [ml]	-	-	0,1	0,2	0,3	0,4	0,6	0,8	0,9
Probe: 0,2N HCl [ml] Eichreihe: 0,12N HCl	0,6	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,4	0,2	0,1

Durch die Methode nach Lever wurden in dieser Lösung Fructane, Saccharose und freie Reduzierende Zucker nachgewiesen. Der Gehalt an Fructanen plus Saccharose plus Reduzierenden Zuckern wurde anhand der Eichreihe nach folgender Formel errechnet:

$$\text{Fructane} + \text{Sacch.} + \text{Red. Z.} \left[\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{TM} \right] = \frac{\text{Wert aus Eichgerade} \left[\mu\text{g Fructose} \right] \cdot \text{Verdünnungsfaktor}}{\text{Einwaage} \left[\text{mg TM} \right] \cdot 1000}$$

Der Verdünnungsfaktor betrug hier 50. Bei Einwaage von Frischmasse wurde wiederum mit dem Verhältnis Trockenmasse/Frischmasse multipliziert, um die Einwaage Trockenmasse (Einwaage TM) zu erhalten. Der Fructan-Gehalt ergibt sich dann nach:

$$\text{Fructane} \left[\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{TM} \right] = \left((\text{Fructane} + \text{Sacch.} + \text{Red. Z.}) - \text{Sacch.} - \text{Red. Z.} \right) \cdot 0,9$$

Der Faktor 0,9 trägt dem Umstand Rechnung, daß eine Wasserspaltung erfolgt ist, freie Fructose mithin 180/162-fach schwerer ist als die Fructoseeinheit im Fructan. Je kurzkettiger die Fructane, desto größer ist der Fehler, den man bei dieser Rechnung macht (Extremfall: Faktor 0,93 für das Trisaccharid Kestose).

Der Stärke-Nachweis:

Aus den Extraktionsrückständen wurde Stärke mit DMSO gelöst, enzymatisch mit Glucoamylase (1,4- α -D-Glucan Glucohydrolase, EC 3.2.1.3) gespalten und als Glucose mit einem GOD/POD-Reagenz, angelehnt an Sugiura & Hirano (1977), photometrisch bestimmt. Glucoseoxidase (β -D-Glucose:Sauerstoff 1-Oxidoreduktase (GOD), EC 1.1.3.4) oxidiert β -D-Glucose in einem ersten Schritt zu D-Glucono-1,5-Lacton unter Bildung von Wasserstoffperoxid. Im nächsten Schritt des gekoppelten enzymatischen Tests reagiert Peroxidase (Donator:Wasserstoffperoxid Peroxidase Oxidoreduktase, EC 1.11.1.7) mit Wasserstoffperoxid und dem Elektronen-Donator, hier 4-Amino-Antipyrin (Sugiura & Hirano 1977, Sturgeon 1990). Dabei bildet sich ein bei 510 nm absorbierender Farbkomplex.

Das getrocknete Pellet aus der Extraktion löslicher Kohlenhydrate wurde mit 2 ml DMSO (Dimethylsulfoxid), einem Stärke-Lösungsmittel (Kurtzman et al. 1973), versetzt und 10 Minuten im Wasserbad bei 100°C aufgeköcht. War die Lösung auf Zimmertemperatur abgekühlt, erfolgte die Zugabe von 1 x 1,3 ml 0,1 M Na-Acetat-Puffer pH 4,8. Das Pellet wurde

noch zweimal in 3,3 ml 0,1 M Na-Acetat-Puffer pH 4,8 aufgenommen. Rückstände wurden jeweils in der Tischzentrifuge abgetrennt, die Überstände gemeinsam gesammelt und schließlich mit Puffer auf 10 ml aufgefüllt.

Zur Stärkespaltung wurde das Gemisch von 2 ml Stärkelösung und 1 ml Gucoamylase-Lösung über Nacht bei 37°C im Trockenschrank inkubiert. Als Kontrolle diente ein Ansatz mit 1 ml Glucoamylase in 2 ml Na-Acetat-Puffer. Der Nachweis erfolgte in 1 ml des jeweiligen Ansatzes. Stets wurde eine Glucose-Eichreihe mitgeführt, wobei nach folgendem Pipettierschema verfahren wurde:

Pipettierschema: Stärke	Probe [ml]	Eichreihe [μg Glucose]							
		0	10	20	30	40	60	80	90
Extrakt [ml]	1,0	-	-	-	-	-	-	-	-
Glucoselösung [ml]	-	-	0,1	0,2	0,3	0,4	0,6	0,8	0,9
Na-Acetat-Puffer [ml]	-	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,4	0,2	0,1

Jede Proben- bzw. Eichlösung wurde mit 5 ml GOD-Lösung versetzt und anschließend 20 min bei 37°C im Wasserbad inkubiert. Nach dem Abkühlen auf Zimmertemperatur wurde die Absorption bei 510 nm gegen den Eichreihen-Nullwert gemessen. Die Berechnung des Stärkegehaltes erfolgte aus der Eichgeraden unter Abzug des Kontrollwertes:

$$\text{Stärke} \left[\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{TM} \right] = \frac{\text{Wert aus Eichgerade} \left[\mu\text{g Glucose} \right] \cdot \text{Verdünnungsfaktor}}{\text{Einwaage} \left[\text{mg TM} \right] \cdot 1000}$$

Der Verdünnungsfaktor betrug 15. Für die Blätter mußte die eingewogene Frischmasse noch mit dem Verhältnis Trockenmasse/Frischmasse multipliziert werden, um die Einwaage Trockenmasse (Einwaage TM) zu erhalten.

Die bei dem Stärke-Nachweis eingesetzten Lösungen setzten sich wie folgt zusammen:

DMSO:	Dimethylsulfat getrocknet p.A.
0,1 M Natriumacetatpuffer pH4,8:	20 ml 0,2 M Eisessig (11,4 ml 100%ige Essigsäure in 1 l A. dest.) mit 30 ml 0,2 M Na-Acetatlösung (16,4 g Na-Acetat in 1 l A. dest.) und 50 ml A. dest. gemischt.
0,2 M Natriumacetatpuffer pH4,8:	20 ml 0,2 M Eisessig mit 30 ml 0,2 M Na-Acetatlösung gemischt.
Glucoamylaselösung:	40 mg Glucoamylase (Amyloglucosidase aus <i>Aspergillus niger</i> , Boehringer) mit 0,2 M Na-Acetat-Puffer pH 4,8 auf 25 ml aufgefüllt.
GOD-Lösung:	12,4 g $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \times 2 \text{H}_2\text{O}$ 6,2 g $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$ 2 g Benzoesäure 0,1 g 4-Amino-Antipyrin 1,5 g p-Hydroxybenzoesäure gelöst in 900 ml A. dest.. Nach Zugabe von 20 mg Glucoseoxidase und 5 mg Peroxidase mit A. dest. aufgefüllt auf 1 l. Aufbewahrung unter Lichtabschluß im Kühlschrank.

II.3.4 Statistische Analysen

Für alle im folgenden genannten statistischen Verfahren wurde das Programmpaket SPSS für WINDOWS, Version 6.1.3 (SPSS Inc., Chicago, USA) eingesetzt; Modell-Kalkulationen wurden mit Microsoft EXCEL 4.0 für WINDOWS (Microsoft Corporation, Redmond, USA) durchgeführt, Graphiken mit SPSS oder mit PlotIt für WINDOWS, Version 3.1 (Scientific Programming Enterprises, Haslett, USA) erzeugt.

Anhand des Datenmaterials aus den klassischen Biomasse-Ernten (Sorte Nandu, Minaret im Jahr 1994; Sorte Minaret im Jahr 1995) wurden Mittelwerte der Organzahlen, Trockenmassen sowie abgeleiteter Wachstumsparameter auf Behandlungsunterschiede getestet. Als statistisches Testverfahren diente die mehrfaktorielle Varianzanalyse (Sokal & Rohlf 1981, Sachs 1992). Der Einfluß der nominalskalierten Größen CO₂-Behandlung, Ozonbehandlung und Stickstoff-Versorgung auf den jeweiligen intervallskalierten Parameter wurde mittels der SPSS-Prozedur „Allgemeine Mehrfaktorielle ANOVA“ untersucht. Die Varianzanalyse hat zwei Voraussetzungen: Varianzhomogenität und Normalverteilung. Auf Varianzhomogenität testet SPSS mit dem Cochran's-C-Test und dem Bartlett-Box-F-Test (vgl. Sachs 1992, S. 614ff.). Gegenüber Verletzung der Normalverteilungsannahme ist die Varianzanalyse relativ robust (siehe Sokal & Rohlf 1981, S. 412ff.). Wurde von der Varianzanalyse die Nullhypothese, die Mittelwerte aller Behandlungsstufen entstammten einer gemeinsamen Grundgesamtheit und seien zufallsbedingt verschieden, verworfen, schloß sich ein multipler Mittelwertvergleich (SPSS-Prozedur: ONEWAY) an. Von den durch SPSS angebotenen Alternativen des a posteriori Mittelwertvergleichs wurde der als konservativ geltende LSD-Test wegen der guten graphischen Darstellbarkeit der Testergebnisse gewählt.

Für die Durchführung der funktionalen Wachstumsanalyse war die Kenntnis regressionsanalytischer Methoden, wie Mallows C_p , Tests auf Normalverteilung und Homoskedastizität der Residuen, Residuenanalyse sowie der Statistische Vergleich von Polynomen über Konfidenzbänder Voraussetzung (vgl. Draper & Smith 1981). Näheres ist in Kapitel III.1.1 zu finden. Ein statistischer Vergleich über 95%-Vertrauensbereiche erfolgte im Falle der Sproß:Wurzel-Allometrie. Der Vorteil einer solchen Bereichsschätzung besteht nach Sachs (1992) in der Quantifizierung ihrer Unschärfe. Signifikant verschieden auf dem 5% Signifikanzniveau sind zwei Parameter (hier: Die Steigung der Allometrie zweier Behandlungen.), wenn ihre Vertrauensbereiche einander nicht überlappen.

Für Darstellung und Vergleich der Gaswechseldaten wurde mehrfach auf verteilungsunabhängige graphische Methoden zurückgegriffen, die Chambers et al. (1983) in ihrem Buch

„Graphical Methods for Data Analysis“ beschreiben. Trägt man gemessene Photosyntheseraten gegen die den Messungen zugrundeliegende Lichtintensität (Photonenflußdichte) auf, sieht man sich konfrontiert mit einer großen Variabilität, die zurückzuführen ist auf die Verschiedenheit der klimatischen Bedingungen, der Stomatareaktion, des Blatt-N-Gehalts zum Meßzeitpunkt sowie auf die Wirksamkeit vieler nichtlinearer Beziehungen. Um das mittlere Verhalten in einer solchen Punktwolke zu beschreiben, wurde die LOWESS-Prozedur (= **L**ocally **W**eighted **S**catterplot **S**moothing; Chambers et al. 1983, S. 91-104) angewandt. Wegen der hohen Variabilität und wegen der zugrundeliegenden Nichtlinearitäten war der Verteilungstyp der Photosyntheseraten etc. für die einzelnen Behandlungen verschieden. Für den quantitativen Vergleich zweier Datenverteilungen unabhängig von dem jeweiligen Verteilungstyp empfehlen Chambers et al. (1983, S.48-56) den Quantil-Quantil-Plot, der hier für den Behandlungsvergleich von Gaswechselfparametern eingesetzt wurde.

III Ergebnisse

Der Ergebnisteil besteht aus zwei Abschnitten:

Der erste Abschnitt, mit „Methodische Aspekte“ überschrieben, beschreibt die wichtigsten erarbeiteten Methoden sowie Erfahrungen im Umgang mit diesen Methoden. Die Methoden-Darstellung wurde hier teilweise in das Ergebniskapitel verlagert, um bestimmte Aspekte im Diskussionsteil auch diskutieren zu können.

Der zweite Abschnitt ist mit „Der Kohlenstoffhaushalt von Weizenpflanzen in der Interaktion erhöhter CO₂-/O₃-Konzentration und Stickstoffversorgung“ betitelt. In diesem Teil, dem „eigentlichen“ Ergebnisteil, wird die Reaktion der Weizenpflanzen beginnend mit der Ebene der Gesamtpflanze, d.h. beginnend mit einer hohen Integrationsstufe, beschrieben. Es folgt eine Charakterisierung der allometrischen Beziehungen von Sproß und Wurzel. Im weiteren wird nach Reaktionen der Kohlenstoffsinken und der Kohlenstoffquellen unterschieden. Angefangen mit den Wachstumsreaktionen über physiologische Reaktionen bis hin zu Reaktionen der Inhaltsstoffe, nämlich der Kohlenhydrate, steigt man innerhalb der zwei genannten Kategorien die Integrationsstufen hinab.

Innerhalb der Kapitel des zweiten Abschnitts wurde i.allg. eine einheitliche Struktur eingehalten, die sich an dem Vorbild orientiert, das das 1986 erschienene Buch „Plant Physiology“ von Taiz & Zeiger gibt. Ähnlich wie in diesem Buch sind die Kapitel hier in sich abgeschlossene Einheiten, die jeweils mit Zusammenfassungen abschließen. Einleitend erfolgt stets der Rückbezug auf die Fragestellung, d.h. die Detailfrage der CO₂-Problematik, die das Kapitel zu beantworten sucht oder auf deren Beantwortung das Kapitel hinführen soll, wird genannt. Im folgenden wird gezeigt, mit welchen Methoden die Frage beantwortet werden sollte. Die erste Betrachtungsweise der Ergebnisse ist eine allgemeine. Es werden wichtige Einflußgrößen benannt, das Allgemeingültige von Kurvenverläufen herausgearbeitet. Danach wird die Interaktionswirkung von CO₂-/O₃-Konzentration und Stickstoffversorgung beschrieben und im weiteren die Eingangsfrage beantwortet. Ergebnisse werden ansatzweise in einen Zusammenhang zu denen anderer Kapitel gebracht. Der Textteil schließt mit einer Kurzzusammenfassung. Die Kurzzusammenfassung dient andererseits als Ausgangspunkt, von dem aus man in die Diskussion einsteigen kann, — sie wird dem zugehörigen Diskussionskapitel vorangestellt. Am Ende des jeweiligen Ergebniskapitels finden sich zusammengestellt die Abbildungen.

Die Gliederung der Ergebniskapitel wiederholt sich bei den Diskussionskapiteln.

III.1 Methodische Aspekte

III.1.1 Methodik der Wachstumsanalyse

Klassische Wachstumsanalyse und Funktionale Wachstumsanalyse

Hunt (1990) stellt die klassische Vorgehensweise, eine kleine Anzahl von Ernten mit jeweils großem Stichprobenumfang durchzuführen und zu den Erntezeitpunkten mit Varianzanalyse und multiplen Mittelwertvergleichen auf Behandlungsunterschiede zu testen, der funktionalen Pflanzenwachstumsanalyse gegenüber. In dem Ansatz der funktionalen Wachstumsanalyse wird eine geringe Menge von Pflanzen häufiger geerntet (zur Ernteprozedur in diesem Experiment siehe Kapitel II.3.1). Um die Wachstumsprozesse zu beschreiben, werden an diese Daten dann empirisch Funktionen angepaßt.

Die beiden Ansätze lassen sich mit zwei Möglichkeiten vergleichen, die Geschwindigkeit eines Autos zu beschreiben (Hunt 1990): Man kann die mittlere Geschwindigkeit aus der zurückgelegten Wegstrecke und der benötigten Zeit bestimmen — dies entspricht dem klassischen Ansatz. Der Geschwindigkeitsverlauf kann aber auch durch Ablesen eines Kilometerzählers verfolgt werden — dies entspricht dem funktionalen Ansatz. Hierdurch gewinnt man eine detailliertere zeitliche Beschreibung des Wachstums.

Das mit 3 Biomasseernten in den Stadien Bestockung, Blüte und Erntereife mit jeweils 5 geernteten Töpfen pro Variante und Kammer ursprünglich für eine klassische Wachstumsanalyse angelegte Weizenexperiment des Jahres 1995 wurde ergänzt durch zusätzliche funktionale Ernten (Wdh. 1 pro Variante und Kammer), die im wöchentlichen Intervall durchgeführt wurden. Mit der Wahl eines wöchentlichen Ernteintervalls wurde der Empfehlung von Causton & Venus (1981, S.37-41) annähernd entsprochen, für die Bestimmung einer relativen Wachstumsrate mit geringer Schwankung und ausreichender Frequenz ein sechstägiges Ernteintervall zu wählen. Für die Sommerweizensorte Minaret konnte mit dieser Ernteprozedur 1995 eine funktionale Wachstumsanalyse realisiert werden. Funktionen wurden an die Oberirdische Trockenmasse, die grüne Blattfläche, die Trockenmasse grüner/seneszenter Blätter, die Halm- und Ähren-Trockenmasse angepasst.

Basiskonzepte der (funktionalen) Wachstumsanalyse

Über das Fachgebiet und die Methodik der „Funktionalen Wachstumsanalyse“ gibt es eine Reihe zusammenfassender Bücher, die der englischen Schule entstammen (Hunt 1982, Hunt 1990, Causton & Venus 1981).

„Basic Growth Analysis“, von Hunt 1990 veröffentlicht, stellt die elementaren Größen der Wachstumsanalyse dar und gibt eine Einführung in das Gebiet. Anhand der fundamentalen Gleichung der Pflanzenwachstumsanalyse sollen die zugrundeliegenden Konzepte und Größen dargestellt werden:

$$R = E \cdot \frac{L_W}{W} \cdot \frac{L_A}{L_W} \quad (1)$$

Die relative Wachstumsrate (relative growth rate (RGR): R) ist als Trockenmassenzunahme pro Zeit bezogen auf die Gesamttrockenmasse der Pflanze definiert. Sie setzt sich zusammen aus dem Produkt des Anteils der produktiven an der gesamten Pflanzenmasse (leaf weight ratio (LWR): L_W/W), der spezifischen Blattfläche (specific leaf area (SLA): L_A/L_W) und der Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit (net assimilation rate (NAR): E), die den Gesamttrockenmassenzuwachs pro Blattflächeneinheit angibt. Drei Typen von Größen sind in der Gleichung zu finden: Ratengrößen (RGR, NAR), eine morphologische Verhältnisgröße (LWR) und eine andere Verhältnisgröße (SLA). Daneben gibt es noch einen vierten Typ, den der integrativen Größen (z.B. Blattflächen-Lebensdauer oder leaf area duration (LAD)).

Varianzstabilisierende Transformation der Rohdaten

Funktionen werden in der funktionalen Wachstumsanalyse mithilfe der Regressionsanalyse angepasst. Eine wichtige Voraussetzung für die „einfache“ Regressionsanalyse über die Minimierung ungewichteter Abweichungsquadrate ist nach Hunt (1982) die Homoskedastizität der Erntegruppen, d.h. Varianzhomogenität über den gesamten Untersuchungszeitraum. Da normalerweise die Variation für größere Pflanzen größer ist, werden die Werte standardmäßig logarithmisch transformiert, um die Voraussetzung erfüllen. Die Varianzhomogenität wurde nach der In-Transformation, die auch hier durchgeführt wurde, mit dem Levene-Test geprüft. Nach der Transformation wiesen niedrige Werte generell eine etwas größere Varianz auf.

Die Wahl des geeigneten empirischen Funktionstyps

In dem Buch „Plant Growth Curves“ hat Hunt (1982) die Thematik der funktionalen Wachstumsanalyse vertieft und präsentiert häufig verwendete Funktionen mit ihren jeweiligen Vor- und Nachteilen. Er nimmt eine Einteilung in lineare und nichtlineare Funktionen vor.

Zahlreiche nichtlineare Funktionstypen sind in der Pflanzenwachstumsanalyse verwendet worden (Hunt 1982, S. 121-147). Sie zeigen fast durchgängig ein asymptotisches Verhalten. Unter diesen Modellen ragt die 4 Parameter enthaltende Richardsfunktion als häufig verwendete, ausreichend flexible Funktion mit gut in Wachstumsbegriffen interpretierbaren Parametern hervor. Causton & Venus (1981) favorisieren in ihrem Buch „The biometry of Plant Growth“ — einer statistischen Abhandlung der Thematik — die Verwendung der Richards-Funktion. Pflanzliches Wachstum, betrachtet über die gesamte Ontogenie, ist nach Causton & Venus deterministisch und sollte besser über eine biologisch bedeutungsvolle (asymptotisch angelegte) Funktion beschrieben werden, die die Endgröße in ihren Parametern abschätzt, als über eine rein „empirische“ lineare Funktion mit wenig aussagefähigen Parametern.

Trotzdem wurden in dieser Untersuchung Polynome an die Daten angepasst, denn die Verwendung von Polynomen weist folgende Vorteile auf: Polynome kann man einfacher statistisch analysieren, sie sind leicht differenzierbar und für die Ableitungen lassen sich Konfidenzintervalle angeben. Dies ist von Bedeutung für relative Wachstumsraten, die sich aus der Ableitung der Trockenmassenfunktion (ln-transformiert) errechnen lassen. Polynome sind bezüglich der Parameter lineare Funktionen, d.h. die Parameter verhalten sich additiv. Für einen Verlauf von Pflanzentrockenmassen (TM) über die gesamte Ontogenie empfiehlt Hunt ein Polynom 3. Grades. Es ist zudem das einfachste Polynom für die Bestimmung zeitlich variabler relativer Wachstumsraten. Eine Reihe von methodisch wichtigen Artikeln, in denen dieses Polynom an Daten angepasst wurde, haben Hughes & Freeman veröffentlicht — darunter eine Studie mit einem statistischen Vergleich der Wachstumskurven von Pflanzen, die verschiedenen CO₂-Konzentrationen ausgesetzt wurden (Hughes & Freeman 1967). Der höchste Grad eines Polynoms, das an die Weizendaten angepasst wurde, war im Fall der Halm-trockenmasse der vierte Grad.

Die lineare Regression von Polynomen

Mathematisch läßt sich das Modell eines Polynoms n-ten Grades, das auf ln-transformierte Daten angewendet wird, folgendermaßen formulieren:

$$y = \ln Y = \beta_0 t^0 + \beta_1 t^1 + \beta_2 t^2 + \dots + \beta_n t^n + \varepsilon \tag{2}$$

Mit y wird die transformierte abhängige Variable, mit Y die primäre abhängige Variable bezeichnet. Die unabhängige Variable, der „Tag nach Aussaat“, ist t in der Gleichung. t^0 ist eine Dummy-Variable mit Wert 1 (siehe unten). Mit β sind die unbekannt Parameter der Funktion benannt. Für einen gegebenen Tag nach Aussaat ergibt sich durch das Modell der Wert der abhängigen Variable y mit einer Abweichung ε . Das unbekannte ε kann durch Fehler methodischer Art, aber auch durch die biologische Variabilität bedingt sein.

Die Parameter β sind fest. Ihre Größe wird man niemals exakt kennen, denn es müßten alle möglichen Werte y für jedes t bekannt sein. Man kann sie jedoch aus den experimentellen Beobachtungen schätzen. Die Schätzer von β_0, β_1, \dots werden mit b_0, b_1, \dots bezeichnet. Für den aus den Daten vorhergesagten Wert \hat{y} gilt dann:

$$\hat{y} = b_0 t^0 + b_1 t^1 + b_2 t^2 + \dots + b_n t^n \tag{3}$$

Die Schätzung wird mit der Methode der minimalen Abweichungsquadrate vorgenommen. Die Güte der Schätzung wird durch das Bestimmtheitsmaß R^2 angegeben. Die einzelnen Meßwerte y_i streuen um den Mittelwert \bar{y} (SS_{Gesamt}). Diese Streuung setzt sich zusammen aus der Streuung der Meßwerte y_i um den geschätzten Funktionswert \hat{y} (SS_{Residual}) und aus der Streuung der Funktionswerte um das Gesamtmittel ($SS_{\text{Regression}}$). R^2 ist das Verhältnis $SS_{\text{Regression}}/SS_{\text{Gesamt}}$ und kann Werte zwischen 0 und 1 (optimale Beziehung) annehmen.

Im folgenden werden sämtliche Basis-Annahmen der Regression dargestellt. Die erste ist: In dem Modell der Gleichung 2 ist ε_i eine normalverteilte Zufallsvariable mit einem Mittelwert von 0 und der Varianz σ^2 ($\varepsilon_i \sim N(0, \sigma^2)$). Dann sind $\varepsilon_i, \varepsilon_j, i \neq j$ voneinander unabhängig und die Varianz von $y_i(t_i)$ ist gleich σ^2 . Die zweite Voraussetzung, die in der Praxis der Wachstumsanalyse keine Probleme bereitet, ist die weitgehend exakte Bestimmbarkeit der unabhängigen Variable t. Die dritte Voraussetzung, die oben schon erwähnt wurde, ist die Varianzhomogenität über den gesamten Erntezeitraum.

Aus der Varianz-Covarianz-Matrix der Parameterschätzer läßt sich die Varianz von \hat{y} für ein bestimmtes t nach folgender Formel berechnen (Causton & Venus 1981, S. 84):

$$V(\hat{y}) = \sum_{i=0}^n t^{2i} \cdot V(b_i) + 2 \cdot \sum_{i=0}^n \sum_{j=0}^{i-1} t^{(i+j)} \cdot Cov(b_i, b_j) \tag{4}$$

Das 95% Working-Hotelling-Konfidenzband, das den wahren Wert bzw. den Erwartungswert $y(t)$ mit 95%iger Wahrscheinlichkeit enthält und Gültigkeit für die gesamte Kurve aufweist, ist dann gegeben durch (Sachs 1992, S. 556):

$$\hat{y} \pm \sqrt{2F_{(p, n-p)}} \cdot s(\hat{y}) \quad (5)$$

Der Wert $F_{(p, n-p)}$ ist der kritische Wert der F-Verteilung für die Zahl der Beobachtungen n und Parameter p . Dieser wird multipliziert mit der Standardabweichung $s(\hat{y})$, der Wurzel von $V(\hat{y})$.

Bei der polynomialen Regression kommt der Wahl eines möglichst niedrigen Grades bei ausreichender Anpassungsgüte eine herausragende Bedeutung zu. Prinzipiell läßt sich an n Erntemittel ein Polynom vom Grad $n-1$ genau anpassen, aber die Funktion „overfitted“ die Daten dann. Gefolgt wurde der Empfehlung Hunt's (1982), eine möglichst einfache Funktion zu wählen und „biologische“ Kriterien wichtiger zu erachten als statistische. Polynome höheren Grades wurden durch das Graphikprogramm PlotIt für WINDOWS, Version 3.1 angepasst und der Kurvenverlauf visuell beurteilt. Ein „unbiologischer“ Verlauf führte zum Ausschluß des entsprechenden Polynoms: Beispielsweise wurden Polynome mit einem Umkehrpunkt im Bereich abfallender Blattflächen nicht verwendet. Unter den verbleibenden Polynomen waren statistische Entscheidungskriterien für die Wahl des Polynomgrades maßgebend (siehe Draper & Smith 1981, S. 294-379). Während das Bestimmtheitsmaß R^2 aufgrund des besseren Fits mit jedem zusätzlichen Grad des Polynoms zunimmt, bezieht das gegenüber dem R^2 nach unten korrigierte „adjusted R_a^2 “ (Def. siehe Draper & Smith 1981, S. 91f.) den Verlust an Freiheitsgraden durch den zusätzlichen Parameter ein und kann bei Steigerung des Grades wieder absinken. Das Polynom der Wahl sollte ein maximales R_a^2 aufweisen. R_a^2 hat eine Beziehung zu einer weiteren statistischen Prüfgröße: Mallows' C_p (Draper & Smith 1981, S. 299ff.). Bei einem Vergleich mehrerer Polynome hat dasjenige mit dem höchsten Grad ein C_p , das der Zahl der Parameter p im Polynom entspricht. Gewählt wurde ein Polynom niedrigeren Grades, wenn sich mit einem geringeren Verbrauch an Freiheitsgraden ein $C_p \cdot p$ ergab.

Die Überprüfung der Datenanpassung mithilfe der Residuenanalyse

Als Residuen werden die Abweichungen der Meßwerte von dem für diesen Zeitpunkt angepaßten Funktionswert bezeichnet. Ihre Analyse kennzeichnet Modellfehler und gibt Aufschluß darüber, inwieweit die Basisannahmen der Regressionsanalyse erfüllt sind (Draper & Smith 1981, S. 141-193). Die Residuen wurden gegen die Funktionswerte und gegen den Tag

nach Aussaat aufgetragen. Sind die Voraussetzungen gegeben und ist das Modell adäquat, sollten die Residuen in dieser Auftragung in einem horizontalem Band um die Null streuen. Transformationsprobleme zeigen sich durch eine von der Höhe des Funktionswertes abhängigen Varianz. Wurde das falsche Modell gewählt, streuen die Residuen in der Auftragung gegen den Funktionswert systemisch um einen von Null verschiedenen Wert, z.B. für niedrige Funktionswerte um einen Wert kleiner Null und für größere um einen Wert größer Null. Zusätzlich wurde die Normalverteilung der Residuen über einen Kolmogoroff-Smirnoff-Test und für $n < 60$ über den auf eine Schiefe der Verteilung empfindlich reagierenden Shapiro-Wilks-Test geprüft.

Statistische Vergleiche angepaßter Funktionen

Funktionen wurden an die Daten der Behandlungen (2 Kammerwiederholungen, Ausnahme: A-NF1,5 mit einem Kammerausfall wegen Ozonunfall) angepasst und graphisch dargestellt. Miteingezeichnet wurden in die Graphiken 95% Working-Hotelling-Konfidenzbänder mit Gültigkeit für die gesamte Regressionsfunktion (Def. siehe Draper & Smith 1981 S. 31, Sachs 1992 S. 556). Diese wurden von dem Graphikprogramm PlotIt für WINDOWS, Version 3.1 geliefert. Im Fall der Verhältniswerte (z.B. LAR) wurden die Konfidenzbänder mit dem Tabellenkalkulationsprogramm EXCEL 4.0 für WINDOWS berechnet (Näheres siehe unten).

Die 95%-Vertrauensbänder sind wie folgt zu interpretieren: Mit 95%iger Sicherheit enthält das jeweilige Band den Erwartungswert y für die Behandlung. Für einen Kurvenvergleich gilt: Überdecken sich die Vertrauensbereiche nicht, so besteht auf dem gewählten Signifikanzniveau (5%) ein statistisch signifikanter Unterschied (siehe Sachs 1993, S. 66). Überdecken sich die Vertrauensbereiche, so darf nicht davon ausgegangen werden, daß keine signifikanten Unterschiede bestehen (bes. bei Varianzheterogenität). Das Überlappungskriterium ist somit konservativ.

Die Kalkulation der relativen Wachstumsrate, der Verhältnisgrößen und der Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit

Leitet man das Polynom ab, das an die ln-transformierten Daten der oberirdischen Trockenmasse angepaßt wurde, ergibt sich die relative Wachstumsrate. Mathematisch reduziert sich der Polynomgrad bei der Ableitung des Polynoms um eins. Da für die Oberirdische Trockenmasse durchweg ein Grad von 3 gewählt wurde, wird der Schätzer für den Erwartungswert

der relativen Wachstumsrate durch das folgende quadratische Polynom beschrieben (Causton & Venus 1981, S. 52f):

$$\hat{R} = b_1 + 2b_2t + 3b_3t^2 \quad (6)$$

mit der Varianz (allgemein für ein Polynom vom Grad n):

$$V(\hat{R}) = \sum_{i=1}^n i^2 t^{2(i-1)} \cdot V(b_i) + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n ij t^{(i+j-2)} \cdot Cov(b_i, b_j) \quad i \neq j \quad (7)$$

Für die Kalkulationen wurden also Parameter des Ausgangspolynoms für die Oberirdische Trockenmasse sowie deren Varianz-Covarianz-Matrix benötigt. Die Durchführung der Kalkulationen erfolgte mit EXCEL 4.0 für WINDOWS. Die Varianz-Covarianz-Matrix der Parameter lieferte die Multiple Lineare Regression innerhalb von SPSS für WINDOWS, Version 6.1.3. Ein 95% Working-Hotelling-Konfidenzband für die Kurve ließ sich mit Gleichung 5 berechnen.

Die Kalkulation der „leaf area ratio“ (LAR) soll als Beispiel für die Kalkulation der Verhältnisgrößen dienen. Wenn man eine klassische Wachstumsanalyse durchführt, lassen sich Verhältnisgrößen, wie die LAR, für jede Pflanze bilden. Ein Behandlungsmittelwert der LAR soll dann ein Schätzer für den Mittelwert der zugrundeliegenden Population sein. Causton & Venus (1981, S. 23f) argumentieren gegen eine solche Vorgehensweise: Da die Basisdaten der Blattfläche und Trockenmasse (annähernd) log-normal verteilt sind, ist es auch die Verhältnisgröße LAR. Deshalb ist es besser, die Analyse der LAR in logarithmischer Form auszuführen. Entsprechend wird auch in der funktionalen Wachstumsanalyse vorgegangen: Die Schätzwerte für den natürlichen Logarithmus der Blattfläche (\hat{l}_A) und der oberirdischen Trockenmasse (\hat{w}) für einen Tag nach Aussaat t erhält man dabei, abweichend von der klassischen Wachstumsanalyse, aus den angepaßten Funktionen. Dann ist der Erwartungswert des natürlichen Logarithmus der LAR für den Tag t (Causton & Venus 1981, S.23f):

$$E\{\log_e(L_A/W)\} = \hat{l}_A - \hat{w} \quad (8)$$

mit der Varianz:

$$V\{\log_e(L_A/W)\} = V(\hat{l}_A) + V(\hat{w}) - 2 \cdot Cov(\hat{l}_A, \hat{w}) \quad (9)$$

Aus der Varianz kann nach Gleichung 5 wiederum das Konfidenzband berechnet werden. Nach Causton & Venus (1981) ist der Kovarianzterm problematisch. Sie geben auf Seite 55 eine Gleichung für dessen Abschätzung:

$$Cov(\hat{l}_A, \hat{w}) = r \cdot \{V(\hat{l}_A) \cdot V(\hat{w})\}^{1/2} \quad (10)$$

r ist dabei der Korrelationskoeffizient zwischen Blattfläche und oberirdischer Trockenmasse. r wird berechnet nach:

$$r = \frac{\sum_{i=1}^h \sum_{j=1}^N (l_{Aij} - \bar{l}_{Ai}) \cdot (w_{ij} - \bar{w}_i)}{\left\{ \sum_{i=1}^h \sum_{j=1}^N (l_{Aij} - \bar{l}_{Ai})^2 \cdot \sum_{i=1}^h \sum_{j=1}^N (w_{ij} - \bar{w}_i)^2 \right\}^{\frac{1}{2}}} \quad (11)$$

Dabei sind l_{Aij} und w_{ij} die Blattfläche und die Gesamttrockenmasse der j -ten Wiederholungspflanze der i -ten Ernte. \bar{l}_{Ai} und \bar{w}_i stehen für die Mittelwerte der N Wiederholungen der i -ten Ernte.

Im Falle der LAR, die ausschließlich logarithmisch berechnet wurde, ist man damit am Ende angekommen. Die SLA hingegen wurde nicht logarithmisch dargestellt. Dafür mußten folgende Kalkulationen durchgeführt werden — hier beispielhaft für die LAR dargestellt.

$$E(L_A/W) = \exp \left[E \{ \log_e (L_A/W) \} + \frac{1}{2} \cdot V \{ \log_e (L_A/W) \} \right] \quad (12)$$

$$V(L_A/W) = \exp \left[2 \cdot E \{ \log_e (L_A/W) \} + V \{ \log_e (L_A/W) \} \right] x \left(\exp \left[V \{ \log_e (L_A/W) \} \right] - 1 \right) \quad (13)$$

Die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit (NAR: E) wird geschätzt über die Beziehung $E = R/(L_A/W)$. Während L_A/W annähernd log-normal verteilt ist, ist die relative Wachstumsrate R annähernd normal verteilt (Causton & Venus 1981, S.55f). Schätzer für den Erwartungswert und die Varianz der NAR müssen durch Approximationsformeln (Causton & Venus 1981, Appendix S.261) berechnet werden — dies ergibt sich als Konsequenz, weil die NAR Quotient von R und L_A/W mit den beschriebenen Verteilungen ist. Die Anwendung der Formeln ergibt (Causton & Venus 1981, S.55):

$$E(E) = E(R) / E(L_A/W) + E(R) \cdot V(L_A/W) / \{E(L_A/W)\}^3 - Cov(R, L_A/W) / \{E(L_A/W)\}^2 \quad (14)$$

$$V(E) = V(R) / \{E(L_A/W)\}^2 + \{E(R)\}^2 \cdot V(L_A/W) / \{E(L_A/W)\}^4 - 2 \cdot E(R) \cdot Cov(R, L_A/W) / \{E(L_A/W)\}^3 \quad (15)$$

Problematisch ist abermals der Kovarianzterm. Causton & Venus plädieren dafür, in Ermangelung einer anerkannten Methode für die Abschätzung der Korrelation von R und L_A/W , den Korrelationskoeffizienten (siehe Gleichung 10) auf Null zu setzen. So wurde auch hier verfahren.

Praktische Auswertungsprobleme

Um die Prozedur „Multiple Linear Regression“ des SPSS-Programm-Paketes für WINDOWS, Version 6.1.3 für die Regression von Polynomen zu verwenden, mußte die Variable „Tag nach Aussaat (t)“ zunächst potenziert werden (t^2 , t^3 ,...). Die SPSS-Prozedur dient eigentlich dazu, aus einer Vielzahl von Einflußfaktoren auf eine abhängige Variable die wichtigsten herauszufiltern und die Abhängigkeit mathematisch zu beschreiben. Abhängigkeiten zweier Faktoren voneinander führen logischerweise zum Ausschluß eines Faktors. Problematisch ist, daß zwischen den „Variablen t, t^2 , t^3 ... starke Abhängigkeiten bestehen. Den Ausschluß vermeidet man durch Herabsetzen des „Tolerance Limits“ über den gleichnamigen SPSS-Syntaxbefehl.

Für die Errechnung der Verhältniswerte und deren Konfidenzbänder wurden die Varianzen der Funktionswertschätzungen benötigt. Für die LAR beispielsweise wurden die Varianzen der geschätzten Funktionswerte der Blattfläche und der oberirdischen Trockenmasse benötigt. Diese ließen sich aus der Varianz-Covarianz-Matrix der Parameter, einschließlich b_0 , berechnen (siehe Gleichung 4). Wegen der besonderen Gleichungsstruktur (Multiplikation mit verschiedenen Potenzen des Tages nach Aussaat t) drohten numerische Rundungsprobleme. Wenn die einzelnen Varianzen/Covarianzen dieser Matrix bis auf die 8. Nachkommastelle bekannt waren, wurde die Varianz bis auf die fünfte Nachkommastelle genau berechnet. Dies zeigte ein Vergleich der mit SPSS errechneten Werte mit Werten, die von Dr. G. Eichner vom Mathematischen Institut der JLU Gießen mit dem Programm Mathematica kalkuliert wurden. Mathematica rechnet mit Brüchen ohne zu runden. Um eine Genauigkeit in der 8. Nachkommastelle für die Varianzen/Covarianzen zu erreichen, war es erforderlich, die Primärdaten mit einem Faktor bis zu 10^9 in 1000er Schritten zu multiplizieren und jeweils die Varianz-Covarianz-Matrix vom Programm errechnen zu lassen. Damit auch die Varianz von b_0 und alle Covarianzen der übrigen Schätzer mit b_0 von SPSS angegeben werden, wurde eine Dummy-Variable mit dem Wert 1 für alle Tage nach Aussaat eingeführt. Anstelle eines Intercept-Modells wurde dann ein Ursprungsmodell kalkuliert.

Die Kalkulation allometrischer Beziehungen

Causton & Venus widmen den allometrischen Beziehungen der Organ(-systeme) und ihrer Kalkulation in ihrem Buch mit „Relationships between plant parts“ ein eigenes Kapitel (Causton & Venus 1981, S.173-218). Eine einfache und kurze Einführung in allometrische Berechnungen geben auch Sokal und Rohlf (1981, S.547ff) in einem Abschnitt über Modell II

Regression. Modell II Regression ist für Sokal & Rohlf der Spezialfall linearer Regression mit fehlerbehafteter unabhängiger Variable.

Die Sproß-/Wurzel-Allometrie (und nicht das Sproß:Wurzel-Verhältnis) sollte für die Weizensorte Minaret anhand der Daten aus dem Jahr 1995 berechnet werden. Sproß- (S) und Wurzel-Trockenmasse (R) verhalten sich zueinander wie (Causton & Venus 1981, S. 173):

$$S = a \cdot R^k \quad (16)$$

Nach ln-Transformation ergibt sich für Sproß/Wurzel eine sogenannte lineare Allometrie:

$$\ln S = \ln a + k \cdot \ln R \quad (17)$$

In der doppelt-logarithmischen Auftragung ist k die Steigung der Allometrie mit folgender Bedeutung: k ist das Verhältnis der Relativen Wachstumsraten von Sproß und Wurzel (Causton & Venus 1981, S. 181). Je größer k ist, desto stärker wird das Sproßwachstum gegenüber dem Wurzelwachstum gefördert. Weil die Wurzeltrockenmasse fehlerbelastet ist, kann man keine „normale“ Regression (Modell I Regression nach Sokal & Rohlf) durchführen. Stattdessen wurde hier die sogenannte „reduced major axis“ oder „geometric mean“ Regression nach den Angaben von Sokal & Rohlf angewendet. Im folgenden werden die benötigten Gleichungen präsentiert:

$$k = \pm \frac{SD(\ln S)}{SD(\ln R)} \quad (18)$$

SD steht für Standardabweichung.

$$\ln a = MW(\ln S) - k \cdot MW(\ln R) \quad (19)$$

ln a ist der Achsenabschnitt in der doppeltlogarithmischen Auftragung.

$$SE(k) = SE(b) \quad (20)$$

b stellt die Steigung der normalen Regression dar.

$$95\% CI = t_{(0,05;FG)} \cdot SE(k) \quad (21)$$

95%CI repräsentiert das 95% Konfidenzintervall für k; SE ist der Standardfehler von k, t der 5%-Grenzwert der t-Verteilung für die zugehörigen Freiheitsgrade. Signifikante Behandlungsunterschiede auf dem 5% Signifikanzniveau bestehen, wenn die Konfidenzintervalle einander nicht überlappen.

III.1.2 Der Weg zu einem kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modell

Für ein Verständnis, wie das Photosynthese-Modell nach Farquhar et al. (1980) aufgebaut ist und welche Rückschlüsse aus Veränderungen der A/c_i -Kurven nach Wachstum unter erhöhter CO_2 -/ O_3 -Konzentration gezogen werden können, ist Voraussetzung, daß man sich mit den Basiskonzepten der Kurven vertraut macht. Insofern beschäftigt sich der erste Kapitelabschnitt mit diesen Konzepten.

Der „Normalfall“ ist, daß A/c_i -Kurven mit offenen Photosynthese-Meßsystemen und angeschlossener Gasmischanlage aufgenommen werden (allgemein: Field et al. 1989; Beispiele: Sage et al. 1989, Harley & Sharkey 1991, Harley et al. 1992, Tuba et al. 1994). Wenige Autoren haben bisher geschlossene Meßsysteme für eine Aufnahme von A/c_i -Kurven eingesetzt (Beispiel: Pettersson & McDonald 1992). Von Erfahrungen, die mit der Aufnahme von A/c_i -Kurven durch ein geschlossenes Photosynthese-Meßsystem gemacht wurden, handelt der zweite Abschnitt.

Anhand von A/c_i -Kurven kann das Photosynthese-Modell von Farquhar et al. (1980) parametrisiert werden. Eine Beschreibung des Photosynthese-Modells nimmt der dritte Abschnitt vor. Eine Photosyntheserate läßt sich (nur) aus Umweltvariablen vorhersagen, wenn man das Photosynthese-Modell mit einem Stomata-Modell kombiniert. Folglich ist im letzten Abschnitt eine Beschreibung des empirischen Stomata-Modells zu finden.

Konzepte der A/c_i -Kurven

Der interzelluläre CO_2 -Partialdruck (c_i) berechnet sich auf der Angebotsseite aus stomatärer Leitfähigkeit für CO_2 ($g_s \text{ CO}_2$, Steigung der Angebotsfunktion) und dem CO_2 -Außenpartialdruck (c_a), wie Abbildung 3.1 zeigt. Das c_i ergibt sich bei Momentanmessung (**A aktuell**) als Schnittpunkt von Angebotsfunktion und Nachfragefunktion des Mesophylls. Die Nachfragefunktion des Mesophylls stellt die eigentliche A/c_i -Kurve dar. Der Bezug der Photosynthese auf c_i macht unabhängig von der Stomatareaktion.

Auf der A/c_i -Kurve existieren 3 Bereiche der Photosynthese-Limitation (Farquhar & von Caemmerer 1982, Harley & Sharkey 1991):

- 1) Bei niedrigem c_i limitiert die RubisCO die Photosynthese (**RubisCO-Limitation**). Die Kurve stellt einen kleinen Ausschnitt der Michaelis-Menten-Kinetik der RubisCO dar. Eine wichtige Größe ist hier die Anfangssteigung (**Carboxylierungseffizienz CE**), die mit der Zahl aktiver RubisCO-Zentren korreliert.
- 2) Es folgt eine Limitation durch Regeneration des Primärakzeptors RuBP, die v.a. bedingt ist durch die Lichtprozesse (**e^- -Transport-Limitation**).

3) Bei hohem c_i (bes. bei tiefer Temperatur) wird der Abtransport der Photosynthese-Produkte limitierend. Im Cytoplasma von Mesophyllzellen reichern sich Triosephosphate an, wodurch die Chloroplasten an anorganischem Phosphat P_i verarmen (**P_i -Limitation**, Harley & Sharkey 1991). Liegt eine P_i -Limitation vor, hemmt weitere Erhöhung des c_i charakteristischerweise die Photosynthese („reversed sensitivity of assimilation to CO_2 “). Bei Bedarf (niedrige Temperatur) wurde das Modell von Farquhar et al. (1980) nach Harley & Sharkey (1991) um die P_i -Limitation erweitert.

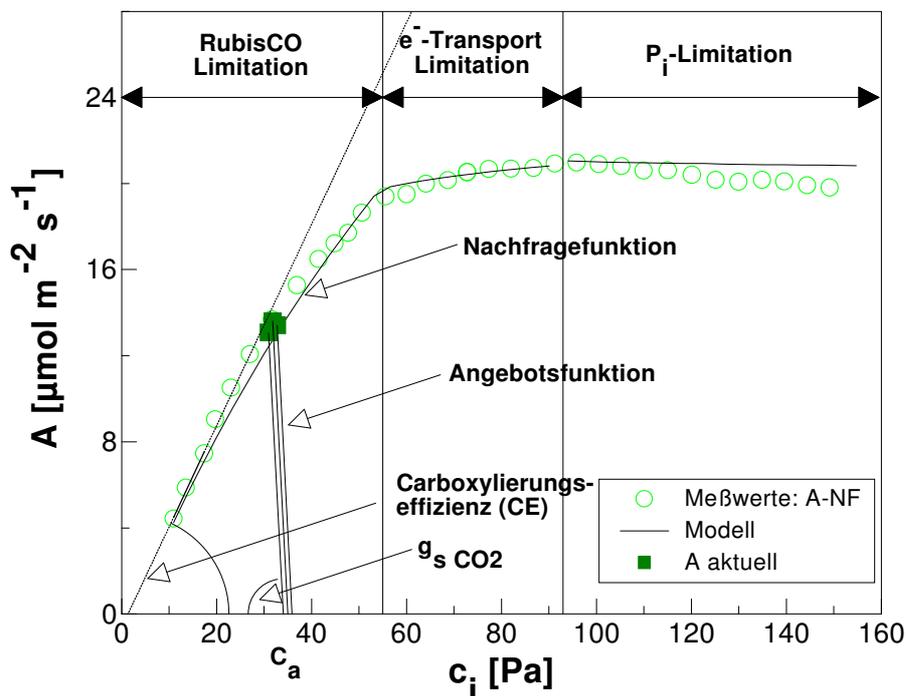


Abb. 3.1: Konzepte der A/c_i -Kurven am Beispiel: Weizensorte Minaret 1995, 2. Anzucht, Blüte, Behdlg. A-NF (PPFD = $1650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{Blatt}} = 21^\circ\text{C}$)

Die Aufnahme von A/c_i -Kurven mit einem geschlossenen Photosynthese-Meßsystem

Das geschlossene Photosynthese-Meßsystem LI-6200 (LI-COR, Lincoln, NE, USA) wurde für die Kurvenaufnahme eingesetzt. Bei der Kurvenaufnahme mit einem geschlossenen System muß eine hohe Anfangskonzentration eingestellt werden; durch die Blatt-Photosynthese selbst kommt es dann im geschlossenen Kreislauf zu einer Abnahme der CO_2 -Konzentration. Im Gegensatz zur Momentanmessung der Photosyntheserate herrscht bei der Kurvenaufnahme zeitweise ein hoher CO_2 -Konzentrationsgradient zwischen Kuvetten-Innerem und Außenluft. Deshalb wurde nach Angaben von LI-COR eine Korrektur der

Gaswechselberechnungen um die Leckrate durchgeführt (McDermitt 1991 „LI-COR application note 103“).

Pettersson & McDonald (1992) erhöhten die CO₂-Anfangskonzentration im LI-6200, indem sie ausgeatmete Luft am Umschaltventil zwischen offenem und geschlossenem Modus einbliesen. Ausatemluft enthält bekanntlich Kohlendioxid in einer Konzentration von ungefähr 4-5 Vol.%. Da das Blatt der hohen Konzentration über einen längeren Zeitraum ausgesetzt war und es einige Minuten dauerte, bis die Konzentration so weit (auf ca. 2000 ppm) abgesunken war, daß der Meßbereich des Infrarot-Gasanalytators (IRGA) erreicht war, kamen mir Zweifel, ob die Photosynthese durch das Kohlendioxid nicht geschädigt wird. Probleme kann auch der hohe Wasserdampfgehalt der ausgeatmeten Luft verursachen. Das System wurde durch eine Konstruktion verbessert, die für eine CO₂-Injektion geeignet war: Mit einer gasdichten Hamilton-Spritze (1000µl) wurde Kohlendioxid am oben erwähnten Umschlagventil durch eine GC-Membran in den Kreislauf injiziert, um eine Anfangskonzentration von ca. 1500 ppm einzustellen. Dafür wurden bei einem Gesamtvolumen des Systems von 566 cm³ ca. 600µl reines Kohlendioxid benötigt, das aus der Gasversorgung der Open-Top-Anlage aufgenommen wurde. In der Zeit, die dies erforderte (ca. 5-10 min.), konnte sich die Pflanze an das sättigende Lichtangebot (PPFD = 1650 µmol m⁻² s⁻¹) des Halogenstrahlers adaptieren. Bei der 2. Anzucht wurde noch vor der Kurvenaufnahme die aktuelle Photosyntheserate gemessen. Die Start-Injektion mußte wegen der hohen Flußrate im System sehr schnell (ca. 5 s) erfolgen, damit nicht ein Teil des injizierten Kohlendioxids das System schon wieder verlassen hatte.

Durch die Blattphotosynthese nahm die CO₂-Konzentration im geschlossenen Kreislauf ab, bis der Kompensationspunkt erreicht war. Je nach eingespannter Blattfläche dauerte dieser Vorgang 30-45 Minuten. Das System wurde so programmiert, daß eine Photosyntheserate berechnet wurde aus der Zeit, die jeweils für die Abnahme der CO₂-Außenkonzentration um 30 ppm nötig war. Es handelte sich also um eine dynamische Methode der Kurvenaufnahme. Nach McDermitt et al. (1989) zeigten Kurven, die mit dem geschlossenen LI-6200-Photosynthesemeßsystem aufgenommen wurden, eine hervorragende Übereinstimmung mit simultan von einem offenen Meßsystem gemessenen. Eigene Versuche, übereinstimmende Kurven simultan mit dem LI-6200 und dem Waltz-Minikuvettensystem der Arbeitsgruppe von Prof. Esser aufzunehmen, waren weniger erfolgreich. Da für Farquhar et al. (1980) „steady state“-Bedingungen Voraussetzung sind, blieben Zweifel an der dynamischen

Methode der Kurvenaufnahme. Aus den Ergebnissen jedoch folgt die Vertrauenswürdigkeit der Methode (siehe Kapitel III.2.5.4).

Durch den CO₂-Absorber aus Natronkalk (= Gemisch aus NaOH, KOH, Ca(OH)₂, fest), der über ein Ventil seriell in den Kreislauf geschaltet werden kann und normalerweise der Nullpunkt-Kalibration des IRGA dient, war es möglich, die CO₂-Konzentration im System bis ungefähr auf Null zu erniedrigen. So konnte ein Kurvenabschnitt unterhalb des Kompensationspunktes generiert werden. In diesem Abschnitt war das System so programmiert, daß jede Veränderung der CO₂-Außenkonzentration um 4 µmol mol⁻¹ zur Berechnung einer Photosyntheserate führte. Durch Photorespiration und Atmung erhöhte sich in diesem Kurvenabschnitt die CO₂-Konzentration und näherte sich dem CO₂-Kompensationspunkt von unten an. Dem ganzen lag die Idee zugrunde, daß sich eine bessere Abschätzung der Carboxylierungseffizienz vornehmen läßt, wenn oberhalb und unterhalb des Kompensationspunktes Datenpunkte vorliegen. Nachdem eine lineare Regression durchgeführt worden war, welche Datenpunkte oberhalb und unterhalb des Kompensationspunktes einbezog, zeigte eine Analyse der Residuen aber Abweichungen von der Linearität. Dies erinnert an den Kok-Effekt, der das Verhalten von Lichtsättigungskurven unterhalb des Lichtkompensationspunktes kennzeichnet und dessen biologische Bedeutung darin liegt, daß er Unterschiede der Atmung im Licht und im Dunkeln sichtbar macht (Villar et al. 1994). Ob das hier gefundene Verhalten eine biologische Bedeutung hat, wurde nicht hinterfragt. Auf jeden Fall wurden bei der weiteren Auswertung Daten unterhalb des Kompensationspunktes ausgeschlossen.

Für die Diagnose einer P_i-Limitation haben A/c_i-Kurven eine Bedeutung, die bei reduzierter Sauerstoffkonzentration (2% O₂) aufgenommen werden (Sharkey 1985, Harley & Sharkey 1991). Charakteristisch für eine P_i-Limitation ist, daß die Photosynthese absinkt, wenn die Photorespiration durch Verwendung einer 2%igen Sauerstoffkonzentration unterdrückt wird. Die „Bruttophotosynthese“, die man bei 2% O₂ mißt, liegt damit unterhalb der „Nettophotosynthese“ (gemessen bei 21% O₂). Harley & Sharkey (1991) erklären dieses Verhalten mit einer Phosphatfreisetzung, die mit der Photorespiration verbunden ist und die die Phosphat-Limitation der Photosynthese abschwächt. Technisch wird bei offenen Photosynthese-Meßsystemen eine Gaszusammensetzung mit reduzierter Sauerstoffkonzentration erzeugt, indem man die Gasmischanlage anstelle von Luft und Kohlendioxid mit Stickstoff und Kohlendioxid betreibt. Es entstand die Idee, die Praxis des offenen Systems auf das geschlossene System zu übertragen und eine Kurvenaufnahme bei reduzierter Sauerstoffkonzentration durchzuführen. Hierzu wurde an das Umschlagventil ein mit Stickstoff gefüllter Luftballon

angeschlossen. Nachdem das System eine Zeit lang im offenen Modus CO_2 - und O_2 -freie Luft aus dem Ballon gesogen hatte, wurde wiederum CO_2 auf die beschriebene Weise injiziert, um eine hohe CO_2 -Anfangskonzentration zu erzeugen, und dann das Ventil auf geschlossenen Modus umgestellt. Danach erfolgte die Kurvenaufnahme wie bereits beschrieben.

Allgemein traten bei der Aufnahme von A/c_i -Kurven folgende Probleme auf:

- 1) Die ersten Photosyntheseraten bei hohem c_i lagen vielfach niedrig, d.h. es dauerte eine gewisse Zeit bis sich die Flüsse stabilisiert hatten. Solche Werte wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt.
- 2) Wie sich herausstellte, war es notwendig, die relative Feuchte im System konstant zu halten. Geschah dies nicht, resultierte aus dem Drift der relativen Feuchte und der damit verbundenen Stomata-Reaktion vermutlich eine Fehlberechnung der interzellulären CO_2 -Konzentration, erkennbar an einer für das berechnete c_i zu niedrigen Photosyntheserate. Auch hier war das Mittel der Wahl, solche Werte nicht zu berücksichtigen.
- 3) Nimmt man eine Kurve bei reduzierter O_2 -Konzentration auf, ist der Konzentrationsgradient für Sauerstoff bedeutend höher als für Kohlendioxid. Insofern spielen für Sauerstoff Lecks im System eine größere Rolle. Wegen der größtenteils höheren Bruttophotosynthese war der Zeitraum kürzer, der für die Kurvenaufnahme bei reduzierter O_2 -Konzentration erforderlich war. Dies war natürlich von Vorteil. Trotzdem: Wenn bei der Kurvenaufnahme kein Sauerstoff eingedrungen wäre, sollte das eingespannte Blatt auch am Ende keine Photorespiration und keine Atmung zeigen und die Kurve müßte gegen einen Kompensationspunkt $c_i = 0$ Pa streben. Tatsächlich wurden mit $R_D = 0$ aber Kompensationspunkte zwischen 0,61 und 0,8 Pa bestimmt. Daraus wurde geschätzt, daß die Sauerstoffkonzentration während der Messung stets unter 5% blieb, jedoch nicht unter 2%.
- 4) Meist lag die bei reduzierter Sauerstoffkonzentration aufgenommene Kurve in einem Bereich hoher c_i deutlich unterhalb der am gleichen Blatt aufgenommenen normalen A/c_i -Kurve, obwohl diese in dem Bereich kein Anzeichen für eine P_i -Limitation aufwies. Dies wurde als langsame Erholung der Photosynthese von dem anfänglichen Einstrom CO_2 -freien Stickstoffs gedeutet. Bei der Auswertung wurde der Bereich hoher c_i für O_2 -reduzierte Kurven ausgegrenzt. Für die Diagnose einer P_i -Limitation waren diese Kurven also so nicht geeignet. Im Ergebnisteil (Kapitel III.2) wurde deshalb auf eine Darstellung der Ergebnisse aus A/c_i -Kurven, die bei reduzierter Sauerstoffkonzentration aufgenommen wurden, verzichtet.

Hier soll aber mit Abbildung 3.2 ein Beispiel gebracht werden, das beide an einem Blatt aufgenommenen Kurven enthält. Einerseits zeigen die Kurven eine gelungene Übertragung

der Praxis offener Meßsysteme auf das geschlossene, andererseits wird deutlich erkennbar, wie eine kurzfristig erhöhte CO₂-Konzentration das Verhältnis von Nettophotosynthese (Förderung) und Photorespiration (Hemmung) beeinflusst.

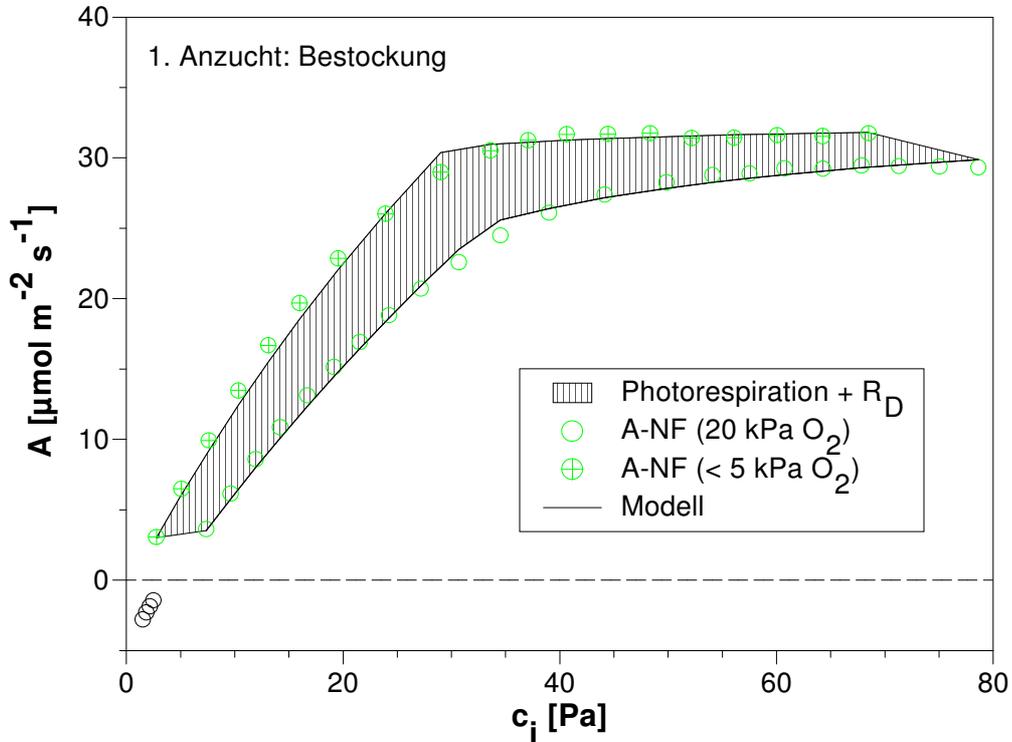


Abb. 3.2: Bei normaler und reduzierter Sauerstoffkonzentration aufgenommene A/c_i -Kurven am Beispiel Weizensorte Minaret 1995, 1. Anzucht, Bestockung, A-NF. Meßbedingungen: $PPFD = 1650 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{Blatt}} = 28^\circ\text{C}$. Der schraffierte Bereich entspricht Photorespiration incl. Atmung (R_D).

Das Photosynthese-Modell

Das verwendete Photosynthese-Modell ist eine nach Sharkey (1985) modifizierte Version des Modells von Farquhar, von Caemmerer & Berry (1980). Sharkey führte zusätzlich die Phosphat-Limitation in das Modell ein, die auftritt, wenn in der Pflanze ein Kohlenhydratrückstau entsteht, sich Triosephosphate im Cytosol von Mesophyllzellen anreichern und deren Chloroplasten an anorganischem Phosphat verarmen.

Die Nettoassimilation (A) ist danach gegeben durch:

$$A = V_c \cdot \left(1 - \frac{0,5 \cdot O}{\tau \cdot C_i}\right) - R_D = \min\{W_c, W_j, W_p\} \cdot \left(1 - \frac{0,5 \cdot O}{\tau \cdot C_i}\right) - R_D \quad (22)$$

(V_c = Carboxylierungsrate der RubisCO; O, C_i = CO₂-, O₂-Partialdruck; R_D = „day respiration“ Respiration im Licht; τ = Spezifitätsfaktor der RubisCO; min = Minimum)

W_c , W_j , W_p beschreiben darin die limitierenden Prozesse in den 3 Limitationsbereichen der A/c_i -Kurve.

1) Die RubisCO-Limitation ist ausschließlich abhängig von der Enzymcharakteristik der RubisCO:

$$W_c = \frac{V_{C_{\max}} \cdot C_i}{C_i + K_m} \quad (23)$$

($V_{C_{\max}}$ = maximale Carboxylierungsrate der RubisCO, K_m = Michaelis-Menten-Konstante der RubisCO = $K_c (1+O/K_o)$)

Harley et al. (1992) haben den Bereich über die aus einem biochemischen Experiment bekannte Temperaturabhängigkeit von K_c , K_o (Michaeliskonstanten für Carboxylierung, Oxygenierung) und τ modelliert. Für Weizen ergaben sich bei dieser Vorgehensweise starke Abweichungen von den Daten (Daten nicht gezeigt). Auf Anregung von Dipl. Physiker J. Hoffstadt aus der Arbeitsgruppe von Prof. Esser und abweichend von Harley et al. wurde deshalb hier für die Modellierung der RubisCO-Limitation CE in den Mittelpunkt gestellt.

Für A gilt dann bei Vorliegen der RubisCO-Limitation:

$$A = \frac{V_{C_{\max}} \cdot (C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_m} - R_D \quad (24)$$

(Γ^* = Scheinbarer Kompensationspunkt nach Addition von R_D)

Durch Differentiation dieser Gleichung nach c_i erhält man nach Farquhar & von Caemmerer (1982):

$$\frac{dA}{dC_i} = V_{C_{\max}} \cdot \frac{\Gamma^* + K_m}{(C_i + K_m)^2} \quad (25)$$

An Γ^* ergibt sich daraus CE nach:

$$\frac{dA}{dC_i} = CE = \frac{V_{C_{\max}}}{\Gamma^* + K_m} \quad (26)$$

CE ließ sich aus einer A/c_i -Kurve ermitteln wie folgt: Zunächst wurde ein mittleres R_D auf die Werte addiert. Zugrundegelegt wurden $0,82 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aus $n=16$ Messungen der Dunkelatmung bei 30°C sowie $0,27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 21°C . An die 3 Werte mit dem niedrigsten c_i wurde (wie in Abb. 3.1 zu sehen) eine Gerade angepaßt. Deren Steigung war CE, deren Schnittpunkt mit der x-Achse Γ^* .

Setzt man (26) in (24) ein, ergibt sich eine Gleichung mit einer Unbekannten, nämlich K_m :

$$A = CE \cdot \frac{(C_i - \Gamma^*) \cdot \left(1 + \frac{\Gamma^*}{K_m}\right)}{\left(\frac{C_i}{K_m} + 1\right)} - R_D \quad (27)$$

$$A = W_j \cdot \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right) - R_D \quad (28)$$

K_m und J_{\max} (siehe unter 2) wurden über das Minimum der Gleichungen (27) und (28) mittels Nichtlinearer Regression (SPSS für WINDOWS, Version 6.1.3) simultan geschätzt. Das Minimum der Gleichungen (27) und (28) wurde an Daten angepaßt, die aus dem c_i -Bereich stammten, in dem die Photosynthese mit zunehmendem c_i anstieg.

$V_{C \max}$ ist dann:

$$V_{C \max} = CE \cdot (\Gamma^* + K_m) \quad (29)$$

2) Die weiteren Schritte der Modellierung erfolgten nach Harley et al. (1992) sowie Harley & Baldocchi (1995). Die Limitation durch die e^- -Transportrate (J) ergibt sich aus:

$$W_j = \frac{J \cdot C_i}{4 \cdot (C_i + 2 \cdot \Gamma^*)} \quad (30)$$

Diese Gleichung setzt indirekt voraus, daß vier Elektronen ausreichend ATP und NADPH für die RuBP-Regeneration im Calvin-Zyklus erzeugen (Farquhar & von Caemmerer 1982).

Die Lichtabhängigkeit von J ist gegeben durch:

$$J = \frac{\alpha \cdot I}{\left(1 + \frac{\alpha^2 \cdot I^2}{J_{\max}^2}\right)^{1/2}} \quad (31)$$

(α = Effizienz der Lichtenergie-Konversion auf der Basis eingestrahlt Lichts [mol e^- /mol Photonen] wird mit 0,24 angenommen, I = Photonenflußdichte [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], J_{\max} = lichtgesättigte e^- -Transportrate)

J_{\max} ist temperaturabhängig über die Arrhenius-Gleichung (Harley et al. 1992):

$$J_{\max} = \frac{\exp\left[c - \Delta H_a / (R \cdot T_k)\right]}{1 + \exp\left[(\Delta S \cdot T_k - \Delta H_d) / (R \cdot T_k)\right]} \quad (32)$$

(R = Gaskonstante, T_k = Blattemperatur [K], c = Konstante, ΔH_a = Aktivierungsenergie, ΔH_d = Deaktivierungsenergie, ΔS = Entropieterm)

3) Für die P_i-Limitation gilt:

$$W_p = 3 \cdot TPU + \frac{V_c \cdot \Gamma^*}{C_i} \quad (33)$$

(TPU [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] = Triosephosphatverbrauch)

TPU wurde durch nichtlineare Regression geschätzt. Zugrundegelegt wurde der Bereich der Daten, in dem die Photosynthese mit zunehmendem c_i abfiel.

Das Stomata-Modell

Die interzelluläre CO₂-Konzentration kommt zustande durch das Zusammenspiel der Photosynthese-Eigenschaften des Mesophylls und der Stomataleitfähigkeit für Wasserdampf (g_s). c_i wird als unabhängige Variable im Photosynthese-Modell benötigt. c_i ergibt sich auf der „Angebotsseite“ (siehe oben, Abbildung 3.1) aus:

$$C_i = C_a - \frac{A \cdot 1,6 \cdot 100}{g_s} \quad (34)$$

(C_a = CO₂-Partialdruck außerhalb der Grenzschicht, 1,6 = Verhältnis der Diffusivitäten für CO₂ und H₂O, 100 = Korrektur, wenn A in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und g_s in $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Um die Photosyntheserate (nur) aus Umweltvariablen vorhersagen zu können, ist es notwendig, das Modell der Assimilation mit einem Stomata-Modell zu kombinieren. Mangels mechanistischer Modelle mußte ein empirisches Modell des Stomataverhaltens herangezogen werden. Harley et al. (1992) haben sich eines vereinfachten Ball, Woodrow & Berry-Modells (Ball et al. 1987) bedient. Ball et al. (1987) beschrieben die Stomataleitfähigkeit für Wasserdampf durch die lineare Gleichung (vor \approx):

$$g_s = g_0 + g_1 \cdot \frac{A \cdot h_s}{C_s} \approx g_0 + g_1 \cdot \frac{A \cdot RH}{C_a} \quad (35)$$

(h_s und C_s = Relative Feuchte und CO₂-Partialdruck an der Blattoberfläche innerhalb der Grenzschicht, g_0 = Minimale Stomataleitfähigkeit im Lichtkompensationspunkt bei $A = 0$, g_1 = Empirischer Sensitivitätskoeffizient der Stomataleitfähigkeit gegenüber Assimilation, CO₂-Partialdruck, Feuchte und Temperatur)

Die von Harley et al. (1992) eingeführte Modifikation (nach \approx) bestand in einem Ersatz der Relativen Feuchte und des CO₂-Partialdrucks innerhalb der Grenzschicht durch entsprechende Werte außerhalb der Grenzschicht (RH, C_a). Wegen der hohen Ventilationsrate, die in Kuvetten erreicht wird und die den Einfluß der Grenzschicht minimiert, wird der so eingeführte Fehler gering sein.

Leuning (1995) modifizierte das Ball, Woodrow & Berry Modell der Stomataleitfähigkeit wie folgt:

$$g_s = g_0 + a_1 \cdot \frac{A}{[(c_s - \Gamma) \cdot (1 + D_s/D_0)]} \quad (36)$$

(D_s und c_s = Wasserdampfsättigungsdefizit und CO_2 -Konzentration an der Blattoberfläche innerhalb der Grenzschicht, D_0 und a_1 = Empirische Koeffizienten, Γ = CO_2 -Kompensationspunkt)

Nach Leuning verbesserte die Einführung von Γ das Modellverhalten bei niedrigen c_s -Werten. Die hyperbolische Abhängigkeit der Stomataleitfähigkeit vom Wasserdampfsättigungsdefizit, die die lineare Abhängigkeit von der Relativen Feuchte ersetzte, beschrieb in Leuning's Artikel das Verhalten von Leitfähigkeit und interzellulärer CO_2 -Konzentration auf Variation der Luftfeuchte besser. Die Modellparameter D_0 und a_1 zeigen eine hochgradige negative Korrelation, d.h. die Wahl des einen beeinflusst die Schätzung des anderen. D_0 wurde von Leuning festgehalten mit dem Ergebnis, daß das Modell sich wiederum (wie bei Ball et al. 1987) auf eine Geradengleichung reduziert — freilich mit anderer Abhängigkeit von der Luftfeuchte. Beste Resultate wurden durch das Leuning-Modell erreicht, wenn die Pflanzen gut mit Wasser versorgt waren.

In diesem Experiment wurde das vereinfachte Stomata-Modell nach Harley et al. (1992) anhand von 1994 an der Weizensorte Minaret erhobenen Daten der Stomataleitfähigkeit parametrisiert. Bei Anwendung des kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells muß für c_i iterativ eine Lösung gefunden werden, da A und g_s voneinander abhängig sind. Mittels Gleichung (22) und (36) konnten für ein Start- c_i Photosyntheserate A und Stomataleitfähigkeit g_s errechnet werden. c_i wurde dann solange variiert, bis Gleichung (35) erfüllt war. Praktisch wurde die Iteration in EXCEL 4.0 für WINDOWS mit dem Befehl „Zielwertsuche“ durchgeführt. Wegen der oben geschilderten Vorteile wurde zusätzlich überprüft, ob das Modell von Leuning (1995) bei der Parametrisierung einen besseren Fit ergab.

III.2 Der Kohlenstoffhaushalt von Weizenpflanzen in der Interaktion erhöhter CO₂-, O₃-Konzentration und Stickstoffversorgung

III.2.1 Oberirdische Biomasse, Harvest-Index und Ertrag zur Erntereife

Dieses Kapitel gibt Antworten auf die speziellen Fragen: „Welche CO₂-Förderung der Oberirdischen Trockenmasse trat zur Erntereife auf?“ und „Blieb die Förderung des Kornertrages zur Erntereife — eine Kohlenstoffsinken-Reaktion — hinter der Wachstumsförderung zurück?“

Zur Klärung wurden an zwei Sommerweizensorten Biomasse-Ernten zur Reife durchgeführt: 1994 wurde hierfür die Sorte Nandu exponiert, 1995 die Sorte Minaret. Tabelle 3.1 stellt dar, welchen Einfluß Exposition und Stickstoffdüngung auf Oberirdische Biomasse und Ertrag hatten.

Bei der Sommerweizensorte Nandu steigerte die höchste CO₂-Stufe oberirdische Trockenmasse und Ertrag um ca. 50% in der „+Düngung“ und um ca. 40% in der „-Düngung“. Der Zuwachs des Ertrages blieb kaum hinter dem der oberirdischen Trockenmasse zurück. Während CO₂ in der „-Düngung“ die Bestockung in der gleichen Größenordnung wie die Biomasse förderte, lag die Bestockungsreaktion auf CO₂-Begasung in der „+Düngung“ niedriger. Dieses Ergebnis läßt sich interpretieren als stärkere CO₂-Förderung des Wachstums einzelner Triebe in der „+Düngung“. Der einzige Einfluß, den Ozonerhöhung auf die Parameter der Sorte Nandu in Tabelle 3.1 hatte, war eine Förderung der Bestockungstriebe. Die N-Versorgung der „+Düngung“ förderte alle Parameter höchstsignifikant mit Ausnahme der Bestockung (einfach signifikant). Die Düngung war damit 1994 die einzige Behandlung, die auf den Harvest-Index Einfluß nahm. Bei der Sommerweizensorte Nandu trat keine Reduktion des Wachstums durch Ozon auf.

Die Sorte Minaret zeigte 1995 in der „+Düngung“ eine CO₂-Förderung von oberirdischer Biomasse und Ertrag um ca. 50%, vergleichbar derjenigen für die Sorte Nandu im Jahr zuvor. Die Förderung in der „-Düngung“ fiel mit 30% schwächer aus als bei Nandu. Weil die Reaktion auf Düngung je nach CO₂-Konzentration unterschiedlich ablief, ergab die Varianzanalyse hochsignifikante Interaktionen CO₂ x Düngung. Auch bei dieser Sorte blieb der Zuwachs des Ertrages nicht hinter dem der oberirdischen Trockenmasse zurück. Ozonbegasung führte nur in der Behandlung A320-NF1,5; +Düngung zu deutlich reduzierter Trockenmasse und reduziertem Ertrag. CO₂-Exposition nahm auf die Bestockung weniger Einfluß als bei der Sorte Nandu; dies bedeutet, daß das stärkere Wachstum einzelner Triebe einen größeren Beitrag zur

CO₂-Wachstumsförderung geleistet hat. Die Bestockung stand stärker unter dem Einfluß von Ozon und Düngung als unter dem von CO₂. Die höchste CO₂-Stufe förderte in der „+Düngung“ die Bestockung nur, wenn sie nicht mit Ozonbegasung kombiniert war. Der Harvest-Index war durch die Behandlungen nicht verändert. Eine Ausnahme stellte die Behandlung A160-NF; +Düngung dar: Hier war der Harvest-Index erniedrigt. Dieses Ergebnis ist verantwortlich für den hochsignifikanten CO₂-Einfluß der Varianzanalyse.

Nach der Beschreibung der interaktiven Wirkung von Kohlendioxid, Ozon und N-Versorgung kann nun die zweite eingangs gestellte Frage folgendermaßen beantwortet werden: Bei beiden Sorten förderte erhöhte CO₂-Konzentration Oberirdische Biomasse und Ertrag in gleichem Ausmaß; sie ließ den Harvest-Index unverändert.

1994 wurde an der Sorte Minaret ein Zusatzexperiment zum Kohlenhydrat-Gehalt der Halme durchgeführt. In diesem Jahr förderte CO₂-Begasung (A320-NF, +Düngung) die oberirdische Biomasse der Sorte Minaret um 49,7% und den Ertrag um 43,2% (vgl. Kapitel III.2.4.4).

Kurzzusammenfassung:

- Sortenspezifische Unterschiede in der Reaktion auf CO₂-Exposition, z.B. in der Bestockungsreaktion, traten auf.
- Die Sorte Nandu zeigte in der höchsten CO₂-Stufe einen Zuwachs von oberirdischer Trockenmasse und Ertrag um 50% in der +Dgg., um 40% in der -Dgg.. In der -Dgg. wurde nur die Bestockung, in der +Dgg. auch das Einzeltriebwachstum gefördert. N-Mangelversorgung reduzierte den Harvest-Index. Ozon förderte die Bestockung, führte aber nicht zu reduziertem Wachstum und Ertrag.
- Zuwächse der Sorte Minaret betragen in der höchsten CO₂-Stufe 50 und 30% in der +Dgg. bzw. -Dgg.. Die Reaktion in den beiden Düngestufen war damit unterschiedlich genug für den varianzanalytischen Befund einer Interaktion CO₂ x Dgg.. Im Vergleich mit Nandu war der Anteil des Einzeltriebwachstums an der CO₂-Förderung stärker. Die Förderung der Bestockung in der höchsten CO₂-Stufe blieb bei Ozonbegasung aus. Dies war für Minaret der einzige signifikante Ozoneffekt auf Biomasse und Ertrag.
- Die CO₂-Förderung von Wachstum und Ertrag war identisch; der Harvest-Index verschob sich durch CO₂ nicht.

Tab. 3.1:

Wachstum und Ertrag der Sommerweizensorten Nandu im Jahr 1994 und Minaret im Jahr 1995.

Behandlungsvergleich (% Diff. = % Differenz)

Ergebnisse der 2-(3-)faktoriellen Varianzanalysen

Sorte Nandu im Jahr 1994					
Behandlung	Dgg.	Oberirdische Biomasse [g/Topf]	Zahl der Triebe	Kornertrag [g/Topf]	Harvest-Index
A-NF1,5	+	13,64	6,25	6,32±0,48	0,46±0,030
A-NF	+	12,46	6,00	5,72±0,98	0,46±0,016
A160-NF	+	17,38	7,75	7,90±0,63	0,45±0,022
A320-NF	+	18,73	7,63	8,41±0,69	0,45±0,018
A320-NF1,5	+	19,40	9,25	8,66±0,48	0,45±0,032
A-NF	-	10,89	5,88	4,71±0,78	0,40±0,021
A160-NF	-	13,88	7,50	5,97±0,87	0,41±0,016
A320-NF	-	15,66	8,29	6,58±0,36	0,40±0,016
Vergleich	Dgg.	Oberirdische Biomasse [% Diff.]	Zahl der Triebe [% Diff.]	Kornertrag [% Diff.]	Harvest-Index [% Diff.]
A-NF/A-NF1,5	+	+8	+4	+10	0
A320-NF/A320-NF1,5	+	+4	+21	+3	0
A-NF/A160-NF	+	+39	+29	+29	-2
A-NF/A320-NF	+	+50	+27	+47	-2
A-NF/A160-NF	-	+27	+28	+27	+3
A-NF/A320-NF	-	+44	+41	+40	0
Varianzanalyse: Variationsursache		P-Werte für Oberirdische Biomasse	P-Werte für Zahl der Triebe	P-Werte für Kornertrag	P-Werte für Harvest-Index
Faktor CO ₂		0,000	0,000	0,000	
Faktor Dgg.		0,000	0,042	0,000	0,000
Interaktion CO ₂ x Dgg.					
Faktor CO ₂		0,000	0,000	0,000	
Faktor O ₃			0,011		
Interaktion CO ₂ x O ₃					

Fortsetzung Tab. 3.1:

Wachstum und Ertrag der Sommerweizensorten Nandu im Jahr 1994 und Minaret im Jahr 1995.

Behandlungsvergleich (% Diff. = % Differenz)

Ergebnisse der 2-(3-)faktoriellen Varianzanalysen

Sorte Minaret im Jahr 1995					
Behandlung	Dgg.	Oberirdische Biomasse [g/Topf]	Zahl der Triebe	Kornertrag [g/Topf]	Harvest-Index
A-NF1,5	+	11,26±0,99	9,44±1,81	5,57±0,71	0,49±0,027
A-NF	+	11,81±1,41	9,69±2,36	5,61±0,75	0,48±0,025
A160-NF	+	13,60±1,43	11,00±1,75	6,11±0,73	0,45±0,028
A320-NF	+	17,80±1,05	10,75±1,65	8,60±0,56	0,48±0,017
A320-NF1,5	+	15,71±1,54	11,10±0,57	7,33±0,81	0,47±0,014
A-NF1,5	-	10,39±1,05	7,44±2,13	5,14±0,92	0,49±0,049
A-NF	-	10,83±0,96	8,38±1,89	5,11±0,45	0,47±0,020
A160-NF	-	12,43±1,18	9,81±1,94	5,80±0,53	0,47±0,025
A320-NF	-	14,06±1,72	9,44±1,86	6,67±0,88	0,47±0,021
A320-NF1,5	-	14,39±0,90	10,00±1,05	6,84±0,38	0,48±0,013
Vergleich	Dgg.	Oberirdische Biomasse [% Diff.]	Zahl der Triebe [% Diff.]	Kornertrag [% Diff.]	Harvest-Index [% Diff.]
A-NF/A-NF1,5	+	-5	-3	-1	+2
A320-NF/A320-NF1,5	+	-12	+3	-15	-2
A-NF/A160-NF	+	+15	+14	+9	-6
A-NF/A320-NF	+	+51	+11	+53	0
A-NF/A-NF1,5	-	-4	-11	+1	+4
A320-NF/A320-NF1,5	-	+2	+6	+3	+2
A-NF/A160-NF	-	+15	+17	+14	0
A-NF/A320-NF	-	+30	+13	+31	0
Varianzanalyse: Variationsursache		P-Werte für Oberirdische Biomasse	P-Werte für Zahl der Triebe	P-Werte für Kornertrag	P-Werte für Harvest-Index
Faktor CO ₂		0,000	0,006	0,000	0,002
Faktor Dgg.		0,000	0,001	0,000	
Interaktion CO ₂ x Dgg.		0,000		0,000	
Faktor CO ₂		0,000		0,000	
Faktor Dgg.		0,000	0,000	0,000	
Faktor O ₃		0,009	0,000	0,049	
2-fache Interaktion		0,003 CO ₂ x Dgg		0,01 CO ₂ x Dgg	
		0,016 Dgg x O ₃		0,01 Dgg x O ₃	
3-fache Interaktion		0,028		0,019	

III.2.2 Das Wachstum der Gesamtpflanze

Das vorliegende Kapitel beantwortet die speziellen Fragen, ob das Weizen-Wachstum nur temporär durch erhöhtes CO₂ gefördert wurde und ob gleich große Pflanzen stets durch CO₂ im Wachstum gefördert wurden.

Hierzu wurde 1995 eine funktionale Wachstumsanalyse an der Sorte Minaret durchgeführt. Ernten wurden im wöchentlichen Abstand vorgenommen; empirische Modelle kamen für die Wachstumsbeschreibung der Gesamtpflanzen zur Anwendung.

Die Modellbildung für die Oberirdische Trockenmasse

An die ln-transformierten Daten der oberirdischen Trockenmasse wurden Polynome vom Grad 3 angepasst (vgl. Tabelle 3.2). Die Voraussetzungen Varianzhomogenität und Normalverteilung der Residuen waren in allen Fällen gegeben. Es traten keine Transformationsprobleme auf. Die Anpassung an die transformierten Daten gelang sehr gut: Das niedrigste „adjusted R²“ betrug 0,968.

Tab. 3.2: Die empirischen Modelle für die Oberirdische Trockenmasse
 (B = Parameter der Funktion, n = Zahl der Datenpunkte, p = Zahl der Parameter, Mallows' Cp = Stat. Maßzahl für Wahl des Polynomgrades (Cp ≤ p, Cp = Minimum), adj. R² = adjusted R², K-S = Kolmogoroff-Smirnoff-Test, Sh-W = Shapiro-Wilks-Test, Bes. = Besonderheit (s. unten))

Exposition Behandlung	Dgg.	B ₀	B ₁	B ₂	B ₃	n	p	Cp (x ² /x ³)	adj. R ²	K-S/ Sh-W	Bes.
A-NF	+	-6,31741	0,25746	-0,00250	8,01E-06	64	4	17,97	0,970		
A-NF1,5	+	-8,49280	0,34818	-0,00378	1,39E-05	23	4	15,32	0,981		①
A160-NF	+	-9,30110	0,36920	-0,00380	1,30E-05	64	4	54,18	0,987		
A320-NF	+	-8,30547	0,32508	-0,00310	9,67E-06	64	4	52,75	0,989		
A320-NF1,5	+	-7,92616	0,31246	-0,00298	9,26E-06	46	4	13,63	0,984		
A-NF	-	-6,24863	0,24701	-0,00226	6,60E-06	64	4	9,77	0,968		
A-NF1,5	-	-7,03524	0,27243	-0,00266	8,82E-06	23	4	31,18	0,991		①
A160-NF	-	-9,75452	0,39349	-0,00419	1,49E-05	63	4	78,79	0,987		②
A320-NF	-	-7,09696	0,26766	-0,00232	6,17E-06	64	4	7,77	0,979		
A320-NF1,5	-	-7,77118	0,30525	-0,00289	8,88E-06	46	4	16,87	0,988		

Besonderheiten: ① 1 Kammer, ② 1 Ausreißer

Der Einfluß von Exposition und Düngung auf die oberirdische Trockenmasse und deren Wachstumsrate

Abbildung 3.1 ist der Einfluß von CO₂-Exposition und Düngung auf die Oberirdische Trockenmasse zu entnehmen. Vom ersten Erntetermin, dem Tag 33, bis zum Tag 55 nach Aussaat befanden sich die Weizenpflanzen in ihrer exponentiellen Wachstumsphase, erkenn-

bar am linearen Anstieg der Trockenmasse in der logarithmischen Auftragung. Danach wurde das Wachstum schwächer; spätestens ab dem Tag 90 nahm die Trockenmasse nicht weiter zu.

Deutlich wird in Abbildung 3.1 die Interaktion CO_2 x Düngung: Ein signifikanter Unterschied durch Düngung trat in der Behandlung A320-NF etwa ab dem 65. Tag nach Aussaat auf, der Unterschied in A160-NF war nicht-signifikant, unter heutiger CO_2 -Konzentration war kein düngungsbedingter Unterschied feststellbar. Um die Werte des „adjusted R^2 “ transparent zu machen, sind in Abbildung 3.1 auch die zugrundeliegenden Datenpunkte eingezeichnet — ein Konzept, das in den weiteren Kapiteln beibehalten wird.

Die Interaktion CO_2 x Düngung führte dazu, daß die CO_2 -bedingte Förderung in der Behandlung A320-NF, +Düngung wesentlich stärker ausfiel als in der „-Düngung“ (vgl. Abbildungen 3.2 a,b). Überraschend war das Ergebnis, daß Weizenpflanzen offensichtlich unter heutiger CO_2 -Konzentration anfangs am besten wuchsen (Abbildung 3.2 a,b). Vermutlich ist dies das Ergebnis einer früheren Keimung in A-NF; für eine detailliertere Betrachtung wird auf die Diskussion verwiesen. Signifikant erhöhte Trockenmassen durch CO_2 -Begasung traten demzufolge erst ab dem 60. bis 70. Tag nach Aussaat auf.

Ozon reduzierte unter der CO_2 -Konzentration von heute schon frühzeitig die Trockenmasse (siehe Abbildung 3.2 c,d). Bereits bei der ersten Biomasse-Ernte ergaben sich signifikante Unterschiede. Wie oben erwähnt, kann reduziertes Wachstum auch die Folge einer Verschiebung des Keimungszeitpunktes sein — dies gilt auch hier und wird noch entsprechend diskutiert (vgl. Kapitel IV.2.2). In der späten Ontogenie jedoch kam es zu einer Kompensation der frühen Wachstumseinbußen unter Ozoneinfluß — teilweise als Resultat einer späten Bestockungsreaktion (vgl. Ergebnisse der Organ-Ebene in Kapitel III.2.4.3; vgl. Kapitel IV.2.2). In A320-NF_{1,5} erniedrigte Ozon die Trockenmasse in der „+Düngung“ etwa ab dem Tag 70 (nicht-signifikant) in Verbindung mit der hier nicht erfolgten Bestockungs-Reaktion (vgl. Ergebnisse der Organ-Ebene in Kapitel III.2.4.3), während in der „-Düngung“ keine ozonbedingten Unterschiede festzustellen waren (Abbildung 3.2 e,f).

Wachstum von Pflanzen wird häufig in Form relativer Wachstumsraten („relative growth rate“ = RGR) beschrieben. Prozentuale RGR sind definiert als prozentualer Trockenmassen-Gewinn eines Tages. Sie ergeben sich in der funktionalen Wachstumsanalyse als Ableitung der ln-transformierten Trockenmassen-Funktion. Konfidenzbänder lassen sich ebenfalls ableiten (siehe auch Kapitel III.1.1).

Abbildung 3.3 zeigt eine Auftragung relativer Wachstumsraten der Sorte Minaret für das Experiment des Untersuchungsjahres 1995. Weizenpflanzen wuchsen anfangs am stärksten.

Ihre RGR war anfangs am größten. Sie nahmen in dieser Zeit am Tag, je nach Behandlung, zwischen 12 und 17% an Masse zu. Mit zunehmendem Alter und zunehmender Größe sanken die relativen Wachstumsraten ab. Waren Pflanzen einer Behandlung „kleiner“, hatten sie auch eine größere Wachstumsrate. Dies demonstriert eindeutig den Einfluß der Trockenmasse auf die RGR (vgl. auch Diskussionskapitel IV.2.2).

Die relative Wachstumsrate wurde durch CO₂ anfangs am stärksten gefördert (Abbildung 3.3 a,b). Weil Pflanzen der Behandlung A-NF anfangs schwerer waren, ist sicherlich ein Anteil der CO₂-Förderung auf den Größenunterschied zurückzuführen. Es handelte sich jedoch nicht um eine signifikante Steigerung relativen Wachstums, da die Konfidenzbänder in der Anfangszeit am breitesten waren. In der „+Düngung“ war die CO₂-Förderung der RGR vom 40. bis zum 60. Tag nach Aussaat signifikant; in der „-Düngung“ war dies nur für die Behandlung A160-NF der Fall. In beiden Düngestufen währte die Förderung bei der höchsten CO₂-Stufe länger. Ozonwirkungen auf das relative Wachstum waren durchweg nicht-signifikant. Unter heutiger CO₂-Konzentration lag die relative Wachstumsrate in der „+Düngung“ anfangs höher; in der „-Düngung“ wuchsen die Pflanzen länger — mit positiver RGR bis zur Endernte. In A320-NF1,5 waren die relativen Wachstumsraten gegenüber A320-NF wenig verändert.

Grundsätzlich ist als Antwort auf die eingangs gestellte Frage festzuhalten, daß erhöhtes CO₂ die relative Wachstumsrate der Pflanzen temporär förderte.

Um den Beitrag zu beseitigen, den Größenunterschiede der Pflanzen zu dem Bild CO₂-bedingter RGR-Förderung beitrugen, wird in Abbildung 3.4 eine Auftragung der RGR gegen die Oberirdische Trockenmasse in Form einer „Parameterdarstellung“ vorgenommen. In dieser Abbildung wird gleichsam das Wachstum gleich großer Pflanzen verglichen. Es zeigt sich, daß die CO₂-Förderung relativen Wachstums in A320-NF bei diesem Vergleich über die gesamte Lebenszeit der Pflanzen anhielt und konstant blieb. Anders war das Verhalten der A160-NF-Variante: Hier findet man eine Abnahme der Förderung mit zunehmender Trockenmasse. Je nach Düngung und CO₂-Konzentration bewirkte Ozon eine geringfügige Veränderung des relativen Wachstums. Dabei kam es auch zu einer zeitlich begrenzten (nicht-signifikanten) Erhöhung der relativen Wachstumsrate (A-NF1,5; +Dgg./A320-NF1,5; -Dgg.).

Die Frage, ob gleichgroße Pflanzen stets eine Förderung der relativen Wachstumsrate durch CO₂ erfahren, kann also bejaht werden; das Ausmaß der Förderung kann sich jedoch mit der Zeit verändern (A160-NF).

Die in Abbildung 3.5 dargestellten Absoluten Wachstumsraten („absolute growth rate“ = AGR) lassen sich berechnen durch Multiplikation der Relativen Wachstumsrate und der Oberirdischen Trockenmasse. Maximale absolute Wachstumsraten wurden um den Tag 60 nach Aussaat erreicht. Davor wiesen die Pflanzen trotz der hohen relativen Wachstumsrate aufgrund ihrer geringen Trockenmasse niedrigere AGR auf; später waren geringe RGR Ursache für die niedrigeren AGR.

Auffällig ist die Verdopplung der maximalen Wachstumsrate von 0,25 in A-NF, +Düngung auf 0,5 g Tag⁻¹ in A320-NF, +Düngung. Die Steigerung lag in der „-Düngung“ niedriger. Erkennbar ist auch, daß die Wachstumsrate in A320-NF länger erhöht war als in A160-NF. Unter Ozoninfluß waren Absolute Wachstumsraten meist leicht erniedrigt. Eine Ausnahme stellt die Behandlung A-NF, -Düngung nach dem 80. Tag nach Aussaat dar sowie A320-NF, -Düngung in der Anfangsphase.

Kurzzusammenfassung:

- In der höchsten CO₂-Stufe trat bei der Oberirdischen Trockenmasse eine Interaktion mit der Düngung auf — mit stärkerer CO₂-Förderung in der +Dgg.. Unter heutiger CO₂-Konzentration lag die Trockenmasse anfangs höher (Keimungstermin); erst ab dem 60.-70. Tag nach Aussaat wurde sie durch CO₂-Begasung signifikant erhöht. Unter verdoppelter Ozonkonzentration war die Trockenmasse in A-NF1,5 anfangs niedriger (Keimungstermin?), später erfolgte eine Kompensation (Bestockung). Ozon reduzierte die Trockenmasse in A320-NF1,5; +Dgg. gegenüber A320-NF; +Dgg. (Fehlen der Bestockungsreaktion).
- Relative Wachstumsraten korrelierten mit der oberirdischen Trockenmasse und nahmen mit zunehmender TM ab.
- Die CO₂-Förderung des relativen Wachstums war anfangs am stärksten. Sie war nur temporär.
- Bei Vergleich gleich großer Pflanzen war die Förderung relativen Wachstums in A320-NF stets vorhanden und blieb konstant, während sie in A160-NF mit zunehmender Trockenmasse abnahm.
- Absolute Wachstumsraten wurden in A320-NF über den gesamten Zeitraum durch CO₂ erhöht, in A160-NF nur bis Tag 80. Maximale Absolute Wachstumsraten wurden um den 60. Tag nach Aussaat erreicht. Absolute Wachstumsraten zeigten die Interaktion CO₂ x Dgg.. In A320-NF, +Dgg. betrug die maximale Wachstumsrate 0,5 g Tag⁻¹ im Vergleich zu 0,25 g Tag⁻¹ in A-NF.

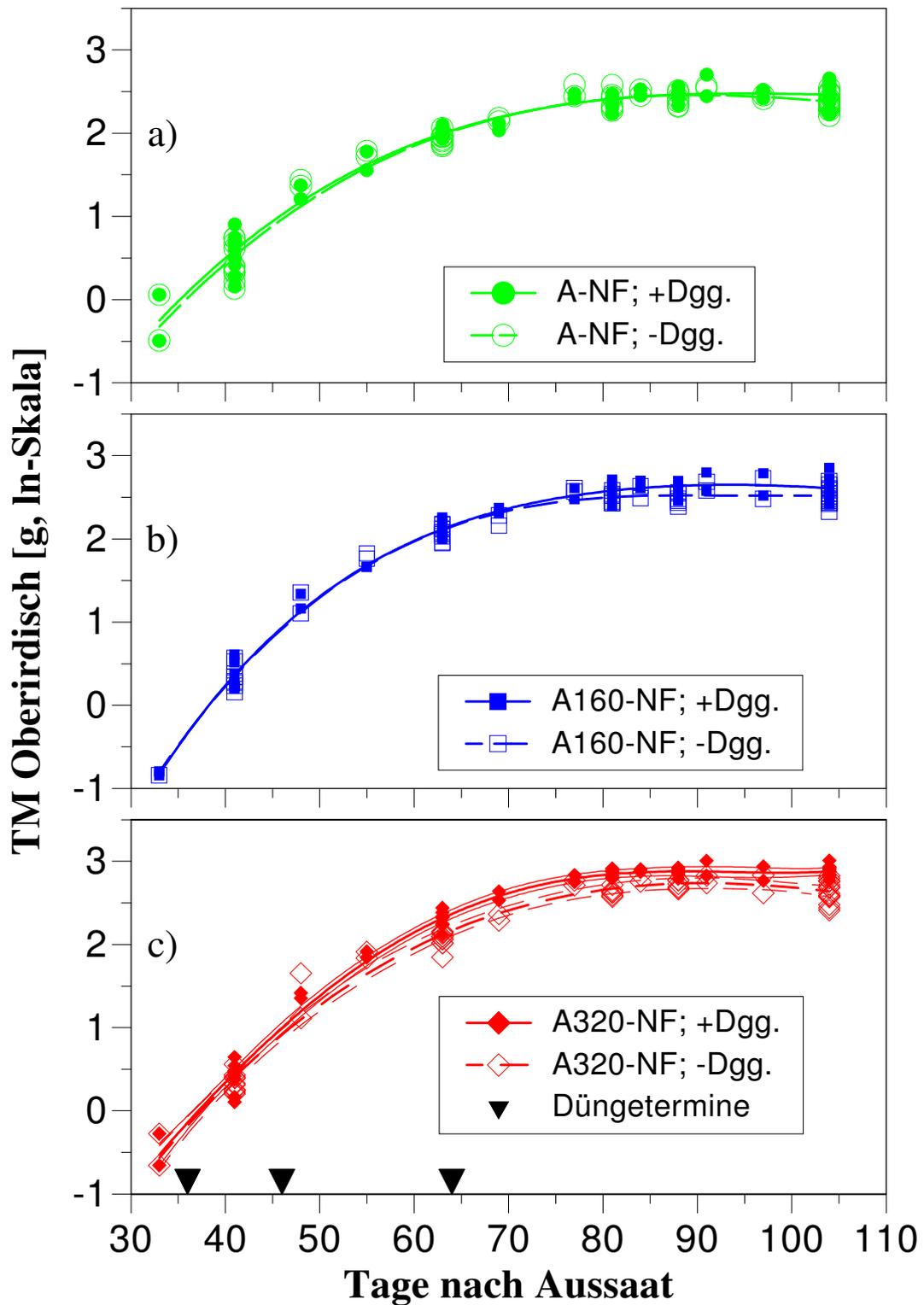


Abb. 3.1: Einfluß der Düngung auf die oberirdische Trockenmasse in den Behandlungen

- a) A-NF
- b) A160-NF
- c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

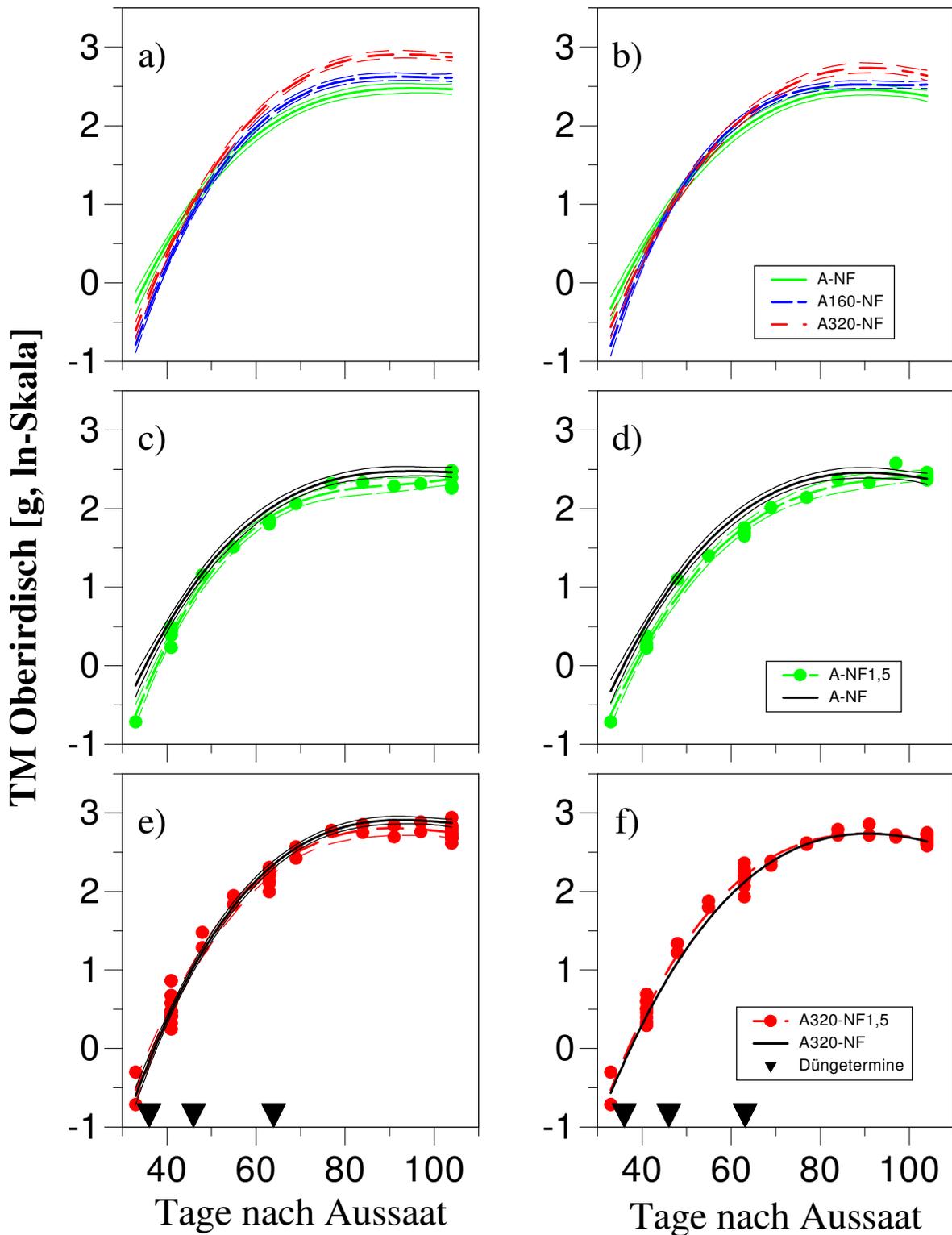


Abb. 3.2: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die oberirdische Trockenmasse

- a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)
- b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)
- c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)
- d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)
- e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)
- f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

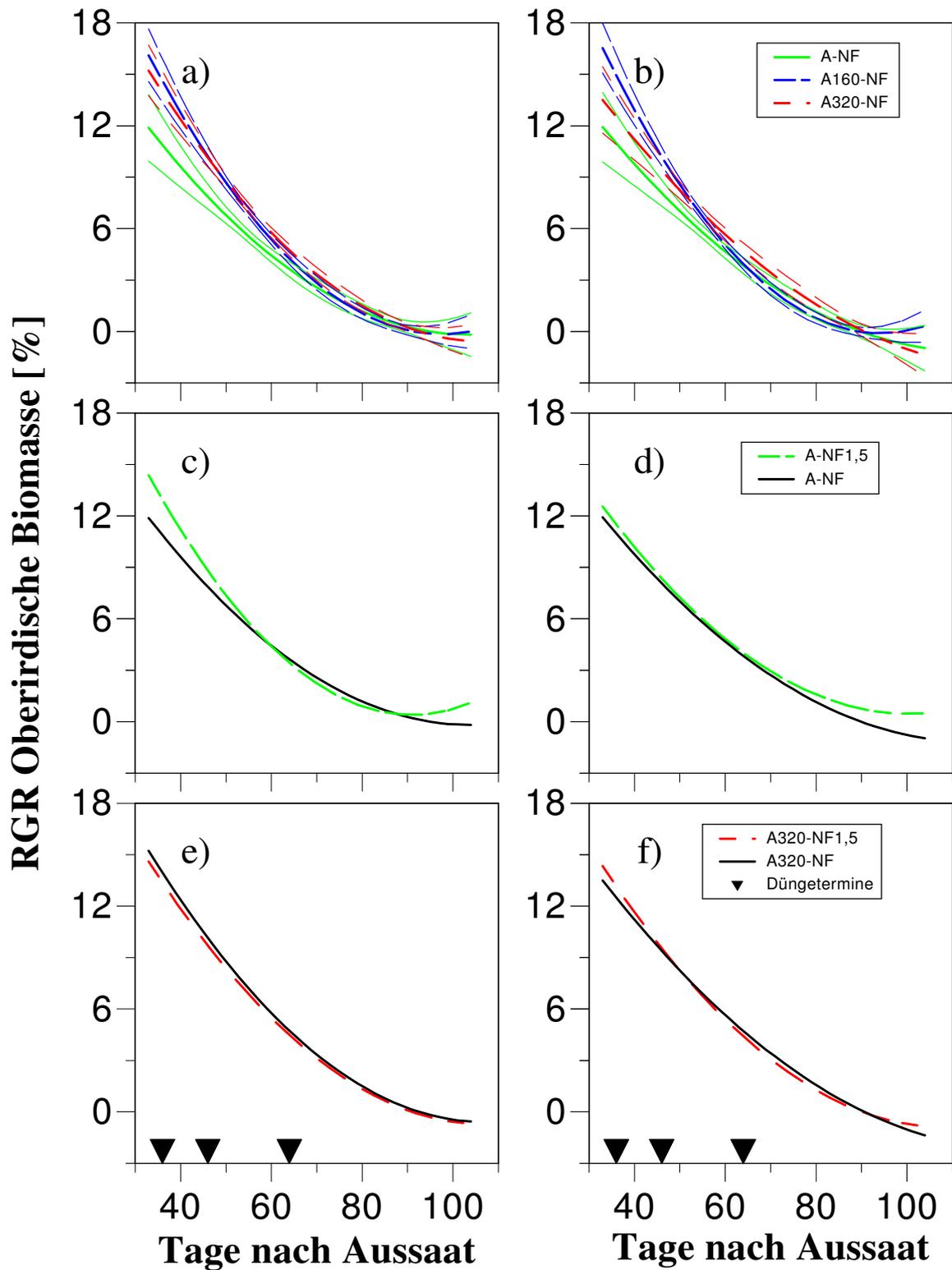


Abb. 3.3: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Relative Wachstumsrate (RGR)

- | | |
|--|--|
| a) CO ₂ -Einfluß (+Dgg.) | b) CO ₂ -Einfluß (-Dgg.) |
| c) O ₃ -Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.) | d) O ₃ -Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.) |
| e) O ₃ -Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.) | f) O ₃ -Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.) |

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

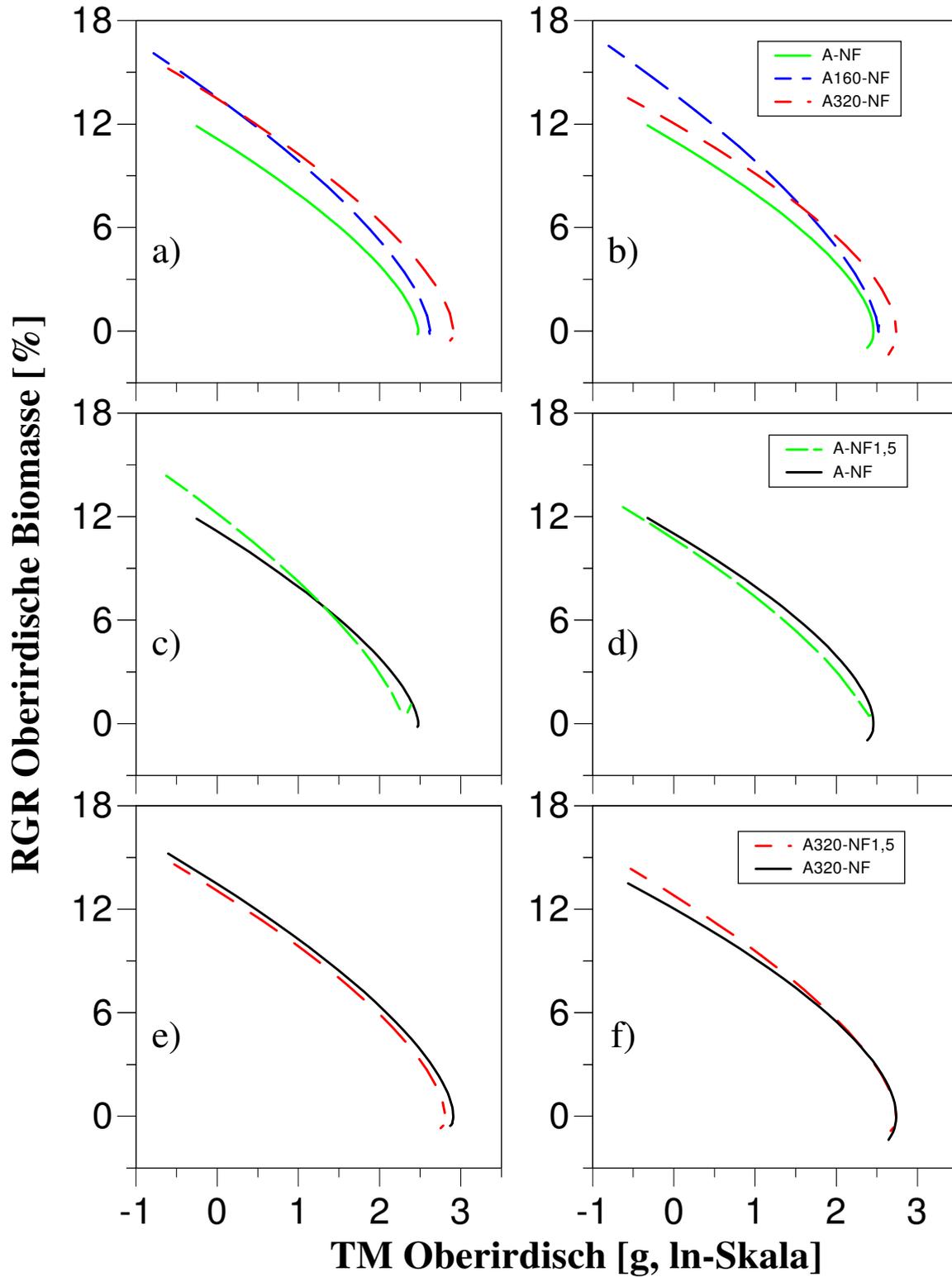


Abb. 3.4: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Relative Wachstumsrate (RGR), aufgetragen gegen die Oberirdische Trockenmasse

a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)

c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)

d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

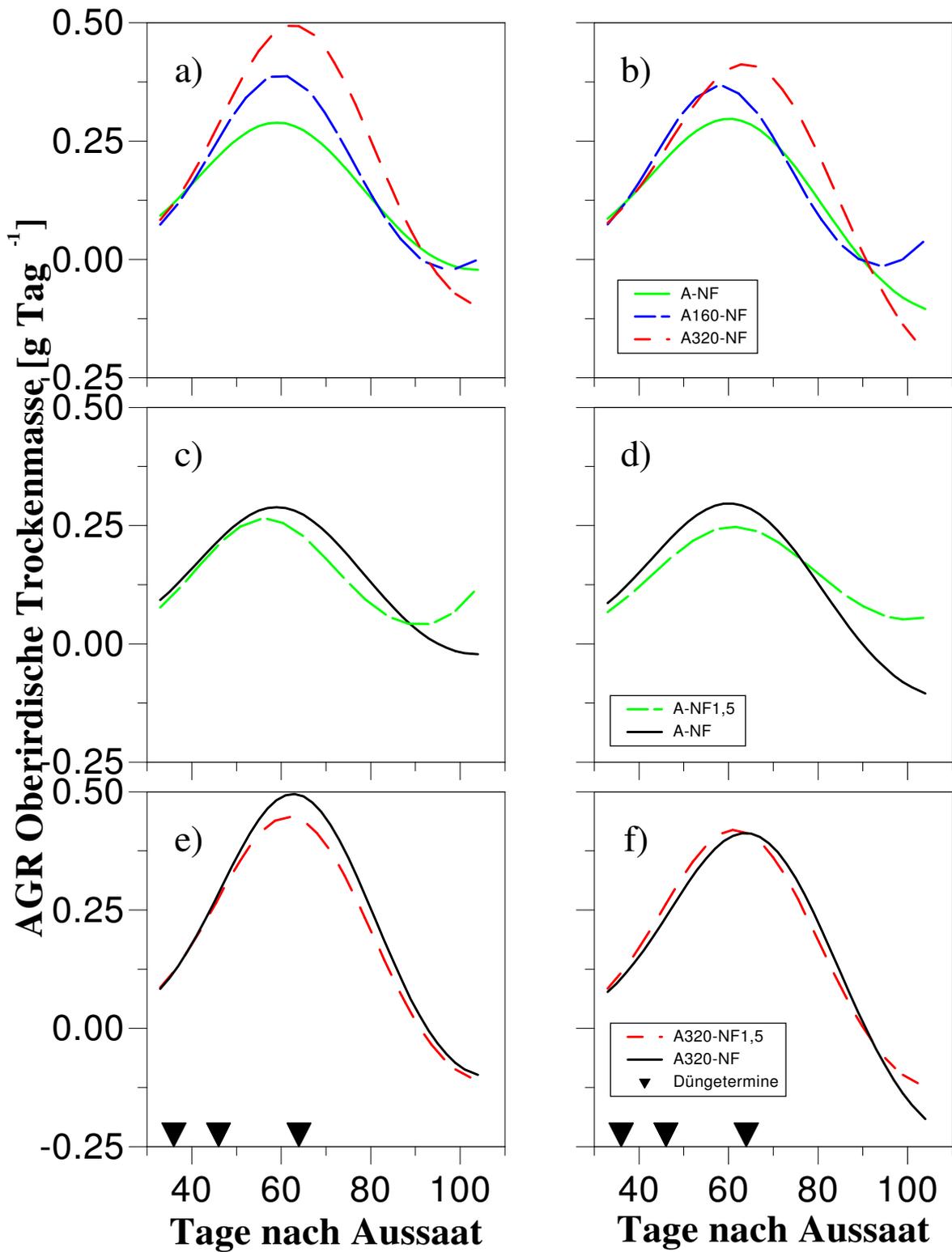


Abb. 3.5: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Absolute Wachstumsrate (AGR)
 a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)
 b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)
 c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)
 d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)
 e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)
 f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

III.2.3 Die Sproß:Wurzel-Allometrie

Insbesondere die Frage „Verschob sich unter erhöhtem CO₂ in Verbindung mit induziertem N-Mangel die Sproß:Wurzel-Allokation in Richtung Wurzel?“ soll in dem vorliegenden Kapitel beantwortet werden.

In diesem Kontext wurden 1995 Wurzelraum-Untersuchungen an der Sorte Minaret zu den Erntezeitpunkten 1-6 vorgenommen. Pro Kammer und Behandlung wurde im wöchentlichen Intervall je ein Topf geerntet (vgl. Kapitel II.3.1). Für die Aufklärung der allometrischen Beziehungen zwischen Sproß und Wurzel wurden die ln-transformierten Daten der oberirdischen Trockenmasse gegen die der Wurzel-Trockenmasse desselben Topfes aufgetragen. Es zeigte sich, daß in einigen Behandlungen zum Erntezeitpunkt 6 das Wurzelwachstum schon aufgehört hatte; solche Datenpunkte wurden aus der Analyse herausgenommen. Wegen des Kammerausfalls waren in A-NF1,5 nicht genügend Datenpunkte vorhanden. Mit den in Kapitel III.1.1 dargestellten Gleichungen wurde eine „reduced major axis“-Regression für die verbleibenden Behandlungen durchgeführt, deren Ergebnisse in Tabelle 3.3 aufgeführt sind. Die Steigung der Allometrie k , die das Verhältnis der relativen Wachstumsrate für Sproß und Wurzel angibt, zeigte behandlungsabhängig Unterschiede, die aber nicht signifikant waren, denn alle 95%-Konfidenzintervalle überlappten einander. Das Verhältnis der relativen Wachstumsraten von Sproß und Wurzel rangierte von 1,43 (A-NF) bis 2,63 (A320-NF1,5).

Tab. 3.3: Die Sproß:Wurzel-Allometrie

k = Steigung der Allometrie, 95% C.I. = 95% Konfidenzintervall, a = Achsenabschnitt der Allometrie, n = Zahl der Datenpunkte, R^2 = Maßzahl der normalen Regression, Statistik für k : Zwei signifikant verschiedene Steigungen sind durch verschiedene Buchstaben gekennzeichnet.)

Exposition Behandlung	Dgg.	$k \pm 95\% \text{ C.I.}$	a	n	R^2	Statistik für k
A-NF	+	1,56 \pm 1,73 (2,42 \pm 1,45) ^b	2,09 (2,12) ^b	8 7 ^b	0,45 (0,73) ^b	a (a) ^b
A160-NF	+	2,39 \pm 1,35	2,07	7	0,76	a
A320-NF	+	2,21 \pm 0,95	1,79	8	0,82	a
A320-NF1,5	+	2,63 \pm 1,01	2,12	10	0,78	a
A-NF	-	1,43 \pm 0,61	1,93	8	0,82	a
A160-NF	-	2,06 \pm 0,94	1,75	8	0,79	a
A320-NF	-	2,09 \pm 1,13	1,62	6	0,85	a
A320-NF1,5	-	1,73 \pm 0,64	1,49	7	0,90	a

b = A-NF, +Dgg. ohne Punkt A

In Abbildungen 3.6 und 3.7 werden die berechneten Geradengleichungen graphisch verglichen. Unabhängig von der CO₂-Konzentration zeigte die „-Düngung“ stets eine geringere Steigung in der Abbildung 3.6 und damit ein geringfügig stärkeres Wurzelwachstum im Vergleich zum Sproßwachstum. CO₂-Begasung führte zu einer Verschiebung des

Sproß-/Wurzelwachstums zugunsten des Sprosses (vgl. Abbildung 3.7 a,b). Ozon hatte in A320 je nach N-Versorgung verschiedene Effekte: In der „+Düngung“ wurde der Sproß im Wachstum gegenüber der Wurzel begünstigt; das umgekehrte Verhalten trat in der „-Düngung“ auf.

Problematisch ist der in den Abbildungen mit A gekennzeichnete Datenpunkt: In der Behandlung A-NF, +Düngung fand sich bei der Ernte 4 ein Topf mit einer — für die kleine Wurzeltrockenmasse — außergewöhnlich großen oberirdischen Trockenmasse. Der Datenpunkt ist unter anderem für das mit 0,45 niedrige R^2 verantwortlich und aus diesen Gründen fragwürdig. Wenn man den Datenpunkt ausklammert, würde sich das Bild wie folgt ändern: In A-NF, +Düngung stiege die Gerade steiler an (siehe Tabelle 3.3); damit ergäbe sich in A-NF ein düngungsabhängiger Unterschied mit einer Förderung der Wurzel gegenüber dem Sproß in der „-Düngung“. Nur in der „-Düngung“ bestünde dann noch ein Unterschied in der Sproß:Wurzel-Allokation durch CO_2 -Begasung.

Das sich dann ergebende Bild spiegelt besser die Ergebnisse der Wurzelraumanalytik des Institutes für Agrarrelevante Klimaforschung Müncheberg wider, die zur Ernte 5 mit einer größeren n Parallelenzahl (8 pro Behandlung) durchgeführt wurde. In der Müncheberger Untersuchung war A-NF die einzige Behandlung mit größerer Wurzeltrockenmasse in der „-Düngung“ (+Dgg.: 1,53g/Topf; -Dgg.: 1,69g/Topf).

Insgesamt entsprachen die Ergebnisse zur Sproß:Wurzel-Allometrie nicht den Erwartungen: Die Allokation verschob sich unter erhöhtem CO_2 nicht in Richtung Wurzel (vgl. Diskussion Kapitel IV.2.3).

Kurzzusammenfassung:

- Unter heutiger CO_2 -Konzentration reagierten Weizenpflanzen auf N-Mangelversorgung mit einer Förderung des Wurzelwachstums relativ zum Sproßwachstum.
- Unter erhöhtem CO_2 unterschieden sich die Düngungsstufen in der Sproß:Wurzel-Allokation nur geringfügig. Im Vergleich zu A-NF,-Dgg. war das Sproßwachstum bevorzugt.
- Ozonwirkungen in A320-NF1,5 waren je nach Düngung verschieden.

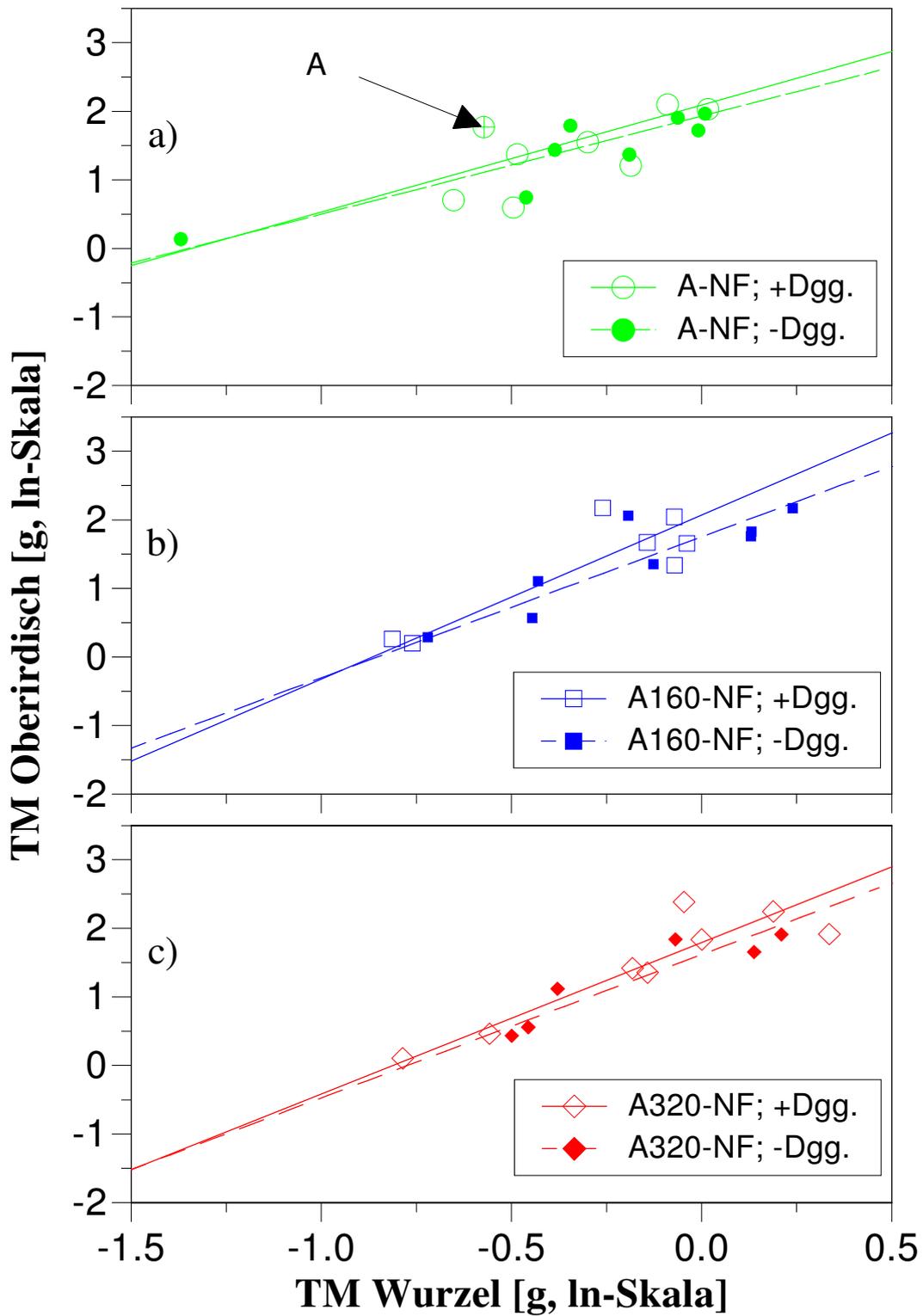


Abb. 3.6: Einfluß der Düngung auf die Sproß:Wurzel-Allometrie in den Behandlungen
 a) A-NF
 b) A160-NF
 c) A320-NF

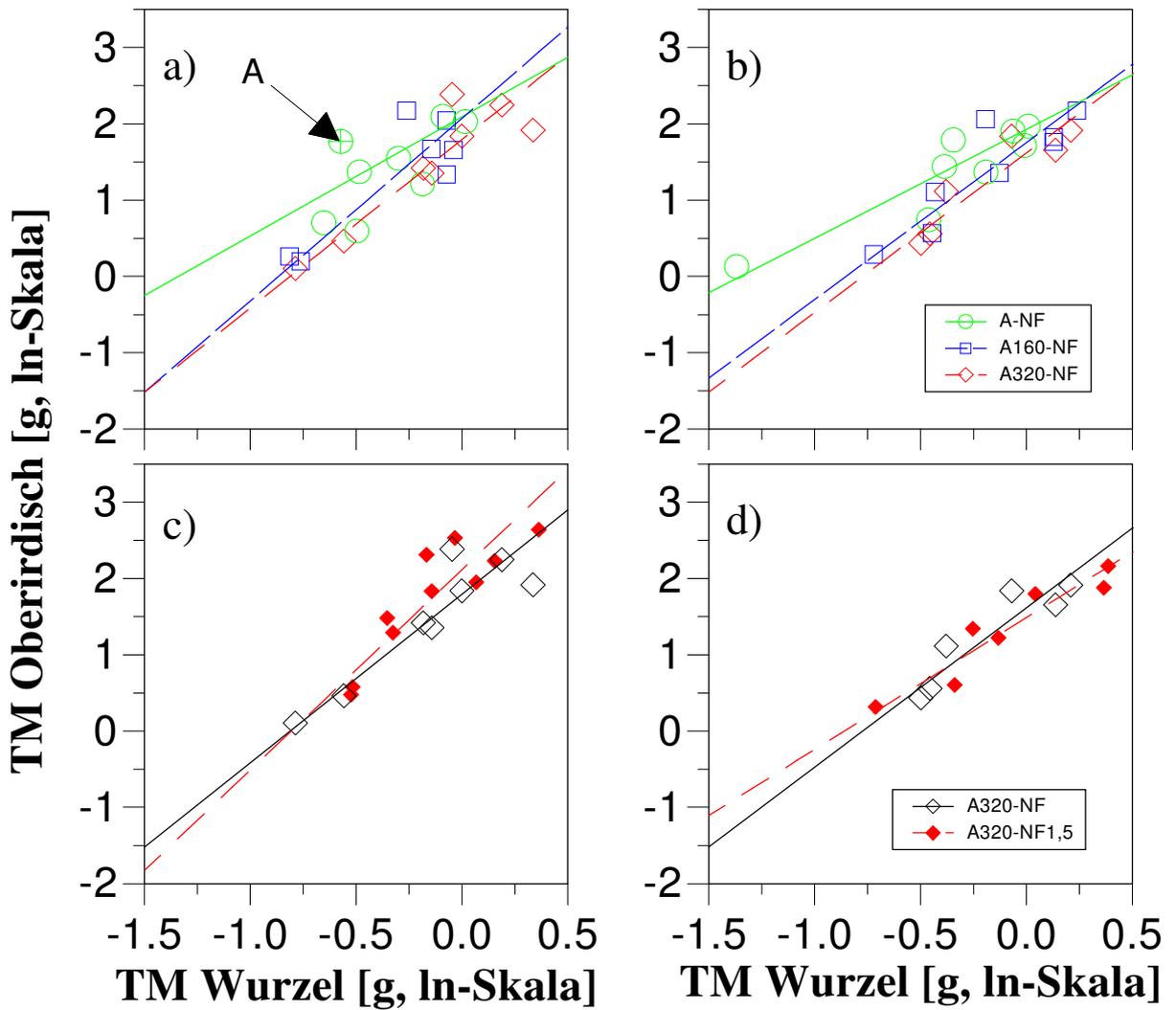


Abb. 3.7: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Sproß:Wurzel-Allometrie
 a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)
 b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)
 c) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)
 d) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

III.2.4 Reaktionen der Kohlenstoffsinken

III.2.4.1 Die Zusammensetzung des Ertrages

Spezielles Augenmerk soll in diesem Kapitel auf die Beantwortung der Fragen „Förderte CO₂ den Weizenertrag durch erhöhte Senkenzahl oder durch erhöhtes Einzelkorngewicht?“ und „Wieviele der Halme bildeten Ähren aus? Welchen Anteil trugen Haupt- und Nebenhalm zum CO₂-Ertragszuwachs bei?“ gerichtet werden. Generell setzt sich der Kornertrag multiplikativ aus der Ährenzahl, der Zahl der Körner in einer Ähre und dem Tausendkorngewicht (Hay & Walker 1989) zusammen. Eine CO₂-bedingte Veränderung des Ertrages läßt sich durch Multiplikation der Veränderungen in den Komponenten erklären.

Zur Klärung der Fragen wurden an zwei Sommerweizensorten Biomasse-Ernten zur Reife durchgeführt: 1994 wurde hierfür die Sorte Nandu exponiert, 1995 die Sorte Minaret. Der Einfluß der Behandlungen auf die Ertragskomponenten des Weizens wird in Tabelle 3.4 zusammengefaßt dargestellt.

Das Tausendkorngewicht (TKG) wurde bei der 1994 angebauten Sorte Nandu durch die CO₂-Begasung positiv beeinflusst (einfach signifikant). Im Vergleich zu der starken relativen Ertragssteigerung unter erhöhtem CO₂ waren die Zuwächse des Tausendkorngewichtes gering. Die Ertragssteigerung beruhte in stärkerem Maße auf der durch CO₂ geförderten Ährenzahl und Kornzahl pro Ähre. Die Zahl der Ähren stand 1994 unter dem Einfluß der Düngung (höchstsignifikant). CO₂ erhöhte die Ährenzahl nur in der „+Düngung“. Die leichte Ertragssteigerung (nicht signifikant) bei Ozonerhöhung war auf eine größere Ährenzahl zurückzuführen. Da die Kornzahl pro Ähre 1994 nur aus Ährenzahl und Tausendkorngewicht berechnet wurde, konnte für diesen Parameter keine Varianzanalyse durchgeführt werden. Die Kornzahl pro Ähre war jedoch der Parameter, der 1994 den Ertragszuwachs durch CO₂-Begasung hauptsächlich trug. In der „-Düngung“ war er der einzige durch CO₂ geförderte Ertragsparameter. In der „+Düngung“ trug die Kornzahl pro Ähre stärker als die Ährenzahl zum Ertragsvorteil unter erhöhtem CO₂ bei.

Das Tausendkorngewicht (TKG) der Sorte Minaret sank unter erhöhtem CO₂ 1995 signifikant ab. Im Vergleich zu den relativen Effekten auf den Ertrag war die Reaktion des Tausendkorngewichtes auf CO₂-Erhöhung vernachlässigbar. Ertragszuwächse setzten sich bei der Sorte Minaret zusammen aus einer Förderung von Ährenzahl und Kornzahl pro Ähre. Die Ährenzahl, die laut Varianzanalyse durch CO₂ und N-Versorgung höchstsignifikant beeinflusst wurde, hatte den größten Anteil am Ertragszuwachs in der höchsten CO₂-Stufe. Die

Varianzanalyse deckte bei der Ährenzahl und der Kornzahl pro Ähre zudem eine Interaktion $\text{CO}_2 \times \text{O}_3$ auf: Sowohl in der „+Düngung“ als auch in der „-Düngung“ erhöhte Ozon in der Behandlung A-NF1,5 die Ährenzahl und erniedrigte die Kornzahl pro Ähre, während in der Behandlung A320-NF1,5 das umgekehrte Reaktionsmuster auftrat. Im Gegensatz zu dem Kornertrag wurde bei keinem der untersuchten Ertragsparameter eine Interaktion $\text{CO}_2 \times$ Düngung festgestellt.

Zur Klärung der Eingangsfragen „Wieviele der Halme bildeten Ähren aus?“ und „Welchen Anteil trugen Haupt- und Nebenhalme zum CO_2 -Ertragszuwachs bei?“ liegen Daten der Sorte Minaret aus dem Jahr 1995 von der Erntereife vor, die folgende Ergebnisse erbrachten: Mit zunehmender CO_2 -Konzentration bildeten mehr Halme Ähren aus (vgl. Abbildung 3.8). Düngungsbedingte Unterschiede der Ährenzahl wurden mit CO_2 -Begasung größer. Die Zunahme der Ährenzahl in A320-NF fand unter Ozon in A320-NF1,5 nicht statt. Die Zahl der Triebe unterschied sich wenig in den Behandlungen mit Ausnahme der Variante A-NF1,5; -Düngung, in der es zu einem Einbruch der Triebzahl kam. Varianzanalytische Befunde zur Halmzahl sind Kapitel III.2.1 zu entnehmen.

Der Abbildung 3.9 zufolge wurde der Ertrag an Haupthalmen durch die Behandlungen kaum verändert (Ausnahme: hoher Wert in A-NF1,5; -Düngung). Der CO_2 -Ertragszuwachs war damit vollständig auf Veränderungen in den Nebenhalmen-Erträgen zurückzuführen.

Die Eingangsfragen lassen sich damit wie folgt beantworten: Ertragszuwächse durch CO_2 waren durch eine Förderung der Senkenzahl bedingt; demgegenüber war der Einfluß auf das Tausendkorngewicht vernachlässigbar. Der Anteil ährentragender Halme nahm bei CO_2 -Exposition zu, und der CO_2 -Ertragszuwachs wurde an Nebenhalmen erzielt (bei der Sorte Minaret im Jahr 1995).

Kurzzusammenfassung:

- Die CO_2 -Förderung des Ertrages war bei der Sorte Nandu vor allem bedingt durch die Kornzahl pro Ähre (in der -Dgg. ausschließlich). Der Zuwachs der Ährenzahl trug schwächer bei (in der +Dgg.). Am niedrigsten war die Steigerung des Tausendkorngewichtes. Haupteinflußfaktor für die Ährenzahl war die Düngung.
- Die Sorte Minaret hatte bei CO_2 -Begasung in A160-NF ein niedrigeres Tausendkorngewicht; wenig verändert war es in A320-NF. Den Hauptanteil an der Ertragszunahme unter erhöhtem CO_2 machte die Ährenzahl aus. Auch die Kornzahl pro Ähre stieg durch CO_2 -Begasung an. Die Förderung der Ährenzahl in der höchsten CO_2 -Stufe blieb bei Ozonbegasung aus. Mit zunehmender CO_2 -Konzentration bildete ein größerer Anteil der Halme Ähren aus. Der CO_2 -Ertragszuwachs wurde an Nebenhalmen erzielt.
- Durch CO_2 wurde das Einzelkorngewicht kaum gefördert, teilweise sogar erniedrigt (Minaret A160-NF). Die Ertragssteigerung kam durch gesteigerte Senkenzahl zustande.

Tab. 3.4:

Ertragskomponenten der Sommerweizensorten Nandu im Jahr 1994 und Minaret im Jahr 1995.

Behandlungsvergleich (% Diff. = % Differenz)

Ergebnisse der 2-(3-)faktoriellen Varianzanalysen

Sorte Nandu im Jahr 1994					
Behandlung	Dgg.	Ertrag [g/Topf]	Anzahl Ähren	Körner pro Ähre	TKG [g]
A-NF1,5	+	6,32±0,48	5,63±0,98	39,53	28,40±2,38
A-NF	+	5,72±0,98	5,00±0,76	37,02	30,90±2,08
A160-NF	+	7,90±0,63	6,25±1,28	40,22	31,43±1,74
A320-NF	+	8,41±0,69	5,63±0,92	47,02	31,77±4,01
A320-NF1,5	+	8,66±0,48	6,00±1,03	44,94	32,12±1,66
A-NF	-	4,71±0,78	4,50±0,93	33,41	31,33±1,87
A160-NF	-	5,97±0,87	4,50±1,20	39,92	33,23±2,14
A320-NF	-	6,58±0,36	4,25±0,46	47,89	32,33±1,70
Vergleich	Dgg.	Ertrag	Anzahl Ähren	Körner pro Ähre	TKG
		[% Diff.]	[% Diff.]	[% Diff.]	[% Diff.]
A-NF/A-NF1,5	+	+10	+13	+7	-8
A320-NF/A320-NF1,5	+	+3	+7	-4	+1
A-NF/A160-NF	+	+38	+25	+9	+2
A-NF/A320-NF	+	+47	+13	+27	+3
A-NF/A160-NF	-	+27	0	+19	+6
A-NF/A320-NF	-	+40	-6	+43	+3
Varianzanalyse: Variationsursache		P-Werte für Ertrag	P-Werte für Anzahl Ähren	P-Werte für Körner pro Ähre	P-Werte für TKG
Faktor CO ₂		0,000			
Faktor Dgg.		0,000	0,000		0,022
Interaktion CO ₂ x Dgg.					
Faktor CO ₂		0,000			0,025
Faktor O ₃					
Interaktion CO ₂ x O ₃					

Fortsetzung Tab. 3.4:

Ertragskomponenten der Sommerweizensorten Nandu im Jahr 1994 und Minaret im Jahr 1995.

Behandlungsvergleich (% Diff. = % Differenz)

Ergebnisse der 2-(3-)faktoriellen Varianzanalysen

Sorte Minaret im Jahr 1995					
Behandlung	Dgg.	Ertrag [g/Topf]	Anzahl Ähren	Körner pro Ähre	TKG [g]
A-NF1,5	+	5,57±0,71	5,89±1,27	34,21±8,49	29,05±3,07
A-NF	+	5,61±0,75	5,31±0,70	39,01±6,97	27,88±4,94
A160-NF	+	6,11±0,73	5,75±0,58	44,98±3,96	23,84±2,83
A320-NF	+	8,60±0,56	6,81±0,66	46,28±4,29	27,49±1,72
A320-NF1,5	+	7,33±0,81	6,00±1,05	47,96±8,06	26,25±3,73
A-NF1,5	-	5,14±0,92	4,89±0,78	36,04±6,61	29,84±5,00
A-NF	-	5,11±0,45	4,38±0,50	41,81±5,16	28,40±3,12
A160-NF	-	5,80±0,53	5,06±0,44	44,57±4,74	26,00±2,87
A320-NF	-	6,67±0,88	5,50±0,89	45,37±6,07	27,18±2,52
A320-NF1,5	-	6,84±0,38	5,40±0,97	48,00±7,43	27,07±1,76
Vergleich	Dgg.	Ertrag [% Diff.]	Anzahl Ähren [% Diff.]	Körner pro Ähre [% Diff.]	TKG [% Diff.]
A-NF/A-NF1,5	+	-1	+11	-12	+4
A320-NF/A320-NF1,5	+	-15	-12	+4	-5
A-NF/A160-NF	+	+9	+8	+15	-14
A-NF/A320-NF	+	+53	+28	+19	-1
A-NF/A-NF1,5	-	+1	+12	-14	+5
A320-NF/A320-NF1,5	-	+3	-2	+6	0
A-NF/A160-NF	-	+14	+16	+7	-8
A-NF/A320-NF	-	+31	+26	+9	-4
Varianzanalyse: Variationsursache		P-Werte für Ertrag	P-Werte für Anzahl Ähren	P-Werte für Körner pro Ähre	P-Werte für TKG
Faktor CO ₂		0,000	0,000	0,000	0,012
Faktor Dgg.		0,000	0,000		
Interaktion CO ₂ x Dgg.		0,000			
Faktor CO ₂		0,000		0,000	
Faktor Dgg.		0,000	0,000		
Faktor O ₃		0,049			
2-fache Interaktion		0,010 CO ₂ x Dgg 0,010 Dgg x O ₃	0,005 CO ₂ x O ₃	0,007 CO ₂ x O ₃	
3-fache Interaktion		0,019			

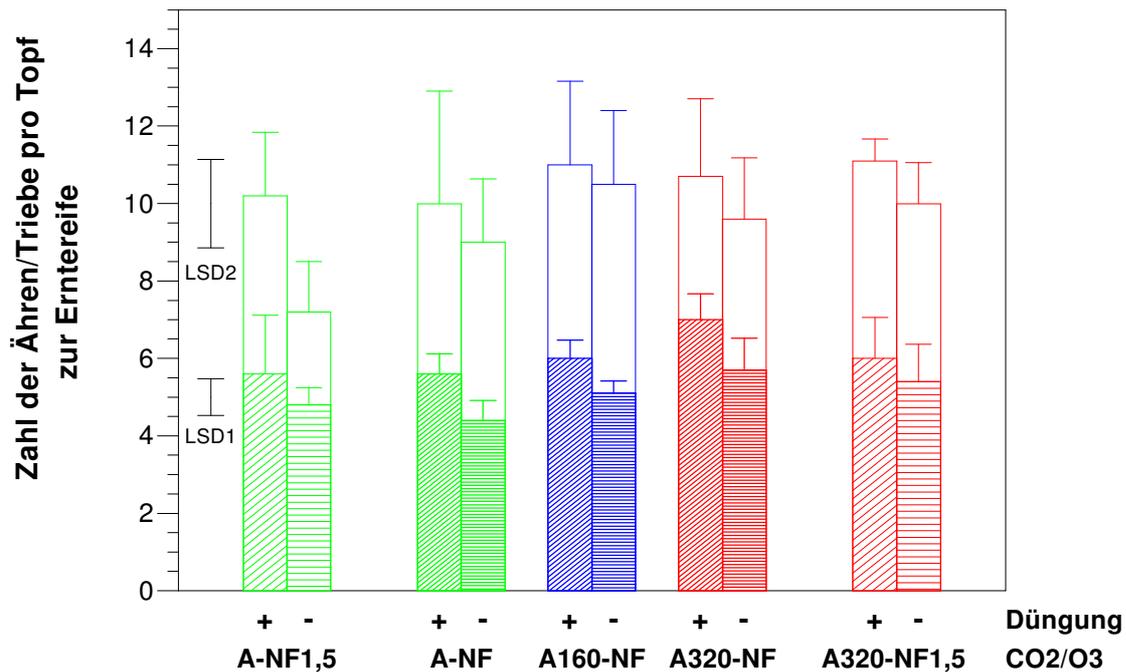


Abb. 3.8: Einfluß der Exposition und Düngung auf die Zahl der Ähren (schraffierte Säulen) und auf die Zahl der Triebe pro Topf (leere Säulen) zur Erntereife (Sorte Minaret im Jahr 1995, n=5 Töpfe pro Kammer u. Variante). (Zwei Behandlungen sind signifikant verschieden, wenn der Mittelwertunterschied der Ähren- bzw. Triebzahl größer ist als der eingezeichnete LSD1- bzw. LSD2-Wert.)

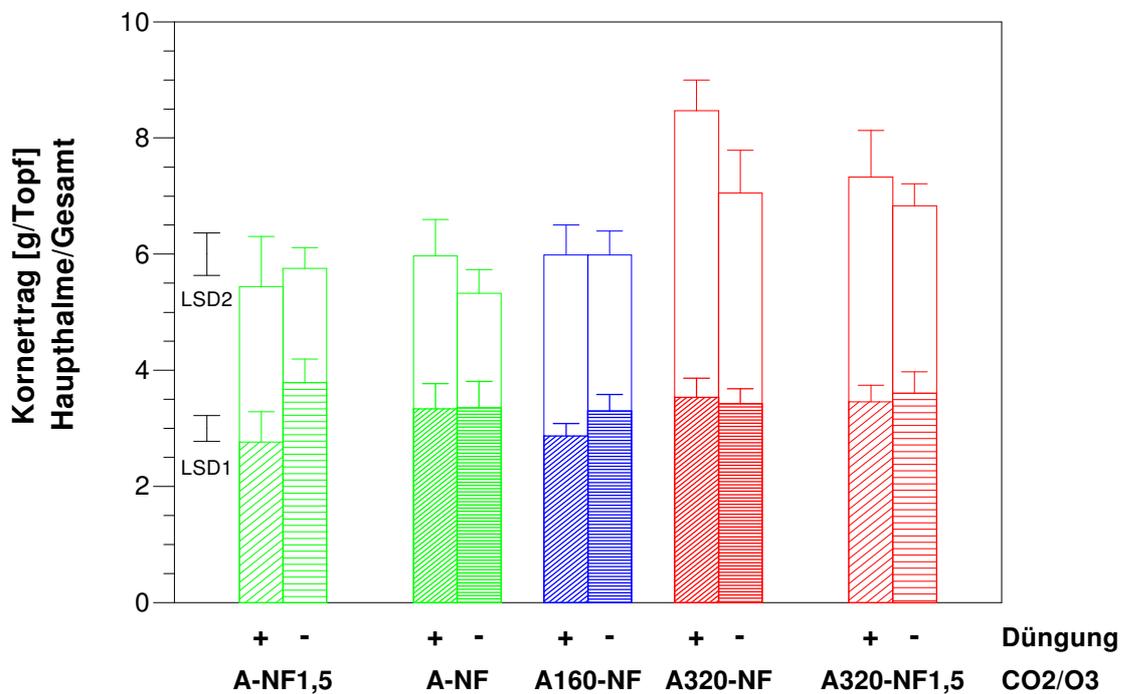


Abb. 3.9: Einfluß der Exposition und Düngung auf Haupthalmertrag (schraffierte Säulen) und Gesamtertrag eines Topfes (leere Säulen) (Sorte Minaret im Jahr 1995, n=5 Töpfe pro Kammer u. Variante). (Zwei Behandlungen sind signifikant verschieden, wenn der Mittelwertunterschied des Haupthalmertrages bzw. Gesamtertrages größer ist als der eingezeichnete LSD1- bzw. LSD2-Wert.)

III.2.4.2 Das Ährenwachstum

Dieses Kapitel geht der speziellen Frage nach, wie sich das Ährenwachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration veränderte und welchen Einfluß CO₂ auf Senkenstärke und ~aktivität der Ähren ausübte.

Zur Klärung der Fragen wurden an die in wöchentlichem Abstand erhobenen Daten der Ährentrockenmasse empirische Funktionen angepaßt. Es wurde das „Wachstumskonzept“ von Senkenstärke und ~aktivität angewendet. Die Senkenaktivität wird dabei mit der relativen Wachstumsrate einer Kohlenstoff-Senke gleichgesetzt und die Senkenstärke mit der absoluten Wachstumsrate (vgl. Kapitel IV.2.4.2).

Die Modellbildung für die Ähren-Trockenmasse

An die Ährentrockenmassen wurden mit zwei Ausnahmen Polynome 3. Grades angepasst (vgl. Tabelle 3.5). Die Anpassung gelang hervorragend. Das niedrigste „adjusted R²“ betrug 0,967. Die Residuenanalyse wies keine Abweichungen von den Voraussetzungen der linearen Regression nach. Ein Wert wurde aufgrund fehlender Plausibilität aus der Analyse herausgenommen und als Ausreißer identifiziert.

Tab. 3.5: Die empirischen Modelle für die Trockenmasse der Ähren

(B = Parameter der Funktion, n = Zahl der Datenpunkte, p = Zahl der Parameter, Mallow's Cp = Stat. Maßzahl für Wahl des Polynomgrades (Cp ≤ p, Cp = Minimum), adj. R² = adjusted R², K-S = Kolmogoroff-Smirnoff-Test, Sh-W = Shapiro-Wilks-Test, Bes. = Besonderheit (s. unten))

Exposition Behandlung	Dgg.	B ₀	B ₁	B ₂	B ₃	n	p	Cp (x ² /x ³)	adj. R ²	K-S/ Sh-W	Bes.
A-NF	+	-23,95564	0,74908	-0,00712	2,22E-05	50	4	9,70/4	0,967	>0,2/0,24	
A-NF1,5	+	-11,96728	0,29156	-0,00152		16	3	2,06/4	0,975	>0,2/0,41	①
A160-NF	+	-33,37707	1,10262	-0,01135	3,87E-05	50	4	38,55/4	0,980	>0,2/0,38	
A320-NF	+	-35,38868	1,16432	-0,01191	4,05E-05	50	4	58,28/4	0,989	>0,2/0,43	
A320-NF1,5	+	-33,09534	1,09222	-0,01119	3,81E-05	32	4	18,99/4	0,976	>0,2/0,65	
A-NF	-	-21,85024	0,66063	-0,00592	1,69E-05	50	4	8,62/4	0,977	>0,2/0,56	
A-NF1,5	-	-12,17461	0,29381	-0,00152		16	3	2,34/4	0,987	>0,2/0,21	①
A160-NF	-	-21,96251	0,67788	-0,00623	1,86E-05	50	4	9,04/4	0,973	>0,2/0,69	
A320-NF	-	-21,87525	0,64008	-0,00538	1,39E-05	50	4	5,87/4	0,980	>0,2/0,27	
A320-NF1,5	-	-22,27099	0,67962	-0,00610	1,76E-05	31	4	7,92/4	0,984	>0,2/0,33	②

Besonderheiten: ① 1 Kammer, ② 1 Ausreißer

Der Einfluß von Exposition und Düngung auf die Ähren-Trockenmasse und deren Wachstumsrate

Der Verlauf der Ähren-Trockenmasse in der logarithmischen Auftragung der Abbildung 3.10, 3.11 ist anfangs durch einen linearen Anstieg (Tag 55-70), dann durch einen langsamer werdenden Anstieg geprägt, bis ungefähr zum Tag 90 ein Plateau erreicht wird.

Auch die Modelle der Ähren-Trockenmasse demonstrierten eine Interaktion der Faktoren CO₂-Konzentration und Düngung, wie Abbildung 3.10 zeigt. In A-NF war kein Unterschied der Ähren-Trockenmasse durch die N-Versorgung festzustellen. In A160-NF ergab sich eine signifikante Förderung durch die „+Düngung“ im Zeitraum 70.-75. Tag nach Aussaat. In A320-NF bestand eine signifikante Förderung ab dem 60. Tag. Erhöhte CO₂-Konzentration förderte die Ährentrockenmasse stärker in der „+Düngung“ (vgl. Abbildung 3.11 a,b). Starke und signifikante Unterschiede traten in beiden Düngungsstufen zwischen A-NF und A160-NF auf der einen Seite und A320-NF auf der anderen Seite auf. Unter Ozoneinfluß unterschieden sich die Ähren-Trockenmassen unter heutiger CO₂-Konzentration intermediär zwischen dem 70. und 80. Tag: Sie lagen signifikant niedriger (vgl. Abbildung 3.11 c,d). Die Ähren-Trockenmasse zur Endernte unterschied sich dann nicht mehr (signifikant). Unter verdoppelter CO₂-Konzentration war die Trockenmasse der Ähren durch Ozon geringfügig („+Düngung“) bzw. nicht („-Düngung“) reduziert. Dies zeigt Abbildung 3.11 e,f.

Nach dem oben beschriebenen Konzept ist die relative Wachstumsrate der Ähre ein Maß für ihre Senkenaktivität. Abbildung 3.12 stellt den Einfluß der Düngung auf die Ährenwachstumsrate dar. Ersichtlich ist einmal mehr die Interaktion CO₂ x Düngung. Unter erhöhter CO₂-Konzentration ergab sich ein düngungsbedingter Unterschied: In der Mangelversorgung der „-Düngung“ lag die relative Wachstumsrate anfangs niedriger, nahm aber im Gegensatz zur „+Düngung“ schwächer und fast linear ab, so daß die RGR der „-Düngung“ im Zeitraum Tag 80-90 größer war. Bemerkenswert ist der Befund einer negativen Wachstumsrate zum Expositionsende in A160-NF und A320-NF, -Düngung. In der „+Düngung“ zeigte sich eine zeitlich begrenzte (nicht signifikante) Förderung durch erhöhtes CO₂, die bis zum Tag 70 anhielt (siehe Abbildung 3.13 a). In A160-NF, -Düngung erhöhte sich die RGR gegenüber der CO₂-Außenkonzentration kaum. Dies stimmt mit einem in dieser Behandlung erniedrigten Harvest-Index überein (vgl. Kapitel III.2.1). In A320-NF, -Düngung hielt die nicht-signifikante Förderung am längsten an. Ozon unter der CO₂-Konzentration von heute erniedrigte anfangs die RGR; später war die RGR aufgrund des schwächeren Abfalls

durch Ozon erhöht. Im Vergleich A320-NF1,5/A320-NF ist nur eine geringe Beeinflussung der RGR durch Ozon zu erkennen, die aber lange anhielt.

In Analogie zu der relativen Wachstumsrate der oberirdischen Trockenmasse (vgl. Gesamtpflanzen-Ebene, Kapitel III.2.2.) ist ein Einfluß der Ährentrockenmasse auf die Ähren-RGR zu erwarten. Abbildung 3.14 zeigt darum eine Auftragung gegen die Ähren-Trockenmasse. Die Senkenaktivität von Ähren mit gleicher Trockenmasse lag unter erhöhter CO₂-Konzentration stets höher. Eine Abhängigkeit der CO₂-Förderung von der Ährengröße war nur in A160-NF, +Düngung auszumachen; für alle übrigen CO₂-Begasungsvarianten war die Förderung konstant. Durch Ozon wurde unter heutiger CO₂-Konzentration das Ährenwachstum bei geringer Ähren-Trockenmasse reduziert. Je schwerer die Ähren wurden, desto geringer wurde der Unterschied im Vergleich mit Pflanzen, die der Ozonkonzentration der Außenluft ausgesetzt wurden. Gering waren die Einflüsse Ozons unter verdoppelter CO₂-Konzentration; in der „+Düngung“ waren die RGR allerdings stets erniedrigt.

Absolute Wachstumsraten (AGR) der Ähren werden hier als Maß für die Senkenstärke verstanden (siehe oben). Die Raten lagen anfangs niedrig, nahmen mit der Zeit zu, erreichten ihr Maximum um den 70. bis 80. Tag nach Aussaat und nahmen dann bis zur Erntereife wieder ab (Abbildungen 3.15 und 3.16). Abbildung 3.15 stellt Effekte der Düngung auf diesen Parameter vor. In allen CO₂-Varianten sank die AGR der Ähren zur Erntereife auf einen Wert unter Null ab, d.h. das Gewicht der Ähren nahm ab. Deutlich wird wiederum die Interaktion CO₂ x Düngung. Die düngungsbedingten Veränderungen der AGR wurden größer unter erhöhtem CO₂. Sie waren in A160-NF und A320-NF gleichartig und sahen wie folgt aus: Absolute Wachstumsraten der „-Düngung“ blieben frühzeitig zurück; es wurde in der Mangelversorgung eine niedrigere maximale AGR später erreicht; die AGR nahmen dann weniger rasch ab, so daß die schlechte N-Versorgung in der Phase Tag 80-90 besser wuchs. Dies ist um so erstaunlicher, weil die Blattfläche in A160-NF und A320-NF, -Düngung früher abnahm (vgl. Organ-Ebene Kapitel III./IV.2.5.1). Die CO₂-Förderung der absoluten Wachstumsrate fiel in der „+Düngung“ stärker aus. Hier betrug die maximale AGR 0,48 g Tag⁻¹, während in der „-Düngung“ 0,38 g Tag⁻¹ erreicht wurden (beides im Vergleich zu 0,27 g Tag⁻¹ in A-NF). Damit war die maximale Förderung der Ährenwachstumsrate durch CO₂-Erhöhung in der „+Düngung“ wesentlich größer (+73%) als aufgrund der zur Erntereife um ca. 50% erhöhten Kornzahl zu erwarten gewesen war. Das bedeutet de facto, daß auch die Senkenstärke des Einzelkorns zu diesem Zeitpunkt zugenommen hat (siehe Diskussion). Weil

das Tausendkorngewicht zur Erntereife unverändert war (vgl. Kapitel III.2.4.1), hat sie aber nur intermediär zugenommen. Ozonbegasung führte unter heutiger CO₂-Konzentration zu einem zeitlich verzögerten Ährenwachstum. Diese Reaktion stimmt gut mit dem verzögerten Gesamtpflanzenwachstum in diesen Behandlungen überein (vgl. Kapitel III.2.2). Ein Einfluß existierte unter erhöhtem CO₂ nur in der „+Düngung“ und bestand in einer Reduktion der maximalen Ähren-AGR.

Abschließend soll die Eingangsfrage des Kapitels explizit beantwortet werden: Die Senkenaktivität der Ähren war temporär durch CO₂ erhöht (bis zum Tag 70 in der „+Düngung“; in A320-NF, -Düngung länger). CO₂-Exposition förderte die Senkenstärke bis zum Tag 80 in der „+Düngung“, bis zum Tag 90 in A320-NF, -Düngung.

Kurzzusammenfassung:

- In der Ähren-Trockenmasse zeigte sich eine Interaktion CO₂ x Dgg.: In A320-NF war die TM ab dem Tag 60 durch die +Dgg. signifikant erhöht. Ozon reduzierte intermediär die Ähren-TM (Vergleich A-NF1,5/A-NF); zur Erntereife bestand der Unterschied nicht mehr. Ozonbedingte Unterschiede in A320 bestanden in reduzierter TM in der +Dgg..
- Die Ähren-RGR und damit die Senkenaktivität wurde durch CO₂ temporär erhöht. Die Förderung hielt in der -Dgg. länger an. Unter CO₂-Exposition war die Ähren-RGR in der -Dgg. anfänglich niedriger, zwischen Tag 80 und 90 höher. Dieselbe zeitabhängige Reaktion (auf Ozon) zeigte die Behandlung A-NF1,5 im Vergleich zu A-NF. Unter erhöhtem CO₂ wirkte Ozon nur geringfügig, aber über den gesamten Expositionszeitraum, negativ auf die RGR ein.
- Vergleicht man Ähren gleicher Trockenmasse, war stets eine CO₂-Förderung des Ährenwachstums sichtbar. Ozon reduzierte in A-NF1,5 die Ähren-RGR nur bei Vorliegen einer geringen Ähren-TM.
- Absolute Wachstumsraten und damit die Senkenstärke der Ähren wurden in der +Dgg. durch CO₂ stärker erhöht (maximale AGR (Tag 70-80): in A320-NF,+Dgg. 0,48 g Tag⁻¹, in A320-NF,-Dgg. 0,38 g Tag⁻¹, in A-NF 0,27 g Tag⁻¹). Damit nahm intermediär die Senkenstärke einzelner Körner in A320-NF,+Dgg. zu. Zwischen Tag 80 und 90 bestand in A320-NF ein düngungsbedingter Unterschied mit höherer AGR (Senkenstärke) in der -Dgg., obwohl die Blattfläche in der -Dgg. zu dieser Zeit geringer war. Ozon reduzierte die maximale AGR in A320-NF1,5.

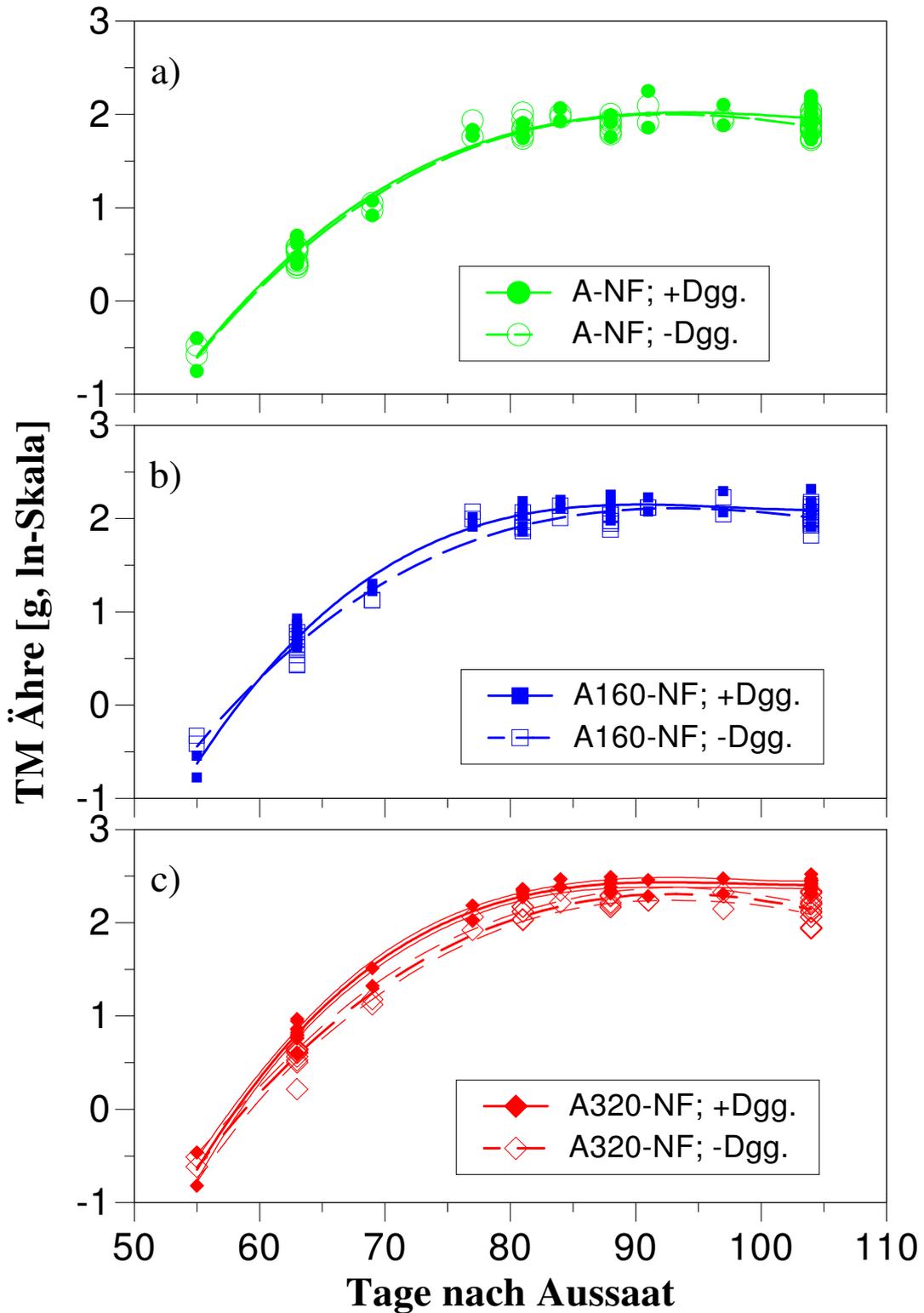


Abb. 3.10: Einfluß der Düngung auf die Ähren-Trockenmasse in den Behandlungen

- a) A-NF
- b) A160-NF
- c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

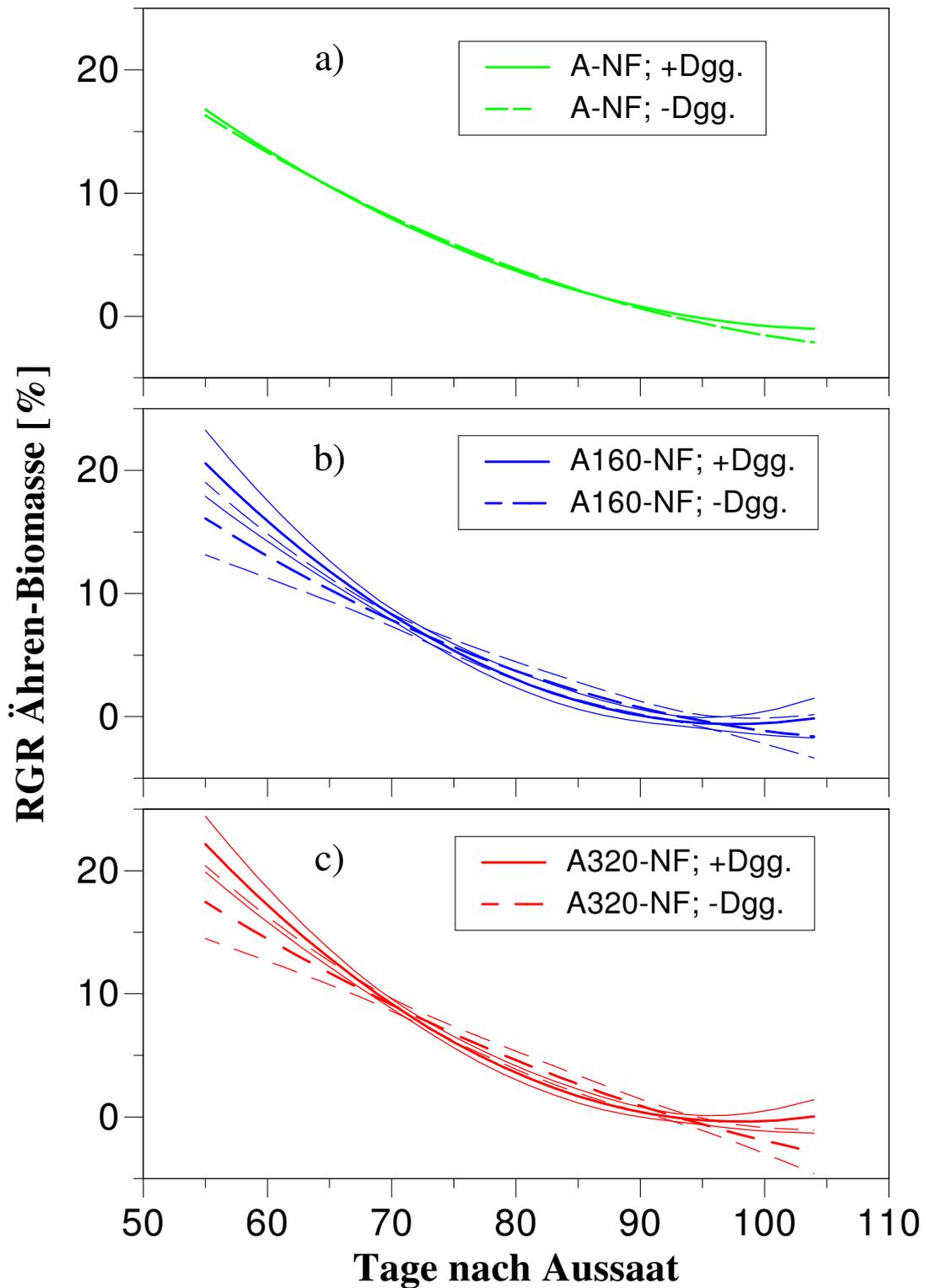


Abb. 3.12: Einfluß der Düngung auf die Relative Wachstumsrate (RGR) der Ähren-Trockenmasse in den Behandlungen

- a) A-NF
- b) A160-NF
- c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

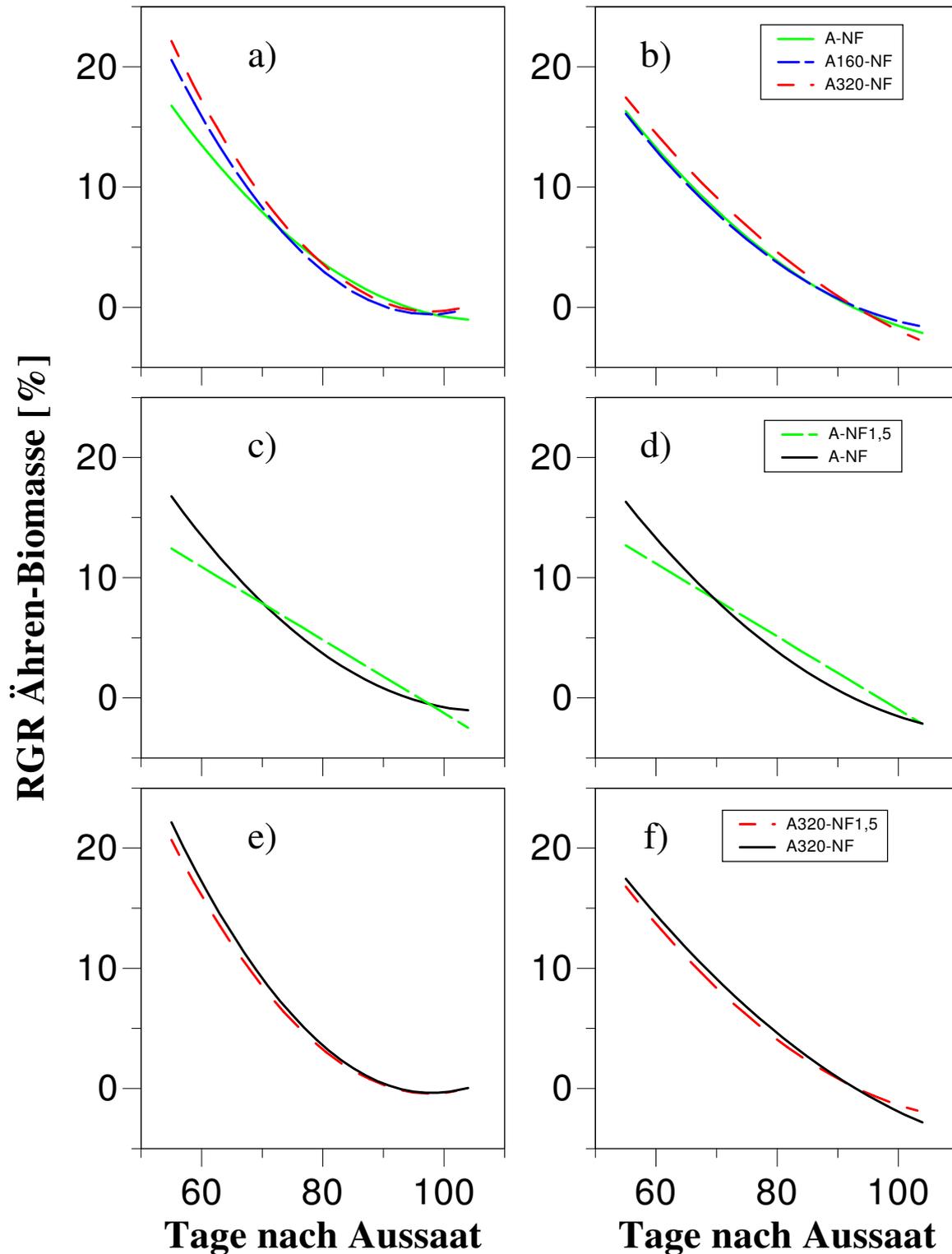


Abb. 3.13: Einfluß der CO_2 - und der O_3 -Konzentration auf die Relative Wachstumsrate (RGR) der Ähren-Trockenmasse

a) CO_2 -Einfluß (+Dgg.)

b) CO_2 -Einfluß (-Dgg.)

c) O_3 -Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

d) O_3 -Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

e) O_3 -Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

f) O_3 -Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

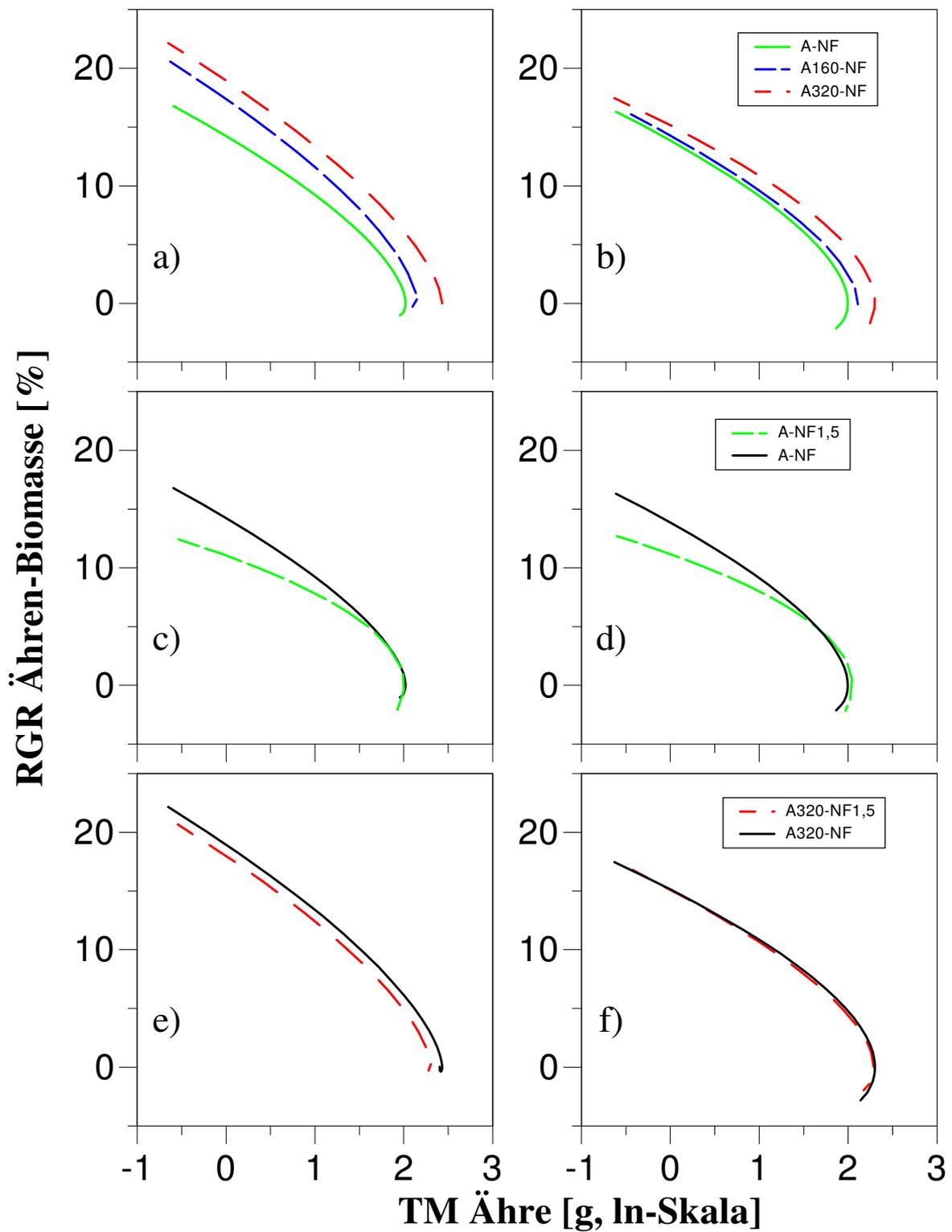


Abb. 3.14: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Relative Wachstumsrate (RGR) der Ähren-Trockenmasse, aufgetragen gegen die Ähren-Trockenmasse

- | | |
|--|--|
| a) CO ₂ -Einfluß (+Dgg.) | b) CO ₂ -Einfluß (-Dgg.) |
| c) O ₃ -Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.) | d) O ₃ -Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.) |
| e) O ₃ -Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.) | f) O ₃ -Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.) |

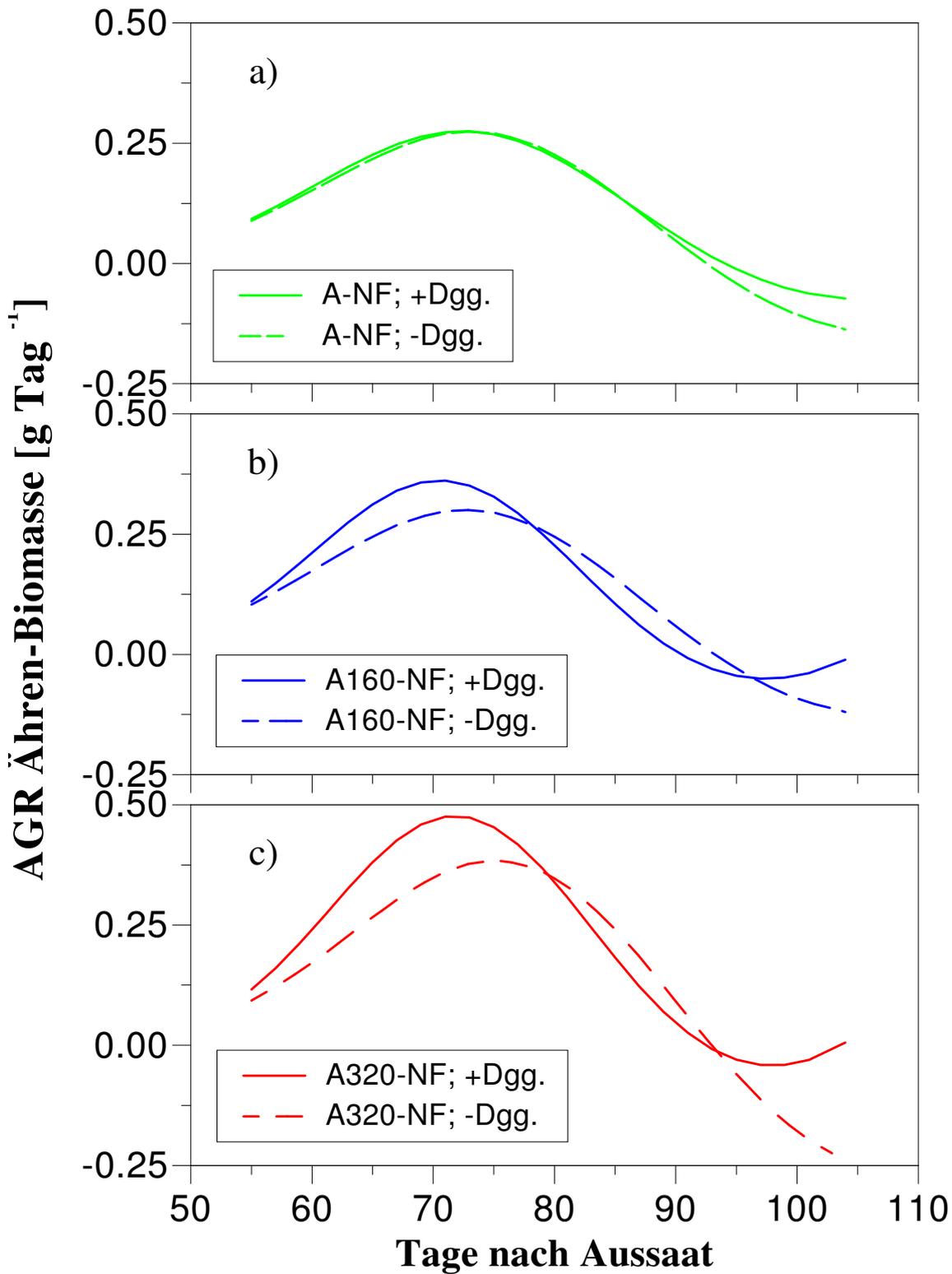


Abb. 3.15: Einfluß der Düngung auf die Absolute Wachstumsrate (AGR) der Ähren-Trockenmasse in den Behandlungen
 a) A-NF
 b) A160-NF
 c) A320-NF

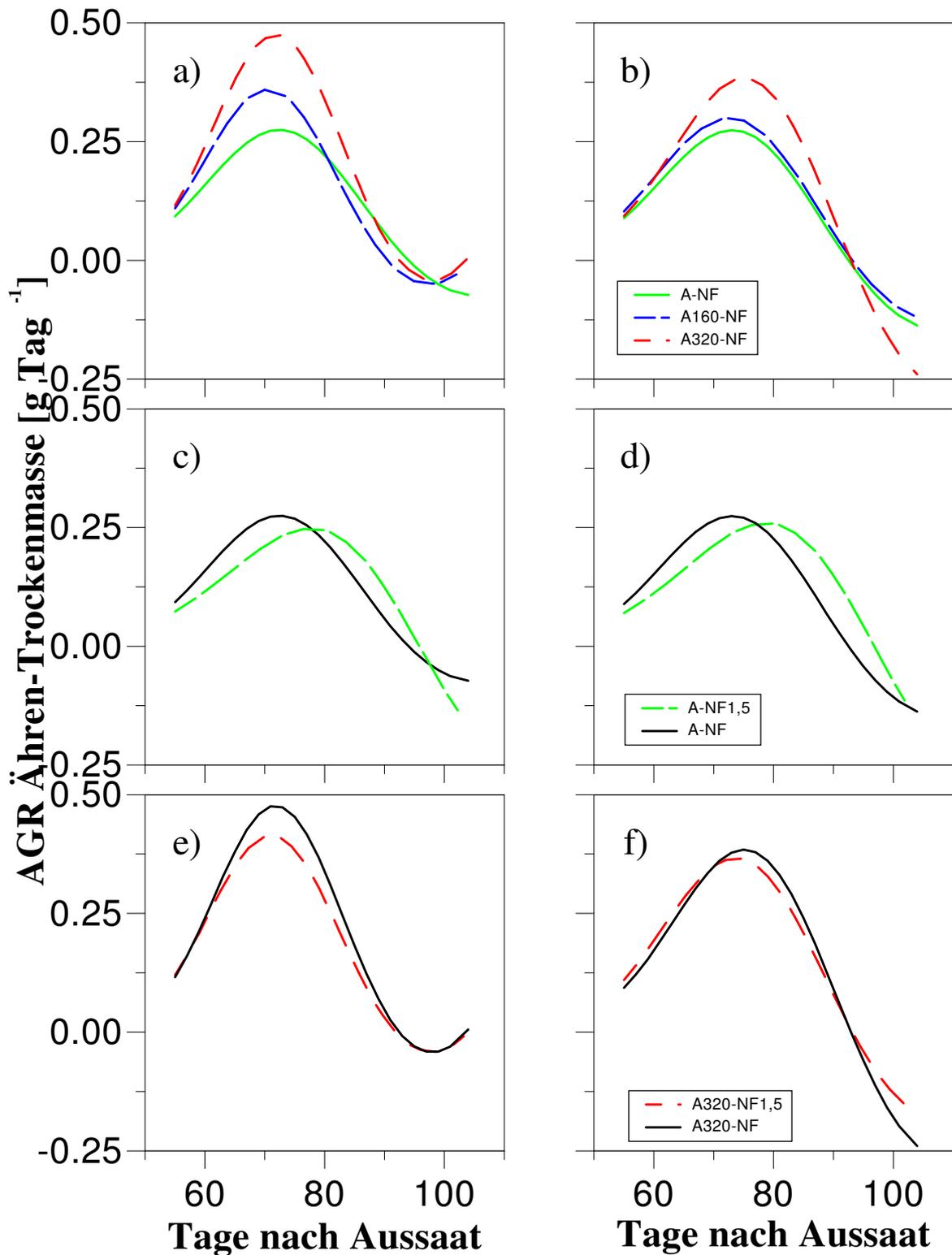


Abb. 3.16: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Absolute Wachstumsrate (AGR) der Ähren-Trockenmasse

a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)

c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)

d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

III.2.4.3 Das Halmwachstum

Das vorliegende Kapitel beantwortet die Detailfragen der Fragestellung: „Wie beeinflusste erhöhte Kohlendioxid-Konzentration das Halmwachstum?“ „Wie änderte sich die Senkenaktivität und -stärke von Halmen unter CO₂-Exposition?“ und „Welchen Einfluß hatte eine CO₂-Erhöhung auf die Bestockung?“

Um die beiden ersten Fragen zu klären, wurden Wachstumsraten der Halme auf der Grundlage empirischer Modelle der wöchentlich erhobenen Halm-Trockenmasse-Daten kalkuliert. Relative (Absolute) Wachstumsraten fungieren auch in diesem Kapitel als Maß für die Senkenaktivität (Senkenstärke). Die Rolle der Halme als intermediäre Kohlenhydratspeicher wird ferner für die Interpretation der Ergebnisse von Bedeutung sein.

Die Modellbildung für die Halm-Trockenmasse

An die Daten der Halm-Trockenmassen wurden Polynome vom Grad 3-4 angepasst, die aus biologischer Sicht sinnvoll erschienen. Den statistischen Entscheidungskriterien blieb die Wahl des Polynomgrades überlassen. Der Fit gelang sehr gut, das niedrigste adjusted R² betrug 0,949. Die Residuen waren in zwei Fällen nicht normalverteilt; ihre Verteilung war zu steil. Eine Residuenanalyse wies in zwei Fällen hohe Werte nach, die nicht auf Transformationsprobleme zurückzuführen waren. Ursachen für diese Abweichung vom Kurvenverlauf sind nicht bekannt, auf Stimmigkeit mit den Daten der anderen Organe wurde in diesen Fällen geprüft.

Tab. 3.6: Die empirischen Modelle für die Halm-trockenmasse

(B = Parameter der Funktion, n = Zahl der Datenpunkte, p = Zahl der Parameter, Mallow's Cp = Stat. Maßzahl für Wahl des Polynomgrades (Cp ≤ p, Cp = Minimum), adj. R² = adjusted R², K-S = Kolmogoroff-Smirnoff-Test, Sh-W = Shapiro-Wilks-Test, Bes. = Besonderheit (s. unten))

Exposition	Dgg.	B ₀	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	n	p	Cp (x ³ /x ⁴)	adj. R ²	K-S/ Sh-W	Bes.
A-NF	+	-14,76735	0,61520	-0,00766	3,10E-05		64	4	3,20/5	0,954	0,19	
A-NF1,5	+	-24,54825	1,16241	-0,01875	1,27E-04	-3,03E-07	23	5	8,15/5	0,990	>0,2/0,57	①
A160-NF	+	-21,59414	0,96676	-0,01435	8,78E-05	-1,80E-07	64	5	5,08/5	0,981	>0,2	
A320-NF	+	-13,85483	0,47283	-0,00294	-2,30E-05	2,05E-07	64	5	5,29/5	0,980	0,03	④⑤
A320-NF1,5	+	-15,77494	0,63739	-0,00756	2,91E-05		46	4	3,62/5	0,972	>0,2/0,70	
A-NF	-	-15,08336	0,62379	-0,00770	3,08E-05		64	4	3,00/5	0,949	>0,2	
A-NF1,5	-	-26,51753	1,31862	-0,02332	1,81E-04	-5,24E-07	23	5	12,06/5	0,988	0,12/0,04	①⑤
A160-NF	-	-19,10151	0,78649	-0,00978	3,95E-05		63	4	3,00/5	0,980	>0,2	②
A320-NF	-	-16,52746	0,66614	-0,00795	3,08E-05		64	4	3,00/5	0,967	0,02	④④
A320-NF1,5	-	-11,68822	0,36523	-0,00115	-3,48E-05	2,29E-07	46	5	5,23/5	0,979	>0,2/0,92	

Besonderheiten: ① 1 Kammer, ② 1 Ausreißer, ④ 1 hoher Wert, ⑤ steile Verteilung

Der Einfluß von Exposition und Düngung auf die Halm-Trockenmasse und deren Wachstumsrate

Der Verlauf der Halmtrockenmassen war in allen Behandlungen geprägt durch eine exponentielle Wachstumsphase mit — in der logarithmischen Auftragung — linear steigenden Trockenmassen. Diese Phase umfaßte die Anlage von Halmen, die Halmelongation und Kohlenhydrateinlagerung. Sie wurde gefolgt von einer Periode, in der die Halmtrockenmasse in behandlungsabhängiger Weise abnahm. Der Grund für die Abnahme war: Es wurden gespeicherte Kohlenhydrate aus den Halmen abgezogen. Unbefriedigend ist das Kurvenverhalten der letzten 5 Tage, in denen die Halm-Trockenmasse für viele Behandlungen wieder anstieg: Ob dies Folge eines Artefaktes ist, wird Gegenstand der Diskussion sein. Dieser allgemeine Kurvenverlauf kann Abbildung 3.17 entnommen werden.

Für die unterschiedlich gedüngten Weizenpflanzen in A-NF, also unter der heutigen CO₂-Konzentration, waren keine verschiedenen Halm-Trockenmassen festzustellen (siehe Abbildung 3.15). Signifikante Unterschiede der Düngungsvarianten ergaben sich in A160-NF um den 100. Tag nach Aussaat (Konfidenzbänder wurden nicht eingezeichnet.). In der höchsten CO₂-Konzentration förderte die Stickstoffversorgung der „+Düngung“ die Halmtrockenmassen ab dem Tag 70 signifikant. Dieses Ergebnis zeigt eine Interaktion von CO₂-Begasung und Düngung an. Unter der Kohlendioxidkonzentration der Außenluft waren die Weizenhalme anfangs schwerer (vgl. Abbildung 3.18). Mit erhöhter CO₂-Konzentration begaste Pflanzen erreichten signifikant höhere maximale Halmtrockenmassen und eine höhere Masse zum Zeitpunkt der Ernte. Die Förderung durch erhöhte CO₂-Konzentration war in der „+Düngung“ stärker, besonders in A320-NF. Der größere Kurvenabstand zwischen A320-NF und A160-NF, +Düngung bei maximaler TM deutet auf eine erhöhte Remobilisierung von gespeicherten Kohlenhydraten in A320-NF hin. Ozon bewirkte unter heutiger CO₂-Konzentration eine Reduktion der Trockenmassen. In der „+Düngung“ war die maximale Trockenmasse geringfügig erniedrigt. Zur Ernte sank die Trockenmasse signifikant. In der „-Düngung“ trat dieser Ozoneffekt nicht auf, die maximale Halmmasse lag aber deutlich (signifikant) niedriger und es fehlte die mit der Kohlenhydrat-Remobilisierung verbundene Abnahme der Trockenmasse. Keinen Einfluß auf die Halmtrockenmasse hatte die Ozonbegasung, wenn sie mit erhöhter CO₂-Konzentration verbunden war.

Abbildung 3.19 zeigt den Einfluß der CO₂-Exposition auf die relative Halmwachstumsrate, die ein Maß für die Senkenaktivität darstellt. Am Anfang wuchsen die Halme der Weizenpflanzen je nach Behandlung um 21-27% pro Tag; dieser Anfangswert sank

im Laufe der Ontogenie schnell ab. Dies bedeutet, daß die Senkenaktivität ebenfalls am Anfang am größten war und danach absank.

Erhöhte CO₂-Konzentration förderte das relative Wachstum der Halmtrockenmassen in der „+Düngung“ ungefähr bis zum Tag 60 signifikant (vgl. Abbildung 3.19 a), förderte also die Senkenaktivität der Halme, und zwar bis zum Ende der Wachstumsperiode. In der „-Düngung“ war das Bild weniger einheitlich (Abbildung 3.19 b). Dies war hauptsächlich zurückzuführen auf die anfangs schwach ausgeprägte Förderung der RGR in A320-NF. Eine signifikante Förderung durch CO₂-Begasung trat in dieser Variante der Stickstoffversorgung um den 50. Tag auf. Der Übersichtlichkeit halber wurde in der Abbildung trotzdem auf Konfidenzbänder verzichtet. Ozon veränderte die Halmwachstumsrate nur in der „+Düngung“, wenn die Pflanzen der Kohlendioxidkonzentration der Außenluft ausgesetzt waren. Durch Ozonbegasung waren die relativen Halmtrockenmassenzuwächse des Sommerweizens hier zu Beginn der Exposition größer. Später nahmen die Trockenmassen in dieser Behandlung — ersichtlich an der negativeren RGR — stärker ab.

Absolute Wachstumsraten repräsentieren die Senkenstärke der Halme und werden in Abbildung 3.20 gezeigt. Die Raten wuchsen bis zum 50. Tag nach Aussaat an, erreichten dann ihr Maximum und sanken später wieder ab. In der Phase Tag 70-90 wird ein Teil der Trockenmasse remobilisiert — erkennbar an den negativen Wachstumsraten.

Eine Förderung der Senkenstärke durch CO₂ bestand vom Tag 40 bis zum Ende der Halm-Wachstumsphase. An Ergebnissen der höchsten CO₂-Stufe sind weiterhin zu nennen: Es bestand eine Düngungsabhängigkeit der maximalen Wachstumsrate mit 0,27 g Tag⁻¹ in der „+Düngung“ und 0,23 g Tag⁻¹ in der „-Düngung“. In A320-NF, +Düngung wurden mit -0,1 g Tag⁻¹ die niedrigsten Wachstumsraten festgestellt. Folglich muß in dieser Variante eine schnellere Remobilisierung erfolgt sein. Ozonwirkungen auf die absolute Wachstumsrate der Halme waren unter heutiger CO₂-Konzentration je nach N-Versorgung verschieden: In der „+Düngung“ war die maximale AGR leicht erhöht und die minimale AGR erniedrigt; in der „-Düngung“ war es umgekehrt. Demzufolge wurde unter Ozon in der „+Düngung“ mehr und in der „-Düngung“ weniger remobilisiert. Einen geringen Einfluß hatte Ozon in A320.

Der Einfluß von Exposition und Düngung auf die Bestockung

Dieser Abschnitt wendet sich der Beantwortung der Kapitelfrage „Welchen Einfluß hatte eine CO₂-Erhöhung auf die Bestockung?“ zu. Folgendes ist im Zusammenhang mit der Bestockungsreaktion zu bedenken: Nimmt die Halm-Trockenmasse zu, kann das zurückgeführt werden auf stärkeres Wachstum bestehender Halme oder auf eine erhöhte Neu-Anlage von Halmen. Entsprechend kann eine Remobilisierung von Speicherkohlenhydraten oder — in geringem Ausmaß — eine Halm-Reduktion Ursache für eine Abnahme der Halmtrockenmasse sein. Notwendig für die Interpretation des Halm-Wachstums ist also auch eine zeitlich differenzierte Betrachtung der Bestockungsreaktion. Da sich die Zahl der Triebe im Untersuchungszeitraum nicht stark änderte, eignete sich diese Größe nicht für eine funktionale Modellierung. Statt dessen wurden die Daten der drei „klassischen“ Ernten für eine Darstellung der Triebzahl in den Abbildungen 3.21 und 3.22 herangezogen.

Zu den drei Terminen wurde für die Varianten, die nicht zusätzlichem Ozon ausgesetzt waren, eine zweifache Varianzanalyse mit den Faktoren Düngung und CO₂-Konzentration durchgeführt (siehe Tabelle 3.7). Im Stadium des Schossens war die Voraussetzung der Varianzhomogenität aufgrund einer hohen Variation der Triebzahl in der Behandlung A-NF,+Düngung nicht gegeben (siehe Ergebnisse des Bartlett- und Cochran-Testes). Die in Tabelle 3.7 für diesen Termin angegebenen Signifikanzen der Faktoreffekte müssen demzufolge nach unten korrigiert werden. Die stärksten Effekte gingen zu diesem Zeitpunkt von der Stickstoffversorgung aus (schwach signifikant). Während der Vollblüte hatten sowohl CO₂-Konzentration als auch Düngung einen höchst- bzw. hochsignifikanten Einfluß auf die Zahl der Triebe. Zur Erntereife veränderten beide Faktoren die Triebzahl nicht. Zu keinem Zeitpunkt konnte eine Wechselwirkung nachgewiesen werden.

Tab. 3.7: Zwei-faktorielle Varianzanalyse: Einfluß von CO₂-Konzentration und Düngung auf die Zahl der Triebe pro Topf (FG = Freiheitsgrade, EA = Erklärungsanteil)

a) am Tag 41 (Stadium: Schossen) Cochran's-C: 0,010 Bartlett-Box F: 0,104					
Quelle der Variation	Quadratsumme	FG	Mittlere Quadratsumme	F Wert	Signifikanz von F
CO ₂	21,43	2	10,72	2,85	0,067 (n.s.)
Düngung	17,07	1	17,07	4,54	0,038 (*)
CO ₂ x Düngung	15,83	2	7,92	2,11	0,132 (n.s.)
Modell (EA 21,1%)	54,33	5	10,87	2,89	0,022 (*)
Innerhalb+Residual	203,00	54	3,76		
Total	257,33	59	4,36		
b) am Tag 63 (Stadium: Vollblüte) Cochran's-C: 0,521 Bartlett-Box F: 0,260					
Quelle der Variation	Quadratsumme	FG	Mittlere Quadratsumme	F Wert	Signifikanz von F
CO ₂	57,90	2	28,95	10,28	0,000 (***)
Düngung	26,67	1	26,67	9,47	0,003 (**)
CO ₂ x Düngung	14,03	2	7,02	2,49	0,092 (n.s.)
Modell (EA 39,3%)	98,60	5	19,72	7,01	0,000 (***)
Innerhalb+Residual	152,00	54	2,81		
Total	250,60	59	4,25		
c) am Tag 104 (Stadium: Erntereife) Cochran's-C: 0,147 Bartlett-Box F: 0,468					
Quelle der Variation	Quadratsumme	FG	Mittlere Quadratsumme	F Wert	Signifikanz von F
CO ₂	15,63	2	7,82	1,81	0,173 (n.s.)
Düngung	11,27	1	11,27	2,61	0,112 (n.s.)
CO ₂ x Düngung	1,03	2	0,52	0,12	0,887 (n.s.)
Modell (EA 10,7%)	27,93	5	5,59	1,29	0,280 (n.s.)
Innerhalb+Residual	233,00	54	4,31		
Total	260,93	59	4,42		

Signifikanzniveau: (n.s.) P > 0,05 (*) 0,05 • P > 0,01 (**) 0,01 • P > 0,001 (***) P • 0,001

Die Versorgung der Pflanzen mit Stickstoff hatte nur in zwei Fällen einen signifikanten Einfluß auf die Zahl der Triebe (vgl. Abbildung 3.21): Während des Schossens, am Tag 41, erhöhte die Düngung die Halmzahl in A-NF; zur Vollblüte (Tag 63) trat eine signifikante Förderung in A320-NF auf. Eine Förderung der Halmzahl durch die Düngung war aber generell ausgeprägt, so daß gutgedüngte Pflanzen zwischen 0,5 und 2,5 Halme mehr besaßen.

Der wichtigste in Abbildung 3.22 erkennbare CO₂-Effekt war, daß die Halmzahl sowohl in der „+Düngung“ als auch in der „-Düngung“ unter erhöhtem CO₂ noch nach der sogenannten Bestockungsphase zwischen dem Schossen und der Blüte stark zunahm. Dies führte in der „+Düngung“ nach dem ersten Erntetermin zu einer Umkehrung der „Halm“-Verhältnisse: Hatten Umgebungsluft-Pflanzen anfangs mehr Halme (signifikant im Vergleich zu A160-NF), waren es zur Blüte Pflanzen der CO₂-Begasungsvarianten, die mehr Halme trugen. Für die Pflanzen, die in A320-NF gewachsen waren, waren es zu diesem Zeitpunkt signifikant mehr. Da Halme nicht gezählt wurden, wenn ihre Länge 5 cm unterschritt, konnte es durch Reduktionsprozesse auch zu einem Absinken der Halmzahl kommen. Darauf beruhend wurde die große Halmzahl der Behandlung A320-NF bis zur

Endernte wieder reduziert, so daß letztendlich die Halmzahl der Endernte unabhängig von der Begasung war. In der „-Düngung“ war die Halmzahl am Tag 41 in allen CO₂-Stufen gleich; danach trugen Pflanzen der CO₂-Erhöhung geringfügig mehr Triebe. Eine signifikante Beeinflussung der Halmzahl zur Endernte war auch hier nicht gegeben.

Der Ozoneinfluß auf die Halmzahl, für den wegen des Kammerausfalls keine Varianzanalyse durchgeführt werden konnte, richtete sich unter Umgebungs-CO₂-Konzentration stark nach der Stickstoffversorgung. Im Vergleich zu A-NF förderte Ozon in A-NF1,5; +Düngung erst zwischen Blüte und Endernte die Halmzahl so stark, daß die Halmzahl der mit Umgebungsluftozon gewachsenen Pflanzen erreicht werden konnte. Diese Reaktion stellt eine Anlage von Nottrieben dar. Vor der Nottriebsreaktion lag die Zahl der Triebe unter Ozoneinfluß tendenziell niedriger. In A-NF1,5; -Düngung konnte keine Anlage von Nottrieben festgestellt werden, vielmehr kam es durch Ozon nach anfänglich identischer Zahl zu einer kontinuierlichen Reduktion der Halmzahl bis der Unterschied zur Endernte signifikant wurde. Eine Ozonwirkung auf die Halmzahl unter erhöhtem CO₂ war in der „+Düngung“ gar nicht ausgebildet; in der „-Düngung“ waren unter Ozoneinfluß anfangs schon mehr Halme angelegt (signifikant), später wurden auch hier identische Halmzahlen festgestellt.

Kurzzusammenfassung:

- Der Verlauf der Halm-Trockenmasse läßt die Phase des Wachstums und der Kohlenhydrat-Einlagerung und die der Kohlenhydrat-Remobilisierung erkennen. Eine Interaktion CO₂ x Dgg. ist sichtbar mit im Düngungsvergleich signifikanter Förderung in A320-NF, +Dgg. ab Tag 70. Halme waren in A-NF anfangs schwerer als bei CO₂-Exposition. Durch die höchste CO₂-Stufe wurde die maximale TM und diejenige der Endernte signifikant erhöht. In A-NF1,5 reduzierte Ozon in der +Dgg. stärker die End-TM, in der -Dgg. stärker die maximale TM.
- Die RGR der Halm-Trockenmasse und damit die Senkenaktivität wurde durch CO₂ bis zum Tag 60 (in der +Dgg.), auf jeden Fall bis zum Ende der Wachstumsperiode gefördert. Ozon hatte einen Einfluß nur in A-NF1,5; +Dgg..
- CO₂ erhöhte die Senkenstärke (Halm-AGR) vom Tag 40 bis zum Ende der Wachstumszeit. Maximale AGR unterschieden sich düngungsabhängig in A320-NF (Interaktion CO₂ x Dgg.). In A320-NF, +Dgg. wurde mehr an Kohlenhydraten (minimale AGR) remobilisiert. Deutliche Ozonwirkungen existierten nur in A-NF1,5: In der +Dgg. wurde mehr, in der -Dgg. weniger remobilisiert.
- Gut gedüngte Pflanzen besaßen zu allen Terminen 0,5-2,5 Halme mehr. Unter CO₂ nahm die Halmzahl zwischen Schossen und Blüte zu; zur Blüte wurde die Halmzahl dann in der +Dgg. durch CO₂ signifikant gefördert. Zur Endernte war die Bestockung unabhängig von der Begasung. In A-NF1,5; +Dgg. erhöhte Ozon die Halmzahl vor der Endernte; hier lag eine Nottriebsreaktion vor.

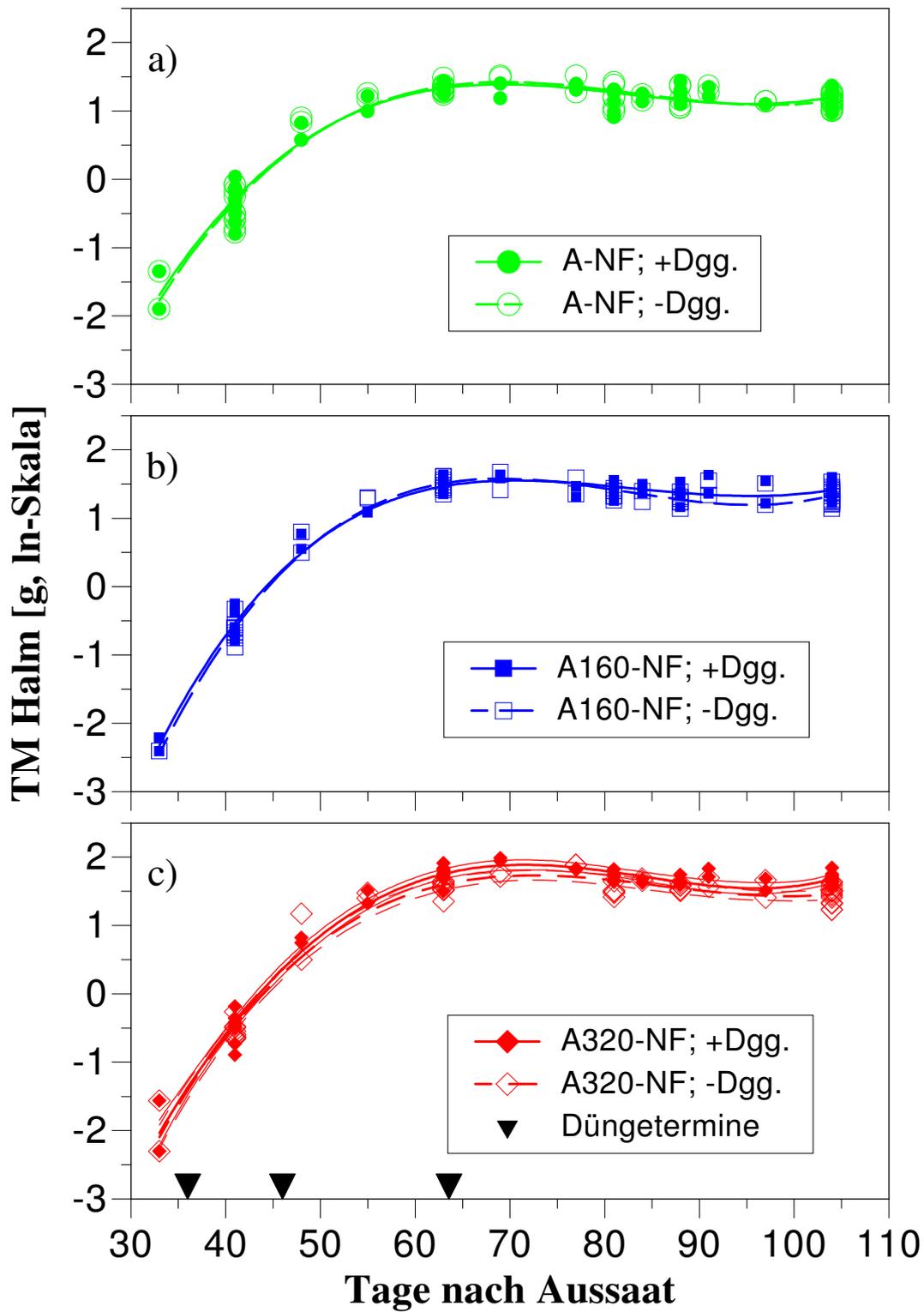


Abb. 3.17: Einfluß der Düngung auf die Halm-Trockenmasse in den Behandlungen
 a) A-NF
 b) A160-NF
 c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

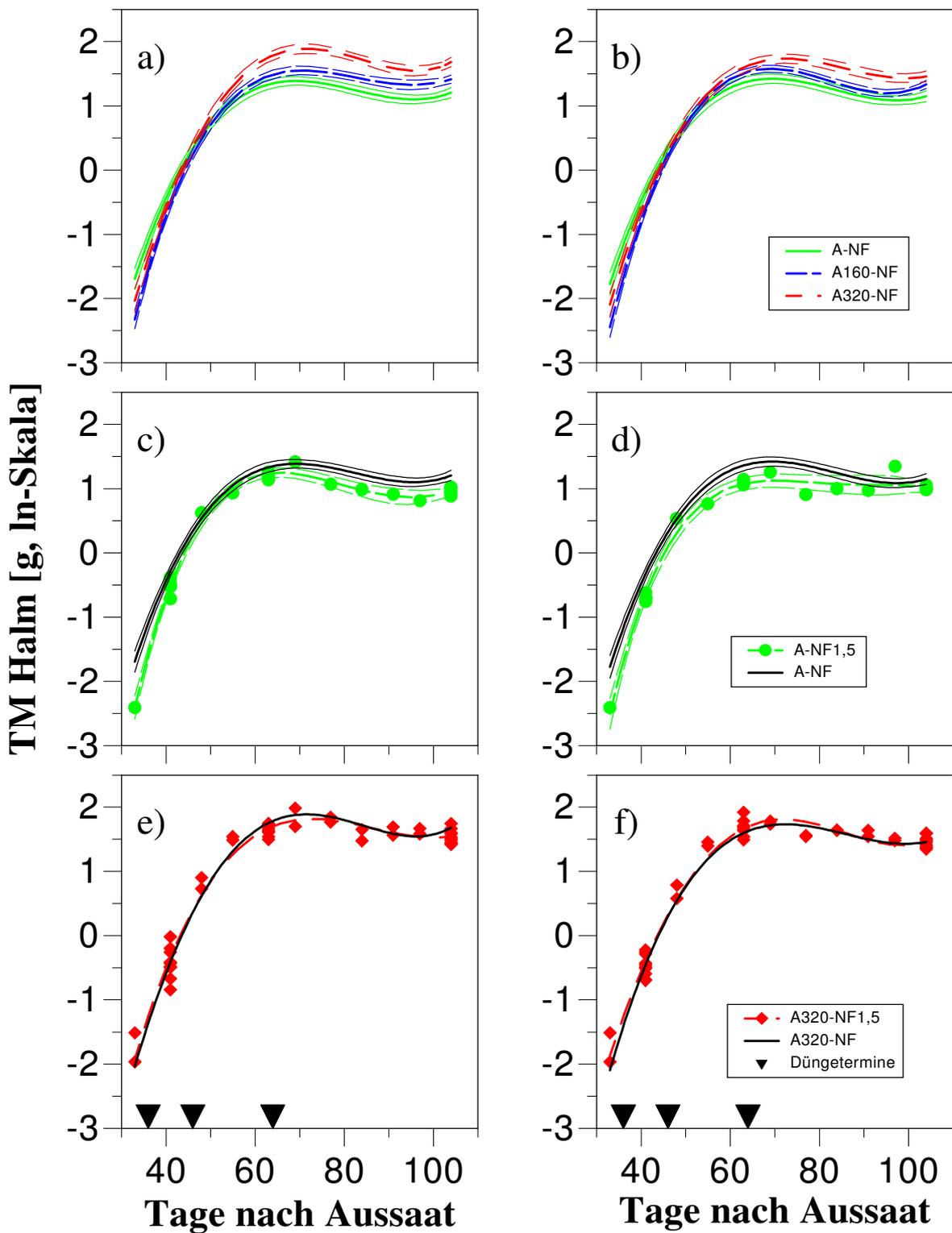


Abb. 3.18: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Halm-Trockenmasse

a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)

b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)

c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

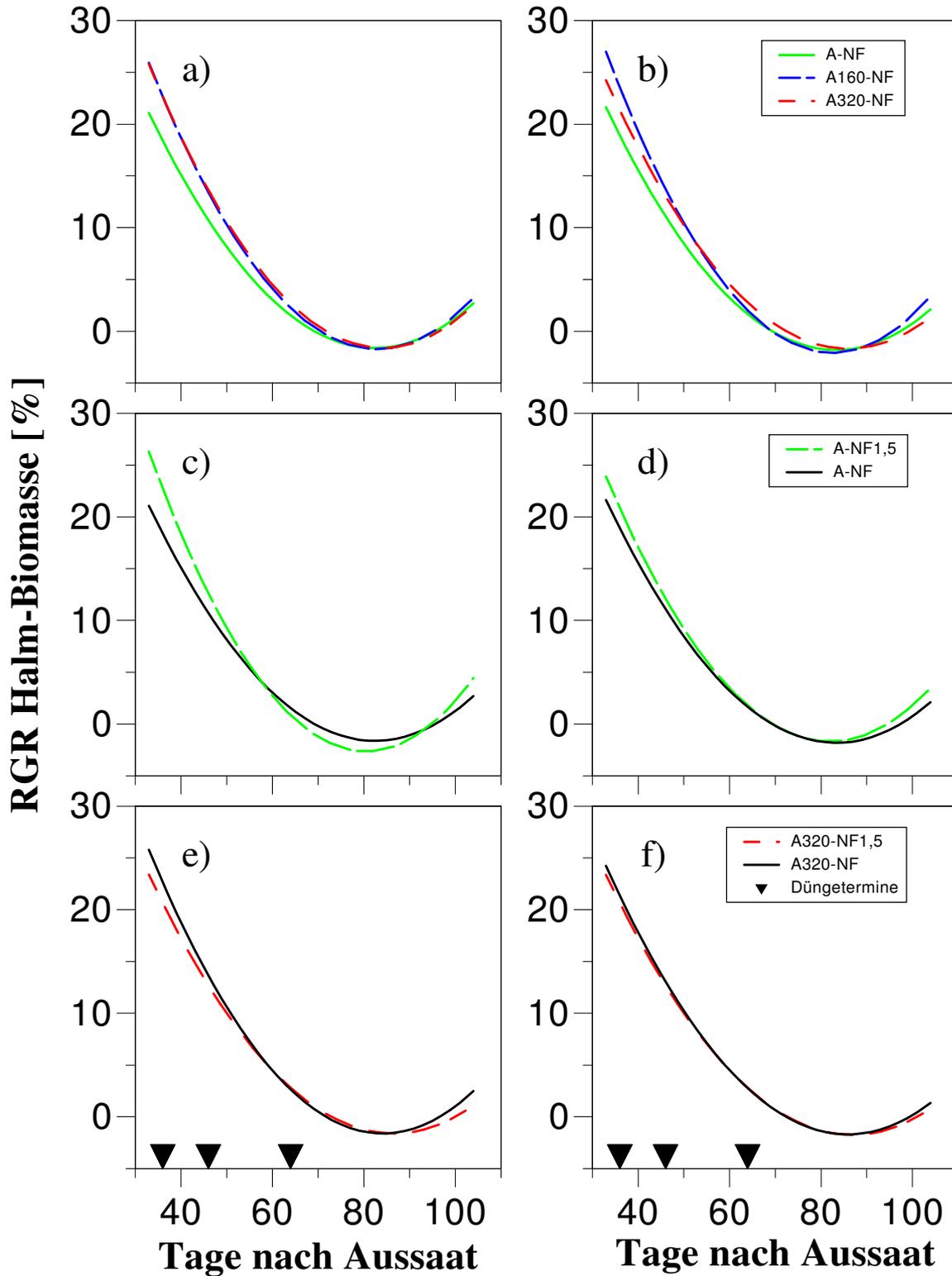


Abb. 3.19: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Relative Wachstumsrate (RGR) der Halm-Trockenmasse

- a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)
- b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)
- c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)
- d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)
- e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)
- f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

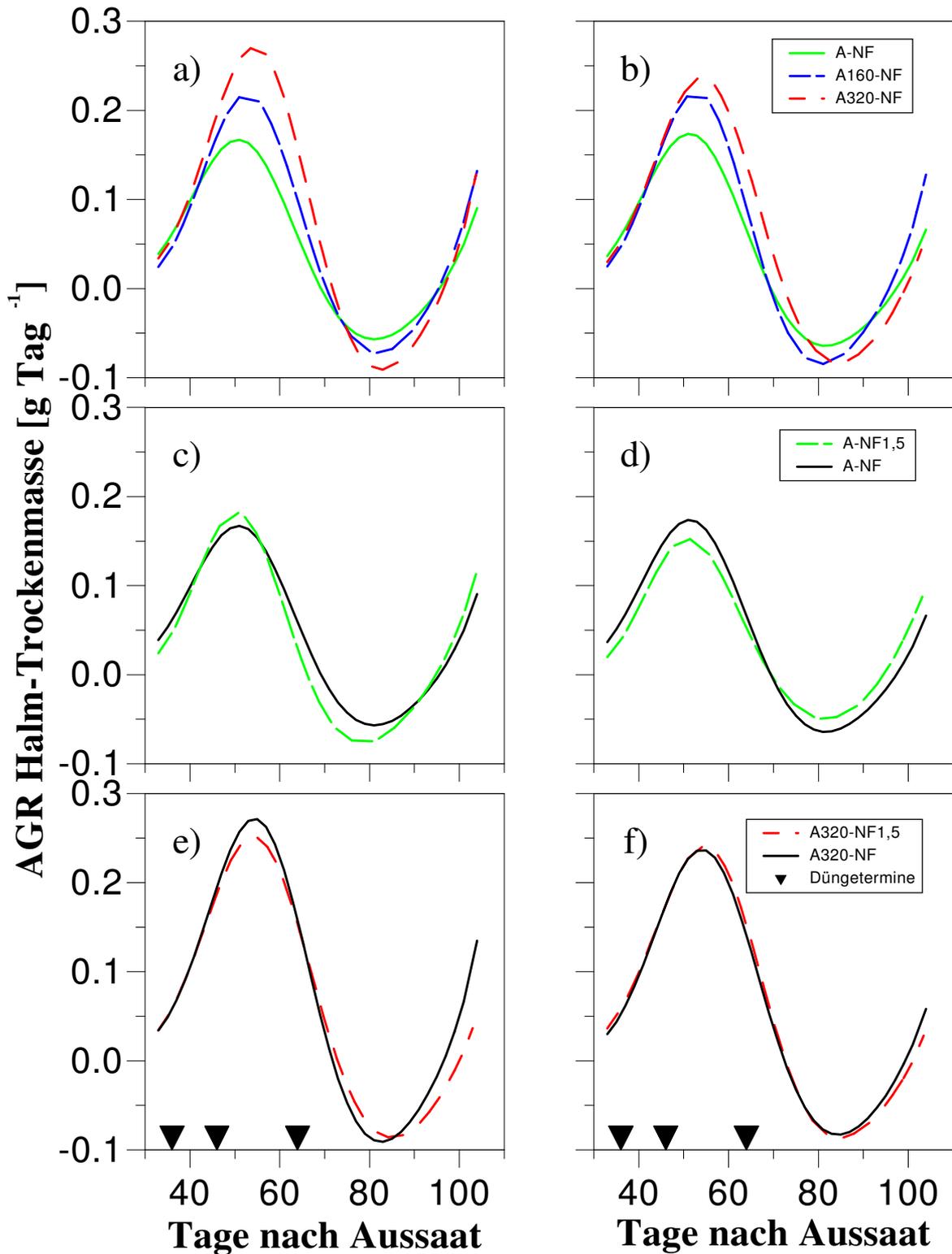


Abb. 3.20: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Absolute Wachstumsrate (AGR) der Halm-Trockenmasse

a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)

c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)

d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

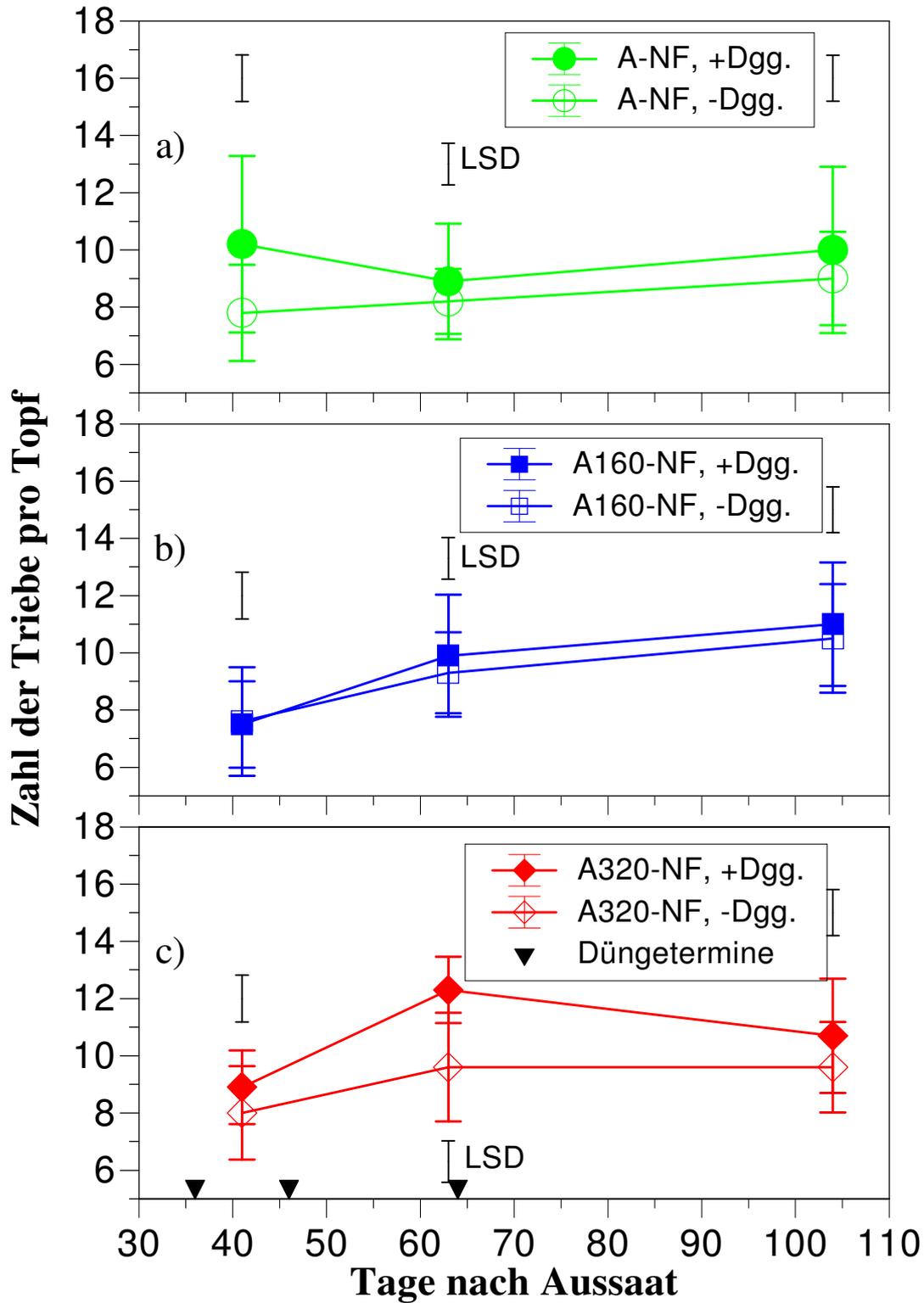


Abb. 3.21: Einfluß der Düngung auf die Zahl der Triebe pro Topf (Tag 41 „Schossen“; Tag 63 „Vollblüte“; Tag 104 „Erntereife“; n=5 Töpfe pro Kammer u. Variante)

a) A-NF

b) A160-NF

c) A320-NF

(Zwei Mittelwerte sind signifikant verschieden, wenn ihr Unterschied größer als der eingetragene LSD-Wert ist.)

III.2.4.4 Die Kohlenhydratreserven der Halme

Das vorliegende Kapitel soll eine Klärung der Fragen herbeiführen: Wie reagierten die temporären Kohlenhydratreserven im Halm auf CO₂; welchen Beitrag lieferten sie zur Kornfüllung?

Hierzu wurde 1994 an der Sorte Minaret eine Kohlenhydratanalytik in einzelnen Internodien der Haupthalme durchgeführt. Beginnend mit dem Stadium Schossen und endend mit der Erntereife wurden dafür 4 Töpfe pro Variante in wöchentlichem Abstand geerntet. Für Biomassezwecke wurden Trockenmassen einzelner Fraktionen bestimmt. In diese Untersuchung wurden nur gut gedüngte Weizenpflanzen der Expositionsvarianten A-NF und A320-NF einbezogen.

Wachstum und Ertrag der Sorte waren 1994 durch CO₂-Erhöhung um 49,7 bzw. 43,2 % gesteigert (siehe Tabelle 3.8). Von allen untersuchten Pflanzenorganen zeigten die Getreidehalme mit 65,7 und 107% die höchsten relativen Trockenmassenzunahmen. Für die Haupthalme war dies nicht nur auf ein gefördertes Längenwachstum zurückzuführen — sondern auch auf verstärkte Einlagerungsprozesse. Halme remobilisierten unter erhöhtem CO₂ größere Anteile ihrer Trockenmasse (vgl. Tabelle 3.8). Generell überstieg die Förderung der Nebenhalm-Parameter durch CO₂ die der Haupthalm-Parameter. Durch CO₂ wurde die Bestockung gefördert und die Ährenzahl erhöht. Zuwächse der Blatt-Trockenmassen waren gering (siehe Tabelle 3.8).

Folgende Ergebnisse erbrachte die Bestimmung der Fructankonzentration in den Halminternodien: Bei im Vergleich mit Literaturwerten insgesamt sehr niedrigen Konzentrationen zeigte sich unter erhöhtem CO₂ im Haupthalm eine Steigerung maximaler Fructangehalte (Fraktion 1 und 3, siehe Abbildung 3.23) sowie eine Verschiebung des zeitlichen Verlaufs, insbesondere eine Verzögerung der Auslagerung (siehe hochsignifikante Unterschiede von Fraktion 2 und 3).

Die drastische Reaktion der Menge wasserlöslicher Kohlenhydrate im Haupthalm auf CO₂ ist dargestellt in Abbildung 3.24. Gefördert wurden alle im Haupthalm gemessenen Komponenten (Fructane, Saccharose, Red. Zucker). Die Fructanmenge jedoch zeigte die massivsten Zuwächse. Fructane akkumulierten in A-NF bis zur vollendeten Blüte (60. Tag nach Aussaat), während diese Phase unter erhöhtem CO₂ 8 Tage später endete.

Kurzzusammenfassung:

- Oberirdische Trockenmasse und Ertrag der Sorte Minaret waren 1994 durch CO₂-Verdopplung um 50 und 43% gesteigert. Von allen Organen zeigten Halme die höchste Trockenmassenzunahme, eine verstärkte Einlagerung und Remobilisierung, aber auch eine Längenzunahme. CO₂ förderte die Bestockung und erhöhte die Ährenzahl. Reaktionen der Blatt-TM waren gering.
- Maximale Fructankonzentrationen in den unteren Haupthalm-Internodien und im Ährenstiel (signifikant) wurden durch CO₂ erhöht. Unter CO₂-Einfluß verzögerte sich die Auslagerung.
- Die Gesamtmenge aller im Haupthalm eingelagerten Kohlenhydrat-Komponenten (Fructane, Saccharose, Red. Zucker) erhöhte sich durch CO₂-Begasung. Die Akkumulation von Fructanen endete unter erhöhtem CO₂ 8 Tage später.

Tab. 3.8: Die Reaktion von Weizenorganen auf CO₂-Begasung. Sorte Minaret im Jahr 1994. Mittelwerte ± Standardabweichungen bei Ernte (außer ¹⁾), Trockenmasse (TM) in [g/Topf]

Parameter	A-NF	A320-NF	Prozentualer Zuwachs
TM Gesamtpflanze [g]	6,22 ± 1,63	9,31 ± 1,79	49,7
Kornertrag [g]	3,38 ± 1,37	4,84 ± 1,05	43,2
Ährenzahl	2,63 ± 0,74	3,50 ± 0,76	33,1
Halmzahl	5,30 ± 1,20	6,45 ± 1,43	21,7
TM Körner am Haupthalm [g]	1,63 ± 0,37	1,92 ± 0,14	17,5
TM Ähre am Haupthalm [g]	1,96 ± 0,37	2,46 ± 0,15	25,5
TM Blätter am Haupthalm [g]	0,92 ± 0,09	1,01 ± 0,13	9,8
Maximale TM Haupthalm ¹⁾ [g]	0,67 ± 0,07	1,11 ± 0,18	65,7
TM Haupthalm [g]	0,58 ± 0,14	0,80 ± 0,25	37,9
Länge des Haupthalms [cm]	50,43 ± 6,52	61,01 ± 4,72	21,0
TM Ähren an Seitenhalmen [g]	2,10 ± 1,20	3,74 ± 1,17	78,1
Maximale TM Seitenhalme ¹⁾ [g]	1,72 ± 0,55	3,56 ± 1,55	107,0
TM Seitenhalme [g]	1,30 ± 0,89	1,69 ± 0,51	
TM Blätter an Seitenhalmen [g]	0,60 ± 0,03	0,70 ± 0,08	16,7

¹⁾Maximal-Werte der Untersuchungsphase

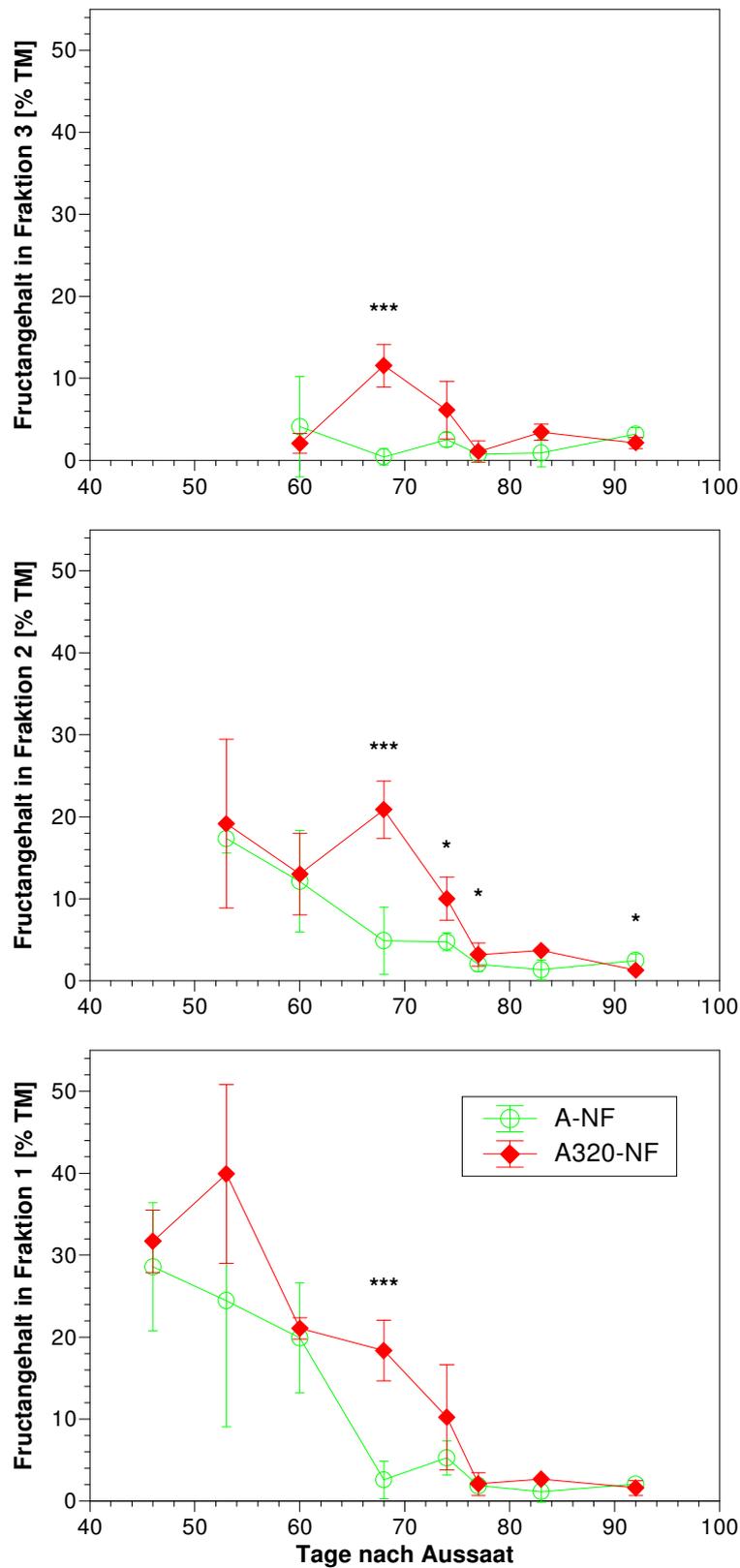


Abb. 3.23: Einfluß der CO₂- Konzentration auf den Fructangehalt [% TM] in den Internodien-Fractionen 1,2,3 (n = 4 Töpfe pro Variante). Sorte Minaret im Jahr 1994. Ergebnisse des t-Tests für unabhängige Stichproben: (* 0,05 · P > 0,01; ** 0,01 · P > 0,001; *** P · 0,001)

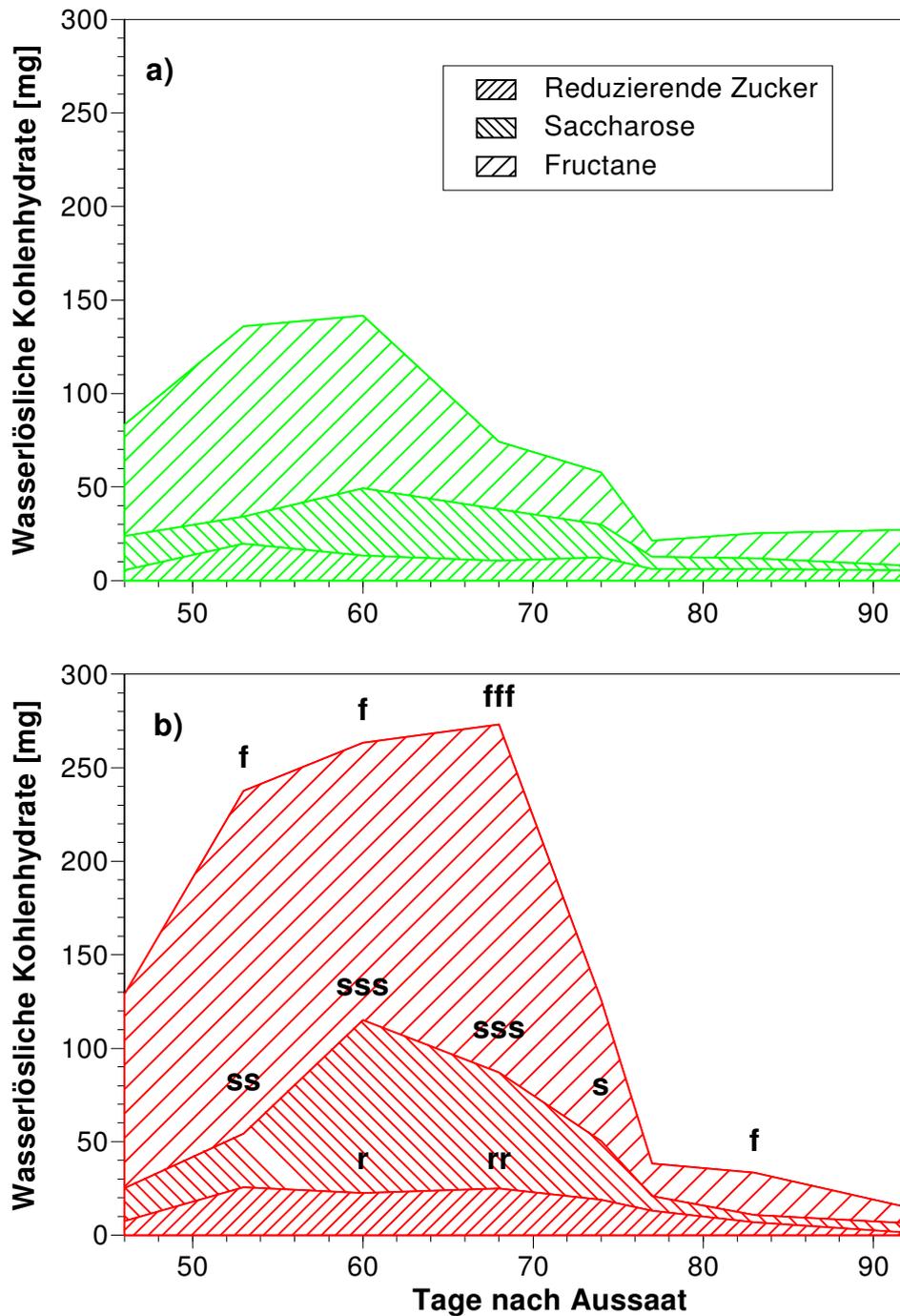


Abb. 3.24: Einfluß der CO₂-Konzentration auf die Zusammensetzung der Wasserlöslichen Kohlenhydrate im Haupthalm (n = 4 Töpfe pro Variante). Sorte Minaret im Jahr 1994.

a) CO₂-Außenkonzentration (A-NF)

b) Erhöhte CO₂-Konzentration (A320-NF)

Ergebnisse des t-Tests für unabhängige Stichproben werden dargestellt für

Fructane/Saccharose/Reduzierende Zucker als f/s/r $p < 0,05$; ff/ss/rr $0,001 < p < 0,01$; fff/sss/rrr $p < 0,001$.

III.2.5 Reaktionen der Kohlenstoffquellen

III.2.5.1 *Das Blattwachstum*

Im vorliegenden Kapitel soll die Detailfrage der Fragestellung „Wie entwickelten sich Blattfläche und Blatt-Trockenmasse unter erhöhtem CO₂?“ geklärt werden.

Im Rahmen der funktionalen Wachstumsanalyse, die im Jahr 1995 für die Weizensorte Minaret durchgeführt wurde, wurden hierzu die in wöchentlichem Abstand vorliegenden Daten der Blattparameter empirisch modelliert.

Die Modellbildung für die photosynthetisch-aktive Blattfläche

An die transformierten Daten der grünen Blattfläche wurden Polynome vom Grad 2 bis 3 angepasst (vgl. Tabelle 3.9). In einem Fall kam es zu einer signifikanten Abweichung der Residuen-Verteilung von der Normalverteilung (siehe Ergebnisse des Kolmogoroff-Smirnoff-Tests). Die Verteilung war in diesem Fall aufgrund eines tiefen Wertes schief (siehe Ergebnisse des Shapiro-Wilks-Tests). Wie die Auftragung der Residuen gegen den natürlichen Logarithmus der Blattfläche zeigte, traten Probleme mit der Varianzhomogenität auf (größere Varianz bei kleineren Blattflächen). Für alle übrigen Behandlungen war die Normalverteilung der Residuen gegeben; die Residuenanalyse deckte keine Abweichung in den Voraussetzungen für die lineare Regression auf; schiefe Verteilungen der Residuen aufgrund von einem einzelnen hohen/tiefen Wert (keine Ausreißer im Sinne von Sachs's 4-Sigma-Bereich, Sachs 1992, S.364) traten mehrfach auf, waren aber nicht auf Transformationsprobleme zurückzuführen. Unter Ozoneinfluß ergab sich in zwei Fällen ein schlechter Fit mit einem adjusted R² unterhalb von 0,8. Für die übrigen Behandlungen ist die Anpassung als gut zu bezeichnen. Die Beschreibung der Trockenmassen anderer Organe über Polynome gelang allerdings wesentlich besser (vgl. Kapitel III.2.4.2 und III.2.4.3).

Tab. 3.9: Die empirischen Modelle für die grüne Blattfläche.

 (B = Parameter der Funktion, n = Zahl der Datenpunkte, p = Zahl der Parameter, Mallow's Cp = Stat. Maßzahl für Wahl des Polynomgrades ($C_p \leq p$, $C_p = \text{Minimum}$), adj. R² = adjusted R², K-S = Kolmogoroff-Smirnoff-Test, Sh-W = Shapiro-Wilks-Test, Bes. = Besonderheit (s. unten))

Exposition	Dgg.	B ₀	B ₁	B ₂	B ₃	n	p	C _p (x ² /x ³)	adj. R ²	K-S/ Sh-W	Bes.
A-NF	+	-0,27281	0,24264	-0,00234		38	3	2,00/4	0,838	>0,2/0,09	④
A-NF1,5	+	-2,07205	0,38295	-0,00587	2,70E-05	16	4	>3,0/4	0,818	>0,2/>0,05	①
A160-NF	+	-0,56769	0,23831	-0,00217		38	3	2,05/4	0,853	>0,2/0,22	③
A320-NF	+	-1,11837	0,25754	-0,00229		38	3	2,07/4	0,830	<0,01/0,07	③⑥
A320-NF1,5	+	0,50683	0,20152	-0,00190		32	3	2,02/4	0,796	>0,2/0,44	
A-NF	-	-0,83708	0,26206	-0,00251		38	3	2,40/4	0,840	>0,2/0,04	③
A-NF1,5	-	2,71809	0,11372	-0,00112		16	3	2,48/4	0,755	>0,2/>0,05	①
A160-NF	-	-0,77846	0,25332	-0,00240		37	3	2,03/4	0,925	>0,2/0,39	②
A320-NF	-	-1,47298	0,27519	-0,00254		38	3	2,12/4	0,952	>0,2/0,36	
A320-NF1,5	-	-2,40511	0,36417	-0,00475	1,56E-05	32	4	4,79/4	0,921	>0,2/0,31	

Besonderheiten: ① 1 Kammer, ② 1 Ausreißer, ③ 1 tiefer Wert, ④ 1 hoher Wert, ⑥ Probleme mit Varianzhomogenität

Der Einfluß von Exposition und Düngung auf die photosynthetisch-aktive Blattfläche

Abbildung 3.25 zeigt den Einfluß der Düngung auf den Verlauf der Blattflächen. Deutlich zu erkennen ist die Interaktion CO₂ x Düngung. Die Düngung beeinflusste die Blattflächenentwicklung nur unter erhöhter CO₂-Konzentration: Unter erhöhter CO₂-Konzentration wiesen die Pflanzen in der „+Düngung“ eine größere maximale Blattfläche auf, die im Vergleich mit der „-Düngung“ etwas später erreicht wurde. In A160-NF besaßen die gut gedüngten Weizenpflanzen ab dem Tag 66 eine signifikant größere Blattfläche (siehe Abbildung 3.25 b); in A320-NF geschah dies bereits am Tag 63 (Abbildung 3.25 c). Unter der CO₂-Konzentration der Außenluft stellte die Stickstoffversorgung offensichtlich keinen das Blattflächenwachstum limitierenden Faktor dar. Die Entwicklung der Blattflächen unter erhöhtem CO₂ war dagegen durch die Düngung begrenzt.

Der CO₂-Einfluß auf die Blattfläche war für die beiden Düngungsstufen verschieden (siehe Abbildung 3.26 a,b). Auffällig ist die zeitliche Verschiebung des Wachstums durch Kohlendioxid, die nur in der „+Düngung“ auftrat. Anfangs wurden unter Außenluft-CO₂ geringfügig (nicht signifikant) größere Blattflächen erreicht. Dieses Verhalten korrespondiert mit dem Befund, daß A-NF-Pflanzen — vermutlich als Resultat eines früheren Keimungstermins — anfangs auch die größere oberirdische Trockenmasse aufwiesen (vgl. Gesamtpflanzen-Ebene, Kapitel III/IV.2.2). Unter erhöhtem CO₂ nahmen die Blattflächen dann stärker zu, jedoch wurde die Blattfläche später maximal. Eine geringfügige Steigerung der maximalen Fläche durch CO₂-Begasung trat auf. Signifikant größer war die bereits abfallende Blattfläche ab dem Tag 67. In der „-Düngung“ veränderte CO₂ den Kurvenverlauf kaum.

Ozon bewirkte in A-NF1,5 eine deutliche Reduktion der Blattfläche zu einem frühen Zeitpunkt (siehe Abbildung 3.26 c,d). In der „-Düngung“ war dieser Effekt stärker ausgeprägt; die Erniedrigung war signifikant im Zeitraum 41.-62. Tag nach Aussaat. Nach dem Tag 77 war die Blattfläche unter Ozoneinfluß signifikant erhöht. Dieses Verhalten trat in beiden Düngungsvarianten — allerdings etwas stärker in der „+Düngung“ — auf und steht höchstwahrscheinlich im Zusammenhang mit der in Kapitel III.2.4.3 beschriebenen Bestockungsreaktion unter Ozoneinfluß. In A320-NF1,5 richteten sich Ozoneinflüsse auf die Blattfläche nach der Düngung (Abbildung 3.26 e,f): In der „-Düngung“ reduzierte Ozon die Blattfläche nur geringfügig (signifikant um den Tag 60, ohne Konfidenzbänder in der Abbildung). Eine stärkere Reduktion trat in der „+Düngung“ auf — signifikant im Zeitraum 55.-75. Tag. Für diese Reaktion bestehen Beziehungen zur Gesamtpflanzen-Ebene (Kapitel III.2.1 und III.2.2) und zur Organ-Ebene der Kohlenstoffsinken (Kapitel III.2.4.3). In diesen Kapiteln wurde gezeigt, daß in A320-NF1,5 die Bestockungsreaktion im Vergleich zu A320-NF weniger stark ausgeprägt war.

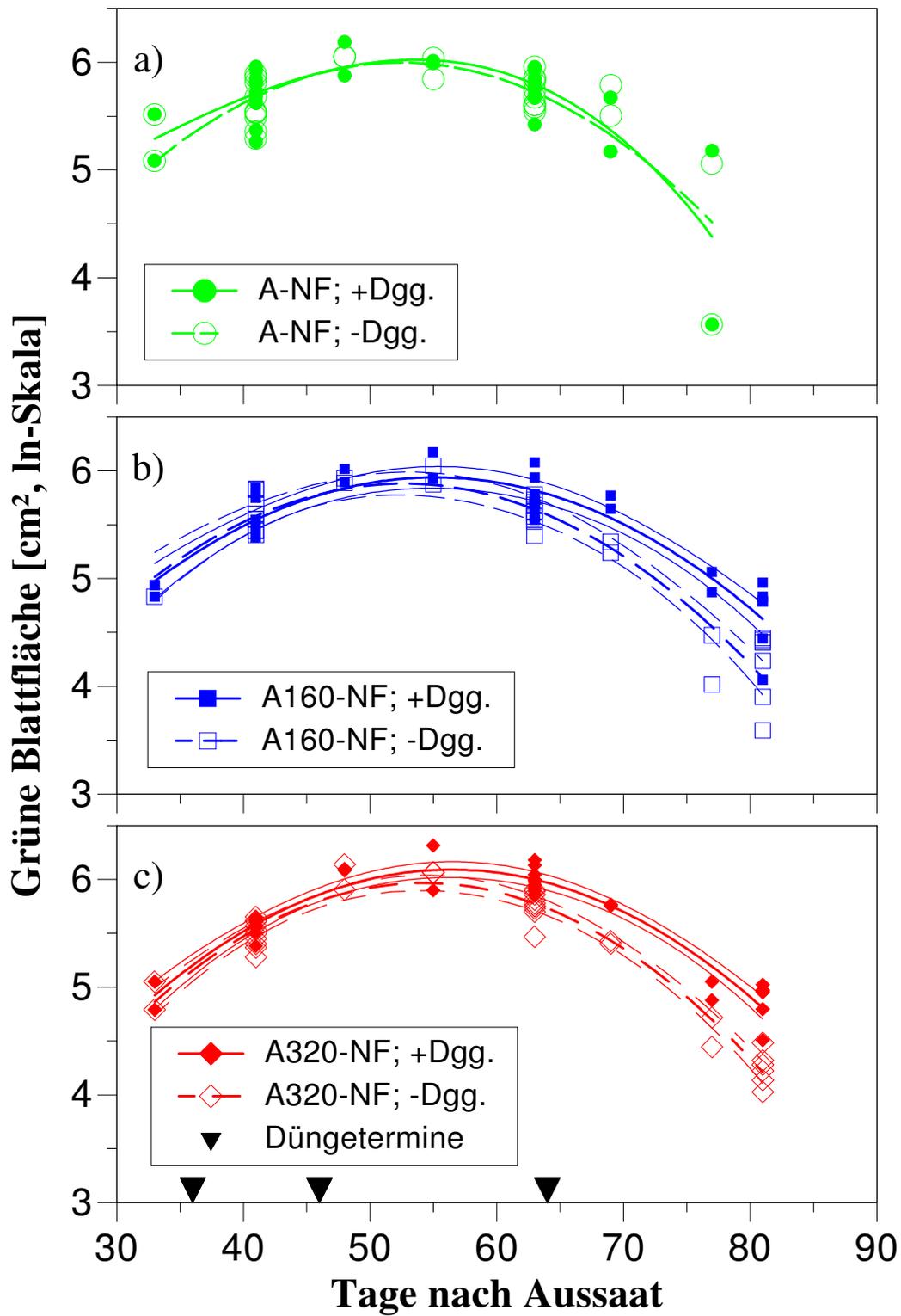


Abb. 3.25: Einfluß der Düngung auf die photosynthetisch-aktive Blattfläche in den Behandlungen

- a) A-NF
- b) A160-NF
- c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

Der Einfluß von Exposition und Düngung auf die Blattflächen-Lebensdauer

Die im englischen Sprachraum „leaf area duration“ (LAD) genannte und hier mit Blattflächen-Lebensdauer übersetzte Größe wird berechnet aus dem Integral der Blattflächenfunktion über die Zeit. Ihre Darstellung muß sich demzufolge an diejenige der Blattfläche anschließen. Die LAD repräsentiert das gesamte Potential der Pflanze, Assimilation zu betreiben. Tabelle 3.10 stellt die Einflüsse der Behandlungen auf den Parameter vor. Ersichtlich ist die Interaktion CO₂ x Düngung. Bedeutsamer ist allerdings die schwache CO₂-Förderung der LAD, die im Vergleich A320-NF, +Düngung/ A-NF, +Düngung mit 14,4% am stärksten ausgeprägt war. Ozoneffekte auf die LAD waren am größten für den Vergleich A320-NF1,5/ A320-NF, +Düngung (-18,8%).

Tab. 3.10: Die Lebensdauer grüner Blattfläche der Sorte Minaret im Jahr 1995.		
Exposition	Dgg.	LAD [cm² Tag]
A-NF1,5	+	11867
A-NF	+	13331
A160-NF	+	13396
A320-NF	+	15250
A320-NF1,5	+	12381
A-NF1,5	-	10628
A-NF	-	12669
A160-NF	-	12008
A320-NF	-	12798
A320-NF1,5	-	11887
Vergleich	Dgg.	% Differenz
A-NF/A-NF1,5	+	-11,0
A320-NF/A320-NF1,5	+	-18,8
A-NF/A160-NF	+	+ 0,5
A-NF/A320-NF	+	+14,4
A-NF/A-NF1,5	-	-16,1
A320-NF/A320-NF1,5	-	- 7,1
A-NF/A160-NF	-	- 5,2
A-NF/A320-NF	-	+ 1,0

Die Modellbildung für die Trockenmasse grüner Blätter

An die transformierten Daten der Trockenmasse grüner Blätter wurden Polynome vom Grad 2 bis 3 angepasst (siehe Tabelle 3.11). Im Vergleich mit den Modellen der grünen Blattfläche wurden hier in einer größeren Zahl der Fälle Polynome vom Grad 3 verwendet. Der Fit der Trockenmasse grüner Blätter gelang in diesem Vergleich besser. Zu vermuten ist, daß die Messung der Trockenmasse gegenüber der Flächenmessung mit einem kleineren Fehler bela-

stet ist. In zwei Fällen lag das adjusted R^2 wiederum unterhalb von 0,8, in den übrigen gelang die Anpassung gut. In der Behandlung A160-NF bestanden Varianzhomogenitätsprobleme mit einem tiefen Residuen-Wert bei niedriger Trockenmasse. In einem weiteren Fall war die Normalverteilung der Residuen nicht gegeben — Resultat einer zu steilen Verteilung (also eigentlich guter Anpassung).

Tab. 3.11: Die empirischen Modelle für die Trockenmasse grüner Blätter.

(B = Parameter der Funktion, n = Zahl der Datenpunkte, p = Zahl der Parameter, Mallows' C_p = Stat. Maßzahl für Wahl des Polynomgrades ($C_p \leq p$, $C_p = \text{Minimum}$), adj. R^2 = adjusted R^2 , K-S = Kolmogoroff-Smirnoff-Test, Sh-W = Shapiro-Wilks-Test, Bes. = Besonderheit (s. unten))

Exposition	Dgg.	B ₀	B ₁	B ₂	B ₃	n	p	C _p (x ² /x ³)	adj. R ²	K-S/ Sh-W	Bes.
A-NF	+	-6,35609	0,25188	-0,00232		38	3	2,03/4	0,852	0,42/0,03	④
A-NF1,5	+	-10,18995	0,47088	-0,00669	2,92E-05	16	4	19,44/4	0,946	>0,2/0,75	①
A160-NF	+	-11,47767	0,50818	-0,00671	2,59E-05	38	4	9,4/4	0,904	>0,2/0,47	③
A320-NF	+	-6,51995	0,24266	-0,00208		38	3	2,02/4	0,878	>0,2/0,99	
A320-NF1,5	+	-5,28315	0,19989	-0,00178		32	3	2,94/4	0,719	0,11/0,16	
A-NF	-	-6,33544	0,24773	-0,00228		38	3	2,10/4	0,796	0,29/0,06	
A-NF1,5	-	-7,83719	0,33856	-0,00437	1,57E-05	16	4	3,60/4	0,849	0,007/0,10	①③
A160-NF	-	-15,07836	0,71587	-0,01045	4,65E-05	37	4	18,90/4	0,898	>0,2/0,0,3	②③⑥
A320-NF	-	-8,70603	0,37418	-0,00459	1,39E-05	38	4	3,18/4	0,876	>0,2/0,74	
A320-NF1,5	-	-9,62683	0,42622	-0,00542	1,79E-05	32	4	4,64/4	0,889	>0,2/0,31	

Besonderheiten: ① 1 Kammer, ② 1 Ausreißer, ③ 1 tiefer Wert, ④ 1 hoher Wert, ⑥ Probleme mit Varianzhomogenität

Der Einfluß von Exposition und Düngung auf die Trockenmasse grüner Blätter

Abbildung 3.27 stellt den Einfluß der Düngung auf die Trockenmasse grüner Blätter dar. Wie bei den Blattflächen zeigte sich eine Interaktion der Düngung mit der Kohlendioxidbehandlung. Weizen, der erhöhten CO_2 -Konzentrationen ausgesetzt war, erreichte in der „+Düngung“ größere maximale Blatt-Trockenmassen. In A160-NF wurde der Unterschied mit größeren Trockenmassen in der „+Düngung“ signifikant ab dem Tag 63. Die Düngungsvarianten unterschieden sich in A320-NF bereits ab dem Tag 55 signifikant. Auch hier gilt, daß die Stickstoffmenge der „-Düngung“ bei erhöhter atmosphärischer CO_2 -Konzentration die Trockenmasse photosynthetisch aktiver Blätter begrenzte, Stickstoff schlicht Mangelfaktor war.

Das Auftreten einer zeitlichen Verschiebung der Kurve durch CO_2 in der „+Düngung“ und deren Fehlen in der „-Düngung“ ist — ähnlich wie bei den Blattflächen — auch bei den Trockenmassen grüner Blätter zu erkennen (vgl. Abbildung 3.28 a,b). Ein signifikanter Unterschied heutige/erhöhte CO_2 -Konzentration ergab sich in der „+Düngung“ nach dem 75. Tag

(Abbildung 3.28 a); unter erhöhtem CO₂ wurden dort geringfügig größere maximale Trockenmassen erreicht.

Der Ozoneinfluß auf die Blatttrockenmassen war nicht wesentlich verschieden von dem auf die Blattflächen, wie der Vergleich der Abbildung 3.28 c,d,e,f mit den entsprechenden Grafiken der Abbildung 3.26 erweist. Insofern können Behandlungseffekte dem vorherigen Abschnitt entsprechend interpretiert werden. Was die Signifikanz der Unterschiede angeht, ergeben sich gegenüber den Blattflächen jedoch Änderungen: So wurden die Trockenmassen in A-NF1,5 durch Ozon frühzeitig nicht signifikant erniedrigt; sichtbar ist lediglich die signifikant erhöhte Trockenmasse, die spät auftrat, wenn Ozon zudosiert wurde. Der Effekt war stärker ausgeprägt in der „+Düngung“.

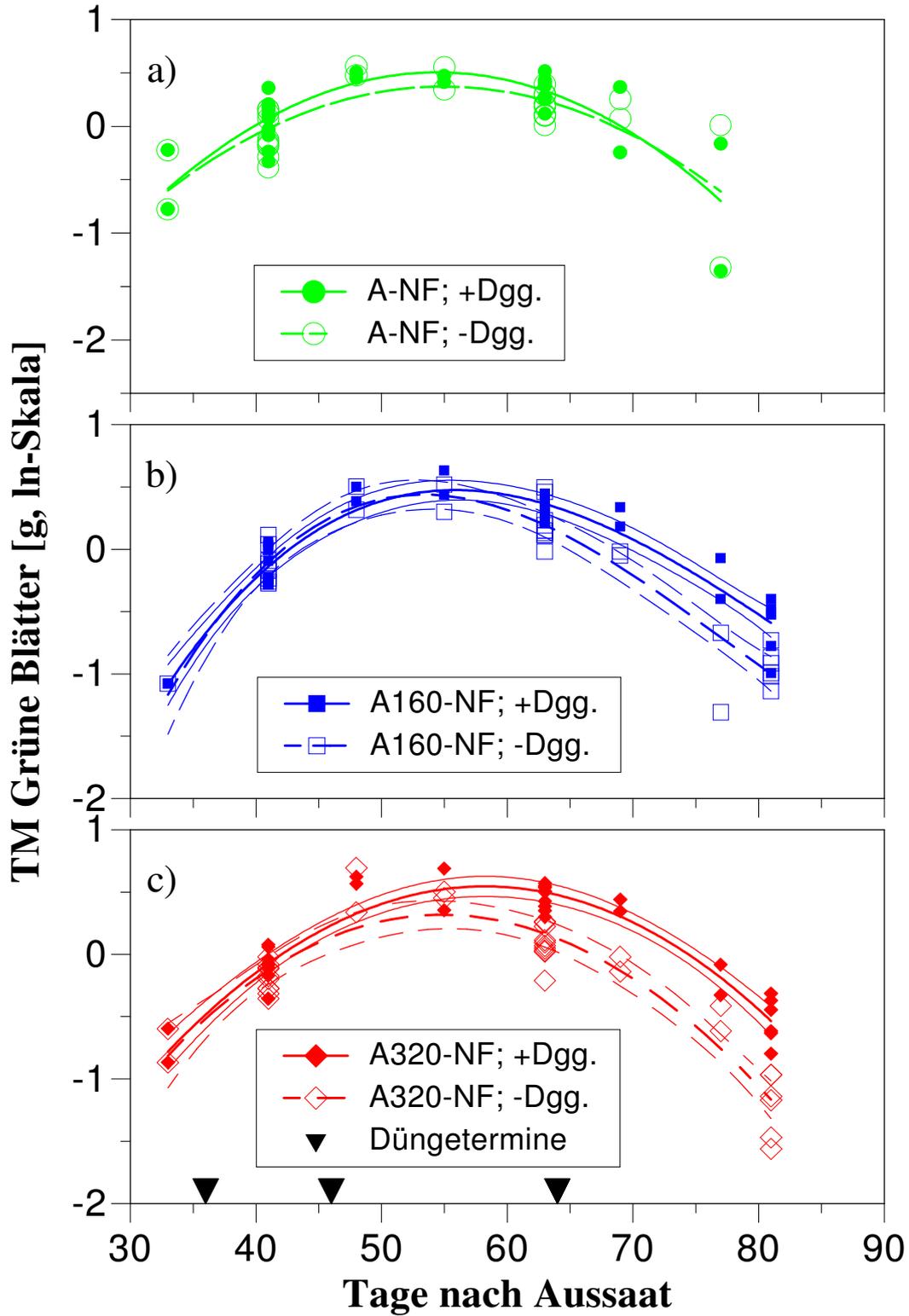


Abb. 3.27: Einfluß der Düngung auf die Trockenmasse grüner Blätter in den Behandlungen
 a) A-NF
 b) A160-NF
 c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

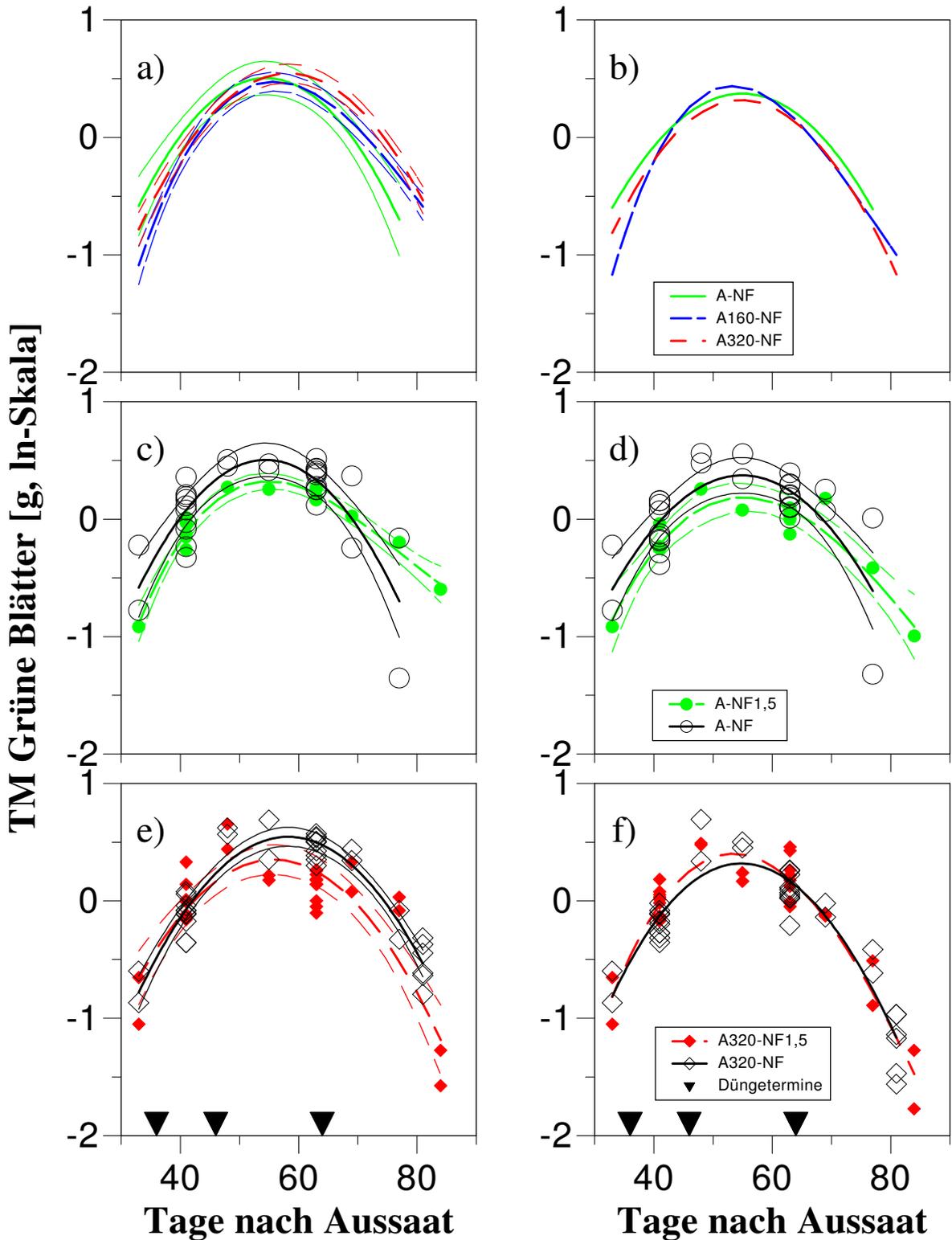


Abb. 3.28: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die Trockenmasse grüner Blätter

a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)

b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)

c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

Die Modellbildung für die Trockenmasse seneszenten Blätter

Der Beginn von Seneszenz muß auf den 55. Tag nach Aussaat datiert werden. An diesem Tag wurden erstmals Trockenmassen seneszenten Blätter gemessen. Nach Durchführung der In-Transformation waren die Varianzen nicht homogen verteilt. Dies war auf hohe Varianz für die Daten des 55. Tages zurückzuführen. Der Termin wurde deshalb aus der Analyse ausgeschlossen. Die empirischen Modelle gelten somit für den Zeitraum 63.-104. Tag nach Aussaat.

Polynome vom Grad 2-3 wurden für die Modellierung verwendet (siehe Tabelle 3.12). Für die seneszenten Blätter hätten in der Mehrzahl der Fälle nach statistischen Entscheidungskriterien Polynome 3. Grades verwendet werden müssen. Polynome 3. Grades wiesen eine bessere Anpassung auf, zeigten jedoch einen Wendepunkt im modellierten Zeitraum und widersprachen der Vorstellung eines kontinuierlichen Fortschreitens des Seneszenzprozesses. Deshalb wurde Hunt's Rat befolgt, im Zweifelsfall biologische Kriterien für wichtiger zu erachten als statistische (Hunt 1982). In diesen Fällen wurden Polynome 2. Grades angepasst.

Das adjusted R^2 der Anpassungen lag in zwei Fällen unterhalb von 0,8. Alle übrigen Modelle ergaben einen guten bis sehr guten Fit. Abweichungen von der Normalverteilungsannahme der Residuen zeigten sich in zwei Fällen und waren — Ergebnis der Residuenanalyse — hauptsächlich in einer zu steilen Verteilung begründet.

Tab. 3.12: Die empirischen Modelle für die Trockenmasse seneszenten Blätter.

(B = Parameter der Funktion, n = Zahl der Datenpunkte, p = Zahl der Parameter, Mallows's Cp = Stat. Maßzahl für Wahl des Polynomgrades ($C_p \leq p$, $C_p = \text{Minimum}$), adj. R^2 = adjusted R^2 , K-S = Kolmogoroff-Smirnoff-Test, Sh-W = Shapiro-Wilks-Test, Bes. = Besonderheit (s. unten))

Exposition	Dgg.	B ₀	B ₁	B ₂	B ₃	n	p	C _p (\bar{x}^2/\bar{x}^3)	adj. R ²	K-S/ Sh-W	Bes.
A-NF	+	7,16169	-0,45499	0,00730	-3,42E-05	48	4	3,84/4	0,852	0,19/0,36	
A-NF1,5	+	-8,19052	0,15553	-0,00071		15	3	2,01/4	0,946	0,04/0,071	①⑤
A160-NF	+	-8,87660	0,18006	-0,00088		48	3	8,21/4	0,904	>0,20/0,27	⑦
A320-NF	+	-13,64331	0,29123	-0,00151		48	3	3,53/4	0,878	>0,20/0,74	⑦
A320-NF1,5	+	-10,74857	0,23295	-0,00122		30	3	8,81/4	0,719	>0,20/0,86	⑦
A-NF	-	-14,13949	0,30465	-0,00161		48	3	4,99/4	0,796	0,005/<0,01	④⑤⑦
A-NF1,5	-	-13,76610	0,28594	-0,00146		15	3	2,87/4	0,849	>0,20/0,87	①
A160-NF	-	-8,25188	0,16768	-0,00084		48	3	4,65/4	0,898	>0,20/0,96	⑦
A320-NF	-	-1,35835	-0,17475	0,00423	-2,32E-05	48	4	3,34/4	0,876	>0,20/0,85	
A320-NF1,5	-	-9,34653	0,19991	-0,00104		30	3	6,51/4	0,889	>0,20/0,76	⑦

Besonderheiten: ① 1 Kammer, ④ 1 hoher Wert, ⑤ steile Verteilung, ⑦ x^3 biologisch unsinnig

Der Einfluß von Exposition und Düngung auf die Trockenmasse seneszenter Blätter

Das Seneszenzverhalten des Sommerweizens wurde durch die Düngung wenig verändert, wie Abbildung 3.29 entnommen werden kann. Am 91. Tag nach Aussaat war keine grüne Blattfläche mehr vorhanden. Signifikante Unterschiede nach diesem Termin, die sowohl in A160-NF als auch in A320-NF auftraten, waren folglich auf die unterschiedlich ausgebildete Gesamtblattmasse zurückzuführen.

Auch der Einfluß der Kohlendioxid-Begasung auf das Seneszenzverhalten des Weizens war wenig ausgeprägt, wie sich aus Abbildung 3.30 a,b ersehen läßt. In der „-Düngung“ wurden in A160-NF anfangs signifikant größere Trockenmassen seneszenter Blätter erreicht.

Wirkte die erhöhte Ozonkonzentration auf die Weizenpflanzen ein, veränderte sich das Seneszenzverhalten in A-NF1,5 in der „+Düngung“ und in A320-NF1,5 unabhängig von der Stickstoffversorgung (siehe Abbildung 3.30 c,e,f). Wurden die Pflanzen der Außenluftkonzentration an Kohlendioxid ausgesetzt, erniedrigte die erhöhte Ozonkonzentration in der „+Düngung“ die Trockenmassen zeitweise signifikant (siehe Abbildung 3.30 c). Die Trockenmassen zum Ende des Expositionszeitraums waren indes wenig verändert — Indiz für eine wenig veränderte Gesamtblattmasse (vgl. Kapitel IV.2.5.1 hinsichtlich einer Ergebnis-Interpretation). Unter erhöhter CO₂-Konzentration zeigte sich eine durch Ozon beschleunigte Seneszenz mit signifikant erhöhten Trockenmassen in der ersten Woche (Tag 63-70, Abbildung 3.30 e,f). Die Beschleunigung war in der „-Düngung“ etwas stärker ausgeprägt, prinzipiell aber bei beiden Varianten der Stickstoffgabe vorhanden.

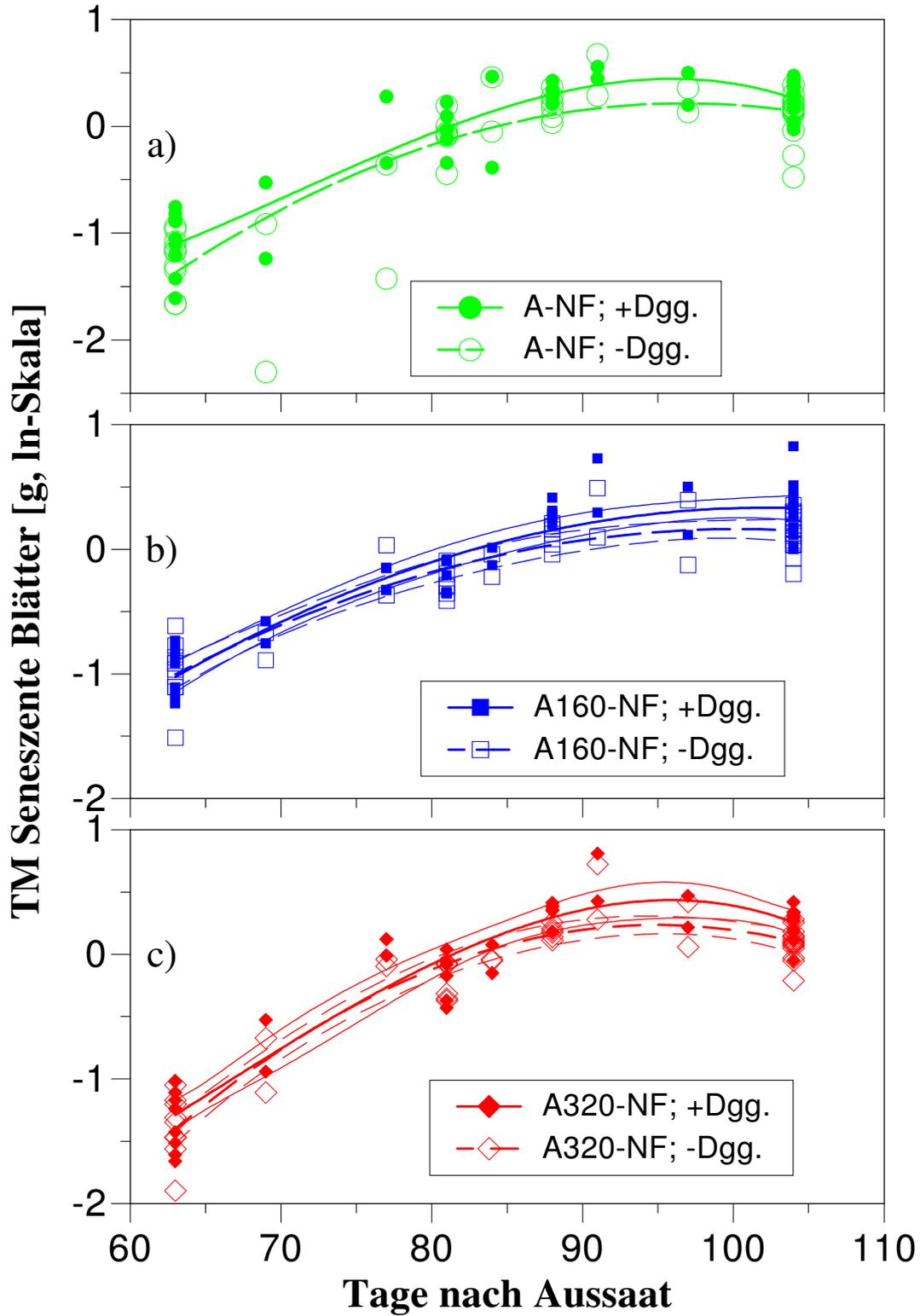


Abb. 3.29: Einfluß der Düngung auf die Trockenmasse seneszenten Blätter in den Behandlungen

- a) A-NF
- b) A160-NF
- c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

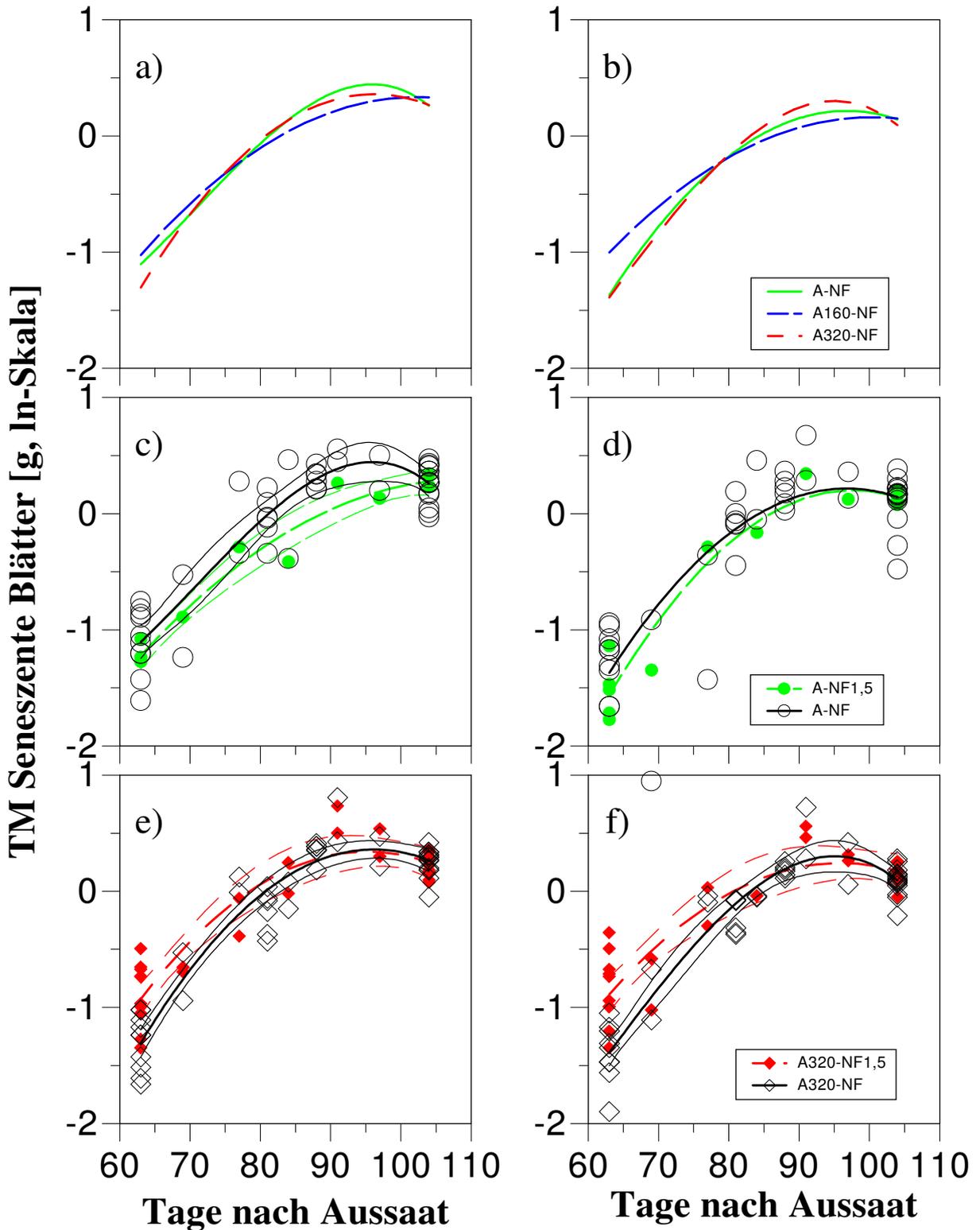


Abb. 3.30: Einfluß der CO_2 - und der O_3 -Konzentration auf die Trockenmasse seneszenten Blätter

a) CO_2 -Einfluß (+Dgg.)

b) CO_2 -Einfluß (-Dgg.)

c) O_3 -Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

d) O_3 -Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

e) O_3 -Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

f) O_3 -Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

Der Einfluß von Exposition und Düngung auf die Fahnenblattfläche zum Zeitpunkt der Anthese

Es zeigte sich, daß sich die Blattflächen der verschiedenen Düngungs- und CO₂-Behandlungen vor allem in der späten Ontogenie unterschiedlich entwickelten. Zu vermuten ist, daß die spät angelegte Fahnenblattfläche einen Erklärungsbeitrag zu dem unterschiedlichen Blattflächenverlauf bieten kann (siehe die ausführliche Diskussion in Kapitel IV.2.5.1). Zudem weiß man seit langem, daß die Photosynthese der Fahnenblätter ein bedeutender Faktor für die Ertragsbildung ist. Dies sind die beiden wichtigen Gründe, die dafür sprachen, einen Abschnitt über Fahnenblattfläche aufzunehmen.

Im phänologischen Stadium der Vollblüte wurde eine klassische Ernte mit 5 geernteten Pflanzen pro Variante vorgenommen. Es wird angenommen, daß zu diesem Zeitpunkt eine vollentwickelte Fahnenblattfläche bereits bestand. An diesem Termin, der in der Phase maximaler Blattflächenbildung lag, stellte die Fahnenblattfläche ein Viertel bis ein Drittel der Gesamtblattfläche. Tabelle 3.13 zeigt die Ergebnisse der zweifaktoriellen Varianzanalyse. Düngung und CO₂-Behandlung hatten einen höchstsignifikanten Effekt auf die Fahnenblattfläche. Die Interaktion war ebenfalls höchstsignifikant. Die im Modell berücksichtigten Faktoren erklärten 63,6% der Variation der Fahnenblattfläche.

Tab. 3.13: Zwei-faktorielle Varianzanalyse: Einfluß von CO₂-Konzentration und Düngung auf die Fahnenblattfläche zur Anthese (FG=Freiheitsgrade, EA=Erklärungsanteil).

Quelle der Variation	Quadratsumme	FG	Mittlere Quadratsumme	F Wert	Signifikanz von F
CO ₂	14287,46	2	7143,73	28,99	0,000 (***)
Düngung	2785,15	1	2785,15	11,30	0,001 (***)
CO ₂ x Düngung	6206,19	2	3103,10	12,59	0,000 (***)
Modell (EA 63,6%)	23278,81	5	4655,76	18,89	0,000 (***)
Innerhalb+Residual	13307,16	54	246,43		
Total	36585,97	59	620,10		

Signifikanzniveau: (n.s.) P > 0,05 (*) 0,05 · P > 0,01 (**) 0,01 · P > 0,001 (***) P · 0,001

Die Fahnenblattfläche wurde in beiden Düngungsvarianten durch CO₂-Begasung erhöht. In der „+Düngung“ war dieser CO₂-Einfluß stärker und die Fahnenblattfläche erfuhr eine massive Förderung in A320-NF, wie Abbildung 3.31 eindrucksvoll belegt. Gegenüber Außenluft-Kohlendioxid stieg die Fläche hier um den Faktor 1,9.

Eine solche Steigerung der Fahnenblattfläche fehlte in der Behandlung A320-NF1,5; +Düngung, wenn also die Ozonkonzentration erhöht wurde. In diesem Fall wurde die Blattfläche durch Ozon am stärksten reduziert (und signifikant, siehe LSD-Wert der Abbildung 3.31). In der CO₂-Konzentration der Umgebungsluft verminderte die Ozonbegasung in der „-Düngung“ die Fläche stärker als in der „+Düngung“. Die Reduktion war in der „-Düngung“ signifikant.

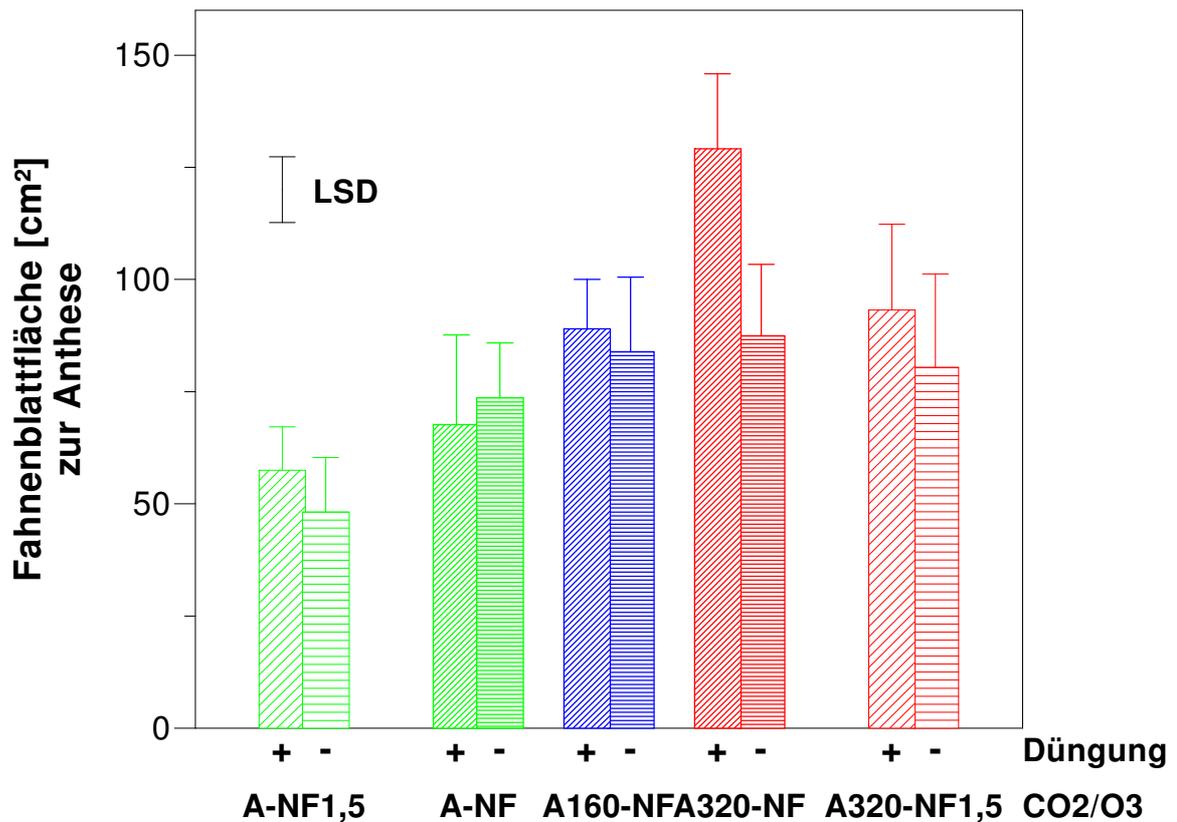


Abb. 3.31: Einfluß der Exposition und Düngung auf die Fahnenblattfläche zur Anthese (Sorte Minaret im Jahr 1995, n=5 Töpfe pro Kammer u. Variante). (Zwei Behandlungen sind signifikant verschieden, wenn der Mittelwertunterschied größer ist als der eingezeichnete LSD-Wert.)

Kurzzusammenfassung:

- Düngungsbedingte Unterschiede in der Fläche und Trockenmasse grüner Blätter traten unter erhöhtem CO₂ spät in der Ontogenie auf — mit höheren Werten in der +Dgg.. In der +Dgg. war das Blattwachstum durch CO₂ zeitlich „verzögert“. In A-NF1,5 reduzierte Ozon die Parameter intermediär und erhöhte sie spät. In A320-NF1,5 trat in der +Dgg. eine Reduktion auf.
- Die Blattflächen-Lebensdauer (LAD) veränderte sich unter dem Einfluß erhöhter CO₂-Konzentration geringfügig. Die stärkste Förderung mit 14,4% zeigte sich im Vergleich A320-NF/A-NF, +Dgg.. Die Reaktion auf Ozon bestand durchweg in einer deutlichen Reduktion der LAD.
- CO₂-Exposition und N-Versorgung hatten kaum Auswirkungen auf die Seneszenz. In A-NF1,5; +Dgg. war die TM seneszenten Blätter niedriger als in A-NF, in der -Dgg. war sie gegenüber A-NF nicht verändert. Unter erhöhtem CO₂ beschleunigte Ozon die Seneszenz.
- Erhöhte CO₂-Konzentration und Düngung beeinflussten die Fahnenblattfläche interaktiv. In der +Dgg. erhöhte sich die Fläche in A320-NF gegenüber A-NF um den Faktor 1,9. Die starke Förderung fehlte bei Ozonbegasung in A320-NF1,5; +Dgg..

III.2.5.2 *Verhältnisgrößen der Wachstumsanalyse*

Die Detailfrage nach der Reaktion der Blattflächen-beinhaltenden Verhältnisgrößen der Wachstumsanalyse auf die CO₂-Exposition soll in dem vorliegenden Kapitel beantwortet werden. Die Verhältnisgrößen der Wachstumsanalyse sind wie folgt definiert: „leaf area ratio (LAR)“ ist das Verhältnis der Blattfläche zur Oberirdischen Trockenmasse der Gesamtpflanze; „leaf weight ratio (LWR)“ ist das Verhältnis von Blatt-Trockenmasse zu Oberirdischer Trockenmasse der Gesamtpflanze; „specific leaf area (SLA)“ ist das Verhältnis der Blattfläche zur Blatt-Trockenmasse und die „net assimilation rate (NAR)“ ist der Zuwachs Oberirdischer Trockenmasse an einem Tag, erzielt durch eine Blattflächeneinheit (Hunt 1982, Hunt 1990). Alle Größen stehen miteinander in Beziehung und eine Veränderung in einer Komponente zieht zwangsläufig Veränderungen der anderen nach sich (Lambers et al. 1989, Konings 1989). Eine Multiplikation der LAR, die die Investition der Pflanze in Blattfläche charakterisiert, mit der NAR als Maß für die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit ergibt sich zur relativen Wachstumsrate (RGR). Die LAR kann multiplikativ aufgespalten werden in die LWR und in die Größe der Blattmorphologie, die SLA (vgl. Kapitel III./IV.1.1). Die 1995 an der Weizensorte Minaret gewonnenen Modelle für die photosynthetisch-aktive Blattfläche, für die Trockenmasse grüner Blätter und für die Oberirdische Trockenmasse wurden für die Kalkulation der Verhältnisgrößen und ihrer Konfidenzbänder herangezogen.

Zunächst werden die Ergebnisse der LWR dargestellt — in Abbildung 3.32 der Düngungseinfluß und in Abbildung 3.33 der Expositionseinfluß. Der Parameter wurde logarithmisch transformiert, um eine Konstanz der Konfidenzbänder herzustellen. Nach einer Anfangsphase, in der der Zuwachs von Blatttrockenmassen mit dem Zuwachs der Gesamttrockenmasse mehr oder weniger Schritt halten konnte und für die ein langsamer Abfall der LWR charakteristisch war, kam es in allen Behandlungen, spätestens mit dem Eintritt der Seneszenz, zu einem rascheren Absinken der LWR. Der Einfluß von CO₂-Exposition und Düngung war interaktiv (siehe Abbildung 3.32). Unter erhöhtem CO₂ sank die LWR nach dem 65. Tag nach Aussaat in der „-Düngung“ signifikant stärker ab. Kein signifikanter Unterschied trat auf unter der CO₂-Konzentration von heute. Die CO₂-Konzentration beeinflusste die LWR nur in der „-Düngung“ (vgl. Abbildung 3.33 a,b). Am größten, wenngleich nicht-signifikant, war der CO₂-bedingte Unterschied in der „-Düngung“ ab dem Tag 60: CO₂-Begasung reduzierte hier die LWR. Ozon steigerte unter heutigem CO₂ die LWR spät in der Ontogenie (ohne Konfidenzbänder in Abbildung 3.33 c,d). Ursache dafür ist, daß grüne Blattfläche unter Ozoneinfluß in A-NF1,5 länger erhalten wurde (Verweis auf Organ-Ebene Kapitel 2.5.1). Unter er-

höherer CO₂-Konzentration fällt die ozonbedingte LWR-Abnahme in der „+Düngung“ auf, die aber nicht signifikant war.

Die spezifische Blattfläche (SLA) ist die Größe der Blattmorphologie. Verändert sie sich durch die Behandlung, liegt eine andere Blattdicke, eine andere Blattdichte und/oder eine andere chemische Zusammensetzung des Blattmesophylls vor (Dijkstra 1989). CO₂-Begasung ändert die chemische Zusammensetzung vor allem durch erhöhte Kohlenhydratgehalte (Poorter 1993). Es existieren also Beziehungen zur Kohlenhydratanalytik, die aber erst in Kapitel IV.2.5.2 behandelt werden. Den Einfluß der Düngung sowie der Exposition auf die SLA stellt die Abbildung 3.34 sowie die Abbildung 3.35 dar. Zu erkennen ist bei allen Behandlungen ein leichter Trend mit über die Zeit abnehmender SLA. CO₂-Begasung und Düngung hatten offensichtlich eine interaktive Wirkung auf die SLA (vgl. Abbildung 3.34). Düngungsbedingte Unterschiede waren am größten in A320-NF. Mangelversorgung mit Stickstoff erhöhte dort — allerdings nicht signifikant — die SLA; die Blätter waren also in dieser Behandlung dünner, weniger dicht und/oder kohlenhydratärmer. Auffällig ist in den Abbildungen das Verhalten der Behandlungen A160-NF und A-NF1,5. Bei beiden wurden für die erste Woche sehr hohe spezifische Blattflächen kalkuliert. Beide hatten in diesem Zeitraum die niedrigste oberirdische Trockenmasse (vgl. Gesamtpflanzen-Ebene Kapitel III.2.2). Zu einem späteren Zeitpunkt führte Ozonbegasung in allen Kombinationsbehandlungen zu einem mehr oder weniger starken Absinken der SLA, erhöhte dann also die Blattdicke/-dichte.

Die LAR charakterisiert die Investition der Pflanzen in Blattfläche. Der Parameter wurde, wie die LWR, logarithmisch transformiert, um eine Konstanz der Konfidenzbänder herzustellen. Die Abbildungen 3.36 und 3.37 nehmen die Darstellung des Düngungs- und des Expositionseinflusses vor. Der allgemeine Kurvenverlauf war ähnlich dem der LWR. Wie bei der LWR war auch bei der LAR ein interaktiver Einfluß von CO₂-Konzentration und Düngung zu erkennen (siehe Abbildung 3.36). Das Absinken der LAR durch N-Mangel in A320-NF erfolgte allerdings schwächer als bei der LWR, weil die erhöhte SLA dem entgegenwirkte. Das selbe Verhalten erkennt man auch im CO₂-Vergleich (A-NF/A320-NF) der Abbildung 3.37 a,b. In der „+Düngung“ führte die CO₂-Erhöhung (A320-NF), höchstwahrscheinlich infolge der Förderung der Bestockungstriebe (vgl. Kapitel III.2.4.3), zu einem Absinken der LAR. Es wurde zu dieser Zeit von den Pflanzen also weniger in Blattfläche investiert und mehr in Halmbiomasse. Weil Blattfläche in A320-NF, +Düngung länger aufrechterhalten wurde (siehe Kapitel III.2.5.1), erhöhte sich die LAR gegenüber A-NF, +Düngung später immer mehr, bis schließlich einer Trockenmassезunahme um 45% 90% mehr Blattfläche gegenüberstanden.

Daraus läßt sich entnehmen, daß die Weizenpflanzen trotz scheinbar geringer Effekte auf die LAR in der logarithmisch transformierten Grafik ein merklich anderes Allokationsverhalten aufwiesen.

Wie in Behandlung A320-NF, -Düngung sind Auswirkungen der SLA auf die LAR auch beim Ozoneinfluß zu sehen. In A-NF1,5 führte die anfänglich erhöhte SLA zu erhöhter LAR, das umgekehrte Verhalten der SLA reduzierte intermediär die LAR. In der späten Ontogenie, ab dem Tag 70, unterschieden sich LWR und LAR in ihrer Reaktion nicht; in diesem Zeitraum war das längere Aufrechterhalten von photosynthetisch-aktiver Blattfläche für beide Größen prägend. Trotz je nach Düngung unterschiedlichen Zusammenwirkens des Ozon-Einflusses auf LWR und SLA wurde unter erhöhtem CO₂ die LAR in beiden Dünge-
stufen erniedrigt.

Die letzte Größe, die in diesem Kapitel behandelt wird, ist die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit NAR. Im Zusammenhang mit der CO₂-Problematik war die NAR die eigentliche Zielgröße der hier durchgeführten funktionalen Wachstumsanalyse, denn sie wird im wesentlichen bestimmt durch die Photosynthese der gesamten Pflanze (McDonald 1989) und kann somit Photosynthesemessungen auf Blatt-Ebene ergänzen um die Ebene der Gesamtpflanze. Der Verlauf der NAR, den die Abbildungen 3.38 und 3.39 zeigen, erscheint ungewöhnlich, denn die NAR nahm nicht mit fortschreitender Seneszenz ab, sondern sie nahm im Verlaufe der Ontogenie immer weiter zu. Eine mutmaßliche Erklärung für dieses Verhalten wird im folgenden gegeben: Durch den Bezug des Trockenmasse-Zuwachses eines Tages auf die Blattfläche unterstellt die Wachstumsanalyse, daß die Blätter die einzigen photosynthetisch-aktiven Organe der Pflanze sind. Sobald die Weizenpflanzen Ähren tragen, kommen jedoch die Spelzen als wichtige Photosynthese-betreibende Organe hinzu. Der von ihnen erzeugte Trockenmasse-Zuwachs wird den Blättern zugeschlagen. Da die Ähren länger photosynthetisch aktiv sind, führt jede Abnahme der Blattfläche zu einer Zunahme der NAR. Eine andere mögliche Erklärung für eine Zunahme der NAR bei abnehmender Blattfläche stellt der erhöhte Lichtgenuß der Blätter dar.

Abbildung 3.38 stellt den Düngungseinfluß auf die NAR vor. In allen CO₂-Stufen hatten Weizenpflanzen der „-Düngung“ ab dem Tag 60 eine höhere NAR. Aber nur in A320-NF war die NAR ab dem Tag 70 signifikant größer — ein Indiz für eine Interaktion CO₂ x Düngung. Eine Erhöhung der CO₂-Konzentration um 160 µmol mol⁻¹ (A160-NF) oder um 320 µmol mol⁻¹ (A320-NF) hatte verschiedene Auswirkungen auf die NAR (siehe Abbildung 3.39 a,b). In A160-NF war die NAR anfangs auf dem Niveau der Behandlung A-NF. Man muß hier an

den Befund der veränderten Blattmorphologie (SLA) mit weniger dicken/dichten Blättern in dieser Behandlung erinnern. Eine signifikante Steigerung der NAR gegenüber A-NF trat bis zum Tag 60 auf. Etwa ab dem 70. Tag nach Aussaat nahm die NAR in A160-NF nicht mehr so deutlich zu wie in den anderen CO₂-Stufen. Schließlich fiel sie sogar unter das Niveau heutiger CO₂-Konzentration. Demgegenüber war die NAR im Vergleich A320-NF/A-NF in der „+Düngung“ fast über die gesamte Lebenszeit der Blattfläche und in der „-Düngung“ über die gesamte Lebenszeit um einen konstanten Betrag erhöht. Diese Erhöhung war signifikant auf dem 5% Niveau. Unabhängig von CO₂-Konzentration und Düngung reduzierte Ozon die NAR vor Tag 40 leicht und erhöhte sie intermediär signifikant. Am Ende der Exposition stieg die NAR unter Ozoneinfluß weniger stark an.

Kurzzusammenfassung:

- Die LWR unterlag einer Interaktion CO₂ x Dgg.. Ab dem Tag 65 war in A320-NF, -Dgg. die LWR signifikant niedriger. Erhöhte CO₂-Konzentration (A320-NF) führte dann in der -Dgg. zu einer niedrigeren LWR. Ozon steigerte in A-NF1,5 ab Tag 70 die LWR signifikant. In A320-NF1,5, +Dgg. reduzierte Ozon die LWR nicht-signifikant.
- Die Befunde sprechen dafür, daß mit zunehmendem Alter aufwendigere Blätter mit einer geringeren SLA angelegt wurden. Alle festgestellten Behandlungsunterschiede waren nicht signifikant. Düngungsbedingte Unterschiede der SLA waren am stärksten in A320-NF — Kennzeichen für eine interaktive Wirkung CO₂ x Dgg. auf die Blattmorphologie. In A320-NF, -Dgg. waren die Blätter weniger dick und/oder weniger dicht. Ozon führte in allen Kombinationsbehandlungen zu einem Absinken der SLA.
- Die LAR verhielt sich ähnlich wie die LWR. Das Absinken der LAR durch N-Mangel in A320-NF erfolgte allerdings schwächer als bei der LWR, weil die erhöhte SLA dem entgegenwirkte. In A320-NF, +Dgg. führte die Bestockungsreaktion zu reduzierter LAR und das längere Aufrechterhalten von Blattfläche später zu erhöhter LAR. In A-NF1,5 prägte die SLA-Reaktion auf Ozon auch diejenige der LAR und sorgte v.a. für ein intermediäres Absinken der LAR gegenüber A-NF. Unter erhöhtem CO₂ wurde die LAR durch Ozon erniedrigt.
- Der Verlauf der NAR erklärt sich, wenn man die Ährenphotosynthese berücksichtigt, die in der Wachstumsanalyse fälschlich der Blattfläche zugerechnet wird. In A320-NF hatte die -Dgg. intermediär eine etwas geringere und spät eine signifikant größere NAR als die +Dgg. CO₂ erhöhte die NAR in A160-NF nach einer Anfangsphase bis zum Tag 60 signifikant — danach nicht mehr. Im Gegensatz dazu wird die NAR in A320-NF fast über den gesamten Zeitraum signifikant gefördert und zwar um einen konstanten Betrag. In beiden CO₂-Behandlungen steigerte Ozon intermediär die NAR.

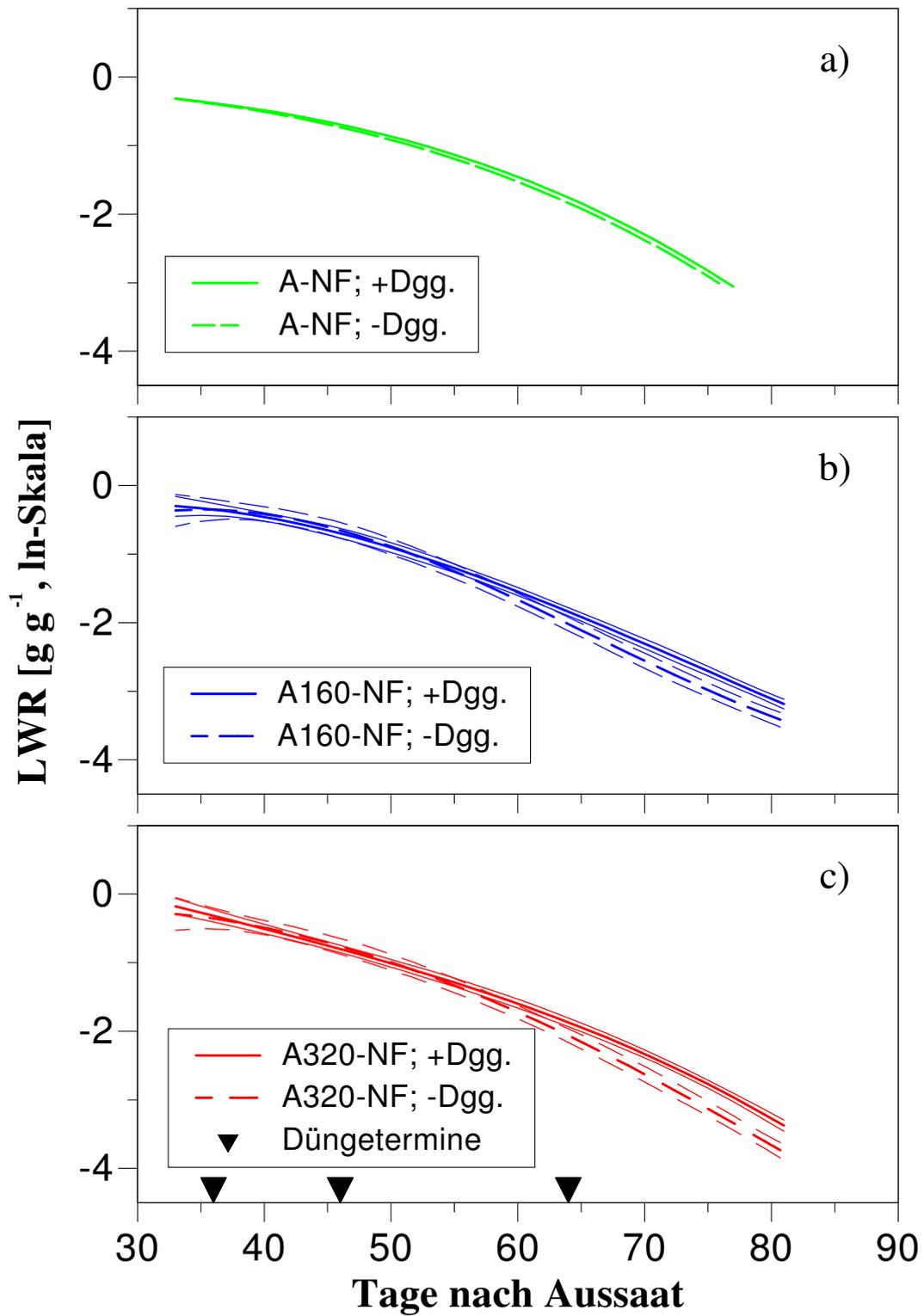


Abb. 3.32: Einfluß der Düngung auf die LWR in den Behandlungen

- a) A-NF
- b) A160-NF
- c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

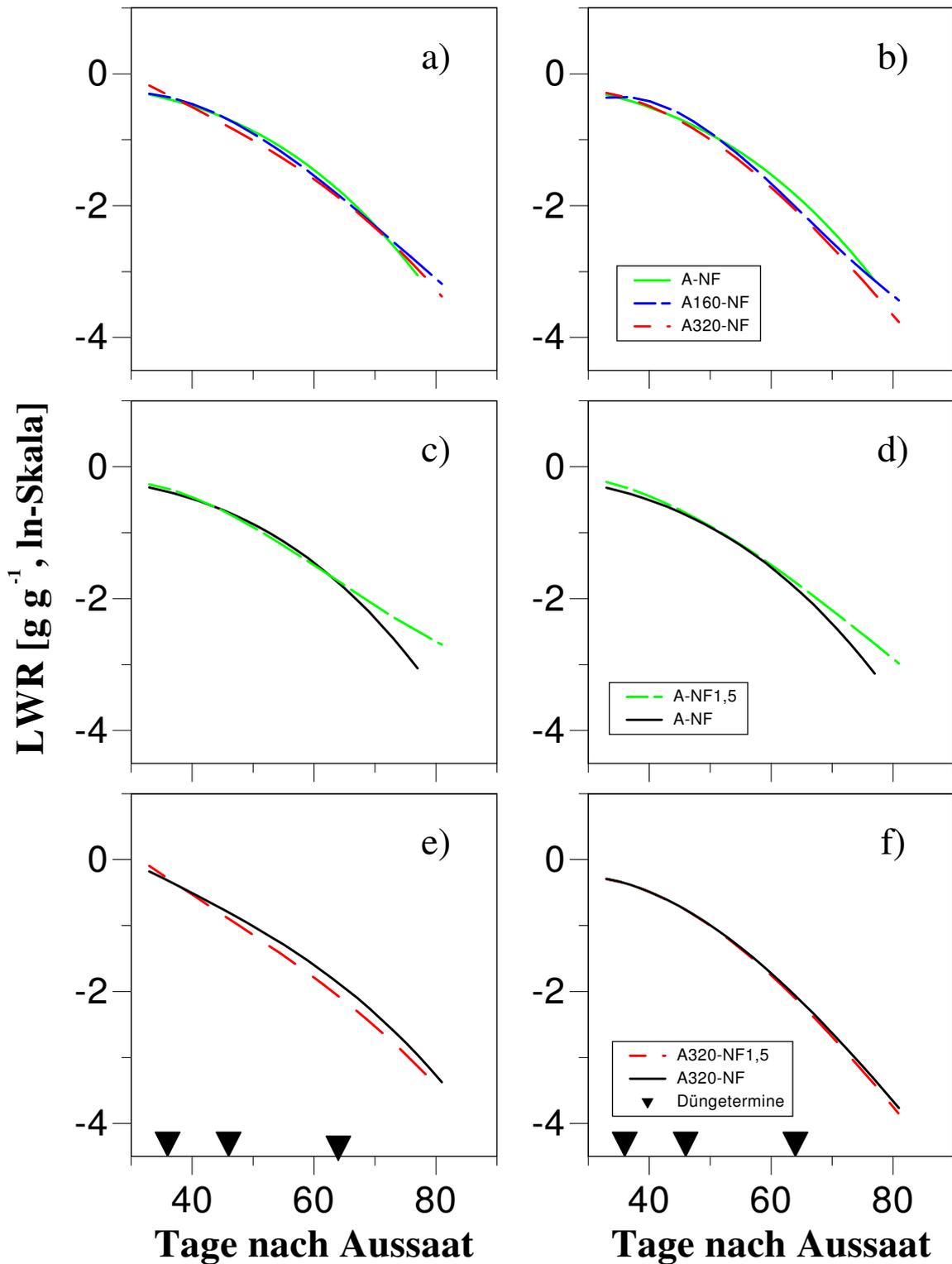


Abb. 3.33: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die LWR

a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)

c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)

d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

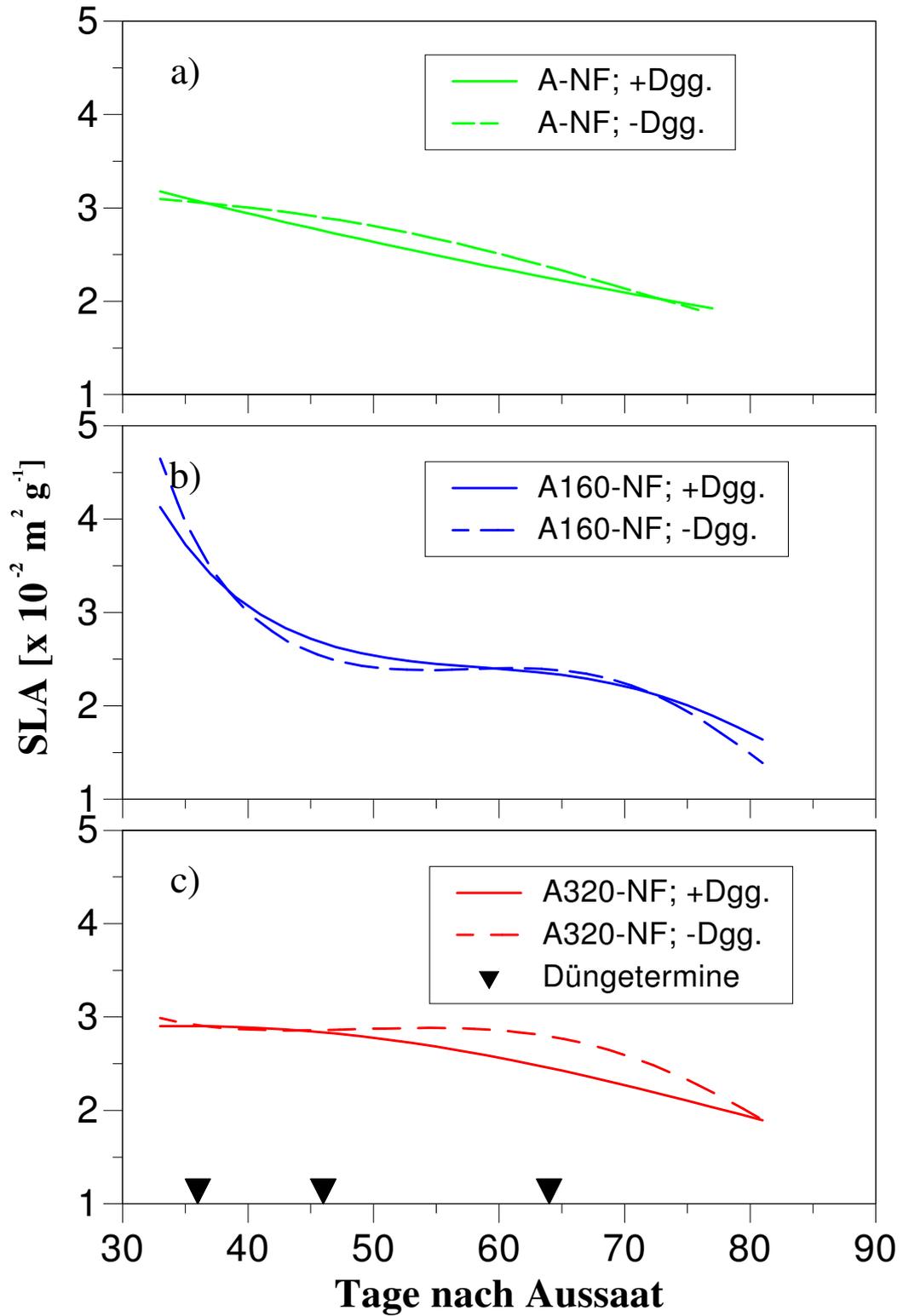


Abb. 3.34: Einfluß der Düngung auf die SLA in den Behandlungen
 a) A-NF
 b) A160-NF
 c) A320-NF

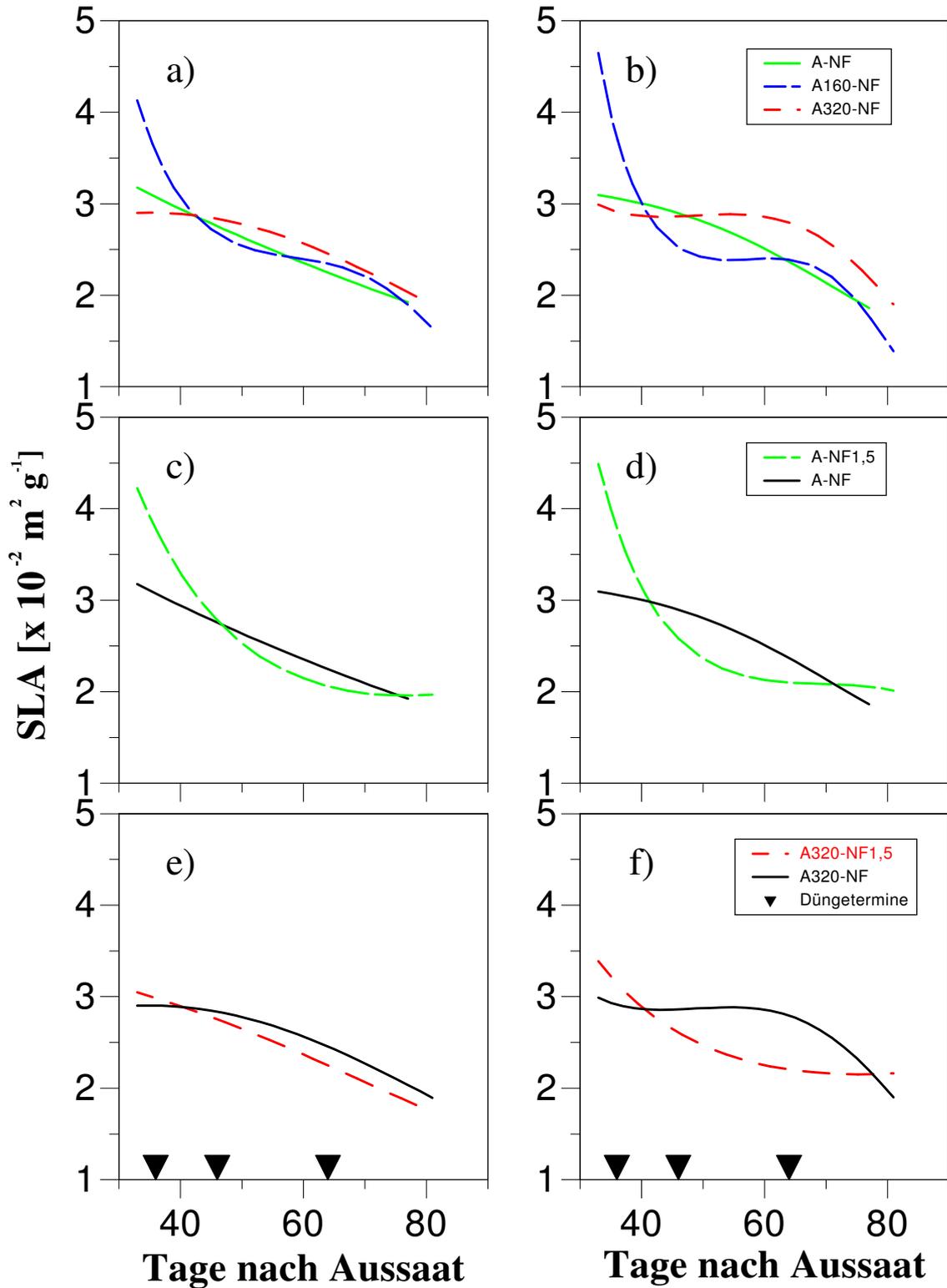


Abb. 3.35: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die SLA

a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)

c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)

d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

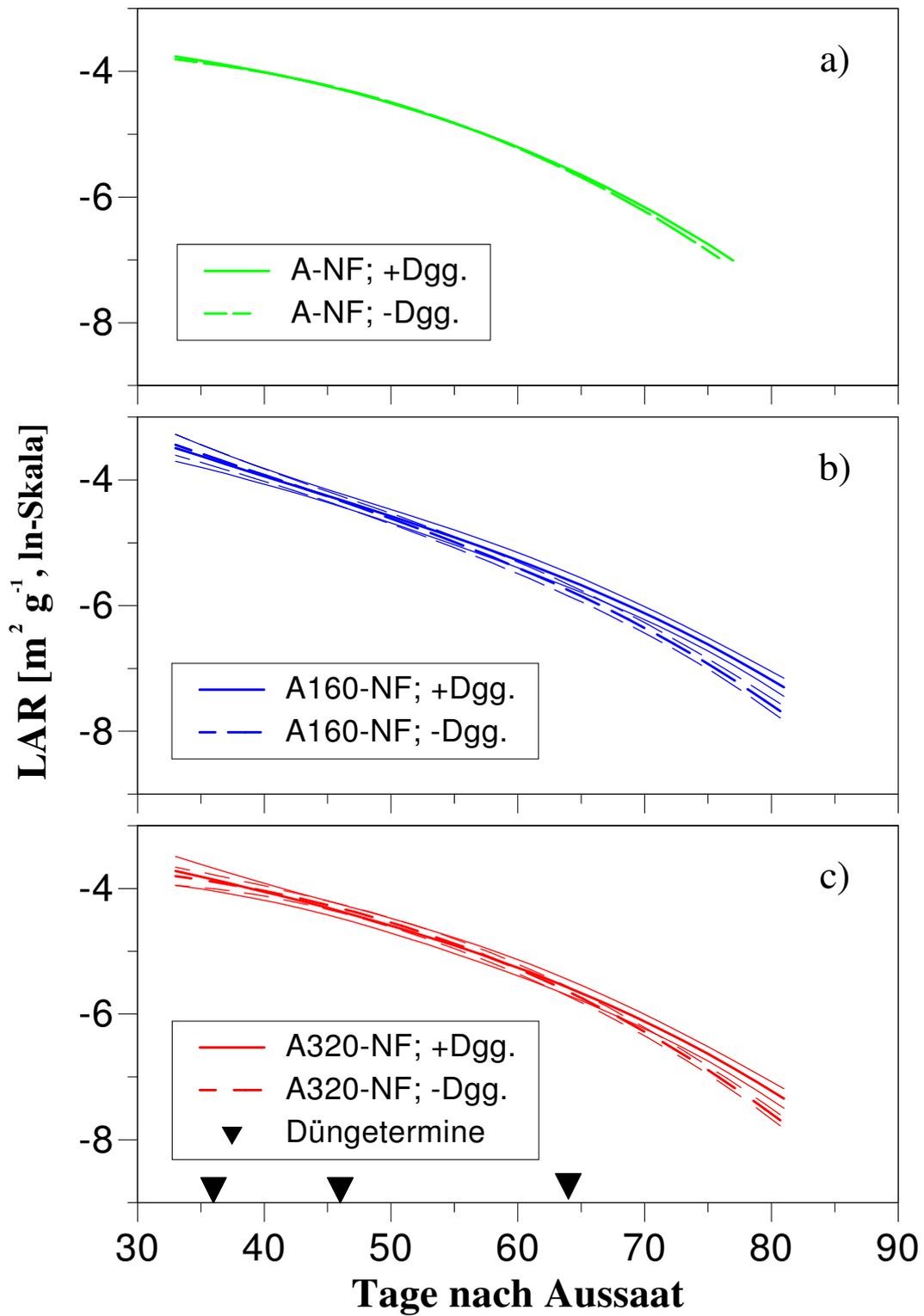


Abb. 3.36: Einfluß der Düngung auf die LAR in den Behandlungen

- a) A-NF
- b) A160-NF
- c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

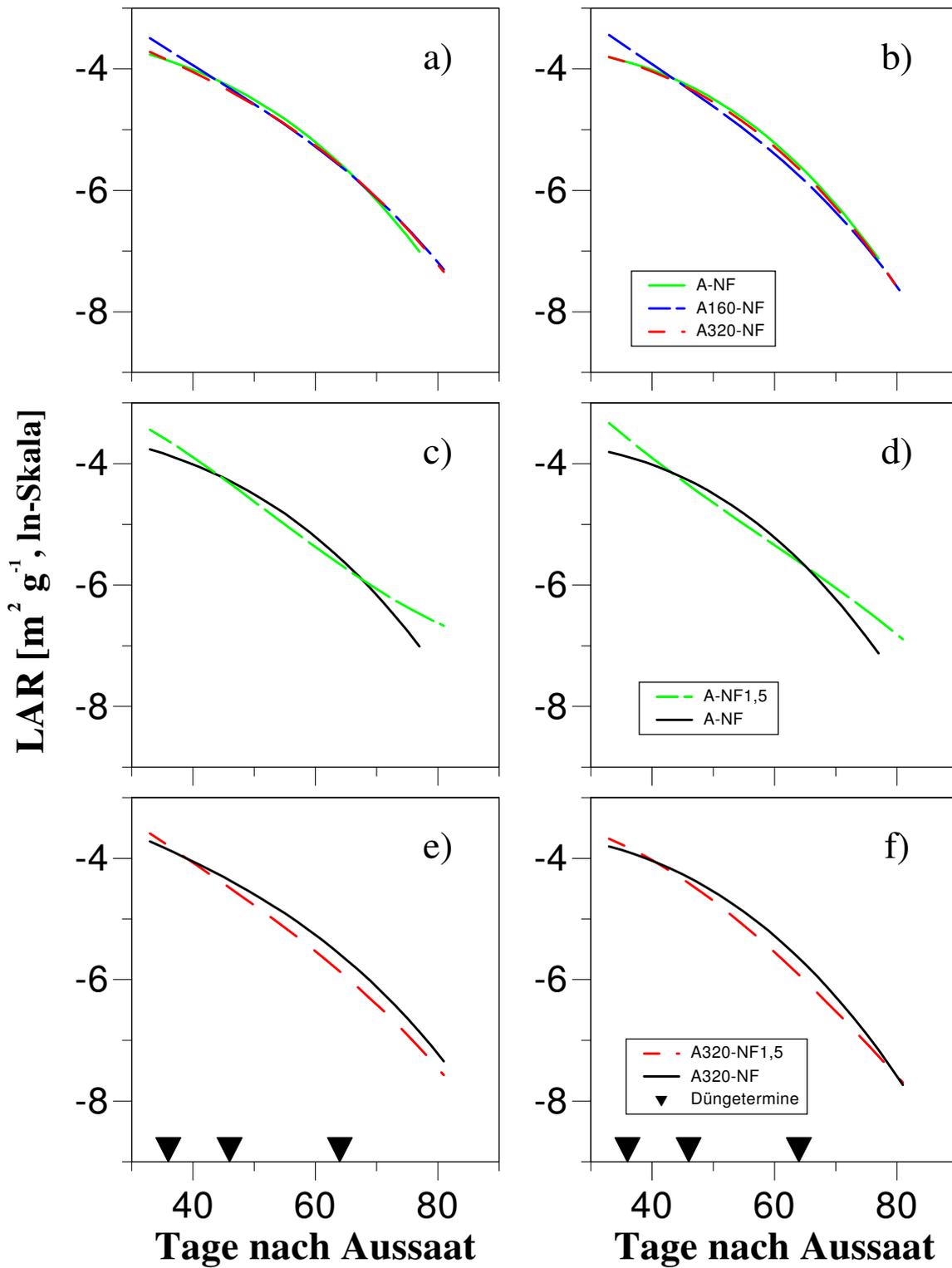


Abb. 3.37: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die LAR

a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)

c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)

d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

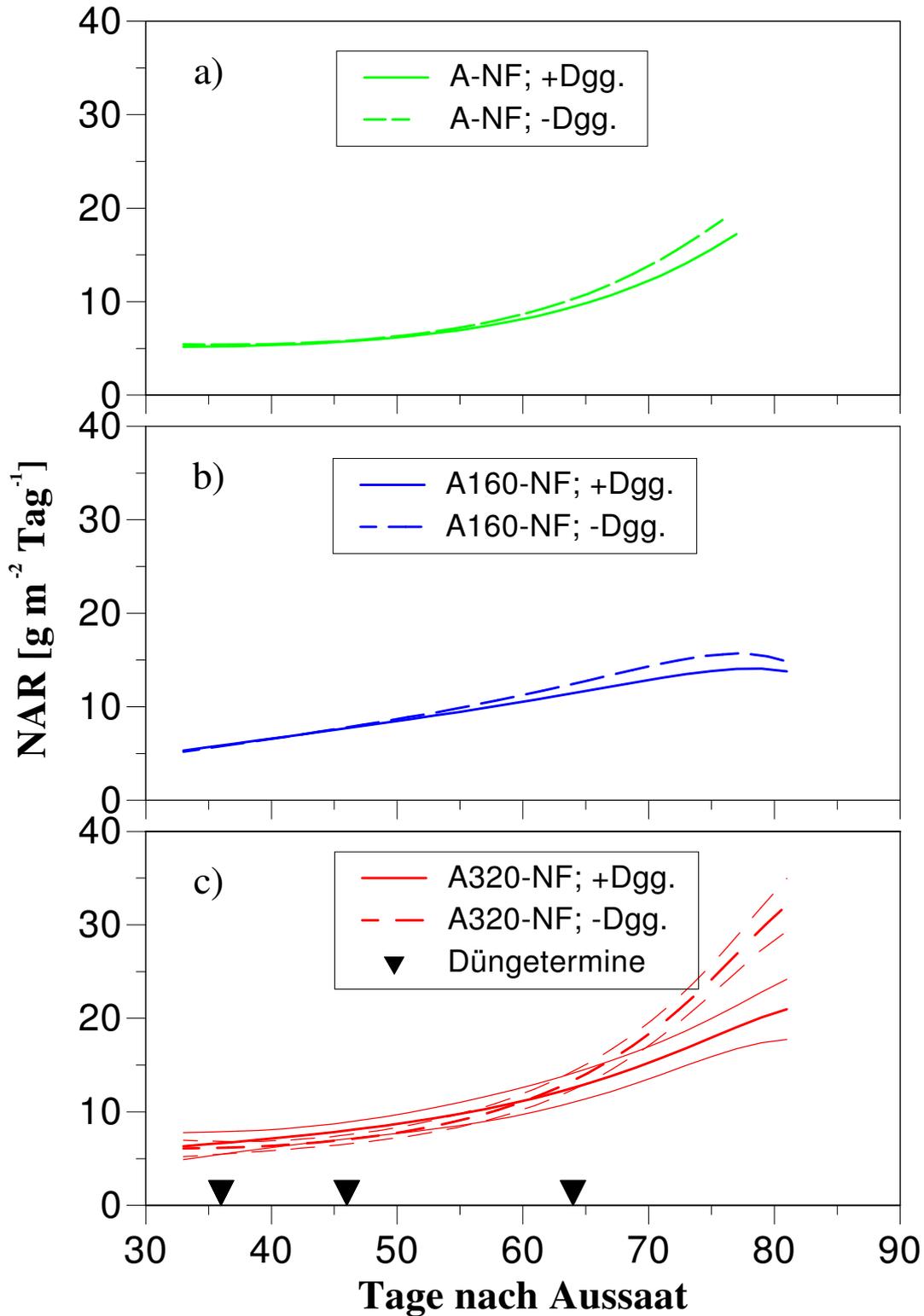


Abb. 3.38: Einfluß der Düngung auf die NAR in den Behandlungen
 a) A-NF
 b) A160-NF
 c) A320-NF

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

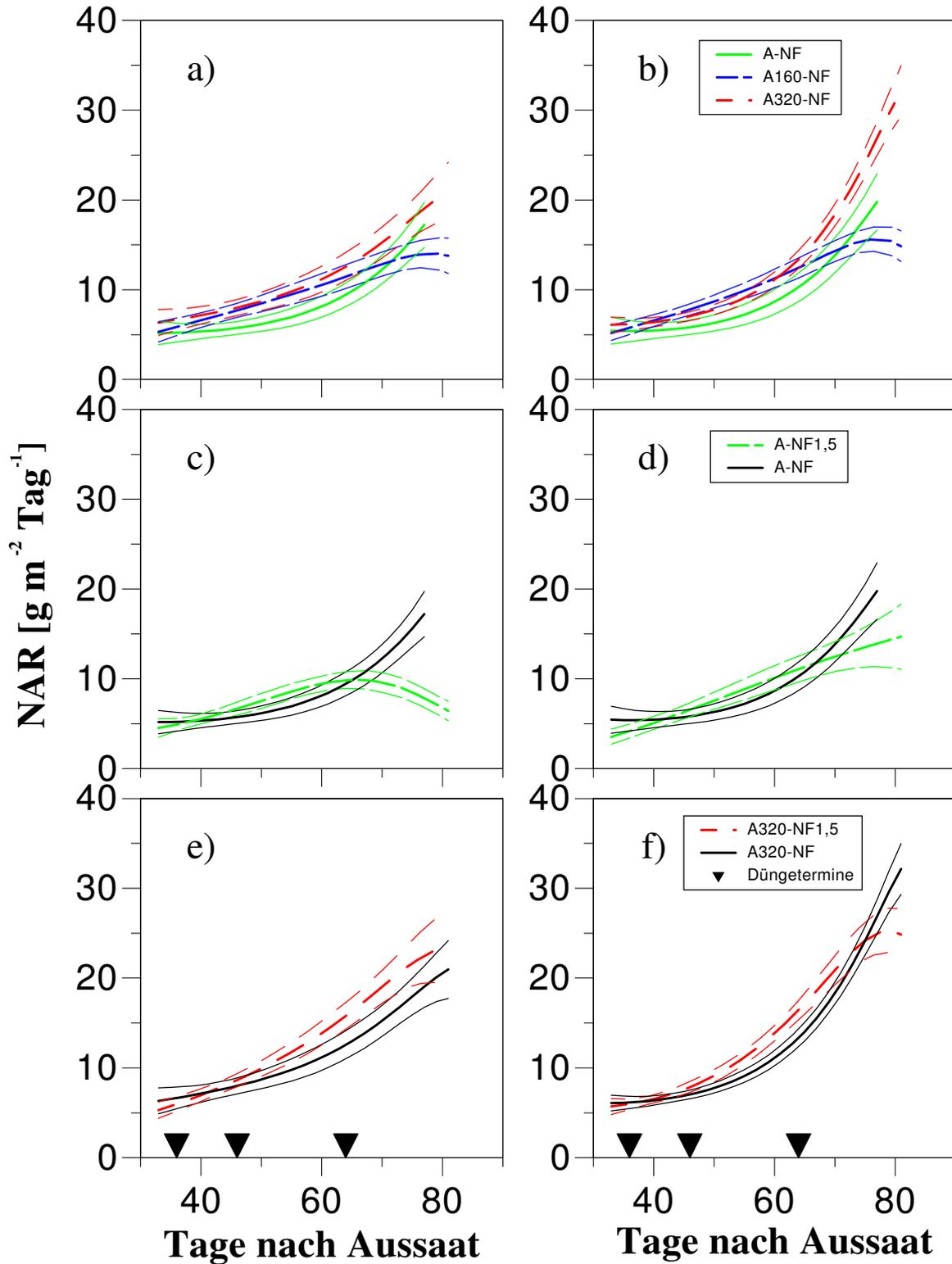


Abb. 3.39: Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die NAR

a) CO₂-Einfluß (+Dgg.)

b) CO₂-Einfluß (-Dgg.)

c) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(+Dgg.)

d) O₃-Einfluß A-NF/A-NF1,5(-Dgg.)

e) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(+Dgg.)

f) O₃-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(-Dgg.)

(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

III.2.5.3 *Der Gaswechsel von Blättern und Ähren*

Das Kapitel soll die Detailfrage der Fragestellung beantworten, welche quantitative Veränderung die Fahnenblatt- und Ähren-Photosynthese unter erhöhtem CO₂ erfuhren und wie die Stomata auf die CO₂-Exposition reagierten.

Zur Klärung wurden in der Vegetationsperiode 1994 Gaswechselfmessungen an Weizenpflanzen der Sorten Minaret und Nandu mit einem geschlossenen Photosynthesemeßsystem (LI-COR 6200) direkt unter den bezüglich Lichteinstrahlung, CO₂-Konzentration, Temperatur und Lufttrockenheit variablen Kammerbedingungen durchgeführt. Weil sowohl Fahnenblatt- als auch Ähren-Photosynthese wesentliche Teile zur Kornfüllung beitragen (Sicher 1993, Singh 1993), erfolgten die Messungen an diesen beiden Organen. Der Gaswechsel wurde bei beiden Sorten an den jeweils jüngsten Blättern, später an Fahnenblättern vor Eintritt der Seneszenz untersucht; der Gaswechsel von Ähren wurde an der Sorte Minaret gemessen. Für die Untersuchung wurden die Behandlungen A-NF, A-NF1,5, A320-NF, A320-NF1,5 gewählt.

Zunächst werden die Ergebnisse für die Sorte Nandu vorgestellt, und zwar aus folgendem Grund: Die Expositionsperiode 1994 kann aufgrund der Wetterverhältnisse in zwei verschiedenen Phasen eingeteilt werden. Phase 1, die bis zur Blüte dauerte, war wechselhaft, kühl und feucht, Phase 2 dagegen, die bis zur Erntereife anhielt, war heiß und trocken. Da nur Gaswechselfmessungen bei Lichtsättigung verglichen werden können, ohne daß man Probleme mit der Nichtlinearität bekommt und lediglich die Sorte Nandu in beiden Phasen Meßwerte des Gaswechsels bei Lichtsättigung lieferte, erlauben nur die Ergebnisse der Sorte Nandu einen Vergleich der Reaktion unter den verschiedenen Bedingungen.

Abbildung 3.40 enthält eine Punktwolke der gemessenen Photosyntheseraten für die Sorte Nandu in der Auftragung gegen die Lichtintensität. Für die Beschreibung des mittleren Verhaltens der Photosynthese bei gegebener Lichtintensität wurde die LOWESS-Prozedur (= **L**ocally **W**eighted **S**catterplot **S**moothing) verwendet (nach Chambers et al. 1983 S. 94-104). Bei vergleichbarer Lichtintensität wurden unter erhöhtem CO₂ größere maximale Photosyntheseraten erreicht. In allen Behandlungen trat allerdings aufgrund der variablen Meßbedingungen (Temperatur, Luftfeuchte, CO₂-Konzentration) eine hohe Variation der Photosyntheseraten auf, die auch zu dem unregelmäßigen Verlauf der LOWESS-Linien führte. Wie Abbildung 3.40 zu entnehmen ist, korreliert diese Variation gut mit den stomatären Öffnungszuständen. In Modellen der stomatären Leitfähigkeit ist das Wasserdampfsättigungsdefizit der Luft ein wichtiger Einflußfaktor (Jarvis 1976, Leuning 1995). Stomata reagieren auf Lufttrockenheit auch unabhängig von der Bodenwasserversorgung mit einem Schluß (Schulze et al. 1987, Cowan 1994). Deshalb erschien es sinnvoll, die Ergebnisse von Messungen unter Lufttrockenheit aus der frühen Meßphase getrennt von denen unter feuchten Bedingungen zu analysieren.

Gaswechselfparameter aus Feldmessungen zu vergleichen, ist generell problematisch. Eine Vielzahl von äußeren Faktoren nehmen auf die Größe der gemessenen Photosyntheseraten Einfluß, beispielsweise die Temperatur, die Luftfeuchte und die Lichtintensität. Selbst wenn zwei gemittelte Photosyntheseraten bei identischer gemittelter Lichtintensität gemessen wurden, wäre diejenige, die einer geringeren Variation der Lichtintensität unterlag, aufgrund der

Nichtlinearität der Lichtsättigungskurve größer. Man reduziert das Problem, indem man nur Lichtsättigungsmeßwerte einbezieht, aber es ist nach wie vor existent. Will man eine Varianzanalyse durchführen, müssen deren Voraussetzungen, nämlich Normalverteilung und Varianzhomogenität streng genommen erfüllt sein. Sie waren es in vielen Fällen nicht. Die Verteilungen waren in einigen Fällen noch nicht einmal symmetrisch, so daß selbst der Mittelwert keine charakteristische Maßzahl für die Verteilung war.

Aus diesen Gründen wick ich auf graphische Methoden der Datenanalyse nach Chambers et al. (1983, S.48-57) aus, um Verteilungen der Gaswechselfparameter zu vergleichen. Die Meßwerte jeder Behandlung (z.B. zur Nettoassimilation) werden hierzu in aufsteigender Reihenfolge sortiert. Da in den meisten Fällen zwei Behandlungen nicht die gleiche Anzahl an Meßwerten aufweisen (z.B. $n_1 > n_2$), wurden nach Formeln von Chambers et al. (1983) interpolierte Meßwerte der Behandlung 1 (im obigen Beispiel) in einer reduzierten Anzahl (so daß $n_1 = n_2$) für einen Vergleich eingesetzt. Die interpolierten Werte der einen Behandlung werden in einer von Chambers et al. (1983) Quantil-Quantil-Plot genannten Grafik gegen Original-Meßwerte der anderen aufgetragen. Entscheidend ist dann die Lage ober- oder unterhalb der 1:1-Linie. Wird z.B. die Photosyntheserate unter heutigem CO₂ gegen die unter erhöhtem aufgetragen, sollten bei Steigerung der Photosynthese durch CO₂ die Werte oberhalb der 1:1-Linie liegen. Meist ist es möglich, durch Anpassung von Funktionen (Geraden) die Steigerung mathematisch zu beschreiben oder wenigstens eine durchschnittliche Steigerung unter Ausschluß von Ausreißern anzugeben. Vorteile dieses graphischen Vergleiches sind: Der Vergleich benötigt keine Voraussetzungen; er ist unabhängig von der Form der Verteilungen, und man kann trotzdem den Behandlungsunterschied quantifizieren.

Eine massive Photosyntheseförderung durch CO₂ unter feuchten Meßbedingungen zeigt Abbildung 3.41. In der „+Düngung“ war die Förderung stärker und betrug in 8 von 10 Fällen ca. $7,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. In der „-Düngung“ trat eine Steigerung der Assimilation um ca. $5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ auf (5 von 7 Messungen). Bei einer N-Versorgung mit 150 kg ha^{-1} („-Düngung“) wurden unter heutiger CO₂-Konzentration höhere Photosyntheseraten erreicht. Die Düngung hatte unter erhöhtem CO₂ in der Mehrzahl der Messungen keinen Einfluß auf die Photosyntheserate. Bei zwei Vergleichen hatten gutgedüngte Pflanzen eine höhere Assimilation. In trockener Luft förderte CO₂ die Assimilation mit ungefähr $4,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nur noch in der „+Düngung“ (siehe Abbildung 3.42). Hohe N-Versorgung förderte die Assimilation in der Behandlung A320-NF. In den CO₂-Kontrollen (A-NF) hatten Pflanzen der „-Düngung“ höhere Photosyntheseraten. Unabhängig von der Düngung wurde aber eine identische maximale CO₂-Aufnahme erreicht.

In ozonbegasten Kammern wurden alle Messungen unter trockenen Bedingungen durchgeführt. Abbildung 3.43 zeigt Photosyntheseraten unter dem Einfluß erhöhter Ozonkonzentrationen. Die mit ca. $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ stärkste Förderung der Photosyntheserate durch CO₂ trat auf, wenn die Pflanzen mit Ozon begast wurden. Ein Ozoneinfluß auf die Assimilation unter heutiger Kohlendioxidkonzentration war wenig ausgeprägt ($-1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Abbildung 3.43 Mitte). Unter verdoppelter CO₂-Konzentration steigerte Ozon die Photosyntheserate um ca. 3

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in der Mehrzahl der Vergleiche bis max. $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei hohen Photosyntheseraten.

Die stomatären Leitfähigkeiten der einzelnen Behandlungen vergleicht Abbildung 3.44 für feuchte Meßbedingungen. In der „+Düngung“ schwankten Stomataleitfähigkeiten der A320-NF-Variante nur zwischen $0,1$ und $0,25 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ im Vergleich zu $0,03$ - $0,4 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ unter heutiger CO_2 -Konzentration. Für die übrigen Vergleiche stand nur eine geringe Anzahl an Meßwerten zur Verfügung. In der „-Düngung“ bestand die Reaktion auf erhöhtes CO_2 in einem leichten Stomataschluß, der eine Photosynthesesteigerung zuließ. Bei dem Vergleich der Düngungsvarianten unter derzeitiger CO_2 -Konzentration hielten Pflanzen der „-Düngung“ die Stomata weiter offen. In der „-Düngung“ wurde auch eine höhere Photosyntheserate erreicht. Die Düngung beeinflusste die Stomataöffnung unter verdoppelter CO_2 -Konzentration wenig. Ebenfalls keinen Einfluß hatte die Düngung auf die Photosyntheserate.

Unter trockenen Meßbedingungen steht der Stomataschluß durch erhöhtes CO_2 als Ergebnis im Vordergrund (vgl. Abbildung 3.45). Stärker ausgebildet war diese Reaktion in der „-Düngung“. Damit korrespondiert die gegenüber A-NF, -Düngung erniedrigte Photosyntheserate. Auch in trockener Luft hielten Pflanzen der A-NF, -Düngung die Spaltöffnungen weiter geöffnet als die der „+Düngung“. Entsprechend zeigte sich die Photosyntheserate in der „-Düngung“ gesteigert. In der Behandlung A320-NF trat in der Mehrzahl der Fälle ein gegenteiliger Effekt auf: Pflanzen der „+Düngung“ hatten die Spaltöffnungen weiter geöffnet und erfuhren eine Photosyntheseförderung durch CO_2 , wohingegen die Photosynthese von Pflanzen in der „-Düngung“ durch CO_2 nicht gefördert wurde.

Auswirkungen des Ozons auf die Stomataleitfähigkeit zeigt Abbildung 3.46 für trockene Meßbedingungen. Im Vergleich der beiden Ozonbehandlungen zeigten Pflanzen, die mit $320 \mu\text{mol mol}^{-1}$ zusätzlichem CO_2 begast wurden, eine geringfügig größere Stomataöffnungsweite. Dazu passt, daß unter Ozoneinfluß die höchste Förderung der Nettoassimilationsrate durch CO_2 erreicht wurde. Kein klares Bild ergab sich für die Ozonwirkung unter heutigem CO_2 . Unter Ozoneinfluß fehlte die Stomataschlußreaktion der anderen A320-Varianten (siehe Abbildung 3.46 rechts).

Die Transpirationsraten folgten für alle Behandlungen direkt aus den gezeigten stomatären Leitfähigkeiten, so daß auf eine graphische Darstellung verzichtet wurde.

Das Verhältnis der interzellulären zur äußeren CO_2 -Konzentration (c_i/c_a) wird durch die Nettoassimilationsrate und Stomataleitfähigkeit bei Messung einreguliert. In der Literatur wird davon ausgegangen, daß C_3 -Pflanzen in den Blatt-Interzellularen ein c_i/c_a -Verhältnis von $0,7$ einstellen. In diesem Experiment wurden im Zusammenhang mit den trockenen Kammerbedingungen in allen Behandlungen geringere Verhältnisse festgestellt. Dies kann man Abbildung 3.47 entnehmen, die Ergebnisse für das Verhältnis c_i/c_a unter trockenen Meßbedingungen zeigt. Für alle Behandlungen ließen sich Geradengleichungen an die interpolierten Daten anpassen. Erhöhtes CO_2 senkte das Verhältnis für die Weizenpflanzen ab (um $0,1$ bis $0,2$). In der „-Düngung“ wurden unabhängig von der CO_2 -Behandlung höhere Minimal-Verhältnisse erreicht. Unter heutigem CO_2 deutet dies auf eine stomatäre Kompensation hin: Mit niedrigeren Stickstoffmengen versorgte Pflanzen arbeiteten bei weiter geöffneten

Stomata mit einer höheren Substratkonzentration am Carboxylierungsort und erreichten so die gleiche bzw. z.T. eine höhere Photosyntheserate. Unter erhöhter CO_2 -Konzentration waren die Pflanzen der „Düngung“ bei Trockenheit mangelversorgt: Die Pflanzen zeigten eine reduzierte Öffnungsweite der Stomata und eine geringere Photosyntheserate. Die Photosynthesereaktion überwog hierbei, so daß es zu einem Anstieg des c_i/c_a -Verhältnisses in der „Düngung“ kam. Abbildung 3.48 zeigt Ozonauswirkungen auf das c_i/c_a -Verhältnis. Unter Ozoneinfluß war das Verhältnis unabhängig von der CO_2 -Behandlung (Abbildung 3.48 links). Ozon reduzierte das c_i/c_a -Verhältnis unter der CO_2 -Konzentration von heute. Die etwas geringere Öffnungsweite der Stomata bei wenig veränderter Photosyntheserate führte zu dem geringeren Verhältnis. Fehlender Stomataschluß und erhöhte Photosyntheserate führten zu einem gesteigertem c_i/c_a -Verhältnis unter erhöhtem CO_2 .

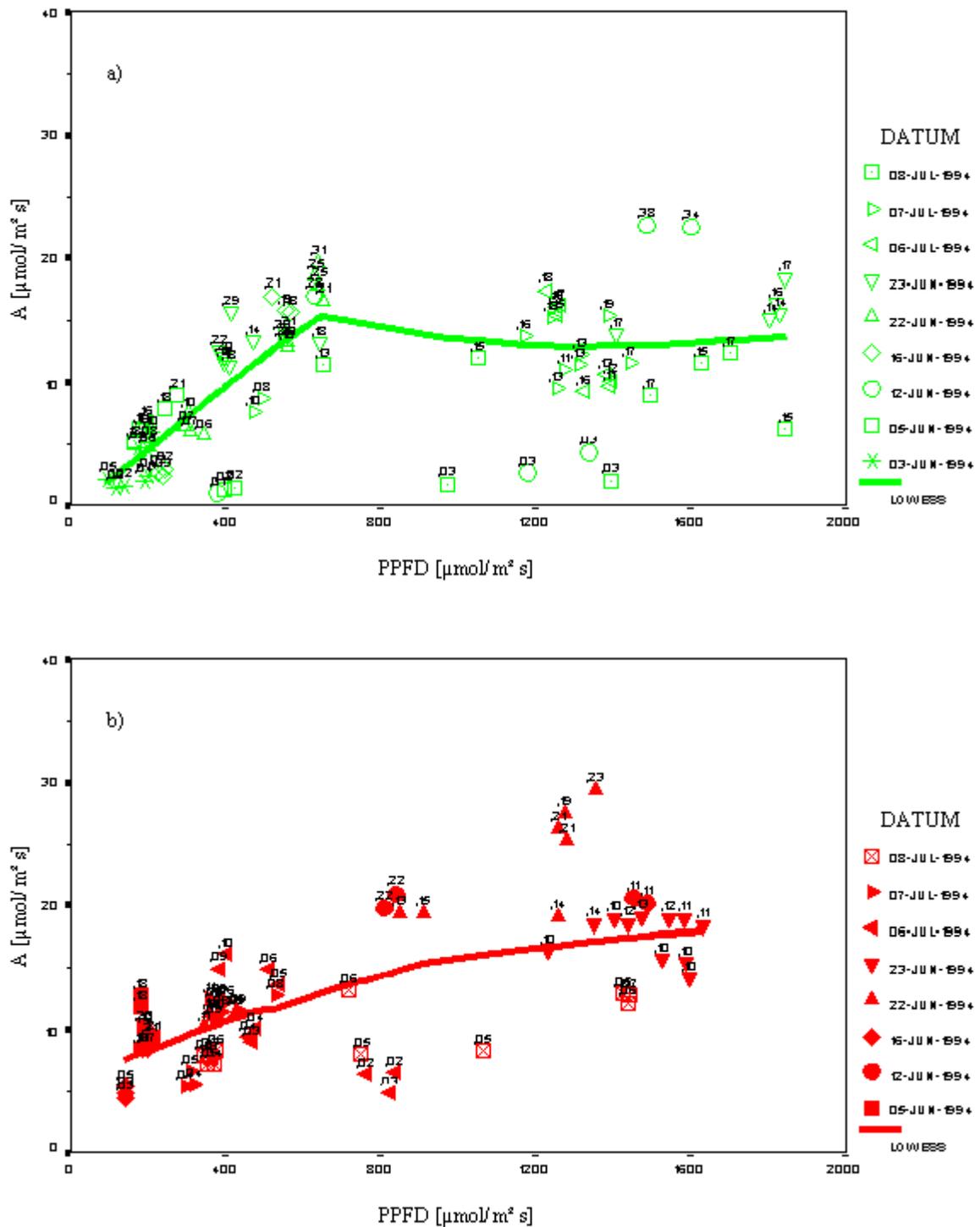


Abb. 3.40: Nettophotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Nandu im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.

a) A -NF, +Dgg.

b) A_{320} -NF, +Dgg.

(Beschriftung der Werte = stomatare Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$])

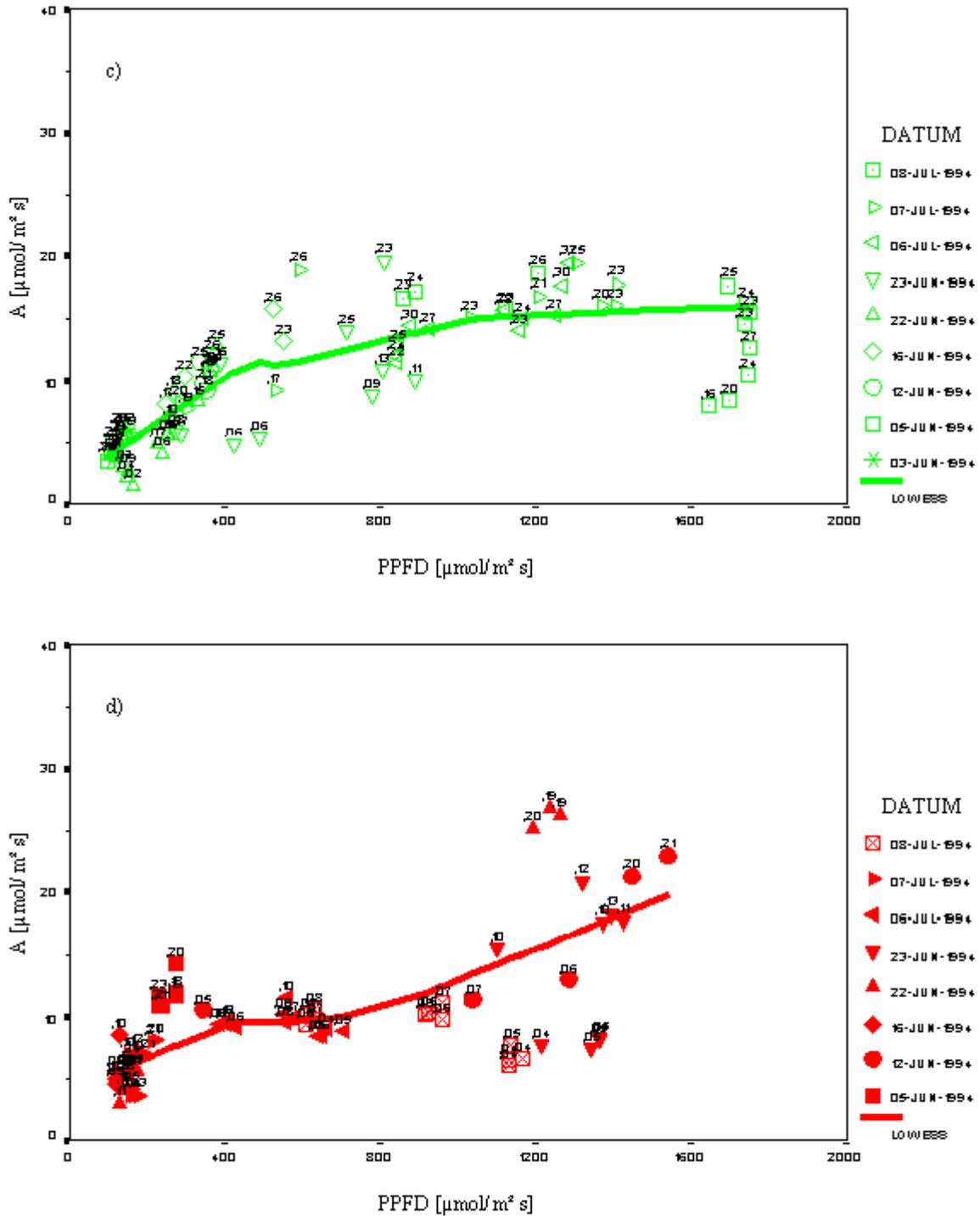


Abb. 3.40 (Fortsetzung): Nettophotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Nandu im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.

c) A-NF, -Dgg.

b) A320-NF, -Dgg.

(Beschriftung der Werte = stomatare Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$])

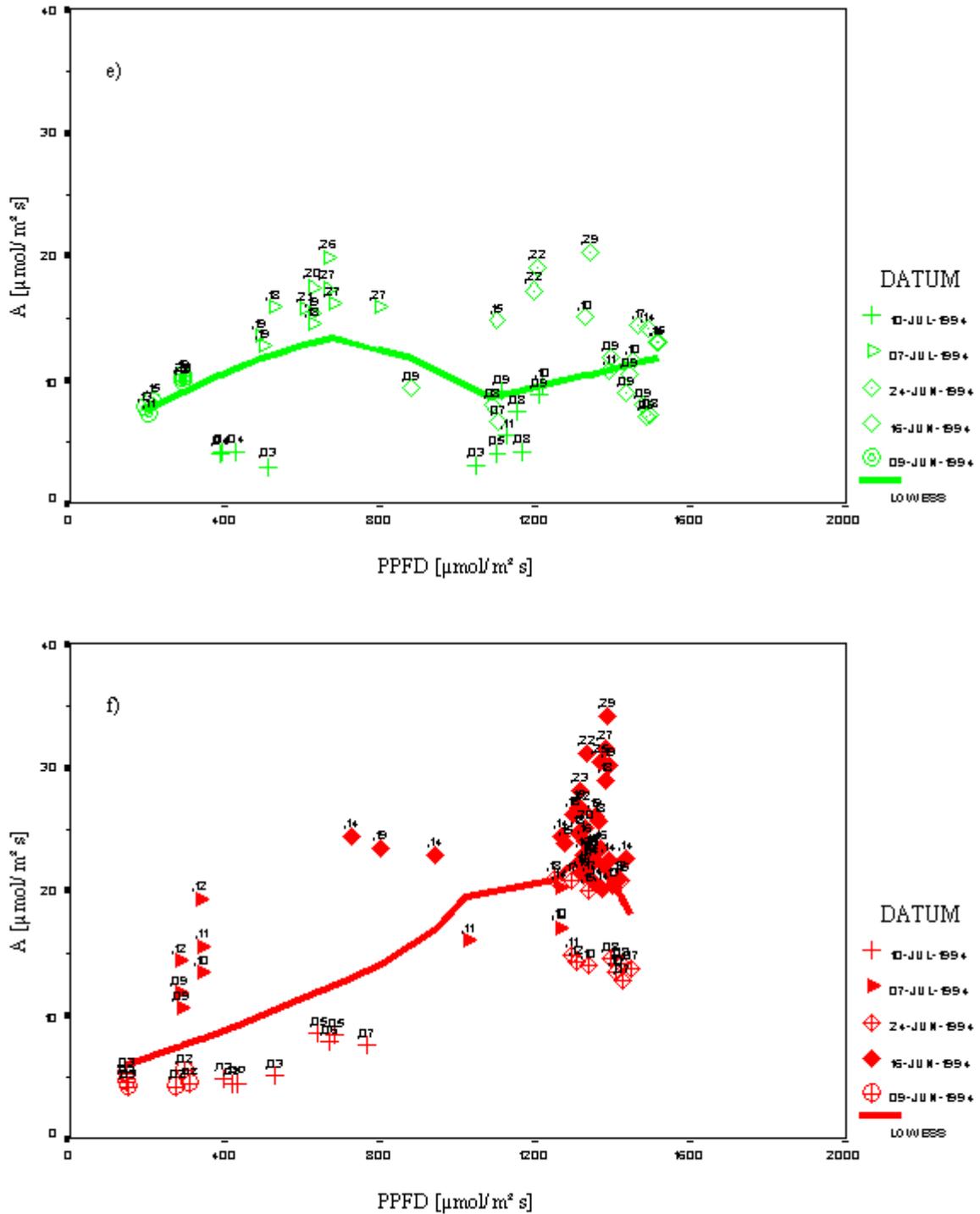


Abb. 3.40 (Fortsetzung): Nettphotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Nandu im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.

e) A-NF1,5

f) A320-NF1,5

(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$])

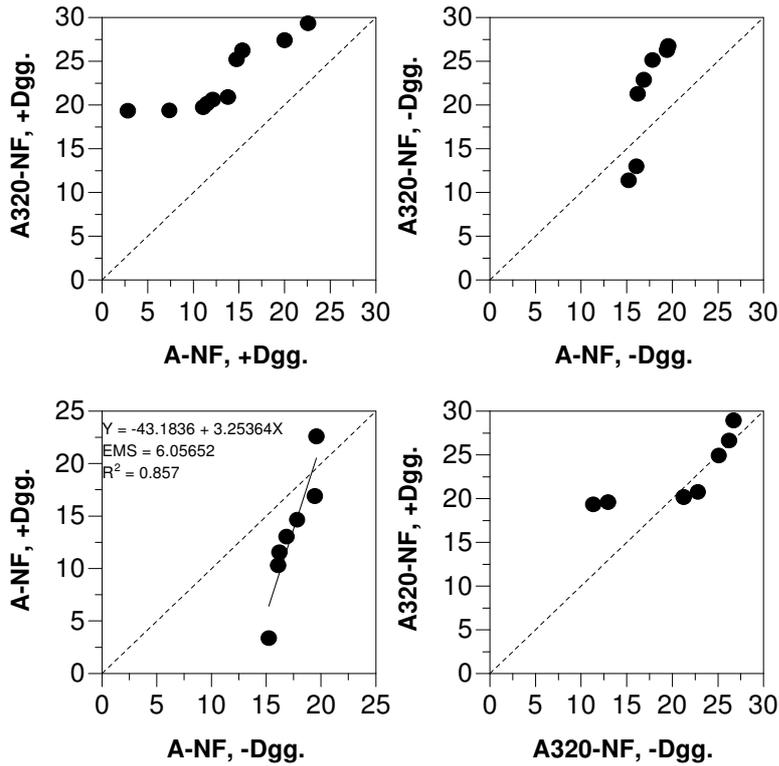


Abb. 3.41: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO₂- und Düngestufen (PPFD>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD<26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

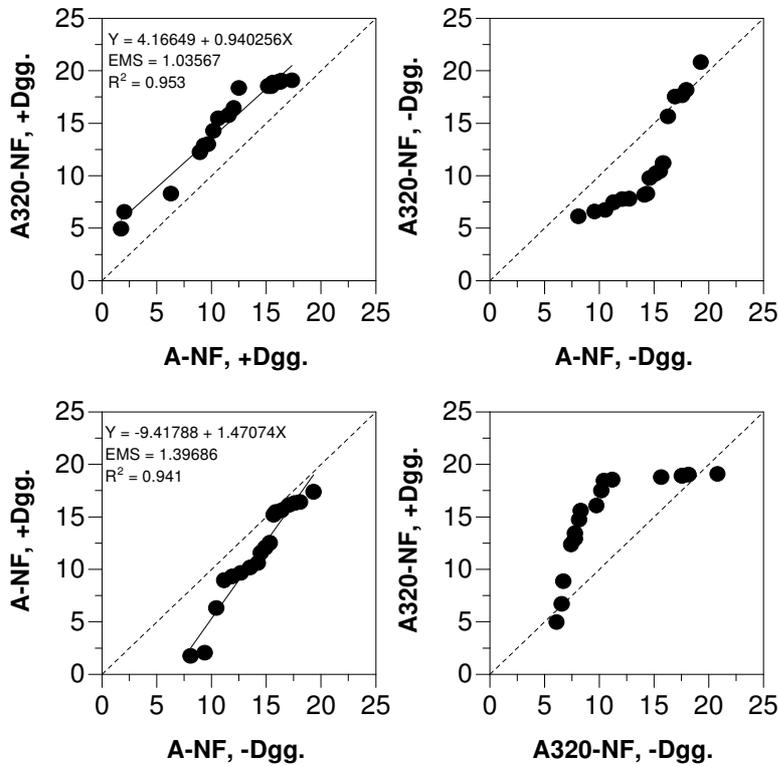


Abb. 3.42: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO₂- und Düngestufen (PPFD>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

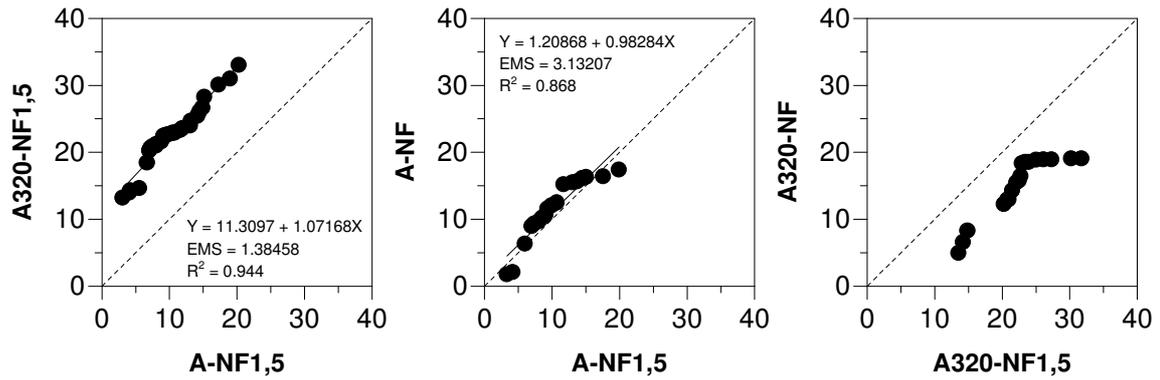


Abb. 3.43: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO_2 - und O_3 -Stufen (PPFD $>800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD $>26\text{mb}$); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

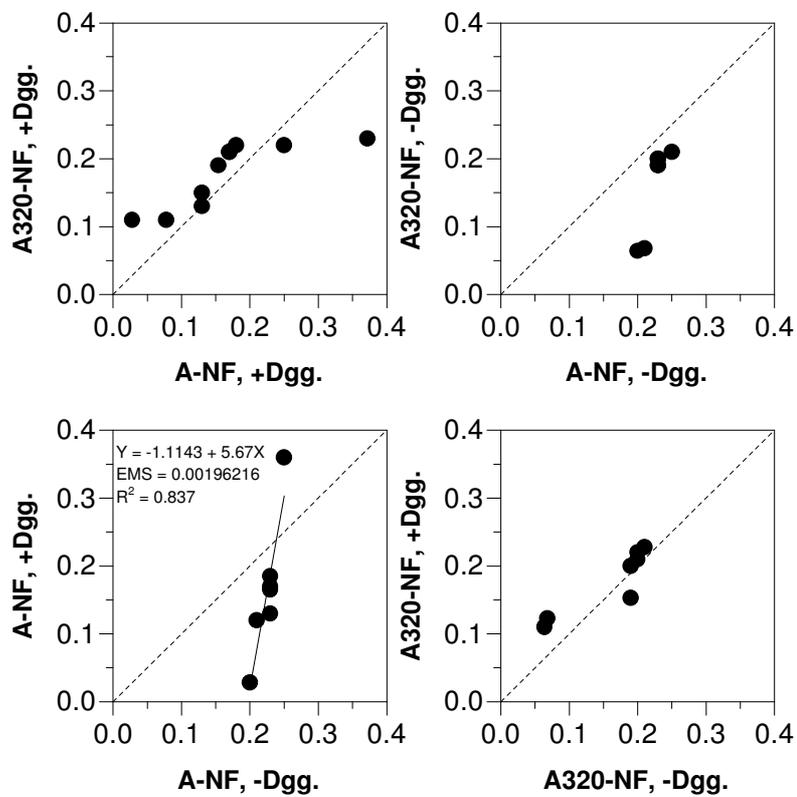


Abb. 3.44: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO_2 - und Düngestufen (PPFD $>800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD $<26\text{mb}$); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

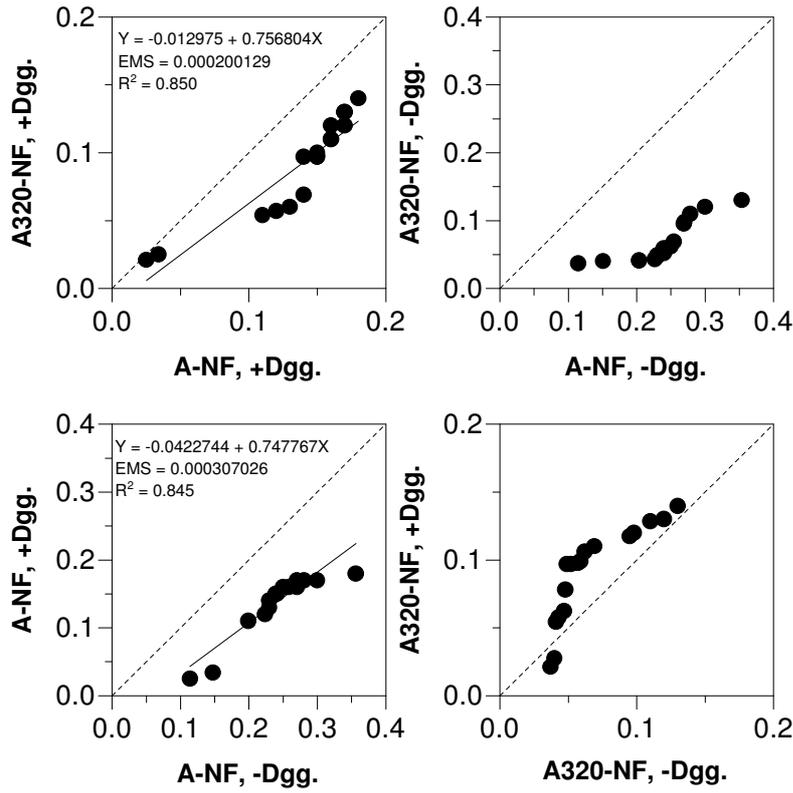


Abb. 3.45: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO_2 - und Dggstufen (PPFD>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

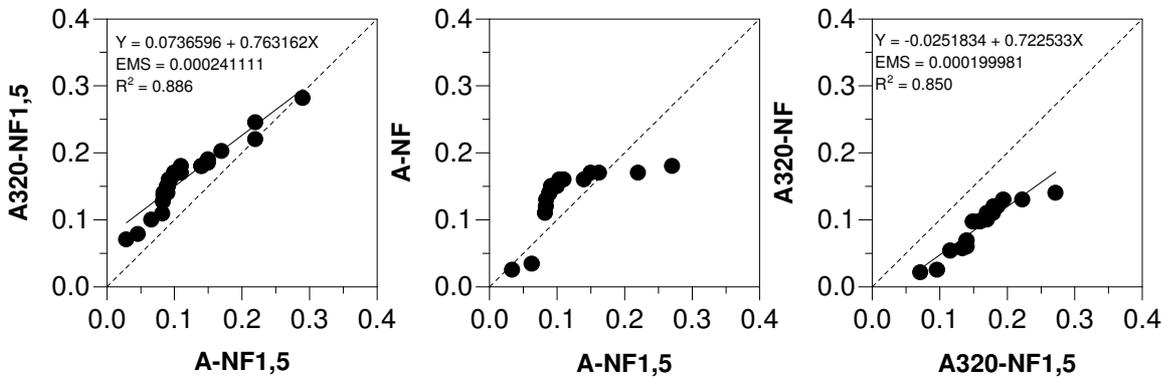


Abb. 3.46: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO_2 - und O_3 -Stufen (PPFD>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

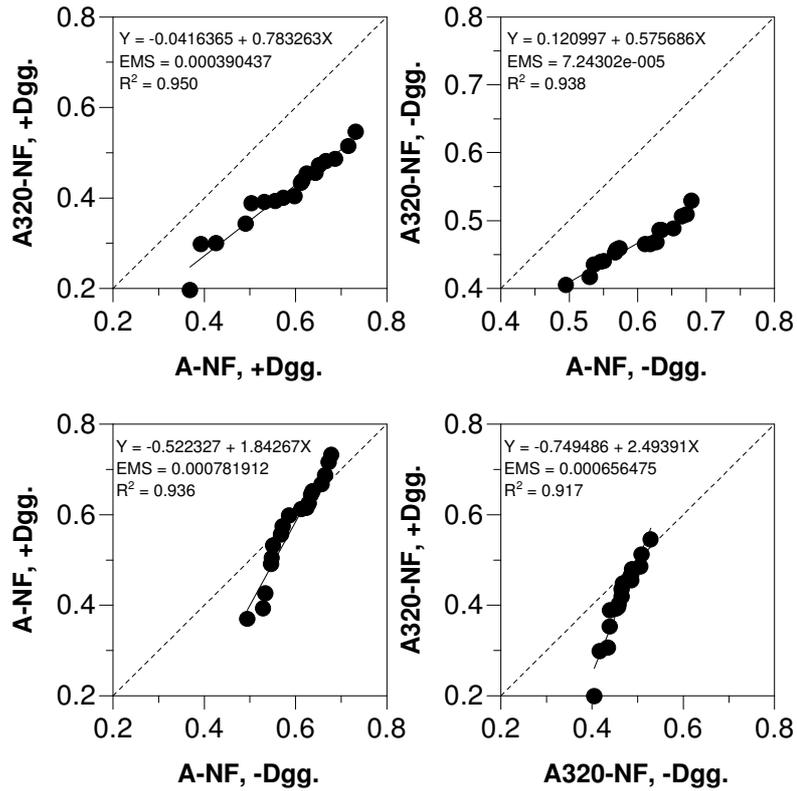


Abb. 3.47: Vergleich der Verteilungen des c_i/c_a -Verhältnisses für CO_2 - und Düngestufen (PPFD>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

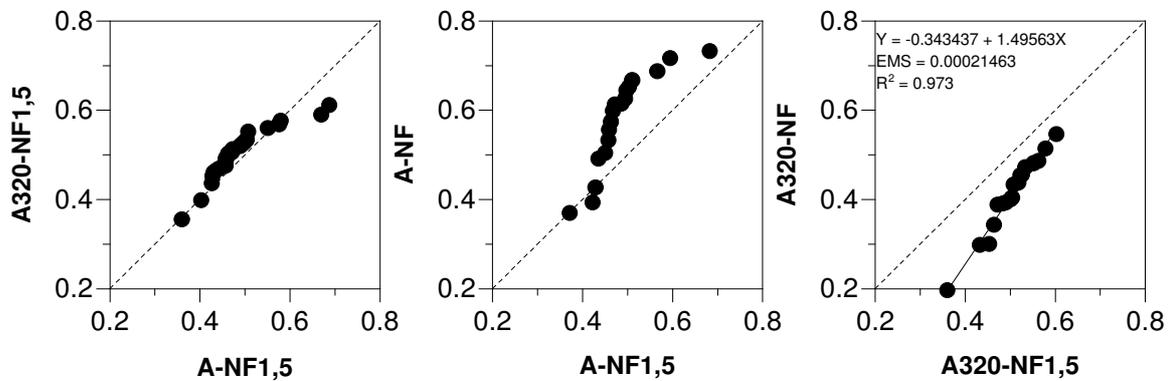


Abb. 3.48: Vergleich der Verteilungen des c_i/c_a -Verhältnisses für CO_2 - und O_3 -Stufen (PPFD>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

Die Weizensorte Minaret war die zweite Sorte, deren Gaswechsel auf der Einzelblattebene untersucht wurde. Abbildung 3.49 zeigt gemessene Nettoassimilationsraten in der Auftragung gegen die Lichteinstrahlung für die Sorte Minaret. Für die Beschreibung des mittleren Verhaltens der Photosynthese bei gegebener Lichtintensität wurde wiederum die LOWESS-Prozedur nach Chambers et al. (1983) verwendet (siehe oben). Unter erhöhter CO₂-Konzentration wurden höhere maximale Photosyntheseraten gemessen. Für gegebene Lichtintensität zeigte sich ebenso wie bei der Sorte Nandu eine große Variationsbreite, die mit verschiedenen Stomataleitfähigkeiten korrelierte und verantwortlich war für den unregelmäßigen Verlauf der LOWESS-Linien trotz bewußter Wahl einer hohen Robustheit (Chambers et al 1983, S. 98-101). Eine Aufteilung des Datensatzes nach Lufttrockenheit, wie sie bei der Sorte Nandu durchgeführt wurde, war hier nicht möglich, denn unterhalb von 26 mb WSD waren zuwenig Meßwerte vorhanden. Diese Werte wurden von der Analyse ausgeschlossen und im folgenden werden Ergebnisse der Gaswechselfparameter für trockene Bedingungen und Lichtsättigung dargestellt.

Abbildung 3.50 zeigt die Ergebnisse zum CO₂- und Düngungseinfluß auf die Assimilationsrate. Bei der Sorte Minaret wurde in der „+Düngung“ durch CO₂ nur die maximale Photosyntheserate gefördert. Während unter heutiger Konzentration die maximale Assimilation bei 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lag, wurden unter verdoppelter Konzentration 27,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht (+12,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Auch in der „-Düngung“ war die Förderung bei hohen Photosyntheseraten am höchsten (maximal: +11,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Für beide CO₂-Stufen waren die Assimilationsraten in der „-Düngung“ niedriger. In der Behandlung A-NF betrug die Differenz ca. 3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, in A320-NF betrug sie 5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ für niedrige Photosyntheseraten bis 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ für hohe Photosyntheseraten.

Ergebnisse zur stomatären Leitfähigkeit enthält Abbildung 3.51. Weizenpflanzen der Sorte Minaret hielten in der Mehrzahl der Fälle unter erhöhtem CO₂ die Stomata weiter geschlossen. Auch die Düngung hatte einen Einfluß auf die Stomataleitfähigkeit: Bei einer N-Versorgung mit 150 kg ha⁻¹ wurden höhere Leitfähigkeiten festgestellt. Beide Aussagen galten in besonderem Maße für maximale Öffnungsweiten. Die Transpirationsraten spiegelten Veränderungen der Stomataleitfähigkeit durch die Behandlung wider, so daß auf die Darstellung verzichtet wurde.

Bedingt durch die trockenen Kammerbedingungen lagen die c_i/c_a-Verhältnisse, wie bei der Sorte Nandu, tiefer als nach Literaturbefunden (0,7) zu erwarten war. Das c_i/c_a-Verhältnis war durch die CO₂-Behandlung wenig verändert. Bei einer Versorgung mit 150 kg N ha⁻¹ ar-

beiteten die Pflanzen mit einem höheren c_i/c_a -Verhältnis. Weiter geöffnete Stomata verhin-
derten in der „-Düngung“ über ein höheres c_i/c_a -Verhältnis einen stärkeren Rückgang der
Photosyntheserate, der ohne diese Reaktion erfolgt wäre. Ein solches Verhalten zeigten Pflan-
zen der „-Düngung“ sowohl unter heutigem als auch unter erhöhtem CO_2 .

Ozonwirkungen auf die Photosyntheserate stellt Abbildung 3.52 vor. Die stärkste Förde-
rung durch CO_2 trat unter Ozoneinfluß auf (Abbildung 3.52 links). Unter Außenluft- CO_2 be-
trug die maximale Assimilation $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, unter $680 \mu\text{mol mol}^{-1}$ betrug sie $28 \mu\text{mol m}^{-2}$
 s^{-1} . Ozon bewirkte eine Abnahme der Photosynthese um $0-2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ unter die der
 CO_2 -Konzentration der Außenluft. Unter erhöhtem CO_2 förderte Ozon die Photosyntheserate
um $0-3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Die Veränderung der Stomataleitfähigkeit durch Ozon wird in Abbildung 3.53 gezeigt.
Bei Zudosierung von Ozon ergaben sich in beiden CO_2 -Stufen identische Leitfähigkeiten.
Erhöhte Ozonkonzentration unter der CO_2 -Konzentration von heute führte zu einem leichten
Stomataschluß. Umgekehrt öffneten sich die Stomata in der Kombination erhöhtes CO_2 / er-
höhtes Ozon im Vergleich zu erhöhtem CO_2 /Außen-Ozon.

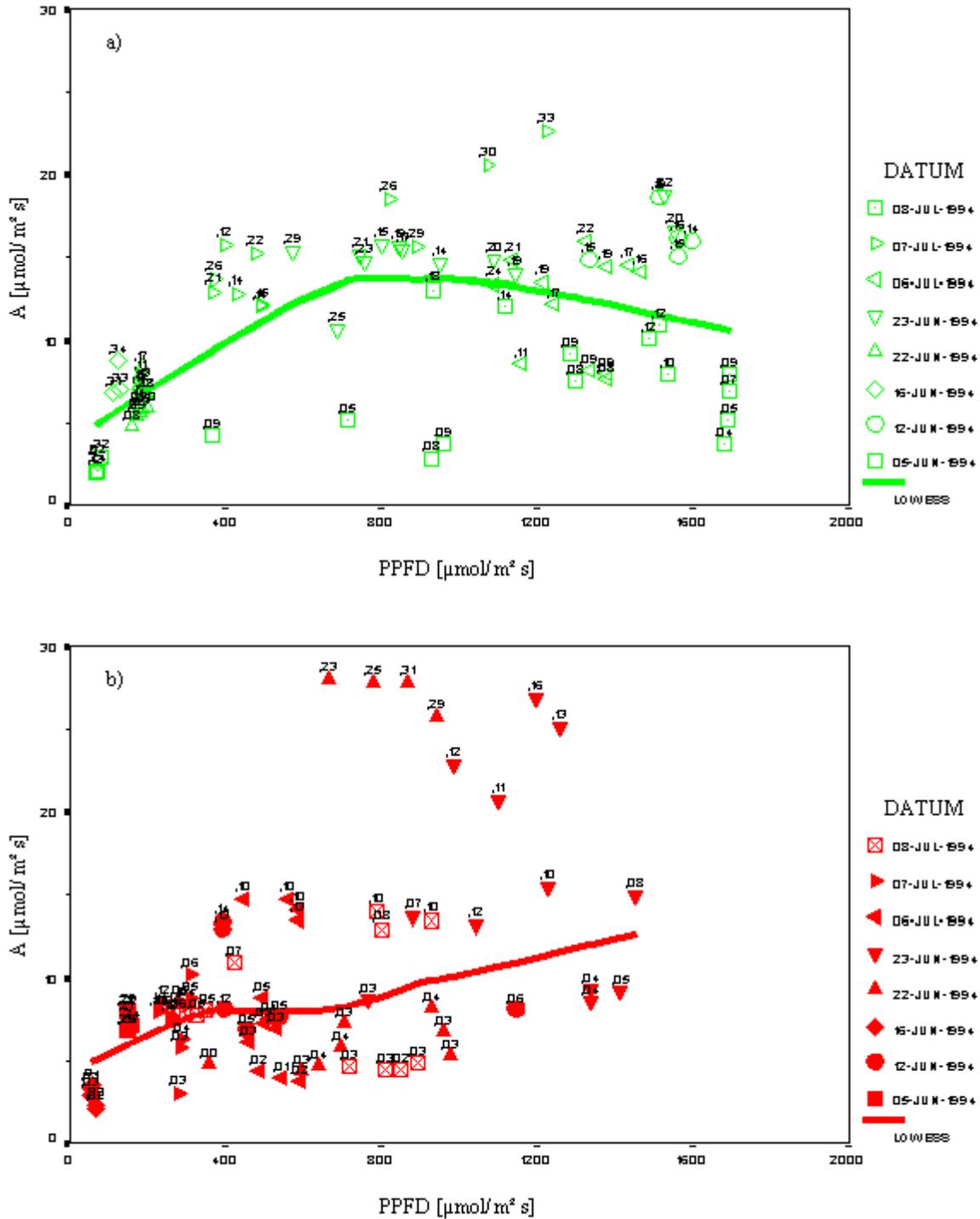


Abb. 3.49: Nettphotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Minaret im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.

a) A-NF, +Dgg.

b) A320-NF, +Dgg.

(Beschriftung der Werte = stomatare Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$])

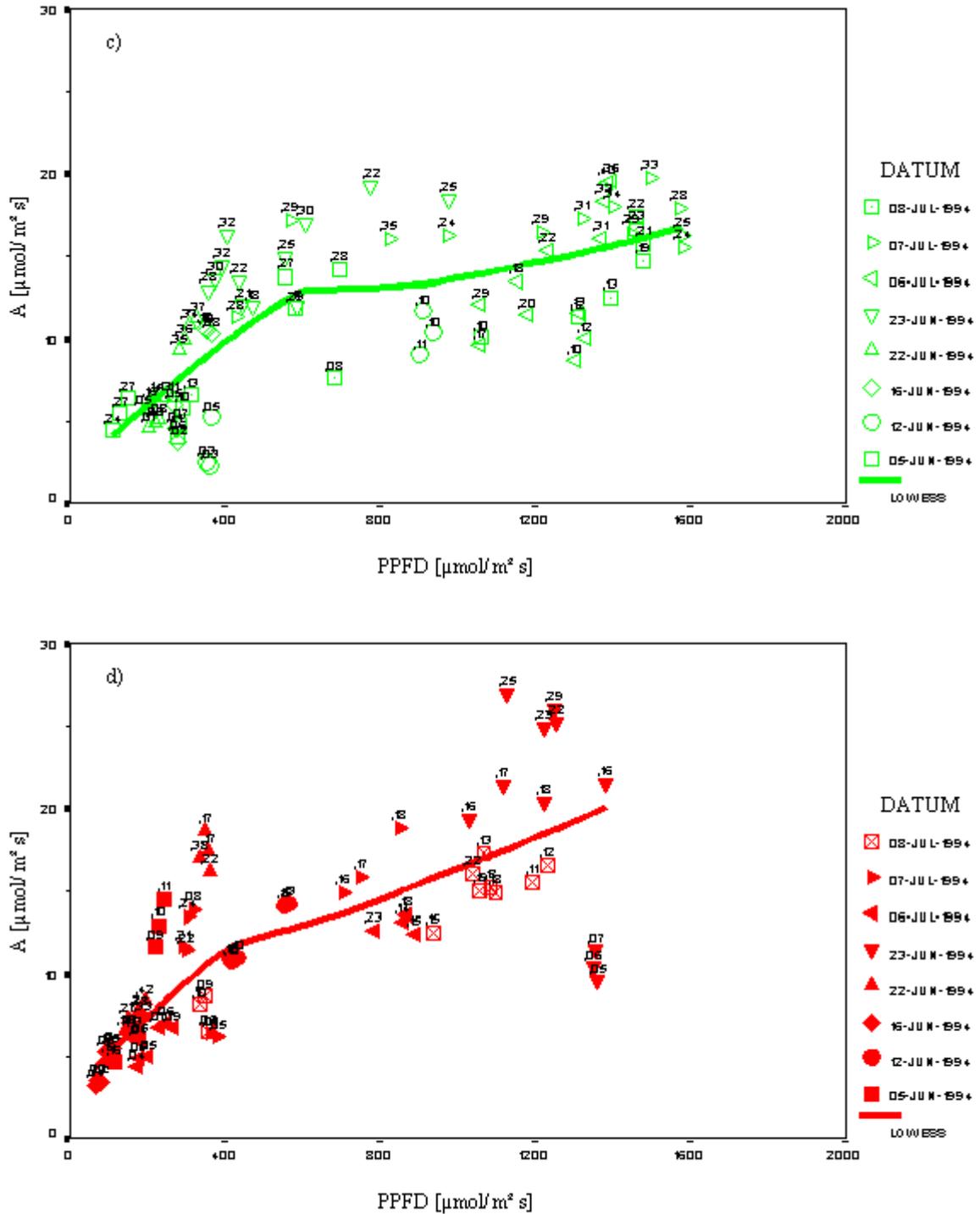


Abb. 3.49 (Fortsetzung): Nettophotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Minaret im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.

c) A-NF, -Dgg.

d) A320-NF, -Dgg.

(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$])

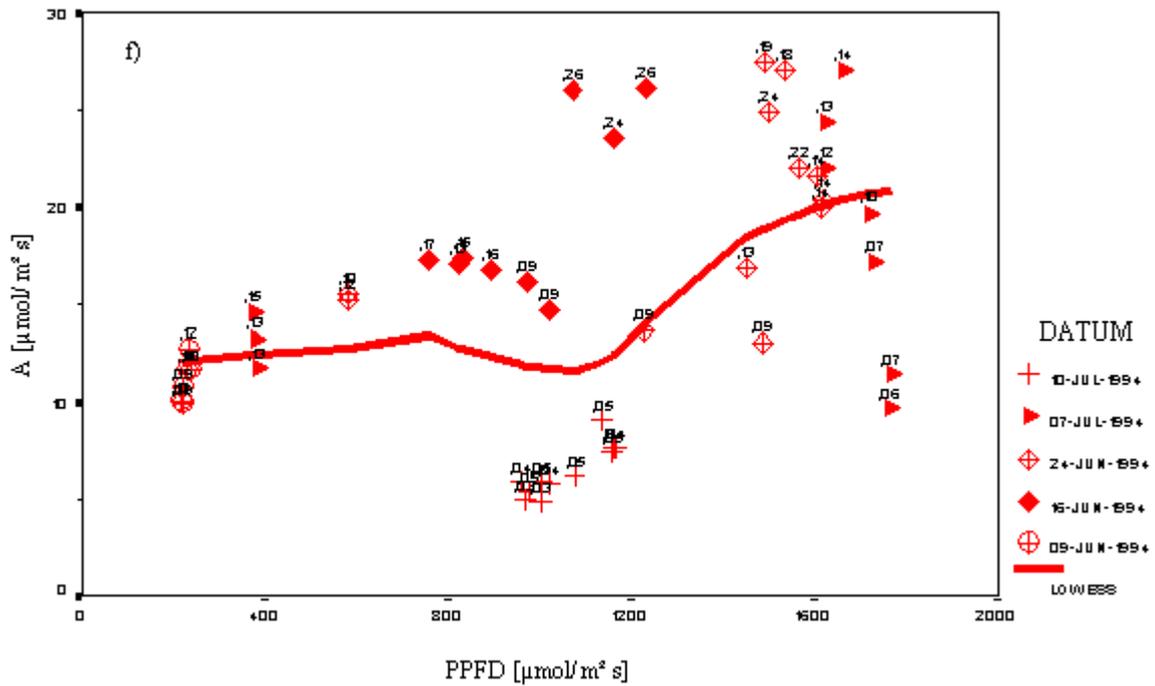
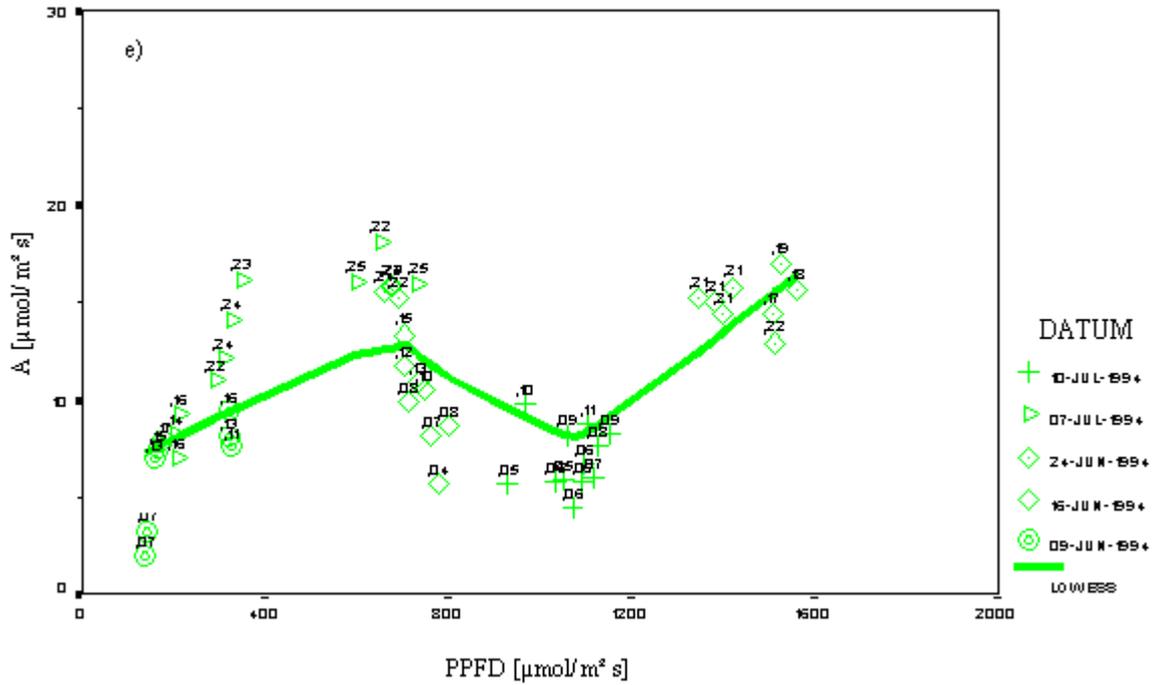


Abb. 3.49 (Fortsetzung): Nettphotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Minaret im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.

e) A-NF1,5

f) A320-NF1,5

(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$])

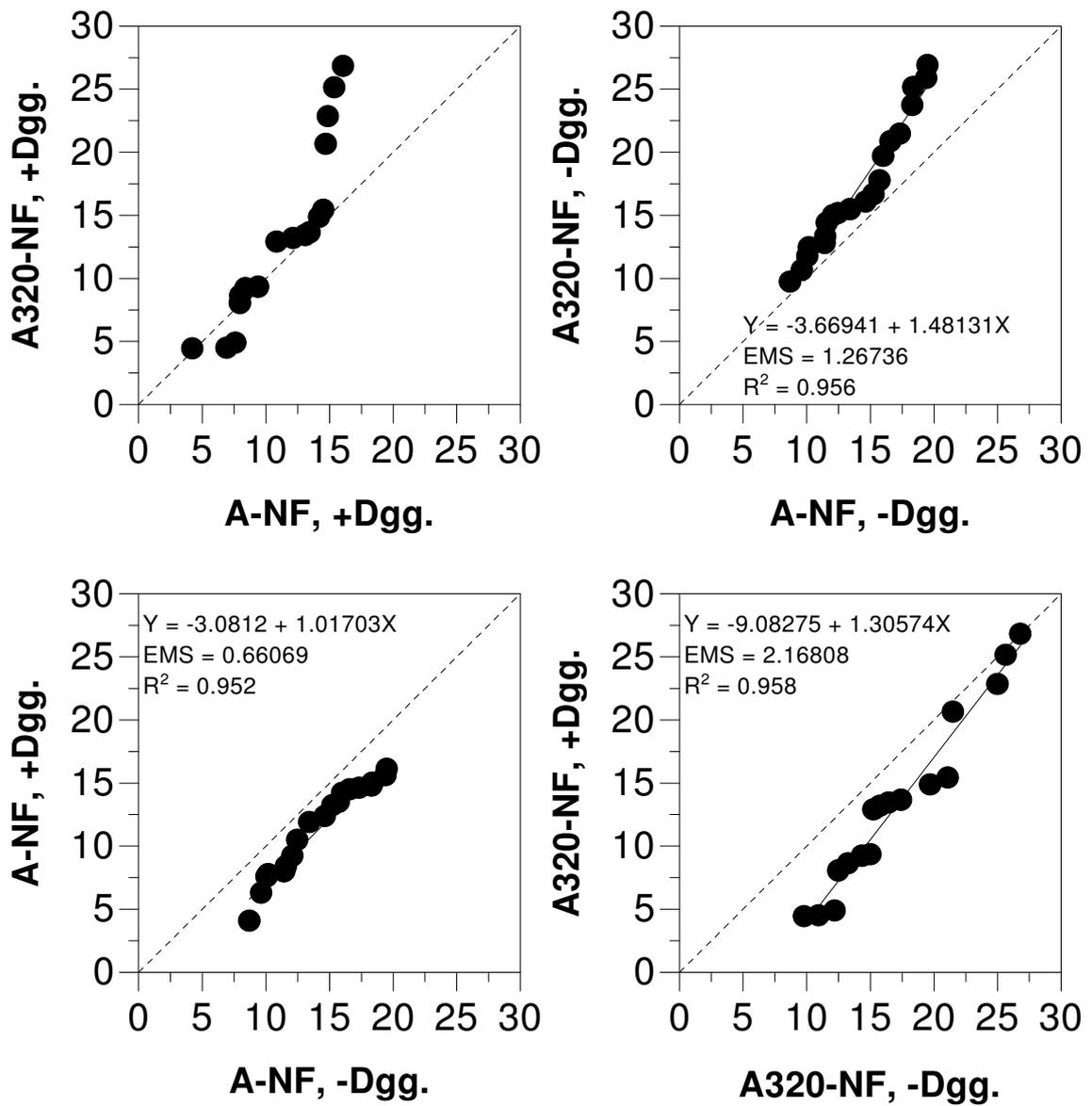


Abb. 3.50: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO₂- und Düngestufen (PPFD > 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD > 26 mb); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

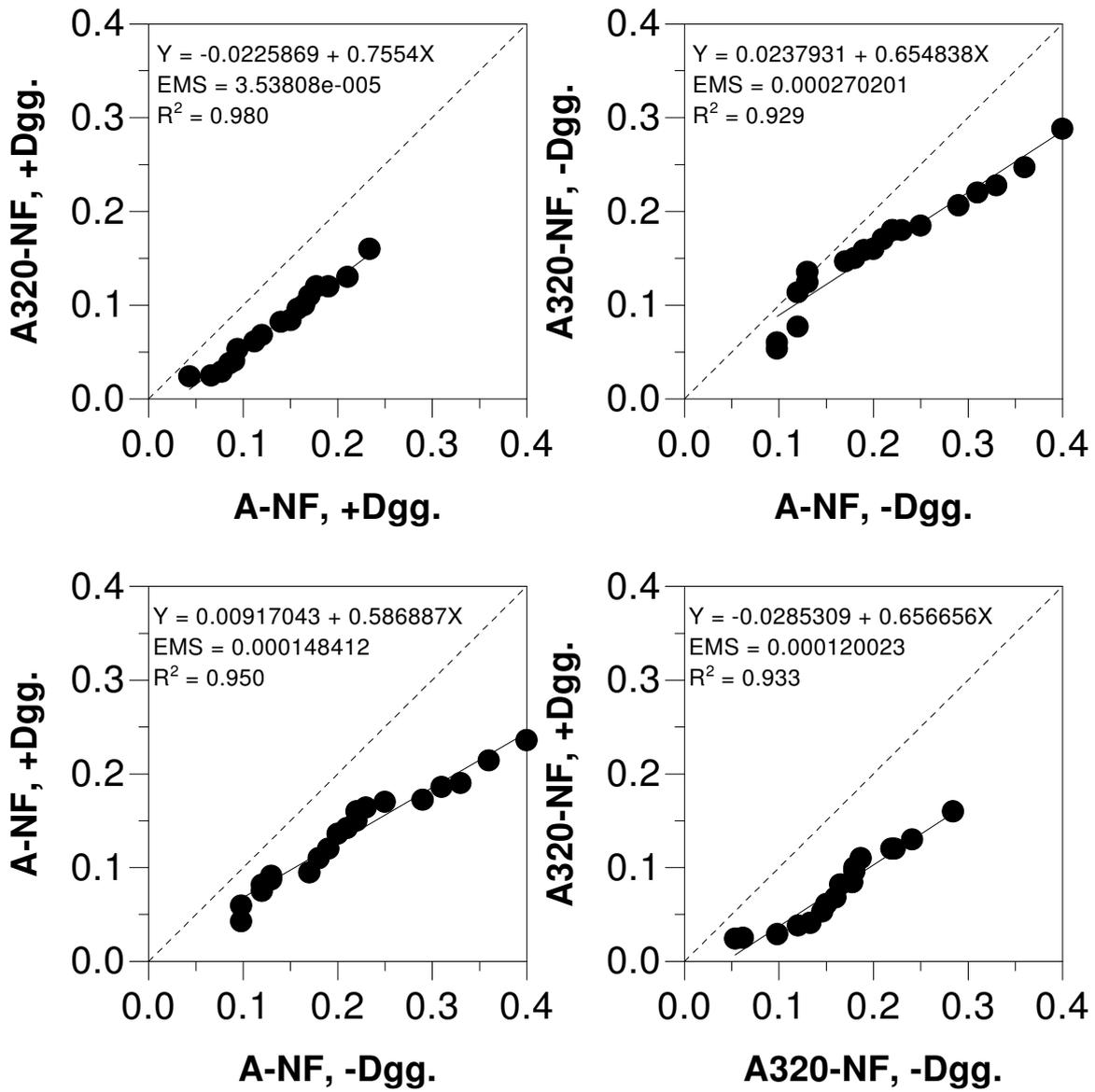


Abb. 3.51: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO₂- und Düngestufen (PPFD > 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD > 26 mb); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

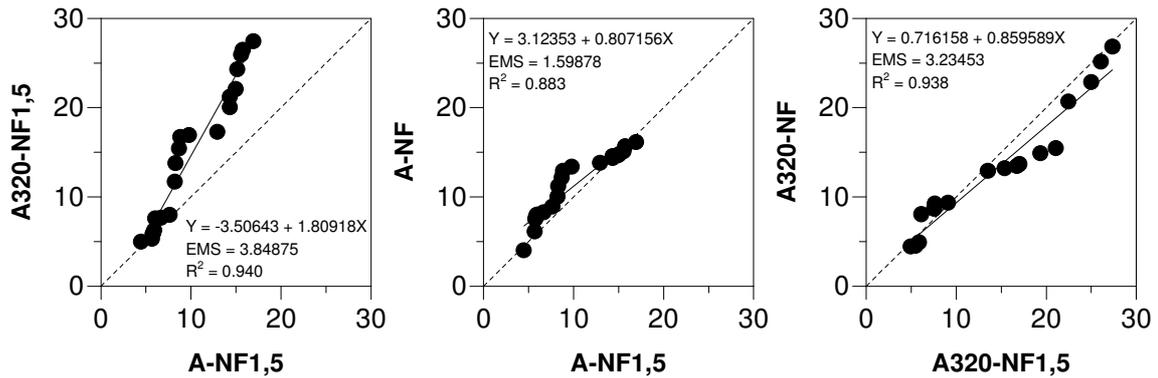


Abb. 3.52: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO₂- und O₃-Stufen (PPFD>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD>26mb); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

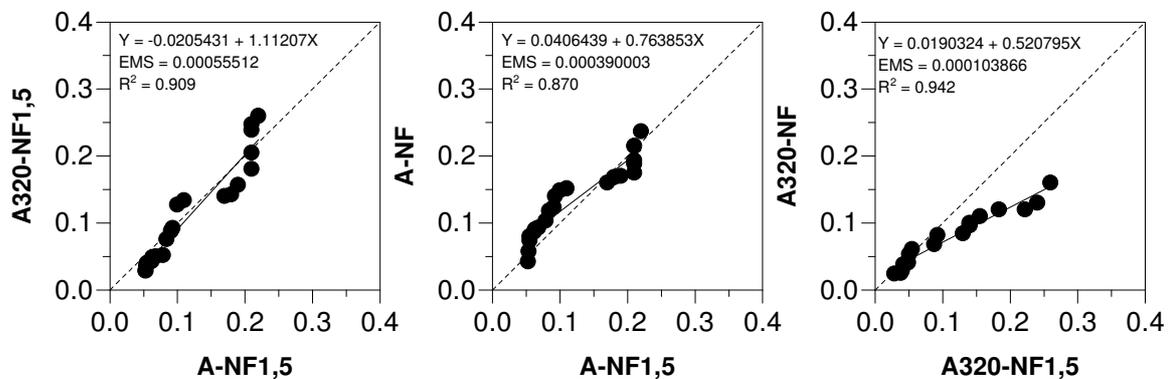


Abb. 3.53: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für CO₂- und O₃-Stufen (PPFD>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, WSD>26mb); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

Zwischen dem 24. 6. und dem 10. 7. 1994 wurde der Ährgaswechsel an der Sorte Minaret gemessen. Für die Messung wurde eine Ähre vollständig in die Meßkuvette eingespannt. Ein Bezug der Gaswechselfparameter auf die eingespannte Fläche war nicht möglich; die Parameter werden für die gesamte Ähre angegeben. Ein Problem stellen die Grenzschichtverhältnisse an der Ähre dar: Ob der Kuvettenventilator angesichts der komplizierten Morphologie der Ähre wie bei Blättern in der Lage ist, die Grenzschicht soweit abzutragen, daß sie vernachlässigt werden kann und tatsächlich stomatäre Öffnungsweiten gemessen werden, ist zweifelhaft.

Abbildung 3.54 zeigt die gemessenen Photosyntheseraten der Ähren in einer Auftragung gegen die Photonenflußdichte. Für die Beschreibung des mittleren Verhaltens der Photosynthese bei gegebener Lichtintensität wurde ein weiteres Mal die LOWESS-Prozedur (siehe oben) verwendet. Die Gaswechselcharakteristik unterschied sich drastisch von der der Blätter: Der Lichtkompensationspunkt lag zwischen 200 und 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (siehe Schnittpunkte der LOWESS-Linien mit der 0-Linie). Bei Blättern war der Kompensationspunkt 20-40 μmol

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Respirationsraten der Ähren bei geringer Lichtintensität lagen in der gleichen Größenordnung wie die lichtgesättigte Photosynthese (Verhältnis 1:1,5 bis 1:2). Bei Blättern betrug dieses Verhältnis 1:20 bis 1:30.

Einen Vergleich von Ähren-Stomataleitfähigkeiten unter Lichtsättigungsbedingungen nach der graphischen Methode von Chambers et al. (1983) zeigt die Abbildung 3.55 für CO_2 -Behandlung und Düngung. Für die Vergleiche standen leider nur wenige Meßwerte zur Verfügung. Erhöhte Kohlendioxid-Konzentration senkte die maximale Stomataleitfähigkeit der Ähren, die in A-NF/+Dgg. 10 und in A-NF/-Dgg. 6 $\text{mmol H}_2\text{O s}^{-1}$ betrug, auf 1-2 $\text{mmol H}_2\text{O s}^{-1}$ ab. Maximale Leitfähigkeiten waren unter heutiger CO_2 -Konzentration in der „+Düngung“ höher. Unter erhöhtem CO_2 war die Leitfähigkeit in der „-Düngung“ größer.

Die behandlungsbedingten Veränderungen der Ährenphotosynthese stellt Abbildung 3.56 dar. Erhöhtes CO_2 steigerte die Photosynthese in der „-Düngung“ um ca. 8 $\text{nmol CO}_2 \text{s}^{-1}$. Eine solche Förderung der Photosyntheserate fehlte in der „+Düngung“.

Unter Ozoneinfluß betrug die Ähren-Stomataleitfähigkeit 0,3-0,6 $\text{mmol H}_2\text{O s}^{-1}$ (vgl. Abbildung 3.57). Dies bedeutete in der CO_2 -Konzentration der Außenluft einen massiven Stomataschluß und einen deutlichen Schluß unter erhöhtem CO_2 . Entsprechend reduzierte Ozonbegasung in Außenluft die Ährenphotosynthese (siehe Abbildung 3.58). Unter erhöhtem CO_2 wurde die Photosynthese durch Ozonanreicherung nicht beeinflusst, trotz des relativen Stomataschlusses.

Kurzzusammenfassung:

- Bei der Weizensorte Nandu kam es unter feuchten Bedingungen zu einer starken Förderung der Blattphotosynthese durch erhöhtes CO₂ um 7,5 μmol m⁻² s⁻¹ in der +Dgg. und um 5 μmol m⁻² s⁻¹ in der -Dgg.. Unter trockenen Bedingungen schlossen unter erhöhtem CO₂ die Stomata soweit, daß nur in der +Dgg. noch eine Steigerung der Assimilationsrate um 4,2 μmol m⁻² s⁻¹ festgestellt wurde.
Unter heutiger CO₂-Konzentration trat in der -Dgg. eine stomatäre Kompensation auf. Die Pflanzen arbeiteten mit weiter geöffneten Stomata und höherer Substratkonzentration am Carboxylierungsort und erreichten so dieselbe wie bzw. eine höhere Photosyntheserate als in der +Dgg. (bei höherer Transpirationsrate).
- In A-NF1,5 zeigte sich die Photosyntheserate durch Ozon unter den trockenen Meßbedingungen (nur hier lagen Meßwerte vor!) geringfügig verändert (-1 μmol m⁻² s⁻¹). Ein Stomataschluß fehlte in der Kombinationsbegasung mit erhöhtem CO₂ und Ozon, entsprechend förderte Ozon dort die Photosynthese
- CO₂ förderte in der +Dgg. nur die maximale Blattassimilation der Sorte Minaret um 12,5 μmol m⁻² s⁻¹. In der -Dgg. förderte CO₂ die Photosynthese in einem größeren Bereich; die Steigerung war mit 11,5 μmol m⁻² s⁻¹ maximal für höchste Photosyntheseraten. Begleitet war die Photosyntheseförderung in beiden Düngungsstufen von einem CO₂-induzierten Stomataschluß.
In beiden CO₂-Stufen lag die Photosyntheserate in der -Dgg. tiefer (0-5 μmol m⁻² s⁻¹). Die größere Stomataleitfähigkeit in der -Dgg. stellt eine Gegenreaktion dar, die nicht ausreichend war, ein Absinken der Photosynthese zu verhindern.
Unter Außenluft-CO₂ führte Ozonbegasung zu einem Absinken der Photosynthese um 0-2 μmol m⁻² s⁻¹ und zu einem Stomataschluß. Dagegen erhöhte Ozon stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheserate (+ 0-3 μmol m⁻² s⁻¹) unter erhöhtem CO₂.
- Die Ährenphotosynthese bei der Sorte Minaret war geprägt durch die Atmungsprozesse der Körner: Der Lichtkompensationspunkt betrug 200-400 μmol m⁻² s⁻¹ und das Verhältnis Respiration/lichtgesättigte Photosynthese 1:1,75.
Eine Reduktion maximaler Stomataleitfähigkeiten trat bei CO₂-Anreicherung auf — stärker in der +Dgg., schwächer in der -Dgg.. Erhöhtes CO₂ förderte die Ährenphotosynthese nur in der -Dgg. um ca. 8 nmol CO₂ s⁻¹. Ozonbegasung führte in A-NF1,5 zu einem massiven Stomataschluß und reduzierter Photosynthese, in A320-NF1,5 dagegen zu einem leichten Stomataschluß ohne Folgen für die Photosynthese.

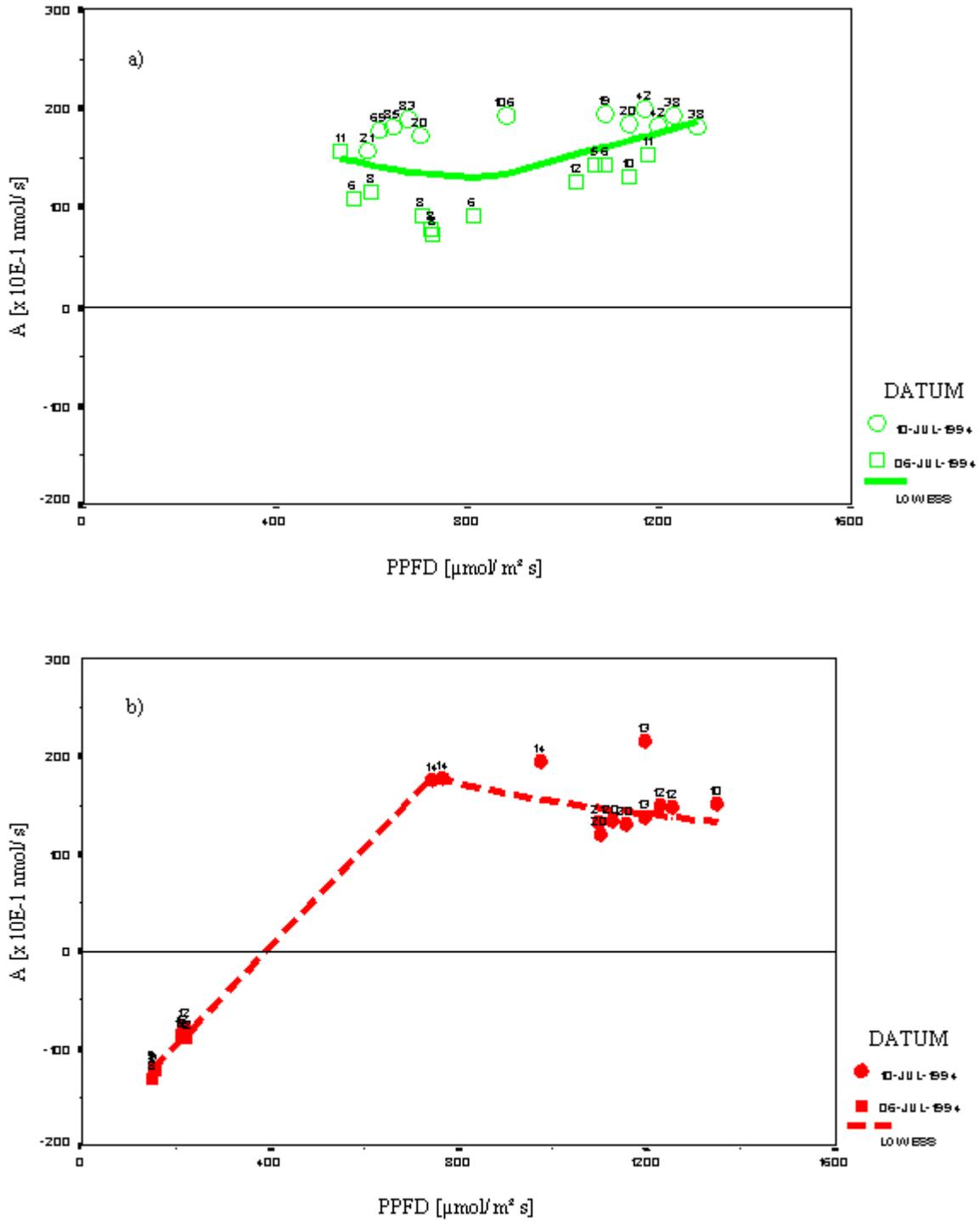


Abb. 3.54: Ährenphotosynthese der Sommerweizensorte Minaret in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.

a) A-NF, +Dgg.

b) A320-NF, +Dgg.

(Beschriftung der Werte = stomatare Leitfähigkeit g_s [$\times 10^{-1} \text{ mmol s}^{-1}$])

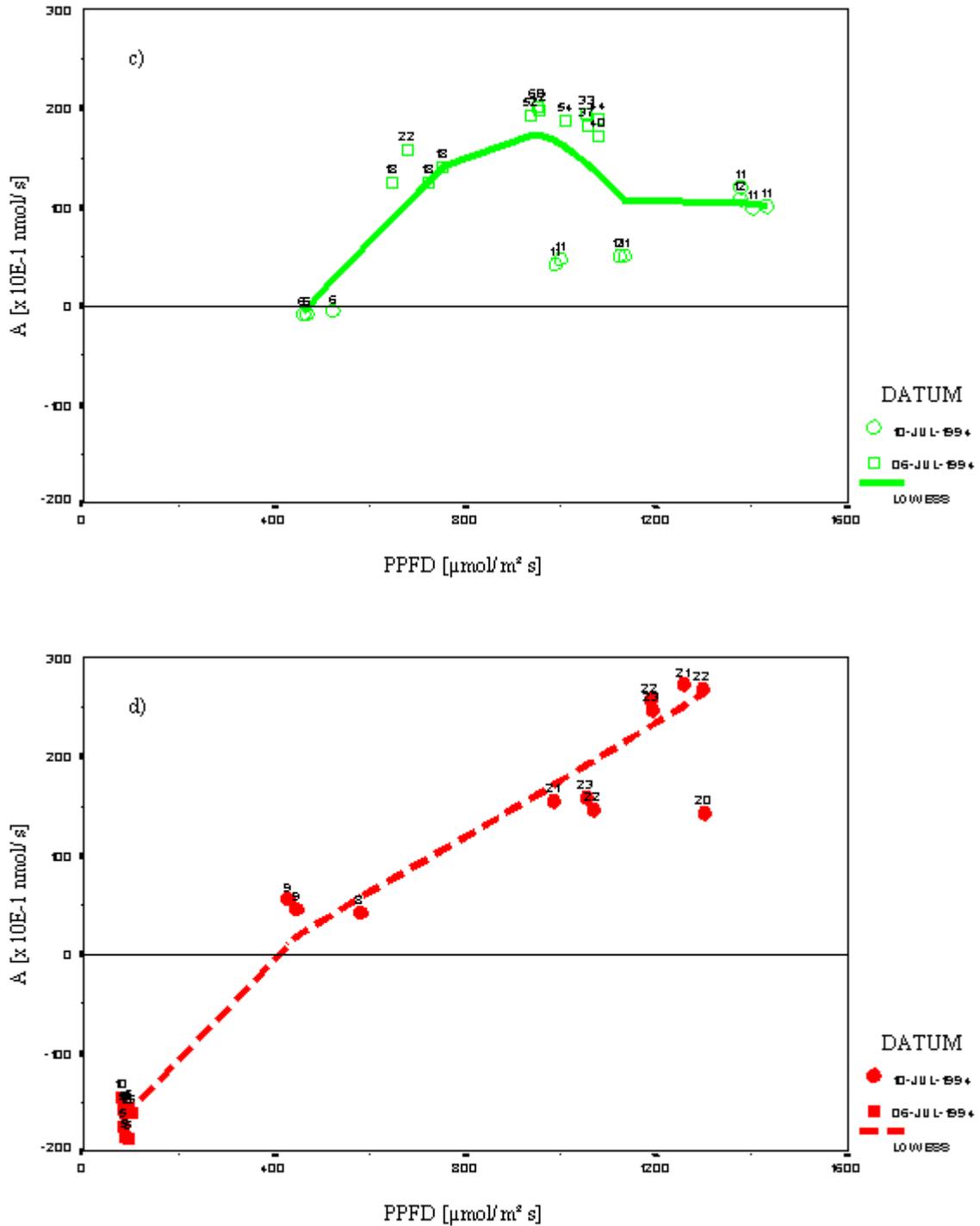


Abb. 3.54 (Fortsetzung): Ährenphotosynthese der Sommerweizensorte Minaret in Abhängigkeit von der Photo-
 nenflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.
 c) A-NF, -Dgg.
 d) A320-NF, -Dgg.
 (Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\times 10^{-1} \text{ mmol s}^{-1}$])

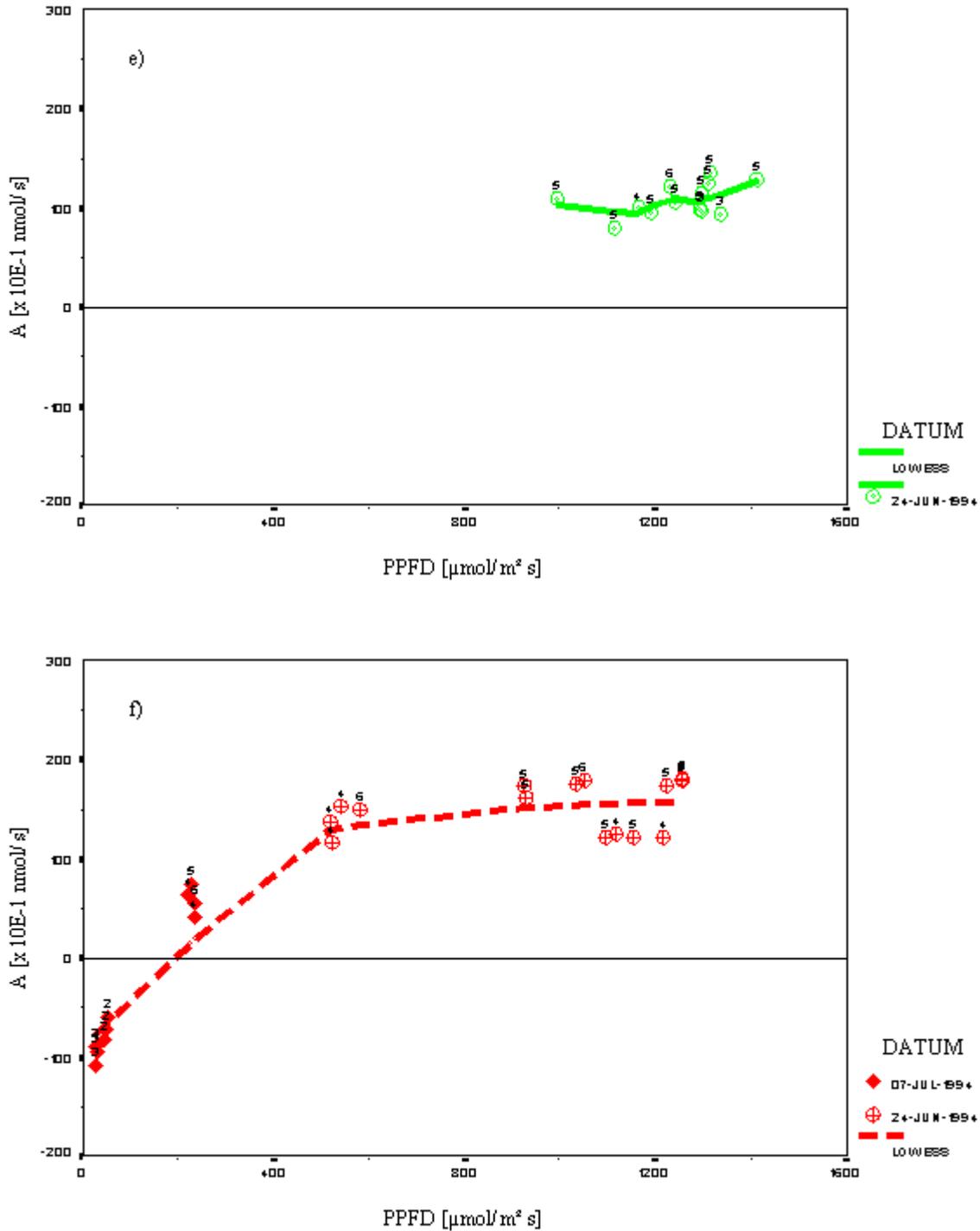


Abb. 3.54 (Fortsetzung): Ährenphotosynthese der Sommerweizensorte Minaret in Abhängigkeit von der Photo-
 nenflussdichte (PPFD); LOWESS = **L**ocally **W**eighted **S**catterplot **S**moothing gibt das mittlere Verhalten an.
 e) A-NF1,5
 f) A320-NF1,5
 (Beschriftung der Werte = stomatare Leitfähigkeit g_s [$\times 10^{-1} \text{ mmol s}^{-1}$])

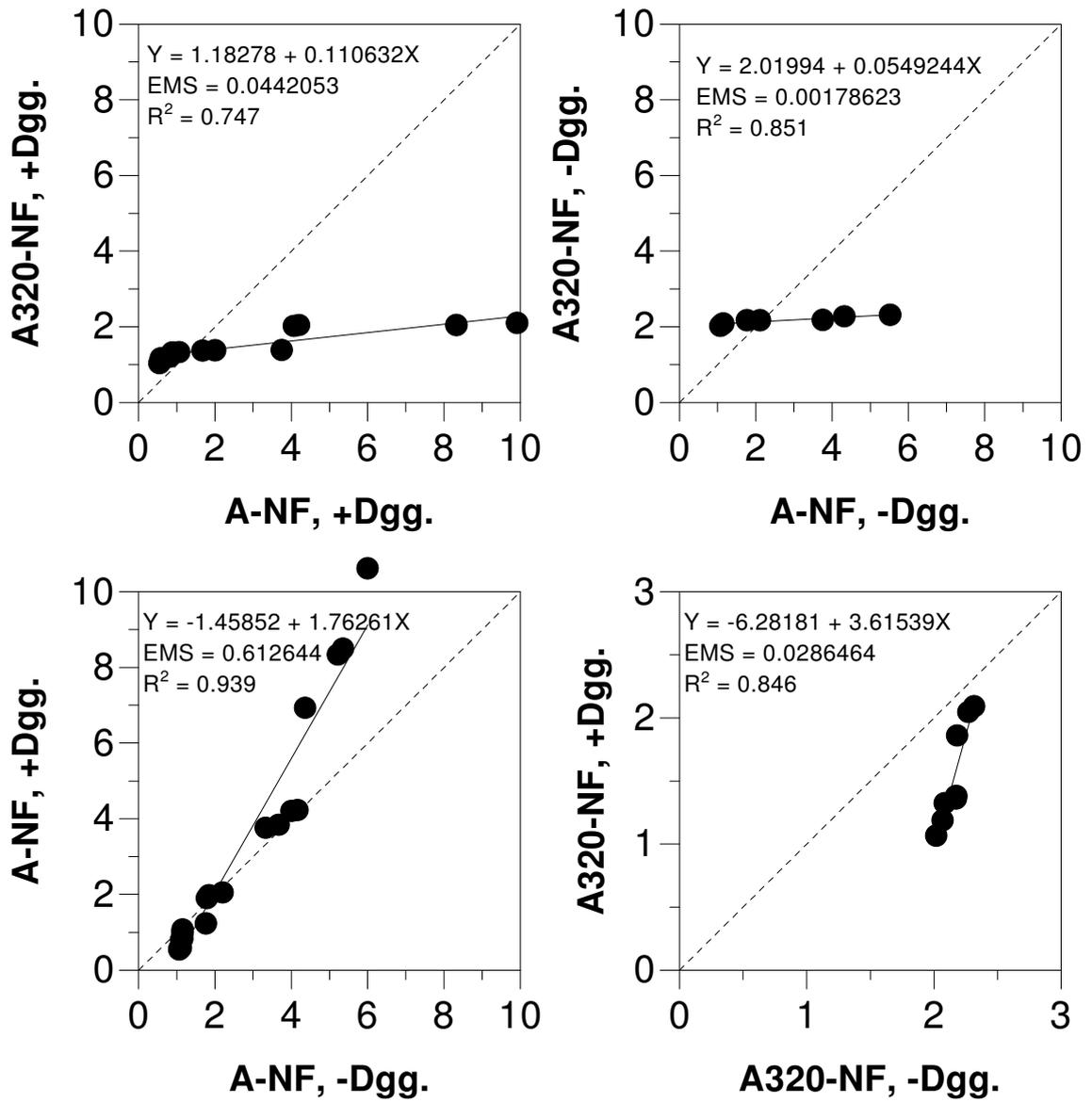


Abb. 3.55: Vergleich der Verteilungen der Ähren-Stomataleitfähigkeit in mmol s^{-1} für CO₂- und Dünge­stufen (PPFD>800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

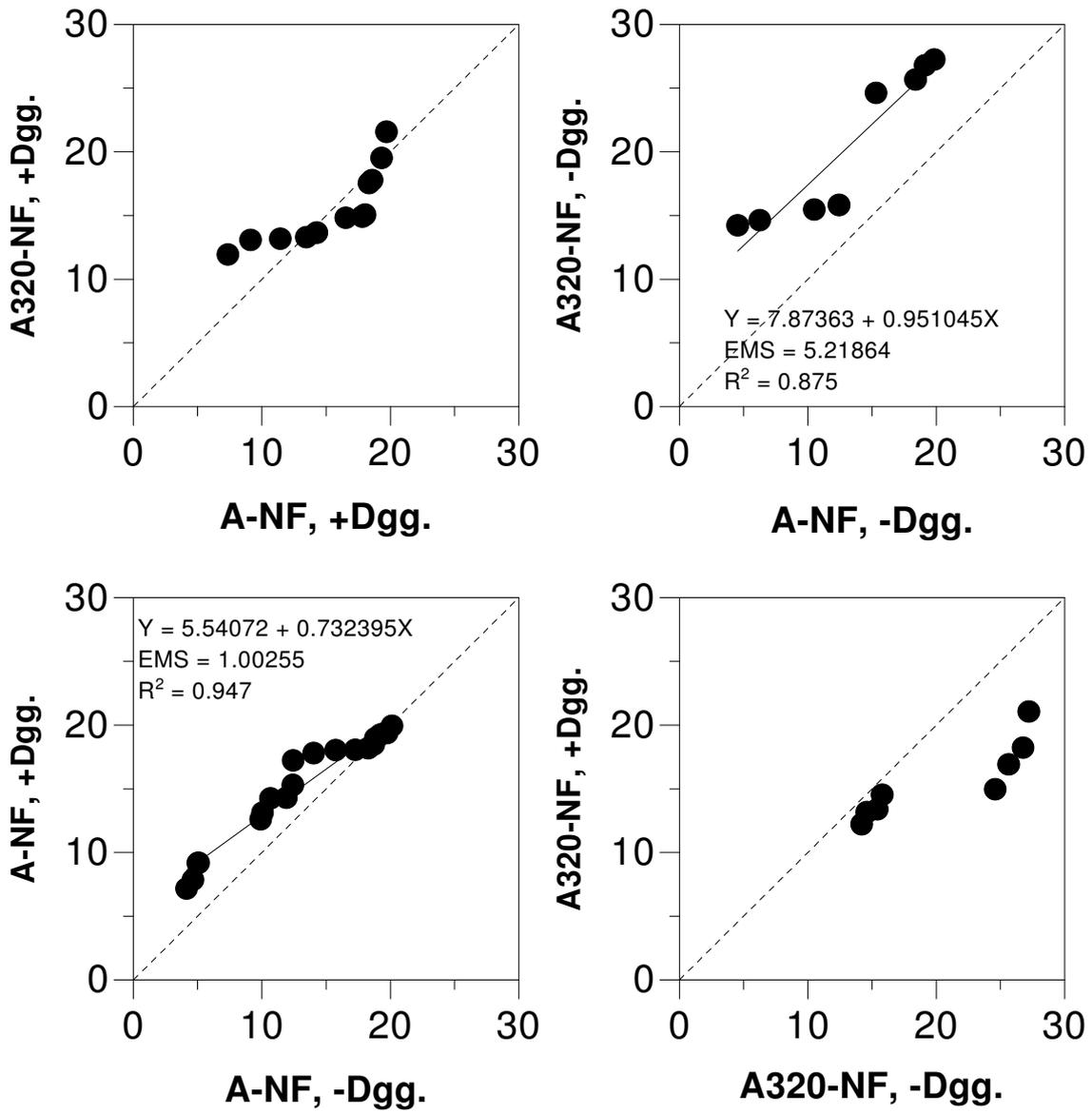


Abb. 3.56: Vergleich der Verteilungen der Ähren-Photosynthese in nmol s⁻¹ für CO₂- und Düngegestufen (PPFD>800 μmol m⁻² s⁻¹); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

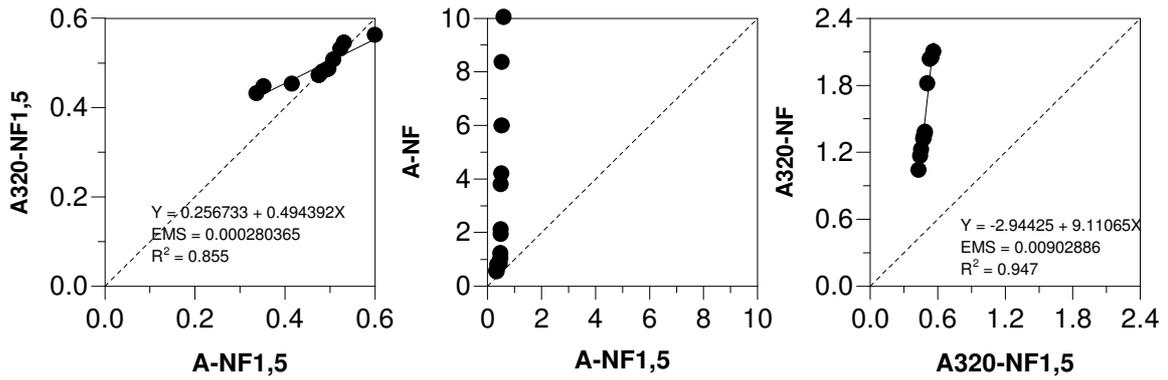


Abb. 3.57: Vergleich der Verteilungen der Ähren-Stomataleitfähigkeit in mmol s^{-1} für CO_2 - und O_3 -Stufen ($\text{PPFD} > 800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

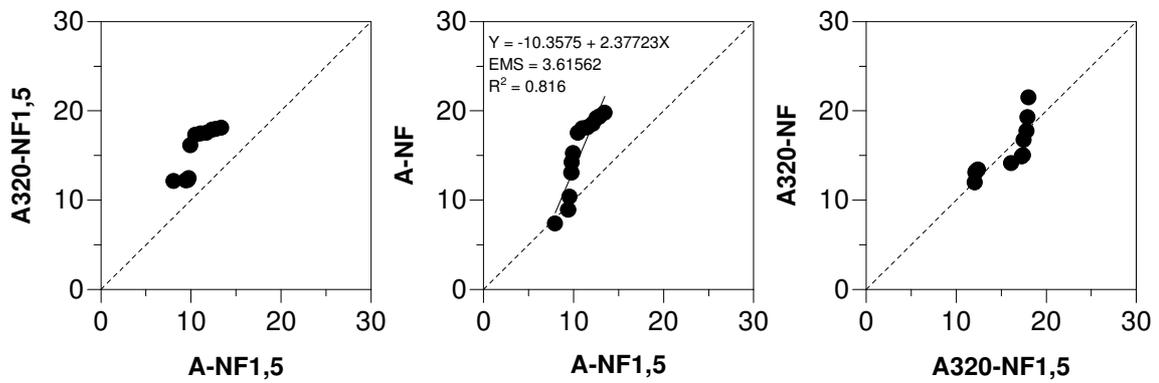


Abb. 3.58: Vergleich der Verteilungen der Ährenphotosynthese in mmol s^{-1} für CO_2 - und O_3 -Stufen ($\text{PPFD} > 800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

III.2.5.4 *CO₂-Antwortkurven der Photosynthese*

Das Kapitel soll die Detailfrage klären, ob Wachstum unter erhöhtem CO₂ die CO₂-Antwortkurven der Blattphotosynthese modifizierte und, wenn ja, ob sich CO₂-bedingte Modifikationen der A/c_i-Kurven von Weizen als positive Akklimation deuten lassen. Was die Ozonwirkung angeht, sollte sich anhand der A/c_i-Kurven klären lassen, ob eine Schädigung der RubisCO auftrat.

Hierzu wurden 1995 mit dem geschlossenen Photosynthese-Meßsystem LI-COR 6200 für die Weizensorte Minaret A/c_i-Kurven jüngster, gerade entfalteter Blätter unter Lichtsättigungsbedingungen aufgenommen. In der 1. Anzucht 1995 erfolgten die Messungen im Labor bei einheitlicher Temperatur. Während der 2. Anzucht (1. 8. - 17. 10. 95, Aussaat — Blüte) ging es darum, Temperaturabhängigkeiten der Kurven zu erfassen. Messungen wurden in den Open-Top-Kammern bei zusätzlicher Beleuchtung, also ebenfalls unter Lichtsättigungsbedingungen, durchgeführt. Abweichend von der 1. Anzucht wurden zur Blüte Fahnenblätter gemessen, die bereits einige Zeit entfaltet waren. Um die dynamische Methode der Kurvenaufnahme zu testen, wurde in der 2. Anzucht vor Beginn der Kurvenaufnahme die momentane Photosyntheserate bei Lichtsättigung gemessen. In die Messungen wurden die Behandlungen A-NF; A-NF1,5; A320-NF; A320-NF1,5 der „+Düngung“ einbezogen.

Die in 1. und 2. Anzucht aufgenommenen A/c_i-Kurven (Datenpunkte) zeigen Abbildungen 3.59 und 3.60. Das nach Farquhar et al. (1980) jeweils an die Datenpunkte angepaßte Modell wird durch eine Linie repräsentiert. Der Bereich, in dem die Photosynthese durch die Zahl aktiver RubisCO-Zentren limitiert wird und der durch eine steile Steigung geprägt ist, befand sich unterhalb von 30-50 Pa. Oberhalb wurde die Steigung flacher. Hier setzt der Bereich der e⁻-Transport-Limitation ein. Die P_i-Limitation einzubeziehen war nur im Stadium Blüte (2.Anzucht) wegen der geringen Meßtemperatur von 21°C notwendig. P_i-Limitation fand dort erst oberhalb von 90 Pa statt und brauchte deshalb für die Modellierung der aktuellen Photosynthese 1994 (T_{Blatt min.} = 21°C) nicht berücksichtigt zu werden. Die vor der Aufnahme der Kurve gemessene aktuelle Photosynthese (2.Anzucht) lag stets nahe bei bzw. auf der A/c_i-Kurve. Folglich ist die dynamische Methode der Kurvenaufnahme mit dem geschlossenen System vertrauenswürdig.

Veränderung der A/c_i-Kurven nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ trat praktisch kaum auf. Im Stadium Schossen der 2.Anzucht waren sowohl Carboxylierungseffizienz (CE = Anfangssteigung der A/c_i-Kurve) als auch maximale Photosynthese (bei hohem c_i) in A320-NF reduziert. Dies alles spricht gegen eine positive Akklimation der Photosynthese von Weizen

an erhöhtes CO₂, bei deren Auftreten ja CE erniedrigt und die maximale Photosynthese erhöht sein müßte. Aus der geringfügigen Veränderung der A/c_i-Kurven nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ ist zu folgern, daß auch keine Akklimation anderen Typs vorlag.

Die Reaktion auf Ozon war heterogen: Die Kurve war nach Wachstum unter erhöhtem Ozon unverändert (mehrfach) oder sie verlief insgesamt flacher (A320-NF1,5, Bestockung 1.Anzucht) oder steiler (A-NF1,5, am selben Termin). Nur einmal (A320-NF1,5; Bestockung 2.Anzucht) trat der Fall auf, daß die CE — wie erwartet — alleine reduziert war. Abbildung 3.62 wird zeigen, daß dies ein Effekt der Meßtemperatur war. Insgesamt sprechen die Befunde gegen eine RubisCO-Schädigung durch Ozon in den jungen Blättern.

Wann immer sich behandlungsbedingt eine Veränderung der A/c_i-Kurve ergab, war davon sowohl die Carboxylierungseffizienz als auch die maximale Photosynthese betroffen. Auffällig ist, daß das Kurvenaussehen zu den jeweiligen Meßterminen sehr verschieden war. Auf die möglichen Ursachen wird das nächste Kapitel eingehen.

Kurzzusammenfassung:

- Vor Kurvenaufnahme gemessene aktuelle Photosyntheseraten lagen auf der A/c_i-Kurve. Die dynamische Methode der Kurvenaufnahme mit dem geschlossenen System ist folglich vertrauenswürdig.
- Eine P_i-Limitation trat nur bei einer geringen Meßtemperatur von 21°C auf; sie fand dort erst bei einem c_i oberhalb von 90 Pa statt.
- In den A/c_i-Kurven trat nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ keine Reduktion der CE bei erhöhter maximaler Photosynthese auf. Dies spricht gegen eine positive Akklimation der Photosynthese von Weizen an erhöhtes CO₂. Da die A/c_i-Kurven nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ insgesamt kaum verändert waren, ist davon auszugehen, daß auch keine Akklimation anderen Typs vorlag.
- Die Reaktion der A/c_i-Kurven auf Wachstum unter erhöhtem Ozon war heterogen. Es trat keine reine Reduktion der CE bei unveränderter maximaler Photosynthese auf. Die Befunde sprechen gegen eine RubisCO-Schädigung durch Ozon in jungen Blättern.

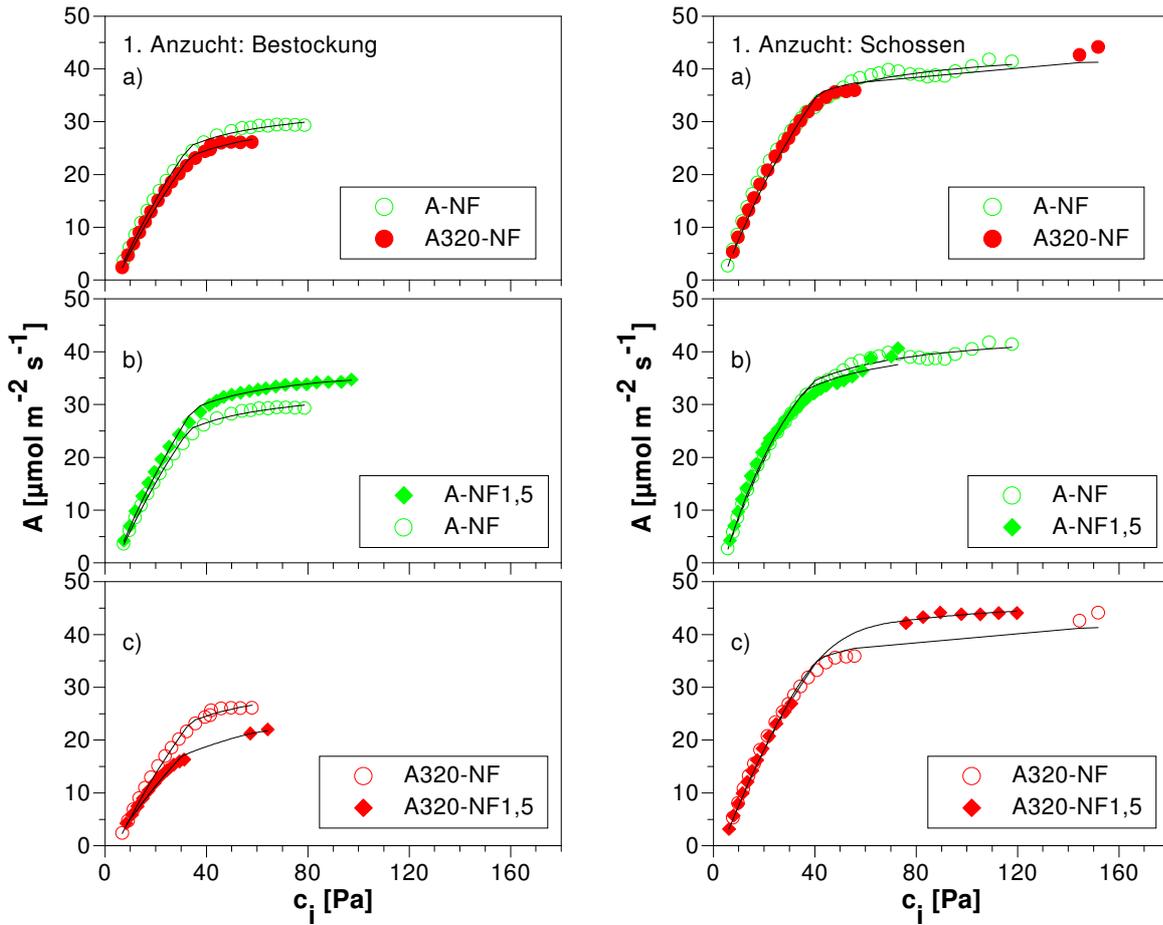


Abb. 3.59: A/c_i-Kurven der Sorte Minaret für die 1. Anzucht 1995

Meßbedingungen: PPF_D=1650 μmol m⁻² s⁻¹, T_{Blatt}=26-30°C

links: Stadium Bestockung

rechts: Stadium Schossen

a) CO₂-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)

a) CO₂-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)

b) O₃-Einfluß (Vergleich A-NF/A-NF1,5)

b) O₃-Einfluß (Vergleich A-NF/A-NF1,5)

c) O₃-Einfluß (Vergleich A320-NF/A320-NF1,5)

c) O₃-Einfluß (Vergleich A320-NF/A320-NF1,5)

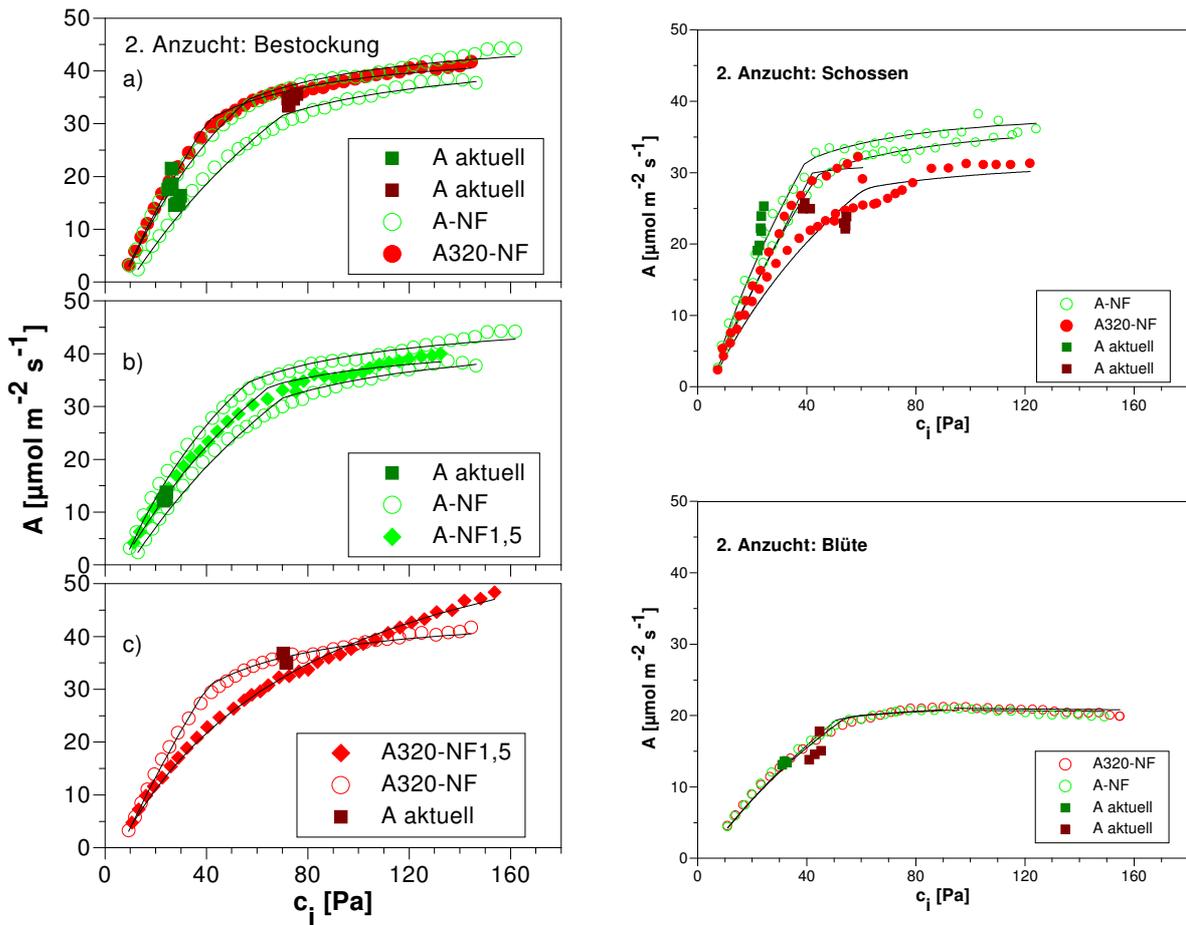


Abb. 3.60: Temperaturabhängigkeit der A/c_i-Kurven, Sorte Minaret, 2.Anzucht 1995

Meßbedingungen: Alle Messungen PPF=1650 μmol m⁻² s⁻¹, Bestockung T_{Blatt}=38-40°C, Schossen T_{Blatt}=26-30°C, Blüte T_{Blatt}=21°C

A_{aktuell}=Momentan-Photosynthese, gemessen vor Kurvenaufnahme bei PPF=1650 μmol m⁻² s⁻¹

links: Stadium Bestockung

a) CO₂-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)

b) O₃-Einfluß (Vergleich A-NF/A-NF1,5)

c) O₃-Einfluß (Vergleich A320-NF/A320-NF1,5)

rechts oben: Stadium Schossen

CO₂-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)

rechts unten: Stadium Blüte

CO₂-Einfluß (Vergleich A-NF/A320-NF)

III.2.5.5 Das Photosynthese-/Stomata-Modell

Das vorliegende Kapitel schließt sich thematisch eng an das vorherige an. Es soll folgende Frage klären: „Läßt sich durch ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell, getrieben von Blatt-N-Gehalt und Umweltvariablen zum Meßzeitpunkt, die Fahnenblattphotosynthese sowohl unter CO₂-Außenkonzentration als auch unter erhöhter CO₂-Konzentration vorhersagen?“

In einem ersten Schritt wurde das Photosynthesemodell von Farquhar et al. (1980) anhand der A/c_i-Kurven, wie in Kapitel III.1.2 beschrieben, parametrisiert. Vorausgesetzt wurde für die bei 26-40°C aufgenommenen Kurven eine Atmung im Licht (R_D = „day respiration“) von 0,82 μmol m⁻² s⁻¹. Dies entsprach dem Mittelwert (n = 16) der bei 30°C gemessenen Dunkel-atmung. Für 21°C wurde der Wert gedrittelt (für eine kritische Betrachtung siehe Kapitel IV.2.5.5). Tabelle 3.14 stellt die Parameter vor. An dieser Stelle soll noch einmal die Bedeutung der Parameter dargelegt werden: Das Verhalten im Bereich der RubisCO-Limitation wird durch RubisCO-Eigenschaften, nämlich durch die Größe von Γ*, C_E, K_m, V_{max} bestimmt. C_E ist die Anfangssteigung der A/c_i-Kurve. K_m und V_{max} legen die Krümmung im Bereich fest. Das Verhalten im Bereich der e⁻-Transport-Limitation, und damit die maximale Photosynthese A_{max}, wird durch die maximale e⁻-Transportrate J_{max} beschrieben. Ein P_i-Limitationsbereich der Photosynthese wurde nur bei niedriger Temperatur (21°C) festgestellt. Eine Einführung des Triosephosphatverbrauches (TPU) als beschreibende Größe verbesserte in diesen Fällen den Fit. Um die Blattphotosynthese bei der Wachstums-CO₂-Konzentration vorherzusagen, muß die TPU wohl nicht berücksichtigt werden, da sie sich selbst bei niedrigen Temperaturen (21°C) nur bei einem c_i > 90 Pa auswirkte. Die jeweils durch die Modellparameter gegebene A/c_i-Kurve ist in den Abbildungen 3.59 und 3.60 als Linie dargestellt. Die Abbildungen zeigen, daß die Anpassung an die Datenpunkte durch das Modell gut gelungen ist.

Tab. 3.14: Parameter des Photosynthese-Modells für die Weizensorte Minaret im Jahr 1995, bestimmt anhand der A/c_i -Kurven der Abbildungen 3.59,3.60.

T_{Blatt} [°C] = Blattemperatur, R_D [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] = Atmung im Licht, Γ^* [Pa] = CO_2 -Kompensationspunkt (nach Addition von R_D), CE [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Pa}^{-1}$] = Carboxylierungseffizienz, K_m [Pa] = Michaeliskonstante der RubisCO, V_{max} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] = Maximale Carboxylierungsrate der RubisCO, J_{max} [$\mu\text{mol E m}^{-2} \text{s}^{-1}$] = Maximale Elektronentransportrate, TPU [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] = Triosephosphatverbrauch

Anzucht, Phase, Be- handlung	Datum	T_{Blatt}	R_D	Γ^*	CE	K_m	V_{max}	J_{max}	TPU
1. Anzucht:									
Bestockung									
A-NF	26.05.1995	28,0	0,823	3,26	1,09	118,51	132,37	148,14	
A320-NF	27.05.1995	29,7	0,823	3,59	1,00	119,36	122,95	140,03	
A-NF1,5	29.05.1995	29,2	0,823	3,16	1,20	114,32	140,98	169,85	
A320-NF1,5	29.05.1995	28,4	0,823	1,61	0,74	148,23	110,88	100,24	
Schossen									
A-NF	09.06.1995	26,9	0,823	3,48	1,57	56,12	93,57	204,53	
A320-NF	10.06.1995	27,1	0,823	2,98	1,30	97,21	130,25	200,14	
A-NF1,5	14.06.1995	28,3	0,823	3,47	1,67	48,39	86,61	197,24	
A320-NF1,5	16.06.1995	28,1	0,823	2,89	1,25	60,62	79,39	223,72	
2. Anzucht:									
Bestockung									
A-NF	21.08.1995	38,1	0,823	6,37	1,16	71,78	90,65	225,05	
A-NF	22.08.1995	38,8	0,823	8,61	0,75	136,93	109,16	208,08	
A320-NF	21.08.1995	38,1	0,823	5,52	1,05	200,31	216,12	209,53	
A-NF1,5	21.08.1995	37,8	0,823	5,63	0,86	119,81	107,88	199,53	
A320-NF1,5	22.08.1995	40,5	0,823	4,49	0,91	76,75	73,93	245,8	
Schossen									
A-NF	06.09.1995	26,4	0,823	3,11	1,16	114,92	136,92	178,34	
A-NF	12.09.1995	29,0	0,823	3,86	0,99	126,13	128,69	171,18	
A320-NF	06.09.1995	29,9	0,823	0,99	0,75			140,44	
A320-NF	12.09.1995	27,7	0,823	3,37	0,80	89,96	74,66	143,02	
Blüte									
A-NF	16.10.1995	21,4	0,274	2,22	0,51	172,04	88,88	90,89	6,76
A320-NF	17.10.1995	21,0	0,274	2,47	0,53	129,09	69,73	92,38	6,83

Im vorigen Kapitel bin ich zu dem Schluß gekommen, daß durch Ozon die RubisCO in jungen Blättern nicht geschädigt war (1) und daß die Weizensorte Minaret 1995 keine Akklimation an erhöhtes CO_2 zeigte (2). Aus (1) folgt, daß auch Ozonbehandlungen für eine Parametrisierung der möglichen Stickstoff- und Temperaturabhängigkeit des Photosynthese-Modells nach Farquhar et al. (1980) herangezogen werden können. Wenn (2) gilt, sollte die evtl. vorliegende Abhängigkeit der Parameter vom N-Gehalt und der Temperatur auch unabhängig von der CO_2 -Behandlung sein.

N-Gehalte wurden in der 1. Anzucht 1995 in den Stadien Bestockung und Schossen an jüngsten Blättern bestimmt. Hierfür wurden Blätter der Weizenpflanzen aus den funktionalen Biomasse-Ernten verwendet ($n = 2$ pro Variante und Kammer). Die Messungen erfolgten mit einem C/N-Analysator (CHN Rapid, Heraeus, Hanau, Germany). Bezugsgröße für den N-Gehalt war dabei die Blattfläche mit dem Argument, daß Stickstoff maßgeblich am Aufbau der Photosynthese-Strukturen beteiligt ist und deren Lichtabsorption flächenbezogen ist. Eine

Stickstoffabhängigkeit wurde für die beiden Kernparameter des Photosynthese-Modells, die Carboxylierungseffizienz CE und die maximale Elektronentransportrate J_{\max} , bestimmt. Sowohl CE als auch J_{\max} waren linear abhängig vom Blatt-N-Gehalt. Dies zeigt Abbildung 3.61. Die Anpassung durch die Geradengleichung gelang für J_{\max} mit einem R^2 von 0,78 besser als für CE ($R^2=0,60$). Sowohl die behandlungsbedingten Modifikationen in den Kurven als auch das unterschiedliche Kurvenaussehen zu den jeweiligen Meßterminen waren damit hauptsächlich auf die verschiedenen Blatt-N-Gehalte zurückzuführen.

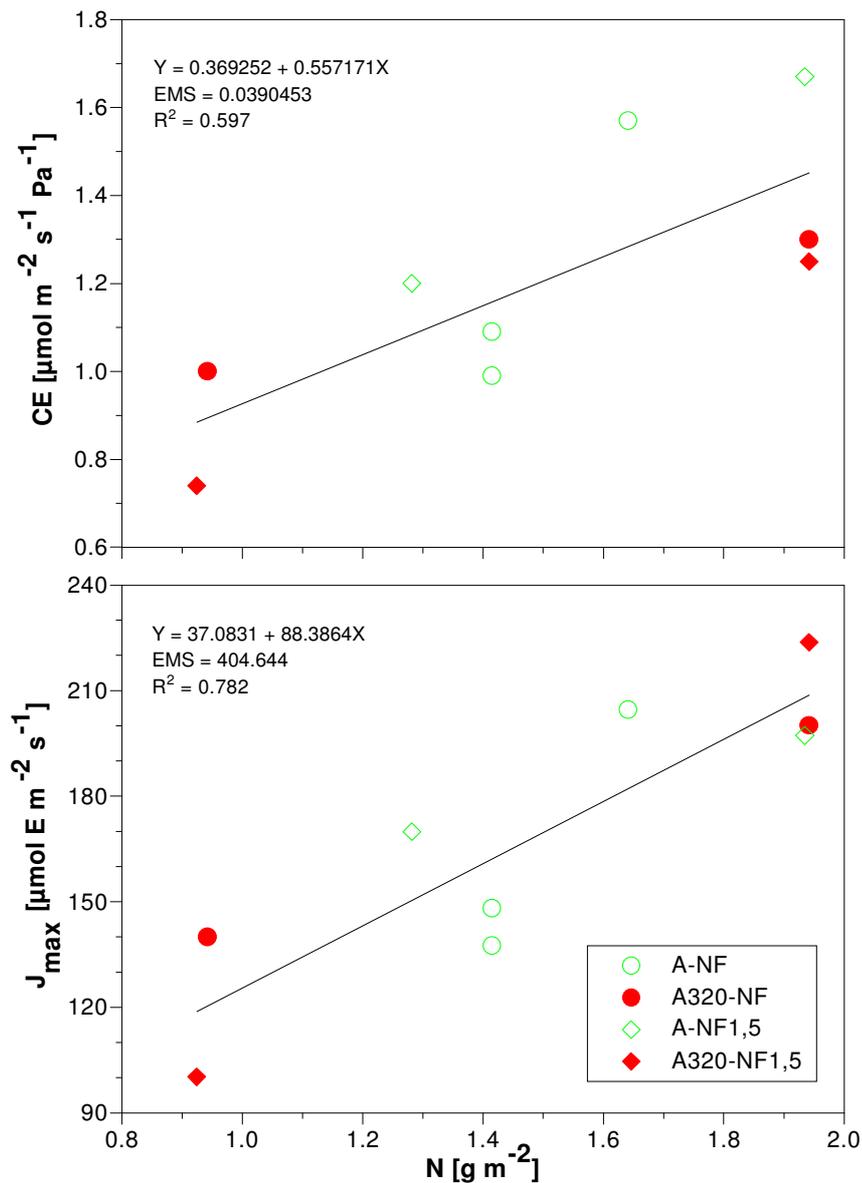


Abb. 3.61: Stickstoffabhängigkeit der Parameter CE , J_{\max} des Photosynthese-Modells. Weizensorte Minaret im Jahr 1995 1. Anzucht.

Temperatur-Abhängigkeiten der Parameter CE und J_{\max} wurden anhand der A/c_i -Kurven aus der 2. Anzucht bestimmt. Da sich die Blätter zum Zeitpunkt der Messung in ihren N-Gehalten unterschieden, wurden zunächst die Modellparameter mithilfe der Geradengleichungen der Abbildung 3.61 auf einen mittleren N-Gehalt korrigiert. Eine Auftragung der N-korrigierten Parameter gegen die Temperatur stellt Abbildung 3.62 vor. Für die Beschreibung der Temperaturabhängigkeit von CE wurde das in Abbildung 3.62 dargestellte Polynom verwendet, für J_{\max} die Arrheniusgleichung (wie bei Harley et al. 1992, siehe Kapitel III.1.2). Die Parameter der Arrheniusgleichung für J_{\max} nahmen folgende Werte an: $c = 76,39$; $\Delta S = 0,623$; $\Delta H_a = 172,51$; $\Delta H_d = 182,12$. Wie die Abbildung 3.62 zeigt, sank bei tiefer Temperatur besonders J_{\max} und damit die maximale Photosynthese A_{\max} ab. Hohe Temperatur reduzierte v.a. CE , während J_{\max} geringfügig absank (siehe auch Abbildung 3.63). So läßt sich das Temperaturverhalten der Parameter des Photosynthese-Modells in Kürze beschreiben.

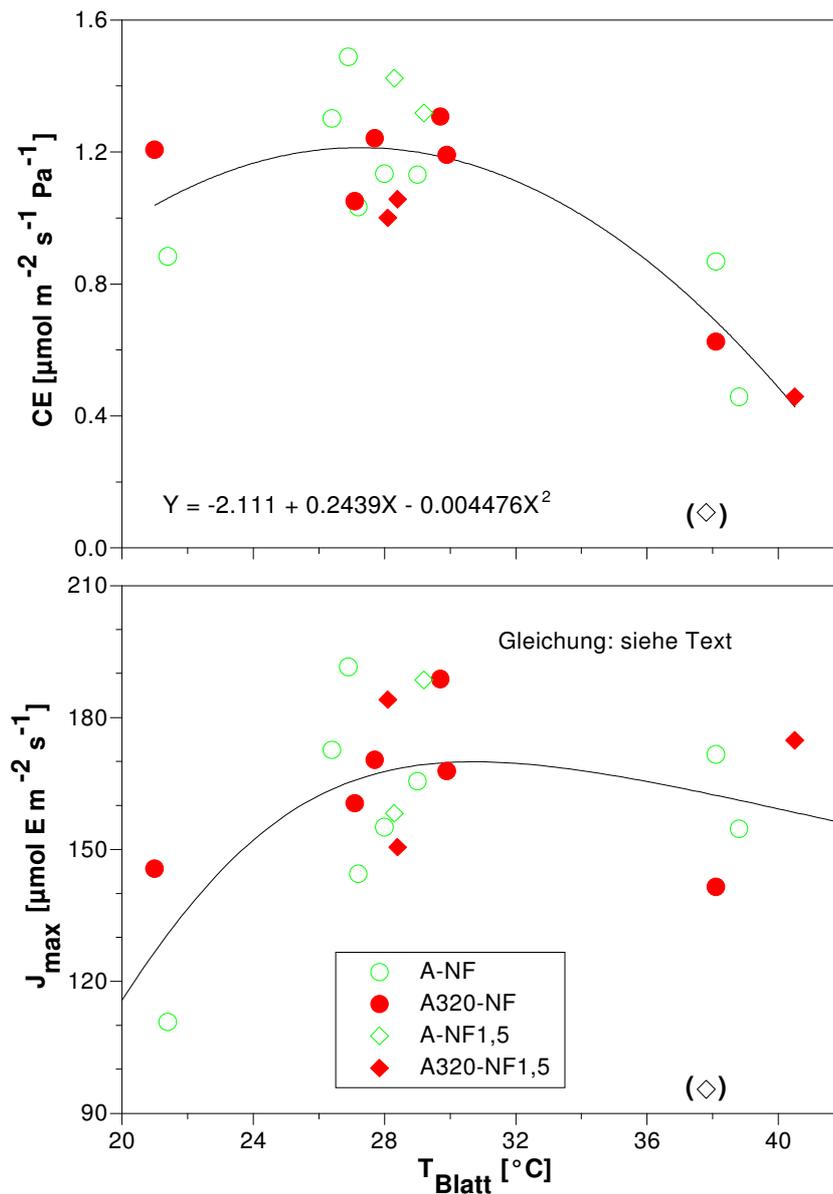


Abb. 3.62: Temperaturabhängigkeit der (N-korrigierten) Parameter CE , J_{max} des Photosynthese-Modells. Weizensorte Minaret im Jahr 1995 1. und 2. Anzucht. (In Klammern ein aufgrund zweifelhaften N-Gehaltes ausgeschlossener Wert.)

Das empirische Stomata-Modell nach Ball, Woodrow & Berry (1987) in der von Harley et al. (1992) vereinfachten Version (siehe Kapitel III.1.2) wurde im nächsten Schritt anhand der Gaswechsellmessungen aus dem Jahr 1994 für die Sorte Minaret parametrisiert. Kapitel III.1.2 rekapitulierend, ist die stomatäre Leitfähigkeit nach Harley et al. (1992) linear abhängig von der Photosyntheserate, der relativen Feuchte und dem Kehrwert des CO_2 -Außenpartialdrucks (in der Kuvette). Entsprechend zeigt Abbildung 3.63 eine Auftragung der stomatären Leitfähigkeiten gegen $A \cdot \text{RH}/c_a$ für die Behandlungen A-NF, A320-NF, „+Düngung“. Probleme bereiteten Ausreißer mit hoher Stomatärer Leitfähigkeit bei geringen

x-Werten. Solche Fälle traten auf, wenn Wolken nach starker Lichteinstrahlung Lichtangebot und Photosyntheserate verminderten, Stomata aber noch nicht mit Schluß reagiert hatten. Sie sind also Resultat der variablen Meßbedingungen in den Kammern. Wegen der problematischen Fälle wurde hier keine normale lineare Regression durchgeführt, sondern eine robuste, die weniger sensitiv gegen Ausreißer ist (siehe Draper & Smith 1981, S.342-344). Eine Anwendung der von Leuning (1995) vorgeschlagenen Version des Ball, Woodrow & Berry-Modells auf den Datensatz erbrachte keine wesentliche Verbesserung des Fits. Leuning führte den Kompensationspunkt Γ in die Gleichung ein — ein Vorgehen, das das Modellverhalten besonders bei niedriger CO_2 -Außenkonzentration (an der Blattoberfläche) modifizierte, — und ersetzte die Abhängigkeit des stomatären Leitwertes von der relativen Feuchte durch eine vom Wasserdampfsättigungsdefizit (siehe Kapitel III.1.2).

Von den Behandlungseffekten ist der massive Stomataschluß unter erhöhtem CO_2 auffällig. Der Anstieg der stomatären Leitfähigkeit mit zunehmendem A, mit zunehmender RF oder mit abnehmendem c_a fiel für erhöhtes CO_2 größer aus. Eine statistische Absicherung dieses CO_2 -Einflusses wurde jedoch nicht ausgeführt. Der für A320-NF berechnete Achsenabschnitt, der der minimalen stomatären Leitfähigkeit bei $A = 0$ — also am Lichtkompensationspunkt — entspricht, war jedenfalls negativ und damit unrealistisch.

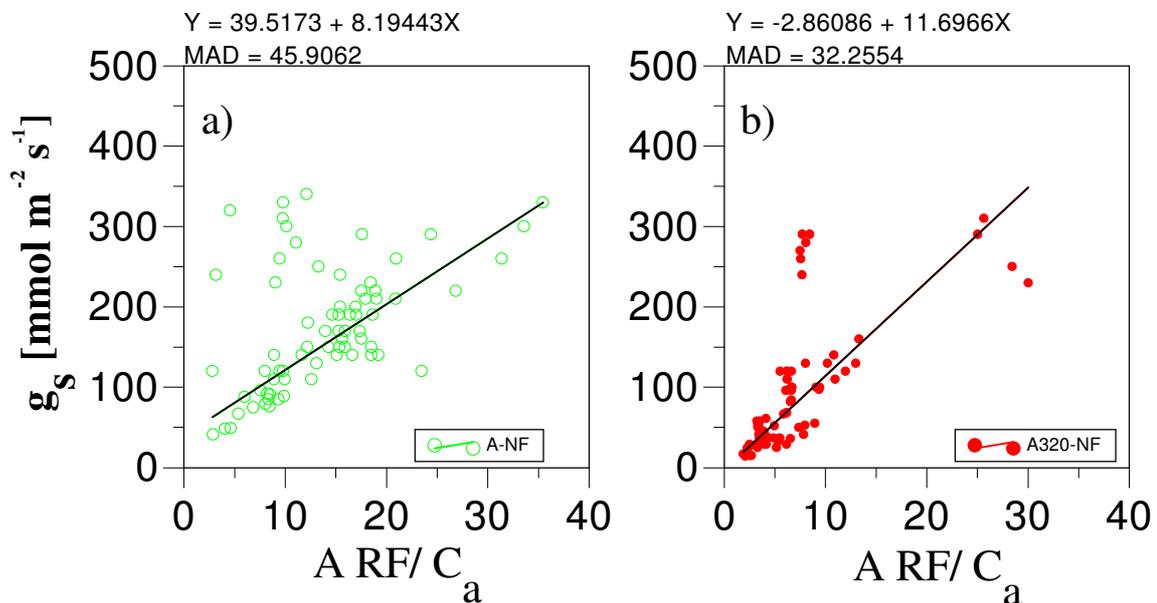


Abb. 3.63: Abhängigkeit der gemessenen Stomatären Leitfähigkeit g_s [mmol m⁻² s⁻¹] von dem Produkt der Assimilation A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] und der Relativen Feuchte RF [%] geteilt durch den CO_2 -Außenpartialdruck c_a [Pa], Weizensorte Minaret im Jahr 1994. Anpassung der Geradengleichungen mit robuster Regression (MAD = „Median Absolute Deviation“).

Das Photosynthese-Modell alleine, d.h. unabhängig von dem Stomata-Modell, wurde in der Folge an einem Datensatz getestet, der verschieden von demjenigen der Mo-

dell-Parametrisierung war. Dieser Test wurde an Messungen der Momentan-Photosynthese vorgenommen, die 1994 an Fahnenblättern der Behandlungen A-NF, A320-NF, „+Düngung“ unter den variablen Kammerbedingungen durchgeführt wurden und an denen bereits die Stomataseite modelliert wurde. Das Photosynthese-Modell wird betrieben mit den gemessenen interzellulären CO_2 -Konzentrationen, die zu den Meßzeitpunkten von den Stomata über die Angebotsfunktion eingestellt wurden. Durch dieses Vorgehen ist es möglich Stomataeffekte abzutrennen. Die ermittelten Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten von CE und J_{max} wurden zugrundegelegt, R_{D} , Γ^* , K_{m} , V_{max} bei ihren Mittelwerten festgehalten. Das Modell beschreibt die Photosynthese also nun so, als ob nur die beiden Abschnitte der A/c_i -Kurve N- und T-abhängig seien, während die Krümmung vereinfachend als unbeeinflusst von den Faktoren angenommen wird (für eine Diskussion der Fehler siehe Kapitel IV.2.5.5). N-Gehalte wurden 1994 an Fahnenblättern mit dem C/N-Analysator bestimmt. Abbildung 3.64 zeigt die Gehalte. Die Werte liegen bezogen auf die Trockenmasse vor. Um den vom Modell verlangten Bezug auf die Blattfläche herzustellen, wurde multipliziert mit einem mittleren Verhältnis von Trockenmasse zu Blattfläche von $47,2 \pm 8,30 \text{ g m}^{-2}$, bestimmt an Fahnenblättern von 27 Töpfen (unabhängig von der Behandlung). Nach Abbildung 3.64 hatten Fahnenblätter der Sorte Minaret 1994 unter erhöhtem CO_2 zu allen Terminen geringere N-Gehalte.

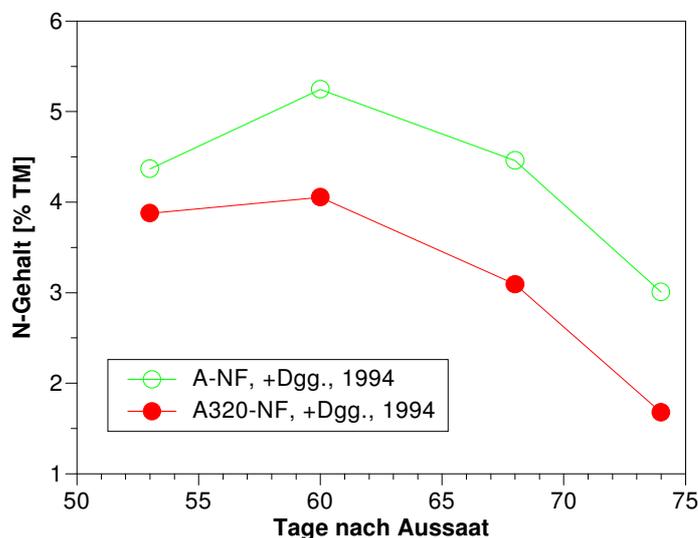


Abb. 3.64: Fahnenblatt-N-Gehalte für die Weizensorte Minaret im Jahr 1994 (n=4 pro Variante).

Abbildung 3.65 stellt das Ergebnis des Tests dar. Die Abbildung weist starke Abweichungen der gemessenen von der vorhergesagten Photosyntheserate nach. Das Modell überschätzte im allgemeinen die Photosynthese. Unter heutiger CO_2 -Konzentration wurde die Photosynthese im Mittel um $2,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ zu hoch eingeschätzt. Die Variation der Abwei-

chungen war allerdings hoch, denn das R^2 der angepaßten Geradengleichung betrug hier nur 0,62. Unter erhöhtem CO_2 erschien es nicht sinnvoll eine Gerade anzupassen. Das Modell überschätzte die Photosynthese in A320-NF jedoch stärker als in A-NF. Die in Abbildung 3.65 b mit Symbolen dargestellten Meßtermine sollen zeigen, daß in A320-NF abgesunkene N-Gehalte am Tag 69-71 zu einer Reduktion der Photosyntheseraten führten.

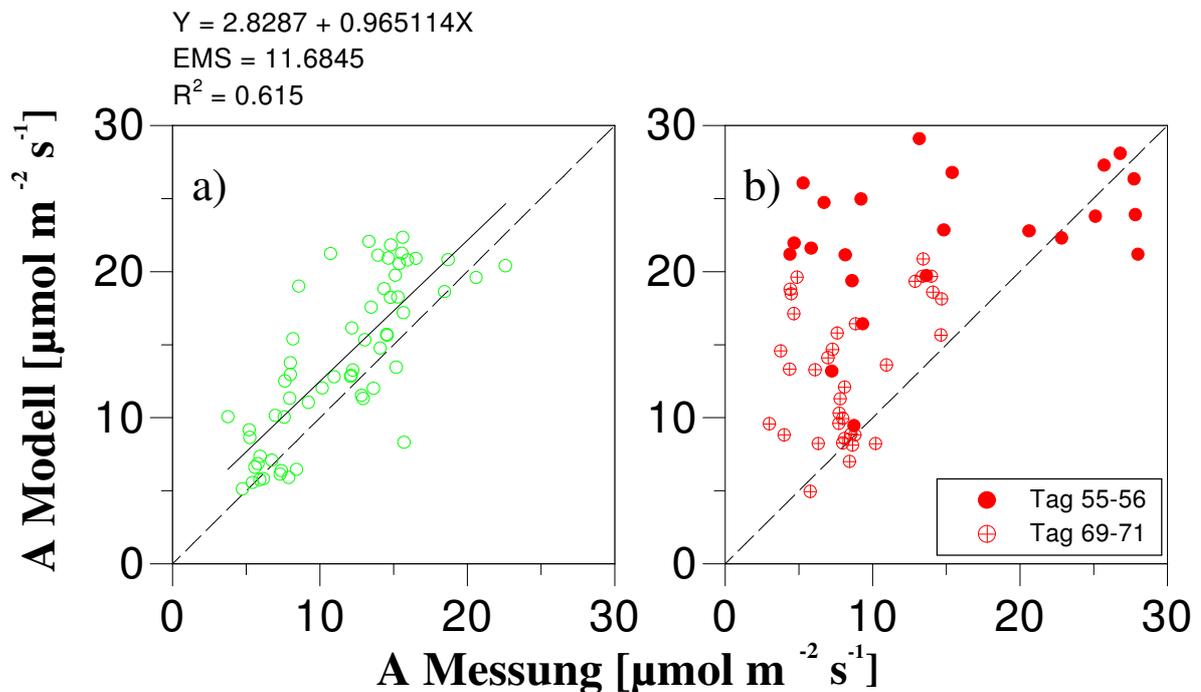


Abb. 3.65: Auftragung der modellierten Photosyntheserate (A_{Modell}) gegen die gemessene Photosyntheserate (A_{Messung}) für die Weizensorte Minaret im Jahr 1994. a) in A-NF, +Dgg. b) in A320-NF, +Dgg.

Bei diesen deutlichen Abweichungen des Photosynthese-Modells erschien eine Anwendung des kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells auf den Datensatz des Untersuchungsjahres 1994 nicht sinnvoll. Was zu tun bleibt, ist eine Analyse der Residuen, also der Modellabweichungen, um herauszufinden, unter welchen Umweltbedingungen das Modell versagte.

Abbildung 3.66 enthält eine Auftragung der Residuen gegen die Umweltvariablen. Die in Abbildung 3.66a gezeigten LOWESS-Linien (Chambers et al. 1983) zeigen eine deutliche Abhängigkeit der Residuen vom Meßtag, die für beide CO_2 -Behandlungen ähnlich war. Davon gab es eine Ausnahme: Am Tag 55 wies A320-NF die höchsten, A-NF dagegen niedrige Modellabweichungen auf. A-NF-Messungen am Tag 55 fanden am Mittag bei Temperaturen von ca. 22-24°C statt. Zu dieser Zeit war es zudem wolzig. Am Nachmittag — und hier erfolgten A320-NF-Messungen — klarte es auf und es wurde wärmer (ca. 28°C). Dieser Befund entspricht dem der Abbildungen 3.66 c,d,e, daß ausschließlich geringe Abweichungen von den Meßwerten auftraten, wenn die Umweltbedingungen keine hohe Photosyntheserate er-

laubten, wenn die Blattemperatur unterhalb von 26°C lag und wenn die relative Feuchte oberhalb von 50% lag und wenn die Photonenflußdichte unterhalb von 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lag. Die Konjunktion „und“ als Satzverbindung ist mit Bedacht gewählt, weil die genannten Umweltparameter im Freiland, besonders aber in den Kammern, stark korrelieren. An wolkigen Tagen mit geringem Lichtangebot war es im Meßzeitraum zugleich kühl und feucht. Es bestand darüber hinaus keine klare Beziehung der Residuen zu den Größen T_{Blatt} , PPF, RF. Auch keine deutliche Beziehung zu der Strahlungssumme bis zur Messung konnte festgestellt werden.

Abschließend muß die Eingangsfrage dieses Kapitels „Läßt sich durch ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell, getrieben von Blatt-N-Gehalt und Umweltvariablen zum Meßzeitpunkt, die Fahnenblattphotosynthese sowohl unter CO_2 -Außenkonzentration als auch unter erhöhter CO_2 -Konzentration vorhersagen?“ mit einem klaren Nein beantwortet werden.

Kurzzusammenfassung:

- Die Anpassung an die Datenpunkte der A/c_i -Kurven durch das Photosynthese-Modell von Farquhar et al. (1980) gelang überzeugend.
- N-Abhängigkeiten wurden für die Kernparameter des Photosynthese-Modells C_E und J_{max} entwickelt. Beide Größen waren linear abhängig von dem flächenbezogenen Blatt-N-Gehalt.
- Temperatur-Abhängigkeiten wurden für C_E und J_{max} entwickelt. Bei tiefer Temperatur sank besonders J_{max} ab. Hohe Temperatur reduzierte v.a. C_E , während J_{max} geringfügig absank.
- Das Stomata-Modell nach Ball, Woodrow & Berry (1987) wurde an Gaswechsellmessungen des Jahres 1994 für A-NF, A320-NF, +Dgg. parametrisiert. Die Stomatäre Leitfähigkeit g_s war linear abhängig von $A \cdot RH/c_a$. Probleme bereiteten Ausreißer mit hohem g_s als Resultat der variablen Meßbedingungen in den Kammern. Es wurde deshalb eine robuste Regression durchgeführt. Die Steigung g_1 war für erhöhtes CO_2 etwas größer. Auffällig war der massive Stomaschluß unter erhöhtem CO_2 .
- Das Photosynthese-Modell alleine wurde an den Messungen der Fahnblattphotosynthese aus dem Jahr 1994 getestet, indem die gemessenen (durch Stomataöffnungsweite eingestellten) c_i vorausgesetzt wurden. Die ermittelten Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten von C_E und J_{max} wurden zugrundegelegt, R_D , Γ^* , K_m , V_{max} bei ihren Mittelwerten festgehalten. Zugrundegelegt wurden Fahnblatt-N-Gehalte, die unter erhöhtem CO_2 niedriger lagen.
- Das Modell überschätzte im allgemeinen die gemessene Photosyntheserate, besonders unter erhöhtem CO_2 . Es existierte allerdings auch eine hohe Variation der Residuen. Unter erhöhtem CO_2 früher absinkende N-Gehalte führten zu reduzierten Photosyntheseraten. Bei den deutlichen Abweichungen des Photosynthese-Modells alleine erschien eine Anwendung des kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells nicht sinnvoll.
- Die Residuenanalyse zeigte, daß keine deutliche Beziehung der Residuen zu Strahlungssumme, T_{Blatt} , PPFD, RF bestand.
- Die Frage „Läßt sich durch ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell, getrieben von Blatt-N-Gehalt und Umweltvariablen zum Meßzeitpunkt, die Fahnblattphotosynthese in A-NF, A320-NF vorhersagen?“ muß mit einem klaren Nein beantwortet werden.

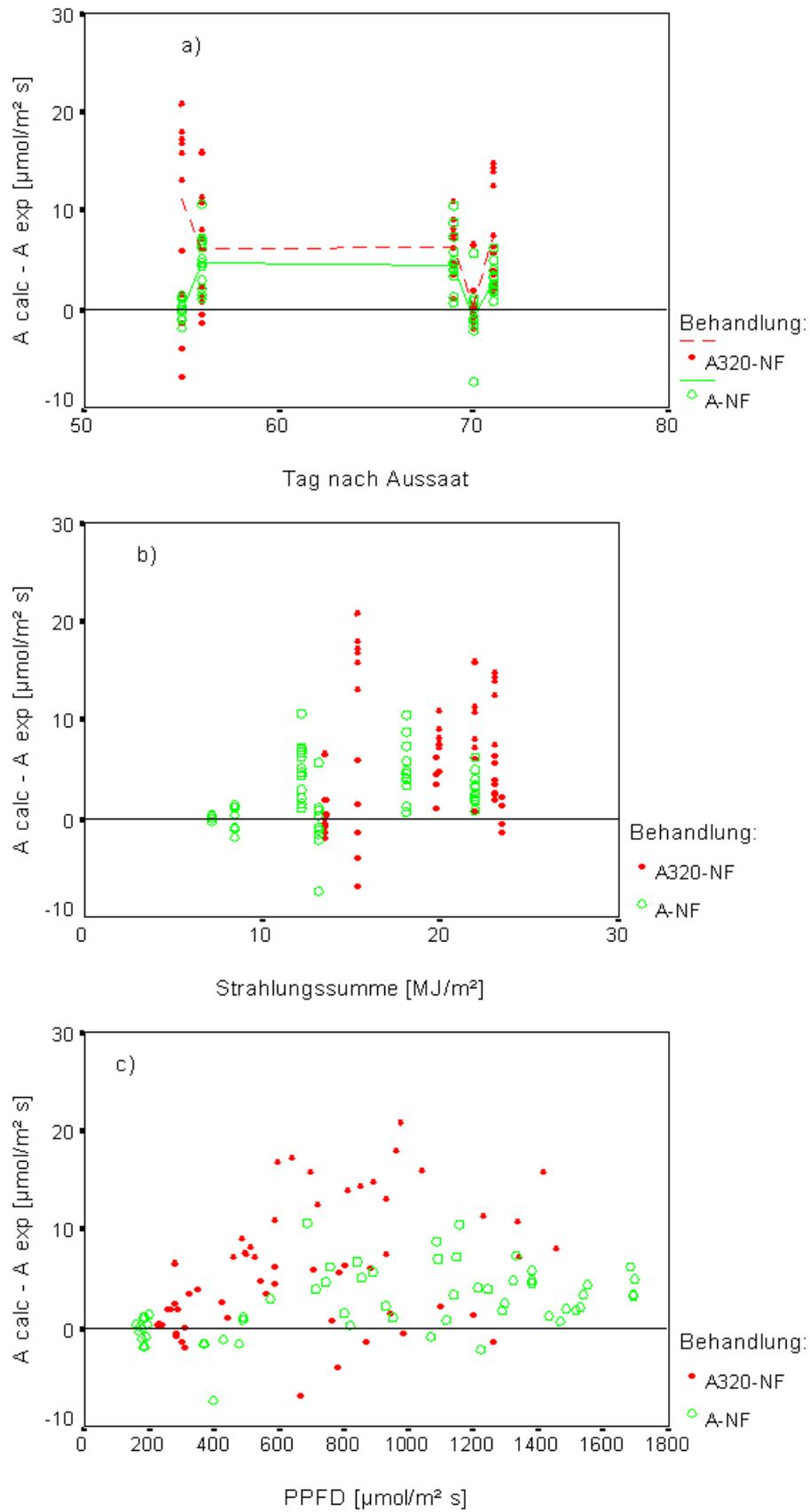


Abb. 3.66: Auftragung der Residuen $A_{\text{calc}} - A_{\text{exp}}$ gegen
 a) den Tag nach Aussaat
 b) die Strahlungssumme bis zur Messung
 c) die Photonenflußdichte

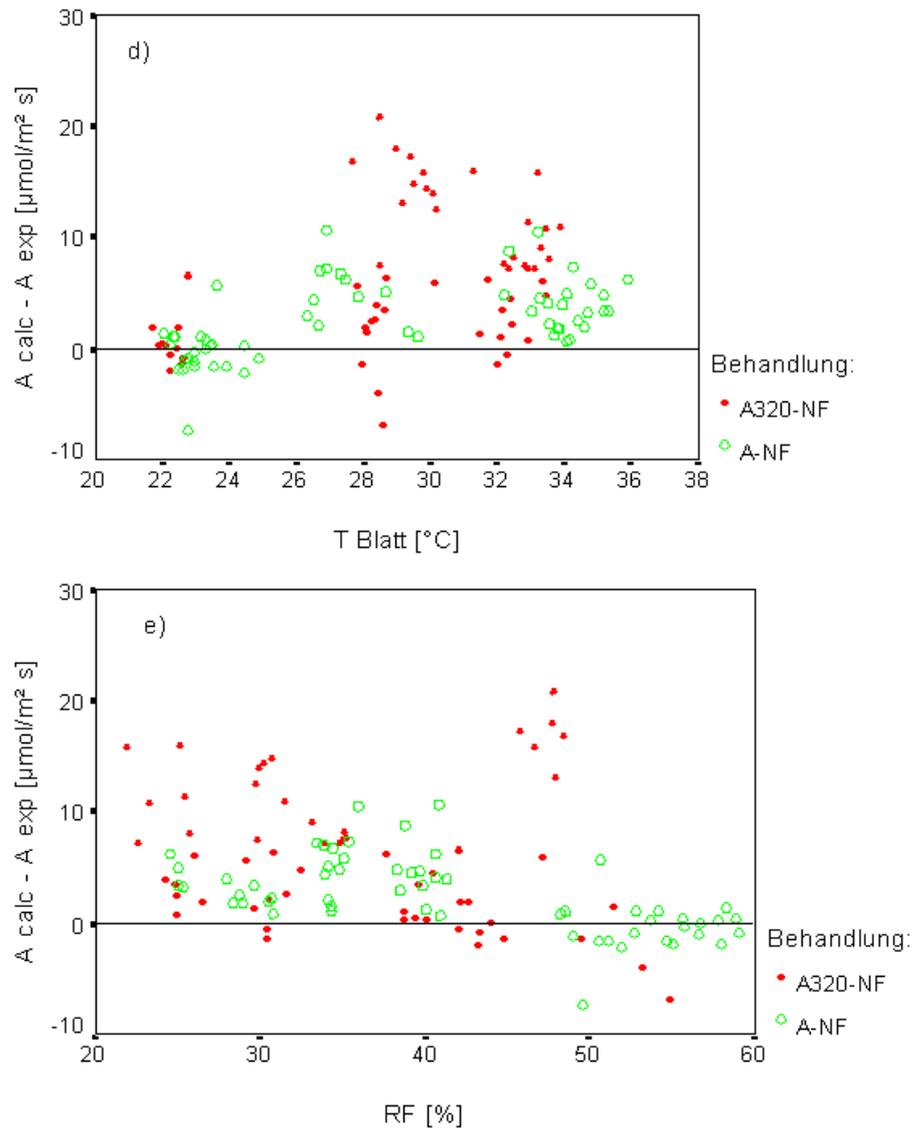


Abb. 3.66 (Fortsetzung): Auftragung der Residuen $A_{\text{calc}} - A_{\text{exp}}$ gegen
 d) die Blattemperatur
 e) die Relative Luftfeuchte

III.2.5.6 Die Kohlenhydrat-Gehalte in Blättern

Dieses Kapitel soll die Klärung der Detailfrage herbeiführen, welche Rückschlüsse man aus den Blatt-Kohlenhydratgehalten auf die Quellen-/Senken-Charakteristik von Weizen unter erhöhtem CO₂ ziehen kann.

Dazu wurden 1995 Kohlenhydratmessungen in jüngsten Blättern der Haupthalme, später in Fahnenblättern der Haupthalme, an der Sorte Minaret vorgenommen. Die Blätter stammten von den funktionalen Ernten, an denen jeweils zwei Töpfe pro Variante (aus je 2 Kammern) geerntet wurden. Wegen der geringen Wiederholungszahl pro Ernte, bei der eine Überprüfung der Voraussetzungen für Varianzanalyse und multiplen Mittelwertvergleich nicht möglich war, wurde keine Statistik durchgeführt. Die Statistik wurde hier geopfert, um zeitlich differenzierte Informationen über die Quellen-/Senken-Charakteristik zu erhalten. In die Messungen wurden die Behandlungen A-NF, A-NF1,5, A320-NF, A320-NF1,5 in der „+Düngung“ einbezogen. Ergebnisse werden getrennt für Stärke und Wasserlösliche Kohlenhydratfraktionen dargestellt. Wasserlösliche Kohlenhydrate wurden als Saccharose, Fructane und reduzierende Zucker (Glucose, Fructose, etc.) charakterisiert. Kohlenhydrat-Konzentrationen in Blättern unterliegen einem Tagesgang und variieren in Abhängigkeit von der Strahlungssumme. Es wurde deshalb eine konstante Erntezeit (14⁰⁰ Uhr) eingehalten. Die Tages-Strahlungssumme bis zur Erntezeit ist als wichtige Bezugsgröße in den Graphiken enthalten. Am Tag 33 nach Aussaat wurde mit 4,59 MJ m⁻² die geringste Strahlungssumme erreicht, am Tag 63 mit 17,92 MJ m⁻² die höchste. An den übrigen Terminen lagen die Werte auf einem einheitlichen Niveau, ungefähr in der Mitte der Extrema.

Das wichtigste Ergebnis bei den Stärkegehalten ist deren absoluter Betrag: Selbst bei CO₂-Begasung stieg der Gehalt im Mittel nie über 2% der Trockenmasse an, wie Abbildung 3.67 zeigt. Der zeitliche Verlauf zeigt folgende Besonderheiten: Hohe Konzentrationen wurden zur 2. Ernte gemessen. Trotz identischer Strahlungssumme nahm die Konzentration zu Ernte 3 ab und erreichte bei Ernte 4 ein Minimum. Diese Termine fallen in den Zeitraum, in dem die Halmsenken gefüllt werden. Danach (Ernte 5) trat strahlungsbedingt ein Konzentrationsanstieg auf. Die Konzentrationen blieben jedoch zur Ernte 6 (ausgenommen in A-NF) erhöht, obwohl die Kornfüllung im vollen Gange war und sich die Strahlungssumme auf einem Niveau befand, das nur halb so hoch war wie zu Ernte 5. Im Vergleich mit dem Ergebnis des Absolutbetrages sind die übrigen sekundär: Daß in A-NF der Stärkegehalt unter 0,5% blieb; daß CO₂-Begasung den Gehalt erhöhte, und zwar maximal auf 1,5%; daß der Ozoneinfluß meist in höhere Gehalte mündete.

Die wasserlöslichen Kohlenhydrate wiesen mit 5-25% vom Trockengewicht einen viel höheren Anteil auf als die Stärke (siehe Abbildung 3.68). Die Saccharose stellte mit 4-15% den Hauptanteil der wasserlöslichen Kohlenhydrate, gefolgt von den Fructanen, deren Konzentration im zeitlichen Verlauf sehr variabel war und die maximal 7% der Trockenmasse ausmachten, und den reduzierenden Zuckern, die einen Anteil von 2-4% an der Trockenmasse stellten. CO₂-bedingte Unterschiede der Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate traten am 63. und 69. Tag nach Aussaat auf. Es erfolgte dann durch CO₂ ungefähr eine Verdopplung

der Konzentration, und es wurden in A320-NF 20% TM erreicht. Der hohe Wert am Tag 63 war sicherlich z.T. strahlungsbedingt, denn an diesem Tag war die Strahlungssumme etwa doppelt so hoch wie an den übrigen Tagen. Tag 69 hatte eine geringere Strahlungssumme und lag zeitlich in der Kornfüllungsphase. Es war demzufolge eine geringe Konzentration zu erwarten (siehe Diskussion). Die beschriebenen Unterschiede können zum größten Teil auf die Saccharose zurückgeführt werden, aber auch die Fructane und die reduzierenden Zucker trugen in geringerem Maße zu dem Unterschied bei. Ozon erhöhte die Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate leicht. Der Einfluß entsprach dem bei der Stärke festgestellten.

Kurzzusammenfassung:

- Stärke spielte in Blättern mengenmäßig eine untergeordnete Rolle und blieb unter 2% TM. Auf den zeitlichen Verlauf nahm die Quellen-/Senken-Charakteristik Einfluß. CO₂ und O₃ (leicht) erhöhten die Stärkekonzentration. Die maximale Konzentration betrug in A-NF 0,5% und in A320-NF 1,5% TM.
- Die Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate erreichte maximal 25% TM. Unter den wasserlöslichen Kohlenhydraten war Saccharose am stärksten vertreten, gefolgt von Fructanen, dann von reduzierenden Zuckern. CO₂-bedingte Unterschiede in den wasserlöslichen Kohlenhydraten traten erst in Fahnenblättern während der Kornfüllungsphase auf und waren hauptsächlich auf Saccharose zurückzuführen. Bei Vorliegen einer mittleren Strahlungssumme (Tag 69) war dieser Unterschied unerwartet. Die Konzentration wurde in dieser Zeit durch CO₂ verdoppelt auf 20% TM. Ozon erhöhte den Gehalt leicht.

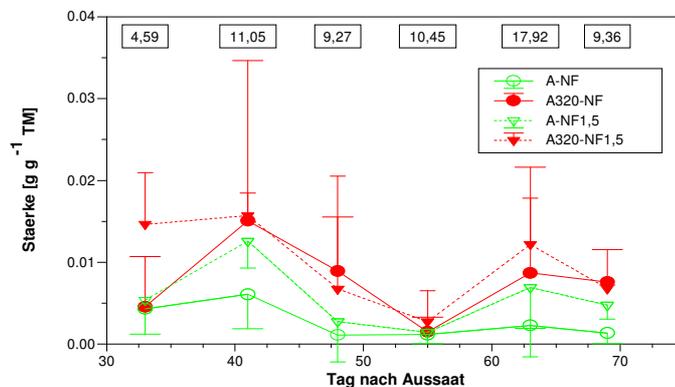


Abb. 3.67: Stärkekonzentrationen in jüngsten Blättern/ Fahnenblättern der Weizensorte Minaret im Jahr 1995 (n = 2). Eingerahmte Zahlen geben die Tages-Strahlungssumme in MJ m⁻² bis zur Ernte um 14⁰⁰ Uhr an.

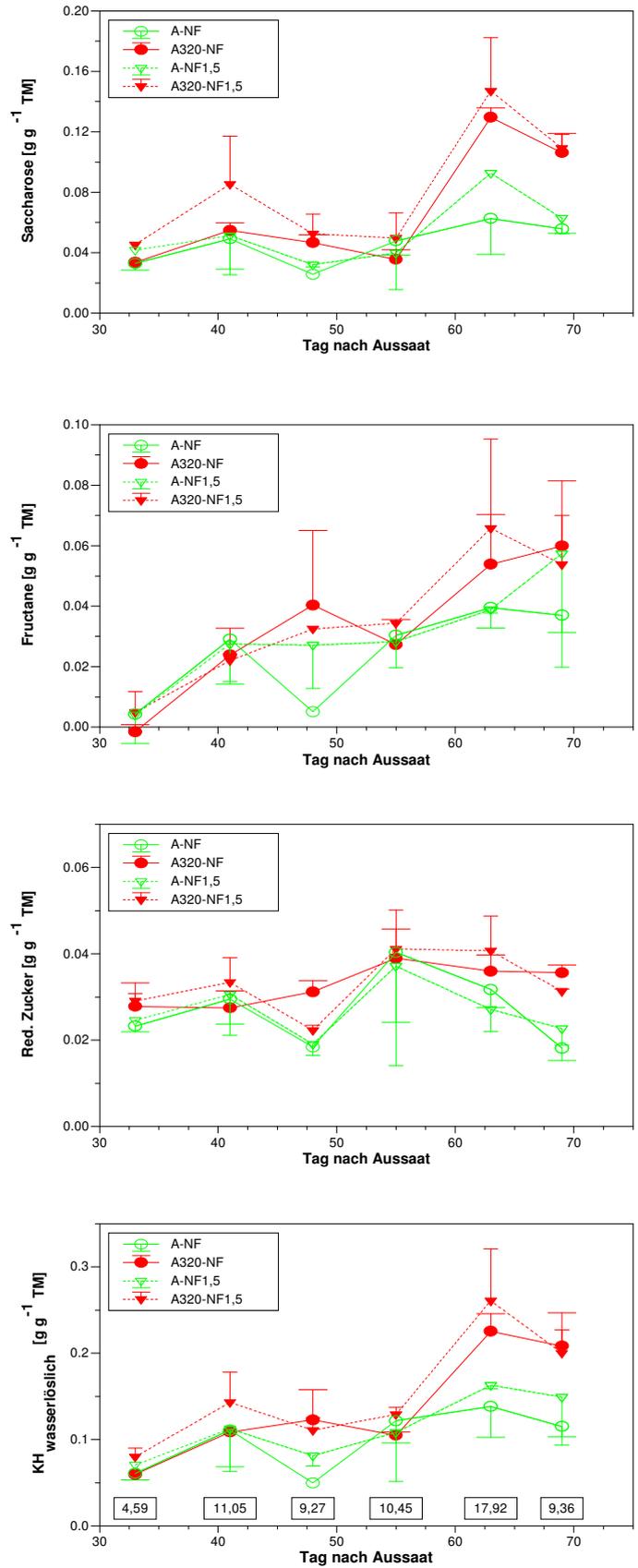


Abb. 3.68: Konzentrationen wasserlöslicher Kohlenhydratfraktionen in jüngsten Blättern/ Fahnenblättern der Weizensorte Minaret im Jahr 1995 (n = 2). Eingerahmte Zahlen geben die Tages-Strahlungssumme in MJ m⁻² bis zur Ernte um 14⁰⁰ Uhr an.

IV Diskussion

Der Diskussionsteil greift die Struktur des Ergebnisteils auf.

Wie dieser besteht er aus zwei Abschnitten: Im ersten Abschnitt „Methodische Aspekte“ wird aufgezeigt, warum die im korrespondierenden Ergebnisteil dargestellten Methoden gewählt wurden. Die Methoden werden gegen andere abgegrenzt, ihre Vor- und Nachteile angesprochen. Kapitel des zweiten Abschnitts mit dem Titel „Der Kohlenstoffhaushalt von Weizenpflanzen in der Interaktion erhöhter CO₂-/O₃-Konzentration und Stickstoffversorgung“ sind einheitlich aufgebaut. Eine Kurzzusammenfassung des korrespondierenden Ergebnisteils bildet jeweils den Einstieg. Bei Bedarf wird mit „Ergebnis x der Kurzzusammenfassung“ auf die in der Kurzzusammenfassung vorgenommene Ergebnis-Numerierung Bezug genommen. Innerhalb der Diskussion wurde Wert darauf gelegt, Ergebnisse der verschiedenen Integrationsstufen (Gesamtpflanze, Organe, Gewebe, vgl. Jarvis 1995) zu einem Netzwerk zu verknüpfen.

IV.1 Methodische Aspekte

IV.1.1 Methodik der Wachstumsanalyse

Die funktionale Wachstumsanalyse steht im Zentrum vieler Fragestellungen der CO₂-Problematik: Sie stellt mit der Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit (NAR) eine Größe zur Verfügung, die eine Verbindung schafft zur Photosynthese der gesamten Pflanze (Lambers et al. 1989, Poorter 1989) und damit auch zur Photosynthese-Akklimation an erhöhte CO₂-Konzentration. Morphologische Verhältnisgrößen, die die funktionale Wachstumsanalyse zeitlich differenziert bereitstellt (Hunt 1982), schaffen den Anschluß an den Problemkreis veränderter Allokation bei Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration. In die gleiche Richtung zielt die Analyse allometrischer Beziehungen als Spezialgebiet innerhalb der Wachstumsanalyse (zu methodischen Vorteilen der Allometrie gegenüber dem Sproß:Wurzel-Verhältnis siehe Kapitel IV.2.3). Beziehungen der (funktionalen) Wachstumsanalyse zur Problematik geänderter Kohlenstoffquellen/~senken-Verhältnisse unter erhöhtem CO₂ existieren seit Warren-Wilson (1967) — setzte Warren-Wilson doch den Terminus „sink activity“ mit der relativen Wachstumsrate der Senken und „sink strength“ mit deren absoluter Wachstumsrate gleich. Der Nachweis einer zeitlichen Abhängigkeit der CO₂-Wachstumsförderung, wie sie in der Vergangenheit in zahlreichen Experimenten

nachgewiesen wurde (Poorter 1993), erfordert zudem beinahe zwingend eine Methode, die Wachstum zeitlich differenziert beschreibt.

Funktionale Wachstumsanalyse ist die Methode der Wahl für Wachstumsbeschreibung mit hoher zeitlicher Auflösung. Die Variation, die innerhalb klassischer Ernten existiert, wird im funktionalen Ansatz zeitlich aufgesplittet. Das Mittel der Einzelernte wird für die Beschreibung der Grundgesamtheit ungenauer, dafür gewinnt die zeitliche Beschreibung an Schärfe (kleinere Konfidenzintervalle, gute Beschreibung der ontogenetischen Drift), denn jeder Punkt auf der Kurve enthält die Information aller Ernten. Weitere Vorteile der funktionalen Wachstumsanalyse gegenüber der klassischen sind: Die Erntezeiten für einen Vergleich verschiedener Behandlungen müssen nicht identisch sein. Die Zahl der Wiederholungen kann von Ernte zu Ernte variieren (Causton & Venus 1981, Hunt 1982). Möglich ist die Bestimmung aktueller Werte für z.B. die relative Wachstumsrate (RGR) über die Ableitung der Trockenmassenfunktion. So werden Probleme vermieden, wie sie bei der Bestimmung der klassischen, nur über ein Ernteintervall definierten RGR auftreten, z.B. die Paarbildung zwischen aufeinanderfolgenden Ernten, um die Variabilität zu reduzieren (zu diesem Problem siehe Causton & Venus 1981, S. 27-32).

Die klassische Wachstumsanalyse wurde aber hier nicht ganz aufgegeben, denn es wurden zu wichtigen phänologischen Stadien klassische Ernten durchgeführt. Einerseits waren die klassischen Ernten bei der geringen Wiederholungszahl der funktionalen Ernten notwendig, um die Varianzhomogenitätsannahme überprüfen zu können, andererseits war es sogar wünschenswert, für wichtige Stadien über eine klassische Analyse ein genaues Bild der Behandlungseffekte zu gewinnen. Zu diesen Zeitpunkten konnten ferner Mittelwertsdifferenzen und prozentuale Steigerungen gebildet werden — etwas, das wegen der \ln -Transformation in der funktionalen Wachstumsanalyse nicht so leicht (nur durch Rücktransformation) möglich ist.

Geglättete Funktionen, die für jeden Tag nach Aussaat einen diskreten Wert liefern, täuschen in der funktionalen Wachstumsanalyse allerdings eine höhere zeitliche Auflösung vor als tatsächlich erreicht wird. Aufgrund der Struktur der Primärdaten — hier wöchentliche Biomasse-Ernten — liefert das empirische Modell nur ein durchschnittliches Tageswachstumsverhalten und die Woche ist die höchste zeitliche Auflösung, die erreicht werden kann. Keinesfalls unterschritten werden kann die Einheit Tag, denn trotz eines positiven 24-Stundenwertes muß die relative Wachstumsrate beispielsweise aufgrund nächtlicher Respirationsverluste nachts negativ sein (Causton & Venus 1981, S. 25). Dies

wird durch eine geglättete Funktion nicht beschrieben. Auch die oben aufgeführte Größe der NAR repräsentiert im Grunde eine durchschnittliche Tagesbilanz des Trockenmassenzuwachses, der von einer Blattflächeneinheit erzielt wird (vgl. auch Causton & Venus 1981, S. 24-27).

Nachteilig ist an den Raten- und Verhältnisgrößen der Wachstumsanalyse, daß sie auf das Äußerste verdichtet sind. Die NAR beispielsweise ist komplexer Natur und umfaßt die Tages-Nettoassimilation aller Blätter einer Pflanze abzüglich der Tagesrespiration nicht-photosynthetisch-aktiver Organe und nächtlicher Respiration der gesamten Pflanze. Die NAR ist nicht einfach ein physiologischer Parameter, sondern beinhaltet Aspekte der Allokation von Biomasse und ihrer chemischen Zusammensetzung (Lambers et al. 1989, Poorter 1989). Die Verbindung der NAR zur lichtgesättigten Nettoassimilation einzelner Blätter besteht nur in Form einer Korrelation (z.B. Konings 1989: $r = 0,82$ $P < 0,001$, bestimmt für verschiedene Species und Behandlungen aus 12 Literaturquellen).

Bestandesgaswechsel-Modelle nach Beyschlag et al. (1994) stehen in gewisser Weise in Konkurrenz zur Wachstumsanalyse und sind ihr in folgenden Punkten überlegen: Sie sind räumlich und zeitlich (noch) differenzierter, sie enthalten mehr mechanistische Elemente, sie haben (deshalb) im Vergleich zu den empirischen Modellen der funktionalen Wachstumsanalyse eine stärkere Vorhersagekraft. Bestandes-Modelle sind aber sicherlich aufwendiger zu parametrisieren.

Abschließend sei erwähnt, daß die Wachstumsanalyse über die oben dargestellten hinaus auch eine Fülle von Methoden bietet, die den veränderten Umgang mit Stickstoff unter erhöhtem CO_2 auf der physiologischen Ebene beschreiben kann (Sage & Pearcy 1987a, Lambers & Poorter 1992 S.200ff., Stulen et al. 1994). Diese Ansätze wurden nicht weiter verfolgt, denn die Beziehung von Stickstoffversorgung und erhöhtem CO_2 war nicht Gegenstand dieser Arbeit.

IV.1.2 Der Weg zu einem kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modell

Die Akklimation der Photosynthese an erhöhte CO_2 -Konzentration wird anhand von A/c_i -Kurven diagnostiziert, das mechanistische Photosynthese-Modell von Farquhar, von Caemmerer & Berry (1980) läßt sich anhand von A/c_i -Kurven parametrisieren. Dies waren wichtige Stationen auf dem Weg, der enden sollte bei einer Vorhersage der Photosyntheserate aus den Umwelt- und blattinternen Faktoren über ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell. Voraussetzung für diesen Weg ist, daß man A/c_i -Kurven

aufnehmen kann. Vom Gros der experimentellen Arbeiten abweichend, wurde hier das geschlossene Photosynthese-Meßsystem LI-COR-6200 für diesen Zweck eingesetzt.

Beim Einsatz haben sich gegenüber den vielfach verwendeten offenen Meßsystemen folgende Nachteile ergeben: Die Kuvette läßt sich, was die Temperatur angeht, nicht klimatisieren. Für die manuelle Regulation einer konstanten Kammerfeuchte ist Anwesenheit des Experimentators über den gesamten Zeitraum der Kurvenaufnahme hinweg erforderlich. Eine gewisse Erfahrung ist notwendig für den Ausschluß von unsicheren Kurvenbereichen, die entstehen, wenn sich Flüsse noch nicht stabilisiert haben (siehe Kapitel III.1.2). Zweifel bestanden generell an der Zuverlässigkeit der dynamischen Methode der Kurvenaufnahme, da für Farquhar et al. (1980) „steady state“-Bedingungen Voraussetzung sind. Dieser Punkt läßt sich jedoch gleich entkräften: Die dynamische Methode der Kurvenaufnahme mit dem LI-COR-6200 erschien vertrauenswürdig, als klar war, daß vor Kurvenaufnahme gemessene Momentanphotosyntheseraten A_{aktuell} auf der Kurve liegen.

Das geschlossene Systems weist für die Aufnahme von A/c_i -Kurven folgende Vorzüge auf: Das geschlossene System ist einfach zu verstehen und zu bedienen, die Kurvenaufnahme erfolgt schnell, und die erzeugten Kurven besitzen eine hohe Dichte von Datenpunkten. In finanzieller Hinsicht war das geschlossene Meßsystem eine „Pfenniglösung“. Einem Waltz-Minikuvettensystem inklusive Gasmischanlage z.B. standen in der Anschaffung gegenüber: Das LI-COR-6200, einige Verbindungsrohre bzw. ~schläuche, eine GC-Membran, eine Hamiltonspritze (, ein Luftballon).

Das zunächst an die Kurven angepaßte Modell der Photosynthese basierte im RubisCO-Limitationsbereich auf Temperaturabhängigkeiten von K_c , K_o , τ , die Harley et al. (1992) als konstant für alle C_3 -Species annahmen. Wie in Kapitel III.1.2 erwähnt, wich das so formulierte Modell von den Daten der an Weizen aufgenommenen A/c_i -Kurven ab. Für die Ursachen geben Harley et al. selbst einen Ansatzpunkt. Während sich τ für mehrere Species als konstant erwiesen hat, gibt es für K_c eine starke speciesabhängige Variation (Yeoh et al. 1980, Harley et al. 1992). Deshalb wurde hier alternativ die CE in den Mittelpunkt der Modellierung des RubisCO-Limitationsbereiches gestellt. Problematisch ist dabei, daß die Atmung im Licht R_D nicht bestimmt wurde (Villar et al. 1994 beschreiben dazu Methoden). So wurde die bei 30°C gemessene Dunkelatmung als Anhaltspunkt für R_D bei 30-40°C genommen, obwohl man nach dem Kok-Effekt davon ausgehen muß, daß R_D geringer ist. Villar et al. (1994) kalkulieren beispielsweise eine 55%ige Inhibition der Dunkelatmung durch Licht. Der so eingeführte Fehler in der Größenordnung von $\pm 0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ betrifft Γ^* und

J_{\max} , aber nicht CE. Ein Modell, das CE in den Mittelpunkt stellt, hat den Vorteil, wirklich den Ausschnitt der Michaelis-Menten-Kinetik anschaulich zu beschreiben, der für den Gaswechsel *in vivo* relevant ist.

Für die Vorhersage von Photosyntheseraten über das Modell wurde eine zusätzliche Vereinfachung eingeführt: A/c_i -Kurven wurden hierfür als zwei Geraden angesehen, die sich in einem CO_2 -Sättigungspunkt schneiden und deren Eigenschaften beschrieben sind durch CE, J_{\max} sowie durch deren Stickstoff- und Temperaturabhängigkeit. Abhängigkeiten der Parameter K_m , V_{\max} , Γ^* von den soeben genannten Faktoren wurden nicht einbezogen. Mit dem größten Fehler ist dabei wohl Γ^* behaftet, das deutlich temperaturabhängig und leicht stickstoffabhängig war. Jedenfalls sollte man sich darüber im Klaren sein, daß der hier — in Analogie zu Harley et al. (1992) — vorgenommene Bezug von Modellparametern auf interne und externe Faktoren über die rein qualitative Beschreibung der CO_2 -Akklimation, wie sie z. B. von Sage et al. (1989) anhand von A/c_i -Kurven vorgenommen wurde, hinausgeht.

Von den in Kapitel III.1.2 beschriebenen Stomata-Modellen wurde die Harley-Version des Ball, Woodrow & Berry-Modells an Gaswechseldaten des Jahres 1994 angepaßt. Das Leuning-Modell erbrachte keinen besseren Fit, wie in Kapitel III.2.5.5 ausgeführt wurde. Dies entsprach nicht den Erwartungen, denn die Verwendung einer hyperbolischen Wasserdampfsättigungsdefizit-Funktion im Leuning-Modell führt zu einer linearen Beziehung zwischen Stomataleitfähigkeit und Transpirationsrate, die übereinstimmt mit der heutigen Ansicht, daß Stomata nicht direkt auf die relative Feuchte reagieren, sondern auf die veränderte Transpiration (Mott & Parkhurst 1991, Leuning 1995, Monteith 1995, Dewar 1995).

IV.2 Der Kohlenstoffhaushalt von Weizenpflanzen in der Interaktion erhöhter CO₂/O₃-Konzentration und Stickstoffversorgung

IV.2.1 Die Oberirdische Biomasse und der Ertrag zur Erntereife

Kurzzusammenfassung:

1. Sortenspezifische Unterschiede in der Reaktion auf CO₂-Exposition, z.B. in der Bestockungsreaktion, traten auf.
2. Die Sorte Nandu zeigte in der höchsten CO₂-Stufe einen Zuwachs von oberirdischer Trockenmasse und Ertrag um 50% in der +Dgg., um 40% in der -Dgg.. In der -Dgg. wurde nur die Bestockung, in der +Dgg. auch das Einzeltriebwachstum gefördert. N-Mangelversorgung reduzierte den Harvest-Index. Ozon förderte die Bestockung, führte aber nicht zu reduziertem Wachstum und Ertrag.
3. Zuwächse der Sorte Minaret betragen in der höchsten CO₂-Stufe 50 und 30% in der +Dgg. bzw. -Dgg.. Die Reaktion in den beiden Düngestufen war damit unterschiedlich genug für den varianzanalytischen Befund einer Interaktion CO₂ x Dgg.. Im Vergleich mit Nandu war der Anteil des Einzeltriebwachstums an der CO₂-Förderung stärker. Die Förderung der Bestockung in der höchsten CO₂-Stufe blieb bei Ozonbegasung aus. Dies war für Minaret der einzige signifikante Ozoneffekt auf Biomasse und Ertrag.
4. Die CO₂-Förderung von Wachstum und Ertrag war identisch; der Harvest-Index verschob sich durch CO₂ nicht.

Lawlor & Mitchell beklagten 1991 die immer noch geringe Anzahl der CO₂-Experimente an landwirtschaftlichen Nutzpflanzen unter freilandnahen Bedingungen und wiesen darauf hin, daß diesbezüglich erheblicher Forschungsbedarf bestehe. Seitdem ist eine Reihe von Artikeln erschienen, deren Autoren Weizen über die gesamte Vegetationsperiode und unter freilandnahen Bedingungen verdoppelter CO₂-Konzentration ausgesetzt haben und die den CO₂-bedingten Wachstums- und Ertragsvorteil thematisierten (Mitchell et al. 1993, Tuba et al. 1994, Weigel et al. 1994, Kimball et al. 1995, Mitchell et al. 1995, Fangmeier et al. 1996, Mitchell et al. 1996, Mulholland et al. 1997, Pinter et al. 1997). Drei Expositionssysteme wurden dafür verwendet, nämlich Klimakammern (Mitchell et al. 1993, 1995, 1996), Freilandbegasungsanlagen (Kimball et al. 1995, Pinter et al. 1997) sowie Open-Top-Kammern (alle übrigen oben aufgeführten Artikel). In den Vordergrund geschoben hat sich außerdem die Untersuchung der Interaktion erhöhten Kohlendioxids mit anderen Umweltfaktoren, wie Stickstoffversorgung (Thompson & Woodward 1994 (kontrollierte Bedingungen), Fangmeier et al. 1996), Wasserversorgung (Kimball et al. 1995), Ozon (Fangmeier et al. 1996, Mulholland et al. 1997) und die infolge des globalen Klimawechsels erwartete Temperaturerhöhung (McKee & Woodward 1994 (kontrollierte Bedingungen), Mitchell et al. 1995).

Je nach Düngermenge und Sorte erhöhten sich durch die CO₂-Verdopplung in der vorliegenden Arbeit Oberirdische Trockenmasse und Ertrag in der Größenordnung 30-50%. Selbst wenn man sich darauf beschränkt, diesen relativen Wachstums-/Ertragszuwachs ausschließlich mit dem in anderen freilandnahen Expositionssystemen beobachteten zu vergleichen, sieht man sich konfrontiert mit einer weiten Reaktionsspanne des Weizens auf CO₂-Verdopplung. Die große Spannbreite der Reaktion ist vermutlich zu einem großen Teil auf ein „Relativ-Absolut-Problem“ zurückzuführen, das am ehesten aus folgendem Zitat (nach Percy & Björkman 1983) deutlich wird: „Liebig's Gesetz des Minimums wird mißinterpretiert, wenn man annimmt, daß CO₂-Erhöhung bei einem Mangel an anderen Ressourcen, wie Wasser, Licht oder Stickstoff, keinen großen Effekt hat. Zwar wird die absolute Wachstumsförderung dann geringer sein, nicht aber die relative. In einem Weizenexperiment beispielsweise war die gewählte Wasserversorgung bei heutiger CO₂-Konzentration zu gering für eine Ertragsbildung, unter erhöhtem CO₂ jedoch bildeten sich korntragende Ähren aus, wenn auch nur wenige (Gifford 1979). Das bedeutet jedoch einen unendlichen (relativen) Ertragszuwachs durch CO₂-Begasung.“

Tuba et al. (1994) ist aber die einzige Open-Top-Kammerstudie, in der CO₂-Begasung zu einer Ertragsreduktion (-1,6 %) führte — eine Ertragsreduktion zudem, die im Widerspruch zu der im selben Artikel festgestellten Photosynthesesteigerung unter erhöhtem CO₂ steht. In der FACE-Studie von Kimball und Mitarbeitern (Kimball et al. 1995, Pinter et al. 1997) wurde die CO₂-Konzentration in Weizenbeständen auf 550 µl/l erhöht. Je nach Wasserversorgung der Bestände wurde durch CO₂-Erhöhung ein Ertragsvorteil von 8-20% erreicht und ein Biomassevorteil in gleicher Größenordnung. Das FACE-Experiment führte damit zu einer Ertragssteigerung, die deutlich unter der hier beobachteten lag. Es ist zu vermuten, daß die in dem Vergleich unterschiedlichen Lichtverhältnisse im Bestand dafür verantwortlich waren. Maximale LAI-Werte lagen hier bei 3, während die Weizenbestände von Pinter et al.(1997) im FACE-Experiment solche zwischen 5 und 6 aufwiesen. Nach Percy & Björkman (1983) wird wegen des Einflusses auf den Quantenertrag die relative Förderung der Blattphotosynthese unter Licht-Limitation maximal. Die Autoren weisen ferner darauf hin, daß eine Veränderung des Quantenertrages besonders in dichten Pflanzenbeständen wichtig wird. Für einen Effekt des Lichts auf das Wachstum spricht auch, daß im FACE die höhere Förderung (20%) unter Wasserstreßbedingungen auftrat — also als die Lichtlimitation nicht so stark war. Du Cloux et al. (1987), die zwei verschieden dichte

vegetative Weizenbestände über acht Wochen hinweg unter kontrollierten Bedingungen verdoppelter CO₂-Konzentration aussetzten, beobachteten den gleichen Trend.

Niedrige Wachstums- und Ertragssteigerung (+12-15%) erzielten auch Mitchell et al. (1993) bei Verdopplung der CO₂-Konzentration und N-Gabe von 490 kg ha⁻¹ in klimatisierten Glashäusern. Mitchell et al. (1995), dasselbe Expositionssystem und dieselbe CO₂-Konzentration wie 1993 benutzend, kamen zu einer Förderung von Wachstum/Ertrag um 27-39%. Zwei Open-Top-Kammerstudien für einen Vergleich sind Weigel et al. (1994) mit 19 und 27%igem Ertragszuwachs für zwei Weizensorten und Mulholland et al. (1997) mit 27% Biomassesteigerung und 33% mehr Ertrag.

Es muß also festgehalten werden, daß von den Experimenten unter freilandnahen Bedingungen hier wenig dichte Sommerweizen-Bestände mit 30-50% (Ergebnis 2,3,4 der Kurzzusammenfassung) die höchsten Trockenmassen-/Ertragszuwächse als Reaktion auf CO₂-Verdopplung gezeigt haben. In dem Vergleich von Literaturquellen, den Poorter (1993) vornimmt und der (noch) hauptsächlich auf Experimenten mit wenig freilandnahen Expositionsbedingungen basiert, finden sich allerdings Biomasse-Zuwächse vegetativer Weizenpflanzen von bis zu 97%.

Die CO₂-Förderung von Oberirdischer Trockenmasse und Ertrag der Sorte Nandu war mit 50% in der „+Düngung“ bzw. 40% in der „-Düngung“ düngungsabhängig (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung), wenngleich der Interaktionsbefund nicht signifikant war. Signifikante Interaktionen von Stickstoffversorgung und CO₂-Begasung wurden dagegen für die Sorte Minaret festgestellt. Während in der +Düngung Trockenmasse und Ertrag um 50% durch CO₂ erhöht wurden, betrug der CO₂-bedingte Zuwachs in der -Düngung lediglich 30% (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Wie es bei Minaret auf tieferen Integrationsebenen, beschrieben durch die Größen der funktionalen Wachstumsanalyse, zu der Interaktion CO₂ x Düngung kam, soll an dieser Stelle zusammenfassend dargestellt werden: In der „-Düngung“ gründete sich die Wachstumsförderung hauptsächlich auf eine höhere mittlere Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit NAR (vgl. Kapitel III.2.5.2); die Blattflächen-Lebensdauer LAD veränderte sich hingegen kaum (siehe Kapitel III.2.5.1). Wie in Kapitel III.2.5.2 anhand der niedrigeren LWR dargelegt wurde, war die Allokation in Richtung Halme/Ähren zeitweise erhöht. Trotz dieser zeitweise niedrigeren LWR war der Harvest-Index zur Erntereife nicht anders (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Das Wurzelwachstum wurde gegenüber dem Sproßwachstum nicht gefördert, wie man das bei Vorliegen eines N-Mangels erwarten würde (Vergleich +/-Dgg., Kapitel III.2.3). In der

„+Düngung“ profitierten die Weizenpflanzen sowohl von einer höheren NAR als auch von einer gesteigerten LAD. Die Allokation in Richtung Halme/Ähren war ebenfalls intermediär erhöht. Es wurde aber auch hier keine Veränderung des Harvest-Indexes zur Erntereife beobachtet. Auf dieser integrativen Ergebnis-Zusammenstellung aufbauend, läßt sich die Interaktion CO₂ x Düngung für die Sorte Minaret wie folgt charakterisieren: Um stärker von erhöhtem CO₂ profitieren zu können, benötigten die Weizenpflanzen mehr Blattfläche; für den Aufbau von mehr Blattfläche braucht es mehr Stickstoff.

Den Vergleich mit anderen Artikeln zur Interaktion CO₂ x N-Versorgung erschweren folgende Umstände: Alle den Artikeln zugrundeliegenden Studien haben gemein, daß sie unter kontrollierten Bedingungen und mit einer anderen Düngepraxis durchgeführt wurden. Angaben über die N-Versorgung sind verschieden und mit den verfügbaren Informationen nicht umrechenbar. McKee & Woodward (1994) geben die Nitratkonzentration in der verwendeten Nährstofflösung an, Rogers et al. (1996) wählten die Einheit „mg N kg⁻¹ Boden Woche⁻¹“. Um besser mit dem Freiland vergleichen zu können, wurde hier — ungeachtet der damit verbundenen Probleme (Pflanzen ragten oberirdisch über die Topffläche hinaus) — mit kg N ha⁻¹ gerechnet. Auch die übliche landwirtschaftliche Praxis, den Dünger zu bestimmten ontogenetischen Stadien zu applizieren (Reiner et al. 1992), wurde beibehalten.

Aus den Ergebnissen von Rogers et al. (1996) bzgl. Oberirdischer Trockenmasse und McKee & Woodward (1994) bzgl. Ertrag kristallisiert sich das folgende qualitative Bild heraus: Liegt ein schwerwiegender N-Mangel vor, fördert Stickstoff Biomasse und Ertrag bei verschiedenen CO₂-Konzentrationen in gleicher Weise und es gibt nur eine geringe CO₂-Förderung (McKee & Woodward 1994, Abb. 2; Rogers et al. 1996, Abb. 1a). Erhöht man die N-Versorgung darüber hinaus, findet man unter der CO₂-Konzentration von heute früher eine Sättigung als bei CO₂-Erhöhung (Rogers et al. 1996 Abb. 1a). Diesen Bereich, in dem offensichtlich auch dieses Experiment stattgefunden hat, kann man als den Interaktionsbereich von CO₂ und Düngung bezeichnen. Wird die N-Versorgung weiter gesteigert, kommt es unabhängig von der CO₂-Konzentration zu Wachstums- und Ertragseinbußen (McKee & Woodward 1994, Rogers et al. 1996). Im Freiland werden solche Effekte mit Lagerung in Verbindung gebracht (Hay & Walker 1989, Mengel 1991). Lagerung sollte unter kontrollierten Bedingungen aber nicht auftreten. Da sie nicht erwähnt werden, bleiben die Ursachen der Wachstums- und Ertragseinbußen in den Artikeln von McKee & Woodward und Rogers et al. im Dunkeln. Ergebnisse zukünftiger Experimente zur Interaktion von CO₂ und N-Versorgung werden sich unterscheiden, je nach untersuchter Sorte (vgl.

Ergebnisse 1,2,3 der Kurzzusammenfassung), je nach Ausdehnung der oben beschriebenen Bereiche und je nach Pflanzdichte bzw. Bestandesdichte (Einfluß der Lichtlimitation). Es bleibt abzuwarten, zu welchem Ergebnis das nach Pinter et al. (1997) für Weizen geplante FACE-Experiment zur Interaktion von CO₂ und N-Versorgung kommt.

Weil sich die Witterungsbedingungen in den beiden Expositionsjahren ähnelten, lassen sich unterschiedliche CO₂-Reaktionen der beiden verwendeten Sorten wohl mehr auf deren genetische Disposition zurückführen. Unterschiede betrafen die Bestockung (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung), die Düngungsabhängigkeit der CO₂-Förderung, aber auch die Reaktion auf Ozonbegasung (Ergebnis 2,3 der Kurzzusammenfassung). Weigel et al. (1994) verglichen ebenfalls zwei Weizensorten und führten den CO₂-Wachstumsvorteil unabhängig von der Sorte auf eine erhöhte Bestockung zurück. Der Anteil der Bestockung an der CO₂-Wachstumsförderung war dagegen in der hier vorliegenden Studie nicht nur sorten-, sondern auch düngungsabhängig (Ergebnis 2,3 der Kurzzusammenfassung).

In Übereinstimmung mit mehreren anderen Experimenten steht der Befund eines durch CO₂ unveränderten Harvest-Indexes (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). In gleicher Weise äußerten sich Percy & Björkman (1983) und bezogen sich dabei auf Weizenexperimente von Gifford (1977) und Sionit et al. (1981). Weigel et al. (1994) beschrieben für die beiden von ihnen exponierten Weizensorten einen nichtsignifikanten, aber absteigenden Trend mit steigender CO₂-Konzentration. Eine Reduktion des Harvest-Indexes bei N-Mangel stellt ein weiteres Sortenspezifikum von Nandu dar, das aber im Widerspruch zur Literatur steht. Hay & Walker (1989, S.179ff.) stellten allgemein eine negative Beziehung von Stickstoffapplikation und Harvest-Index bei Getreide fest und bezogen sich dabei explizit auf eine Winterweizenstudie. Zum selben Ergebnis kamen McKee & Woodward (1994). Unter kontrollierten Bedingungen arbeitend, registrierten McKee & Woodward darüber hinaus eine komplexe interaktive Wirkung von CO₂ und N-Versorgung auf den Harvest-Index.

Bei der Beurteilung der Ozoneffekte auf der Ebene der Gesamtpflanze ist zu berücksichtigen: Abweichend von Experimenten zu Ozonwirkungen, in denen erhöhte Ozonkonzentration durch Verwendung Aktivkohle-gefilterter Luft mit einer Konzentration sogar unterhalb natürlicher Hintergrundkonzentration unbelasteter Reinluftgebiete verglichen wurde (z.B. Fangmeier et al. 1993), fand hier ein Vergleich bei nichtgefilterter Luft statt. Schon in den Kontrollvarianten waren nach den erreichten AOT40-Werten (vgl. Fuhrer et al. 1997) massive ozonbedingte Ertragseinbußen zu erwarten. Nach dem Modell von Fuhrer et al.

(1997), das für Weizenpflanzen von einer linearen Beziehung zwischen AOT40-Wert und Ertragseinbuße ausgeht, war bei Ozonaddition unter heutigem CO₂ von einem Nullertrag auszugehen. Dies war nicht der Fall. Ozonaddition führte unter der CO₂-Konzentration von heute noch nicht einmal zu einem signifikanten Ertragsverlust (siehe Ergebnis 2,3 der Kurzzusammenfassung). Die von Allen (1990) erzeugte Erwartung, es gäbe eine CO₂ x O₃-Interaktion und erhöhtes Kohlendioxid könnte vor Ozonschäden schützen, findet sich zum Zeitpunkt der Erntereife auf der Ebene der Gesamtpflanze nicht bestätigt: Bei Nandu führte Ozonerhöhung keinesfalls zu reduziertem Wachstum und Ertrag und für Minaret war der einzige signifikante ozonbedingte Unterschied das Ausbleiben einer Bestockungs- und Wachstumsförderung bei Ozonbegasung und „+Düngung“ in der höchsten CO₂-Stufe (Ergebnis 2,3 der Kurzzusammenfassung). Auch andere Autoren haben die schützende Funktion des CO₂ in Kombinationsbegasung nicht gefunden (Weizenstudien von Barnes et al. 1995, Balaguer et al. 1995). Wie komplex jedoch Ozonbegasung das Wachstumsverhalten in der Zeit änderte, zeigte sich erst bei Auswertung der Wachstumsdaten mittels der funktionalen Wachstumsanalyse (vgl. Kapitel III./IV.2.2, III./IV.2.5.1).

Im Folgenden soll der Frage nachgegangen werden, inwieweit sich die Ergebnisse auf das Freiland übertragen lassen.

Die Stickstoffversorgung war mit 150-270 kg N ha⁻¹ heutigen Freilandbedingungen angenähert. 270 kg N ha⁻¹ entsprechen dabei dem höchsten von Reiner et al. (1992) angegebenen Wert für den Gesamt-N-Bedarf eines Weizenfeldes, um einen (maximalen) Kornertrag von 90 dt ha⁻¹ zu erreichen. Hay & Walker (1989, S. 189) beschrieben für Winterweizen Trockenmasse- und Ertragszuwächse durch N-Versorgung bis 150-180 kg N ha⁻¹. Überstiegen die N-Gaben diese Werte, kam es zu reduzierter Standfestigkeit sowie Ertragseinbußen durch Lagerung. Wegen fehlenden Windes kann es in den Kammern kaum Probleme mit Lagerung infolge hoher N-Gaben geben. Insofern bestehen Zweifel an der Übertragbarkeit auf das Freiland.

Der maximale Blattflächen-Index des in den Kammern simulierten Bestandes war mit 3 geringer als im Feld. Allgemein fallen für Nutzpflanzen Spitzen-LAI in den Bereich 3-6 (Hay & Walker 1989, S.20). Auch im FACE-Experiment wurden bedeutend höhere maximale LAI (6, Pinter et al. 1997) erreicht. Vermutlich würde die CO₂-Reaktion unter Freilandbedingungen aufgrund des LAI-Einflusses, der oben bereits diskutiert wurde, schwächer ausfallen.

Problematischer liegen die Verhältnisse bei Strahlung, Windverhältnissen, Temperaturen und relativer Feuchte in den Kammern. Die Strahlung war in den Kammern durch die Abdeckfolie erniedrigt: Maximale Photonenflußdichten waren $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ innerhalb und $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ außerhalb der Kammern. Die CO_2 -Begasung erfordert einen hohen Luftdurchsatz in den Kammern, so daß Grenzschichten der Blätter abgetragen werden. In den Kammern wurden an heißen Tagen Übertemperaturen von $2\text{-}3^\circ\text{C}$ gemessen. Entsprechend war die relative Feuchte um bis zu 10% erniedrigt. Dies verdeutlicht, wie stark die Gasaustauschverhältnisse, besonders bei heißer Witterung, in den Kammern verändert sind (siehe dazu auch Ergebnisse des Kapitels III.2.5.3). Unklar ist, welchen Einfluß alle diese gegenüber dem Freiland abgeänderten Bedingungen auf die CO_2 -Förderung von Trockenmasse und Ertrag ausüben. Überdies wurden die Weizenpflanzen hier in Topfkultur exponiert. Neben den oberirdischen Verhältnissen waren also auch die unterirdischen Bedingungen (Temperatur, Bodenbeschaffenheit, Sauerstoffverhältnisse, etc.) höchstwahrscheinlich anders als im Freiland. Angesichts der vielen vorgebrachten Einwände muß bezweifelt werden, daß sich Weizenpflanzen in Open-Top-Kammern wie im Freiland verhalten. Fragwürdig ist vor diesem Hintergrund auch der Ansatz des ESPACE-wheat-Projektes. In dem europaweiten Projekt sollten am Freiland entwickelte Modelle anhand von Open-Top-Kammer-Experimenten um die Einflußfaktoren CO_2 und Ozon erweitert werden mit dem Ziel, zukünftige Weizenerträge im Freiland besser vorhersagen zu können.

Eine grundlegende Kritik an Experimenten, die die Wirkung erhöhten Kohlendioxids auf landwirtschaftliche Kulturpflanzen untersuchen, soll das Kapitel beschließen. Bei Weizen als annueller Kulturpflanzenart wird die 100. Generation unter einer verdoppelten CO_2 -Konzentration leben. Da ein Züchtungsgang für eine neue Weizensorte nach Reiner et al. (1992) 14 Jahre dauert, sind bis dahin 7 komplette Sortenzüchtungsgänge verstrichen. Frey betont, daß laufende Sortenzüchtungsprogramme automatisch eine Selektion auf die sich verändernde CO_2 -Konzentration beinhalten (in Gates 1983). Dies zeigt, daß es bei Annuellen nicht um die Frage einer physiologischen Anpassung an erhöhtes CO_2 geht. So sind aber die heutigen Experimente angelegt.

IV.2.2 Das Wachstum der Gesamtpflanze

Kurzzusammenfassung:

1. In der höchsten CO₂-Stufe trat bei der Oberirdischen Trockenmasse eine Interaktion mit der Düngung auf — mit stärkerer CO₂-Förderung in der +Dgg.. Unter heutiger CO₂-Konzentration lag die Trockenmasse anfangs höher (Keimungstermin); erst ab dem 60.-70. Tag nach Aussaat wurde sie durch CO₂-Begasung signifikant erhöht. Unter verdoppelter Ozonkonzentration war die Trockenmasse in A-NF1,5 anfangs niedriger (Keimungstermin?), später erfolgte eine Kompensation (Bestockung). Ozon reduzierte die Trockenmasse in A320-NF1,5; +Dgg. gegenüber A320-NF; +Dgg. (Fehlen der Bestockungsreaktion).
2. Relative Wachstumsraten korrelierten mit der oberirdischen Trockenmasse und nahmen mit zunehmender TM ab.
3. Die CO₂-Förderung des relativen Wachstums war anfangs am stärksten. Sie war nur temporär.
4. Bei Vergleich gleich großer Pflanzen war die Förderung relativen Wachstums in A320-NF stets vorhanden und blieb konstant, während sie in A160-NF mit zunehmender Trockenmasse abnahm.
5. Absolute Wachstumsraten wurden in A320-NF über den gesamten Zeitraum durch CO₂ erhöht, in A160-NF nur bis Tag 80. Maximale Absolute Wachstumsraten wurden um den 60. Tag nach Aussaat erreicht. Absolute Wachstumsraten zeigten die Interaktion CO₂ x Dgg.. In A320-NF, +Dgg. betrug die maximale Wachstumsrate 0,5 g Tag⁻¹ im Vergleich zu 0,25 g Tag⁻¹ in A-NF.

Primär bestätigt Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung die Befunde des vorangegangenen Kapitels zur Interaktion CO₂ x Düngung und zur Ozonwirkung (Unterschied A320-NF1,5;+Dgg./A320-NF;+Dgg.). Neu sind die detaillierten Befunde über den zeitlichen Verlauf des Wachstums.

Erstaunlich ist, daß die Weizenpflanzen bis zum 50. Tag nach Aussaat unter heutiger CO₂-Konzentration besser gewachsen waren (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung). Da die relative Wachstumsrate streng mit der Oberirdischen Trockenmasse korrelierte (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung) und — zumindest in A320-NF — die Förderung des relativen Wachstums bei Auftragung gegen die Trockenmasse stets vorhanden und konstant war (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung), ist davon auszugehen, daß Pflanzen der hohen CO₂-Behandlung vom Erreichen der Photoautotrophie an besser wuchsen. Eine Verzögerung des Starts der exponentiellen Wachstumsphase unter erhöhtem CO₂ stellt dann die einzige mögliche Erklärung für die zurückgebliebene Trockenmasse dar. Durch die Aussaat in Töpfe direkt in den Kammern waren die Keimlinge den Umweltbedingungen der jeweiligen Kammer unterworfen. Während der Keimungsphase ist die Temperatur, die von Kammer zu Kammer leicht variierte, ein wichtiger Einflußfaktor (Bewley & Black 1982, S.297ff.). Die Parameter Strahlung, Temperatur und Relative Feuchte allerdings wurden nur in zwei Kammern exemplarisch gemessen, so daß keine Daten für die Bestätigung eines

Temperatureinflusses zur Verfügung stehen. Es scheint aber so, als ob eine der beiden Kammerwiederholungen aus A-NF — vielleicht aufgrund hoher Kammertemperatur — anfangs die größten Trockenmassen aufwies. Dies könnte auch das Mittel der A-NF-Behandlung beeinflusst haben.

Denkbar wäre zudem; daß die erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentration die Keimung direkt beeinflusste und eine Verzögerung des Keimungsprozesse bewirkte. Bewley & Black (1982, S. 307) erwähnen, daß erhöhte CO₂-Konzentrationen die Keimung unterdrücken. Aber um die Keimung vollständig zu unterdrücken, sind nach den Zitaten Konzentrationen in der Größenordnung 4-24 Vol.% vonnöten. Kuntze et al. (1983, S.234ff.) geben für Sandboden, der dem hier gewählten Substrat am ehesten entspricht, in einer Tiefe von 15 cm eine CO₂-Konzentration von nur 0,14 Vol.% an. Die Aussaattiefe war aber deutlich geringer als 15 cm. Außerdem hatte die Substratmischung Sand/Lehmiger Sand aufgrund seines großen Porenraumes sicherlich hervorragende Diffusionseigenschaften. Beides sind Argumente, die Konzentration noch nach unten zu korrigieren. Deshalb ist davon auszugehen, daß die Keimung durch die CO₂-Begasung nicht beeinflusst wurde. Auch Baker & Enoch (1983, S. 117) kommen zu dem Schluß, daß CO₂ sich im allgemeinen nicht auf die Keimung auswirkt. Die Autoren zitieren jedoch auch Arbeiten, in denen kleine Samen unter erhöhtem CO₂ früher gekeimt sind.

Eine direkte Beeinflussung könnte auch Keimlingsstadien vor Erreichen der Photoautotrophie betreffen. Pukhalskaya et al. (1997) untersuchten den Einfluß von CO₂-Verdopplung speziell auf die Keimung von Weizenkörnern und auf verschiedene Stadien von Weizenkeimlingen. Erhöhtes CO₂ hatte bis zum 4. Tag nach Aussaat keinen Einfluß auf Wachstum, Gaswechsel und den Zeitpunkt der Plumulabildung. Dies entspricht den im letzten Abschnitt gemachten Ausführungen. Auch hier existierte kein massiver Einfluß von CO₂ auf die Keimung. Am 8. Tag nach Aussaat jedoch — einem Zeitpunkt, an dem die Keimlinge etioliert waren und noch keinen Photosyntheseapparat ausgebildet hatten — senkte CO₂-Begasung die Atmung um 25-40% ab und verzögerte damit auch das Keimlingswachstum. So könnte es auch hier geschehen sein.

In ähnlicher Weise muß man sich auch die Frage stellen, was die Ursache für die durch Ozon in A-NF1,5 frühzeitig reduzierte oberirdische Trockenmasse gewesen ist. Für den Zeitraum 1.-2. Ernte waren folgende Ozonwirkungen in A-NF1,5 charakteristisch: Bei unveränderter Blattfläche war die Blatt-Trockenmasse reduziert und folglich sowohl SLA als auch LAR erhöht. Dies deutet auf eine in dieser Zeitspanne veränderte Blattmorphologie hin,

die aber auch Folge einer verzögerten Keimung sein kann, denn der Effekt trat auch in A160-NF bei ebenfalls reduzierter TM auf. Es gibt wenige Experimente zum Ozoneinfluß auf die Keimung (Guderian et al. 1985), wie überhaupt Guderian et al. einen Mangel an Studien beklagen, die die Sensitivität von Pflanzen während ihrer gesamten ontogenetischen Entwicklung untersuchen. Anhand der wenigen Befunde sind aber Annuelle in frühen Stadien ihrer Entwicklung besonders ozonsensitiv. Dies bestätigen Ergebnisse von Mulholland et al. (1997), die ebenfalls die Weizensorte Minaret erhöhten CO₂- und O₃-Konzentrationen aussetzten. Sie fanden in der ozonbegasten Niedrig-CO₂-Variante eine Schädigung in der frühen Entwicklung und deuteten ihre Daten sogar als größere Keimlingssterblichkeit in dieser Behandlung. Allgemein wird mit Streßbedingungen und damit verbundenen zellulären Reparaturprozessen eine erhöhte Erhaltungsatmung in Verbindung gebracht (Semikhatova 1995) und für Weizen ist eine durch Ozon erhöhte Dunkelatmung auf der Blattebene nachgewiesen (Balaguer et al. 1995). Unter der Voraussetzung, daß bei erhöhter Erhaltungsatmung weniger an Zuckern für die Wachstumsatmung zur Verfügung steht, wird sich der Wachstumsverlauf von Keimlingen unter Ozon verzögern. Das alles ist sehr spekulativ und es bleibt als möglicher wichtiger Erklärungsansatz, wie oben, der Temperatureinfluß. Die zu vermutende gleichgerichtete Interaktion CO₂ x O₃ mit noch stärker verzögertem Keimlingswachstum in A320-NF1,5 trat jedenfalls nicht auf.

Während Ozon im Zeitraum 1.-2. Ernte die Blattfläche der Behandlung A-NF1,5 gegenüber A-NF nicht veränderte, kam es später zu einer ozonbedingten Blattflächenreduktion. Obwohl dann auch unter erhöhtem CO₂ verzögert Blattflächenverluste auftraten, konnte erhöhtes CO₂ in dieser unter 400 µmol mol⁻¹ CO₂ sensitiven Phase vor reduziertem Wachstum durch Ozon schützen. Hierin finden sich Ergebnisse von Mulholland et al. (1997) in gewisser Weise bestätigt. Das Verhalten der A320-NF1,5-Variante läßt sich auch als Fehlen einer additiven Hemmung von Keimlingsstadien in der Kombinationsbegasung werten (siehe oben). Trotz der für die A-NF1,5-Variante festgestellten Blattflächenreduktion hielten sich, wie bei Mulholland et al. (1997), Trockenmassen- und Ertragsverluste in Grenzen. Ausschließlich in der Behandlung A320-NF1,5; +Düngung kam es zu signifikanten Verlusten (vgl. Kapitel III./IV.2.1). Für die in den übrigen Ozonvarianten fehlende Biomasse-/Ertragsreduktion gibt es zwei Erklärungsansätze. Die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit NAR erhöhte sich unter Ozoneinfluß — dies war in allen Varianten der Fall — und kompensierte zumindest teilweise die Blattflächenreduktion. Dabei könnte es sich um einen Bestandeseffekt handeln: Wenn nämlich eine Pflanze weniger an Blattfläche

aufweist, erhöht sich der Lichtgenuß der Blattflächeneinheit. Vorstellbar wäre auch, daß sich bei unveränderter N-Aufnahme die Stickstoffkonzentration in Blättern erhöhte (vgl. Kapitel IV.2.5.2). Mit Ausnahme der Behandlung A320-NF1,5; +Düngung kam es später zu einem kompensatorischen Wachstum von Nebentrieben (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung) und in diesem Zusammenhang zu einem späteren Abfall von anderer Blattfläche als der Fahnenblattfläche (Daten nicht gezeigt). Ein kompensatorisches Wachstum von Nebentrieben — nach Pell et al. (1994a) Ergebnis einer veränderten Kohlenstoff-Allokation in der Pflanze — fanden auch Mulholland et al. (1997) unter Ozoneinfluß und Niedrig-CO₂.

Oftmals war in Experimenten mit erhöhter CO₂-Konzentration die Wachstumsförderung, bestimmt als Anstieg der relativen Wachstumsrate, zeitabhängig (Poorter 1993). Die stärkste Förderung trat zu Beginn der Exposition auf. Beides galt auch hier, wie Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung aufzeigt. Poorter (1993) gibt eine große Zahl von Studien an, in denen ein solches Ergebnis erzielt wurde. Dazu zählt das alte, aber vielzitierte Weizen-Experiment von Neales & Nicholls (1978). Neales & Nicholls, ein Beispiel für die Anwendung funktionaler Wachstumsanalyse gebend, erkannten schon nach 14 Tagen Exposition (800 µl l⁻¹) keine CO₂-Förderung der Relativen Wachstumsrate mehr. Sie arbeiteten jedoch unter kontrollierten Bedingungen und mit einer Tages-Strahlungssumme, die ungefähr ein Viertel des für hiesige Breiten normalen Außenwertes betrug. Ein jüngeres Beispiel ist die Untersuchung von du Cloux et al. (1987) an Weizen (ebenfalls kontrolliert).

Poorter (1993) diskutiert drei mögliche Ursachen für die Zeitabhängigkeit: Experimentelle Artefakte (Topfgrößeneffekt), ein Ungleichgewicht von Kohlenstoffquellen und -senken in der Pflanze, das zu einer Photosynthese-Akklimation führt, sowie die Abnahme der Relativen Wachstumsrate mit zunehmender Pflanzengröße.

Diese Abnahme ist darin begründet, daß größere Pflanzen einen größeren Anteil nicht-photosynthetisch-aktiver, „unterstützender“ Organe und Gewebe besitzen. Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung bestätigt, daß dies auch für Weizen galt. Pflanzen, die durch CO₂-Exposition größer geworden sind, erfahren diese Limitation ihres Wachstums früher. Entsprechend empfehlen du Cloux et al. (1987), aber auch Poorter et al. (1988), für einen passenden Vergleich den Bezug auf ein Maß der Pflanzengröße. Hier wurde die Oberirdische Trockenmasse als Maß gewählt. So sollte es gelingen, den Einfluß der Pflanzengröße auszuschalten. Auch aus den oben diskutierten Einflüssen auf Keimungstermin und Keimlingswachstum ergibt sich die Notwendigkeit „gleich große“ bzw. „gleich schwere“ Pflanzen zu vergleichen.

Erstaunlicherweise verhielten sich die verschiedenen Konzentrationen der CO₂-Erhöhung (A160-NF, A320-NF) in der Auftragung RGR gegen Oberirdische Trockenmasse sehr verschieden (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Gleich große Pflanzen erfuhren in A320-NF stets eine konstante Förderung ihrer RGR. Den gleichen Ansatz mit vergleichbarem Ergebnis verfolgten du Cloux et al. (1987) in einem Experiment, in dem verschieden dichte vegetative Weizenbestände erhöhter CO₂-Konzentration ausgesetzt wurden. Ein solches Verhalten muß nach Poorter (1993) interpretiert werden als Fehlen von experimentellen Artefakten und/oder von Photosynthese-Akklimation. Für die „+Düngung“ stimmt dies mit den Ergebnissen aus den A/c_i-Kurven überein. Eine stickstoffbedingte Hemmung oder eine darüber hinausgehende Kohlenhydrat-vermittelte Hemmung der Photosynthese trat hier erst bei einer Pflanzengröße auf, die A-NF-Pflanzen nicht erreichten.

Umgekehrt muß dann das Trockenmassen-abhängige Verhalten der A160-NF-Variante gedeutet werden (siehe Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Für eine Hemmung der Photosynthese in dieser CO₂-Stufe, speziell während der Kornfüllung, sprechen das Absinken von Absoluter Wachstumsrate (siehe unten) und Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit NAR in diesem Zeitraum (siehe Kapitel III.2.5.2) sowie das reduzierte Tausendkorngewicht (Kapitel III.2.4.1). Da die Topfgröße für beide Behandlungen identisch war, die größeren Pflanzen in A320-NF von einer Begrenzung des Wurzelraumes stärker bedroht waren, scheidet die Topfgröße als Ursache für das A160-NF-Verhalten aus. Schwer vorstellbar ist auch, daß eine Hemmung der Photosynthese bei Erhöhung der CO₂-Konzentration um 160 µmol mol⁻¹ auftritt, bei weiterer Erhöhung dagegen nicht mehr. Leider wurden an A160-NF keine physiologischen/biochemischen Messungen vorgenommen. Mit den verfügbaren Daten indes ließ sich keine befriedigende Erklärung für das Verhalten finden.

Weil die fundamentale Gleichung der Pflanzen-Wachstumsanalyse die Relative Wachstumsrate enthält und nicht die Absolute, gibt es wesentlich weniger Studien, deren Untersuchungsgegenstand die Absolute Wachstumsrate ist (vgl. Hunt 1982). Dabei ist für das pflanzliche Wachstum die Absolute Wachstumsrate letztlich relevant. Es zeigte sich, daß der Zeitpunkt maximaler Absoluter Wachstumsraten (um den 60. Tag nach Aussaat, Ergebnis 5 der Kurzzusammenfassung) auftrat bei mittleren Werten Relativer Wachstumsrate sowie Oberirdischer Trockenmasse und zusammenfiel mit dem Zeitpunkt der maximalen Blattfläche (vgl. Kapitel III.2.5.1). Die Interaktion CO₂ x Düngung, die auch bei der absoluten Wachstumsrate festgestellt wurde, war Ergebnis der nur in A320-NF, +Düngung erhöhten maximalen Blattfläche (siehe Kapitel III.2.5.1), während sich die Produktivitätsrate der

Blattflächeneinheit für die beiden Düngungsstufen zu dieser Zeit nicht unterschied (Kapitel III.2.5.2). Die maximale Absolute Wachstumsrate verdoppelte sich in der „+Düngung“ von A320-NF, davor und danach lag der Zuwachs niedriger. Weitere Elemente des Ergebnisses 5 der Kurzzusammenfassung ergeben sich zwanglos aus den bereits diskutierten Ergebnissen 1-4. Mir ist kein weiteres CO₂-Experiment bekannt, das die Absolute Wachstumsrate thematisiert.

IV.2.3 Die Sproß:Wurzel-Allometrie

Kurzzusammenfassung:

1. Unter heutiger CO₂-Konzentration reagierten Weizenpflanzen auf N-Mangelversorgung mit einer Förderung des Wurzelwachstums relativ zum Sproßwachstum.
2. Unter erhöhtem CO₂ unterschieden sich die Düngungsstufen in der Sproß:Wurzel-Allokation nur geringfügig. Im Vergleich zu A-NF,-Dgg. war das Sproßwachstum bevorzugt.
3. Ozonwirkungen in A320-NF1,5 waren je nach Düngung verschieden.

Sproß:Wurzel-Allometrie und Sproß:Wurzel-Verhältnis stellen zwei konkurrierende Größen dar, die Allokation in Richtung der beiden Organe zu beschreiben. Bei der Analyse der allometrischen Beziehung geht es um die *Dynamik* des Organwachstums, ist doch die Steigung der Allometrie das Verhältnis der Relativen Wachstumsraten von Sproß und Wurzel (Causton & Venus 1981, S. 181). Der Sproß:Wurzel-Allometrie wurde in der vorliegenden Arbeit der Vorzug gegeben, und zwar aus folgendem Grund: Farrar & Gunn (1996, Abb. 1, S.391) haben gezeigt, daß das Sproß:Wurzel-Verhältnis sich normalerweise in der Ontogenie verschiebt. Wenn die Wachstumsrate auf Umweltveränderung reagiert, deutet ein anderes Sproß:Wurzel-Verhältnis nach Farrar & Gunn eher auf eine ontogenetische Verschiebung hin als auf eine veränderte Allokation. Unabhängig davon, ob man sich dieser Argumentation gänzlich anschließt oder nicht, steht fest, daß die beiden Ursachen für eine Änderung im Sproß:Wurzel-Verhältnis ununterscheidbar sind. Dieses mit dem Sproß:Wurzel-Verhältnis verbundene Problem existiert bei der Analyse allometrischer Beziehungen nicht.

Im praktischen Umgang mit der Allometrie haben sich jedoch auch Nachteile herausgestellt: Trotz der großen behandlungsbedingten Unterschiede der allometrischen Steigung ergaben sich keine statistisch signifikanten Befunde (siehe Kapitel III.2.3). Für eine statistische Absicherung von Befunden in der Allometrie ist wohl eine größere Wiederholungszahl notwendig.

Unter heutiger CO₂-Konzentration reagierten Weizenpflanzen in der „-Düngung“ mit geförderttem Wurzelwachstum (vgl. Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung). Mit ihrer

Sproß:Wurzel-Allokation verhielten sie sich also wie Pflanzen, die einem N-Mangel unterliegen und diesem durch Wachstum ihres Wurzelsystems entgegenwirken (Farrar & Gunn 1996). Im Widerspruch dazu steht, daß sich die beiden Düngungsstufen unter heutiger CO₂-Konzentration oberirdisch nur wenig in ihrem Wachstum unterschieden (siehe Kapitel III.2.2). Noch unverständlicher wird das Allokationsverhalten, wenn man — entgegen der in der Allometrie üblichen Verfahrensweise — auch den Achsenabschnitt in die Analyse einbezieht. In A-NF, -Düngung war die allometrische Steigung zwar geringer als in der „+Düngung“, d.h. das Wurzelwachstum war gegenüber dem Sproßwachstum gefördert, aber mit einem größeren Achsenabschnitt wiesen die Pflanzen früh für die geringe Wurzeltrockenmasse eine hohe Sproßtrockenmasse auf. Somit hatten schlechtgedüngte Pflanzen in dieser Zeit ein größeres Sproß:Wurzel-Verhältnis. Dies spricht normalerweise gegen das Vorliegen eines Stickstoffmangels (Stulen & den Hertog 1993, siehe aber obige Argumentation von Farrar & Gunn 1996).

Unter erhöhtem CO₂ unterschieden sich die Düngungsstufen in der Sproß:Wurzel-Allokation kaum. Die Behandlungen der CO₂-Erhöhung verhielten sich damit so wie die A-NF, +Düngung Variante (siehe Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Eine Förderung des Wurzelwachstums in der „-Düngung“ blieb aus, wurden die Weizenpflanzen verdoppeltem CO₂ exponiert. Wahrscheinlich unterlagen die Pflanzen dort (A320-NF, -Düngung) keinem N-Mangel, da sie niedrigere N-Konzentrationen in ihren Blättern tolerierten.

Dieses Ergebnis widerspricht dem Standpunkt von Stulen & den Hertog (1993), daß erhöhtes CO₂ unter Umständen einen Stickstoffmangel verschärfen könne. Stulen & den Hertog (1993) argumentieren über das Sproß:Wurzel-Verhältnis und unterscheiden die CO₂-Reaktion, je nachdem, ob im Experiment eine Stickstoff- bzw. eine Wasserlimitation vorlag oder nicht. Lag keine Stickstoff-/Wasserlimitation vor, zeigte sich das Verhältnis durch CO₂-Verdopplung unbeeinflusst mit Ausnahme eines Experimentes, in dem Selbstbeschattung auftrat (nämlich Poorter et al. 1988); lag eine vor, *konnte* in manchen Experimenten keine Veränderung, in anderen *konnte* ein Abfall des Sproß:Wurzel-Verhältnisses festgestellt werden. Das zuletzt beschriebene Verhalten wurde von Stulen & den Hertog als Verschärfung eines Stickstoffmangels unter erhöhtem CO₂ gedeutet.

Bei Experimenten in Topfkultur muß man immer abwägen, ob begrenzter Wurzelraum für Ergebnisse verantwortlich sein kann (vgl. Arp 1991). Arp (1991) diskutierte den Einfluß der Topfgröße und des begrenzten Wurzelraumes auf die Photosynthese-Akklimation an

erhöhtes CO₂, indem er Daten aus Experimenten an C₃-Pflanzen analysierte: Bei einem Topfvolumen unterhalb 3,5 dm³ kam es immer zu einer Photosynthese-Inhibition, oberhalb von 12,5 dm³ trat es nie auf, zwischen 3,5 und 12,5 dm³ wurde eine intermediäre Reaktion festgestellt. Das Volumen der hier verwendeten Röhren betrug 3,1 dm³; Effekte, resultierend aus Begrenzung des Wurzelraumes, hätten somit auftreten können/müssen. Die Sorte Nandu hatte 1994 jedoch gegenüber Minaret im Jahr 1995 eine um 50% höhere maximale Wurzelrockenmasse. Innerhalb der „+Düngung“ konnten Weizenpflanzen unter erhöhtem CO₂ Sproß- und Wurzelwachstum in gleicher Weise steigern. In A320-NF, -Düngung bestand für das Wurzelwachstum immerhin eine weitergehende Reaktionsmöglichkeit, denn die maximale Wurzelrockenmasse der „+Düngung“ (zur Vollblüte) überstieg diejenige der „-Düngung“ (2,02 im Vergleich zu 1,89 g Topf⁻¹). Diese Aussagen sprechen tendenziell gegen einen Effekt der Wurzelraumbegrenzung auf das Ergebnis.

Vor dem Hintergrund von Körner's (1994) Kritik an Sproß:Wurzel-Untersuchungen muß die Bedeutung des oben formulierten Ergebnisses, daß Pflanzen der A320-NF, -Düngung Variante keinem N-Mangel unterlagen, allerdings hinterfragt werden: Körner (1994) stellt die Auftrennung pflanzlicher Biomasse in oberirdische (Sproß) und unterirdische (Wurzel) grundsätzlich in Frage und plädiert stattdessen für eine Auftrennung in funktionale Kompartimente. Denn nach Körner haben mehr als 90% der Gewebe, die der Kategorie Wurzel angehören, nichts zu tun mit Nährstoff- und Wasseraufnahme. Wurzeln, die dicker als 1-2 mm sind, dienen normalerweise der Speicherung und nicht der Stoffaufnahme. Die Wurzelrockenmasse ist demzufolge kein gutes Maß für die Wurzelreaktion auf Nährstoffmangel, sondern eher der Feinwurzelanteil, der Verzweigungsgrad der Feinwurzeln. Wegen ihres hohen Feinwurzelanteils sind Poaceen von dieser Problematik jedoch weniger stark betroffen. Dennoch gab es auch hier einen Befund, der in dieses Schema paßt: Im Institut für Agrarrelevante Klimaforschung in Müncheberg wurde 1994 eine Wurzelraumanalytik für die Sorte Nandu durchgeführt mit dem Ergebnis, daß bei CO₂-Erhöhung (A320-NF, +Düngung) die Wurzelrockenmasse zur Blüte um 55%, die Wurzellängendichte dagegen um 70% zunahm.

Eine kritische Sichtweise des hier gewonnenen Ergebnisses entsteht auch aus der Untersuchung von Stulen et al. (1994). Stulen et al. erweiterten die auf Kohlenstoff basierende Funktionale Wachstumsanalyse um Elemente aus dem Nährstoffhaushalt der Pflanze, indem sie Messungen der Trockenmasse und Stickstoffkonzentration kombinierten. In ihrer Untersuchung reagierten die Ratengrößen NAR und SAR, das ist die spezifische

Absorptionsrate der Wurzeln für Stickstoff, stärker als Allokationsparameter. In Verbindung mit erhöhtem CO₂ können physiologische Reaktionen also eine größere Bedeutung haben als Wachstumsreaktionen. In allgemeiner Hinsicht, d.h. nicht auf erhöhte CO₂-Konzentration eingegrenzt, vertritt auch Bazzaz (1997) diesen Standpunkt. Auf jeden Fall erlaubt das Fehlen einer Allokationsreaktion dann nicht den oben vorgenommenen Schluß, daß in A320-NF, -Düngung kein N-Mangel vorlag.

Insgesamt hatte erhöhtes CO₂ hier einen geringen Einfluß auf die Sproß:Wurzel-Allokation mit einer Tendenz zur Sproßförderung (im Falle der „-Düngung“). Das so formulierte Ergebnis entspricht der Auffassung von Farrar & Gunn (1996) zur Sproß:Wurzel-Allometrie unter erhöhtem CO₂. Verglichen mit der großen Zahl an Arbeiten, die den CO₂-Einfluß auf das Sproß:Wurzel-Verhältnis beinhalten und deren Ergebnisse, mehr die ontogenetische Verschiebung reflektierend, stark variieren (von einer „Abnahme“ über „Keine Veränderung“ bis hin zu einer „Zunahme des Verhältnisses“), kennen Farrar & Gunn (1996) freilich nur wenige Artikel, die den CO₂-Einfluß auf die allometrische Wachstumskonstante untersucht haben. Nach Farrar & Gunn (1996) zeugen diese aber zumeist von einem geringfügigen CO₂-Einfluß auf die Sproß:Wurzel-Allokation mit einer Tendenz zur Sproßförderung. Was das für die Weizenpflanze bedeutet, ist angesichts der oben geäußerten Kritik allerdings ungewiß. Bedenkt man, daß ein linear-allometrisches Wachstum von Sproß und Wurzel nur bis Tag 55 festzustellen war und CO₂-exponierte Pflanzen bis zu diesem Termin noch keine signifikant höhere oberirdische Trockenmasse erlangt hatten, war aus dem Ergebniszusammenhang nicht zu erwarten, daß sich die allometrische Beziehung der Organe CO₂-bedingt verschiebt.

Obwohl für die Frühphase des Weizenwachstums kaum Einflüsse auf Trockenmasse, Blattfläche und Nettoassimilationsrate durch die Ozonbegasung in A320-NF1,5 festzustellen waren, veränderte sich die für den gleichen Zeitraum ermittelte Sproß:Wurzel-Allometrie düngungsspezifisch (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Pell et al. (1994a) bieten zwar ein einfaches Reaktionsschema an, wie Sproß und Wurzel auf (Ozon-)Streß reagieren: „Das Organ, das dem Streß zuerst ausgesetzt ist, wird zur stärksten Kohlenstoffsenke. Schädigt Ozon den Photosyntheseprozess, wird der Sproß in seinem Wachstum gefördert.“ Die Schädigung der Photosynthese ist damit aber Voraussetzung für eine Reaktion der Organallometrie und diese war hier offenbar nicht gegeben. Wie es zu den ozonbedingten Allokationsverschiebungen kam, ist somit fragwürdig und kann aufgrund der Datenlage nicht geklärt werden.

IV.2.4 Reaktionen der Kohlenstoffsinken

IV.2.4.1 Die Zusammensetzung des Ertrages

Kurzzusammenfassung:

1. Die CO₂-Förderung des Ertrages war bei der Sorte Nandu vor allem bedingt durch die Kornzahl pro Ähre (in der -Dgg. ausschließlich). Der Zuwachs der Ährenzahl trug schwächer bei (in der +Dgg.). Am niedrigsten war die Steigerung des Tausendkorngewichtes. Haupteinflußfaktor für die Ährenzahl war die Düngung.
2. Die Sorte Minaret hatte bei CO₂-Begasung in A160-NF ein niedrigeres Tausendkorngewicht; wenig verändert war es in A320-NF. Den Hauptanteil an der Ertragszunahme unter erhöhtem CO₂ machte die Ährenzahl aus. Auch die Kornzahl pro Ähre stieg durch CO₂-Begasung an. Die Förderung der Ährenzahl in der höchsten CO₂-Stufe blieb bei Ozonbegasung aus. Mit zunehmender CO₂-Konzentration bildete ein größerer Anteil der Halme Ähren aus. Der CO₂-Ertragszuwachs wurde an Nebenhalmen erzielt.
3. Durch CO₂ wurde das Einzelkorngewicht kaum gefördert, teilweise sogar erniedrigt (Minaret A160-NF). Die Ertragssteigerung kam durch gesteigerte Senkenzahl zustande.

Der Ertrag einer Getreidepflanze kann nach Hay & Walker (1989, S. 159ff.) in drei Komponenten aufgespalten werden: $\text{Kornertrag} = \text{Ährenzahl} \times \text{Kornzahl pro Ähre} \times \text{Einzelkorngewicht}$ (= Tausendkorngewicht/1000). Die Größe der einzelnen Komponenten wird in verschiedenen Entwicklungsstadien festgelegt. Während des Zeitraums, der bis zur Ähren-Initiierung reicht, wird durch Anlage und Reduktionsprozesse zuerst die Ähren- und dann die Kornzahl determiniert (Hay & Walker 1989, Reiner et al. 1992 S.62ff.). In mehreren Studien hat es sich als nützlich erwiesen, die ersten beiden Komponenten des Kornertrages zu kombinieren (Hay & Walker 1989). Man erhält dadurch sofort die Senkenzahl, nämlich die Zahl der Körner pro Pflanze. Kornfüllung wird hauptsächlich betrieben von der Fahnenblatt-photosynthese (Sicher 1993), von der Ährenphotosynthese (Singh 1993) und aus intermediären Kohlenhydratreserven, die aus der Vor-Anthese stammen und im Halm lokalisiert sind (Schnyder 1993). Das Tausendkorngewicht ist abhängig von der Assimilatmenge (Rate und Dauer), die den Körnern von der Anthese bis zur Erntereife aus diesen Quellen zur Verfügung gestellt wird, aber auch von Quellen:Senken-Verhältnissen (Hay & Walker 1989, Schnyder 1993, Evans & Wardlaw 1996, Wheeler et al. 1996). Die Tatsache, daß die Ertragskomponenten in verschiedenen Entwicklungsstadien festgelegt werden, schützt vor Ertragsverlusten, denn die Komponenten können einander kompensieren. Dabei hat sich allgemein das Tausendkorngewicht als die stabilste Komponente erwiesen (Hay & Walker 1989).

So ist es zunächst nicht verwunderlich, daß eine Verbesserung der Wachstumsbedingungen durch CO₂-Begasung über die gesamte Vegetationsperiode hier (Ergebnis 3 der Kurzzu-

sammenfassung) nur eine Förderung der Senkenzahl bewirkt hat und kaum Einfluß auf das Tausendkorngewicht hatte (Ausnahme: Sorte Minaret, A160-NF). Eine Förderung hauptsächlich der Senkenzahl fanden auch Gifford (1977, 1979), Sionit et al. (1980, 1981) sowie Mitchell et al. (1996) unter kontrollierten Bedingungen und Weigel et al. (1994), Mulholland et al. (1996) in Open-Top-Kammern. Eine Analyse der Ertragskomponenten aus FACE-Experimenten liegt noch nicht vor. Ergebnisse von Pinter et al. (1996, Abb. 5) deuten aber darauf hin, daß der Weizenertrag im FACE-Experiment unter CO₂-Exposition durch die höhere Ährenzahl wuchs, was gleichbedeutend mit gesteigerter Senkenzahl ist. Welche der beiden für die Senkenzahl verantwortlichen Ertragskomponenten gefördert wurde, das war — wie hier für die beiden in verschiedenen Jahren exponierten Sorten (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung) — von Experiment zu Experiment verschieden.

Während die Temperatur in der Kornfüllungsphase bekanntermaßen einen erheblichen Einfluß auf das Tausendkorngewicht hat, hauptsächlich über den Einfluß auf die Assimilatverfügbarkeit (Hay & Walker 1989, S. 117ff., Wheeler et al. 1996), hatte erhöhtes CO₂ in diesem Experiment offenbar wenig Einfluß darauf (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). In der CO₂-Literatur überwiegen allgemein Befunde für ein unverändertes Tausendkorngewicht (Gifford 1977, 1979; Sionit et al. 1980, 1981; Weigel et al. 1994 (1 Sorte); Mitchell et al. 1996). Aber auch Befunde für ein reduziertes Tausendkorngewicht finden sich (Mulholland et al. 1997 (in der höchsten CO₂-Stufe), Weigel et al. 1994 (1 Sorte)). Experimente an Getreidearten, die ein erhöhtes Tausendkorngewicht nachwiesen, sind noch seltener (z.B. Pettersson et al. 1993 für Gerste).

Das auch hier gefundene, weitgehend unveränderte Tausendkorngewicht (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung) deutet darauf hin, daß die Senkenstärke der (Einzel-)Körner über die gesamte Kornfüllungsphase hinweg nicht zunahm. Ob das Kornwachstum unter erhöhtem CO₂ senkenlimitiert war, läßt sich nur aus der Charakteristik der Kohlenstoffquellen und -senken schließen. Eine Abschätzung dieser Charakteristik läßt sich am ehesten für A320-NF, +Düngung durchführen, da für diese Behandlung Informationen von allen Ebenen vorliegen.

Auf der „Gewebe“-Ebene deutet die Kohlenhydratkonzentration, die sich in Fahnenblättern der Haupthalme zwischen Tag 63 und 70 erhöhte, auf ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht hin (vgl. Kapitel III.2.5.6).

Für die Gesamtpflanze stehen sich bei A320-NF, +Düngung in diesem Zeitraum eine um 90% erhöhte Fahnenblattfläche (Kapitel III.2.5.1) als Kohlenstoffquelle und eine nur um 50%

erhöhte Senkenzahl (Kornzahl) gegenüber (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Die Vermutung liegt nahe, daß hier ein Ungleichgewicht bestand.

Für die Abschätzung der Kohlenstoffquelle „Fahnenblatt“ gilt es, neben der Gesamtfahnenblattfläche, auch die Photosyntheserate der Blattflächeneinheit einzubeziehen. Wenn man die Stickstoffgehalte der Fahnenblätter am Haupthalm zugrundelegt, sollte die Fahnenblattflächeneinheit trotz N-bedingter Photosynthesereduktion nach Modellrechnung immer noch eine höhere Photosyntheserate aufweisen als in A-NF (siehe Kapitel III.2.5.5). Insgesamt sprechen diese Befunde ebenfalls für ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht.

Es müssen aber noch andere Quellen der Kornfüllung (siehe oben) für eine genauere Abschätzung der Quellen:Senken-Verhältnisse in der Gesamtpflanze berücksichtigt werden. Die 1994 gemessene Ährenphotosyntheserate (A320-NF, +Düngung), als wichtige Quelle der Kornfüllung, ließ wenig Veränderung infolge CO₂-Begasung erkennen (Kapitel III.2.5.3). Zwischen Tag 63 und 70 hatte die Kohlenhydratremobilisierung aus Halmreserven 1995 noch nicht begonnen, Halme waren also zu dieser Zeit noch keine Quellen für die Kornfüllung (Kapitel III.2.4.2). Die obige Betrachtung wird durch diese beiden Resultate nicht gestört.

Für die Abschätzung wird aber neben der Senkenzahl noch die Senkenstärke der Körner benötigt: Gerade in diesem Zeitraum war das Ährenwachstum als Maß für die Senkenstärke der Körner stärker erhöht, als nach der Kornzahl (+50%) zu erwarten war, nämlich maximal um +73%. Dies widerspricht Literaturbefunden, nach denen das Kornwachstum senkenlimitiert ist (Gifford et al. 1973, Hay & Walker 1989, Evans & Wardlaw 1996). Trotz der kompensatorischen Steigerung der Senkenstärke einzelner Körner bleibt rechnerisch ein Ungleichgewicht der Kohlenstoffquellen und -senken für die Behandlung A320-NF, +Düngung bestehen.

Widersprüchliche Resultate ergaben sich für die Zeit danach, für die Zeit der Fahnenblattseneszenz: Weil sich die Schere der LAR zwischen A-NF, +Düngung und A320-NF, +Düngung (mit höheren Werten in A320-NF) immer weiter öffnete, sollte sich auch das Quellen:Senken-Ungleichgewicht zunehmend verstärkt haben. Ein Absinken der SLA, wie es typisch für eine Kohlenhydratanreicherung in Blättern ist (vgl. Poorter 1993), konnte allerdings nicht festgestellt werden (Kapitel III.2.5.2), und die Förderung der Senkenstärke von Ähren über 50% hinaus war nur temporär (vgl. nochmals Kapitel III.2.4.2). Die Widersprüche lassen sich auflösen, wenn man eine Absenkung der Photosyntheserate über die N-bedingte hinaus annimmt.

Gegen eine Beschleunigung der Seneszenz durch ein bestehendes Quellen:Senken-Ungleichgewicht, wie nach Sheen (1994) zu vermuten war, sprechen dabei folgende Resultate: Die Blattfläche wurde in A320-NF, +Düngung länger aufrechterhalten (vgl. Kapitel III.2.5.1). Die LAR erreichte in A320-NF, +Düngung während der Fahnenblattseneszenz höhere Werte (Kapitel III.2.5.2). Insgesamt sprechen die Resultate mehr für eine direkte Photosynthesehemmung durch Kohlenhydratrückstau.

Die Modellanwendung auf die Gaswechsellmessungen des Jahres 1994 zeigte für A320-NF, +Düngung ebenfalls deutlich geringere Photosyntheseraten, als aufgrund des N-Gehaltes zu erwarten waren (Kapitel III.2.5.5). Um eine vollständige Kohlenstoffbilanz aufstellen zu können, fehlen leider Informationen über Respirationsraten. Festzuhalten bleibt, daß aus dem Ergebniszusammenhang eine Reihe von Belegen dafür zusammengetragen werden konnte, daß unter erhöhtem CO₂ in der „+Düngung“ die Kornfüllungsphase für die Ausbildung einer Photosyntheseakklimation und für die Ausbildung eines Quellen:Senken-Ungleichgewichtes sensitiv war. In Zukunft gilt es darum, durch Aufnahme von A/c_i-Kurven die Reaktion der Kohlenstoffquellen in diesem Zeitraum direkt zu untersuchen.

Die von den übrigen Befunden abweichende Reaktion „Reduziertes Tausendkorngewicht in A160-NF für die Sorte Minaret“ läßt sich verknüpfen mit anderen Ergebnissen. In A160-NF war die Absolute Wachstumsrate AGR der Gesamtpflanze in der späten Ontogenie reduziert (Kapitel III.2.2). Pflanzen dieser Behandlung wiesen zur selben Zeit eine geringe NAR auf (siehe Kapitel III.2.5.2). Alles deutet auf eine Inhibition der Photosynthese während der Kornfüllung in dieser Behandlung hin. Schließlich war auch die Blattfläche gegenüber A-NF wenig verändert (vgl. Kapitel III.2.5.1).

Sortenunterschiede der Reaktion wurden für die Oberirdische Trockenmasse auf verschiedene genetische Disposition zurückgeführt. Im Falle der Ertragskomponenten ist mehr an unterschiedliche Witterungsbedingungen zu denken, die in den beiden Expositionsjahren während der für die Festlegung der Senkenzahl sensitiven Phasen geherrscht haben (siehe Hay & Walker 1989, S. 159ff.). Auch die Lage der Düngungstermine im Verhältnis zu den sensitiven Phasen wird eine Rolle gespielt haben (vgl. Hay & Walker 1989, S. 174ff.).

Wurde in Kapitel IV.2.1 für die Sorte Minaret noch ein höherer Anteil des Einzeltriebwachstums am Trockenmassen-Anstieg festgestellt, muß aufgrund des Ergebnisses 2 der Kurzzusammenfassung dieses Kapitels korrigiert werden: Das Wachstum von Nebentrieben wurde hauptsächlich durch erhöhtes CO₂ gefördert. Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung ist zudem im Hinblick auf den Haupthalm-Ertrag (kein CO₂-Effekt) verschieden von dem in

1994 an derselben Sorte gewonnenen. 1994 steigerte die höchste CO₂-Stufe in der „+Düngung“ den Ertrag am Haupthalm um 17,5% (vgl. Kapitel III.2.4.4).

Das für Minaret in Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung beschriebene „Ausbleiben einer CO₂-Förderung der Ährenzahl“, wenn mit Ozon begast wurde (A320-NF1,5; +Düngung), korrespondiert mit Ergebnissen der anderen Kapitel. Ursachen für den Ozoneinfluß auf den Ertrag sind zwangsläufig auf der Ebene der Organe in der Blattflächenausbildung zu suchen. Beide Düngungsstufen zeigten in A320-NF1,5 gegenüber A320-NF eine beschleunigte Blattseneszenz (Kapitel III.2.5.1), aber nur in der „+Düngung“ blieb unter Ozoneinfluß die Bestockungsförderung aus (Kapitel III.2.4.3), blieben Blattfläche und Trockenmasse gegenüber A320-NF zurück (vgl. Kapitel III.2.5.1, Kapitel III.2.2). Dies deutet auf eine nach Düngung differierende Reaktion der Blattflächenbildung. Es eignen sich aber auch die Verhältnisgrößen aus der funktionalen Wachstumsanalyse für eine Ursachenanalyse, da sie alle Einflüsse auf Physiologie, Morphologie, Bestandesstruktur beinhalten (Konings 1989, Dijkstra 1989). Wichtigster Unterschied der Düngungsstufen in den Verhältnisgrößen der funktionalen Wachstumsanalyse war eine in A320-NF1,5; +Düngung gegenüber A320-NF reduzierte LWR, d.h. diese Pflanzen zeigten eine veränderte Allokation und investierten weniger in ihre Blattmasse als solche der Behandlung A320-NF (siehe Kapitel III.2.5.2).

Um Ozonwirkungen zu erfassen, wurde meines Wissens eine funktionale Wachstumsanalyse noch nicht durchgeführt. Für einen Vergleich fehlen somit Experimente. Die Ozonliteratur ist weitgehend physiologisch/biochemischer Natur. Was auf höherer Ebene passiert, darüber gibt es bislang nur wenige Untersuchungen. In diese Richtung gehen die in den USA hauptsächlich an Bäumen durchgeführten ROPIS-Experimente (**ROPIS = Response of plants to interacting stresses**; Goldstein & Ferson 1994, Weinstein & Yanai 1994, Laurence et al. 1994, Pell et al. 1994a). Eine aus den Experimenten gewonnene Erkenntnis, wie Pflanzen ihre Kohlenstoffallokation auf Ozonstreß einregulieren, lautet: Schnell wachsende Pflanzen besitzen eine größere Fähigkeit, Kohlenstoff umzuverteilen und Streß so zu kompensieren (Laurence et al. 1994). Dazu waren ozonbegaste Weizenpflanzen unter erhöhtem CO₂ in der „+Düngung“ nicht in der Lage. Die Erwartung, daß die Ertragsbildung von Weizenpflanzen durch die Ozonaddition, die zu einem AOT40-Wert von ca. 60 ppm h führte, gänzlich unterdrückt würde (vgl. Kapitel II.2), ließ sich nicht bestätigen.

Obwohl die Kornqualität nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit war, soll ein wichtiges die Kornqualität betreffendes Ergebnis dieses Experimentes (Fangmeier et al. 1997) abschließend erwähnt werden: Nur in A-NF, +Düngung hatten die Körner einen zum Backen

ausreichenden Stickstoffgehalt. In Zukunft wird deswegen zu untersuchen sein, ob das Instrument heutiger Landwirtschaft eine hohe Kornqualität zu erreichen, nämlich die Ährengabe des Stickstoffdüngers (Hay & Walker 1989, Mengel 1991, Reiner et al. 1992), auch unter den veränderten Bedingungen erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration in der Lage sein wird, die Kornqualität zu sichern.

IV.2.4.2 Das Ährenwachstum

Kurzzusammenfassung:

1. In der Ähren-Trockenmasse zeigte sich eine Interaktion CO₂ x Dgg.: In A320-NF war die TM ab dem Tag 60 durch die +Dgg. signifikant erhöht. Ozon reduzierte intermediär die Ähren-TM (Vergleich A-NF1,5/A-NF); zur Erntereife bestand der Unterschied nicht mehr. Ozonbedingte Unterschiede in A320 bestanden in reduzierter TM in der +Dgg..
2. Die Ähren-RGR und damit die Senkenaktivität wurde durch CO₂ temporär erhöht. Die Förderung hielt in der -Dgg. länger an. Unter CO₂-Exposition war die Ähren-RGR in der -Dgg. anfänglich niedriger, zwischen Tag 80 und 90 höher. Dieselbe zeitabhängige Reaktion (auf Ozon) zeigte die Behandlung A-NF1,5 im Vergleich zu A-NF. Unter erhöhtem CO₂ wirkte Ozon nur geringfügig, aber über den gesamten Expositionszeitraum, negativ auf die RGR ein.
3. Vergleicht man Ähren gleicher Trockenmasse, war stets eine CO₂-Förderung des Ährenwachstums sichtbar. Ozon reduzierte in A-NF1,5 die Ähren-RGR nur bei Vorliegen einer geringen Ähren-TM.
4. Absolute Wachstumsraten und damit die Senkenstärke der Ähren wurden in der +Dgg. durch CO₂ stärker erhöht (maximale AGR (Tag 70-80): in A320-NF,+Dgg. 0,48 g Tag⁻¹, in A320-NF,-Dgg. 0,38 g Tag⁻¹, in A-NF 0,27 g Tag⁻¹). Damit nahm intermediär die Senkenstärke einzelner Körner in A320-NF,+Dgg. zu. Zwischen Tag 80 und 90 bestand in A320-NF ein düngungsbedingter Unterschied mit höherer AGR (Senkenstärke) in der -Dgg., obwohl die Blattfläche in der -Dgg. zu dieser Zeit geringer war. Ozon reduzierte die maximale AGR in A320-NF1,5.

Warren-Wilson (1967) führte die Begriffe Senkenstärke (sink strength) und Senkenaktivität (sink activity) als Bezeichnungen für die absolute bzw. die relative Wachstumsrate eines Speicherorgans in die Wachstumsanalyse ein.

Seitdem ließ sich in zahlreichen Experimenten das Senkenwachstum durch Manipulation über das aktuelle Maß hinaus steigern (Evans & Wardlaw 1996). Bei der Beantwortung der Frage, ob das Wachstum von Kohlenstoffsenken durch dort lokalisierte Prozesse limitiert ist, diente dabei — abweichend von der Warren-Wilson-Definition der Senkenstärke — das Verhältnis von aktueller zu potentieller Wachstumsrate als Maß für die Senkenstärke (Patrick in Farrar et al. 1993). Der Wert der Termini Senkenstärke und Senkenaktivität ist jedoch auch heute noch Gegenstand von Streitgesprächen (Farrar et al. 1993). Stitt — einer der schärfsten Kritiker — beanstandet beispielsweise die Suche nach „dem limitierenden Schritt“ des Sen-

kenwachstums, betont die Notwendigkeit der Kooperation aller organisatorischen Ebenen für ein Zustandekommen des Senkenwachstums, warnt davor Korrelation von Enzymaktivitäten und Wachstum mit Kausalität zu verwechseln. Stitt (in Farrar et al. 1993) bewertet die Warren-Wilson-Definition der Senkenstärke abschließend mit den Worten: „Ich kann mich dem Gefühl nicht entziehen, daß Wachstum so nicht erklärt wird, sondern nur durch einen anderen Begriff (sink strength) gewürdigt wird.“

Trotz dieser Kritik erfolgte hier eine Rückkehr zur Warren-Wilson-Definition der Senkenstärke/~aktivität. Die Rückkehr verband sich mit der Hoffnung, daß aus der zeitlich differenzierten Beschreibung des Senkenwachstums und aus deren Einbettung in den Wachstumszusammenhang, beides ermöglicht durch die funktionale Wachstumsanalyse, andere Erkenntnisse erwachsen.

Um den Verlauf absoluter Ähren-Wachstumsraten im Wachstumszusammenhang analysieren zu können, sind in Abbildung 4.1 die Absoluten Wachstumsraten für die Oberirdische Trockenmasse, für die Halm- und die Ähren-Trockenmasse noch einmal kombiniert dargestellt.

Das Wachstum aller Organe gehorchte den in Kapitel III./IV.2.2 entwickelten Gesetzmäßigkeiten für das oberirdische Wachstum. Das war ungewöhnlich und entsprach nicht der Erwartung, denn Erklärungsansätze, die für das oberirdische Wachstum (siehe dort) gelten, greifen hier nicht. Sowohl Halme als auch Ähren zeigten eine Dynamik der Senkenstärke. Das Bild war aber komplexer als das von Doehlert in Farrar et al. (1993) skizzierte, das die Senkenstärke als dynamisch mit der Quellenstärke ansieht. Es bestand eine Überlappung der Organentwicklung: Die Ähren erreichten ihre maximale AGR zwischen Tag 70 und 80, etwa 10-20 Tage später als die Gesamtpflanze. Am Tag 60 war die maximale Blattfläche schon erreicht (siehe Kapitel III.2.5.1), es wuchsen vor allem die Halme, das Wachstum der Ähren nahm erst seinen Anfang. Die maximale Ährenwachstumsrate (= maximale Senkenstärke) wurde erreicht, sobald das Wachstum der Halme als konkurrierende Kohlenstoffsinken abgeschlossen war. Dies geschah um den Tag 70. Die Absolute Wachstumsrate der Oberirdischen Trockenmasse war zu diesem Zeitpunkt nur um ein Drittel gegenüber dem Maximum abgesunken. Mitverantwortlich dafür war die Ährenphotosynthese, die die Abnahme des oberirdischen Wachstums verzögert. Das Resultat deutet außerdem darauf hin, daß die Konkurrenz der Kohlenstoffsinken Halm und Ähre hier eine größere Bedeutung für das Ährenwachstum hatte als die Tageskohlenstoffbilanz der Gesamtpflanze (AGR). Auch Kühbauch & Thome (1989) sowie Schnyder (1993) beschreiben, daß der Start der Kohlenhydratremobilisierung

aus Halmen mit dem Zeitpunkt maximalen Ährenwachstums zusammenfällt. Schnyder (1993) stellt aber fest, daß zur selben Zeit vielfach auch die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit NAR absank. Wegen der Störgröße Ährenphotosynthese läßt sich nichts über die hier erreichte NAR zu diesem Zeitpunkt aussagen. Auf jeden Fall erscheint mir die obige Argumentation über die Absolute Wachstumsrate der Oberirdischen Trockenmasse logischer als die über die NAR. Abschließend soll noch einmal ein Überblick darüber gegeben werden, wie sich das Senken-Wachstum im Wachstumszusammenhang verhielt: Aus vielfältigen Wechselbeziehungen resultierten für das Senkenwachstum gleichartige Gesetzmäßigkeiten wie für das Gesamtpflanzenwachstum. Dabei gingen Wachstum, Speicherung und Remobilisierung fließend ineinander über. Das Verhältnis der Kohlenstoffquellen und ~senken sowie die Konkurrenz zwischen Kohlenstoffsenken spielten eine maßgebliche Rolle für das Wachstum der Senken-Kategorien „Halme“ und „Ähren/Körner“.

Eine vierte Kurve ist in Abbildung 4.1 eingezeichnet. Sie wurde berechnet, indem die AGR der Halme von der AGR der Oberirdischen Trockenmasse subtrahiert wurde, und repräsentiert eine berechnete AGR der Ähren. Nur durch Remobilisierung von Strukturkomponenten aus Blättern kann es dazu kommen, daß die Kurve unterhalb der AGR Ähren verläuft (Differenz = Remobilisierung aus Blättern). Durch keinen Prozeß kann es dazu kommen, daß die Kurve oberhalb der AGR Ähren verläuft. Da dies bei der Behandlung A320-NF, +Düngung zwischen Tag 80 und 95 auftrat, ist das Verhalten dieser Behandlung fraglich. Daraus folgt weiter, daß die Verzögerung des Ährenwachstums der Behandlung A320-NF, -Düngung im Vergleich zu A320-NF, +Düngung (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung) wahrscheinlich nur ein Artefakt ist. Ein Anstieg der NAR, der in A320-NF, -Düngung konträr zu dem gegenüber der „+Düngung“ früheren Blattflächenverlust erfolgte (vgl. Kapitel III./IV.2.5.1 und Kapitel III./IV.2.5.2) kann dann nicht Ursache für das verzögerte Ährenwachstum sein. Anhand der Kurvenverläufe kann schließlich auch auf eine starke Remobilisierung aus seneszent werdenden Blättern zur Zeit maximalen Ährenwachstums geschlossen werden. Bemerkenswert ist, daß sich die Kardinalpunkte der soeben skizzierten Wachstumsbeziehungen in den verschiedenen Behandlungen glichen.

Im Zusammenhang mit einer unter erhöhtem CO₂ gestörten Balance der Kohlenstoffquellen und ~senken (siehe z.B. Farrar & Williams 1991, Stitt in Farrar et al. 1993) ist der Befund zu sehen, daß in A320-NF, +Düngung das Ährenwachstum, also die Senkenstärke der Körner, mit +73% stärker erhöht war, als nach der Kornzahl (+50%) zu erwarten war. Eine

Diskussion dieses Resultates im Ergebniszusammenhang wird in Kapitel IV.2.4.1 vorgenommen.

Bestätigt werden auf der Ebene des Ährenwachstums andere Ergebnisse, die bereits diskutiert wurden: Die späte kompensatorische Reaktion, wenn unter heutiger CO₂-Konzentration mit Ozon begast wurde, findet sich auch in den Ergebnissen dieses Kapitels in Form eines zeitlich verzögerten Ährenwachstums (Ergebnis 2,3,4 der Kurzzusammenfassung). Kompensation war in der Reaktion des annuellen, schnellwüchsigen Sommerweizens auf Ozon zu erwarten (Laurence et al. 1994, Pell et al. 1994a), blieb aber unter erhöhtem CO₂ besonders in der „+Düngung“ aus. Zu bedenken ist dabei, daß die Topfuntersetzer vor Auswaschung und N-Verlust schützten. Geht man von einer unbeeinflussten N-Aufnahme durch die Wurzeln aus und schließt eine Ozonschädigung Stickstoff-fixierender Blattenzyme aus (siehe dazu Brunschön 1990), sollte die durch Ozon in A-NF1,5 reduzierte Blattfläche einen höheren N-Gehalt aufgewiesen haben. Die intermediär erhöhte Nettoassimilation NAR deutet ebenfalls darauf hin (vgl. Kapitel III.2.5.2). Im Freiland wäre der Stickstoff z.B. von Auswaschung bedroht, das Ergebnis ist deshalb wohl nicht übertragbar.

Das Wachstumsverhalten nach dem Tag 90 soll hier gesondert diskutiert werden: In diesem Zeitraum nahm die Ähren-Trockenmasse und die Oberirdische Trockenmasse besonders in der „-Düngung“ ab und im Gegenzug die Halm-Trockenmasse zu. Im Falle der Halme ist an Probleme mit dem Funktionsverlauf zu denken. Für die über diesen Zeitraum abnehmende Trockenmassen von Sproß (Oberirdischer TM) und Ähren waren dagegen vermutlich keine mathematischen Probleme verantwortlich. Dies ließ sich einer Überprüfung der Datenpunkte entnehmen. Auch die von Fischer modellierte (1982, zit. in Larcher 1994a, Abbildung 2.69, S. 123) Korntrockenmasse fiel vor der Erntereife ab. Hinweise auf mögliche Ursachen geben Bewley & Black (1983), die Aspekte der Samenreifung detailliert erörtern. Nach Bewley & Black (1983, S.55) ist die Synthese von Speicherproteinen ein spätes Ereignis der Endospermreifung in Weizen. In Mais hält die Proteinsynthese bis zur Erntereife an (Bewley & Black 1983, Abbildung 3.6, S.55). Geht man davon aus, daß die energiebedürftige Proteinsynthese noch nach vollständigem Abbau der Photosynthesestrukturen abläuft, läßt sich der Trockenmassenabfall über Respirationsverluste erklären. Zu einer weiteren Klärung könnten sicherlich Respirationsmessungen an Körnern während der Reife beitragen, die aber hier leider nicht durchgeführt wurden. Gegen starke respiratorische Verluste in der Spätphase der Samenreifung spricht allerdings der Befund, daß der Sauerstoffverbrauch reifender Samen gemeinhin mit der Austrocknung absinkt (Bewley & Black 1983, S.83). Somit bleibt die Ursache für die

Trockenmassenabnahme unklar. In anderem Zusammenhang ist eine Klärung dieses Verhaltens ebenfalls bedeutsam. Causton & Venus (1981) argumentieren, daß pflanzliches Wachstum deterministisch sei und deshalb vorzugsweise durch eine deterministische nichtlineare Funktion zu modellieren sei, die die maximal erreichte Trockenmasse in ihren Parametern abschätzt. In Kapitel III.2.4.3 wurde bereits gezeigt, daß das Halmwachstum von Weizenpflanzen nicht deterministisch war, denn nach Erreichen einer maximalen Masse nahm die Halm-trockenmasse aufgrund der Remobilisierung intermediärer Kohlenhydratreserven wieder ab. Wenn klar wäre, daß auch die Trockenmasse von Ähren bzw. ganzen Weizenpflanzen während der Kornreife durch eine mit der Kornproteinsynthese verbundene Respiration abnimmt, würde die Argumentation von Causton & Venus (1981) weiter an Gewicht verlieren. Trockenmassen wären dann eher über flexible Funktionen, wie es die hier verwendeten Polynome sind, zu modellieren.

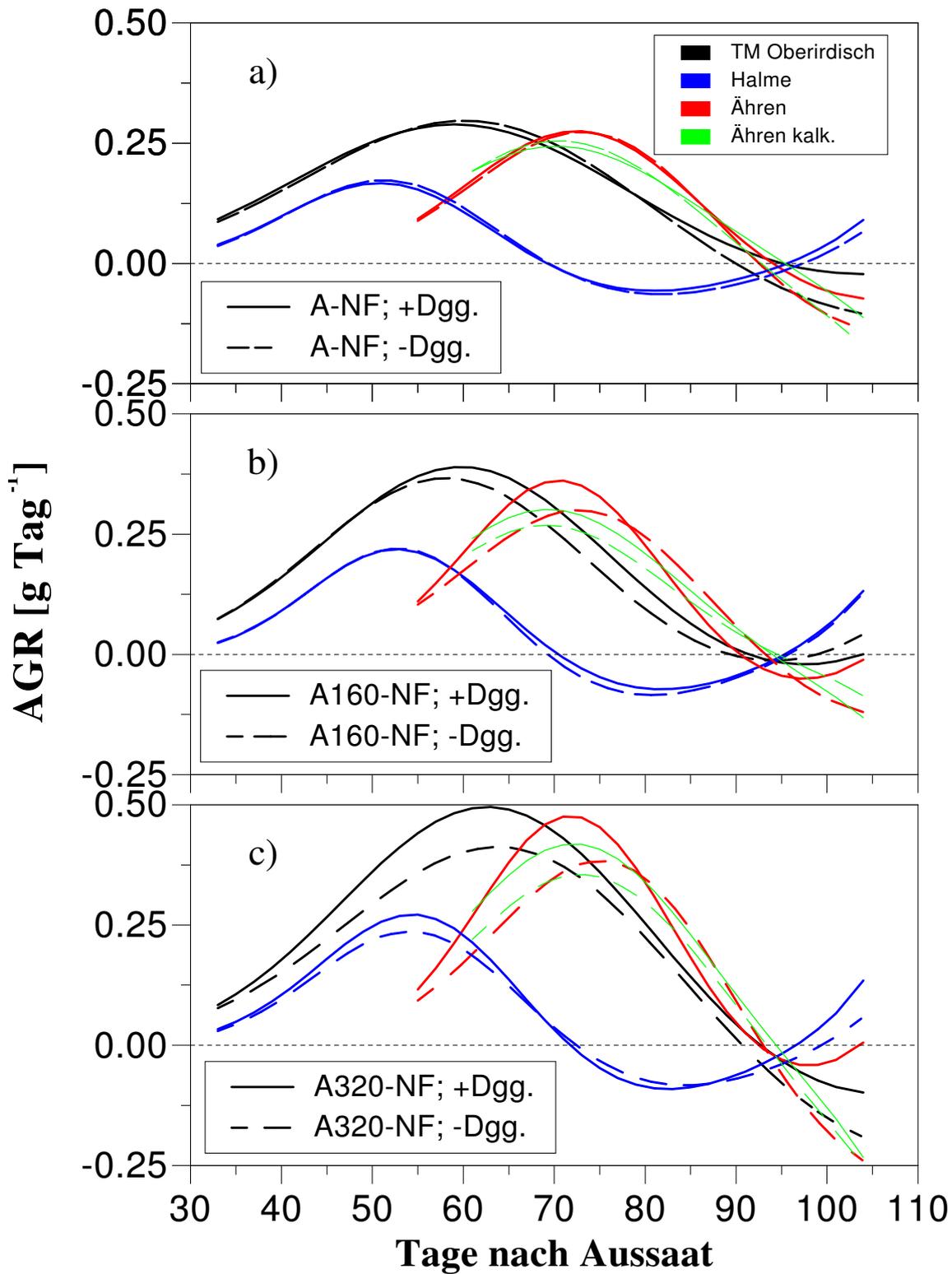


Abb. 4.1: Einfluß der Düngung auf die Absolute Wachstumsrate (AGR) der Oberirdischen Trockenmasse, der Halme und der Ähren in den Behandlungen

a) A-NF

b) A160-NF

c) A320-NF

(kalkulierte AGR Ähren: Ähren kalk. = (AGR TM Oberirdisch) — (AGR Halme)

IV.2.4.3 Das Halmwachstum

Kurzzusammenfassung:

1. Der Verlauf der Halm-Trockenmasse läßt die Phase des Wachstums und der Kohlenhydrat-Einlagerung und die der Kohlenhydrat-Remobilisierung erkennen. Eine Interaktion $\text{CO}_2 \times \text{Dgg.}$ ist sichtbar mit im Düngungsvergleich signifikanter Förderung in A320-NF, +Dgg. ab Tag 70. Halme waren in A-NF anfangs schwerer als bei CO_2 -Exposition. Durch die höchste CO_2 -Stufe wurde die maximale TM und diejenige der Endernte signifikant erhöht. In A-NF1,5 reduzierte Ozon in der +Dgg. stärker die End-TM, in der -Dgg. stärker die maximale TM.
2. Die RGR der Halm-Trockenmasse und damit die Senkenaktivität wurde durch CO_2 bis zum Tag 60 (in der +Dgg.), auf jeden Fall bis zum Ende der Wachstumsperiode gefördert. Ozon hatte einen Einfluß nur in A-NF1,5; +Dgg..
3. CO_2 erhöhte die Senkenstärke (Halm-AGR) vom Tag 40 bis zum Ende der Wachstumszeit. Maximale AGR unterschieden sich düngungsabhängig in A320-NF (Interaktion $\text{CO}_2 \times \text{Dgg.}$). In A320-NF, +Dgg. wurde mehr an Kohlenhydraten (minimale AGR) remobilisiert. Deutliche Ozonwirkungen existierten nur in A-NF1,5; In der +Dgg. wurde mehr, in der -Dgg. weniger remobilisiert.
4. Gut gedüngte Pflanzen besaßen zu allen Terminen 0,5-2,5 Halme mehr. Unter CO_2 nahm die Halmzahl zwischen Schossen und Blüte zu; zur Blüte wurde die Halmzahl dann in der +Dgg. durch CO_2 signifikant gefördert. Zur Endernte war die Bestockung unabhängig von der Begasung. In A-NF1,5; +Dgg. erhöhte Ozon die Halmzahl vor der Endernte; hier lag eine Nottriebsreaktion vor.

Die Ergebnisse des Halm-Wachstums, sowohl die der Halmtrockenmassen als auch die der Senkenaktivität (RGR) und Senkenstärke (AGR), korrespondierten mit bereits in den anderen Kapiteln diskutierten. Eine Interaktion $\text{CO}_2 \times \text{Düngung}$ wurde in allen Halm-Ergebnissen festgestellt. Der höchste düngungsbedingte Unterschied der Halmzahl trat in A320-NF auf. Gutgedüngte Pflanzen hatten hier durchschnittlich 2,5 Halme mehr (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Die späte Förderung der Halmtrockenmasse durch CO_2 (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung) deckt sich mit den in Kapitel IV.2.2 diskutierten CO_2 -und/oder Temperatur-Wirkungen auf den Keimling, die zu einer Verzögerung des Keimlingswachstums unter erhöhtem CO_2 geführt haben. In Kapitel IV.2.2 wurde das Wachstum von Nebentrieben in A-NF1,5 bereits diskutiert. In A-NF1,5; +Düngung führte das Nebentriebwachstum zu einer erhöhten Halmzahl (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung).

Nur bei den Halmen trat dagegen ein Düngungsunterschied unter Ozoneinfluß in A-NF1,5 auf (Ergebnis 1,3 der Kurzzusammenfassung). Da die Blattfläche in A-NF1,5; -Düngung stärker reduziert war als in A-NF1,5; +Düngung (siehe Kapitel III.2.5.1), ist von einer geringeren Gesamtassimilation der Blattfläche in der „-Düngung“ auszugehen. Dies könnte eine Erklärung bieten für den Düngungsunterschied der Kohlenhydrateinlagerung in Halme und der Remobilisierung aus Halmen in A-NF1,5 (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfas-

sung), denn die Kohlenhydratremobilisierung war geringer in der „-Düngung“. Weil aber auch in der „+Düngung“ die Blattfläche ozonbehandelter Pflanzen (A-NF1,5) stärker reduziert war als die der A-NF-Pflanzen, sollten Halme ozonbehandelter Pflanzen weniger Kohlenhydrate remobilisieren. Das war aber offensichtlich nicht der Fall. Aufgrund dieser Überlegungen erscheint das Ergebnis fragwürdig. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß das Ergebnis wegen des Ausfalls einer Ozon-Kammer auf einer geringen Stichprobenzahl beruht.

Indem man die negativen Halm-AGR aufsummiert und auf den erreichten Ertrag bezieht (Kombination von Kapitel III.2.4.1/III.2.4.3), kann man berechnen, wieviel die Halmreserven in den einzelnen Behandlungen zum Ertrag beitrugen. Ein Teil der Halmreserven ist jedoch sicherlich nicht remobilisiert, sondern veratmet worden. Um dies zu berücksichtigen, wurde neben einer Berechnung, die von 0% Respirationsverlusten ausging, alternativ eine mit angenommenen 30% Verlusten durch Respiration durchgeführt. In allen CO₂-Stufen trugen die Halmreserven in der „+Düngung“ 12-18% zum Ertrag bei, in der „-Düngung“ waren es in A-NF 16-23%, in A160-NF 18-26% und in A320-NF 17-24%. Ruft man sich in Erinnerung, daß Halmreserven vor Tag 70 angelegt wurden, erklärt sich der Düngungsunterschied unter erhöhtem CO₂ leicht über die in der „-Düngung“ früher abfallende Blattfläche. Keine Erklärung konnte für den Düngungsunterschied unter heutigem CO₂ gefunden werden. Bidinger et al. (1977) sowie Schnyder (1993) gaben für Weizen unter normalen Bedingungen einen Anteil der Halmreserven am Ertrag von 12% und unter heißen/trockenen Bedingungen einen von 17-44% an. Damit stimmen die hier gewonnenen Ergebnisse recht gut überein. Die höchste CO₂-Konzentration förderte bei der Weizensorte Minaret im Jahr 1995 je nach Düngung den Ertrag um 53% bzw. 31%. Die Remobilisierung der Halmreserven wurde in gleicher Größenordnung gefördert (50% in +Dgg., 25% in -Dgg.), d.h. deren Beitrag zu der Kornfüllung veränderte sich CO₂-bedingt nicht.

IV.2.4.4 Die Kohlenhydratreserven der Halme*(im Wachstumszusammenhang)*Kurzzusammenfassung:

1. Oberirdische Trockenmasse und Ertrag der Sorte Minaret waren 1994 durch CO₂-Verdopplung um 50 und 43% gesteigert. Von allen Organen zeigten Halme die höchste Trockenmassenzunahme, eine verstärkte Einlagerung und Remobilisierung, aber auch eine Längenzunahme. CO₂ förderte die Bestockung und erhöhte die Ährenzahl. Reaktionen der Blatt-TM waren gering.
2. Maximale Fructankonzentrationen in den unteren Haupthalm-Internodien und im Ährenstiel (signifikant) wurden durch CO₂ erhöht. Unter CO₂-Einfluß verzögerte sich die Auslagerung.
3. Die Gesamtmenge aller im Haupthalm eingelagerten Kohlenhydrat-Komponenten (Fructane, Saccharose, Red. Zucker) erhöhte sich durch CO₂-Begasung. Die Akkumulation von Fructanen endete unter erhöhtem CO₂ 8 Tage später.

Vergleichbar mit 1995 waren alle für das Untersuchungsjahr 1994 in Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung aufgeführten Reaktionen der Sorte Minaret auf CO₂-Verdopplung. Die Förderung von Oberirdischer Trockenmasse und Ertrag war auch im Vergleich zu Literaturangaben für andere Species (Rogers & Dahlman 1993, Poorter 1993) sehr stark. Die in der vorliegenden Arbeit hier erstmals beschriebene Längenzunahme der Halme in der CO₂-Erhöhung fanden auch Weigel et al. (1994) und Mulholland et al. (1997) in ihren Weizenstudien. Die geringen Reaktionen der Blatt-TM sprechen für ein verändertes oberirdisches Allokationsverhalten von Minaret im Jahr 1994.

Die Familie der Poaceae, der Sommerweizen angehört, zeichnet sich durch einen von Pollock & Chatterton (1988) als Fructansyndrom bezeichneten Kohlenhydratmetabolismus aus. Die Poaceen besitzen in den Vakuolen vegetativer Gewebe die Fähigkeit zur Synthese von Fructose-Polymeren, den Fructanen. Es ist bekannt, daß insbesondere Weizenhalme große Mengen an Fructanen speichern (Schnyder 1993). In Übereinstimmung damit steht, daß hier im Halm die Fructane von den gemessenen Kohlenhydrat-Komponenten die höchsten Konzentrationen aufwiesen.

Der dramatische Anstieg aller wasserlöslichen Kohlenhydratfraktionen, besonders aber der Fructane (Ergebnis 2,3 der Kurzzusammenfassung), unter erhöhtem CO₂ demonstriert die wichtige Rolle der Halme für die Beziehung der Kohlenstoffquellen und -senken in Weizen. Diese Ergebnisse stimmen überein mit dem Wissen, daß temporäre Speicherpools zwischen der Assimilatversorgung und der Senkennachfrage vermitteln (Schnyder 1993). Die Rolle der Halmreserven wurde erstmals in Studien mit Manipulation der Kohlenstoffquellen/-senken nachgewiesen: Wenn die Photosynthese durch Beschattung gehemmt wurde, wurde häufig

kein proportionaler Abfall des Korngewichts festgestellt (Schnyder (1993)); wurden andererseits Ähren entfernt, trat keine proportionale Photosynthese-Inhibition auf (Kühbauch & Thome 1989). Bislang hat sich nur ein Experiment damit auseinandergesetzt, wie die Halmreserven auf erhöhtes CO₂ reagieren (siehe die Publikationen: Dubois, Winzeler & Nösberger 1990; Winzeler, Dubois & Nösberger 1990). Die Autoren exponierten 2 Weizengenotypen 300/1000 µmol mol⁻¹ CO₂, allerdings unter künstlichen Bedingungen. Ihre Kohlenhydrat-Analyse wies für den Zeitraum 7.-23. Tag nach Anthese einen 2,9- bzw. 1,6-fachen Anstieg der Fructankonzentration im zweitobersten Internodium nach. Die Endkonzentration betrug 35/45% von der Trockenmasse, verglichen mit 25/35% unter Außenluft-CO₂. Hier konnte dagegen im zweitobersten Internodium keine Steigerung der Fructankonzentration festgestellt werden (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung).

Wegen des begrenzten Zeitraums, in dem Dubois und Kollegen ihre KH-Analysen durchführten, kann man nicht entscheiden, ob CO₂ dort auch den zeitlichen Verlauf der Fructan-Akkumulation verschob. Deshalb wurde eine verlängerte Phase der Fructaneinlagerung in Verbindung mit einer beschleunigten Remobilisierung unter erhöhtem CO₂ in der vorliegenden Untersuchung erstmals festgestellt (Ergebnis 2,3 der Kurzzusammenfassung).

Mehrere Ergebnisse stehen im Widerspruch zu den Literaturbefunden: Weder die von Schnyder (1993) wiedergegebene maximale Konzentration an wasserlöslichen Kohlenhydraten (50% TM) noch der hohe Fructananteil an den WSC (85% Fructane, 10% Saccharose) konnten hier reproduziert werden. Die Fructan-Akkumulation begann früher als von Schnyder (1993) beschrieben und endete 2-10 Tage früher als bei Schnyder. Eine Ursache für diese Abweichungen könnte in den hohen Temperaturen des Juli liegen, die laut monatlichem Witterungsbericht mit 22,4°C um 4,5°C über dem langjährigen Mittel lagen und in den Kammern mit einer Durchschnittstemperatur von 27,5°C deutlich überschritten wurden. Bekannt ist, daß hohe Temperaturen eine hemmende Wirkung auf die Fructansynthese haben (Wardlaw 1970). Auch die Fructangehalte der einzelnen Internodien-Fractionen mit höchsten Konzentrationen im untersten Internodium und geringsten im Ährenstiel waren anders als die von Kühbauch & Thome (1989) vorgestellten (höchste Konzentration im zweitobersten Internodium). Die Analyse von Kühbauch & Thome (1989) wurde allerdings erst nach der Anthese begonnen und verpaßte wahrscheinlich maximale Konzentrationen im unteren Internodium. Ebenfalls verantwortlich für den Unterschied könnten nochmals die hohen Julitemperaturen in der vorliegenden Studie sein, denn erst im Juli akkumulierten obere Internodien.

In Analogie zum vorigen Kapitel kann man abschließend den Beitrag schätzen, den die Reserven des Haupthalmes zu dessen Ertrag beitragen. Setzt man wiederum 0 oder 30% Respirationsverluste voraus, kommt man zu einem Beitrag von 6,1-8,7% unter heutiger und 10,0-14,2% unter erhöhter CO₂-Konzentration, d.h. der Beitrag der Halmreserven an der Kornfüllung erhöhte sich CO₂-bedingt. Das Resultat wurde an Haupthalmen erzielt. Wie die Ergebnisse des vorigen Kapitels demonstrieren, darf eine Verallgemeinerung nicht vorgenommen werden. Die funktionale Wachstumsanalyse des Jahres 1995, die alle Halme einbezog, erbrachte keinen Nachweis für ein solches Verhalten (vgl Kapitel III.2.4.3). Das Gleiche gilt für die 1994 festgestellte verlängerte Akkumulationsphase unter CO₂-Einfluß (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung).

IV.2.5 Reaktionen der Kohlenstoffquellen

IV.2.5.1 Das Blattwachstum

Kurzzusammenfassung:

1. Düngungsbedingte Unterschiede in der Fläche und Trockenmasse grüner Blätter traten unter erhöhtem CO₂ spät in der Ontogenie auf — mit höheren Werten in der +Dgg.. In der +Dgg. war das Blattwachstum durch CO₂ zeitlich „verzögert“. In A-NF1,5 reduzierte Ozon die Parameter intermediär und erhöhte sie spät. In A320-NF1,5 trat in der +Dgg. eine Reduktion auf.
2. Die Blattflächen-Lebensdauer (LAD) veränderte sich unter dem Einfluß erhöhter CO₂-Konzentration geringfügig. Die stärkste Förderung mit 14,4% zeigte sich im Vergleich A320-NF/A-NF, +Dgg.. Die Reaktion auf Ozon bestand durchweg in einer deutlichen Reduktion der LAD.
3. CO₂-Exposition und N-Versorgung hatten kaum Auswirkungen auf die Seneszenz. In A-NF1,5; +Dgg. war die TM seneszenten Blätter niedriger als in A-NF, in der -Dgg. war sie gegenüber A-NF nicht verändert. Unter erhöhtem CO₂ beschleunigte Ozon die Seneszenz.
4. Erhöhte CO₂-Konzentration und Düngung beeinflussten die Fahnenblattfläche interaktiv. In der +Dgg. erhöhte sich die Fläche in A320-NF gegenüber A-NF um den Faktor 1,9. Die starke Förderung fehlte bei Ozonbegasung in A320-NF1,5; +Dgg..

Die Blattflächenlebensdauer oder „leaf area duration“ (LAD) repräsentiert nach der Gleichung Trockenmasse \approx LAD x NAR (Hunt 1982, S. 39) das gesamte Potential der Pflanze Assimilation zu betreiben (Hunt 1982, Hay & Walker 1989, Hunt 1990). Gemäß der Gleichung profitierte der Weizen in der „-Düngung“ (+1% LAD) fast ausschließlich von der Erhöhung der NAR durch CO₂. Weil die Anlage von mehr Blattfläche N-bedürftig ist, kam es nur in der „+Düngung“ auch zu einer maßgeblichen Steigerung der LAD durch CO₂ (+14,4%, Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Hier profitierten die Pflanzen sowohl von der erhöh-

ten LAD als auch von der erhöhten NAR. Realisiert man die Gleichung im vorliegenden Fall, ergibt sich für die mittlere Produktivitätsrate eine CO₂-bedingte Steigerung in A320-NF, +Düngung von 30,3% und in A320-NF, -Düngung eine von 26,9%. Nach den Ergebnissen zur LAD nahm die Stickstoffversorgung zwar Einfluß auf die Ausbildung von Blattfläche. Dieses Ergebnis verdeutlicht die Rolle des Stickstoffs als Baustoff der Blattmasse (Larcher 1994a). Der geringe Unterschied der NAR im Düngungsvergleich deutet andererseits darauf hin, daß die Düngung kaum Einfluß auf die mittlere blattflächenbezogene Photosyntheserate hatte (vgl. aber im folgenden die kritische Bemerkung zur Korrelation von NAR und Photosyntheserate). Die vielfach festgestellte lineare Abhängigkeit der Photosyntheserate pro Blattflächeneinheit vom Blatt-N-Gehalt (Sage & Percy 1987b, McDonald 1989, Larcher 1994a) mag auch hier bestanden haben, war jedoch offenbar von untergeordneter Wichtigkeit für die Reaktion der Gesamtpflanze. Fälschlich geht man aber in diesem Falle davon aus, daß alle Assimilation von Blättern betrieben wird; beachtliche Kohlenstoffmengen werden jedoch von den Spelzen assimiliert (vgl. Kapitel III./IV.2.5.2 sowie Kapitel III./IV.2.5.3).

Die 27-30%ige Steigerung der NAR ist recht gut vergleichbar mit der von Poorter (1993) für eine CO₂-Verdopplung geschätzten 25-50%igen Erhöhung der Photosyntheserate, obwohl im allgemeinen nur eine Korrelation zwischen beiden Größen besteht und die Natur der NAR wesentlich komplexer ist (Lambers et al. 1989, Konings 1989, Poorter 1989). Akzeptiert man diesen Fehler, kann man die CO₂-Auswirkungen auf das oberirdische Wachstum erklären, ohne in den Widerspruch von Poorter (1993) zu geraten, für den im Modell nur eine geringfügig (2-5%) anwachsende Photosynthese zu der mittleren Wachstumssteigerung vegetativer C₃-Pflanzen von 37% führen konnte, wohingegen 25-50% Steigerung zu wesentlich höheren Biomassezuwächsen hätten führen müssen (siehe dazu auch die Einleitung).

Auf den ersten Blick scheint es ein Widerspruch zu sein, daß in der „-Düngung“ unter erhöhtem CO₂ dieselbe Blattfläche (LAD) angelegt wurde wie unter heutigem CO₂, aber trotzdem in Blättern, besonders in Fahnenblättern (siehe unten), niedrigere Stickstoffkonzentrationen auftraten. Der vordergründige Widerspruch löst sich auf, wenn man Stickstoff als begrenzte Ressource versteht, um die die stärker wachsenden Organsysteme Halme und Ähren mit den Blättern in der späten Ontogenie konkurrierten.

In der CO₂-Literatur findet die „leaf area duration“, trotz ihrer Bedeutung (Hunt 1982, Hay & Walker 1989) in der Wachstumsanalyse, wenig Beachtung. Es existiert keine einzige Weizenstudie jüngeren Datums, in der die LAD berechnet wurde. Mulholland et al. (1997, Abbildung 3) zeigen den Verlauf des Blattflächenindex LAI für ihr Weizenexperiment, in

dem in Open-Top-Kammern mit $680 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ begast wurde. Da die Fläche unter der LAI-Kurve ebenfalls der LAD entspricht, erlaubt die Abbildung eine qualitative Aussage über die LAD in diesem Experiment: Es trat unter erhöhtem CO_2 nur ein geringer Anstieg der LAD auf. Mulholland et al. haben allerdings nur mit 75 kg N ha^{-1} gedüngt, was die Vergleichbarkeit herabsetzt, das Ergebnis aber um so bemerkenswerter macht.

Eine Reihe anderer Weizenstudien dokumentieren eine steigende Blattfläche, nutzen aber nicht die funktionale Beziehung der LAD: Hocking & Meyer (1991) fanden unabhängig von der N-Versorgung eine mit der Zeit zunehmende Steigerung der Blattfläche unter verdoppelter CO_2 -Konzentration. Basierend auf dem im Jahr 1994 mit der Sorte Minaret durchgeführten Experiment, berichtet Fangmeier von einer Zunahme der Fahnenblattfläche bei Kohlendioxidverdopplung (Zuwachs maximaler Fahnenblattfläche in der +Dgg. 62%, in der -Dgg. 54%, Fangmeier et al. 1996). Der Zuwachs war in der „+Düngung“ deutlich geringer als der 1995 festgestellte 90%ige Zuwachs maximaler Fahnenblattfläche (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). An dieser Stelle sei noch einmal darauf hingewiesen, daß während dieser Zeit wahrscheinlich ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht vorlag, denn die Erhöhung der Fahnenblattfläche um 90% stand einer Zunahme der Senkenzahl um 50% gegenüber (siehe dazu die detaillierte Diskussion in Kapitel IV.2.4.1).

In Fahnenblättern der Haupthalme kam es unter erhöhtem CO_2 in beiden Dünge­stufen zu einem Absinken der N-Konzentrationen (-16% in der „-Düngung“; -24% in der „+Düngung“). Weil für den Stoffwechsel Nährstoffkonzentrationen maßgeblich sind, werden verringerte Stickstoffkonzentrationen gemeinhin mit Stickstoffmangel in Verbindung gebracht (Larcher 1994a). Mangelsymptome treten vielfach auf, wenn während der Hauptwachstumsphase die Mineralstoffaufnahme gegenüber der organischen Stoffproduktion zurückbleibt, wenn also Pflanzen zu schnell wachsen. In der Literatur werden folgende Stickstoffmangelsymptome häufig aufgeführt (Mengel 1991, Taiz & Zeiger 1991, Larcher 1994a): Kümmer- bis Zwergwuchs, Restriktion des Blattwachstums, Verschiebung des Sproß:Wurzel-Verhältnisses zu Gunsten der Wurzel, Starrtracht, Skleromorphie, Seneszenzbeschleunigung.

Ein Kümmer- bis Zwergwuchs lag unter erhöhtem CO_2 sicherlich nicht vor. Weizenpflanzen der Sorte Minaret hatten 1995 zur Erntereife je nach Düngung eine 30-50%ig erhöhte oberirdische Trockenmasse. Eine Restriktion des Blattwachstums trat in A320-NF, +Düngung nicht auf, vielmehr deutet der Befund eines Quellen:Senken-Ungleichgewichtes (siehe Kapitel IV.2.4.1) auf eine Blattflächen-Expansion hin. In A320-NF, -Düngung mit ihrer gegenüber A-NF unveränderten LAD (Ergebnis 1,4 der Kurzzusammenfassung) deutet sich

eine Restriktion des Blattflächenwachstums (nur) an. Da die Blatt-N-Gehalte vermutlich erst absanken, nachdem die Wurzeln aufgehört hatten zu wachsen, war nicht zu erwarten, daß sich das Sproß:Wurzel-Verhältnis zugunsten der Wurzel verschiebt. Damit übereinstimmend, sprechen Ergebnisse der Allometrie gegen eine Allokationsverschiebung in Richtung Wurzel durch erhöhtes CO₂ (vgl. Kapitel III./IV.2.3). Mit Symptomen der Blattmorphologie „Starrtracht und Skleromorphie“ steht vermutlich das vielfach beobachtete Absinken der SLA unter Stickstoffmangel im Zusammenhang. Gegen einen N-Mangel unter erhöhtem CO₂ in diesem Experiment spricht, daß die SLA der Sorte Minaret in A320-NF nicht absank, sondern sich tendenziell sogar erhöhte (siehe Kapitel III./IV.2.5.2). Die Konsequenz einer verfrühten Seneszenz der unteren Blattetagen ist meist eine Umverteilung des Stickstoffs aus seneszentwerdenden Blattetagen in Richtung sich neu bildender Blätter mit besserer Strahlungsausnutzung. Obgleich am häufigsten erwähnt, trat diese Reaktion nicht auf (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Vielleicht wäre das anders gewesen, wenn es sich um dichtere Bestände gehandelt hätte (siehe dazu Konings 1989). Die gegenüber der „+Düngung“ erhöhte Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit (Tag 70-80) deutet eventuell darauf hin, daß in A320-NF, -Düngung mehr Stickstoff in Richtung Spelzen verschoben wurde (Kapitel IV.2.5.2), spricht also für eine N-Umverteilung zu einem späteren Zeitpunkt.

Obwohl während der Hauptwachstumsphase (vgl. Kapitel IV.2.2) die letzte Blattgeneration (Fahnenblätter, siehe oben) also unter erhöhtem CO₂ einen niedrigeren Blatt-N-Gehalt hatte, fehlten N-Mangelsymptome in der „-Düngung“ zum größten Teil und in der „+Düngung“ ganz. Vor diesem Hintergrund ist eher von einem erniedrigten Stickstoffbedarf der Blätter als von einem N-Mangel unter erhöhtem CO₂ auszugehen. Der Stickstoffnutzungskoeffizient (nitrogen use efficiency, NUE) der Photosynthese (NUE_{ph}) stellt den wichtigsten Indikator für den Stickstoffbedarf der Blätter dar. Da der Großteil des Stickstoffs in Blättern am Aufbau des Photosyntheseapparates beteiligt ist (Sage & Reid 1994), sind Stickstoffkonzentrationen im Zusammenhang mit dem Photosynthesevermögen der Blattflächeneinheit zu sehen. Diesen Zusammenhang beschreibt die NUE_{ph}, indem die erzielte Photosyntheserate auf den Stickstoffgehalt pro Flächeneinheit bezogen wird (Sage & Percy 1987a, Sage & Percy 1987b). Der Stickstoffnutzungskoeffizient der Photosynthese dürfte prinzipiell unter erhöhtem CO₂ ansteigen. Aus Ergebnissen der Kapitel III.2.5.4 und III.2.5.5 läßt sich jedenfalls der Schluß ziehen, daß die NUE_{ph} für die Sorte Minaret in Verbindung mit dem gesunkenen N-Bedarf der Blätter unter erhöhtem CO₂ anstieg.

Das für A320-NF, +Düngung abgeleitete Quellen:Senken-Ungleichgewicht (siehe Kapitel IV.2.4.1) basierte letztlich ebenfalls auf dem reduzierten Blatt-N-Bedarf und trat auf, weil die Mineralstoffaufnahme gegenüber der organischen Stoffproduktion so spät zurückblieb (vgl. das Gesamtpflanzenwachstum, Kapitel III./IV.2.2). Ihr ausschließliches Auftreten in der „+Düngung“ könnte die Folge der unterschiedlichen vorausgegangenen Bestockungsreaktion gewesen sein.

Mehrfach wurde der Nachweis erbracht, daß CO₂ die Seneszenz auf der Ebene des einzelnen Blattes beschleunigt (Manderscheid et al. 1994, Nie et al. 1995b). Die Beschleunigung der Blattseneszenz wurde in diesen Fällen als durch erhöhtes CO₂ beschleunigte Entwicklung ausgedeutet. Auch in dem Giessener Experiment wurden Fahnenblätter der Sorte Minaret 1994 unter verdoppelter CO₂-Konzentration früher seneszent (Fagmeier et al. 1997). Die hier vorgestellten Ergebnisse zum Seneszenzverhalten ganzer Pflanzen aus dem Jahr 1995 geben zunächst keinen Hinweis darauf, daß die Gesamtblattfläche davon betroffen war (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Die Blattfläche wurde in Weizenpflanzen der Variante A320-NF, +Düngung, die sich ja stärker bestockt hatten und die höchsten Trockenmassezuwächse erreichten, länger aufrechterhalten — und dies, obwohl sich aufgrund der LAR-Befunde ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht bis zur vollständigen Blattseneszenz verschärft haben müßte und somit nach Sheen (1994) eine Kohlenhydrat-induzierte Seneszenzbeschleunigung zu erwarten war. Bezieht man die zeitliche Verschiebung der Keimlingsentwicklung (vgl. Kapitel III.2.2) ein, lag in A320-NF, -Düngung jedoch wahrscheinlich eine beschleunigte Entwicklung vor. Dem methodischen Problem, die Seneszenz verschieden großer Pflanzen zu vergleichen, wurde begegnet, indem alternativ der Prozentsatz aktuell seneszenten Blatt-TM an der gesamten Blatt-TM zeitlich dargestellt wurde. Daraus ergab sich aber kein anderes Bild. Entgegen den oben zitierten Studien, in denen eine beschleunigte Blattseneszenz als beschleunigte Entwicklung interpretiert wurde, kommen Slafer & Rawson (1997), die sich explizit mit Phyllochronen, aber auch anderen Entwicklungsaspekten von Weizen auseinandergesetzt haben, im übrigen zu dem Schluß, daß CO₂ die Entwicklung nicht beschleunigt.

Ozon richtet sich in erster Linie gegen die Blätter. Es wird durch die Stomata in das Blatt-innere aufgenommen (Tingey & Taylor 1982) und entfaltet dort seine Primärwirkungen. Ozon bewirkt primär eine Schädigung von Zellmembranen, die in ionische Ungleichgewichte und Stoffwechselstörungen mündet (Heath 1994). Eine weitere Primärwirkung besteht in dem oxidativen Angriff Ozons auf die Ribulosebisphosphat-Carboxylase, wodurch der Photosyn-

these prozeß direkt beeinträchtigt wird (Pell et al. 1994b). Daneben induziert Ozon aber auch energiebedürftige enzymgestützte Verteidigungssysteme (Kangasjärvi et al. 1994).

Wie Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung dokumentiert, hatte Ozon auch in der vorliegenden Untersuchung eine Auswirkung auf die Blattfläche, es reduzierte die LAD. Die prozentuale Reduktion der LAD war aber stets größer als diejenige der Trockenmasse. Daraus läßt sich schließen, daß die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit NAR im Mittel unter Ozoneinfluß stieg, und man kann vermuten, daß Gleiches für die Photosynthese galt (siehe oben). Dieses Resultat steht im Widerspruch zu den oben vorgestellten Primärwirkungen Ozons, die allesamt zu einem Absinken der NAR führen müßten. Zwei Sachverhalte muß man in diesem Zusammenhang in Betracht ziehen: Bildet eine Pflanze weniger an Blattfläche aus, hat die Blattflächeneinheit im Mittel einen höheren Lichtgenuß (Bestandeseffekt). Bildet eine Pflanze weniger an Blattfläche aus, erhöht sich bei ungestörter Wurzel Aufnahme und fehlender Schädigung stickstofffixierender Blattenzyme die Stickstoffkonzentration der Blattflächeneinheit, denn es gab im Experiment keine N-Verluste. Gerade der letzte Punkt sollte als experimenteller Artefakt angesehen werden. Einer Übertragung der Reaktion auf das Freiland steht entgegen, daß es im Freiland wahrscheinlich zu einer Auswaschung des Stickstoffs käme.

Resultierend aus den Primärwirkungen, ist auch bei Weizen das am häufigsten beobachtete Ozonsymptom die vorzeitige Blattseneszenz (Nie et al. 1993, Sandelius et al. 1995, Mulholland et al. 1997). In Mulholland's Experiment führte Ozonbegasung in Kombination mit Niedrig-CO₂ zu vorgezogener Blattseneszenz während des frühen vegetativen Wachstums. Hier beschleunigte Ozon die Seneszenz aber nur unter erhöhtem CO₂ (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Für heutige CO₂-Konzentration folgt aus der Kombination der Ergebnisse „erniedrigte Blattfläche“, „erhöhte mittlere NAR“, „unveränderte Seneszenz“, daß die Anlage von Blattfläche und/oder die Blattanatomie von Ozon betroffen war. Spät erfolgte unter heutigem CO₂ ein kompensatorisches Wachstum von Nebentrieben, kenntlich als späterer Abfall von Blattfläche (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung), und zwar anderer Blattfläche als der Fahnenblattfläche (Daten nicht gezeigt). Ein kompensatorisches Wachstum von Nebentrieben fanden auch Mulholland et al. (1997) unter Ozoneinfluß und Niedrig-CO₂. Pell et al. (1994a) definieren Kompensation als veränderte Kohlenstoff-Allokation in der Pflanze. Im Ozonkontext werden von Pell et al. als Kompensationsmechanismen beschleunigte Seneszenz, die in A-NF nicht auftrat, aber auch eine reduzierte Gesamtblattfläche, wie sie in allen Behandlungen mit Ozonerhöhung festgestellt wurde, genannt.

IV.2.5.2 *Verhältnisgrößen der Wachstumsanalyse*

Kurzzusammenfassung:

1. Die LWR unterlag einer Interaktion $\text{CO}_2 \times \text{Dgg.}$. Ab dem Tag 65 war in A320-NF, -Dgg. die LWR signifikant niedriger. Erhöhte CO_2 -Konzentration (A320-NF) führte dann in der -Dgg. zu einer niedrigeren LWR. Ozon steigerte in A-NF1,5 ab Tag 70 die LWR signifikant. In A320-NF1,5, +Dgg. reduzierte Ozon die LWR nicht-signifikant.
2. Die Befunde sprechen dafür, daß mit zunehmendem Alter aufwendigere Blätter mit einer geringeren SLA angelegt wurden. Alle festgestellten Behandlungsunterschiede waren nicht signifikant. Düngungsbedingte Unterschiede der SLA waren am stärksten in A320-NF — Kennzeichen für eine interaktive Wirkung $\text{CO}_2 \times \text{Dgg.}$ auf die Blattmorphologie. In A320-NF, -Dgg. waren die Blätter weniger dick und/oder weniger dicht. Ozon führte in allen Kombinationsbehandlungen zu einem Absinken der SLA.
3. Die LAR verhielt sich ähnlich wie die LWR. Das Absinken der LAR durch N-Mangel in A320-NF erfolgte allerdings schwächer als bei der LWR, weil die erhöhte SLA dem entgegenwirkte. In A320-NF, +Dgg. führte die Bestockungsreaktion zu reduzierter LAR und das längere Aufrechterhalten von Blattfläche später zu erhöhter LAR. In A-NF1,5 prägte die SLA-Reaktion auf Ozon auch diejenige der LAR und sorgte v.a. für ein intermediäres Absinken der LAR gegenüber A-NF. Unter erhöhtem CO_2 wurde die LAR durch Ozon erniedrigt.
4. Der Verlauf der NAR erklärt sich, wenn man die Ährenphotosynthese berücksichtigt, die in der Wachstumsanalyse fälschlich der Blattfläche zugerechnet wird. In A320-NF hatte die -Dgg. intermediär eine etwas geringere und spät eine signifikant größere NAR als die +Dgg. CO_2 erhöhte die NAR in A160-NF nach einer Anfangsphase bis zum Tag 60 signifikant — danach nicht mehr. Im Gegensatz dazu wird die NAR in A320-NF fast über den gesamten Zeitraum signifikant gefördert und zwar um einen konstanten Betrag. In beiden CO_2 -Behandlungen steigerte Ozon intermediär die NAR.

In den vergangenen Jahren ist eine beachtliche Anzahl von Veröffentlichungen erschienen, die sich mit den Unterschieden schnellwüchsiger, auf nährstoffreichen Standorten wachsenden Arten und langsamwüchsiger, auf armen Standorten lebenden Arten befassen, wie sie die Wachstumsanalyse aufdecken kann (Poorter 1989, Lambers & Poorter 1992, Pons et al. 1994, van der Werf 1996). Nach den Ergebnissen dieser Veröffentlichungen erreichen auf nährstoffreichen Standorten lebende Arten eine höhere Wachstumsrate, weil sie dünnere, weniger dichte Blätter anlegen und so mit weniger Aufwand eine größere Blattfläche pro Gesamttrockenmasse aufbauen können. Sie besitzen also eine höhere SLA und eine höhere LAR als langsamwüchsige Arten. Die Produktivitätsrate ihrer Blattflächeneinheit ist dabei, bedingt durch die Blattanatomie, niedriger. Dieser Sachverhalt ist verantwortlich für die negative Korrelation von relativer Wachstumsrate RGR und Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit NAR, die in diesen Studien gefunden wurde (Lambers et al. 1989, Konings 1989).

Nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen, in denen der Zusammenhang zwischen den in der funktionalen Wachstumsanalyse gebräuchlichen Verhältnis- und Ratengrößen und der

Nährstoffversorgung als prägendem Standortfaktor verdeutlicht wurde, sollen die eigenen Ergebnisse diskutiert werden.

An den Anfang wird die Diskussion der Ozoneffekte unter heutigem CO₂ gestellt. Zwei Faktoren sind dabei zu berücksichtigen: Eine der beiden Kammerwiederholungen fiel aufgrund eines Ozonunfalls aus. Es werden also eigentlich nur Kammereffekte beschrieben, die auf einer geringen Wiederholungszahl beruhen. Leider beziehen sich die Größen der funktionalen Wachstumsanalyse LAR, LWR, NAR auf die oberirdische Trockenmasse. Nur wenn die Sproß:Wurzel-Allometrie sich nicht verschob, sind behandlungsabhängige Unterschiede für die frühe Ontogenie (lineare Allometrie bis Tag 55) korrekt wiedergegeben. In A-NF1,5 konnte wegen des Kammerausfalls keine Analyse der Allometrie durchgeführt werden und für A320-NF1,5 bestehen Zweifel, ob sich die Allometrie verschob. Bei einem ungefähren Sproß:Wurzel-Verhältnis von 10:1 zur Endernte werden die so eingeführten Fehler natürlich mit der Zeit vernachlässigbar.

Die Ozonreaktion hatte hier einen dreiphasigen Verlauf:

Phase 1 (Tag 33-40) erreichten die Pflanzen schon mit einer geringeren oberirdischen Trockenmasse, sei es als Folge verschiedener Kammertemperaturen, sei es als Folge einer frühen Ozonschädigung (vgl. Kapitel IV.2.2). Vor Eintritt in diese Phase traten hohe Ozonkonzentrationen an Tag 9 und 10 auf — mit Ozonstundenmitteln oberhalb von 80 nmol mol⁻¹, die zu einer Ozonschädigung geführt haben könnten. In Phase 1 besaßen ozonbehandelte Pflanzen eine höhere LAR und eine höhere SLA als Kontrollpflanzen. Eine Auftragung der LAR bzw. SLA gegen die oberirdische Trockenmasse (nicht gezeigt) erwies, daß dies kein Größeneffekt war. Wie oben für die schnellwüchsigen Species ausgeführt, setzte diese Reaktion die ozonbehandelten Pflanzen in die Lage, trotz geringerer TM annähernd gleiche absolute Wachstumsraten wie Pflanzen der A-NF-Behandlung zu erreichen. Dies könnte man nach Larcher (1994a, S.256, Abb. 6.1) deuten als vollständige Erholung auf einen zurückliegenden Ozonstreß. In Kenntnis der Gesetzmäßigkeiten pflanzlichen Wachstums (vgl. Kapitel III./IV.2.2) muß man diese Sichtweise jedoch ablehnen. Wenn kleinere Pflanzen — absolut gesehen — gleich schnell wachsen, handelt es sich um eine aktive Reaktion, die über eine Erholung hinausgeht. Die Relative Wachstumsrate ozonbehandelter Pflanzen war in dieser Phase jedenfalls höher, so gesehen wuchsen diese Pflanzen also besser. Die Reaktion war jedoch insgesamt nur von kurzer Dauer, weil innerhalb der Phase 1 bei A-NF und A-NF1,5 ein Trend zur Egalisierung von SLA und LAR bestand.

Mit Tag 40 traten die Pflanzen in Phase 2 (Tag 40-70) ein, die gekennzeichnet war durch ein Absinken von Blattfläche, LAR und SLA (nicht signifikant) der Ozonbehandlung unter die der Kontrolle und durch einen Anstieg der NAR („intermediär“ in Ergebnis 2,3,4 der Kurzzusammenfassung). Eine solche Reaktion ähnelt derjenigen von langsamwüchsigen Arten in den Studien der Kapiteleinleitung und hatte entsprechende Konsequenzen für das Wachstum. Nach Larcher (1994a, S.255ff.) müßte man für diese Zeitspanne einen Ozonstreß diagnostizieren. Im Widerspruch dazu fällt der Beginn der Phase aber in eine Zeit niedriger Ozonkonzentrationen. Hohe Konzentrationen fanden sich witterungsbedingt erst wieder zwischen Tag 55 und der Erntereife. Die soeben skizzierte Reaktion der Weizenpflanzen wird für die Ozonaufnahme und Ozonentgiftung bestimmte Folgen haben. Dijkstra (1989) nimmt Stellung zu den möglichen Ursachen, die einer Reduktion der SLA zugrundeliegen können. In Frage kommen eine Akkumulation von Kohlenhydraten in den Blättern sowie eine Zunahme der Blattdicke und/oder -dichte. Ein Einfluß der Blatt-Kohlenhydrate auf die SLA ist nach Kapitel III.2.5.6 wahrscheinlich vernachlässigbar ist. Insofern läßt sich der SLA-Effekt wohl zum größten Teil auf eine Zunahme der Blattdicke und/oder -dichte zurückführen. Eine Zunahme der Blattdicke und/oder der Blattdichte könnte einen Einfluß auf die Größe interner Oberflächen, auf das Verhältnis Spaltöffnung/interne Oberfläche haben, und so den blattflächenbezogenen Ozonfluß modifizieren. Die Blätter sind wohl stickstoffreicher gewesen, ersichtlich an der höheren NAR. Wahrscheinlich als Folge des NAR-Anstiegs, respektive Photosynthese-Anstiegs, standen den Blättern für Reparaturen entstandener Ozonschäden mehr energiereiche Verbindungen zur Verfügung (vgl. Kapitel III.2.5.6 zu den Kohlenhydratgehalten). Möglich wäre auch eine bessere Ausstattung der stickstoffreicheren Blätter mit Reparaturenzymen. Diesen Argumenten zufolge müssen die Veränderungen als eine Schutzreaktion des Weizens vor Ozon gesehen werden. Diese Schutzreaktion verursachte den Weizenpflanzen physiologische Kosten (vgl. Bazzaz 1997) und wurde von ihnen mit geringerem Wachstum erkaufte. Auffällig war die stärkere Beeinträchtigung der Blattflächenentwicklung in A-NF1,5; -Düngung mit stärkerer Reduktion der SLA — ein Befund, der einerseits die obige Argumentation bestätigt und andererseits eine wichtige $O_3 \times N$ -Interaktion verdeutlicht.

Die Phase 3 (Tag 70 - Ende) war durch das kompensatorische Wachstum der Nebentriebe (vgl. Kapitel IV.2.5.1) geprägt, das auch signifikante Auswirkungen auf die LAR, LWR hatte. Unerwartet war das Zurückfallen der NAR ozonbehandelter Pflanzen gegenüber der Kontrolle in dieser Phase (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung), dessen Ursache im folgenden erläutert werden soll. Die plausibelste Erklärung für das Verhalten ist, daß an den spätwachsenden

Nebentrieben aufgrund des Bestandes-Beschattungseffektes eine geringere Photosyntheseleistung erbracht wurde. Das Verhalten der NAR war in dieser Phase allerdings stark geprägt durch die Ährenphotosynthese (siehe unten). Als Ursache wäre somit auch eine niedrigere Ährenphotosynthese an den nachwachsenden Nebentrieben denkbar.

Ozonwirkungen unter erhöhtem CO₂ unterschieden sich von denen unter heutigem CO₂ in mehrfacher Hinsicht, aber es gab auch Ähnlichkeiten mit der Phase 2 in A-NF1,5, was die Steigerung der NAR und das Absinken der SLA anbelangt (Ergebnis 2,4 der Kurzzusammenfassung). Keine Beeinträchtigung des Wachstums durch Ozon fand hier in der frühen Ontogenie statt. Dabei ist aber zu beachten, daß Pflanzen in A320-NF schon schlechter gewachsen waren als in A-NF. Die oben beschriebenen frühen Veränderungen von LAR und SLA blieben ebenfalls (besonders in der „+Düngung“) aus. Ergo existierte eine Phase 1 der Ozonreaktion nicht. Reaktionen, wie sie für Phase 2 in A-NF1,5 typisch waren, fanden auch unter erhöhtem CO₂ statt, aber wiederum in düngungsspezifischem Ausmaß (O₃ x N-Interaktion). In der „+Düngung“ fand sich die geringste Reduktion der SLA und als wichtiger Unterschied zu allen anderen Ozonbehandlungen eine reduzierte LWR (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung), d.h. es wurde von diesen Pflanzen weniger in Blatttrockenmasse investiert. Die oben als Schutz interpretierte Reaktion blieb also weitgehend aus. Möglicherweise geschah deshalb in A320-NF1,5; +Düngung keine Kompensation. Vielleicht war dies auch die wichtigste Ursache für die signifikante Reduktion von oberirdischer Trockenmasse und Ertrag zur Endernthe. In der „-Düngung“ hatten Phase 2-Veränderungen (reduzierte SLA, LAR) trotz fehlenden kompensatorischen Nebentrieb-Wachstums kaum Einfluß auf die Oberirdische Trockenmasse und Ertrag der Endernthe. Daraus läßt sich der Schluß ziehen, daß ein stärkerer Zuwachs der NAR hier entgegenwirkt haben muß.

Die vorliegende Untersuchung ist der erste Versuch, sämtliche Konzepte der funktionalen Wachstumsanalyse auf ozonbehandelte Pflanzen anzuwenden. Für einen Vergleich fehlen somit Experimente weitgehend. Auf jeden Fall erscheint Allen's Argumentation, der Stomatenschluß unter erhöhtem CO₂ schütze vor Ozon (Allen 1990) und löse eine Interaktion aus, vor dem Hintergrund der hier gewonnenen Ergebnisse zu einfach; sie trifft hier einfach nicht zu. Mit Mooney & Winner's Konzepten, wie Ozon das Allokationsgeschehen modifiziert (Mooney & Winner 1989), lassen sich die Ergebnisse ebenfalls nicht zur Deckung bringen, obwohl die Erhöhung der Ozonkonzentration hier massive Auswirkungen auf die Allokation hatte.

Bevor eine Diskussion des Verhaltens in der höchsten CO₂-Stufe begonnen wird, soll kurz auf A160-NF eingegangen werden, denn es traten hier ähnliche Reaktionen auf wie unter

Ozon (Phase 1,2). Beide A160-NF-Kammern waren gegenüber dem Meßcontainer gelegen und sogen ihre Luft von da an. Die Kammern könnten folglich über Leckagen aus dem Container ozonbeeinflusst gewesen sein. Stundenmittel der Ozonkonzentration lagen in den beiden Kammern am Tag 11 mit 60 nmol mol^{-1} für 6 Stunden um 20 nmol mol^{-1} höher als in den anderen Kombinationsbegasungen, dies zeigte eine vergleichende Analyse. Dieses einmaliges Ozonereignis, das den Keimling früh in der Ontogenie traf, müßte lebenslange Auswirkungen gehabt haben. Andernfalls wäre das Verhalten unverständlich.

Die höchste CO_2 -Stufe bewirkte fast über den gesamten Expositionszeitraum eine Förderung der Produktivitätsrate einer Blattflächeneinheit NAR um einen konstanten Betrag (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Auf den ersten Blick deutet dieses Resultat auf ein Fehlen von Photosyntheseakklimation hin. Es steht damit im Widerspruch zu Ergebnissen der physiologisch/biochemischen Ebene. Kernparameter der A/c_i -Kurven waren ja linear von dem Blatt-N-Gehalt abhängig; damit war auch die Photosynthese (wahrscheinlich linear) abhängig vom Blatt-N-Gehalt. Stickstoffkonzentrationen der Blätter aber waren in der späten Ontogenie niedriger, und es muß folglich zu einer Inhibition der Photosyntheserate gekommen sein. Wegen des ansteigenden Verlaufs sank die relative Förderung der NAR durch CO_2 möglicherweise mit der Zeit ab. Mit dieser Annahme ließe sich der Widerspruch auflösen. Das Problem, daß in der Größe NAR fälschlich der Blattfläche alle Assimilation zugeschrieben wird (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung), steht jedoch einer schlüssigen Interpretation entgegen. Das Problem ist ebenfalls bedeutsam, will man klären, wie die späte signifikante Förderung der NAR in der „-Düngung“ gegenüber der „+Düngung“ zustandekam (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung), zumal hierbei oben beschriebene Korrelationen verletzt wurden. In A320-NF hatten nämlich zu dieser Zeit schlecht gedüngte Pflanzen eine höhere NAR, SLA, aber eine geringere LAR, LWR als gutgedüngte (vgl. Ergebnis 1-4 der Kurzzusammenfassung). Nimmt man die Ergebnisse „früherer Abfall der Blattfläche in der -Düngung“ und (trotzdem) zu gleicher Zeit „fast identische Absolute Wachstumsraten für die Oberirdische Trockenmasse im Düngungsvergleich“ hinzu, bleibt nur der Schluß, daß die Ährenphotosynthese in der „-Düngung“ höhere Werte erreichte. Dies könnte durch eine N-Umverteilung aus seneszent werdenden Blättern zugunsten der Spelzen in der „-Düngung“ erfolgt sein. Insgesamt machen die Befunde aufmerksam auf die Rolle der Spelzenphotosynthese als zeitlich gesehen letzte Möglichkeit, die Kornfüllung zu regulieren.

In der CO_2 -Verdopplung wurde indes eine höhere NAR erreicht, ohne daß SLA und LAR die kapiteleingangs beschriebenen Gegenbewegungen machten, d.h. Korrelationen der Raten-

und Verhältnisgrößen wurden im Vergleich heutiger/verdoppelter CO₂-Konzentration gesprengt.

Daß sich in der späten Ontogenie die spezifische Blattfläche SLA in A320-NF, +Düngung gegenüber heutiger CO₂-Konzentration wenig veränderte und es in der „-Düngung“ sogar zu einem Anstieg der SLA kam (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung), ist bemerkenswert und widerspricht Literaturbefunden. Gemeinhin besteht nämlich eine positive Korrelation zwischen SLA und N-Konzentration in der Pflanze (McDonald 1989). McDonald interpretiert dieses Verhalten als Reaktionsmöglichkeit der Pflanze, bei geringer N-Versorgung den Stickstoffgehalt pro Blattflächeneinheit aufrechtzuerhalten. Obwohl Fahnenblätter, bezogen auf die Trockenmasse, hier eine um 16-24% reduzierte Maximalkonzentration an Stickstoff aufwiesen, reagierten die Pflanzen gleichzeitig nicht oder sogar entgegen der Erwartung mit ihrer SLA. Der Konzentrationsabfall bezogen auf die Blattfläche war somit noch größer. Im Widerspruch zu McDonald (1989, siehe oben) versuchten Weizenpflanzen bei geringer N-Versorgung unter erhöhtem CO₂ also nicht, den Stickstoffgehalt pro Blattflächeneinheit aufrechtzuerhalten. Häufig wurde eine vermehrte Akkumulation von Kohlenhydraten in den Blättern unter erhöhtem CO₂ für einen SLA-Rückgang verantwortlich gemacht (Poorter 1993). Im Gegensatz dazu verdoppelte die höchste CO₂-Stufe hier annähernd die Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate in Fahnenblättern, ohne daß die SLA anstieg („+Düngung“). Auch für Weizen ist ein SLA-Rückgang dokumentiert (Neales & Nicholls 1978, du Cloux et al. 1987, beides Untersuchungen unter kontrollierten Bedingungen). In Open-Top-Kammer-Experimenten zeigte sich die SLA hingegen unverändert oder gesteigert, speziell was Fahnenblätter angeht (unverändert: Hocking & Meyer 1991, Mulholland et al. 1997; gesteigert: Weigel et al. 1994, Sorte Turbo). Damit steht das in diesem Experiment gewonnene Ergebnis in Übereinstimmung. Insgesamt läßt sich die CO₂-Reaktion anhand der Ergebnisse in den Verhältnisgrößen nicht als eine Reaktion auf einen CO₂-induzierten N-Mangel verstehen. Sie steht vielmehr im Zusammenhang mit dem geänderten Blatt-N-Bedarf unter erhöhtem CO₂ (siehe oben).

Weizenpflanzen zeigten unter erhöhtem CO₂ (A320-NF) oberirdisch eine veränderte Allokation. Dieses Verhalten widersprach der Erwartung. Die wenigen Autoren, die sich dazu äußern, vertreten die Ansicht, daß sich die oberirdische Allokation durch CO₂ nicht verschiebt. Hier ergaben sich unter erhöhtem CO₂ in A320-NF düngungsbedingte Unterschiede in der LWR mit absinkendem Verhältnis in der „-Düngung“, zurückzuführen auf die in dieser Behandlung höhere SLA (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung). Im Zusammenhang mit

den Kohlenhydratergebnissen in Fahnenblättern der Haupthalme (Kapitel III.2.5.6) sind die Effekte auf die LAR in A320-NF, +Düngung interessant. Die in dieser Behandlung aufgetretene Bestockungsförderung stellte gemäß Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung eine Investition dar, die vorübergehend zu einer reduzierten LAR führte und erst später in Form von mehr Blattfläche und höherer LAR rückerstattet wurde. Diese Reaktion hätte nach der Kapiteleinführung auch in der späten Ontogenie noch zu einer hohen CO₂-Wachstumsförderung führen müssen, wenn dem nicht physiologische Grenzen gesetzt waren.

Auf der physiologischen Ebene sprechen die abgesunkenen Stickstoffgehalte der Fahnenblätter in Verbindung mit der Stickstoffabhängigkeit der Kernparameter des Photosynthesemodells (vgl. Kapitel III./IV.2.5.5) für eine stickstoffbedingte Hemmung der blattflächenbezogenen Photosyntheserate in der höchsten CO₂-Stufe. Verschiedene Ergebnisse der Organwachstumsebene, aber auch Befunde zur SLA (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung) deuten ferner auf eine noch stärkere durch ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht bedingte Hemmung der blattflächenbezogenen Photosyntheserate hin (vgl. dazu auch Kapitel IV.2.4.1). Es lagen also höchstwahrscheinlich physiologische Grenzen vor.

Poorter (1993) hat gleichfalls den Einfluß verdoppelter CO₂-Konzentration auf die hier vorgestellten Parameter der Wachstumsanalyse untersucht. Er tat dies allerdings nur über einen Zeitraum von 17 Tagen hinweg. Er exponierte für die Untersuchung Keimlinge von 10 Species mit unterschiedlicher relativer Wachstumsrate unter kontrollierten Bedingungen (Nährlösung, Tageslänge: 14 Stunden, Photonenflußdichte: 270 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Die NAR erhöhte sich in Poorter's Studie um 19%, die LAR sank um 6,5% und die SLA um 8% ab. Nach Poorter sorgte ein erhöhter Kohlenhydratgehalt in Blättern für den SLA-Abfall. Angesichts der geringen Lichteinstrahlung erscheint dies allerdings zweifelhaft. Die Allokation in Blatttrockenmasse (LWR) erwies sich in dieser Studie als unbeeinflusst vom CO₂. Damit reagierten die genannten Parameter ganz anders als in der hier vorliegenden Studie. Diese Diskrepanz der CO₂-Reaktion beruht sicherlich z.T. auf dem Unterschied „Kontrollierte Bedingungen“-„Freilandnahe Bedingungen“.

IV.2.5.3 Der Gaswechsel von Blättern und Ähren

Kurzzusammenfassung:

1. Bei der Weizensorte Nandu kam es unter feuchten Bedingungen zu einer starken Förderung der Blattphotosynthese durch erhöhtes CO₂ um 7,5 μmol m⁻² s⁻¹ in der +Dgg. und um 5 μmol m⁻² s⁻¹ in der -Dgg.. Unter trockenen Bedingungen schlossen unter erhöhtem CO₂ die Stomata soweit, daß nur in der +Dgg. noch eine Steigerung der Assimilationsrate um 4,2 μmol m⁻² s⁻¹ festgestellt wurde.

Unter heutiger CO₂-Konzentration trat in der -Dgg. eine stomatäre Kompensation auf. Die Pflanzen arbeiteten mit weiter geöffneten Stomata und höherer Substratkonzentration am Carboxylierungsort und erreichten so dieselbe wie bzw. eine höhere Photosyntheserate als in der +Dgg. (bei höherer Transpirationsrate).

In A-NF1,5 zeigte sich die Photosyntheserate durch Ozon unter den trockenen Meßbedingungen (nur hier lagen Meßwerte vor!) geringfügig verändert (-1 μmol m⁻² s⁻¹). Ein Stomataschluß fehlte in der Kombinationsbegasung mit erhöhtem CO₂ und Ozon, entsprechend förderte Ozon dort die Photosynthese

2. CO₂ förderte in der +Dgg. nur die maximale Blattassimilation der Sorte Minaret um 12,5 μmol m⁻² s⁻¹. In der -Dgg. förderte CO₂ die Photosynthese in einem größeren Bereich; die Steigerung war mit 11,5 μmol m⁻² s⁻¹ maximal für höchste Photosyntheseraten. Begleitet war die Photosyntheseförderung in beiden Düngungsstufen von einem CO₂-induzierten Stomataschluß.

In beiden CO₂-Stufen lag die Photosyntheserate in der -Dgg. tiefer (0-5 μmol m⁻² s⁻¹). Die größere Stomataleitfähigkeit in der -Dgg. stellt eine Gegenreaktion dar, die nicht ausreichend war, ein Absinken der Photosynthese zu verhindern.

Unter Außenluft-CO₂ führte Ozonbegasung zu einem Absinken der Photosynthese um 0-2 μmol m⁻² s⁻¹ und zu einem Stomataschluß. Dagegen erhöhte Ozon stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheserate (+ 0-3 μmol m⁻² s⁻¹) unter erhöhtem CO₂.

3. Die Ährenphotosynthese bei der Sorte Minaret war geprägt durch die Atmungsprozesse der Körner: Der Lichtkompensationspunkt betrug 200-400 μE m⁻² s⁻¹ und das Verhältnis Respiration/lichtgesättigte Photosynthese 1:1,75.

Eine Reduktion maximaler Stomataleitfähigkeiten trat bei CO₂-Anreicherung auf – stärker in der +Dgg., schwächer in der -Dgg.. Erhöhtes CO₂ förderte die Ährenphotosynthese nur in der -Dgg. um ca. 8 nmol CO₂ s⁻¹. Ozonbegasung führte in A-NF1,5 zu einem massiven Stomataschluß und reduzierter Photosynthese, in A320-NF1,5 dagegen zu einem leichten Stomataschluß ohne Folgen für die Photosynthese.

Will man die Auswirkung erhöhter Kohlendioxidkonzentration auf die Photosyntheseleistung erfassen, stehen prinzipiell zwei Vorgehensweisen offen. Entweder nimmt man A/c_i-Kurven auf, paßt ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell an und vergleicht die Modellparameter (z.B. Harley et al. 1992) oder man vergleicht Photosyntheseraten bei der jeweiligen Wachstums-CO₂-Konzentration. Bei der zuletzt genannten Praxis sieht man sich konfrontiert mit der Fülle von Problemen, die mit Gaswechselfmessungen im Feld verbunden sind (Watts 1977, Schulze & Hall 1982). Die miteinander korrelierenden Gaswechselfparameter, Photosyntheserate und stomatäre Leitfähigkeit (Schulze & Hall 1982), sind abhängig von dem Systemzustand (Blattwasserpotential, Blatt-N-Gehalt, evtl. Blattkohlenhydratgehalt,

Lösch & Schulze 1994, Fichtner et al. 1994, Pereira 1994) und neben der CO_2 -Konzentration (Morison 1987, Long et al. 1993) von einer Reihe variabler, zudem untereinander abhängiger Umweltfaktoren (Lichteinstrahlung, Temperatur, Wasserdampfsättigungsdefizit, Sharkey & Ogawa 1987, Larcher 1994b, Cowan 1994). Gaswechselfparameter sind aus diesem Grunde hochvariabel. Das Photosyntheseverhalten gegenüber dem komplexen Faktorenbündel wird dabei vom Reaktionsverhalten gegenüber Änderungen eines einzelnen Faktors abweichen (Larcher 1994a). Um überhaupt quantitative Aussagen machen zu können, sind folgende einander ergänzende Strategien zu verfolgen: Einschränken des Datensatzes (auf Lichtsättigungsmessungen), Aufsplitten des Datensatzes (feucht-kühle versus trocken-heiße Meßbedingungen) und die Anwendung verteilungsunabhängiger graphischer Vergleiche, wie von Chambers et al. (1983) beschrieben. Letzten Endes sind alle genannten Strategien nur „Krukken“ für den Umgang mit der hohen Variation der Meßwerte. Ihnen ist der Einsatz eines kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells unter Einbeziehung aller relevanten Faktoren in jedem Fall vorzuziehen.

Insgesamt sind die hier vorgestellten Ergebnisse mit Vorsicht aufzunehmen, vor allem weil über den Systemzustand zu den einzelnen Meßzeitpunkten 1994 kaum Informationen vorlagen. Angesichts der Hitze und Lufttrockenheit in den Kammern, die offenbar auf die Ergebnisse Einfluß nahmen (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung, CO_2 -Einfluß), ist es problematisch, daß über das Blattwasserpotential nichts bekannt war. Was nützt es, für die verschiedenen Düngevarianten Unterschiede im Photosynthesevermögen festzustellen und sie nicht, wie bei den A/c_i -Kurven versucht, auf unterschiedliche Blatt-N-Gehalte beziehen zu können. Die Datenstruktur erschloß sich deshalb zum Teil erst bei Anwendung des kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells (siehe Kapitel IV.2.5.5). Die Schranke zwischen Blattphotosynthese und Wachstum kann ohnehin letztlich nur das zeitliche Integral eines Bestandesgaswechsel-Modells (Beyschlag et al. 1994) in Verbindung mit einem Allokationsmodell (Farrar 1989, Bastow-Wilson 1988 zit. in Fichtner et al. 1994) überwinden.

Nach diesen einleitenden Worten soll mit der Besprechung der Blattgaswechsel-Ergebnisse begonnen werden.

Obwohl es vermutlich in der Meßperiode bereits zu einem Abfall des Blatt-N-Gehalts unter erhöhtem CO_2 gekommen war, zeigten die Weizenpflanzen eine CO_2 -bedingte Stimulation der Blattphotosyntheserate (Ausnahme: Sorte Nandu „-Düngung“ bei Lufttrockenheit). Weil sich die Verteilungstypen der Gaswechseldaten in den beiden CO_2 -Varianten ähnelten, gelang es bei der Sorte Nandu, „zuverlässige“ (siehe oben) quantitative Aussagen zum

CO₂-Einfluß auf die Photosyntheserate zu machen. Entgegen der Erwartung, daß es bei CO₂-Verdopplung zu einer relativen Steigerung der Nettoassimilation um 20-75% kommt (Stitt 1991, Long et al. 1993), wurde bei Nandu eine Absolutsteigerung der Assimilation im „Feld“ festgestellt, die aber in der erwarteten Größenordnung lag (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung). Bei der Sorte Minaret konnten wegen der unterschiedlichen Verteilung der Datensätze keine eindeutigen quantitativen Aussagen getroffen werden, die Photosynthese war in A320-NF aber immer höher als in A-NF (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Wie in der Literatur zum CO₂-Einfluß auf den Wasserhaushalt vielfach beschrieben (Morison 1987, Lawlor & Mitchell 1991, Eamus 1991, Tyree & Alexander 1993) war die Photosyntheseförderung bei beiden Sorten begleitet von einem CO₂-induzierten Stomataschluß (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung), welcher die Transpiration absenkte. Die Ergebnisse entsprachen insofern den Erwartungen. Ein Aufsplitten des Datensatzes machte für die Sorte Nandu die Abhängigkeit der Photosynthesesteigerung und des Stomataschlusses von der Trockenheit der Luft deutlich. Tyree & Alexander (1993) weisen darauf hin, daß im allgemeinen Pflanzen unter (Trocken-)Streß den größten Vorteil in Form von Wasserersparnis aus erhöhtem CO₂ zogen. Unter dem Gesichtspunkt des Gaswechsels waren die Kammerbedingungen, die hier geherrscht haben, mit Sicherheit extrem: Hitze und Lufttrockenheit sollten für die Weizenpflanzen eine besondere Form der Belastung, des Trockenstress (Schulze et al. 1987, Cowan 1994), darstellen. Infolgedessen stand für die Sorte Nandu bei Lufttrockenheit die Wasserersparnis im Vordergrund.

Unerwartet war die mehrfach auftretende höhere Stomataleitfähigkeit der „-Düngung“ (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung), denn die Stomataleitfähigkeit korreliert im allgemeinen ebenso wie die Photosyntheserate positiv mit dem Blatt-N-Gehalt (Sage & Reid 1994). Eine Interpretation des Düngungseinflusses auf den Gaswechsel ist aber letztlich undurchführbar, weil aus dem Jahr 1994 lediglich für die „+Düngevariante“ der Sorte Minaret Blatt-N-Gehalte über die Zeit vorliegen. Der Düngeeinfluß auf die Stomataöffnungsweite bleibt somit ungeklärt.

Eine Erhöhung der Ozonkonzentration schädigte 1994 unter der CO₂-Konzentration von heute nur unwesentlich den Photosyntheseprozess, während Ozonerhöhung unter erhöhtem CO₂ sogar eine Förderung der Photosynthese bewirkte (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung). Diese Resultate stehen ganz klar im Widerspruch zu dem extrem schädigenden Potential des für die Ozonerhöhung berechneten AOT40-Wertes von 60 ppm h (siehe dazu Fuhrer et al. 1997). Ein Widerspruch besteht aber auch zu Literaturbefunden (allgemein: Pell et al.

1994b; Weizen: Nie et al. 1993, Farage & Long 1995, Meyer et al. 1997). Vor allem die Förderung der Nettoassimilation in A320-NF1,5 bestätigt andererseits Ergebnisse der funktionalen Wachstumsanalyse an der Sorte Minaret aus dem Jahr 1995 (vgl. Kapitel IV.2.5.1/IV.2.5.2). Zudem zeigen die Minaret-Ergebnisse aus dem Jahr 1995 eindeutig, wie wichtig eine simultane Betrachtung von Blattflächenentwicklung und Produktivitätsraten — auch im Hinblick auf die Interpretation von Gaswechsellmessungen — sein kann. Für eine gründliche Interpretation des Ozoneinflusses auf die Photosynthese fehlen wiederum Daten zu den Blatt-N-Gehalten (siehe oben). Das Fehlen einer Stomataschlußreaktion, wie sie bei beiden Sorten in A320-NF1,5 auftrat, ist wohl eher im Zusammenhang mit der bekannten positiven Korrelation von Photosynthese und Stomataleitfähigkeit (Schulze & Hall 1982) zu sehen. Gerade Arten aus dem Spektrum der Nahrungspflanzen haben im Gegensatz zu Bäumen in Ozonbegasungsexperimenten durchgängig eine Reduktion der Stomataöffnungsweite gezeigt (Grüters et al. 1995). Im Widerspruch dazu steht das hier präsentierte Ergebnis.

Im folgenden soll die Ährenphotosynthese diskutiert werden.

Reproduktive Strukturen können eine beträchtliche photosynthetische Aktivität aufweisen (Körner 1994, Bazzaz 1997). In den meisten Fällen übersteigt die photosynthetische Aktivität aber nicht die lokale Nachfrage nach Assimilaten, es kommt also nicht zum Assimilatexport (Körner 1994). In Weizenähren sind es die Spelzen, die Photosynthese betreiben. Nach Evans's Resultaten (Evans & Rawson 1970, zit. in Evans & Wardlaw 1996) trägt die Spelzenphotosynthese, je nachdem, ob die Spelzen grannenlos oder begrannt sind, zur Kornfüllung einen Anteil von 20-33% bei. Solch eine Rechnung konnte für die Sorte Minaret nicht aufgemacht werden, da es nicht möglich war, das Verhalten der Spelzen über die gesamte Dauer ihrer photosynthetischen Aktivität zu integrieren. Das Ausmaß der (maximalen lichtgesättigten) Photosynthese einer gesamten Ähre läßt sich aber verdeutlichen, indem man mit der gesamten (maximalen lichtgesättigten) Nettoassimilation eines durchschnittlichen Fahnenblattes (Einzelfahnenblattfläche zur Blüte) vergleicht. Das errechnete Verhältnis Ährenphotosynthese zu Fahnenblattphotosynthese bewegte sich zwischen 35% und 75%. Nach Evans & Wardlaw (1996) soll die Ährenphotosynthese mit der Fahnenblattphotosynthese in der Größenordnung vergleichbar sein. Dies findet sich hier bestätigt. Die Funktion der Spelzenphotosynthese besteht hauptsächlich in der Refixierung des von den Körnern abgeatmeten Kohlendioxids (Evans & Wardlaw 1996, Bort et al. 1996). Damit steht das hier gefundene Verhältnis Dunkelatmung/lichtgesättigte Ährenphotosynthese von 1:1,75 (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung) in Übereinstimmung.

Zu den Behandlungseffekten auf den Ährens gaswechsel läßt sich wenig sagen. Soweit mir bekannt ist, fehlen bislang Untersuchungen zum CO₂-Einfluß auf den Ährens gaswechsel. Die alleinige CO₂-Förderung der Ährenphotosynthese in der „-Düngung“ legt in Analogie zu den deutlichen Stickstoffeffekten auf die Blattphotosynthese den Schluß nahe, daß in A320-NF, -Düngung die Stickstoffallokation in Richtung Spelzen gefördert war. Eine Beziehung zu Ergebnissen der im Jahr 1995 durchgeführten Wachstumsanalyse besteht diesbezüglich. Stickstoffgehalte der Spelzen wurden jedoch nicht bestimmt. Bei einer Diskussion der Stomataeffekte muß man auf die methodischen Probleme der Ährens gaswechselformung eingehen. Ähren sind komplexe Strukturen mit vielen gering dimensionierten Zwischenräumen. Spelzen beispielsweise umschließen parabol förmig die Körner, um das bei der Kornatmung freigesetzte Kohlendioxid zu refixieren (siehe Bort et al. 1996). Es erscheint fraglich, ob Grenzschichten in den Zwischenräumen durch den Kuvettenventilator vollkommen abgetragen wurden, ob also wirklich Stomataleitfähigkeiten gemessen wurden. Im Vergleich zum Blattgaswechsel wurden jedenfalls durchweg stärkere Wirkungen auf die Stomataleitfähigkeit nachgewiesen. Dies betraf sowohl die Wirkung erhöhten Kohlendioxids (Fehlen einer CO₂-bedingten Photosynthese-Förderung in A320-NF, +Dgg.) als auch diejenige erhöhter Ozonkonzentration (A-NF1,5). Angesichts der Probleme und ungeklärten Fragen, die mit der Ährenphotosynthese verbunden sind, ist abschließend zu fordern, hier mehr Forschungsarbeit zu investieren.

IV.2.5.4 CO₂-Antwortkurven der Photosynthese

Kurzzusammenfassung:

1. Vor Kurvenaufnahme gemessene aktuelle Photosyntheseraten lagen auf der A/c_i-Kurve. Die dynamische Methode der Kurvenaufnahme mit dem geschlossenen System ist folglich vertrauenswürdig.
2. Eine P_i-Limitation trat nur bei einer geringen Meßtemperatur von 21°C auf; sie fand dort erst bei einem c_i oberhalb von 90 Pa statt.
3. In den A/c_i-Kurven trat nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ keine Reduktion der CE bei erhöhter maximaler Photosynthese auf. Dies spricht gegen eine positive Akklimation der Photosynthese von Weizen an erhöhtes CO₂. Da die A/c_i-Kurven nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ insgesamt kaum verändert waren, ist davon auszugehen, daß auch keine Akklimation anderen Typs vorlag.
4. Die Reaktion der A/c_i-Kurven auf Wachstum unter erhöhtem Ozon war heterogen. Es trat keine reine Reduktion der CE bei unveränderter maximaler Photosynthese auf. Die Befunde sprechen gegen eine RubisCO-Schädigung durch Ozon in jungen Blättern.

Im Zentrum dieses Diskussionskapitels steht die langfristige CO₂-Reaktion auf der physiologischen Integrationsebene. Es wurde insbesondere untersucht, ob Wachstum unter erhöhter CO₂-Konzentration bei Weizenpflanzen langfristig eine Veränderung der Blattphotosynthese, eine sogenannte Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO₂, auslöst. Wie in der Einleitung bereits erwähnt, werden dazu Pflanzen, die langfristig unter erhöhtem CO₂ gewachsen sind, verglichen mit solchen, die kurzfristig (nur für die Gaswechsellmessung) der erhöhten Konzentration ausgesetzt werden. Weil die Photosynthesekapazität mit dem Blattalter differiert, müssen zudem Blätter gleicher Altersstufe verglichen werden. Ergeben sich bei einem solchen Vergleich unterschiedliche Blatt-Photosyntheseraten, können die Veränderungen als Akklimation an erhöhtes CO₂ gedeutet werden. Das ist zugleich die einfachste mögliche Definition der Akklimation. In vielen Artikeln wird Akklimation so verstanden. Etabliert hat sich, nicht den direkten Vergleich der Photosyntheseraten zu ziehen, sondern an den Blättern A/c_i-Kurven aufzunehmen und diese zu vergleichen (Sage 1994). Dies bietet den Vorteil, mechanistische Aussagen über die zugrundeliegenden Veränderungen in den Photosynthese-Teilprozessen machen zu können.

Die physiologische Ebene, auf der sich die Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO₂ abspielt, muß in der Vernetzung mit anderen Reaktionsebenen gesehen werden. Von zusammenfassenden Schriften wird im Zusammenhang mit Akklimation eine verwirrende Vielfalt von Reaktionen auf verschiedenen Integrationsstufen diskutiert. Vorbereitend auf die eigene Diskussion, sollen die teilweise in sich, teilweise untereinander widersprüchlichen Standpunkte der Reviews präsentiert werden. Die einzelnen Widersprüche werden identifiziert, bestimmte, den verschiedenen Reviews gemeinsame Standpunkte werden kritisch hinterfragt. Zum Schluß wird versucht, dem Ganzen eine widerspruchsfreiere Sicht der Reaktionen auf den verschiedenen Integrationsstufen gegenüberzustellen, die zudem die geäußerte Kritik berücksichtigt.

Stitt (1991) schließt aus Literaturbefunden, daß die meisten Pflanzen eine allmähliche Inhibition der (Blatt-)Photosynthese während der Akklimation an erhöhtes CO₂ erfahren, und vertritt den Standpunkt, daß dafür eine unzureichende Nachfrage nach Assimilaten durch Kohlenstoffsinken — mit anderen Worten der Status der Kohlenstoffquellen und -senken in der Pflanze — verantwortlich ist. Er unterscheidet zwischen direkter und indirekter Inhibition der Photosynthese. Die direkte Photosynthese-Inhibition ist für Stitt gleichbedeutend mit einer Phosphat-Limitation. Im Zusammenhang mit der indirekten Inhibition kommt es nach Stitt's Ansicht zu reduzierten Gehalten an Photosynthese-Enzymen. Auffällig ist, daß Stitt, dessen Argumentation im übrigen widerspruchsfrei ist, seine Begriffe und Argumente durchweg aus dem Kohlenstoffhaushalt bezieht, den Mineralstoffhaushalt aber nicht einbezieht.

Webber et al. (1994) gehen dagegen von einer unter erhöhtem CO₂ geänderten Kontrolle der Blatt-Photosynthese aus, die zu einem geänderten Bedarf an Proteinen der Photosynthese-Teilprozesse führt. Sie sind der Auffassung, daß der Bedarf an RubisCO und an Photorespirationsenzymen in dieser Situation erniedrigt ist, der Bedarf an Proteinen, beteiligt an RuBP-Regeneration, dagegen erhöht. Webber et al. (1994) unterscheiden Akklimationsreaktionen je nach Stickstoffversorgung und Quellen:Senken-Verhältnissen. Bei Senkenlimitation der Photosynthese werden ihrer Ansicht nach sämtliche Photosynthese-Enzyme abgebaut. Webber et al. unterscheiden hier offenbar nicht — wie Stitt (1991) — zwischen direkter und indirekter Photosynthese-Inhibition; sie kennen nur eine indirekte Inhibition. Bei Stickstoff-Limitation „kann“ der in RubisCO festgelegte Stickstoff durch Abbau freigesetzt werden. Entweder wird der Stickstoff dann für Proteine der Regeneration des Ribulosebiphosphats und des Chloroplastenphosphats verwendet oder aber für ein verbessertes Senkenwachstum. Darin entspräche eine Verwendung des Stickstoffs für Proteine der Regeneration des Ribulosebiphosphats und des Chloroplastenphosphats einer Stickstoffumverteilung innerhalb der Photosynthese-Teilprozesse. Ein verbessertes Senkenwachstum wäre gleichbedeutend mit einer N-Umverteilung innerhalb der Pflanze. Webber et al. vertreten jedoch die Ansicht, daß der RubisCO-Abbau letztlich durch erhöhte Kohlenhydratgehalte in den Blättern vermittelt wird. Damit fängt die Wirkungskette der Akklimation, wie bei Stitt (1991), bei gestörten Kohlenstoffquellen:Senken-Verhältnissen an und nicht, wie Webber et al. formulieren, bei einer geänderten Kontrolle der Photosynthese. Infolgedessen erscheint die Argumentation von Webber et al. fragwürdig. Die nach Webber et al. möglicherweise erfolgende Stickstoffumverteilung innerhalb der Photosynthese-Teilprozesse erscheint ebenfalls zweifelhaft, denn sie würde paradoxerweise zu einer positiven Akklimation führen und so die von Webber et al. als Grundproblem an den Anfang gestellte Stickstoff-Limitation verstärken.

Nach Bowes (1991) ist es in Experimenten mit erhöhter CO₂-Konzentration meistens langfristig zu einer Photosyntheseinhibition gekommen. Verantwortlich dafür ist — so Bowes —, daß die RubisCO in ihrer Aktivität herunterreguliert oder abgebaut wird. So werden nach seiner Ansicht RubisCO-Aktivität und RuBP-Regeneration im Gleichgewicht gehalten. Zunächst ist es sicherlich ein grundsätzlicher Irrtum anzunehmen, daß sich RuBP-Regeneration und RubisCO-Aktivität zu irgendeinem Zeitpunkt im Ungleichgewicht befinden. Die Aktivität der RubisCO hängt vielmehr direkt von der Konzentration des Substrates RuBP ab und damit von der RuBP-Regeneration. Die RubisCO-Aktivität wird auch in normalen Pflanzen sofort herunterreguliert, wenn sie erhöhten CO₂-Konzentrationen ausgesetzt werden (vgl. Sage & Reid 1994). Als

Ursache für eine Photosynthese-Inhibition kommt dieser Effekt erst in Frage, wenn die RubisCO in Verbindung mit einer modifizierten Phosphat-Limitation stärker herunterreguliert wird.

Arp (1991) hat in seiner Untersuchung für die Photosynthese-Akklimation und die Größe der im Experiment verwendeten Töpfe einen Zusammenhang nachgewiesen. Auch für Sage (1994) tritt Akklimation als Photosynthese-Inhibition bevorzugt auf, wenn im Experiment zu kleine Töpfe verwendet wurden und/oder wenn ein Nährstoffmangel auftrat. Pettersson & McDonald (1994) äußern in ihrem Review über Stickstoff-Effekte auf die Akklimation, daß die Photosynthese unter N-Mangel stärker gehemmt wird. Im Kontrast dazu stehen in gewissem Sinne die Ausführungen von Sage & Reid (1994), für die der erniedrigte Kohlenstoffgewinn von N-Mangel-Pflanzen normalerweise in stärkerem Maße aus der Reduktion von Blattfläche resultiert.

In der Literatur existieren also grundsätzlich zwei verschiedene Erklärungsansätze dafür, wie eine Photosyntheseakklimation unter erhöhtem CO₂ entsteht. Die Autoren zusammenfassender Artikel argumentieren teils über den Kohlenstoffhaushalt (Stitt 1991), teils über Stickstoffhaushalt (Arp 1991, Sage 1994, Pettersson & McDonald 1994). Einzig Webber et al. (1994) unternahmen aber bislang den Versuch, beide Argumentationen nebeneinander zu stellen. Angesichts der darin enthaltenen Widersprüche mutet dieser Versuch jedoch inkonsequent an. Wie sich die vielfältigen Verflechtungen von Kohlenstoffhaushalt und Stickstoffhaushalt, die unter heutigem CO₂ auf der physiologischen Ebene bestehen, unter erhöhtem CO₂ verändern, darüber geben die Reviews kaum Aufschluß. Zu denken wäre in diesem Zusammenhang an Ergebnisse von Paul & Driscoll (1997), die für vegetative Pflanzen eine grundlegende Veränderung der Balance der Kohlenstoffquellen und -senken durch Stickstoffmangel beschrieben. Weil die Kohlenstoffskelette der Kohlenhydrate nicht für N-Assimilation und Wachstum genutzt wurden, kam es in der Studie von Paul & Driscoll (1997) zu einem Anstieg der Kohlenhydratkonzentrationen in bestehenden Blättern, d.h. in Kohlenstoffquellen (vgl. dazu auch Sage & Reid 1994).

In dem Diskussionsforum „sink strength“, 1993 in „Plant, Cell & Environment“ erschienen, wurde das Thema der „Kohlenstoffquellen und -senken“ differenziert angegangen (Farrar et al. 1993). Viele der Diskussionspartner (Farrar, Patrick, Wolswinkel) äußern, daß das Konzept der Quellen/Senken vor allem von Wissenschaftlern angenommen wurde, die sich mit der Zucht landwirtschaftlicher Nutzpflanzen beschäftigen. Diese Wissenschaftler haben es zu tun mit untereinander konkurrierenden, reproduktiven Senken, die abhängig sind von einer definierten Blattfläche als Kohlenstoffquelle. Eine ganz andere Situation liegt in vegetativen Pflanzen vor. Einer der schärfsten Kritiker des „sink strength“-Konzeptes, nämlich Stitt, hat in seinem Diskussionsbeitrag „Sink strength: integrated systems need integrating approaches“ betont, daß pflanzliches Wachstum ge-

prägt ist durch ein sich permanent veränderndes Mosaik wachsender und speichernder Organe. Dies gilt in besonderem Maße für vegetative Pflanzen, in denen sich beispielsweise junge Blätter — anfangs Kohlenstoffsinken — kurze Zeit später in Quellen verwandeln (zur „sink-source transition in leaves“ siehe auch Turgeon 1989, van der Werf 1996). Auch Farrar unterscheidet die meristematischen Senken als Orte des Wachstums in vegetativen Pflanzen von den reproduktiven Senken generativer Pflanzen. Insgesamt wäre daraus abzuleiten, daß die Verwendung der Begriffe „Kohlenstoffquellen und -senken“ auf generative Pflanzen eingeschränkt werden sollte, während die Beschreibung der Prozesse in vegetativen Pflanzen eher über die Beziehung von Mineralstoffaufnahme und organischer Stoffproduktion erfolgen sollte. Auch in generativen Pflanzen ist der Stickstoff aber nicht gänzlich zu vernachlässigen. Stitt (in Farrar et al. 1993) und Bazzaz (1997) weisen z.B. darauf hin, daß in generativen Pflanzen die Kohlenhydratversorgung von Senken und das Senkenwachstum unter anderem die Koordination des Kohlenhydrat-Zuflusses mit dem von organischem Stickstoff voraussetzt.

Da eine Photosynthesehemmung zu einem Absinken der Wachstumsförderung führt (Poorter 1993), ist es prinzipiell nicht einsichtig, warum ein solches Verhalten als Akklimation, als Anpassung an erhöhtes CO₂, bezeichnet wird. Sage & Reid (1994) sind der Definition der Akklimation gegenüber ebenfalls kritisch eingestellt. Sie definieren Akklimation anders. Ihre Definition lautet sinngemäß: „Langzeitreaktionen können sich binnen 10 Minuten einstellen, nachdem sich die Veränderung in der Umwelt ereignet hat, und benötigen Tage bis Wochen um sich auszuprägen. Veränderte Genexpression, Umverteilung von Ressourcen innerhalb der Photosynthese-Teilprozesse und morphologische Umwandlungen sind beteiligt an diesen Reaktionen, die typischerweise irreversibel sind und zu einem anderen Phänotyp führen. Langzeitreaktionen stellen eine Akklimation dar, wenn sie das Überleben in der veränderten Umwelt verbessern.“ Für Sage & Reid (1994) ist demnach lediglich die Photosyntheseveränderung zum Positiven eine Anpassung, eine Akklimation an erhöhtes CO₂.

Eine solche (positive) Akklimation an erhöhtes CO₂ wurde bei Pflanzen seltener nachgewiesen (Sage et al. 1989, Sage 1994, Sage & Reid 1994, Webber et al. 1994). Makino (1994) vertritt in einem Übersichtsartikel die Meinung, daß es keine solche, von ihm als optimal bezeichnete Akklimation an erhöhtes CO₂ gibt. Für seine Meinung führt Makino folgende Gründe an: Erstens war in den meisten Langzeitexperimenten kein spezifischer RubisCO-Abbau festzustellen, und zweitens führten erhöhte Blattkohlenhydrate nicht zu einer Phosphat-Limitation der Photosynthese. Der zweite Grund wird möglicherweise nur eingeschränkt zutreffen. Azcon-Bieto (1983) haben z.B. gerade in einem Kurzzeitexperiment an Weizen eine stärkere Phosphat-Limitation unter erhöhtem

CO₂ gefunden. Falls kurzzeitig mit erhöhtem CO₂ begaste Pflanzen eine Phosphat-Limitation zeigen, langfristig begaste dagegen nicht, wäre der Schluß, der von Makino (1994) gezogen wird, unzulässig. Im Gegensatz zu Makino (1994) kommt Woodrow (1994) zu dem Schluß, daß eine optimale Akklimation an erhöhtes CO₂ stattfindet. Woodrow stützt sich in seinem Review auf Ergebnisse aus Studien der Metabolischen Flußkontrolle. In diesen Studien fand sich mehrfach eine N-Umverteilung von Photosyntheseproteinen, allerdings in Abhängigkeit vom N-Status der Pflanze.

Unter Einbeziehung der Kritik läßt sich abschließend die Reaktion auf erhöhtes CO₂ besser strukturieren. So ist erhöhtes CO₂ bei kurzzeitiger Begasung förderlich für Photosynthese und Wachstum. Erhöhtes CO₂ kann sich langfristig in einen Streßfaktor verwandeln, in extremen Fällen als Konsequenz eines Ungleichgewichts zwischen Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt bereits in vegetativen Pflanzen und später als Konsequenz eines Ungleichgewichts zwischen Kohlenstoffquellen und -senken. Für diese Phase, unabhängig davon, wann in der Ontogenie sie sich ereignet, wären dann reversible Reaktionen mit Kohlenhydratanreicherung in den Blättern und direkter Photosynthese-Inhibition charakteristisch. Erst nach der Passage einer solchen Phase (als notwendiger Voraussetzung) könnte es zu einer Akklimation nach der Definition von Sage & Reid (1994) mit einer Erholung der Photosyntheserate durch veränderte Genexpression, Umverteilung von Ressourcen innerhalb der Photosynthese-Teilprozesse kommen. Nur dann wäre der Befund erfüllt, über den sich die meisten Reviews einig waren, daß nämlich ein RubisCO-Abbau nur nach Kohlenhydratanreicherung in den Blättern passiert. Grundsätzlich wird seit Sheen (1990, zitiert in Sheen 1994) die „Feedback“-Kontrolle der Genexpression durch erhöhte Kohlenhydratkonzentrationen in Blättern als möglicher Mechanismus von CO₂-Wirkungen diskutiert (Sheen 1994, Webber et al. 1994). Warum es zu der — im übrigen selten nachgewiesenen — Akklimation im Sinne von Sage & Reid kommen sollte, scheint allerdings mehr als fragwürdig.

Nach diesen grundsätzlichen Überlegungen zur Akklimation an erhöhtes CO₂ soll die Diskussion der Weizenergebnisse begonnen werden.

A/c_i-Kurven wurden 1995 an der Sommerweizensorte Minaret aufgenommen. Die Aufnahme erfolgte an gutgedüngten Pflanzen während der 1. Anzucht und wurde in den Stadien Bestockung und Schossen vorgenommen. Eine Akklimation der Photosynthese im Sinne der oben als erstes gegebenen Definition hatte in diesem Zeitraum nicht stattgefunden, denn die Kurven waren nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ praktisch kaum verändert (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Aus den Ergebnissen zum Gesamtpflanzen-Wachstum (Kapitel III./IV.2.2) ist bekannt, daß bis dato die Pflanzen in A320-NF noch keine höhere oberirdische Trockenmasse erreicht hatten.

Die Kohlendioxidhöhung konnte also noch keinen Stickstoffmangel induziert haben — ein Resultat, das mit dem Fehlen der Photosyntheseakklimation in Einklang steht. Überdies war CO₂-Begasung bis zum Eintritt der Kornfüllung für die hier untersuchte Sommerweizensorte Minaret in der gut gedüngten Variante kein Streßfaktor. Die um 14⁰⁰ Uhr durch CO₂ wenig erhöhten Kohlenhydratgehalte in den Blättern (siehe Kapitel III.2.5.6) lassen sich so interpretieren. Interessant ist das Verhalten auch im Hinblick auf die von Paul & Driscoll (1997) unter heutigem CO₂ gefundene Veränderung der Balance der Kohlenstoffquellen und -senken durch Stickstoffmangel (siehe oben). Obwohl Fahnenblätter mit einem niedrigeren Stickstoffgehalt aufgebaut wurden, wurde die Abnahme von Kohlenhydraten aus darunterbefindlichen entfalteten Blättern vermutlich nicht eingeschränkt. Auch dieses Resultat spricht für einen unter erhöhtem CO₂ erniedrigten Stickstoffbedarf und gegen die Induktion eines N-Mangels durch CO₂. Später am Nachmittag (nach 14⁰⁰ Uhr) könnten die CO₂-bedingten Unterschiede im Kohlenhydratgehalt zwar größer geworden sein, aber in dieser Zeitspanne am Nachmittag gemessene A/c_i-Kurven wiesen keine Photosyntheselimitation durch Kohlenhydratrückstau nach. Eine P_i-Limitation trat nämlich allgemein nur bei einer geringen Meßtemperatur von 21°C auf. Sie fand dort erst bei einem c_i oberhalb von 90 Pa statt, und zwar unabhängig von der CO₂-Behandlung (vgl. Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Damit findet sich überdies bestätigt, daß Kohlenhydratrückstau ein Problem besonders niedriger Temperaturen ist (Sharkey 1985). Trotz fehlender Photosynthese-Akklimation war die CO₂-Förderung der relativen Wachstumsrate allerdings während der ganzen Zeit rückläufig (vgl. Ergebnisse der Gesamtpflanzen-Ebene, Kapitel III./IV.2.2).

Auch eine Akklimation an erhöhtes CO₂ im Sinne der von Sage & Reid (1994) gegebenen Definition — in Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung noch positive Akklimation genannt — hat offenkundig nicht stattgefunden.

Dafür sprechen nicht nur die Befunde aus den A/c_i-Kurven (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung), sondern auch die RubisCO-Mengen- und Aktivitäts-Messungen, deren Ergebnisse in die Diplomarbeit von Michael Götzl einfließen (Götzl 1996, unveröffentlicht). Messungen der initialen/totalen RubisCO-Aktivität und des Aktivitätsstatus wurden mit einer photometrischen Methode nach Lilley & Walker (1974), Ward & Keys (1989), Keys & Parry (1990) und Sharkey et al. (1991) durchgeführt, die wir uns gemeinsam angeeignet hatten. Die von Sharkey et al. (1991) vorgeschlagene Methode, die RubisCO-Menge mathematisch zu bestimmen, indem man die Aktivität mit dem künstlichen Inhibitor der RubisCO, Carboxyarabinitolbisphosphat, heruntertitriert, erwies sich als zu aufwendig und zu ungenau. Statt dessen wurde der RubisCO-Gehalt von Michael Götzl über eine SDS-PAGE bestimmt. Auf die Ergebnisse der Aktivitätsmessungen soll hier nicht eingegan-

gen werden; zu sehr sind sie abhängig von den Bedingungen, die vor der Ernte in den Kammern geherrscht haben. Eine Beurteilung ist deshalb schwierig. Methodische Bedenken bestehen außerdem, was Messungen der initialen Aktivität angeht — ist doch das Gas CO₂, dem die Probe während der Ernte, während aller nachfolgenden Prozeduren bis zur Messung in wechselnder Konzentration ausgesetzt ist, nicht nur Substrat für das Enzym RubisCO, sondern auch Regulator seiner Aktivität (zur CO₂-Regulation der RubisCO-Aktivität vgl. Portis 1992, Gutteridge & Gatenby 1995). Ergo ist das wichtigste Ergebnis der an der RubisCO durchgeführten Untersuchungen: Sank der Gehalt löslichen Proteins mit zunehmendem Blattalter (der Fahnenblätter bis zur Vollblüte) ab, wurde die RubisCO nicht anders behandelt als andere lösliche Proteine, denn der Anteil, den die RubisCO am löslichen Protein ausmachte, war konstant und unabhängig von der CO₂-Behandlung. Die gemessenen RubisCO-Anteile am löslichen Protein betragen fragliche 72-77% — fraglich deshalb, weil sie damit über den in der Literatur angegebenen Werten von 50-70% (Lawlor 1995, Sage & Reid 1994) lagen.

Die Befunde sprechen gegen eine Sage & Reid'sche Akklimation vor allem in jungen Blättern. Ob junge Blätter überhaupt eine Akklimation im Sinne von Sage & Reid zeigen, darf bezweifelt werden. Sage et al. (1989) haben zwar ebenfalls junge Blätter untersucht und bei *Chenopodium album* eine solche Akklimation nachgewiesen. Wenn man von einer einwöchigen Halbwertszeit der RubisCO ausgeht (Pell et al. 1994b), spricht das Ergebnis jedoch eher für einen durch CO₂ veränderten Protein-Aufbau als für eine N-Umverteilung. Die von Sage et al. gezeigte Kurve von *Chenopodium*, gewachsen unter heutigem CO₂, war sehr verschieden von den an Weizen gemessenen. Während die an *Chenopodium* aufgenommene Kurve einen CO₂-Sättigungspunkt von 300 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ besaß, hatten A/c_i-Kurven von Weizen stets einen Sättigungspunkt von über 500 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Die N-Versorgung („daily full strength Hoagland solution“) von Sage et al. war wahrscheinlich besser als die hier gewählte und an landwirtschaftlicher Praxis orientierte. Wenn, wie bei *Chenopodium* geschehen, bei einer hohen Nährstoffversorgung so viel Stickstoff unter heutigem CO₂ in (aktive) RubisCO eingebaut wird, bringt eine Stickstoffumverteilung unter erhöhtem CO₂ für die Pflanze einen hohen Ertrag. Im Gegensatz dazu wird bei Weizenpflanzen in der „+Düngung“ kaum überschüssiger Stickstoff in RubisCO für eine Umverteilung zur Verfügung gestanden haben. Dies gilt natürlich nur, wenn die RubisCO nahezu vollständig aktiv war (vgl. hierzu auch Sage & Reid 1994).

Ergebnis 5 der Kurzzusammenfassung deutet bereits an, daß Kurveneigenschaften für alle Behandlungen in gleicher Weise vom Blatt-N-Gehalt abhingen, und greift gewissermaßen dem

nächsten Kapitel voraus, in dessen korrespondierendem Ergebniskapitel das Photosynthese-Modell nach Farquhar et al. (1980) parametrisiert wurde. Aus der darin erfolgten Modellanwendung sollen Rückschlüsse gezogen werden in puncto Photosynthese-Akklimation während der Kornfüllung, als keine A/c_i -Kurven mehr aufgenommen wurden.

Die A/c_i -Kurven wurden nicht nur für eine Diagnose der Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO_2 genutzt, sie dienten auch der Detektion einer Ozonschädigung des Photosyntheseprozesses in Weizenblättern. Nach Farage & Long (1995), in deren Weizenstudie mit kurzzeitiger Ozonbegasung (200-400 nl l^{-1} für 4-16 Std.) der Abfall der Carboxylierungskapazität anderen Veränderungen des Photosyntheseapparates vorausging, mußte von einer frühzeitigen RubisCO-Schädigung ausgegangen werden. Die in den Ozonbehandlungen gemessenen A/c_i -Kurven ließen aber die damit verbundene Reaktion nicht erkennen. In jungen Blättern wirkte sich Ozonbegasung demnach nicht in einer RubisCO-Schädigung aus (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Eine für einen Vergleich geeignete Untersuchung führten Nie et al. (1993) unter kontrollierten Bedingungen bei 150 nl l^{-1} durch. Nie et al. (1993) wiesen nur in der Spitze gerade entfalteter Weizenblätter einen Abfall des totalen Blattproteins, bevorzugt der RubisCO, nach. Die Konzentrationen, die in dem hier durchgeführten Experiment im Meßzeitraum geherrscht haben, waren witterungsbedingt gering, geringer auf jeden Fall als bei Nie et al. (1993). Insofern ergibt sich kein Widerspruch zwischen den Resultaten von Nie et al. und der hier fehlenden Ozonschädigung der RubisCO. Minaret hat sich außerdem als eine wenig ozonsensitive Sorte herausgestellt (Fangmeier et al. 1996, Mullholland et al. 1997 für Wachstum und Ertrag; Mullholland et al. 1997 eingeschränkt für Fahnenblattreaktion).

Mit anderen Literaturbefunden stimmt das Ergebnis ebenfalls überein. Pell et al. (1994b) stellen in ihrem Review zu Ozonwirkungen auf die Photosynthese fest, daß eine oxidative Schädigung der RubisCO in jungen Blättern gewöhnlich kein Problem darstellt. Auch kein Widerspruch ergibt sich mit der vorherrschenden Auffassung, daß ozonbedingte Veränderungen mit zunehmendem Blattalter und zunehmender effektiver Ozondosis für das Blatt (Tingey et al. 1982, Guderian et al. 1985) zunehmen. In Übereinstimmung mit dieser Auffassung wurde auch bei Weizen im Langzeitexperiment mit freilandnaher Ozonkonzentration häufig eine vorgezogene Blattseneszenz festgestellt (Mullholland et al. 1997 für vegetative Pflanzen, Sandelius et al. 1995 für Fahnenblätter und generative Pflanzen).

IV.2.5.5 Das Photosynthese-/Stomata-Modell

Kurzzusammenfassung:

1. Die Anpassung an die Datenpunkte der A/c_i -Kurven durch das Photosynthese-Modell von Farquhar et al. (1980) gelang überzeugend.
2. N-Abhängigkeiten wurden für die Kernparameter des Photosynthese-Modells C_E und J_{max} entwickelt. Beide Größen waren linear abhängig von dem flächenbezogenen Blatt-N-Gehalt.
3. Temperatur-Abhängigkeiten wurden für C_E und J_{max} entwickelt. Bei tiefer Temperatur sank besonders J_{max} ab. Hohe Temperatur reduzierte v.a. C_E , während J_{max} geringfügig absank.
4. Das Stomata-Modell nach Ball, Woodrow & Berry (1987) wurde an Gaswechsellmessungen des Jahres 1994 für A-NF, A320-NF, +Dgg. parametrisiert. Die Stomatäre Leitfähigkeit g_s war linear abhängig von $A \cdot RH/c_a$. Probleme bereiteten Ausreißer mit hohem g_s als Resultat der variablen Meßbedingungen in den Kammern. Es wurde deshalb eine robuste Regression durchgeführt. Die Steigung g_1 war für erhöhtes CO_2 etwas größer. Auffällig war der massive Stomataschluß unter erhöhtem CO_2 .
5. Das Photosynthese-Modell alleine wurde an den Messungen der Fahnenblattphotosynthese aus dem Jahr 1994 getestet, indem die gemessenen (durch Stomataöffnungsweite eingestellten) c_i vorausgesetzt wurden. Die ermittelten Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten von C_E und J_{max} wurden zugrundegelegt, R_D , Γ^* , K_m , V_{max} bei ihren Mittelwerten festgehalten. Zugrundegelegt wurden Fahnenblatt-N-Gehalte, die unter erhöhtem CO_2 niedriger lagen.
6. Das Modell überschätzte im allgemeinen die gemessene Photosyntheserate, besonders unter erhöhtem CO_2 . Es existierte allerdings auch eine hohe Variation der Residuen. Unter erhöhtem CO_2 früher absinkende N-Gehalte führten zu reduzierten Photosyntheseraten. Bei den deutlichen Abweichungen des Photosynthese-Modells alleine erschien eine Anwendung des kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells nicht sinnvoll.
7. Die Residuenanalyse zeigte, daß keine deutliche Beziehung der Residuen zu Strahlungssumme, T_{Blatt} , PPFD, RF bestand.
8. Die Frage „Läßt sich durch ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell, getrieben von Blatt-N-Gehalt und Umweltvariablen zum Meßzeitpunkt, die Fahnenblattphotosynthese in A-NF, A320-NF vorhersagen?“ muß mit einem klaren Nein beantwortet werden.

Mit Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung bestätigt sich, daß behandlungs- und terminbedingte Modifikationen der A/c_i -Kurven die Folge veränderter Blatt-N-Gehalte waren. Dabei galten für beide CO_2 -Stufen in etwa dieselben N-Abhängigkeiten der Kernparameter des Photosynthese-Modells.

Mithilfe des Modells können aus den Stickstoffgehalten der Fahnenblätter Rückschlüsse gezogen werden im Hinblick auf die Photosynthese-Akklimation während der Kornfüllung, als keine A/c_i -Kurven mehr aufgenommen wurden.

Abbildung 4.2 zeigt hierzu N-Gehalte der Fahnenblätter am Haupthalm (Daten freundlicherweise von Birte Vermehren zur Verfügung gestellt) für das Untersuchungsjahr 1995. Diese Daten müssen im Zusammenhang mit den Ergebnissen des Blattflächen-Kapitels III.2.5.1

gesehen werden. Im mittleren Lebensabschnitt wiesen die Fahnenblätter unter erhöhtem CO₂ weitgehend unabhängig von der Düngungsstufe niedrigere Blatt-N-Gehalte auf. Wie sich in Abbildung 4.2 andeutet, wurde zum Ende des Fahnenblatt-Lebensalters unter erhöhtem CO₂ in der „+Düngung“ der niedrige N-Gehalt länger aufrechterhalten — länger als in A320-NF, -Dgg., länger aber auch als in A-NF, +/-Dgg.. Dieser Schluß ist allerdings mit einer großen Unsicherheit behaftet, wie an der großen Standardabweichung für die beiden Fahnenblätter der Variante A320-NF, +Dgg. am letzten Termin erkennbar ist. Für diese Sichtweise gibt es jedoch in Kapitel III.2.5.1 eine Entsprechung. Dort wurde gezeigt, daß in der „+Düngung“ die photosynthetisch aktive Blattfläche unter erhöhtem CO₂ länger aufrechterhalten wurde. Kaum düngungsbedingte Unterschiede gab es unter dem CO₂-Niveau von heute. Dieses Ergebnis hat ebenfalls eine Entsprechung in Kapitel III.2.5.1. Auf den ersten Blick widersprüchlich sind die Ergebnisse beider Integrationsebenen bezüglich des Seneszenzverhaltens in der „-Düngung“. Hier ergibt sich mit niedrigen, im CO₂-Vergleich früher absinkenden N-Gehalten der Befund einer früheren Fahnenblattseneszenz. Eine beschleunigte Seneszenz einzelner Fahnenblätter suggeriert einen früheren Abfall der gesamten Blattfläche. Im Widerspruch dazu ergab sich in Kapitel III.2.5.1 ein für beide CO₂-Stufen gleich ablaufender Abfall grüner Blattfläche. Der scheinbare Widerspruch läßt sich mithilfe der Befunde „Erhöhte Anzahl Triebe im Vergleich A320-NF, -Dgg./A-NF, -Dgg.“ (Kapitel III.2.1, III.2.4.2) und „Erhöhte Einzelfahnenblattfläche in dem nämlichen Vergleich“ (Kombination von Ergebnissen aus Kapitel III.2.4.2 und III.2.5.1) auflösen. Anhand dieses Beispiels ist zu folgern, daß das Seneszenzverhalten auf der Einzelblattebene (meist? immer?) in Verbindung mit einer veränderten Bestandesstruktur gesehen werden muß.

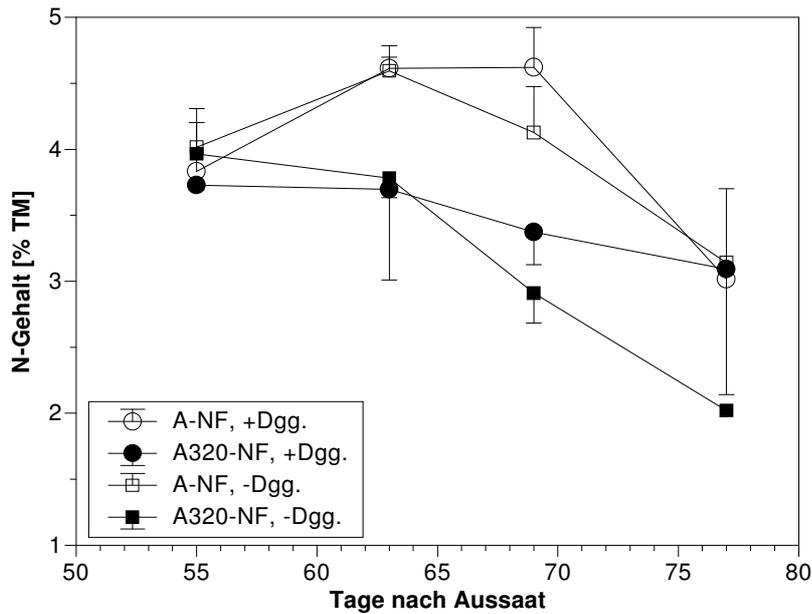


Abb. 4.2: Stickstoffgehalt in den Fahnenblättern für die Weizensorte Minaret 1995 (n = 2 pro Variante).

Nutzt man Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung für eine Deutung der Fahnenblatt-N-Gehalte im Hinblick auf die erzielte Photosynthese, ergibt sich: Die CO_2 -Förderung der Fahnenblattphotosynthese (bezogen auf die Blattfläche) fiel für die Sorte Minaret 1995 aufgrund der im mittleren Lebensabschnitt (Tag 63-70) gegenüber A-NF erniedrigten Stickstoff-Konzentration geringer aus, als wenn man Pflanzen kurzzeitig mit der erhöhten Konzentration begast hätte. Das ist eine Photosynthese-Akklimation im Sinne der zuerst gegebenen Definition (siehe Kapitel IV.2.5.4). Den Stickstoffgehalt am Tag 63 vorausgesetzt, müßte eine A-NF-Pflanze nach dem Modell bei einem c_i von 20-24 Pa eine Photosyntheserate von $22,2\text{-}27,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, bzw. bei 40-45 Pa eine von $37,8\text{-}38,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aufgewiesen haben. Bei kurzfristiger Begasung mit verdoppelter CO_2 -Konzentration hätten diese Weizenpflanzen also eine Photosynthesesteigerung von 40-75% erfahren. Wegen des geringeren Stickstoffgehalts betrug die Photosynthesesteigerung der A320-NF-Pflanzen gegenüber A-NF nur 20-50% ($32,4\text{-}33,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 40-45 Pa).

Initiiert durch die Ergebnisse der Fahnenblatt-Kohlenhydratgehalte für den Zeitraum Tag 63-70 (vgl. Kapitel III./IV.2.5.6), die als Quellen:Senken-Ungleichgewicht auf der Ebene des Haupthalms unter erhöhtem CO_2 ausgelegt werden können, wurden Überlegungen zur Quellen:Senken-Balance der Gesamtpflanze während der frühen Kornfüllung angestellt. Für die Gesamtpflanze standen sich bei A320-NF, +Düngung in diesem Zeitraum eine um 90% erhöhte Fahnenblattfläche (Kapitel III.2.5.1) mit einer 20-50% höheren Photosyntheserate pro

Blattflächeneinheit (siehe oben) und eine nur um maximal 73% erhöhte Senkenstärke der Ähren (Kapitel III.2.4.2) gegenüber. Insgesamt sprechen diese Befunde ebenfalls für ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht. Es sind in dieser Phase aber noch andere Quellen der Kornfüllung zu berücksichtigen, nämlich die Ährenphotosynthese und (möglicherweise) die Remobilisierung von Kohlenhydratreserven aus Halmen. Die 1994 gemessenen Ährenphotosyntheseraten ließen wenig Veränderung infolge CO₂-Begasung erkennen (vgl. Kapitel III./IV.2.5.3). Zwischen Tag 63 und 70 hatte die Kohlenhydratremobilisierung aus Halmreserven 1995 noch nicht begonnen, Halme waren also zu dieser Zeit noch keine Quelle für die Kornfüllung (siehe Kapitel III.2.4.2). Die obige Betrachtung wird auf Grund dieser Ergebnisse nicht gestört.

Widersprüchliche Resultate ergaben sich für die Zeit danach, für die Zeit der Fahnenseneszenz: Weil sich die Schere der LAR zwischen A-NF, +Düngung und A320-NF, +Düngung (mit höheren Werten in A320-NF) immer weiter öffnete, sollte sich auch das Quellen:Senken-Ungleichgewicht zunehmend verstärkt haben. Ein Absinken der SLA, wie es typisch für eine Kohlenhydratanreicherung in Blättern ist (vgl. Poorter 1993), konnte allerdings nicht festgestellt werden (Kapitel III.2.5.2), und die Förderung der Senkenstärke von Ähren über 50% hinaus war nur temporär (vgl. Kapitel III./IV.2.4.2). Die Widersprüche lassen sich auflösen, wenn man eine Absenkung der Photosyntheserate über die N-bedingte hinaus annimmt. Die Resultate sprechen dabei gegen eine Beschleunigung der Seneszenz (siehe dazu Kapitel III.2.5.1 und 2) durch ein bestehendes Quellen:Senken-Ungleichgewicht, wie nach Sheen (1994) zu vermuten war, und mehr für eine direkte Photosynthesehemmung durch Kohlenhydratrückstau. Für die Zukunft gilt es daher, in der späten Kornfüllungsphase A/c_i-Kurven aufzunehmen, eventuell den Nachweis einer direkten Photosynthesehemmung durch Kohlenhydratrückstau zu erbringen oder zu zeigen, daß die Kernparameter des Photosynthese-Modells nicht mehr vom Blatt-N-Gehalt abhängen. Um sichere Aussagen über den Verbleib der Assimilate machen zu können, müßte man letztlich eine Gaswechselbilanz aufstellen und Respirationsraten der Organsysteme berücksichtigen.

Wie paßte sich die Blattphotosynthese von Weizen in den Arbeiten anderer Autoren an erhöhtes CO₂ an?

Bei den im folgenden für einen Vergleich zitierten Studien handelt es sich um Open-Top-Kammer- und FACE-Experimente, die insbesondere die Fragestellung untersuchten, ob eine Akklimation auch unter Freilandbedingungen auftritt. Delgado et al. (1994) untersuchten in Open-Top-Kammern die Interaktion verdoppelten atmosphärischen Kohlendioxids mit der Stickstoffversorgung (87/489 kg N ha⁻¹). Blattgehalte an Chlorophyll, löslichem Pro-

tein und RubisCO änderten sich in diesem Experiment nicht mit der Begasung. Das bedeutet: Es trat keine Akklimation an erhöhtes CO₂ auf. Obwohl die verschiedene N-Versorgung sich deutlich auf die oben aufgeführten Parameter auswirkte, bestand keine Interaktion CO₂ x Düngung. Zu anderen Ergebnissen kam die Mini-FACE-Studie von Miglietta et al. (1996). Hier bestand eine Interaktion: Nur unter N-Mangel kam es CO₂-bedingt zu einem Abfallen ganzer A/c_i-Kurven und einer langfristigen Photosynthese-Inhibition. Diese Ergebnisse widersprechen in gewisser Weise Sage & Reid's Sichtweise, nach denen der reduzierte Kohlenstoffgewinn von Pflanzen in der Stickstoffmangelsituation gewöhnlich stärker auf die geringere Blattfläche zurückzuführen ist als auf die geringere Photosyntheserate pro Flächeneinheit (Sage & Reid 1994). Leider haben es die Autoren dieser Studien versäumt, allgemeingültige Gesetzmäßigkeiten aufzudecken, die das Ergebnis aus der Einmaligkeit der gewählten experimentellen Bedingungen herausholen. Ein Einbetten der Ergebnisse der Einzelblattebene in die möglicherweise geänderte Bestandesstruktur wurde ebenfalls nicht vollzogen.

Gerade jüngere Arbeiten an Weizen haben aber das schematische, weil auf wenigen punktuellen A/c_i-Kurven basierende Bild der Blattphotosynthese-Reaktion auf erhöhtes CO₂ — belegt mit dem Begriff Akklimation — verändert. Die Experimentatoren wiederholten ihre Messungen mehrmals an einem Blatt, um den Einfluß des Blattalters auf die Akklimation festzustellen, obwohl es oben hieß: Weil die Photosynthesekapazität mit dem Blattalter differiert, müssen Blätter gleicher Altersstufe verglichen werden. Entsprechend anders fallen die Ergebnisse dieser Arbeiten aus. Sicher & Bunce (1997) arbeiteten mit Open-Top-Kammern, in denen sie Winterweizen im natürlichen Boden verdoppelter CO₂-Konzentration exponierten (700 µmol mol⁻¹). Die Reaktionen der an Fahnenblättern bestimmten Parameter Photosyntheserate, lösliches Protein, RubisCO-Aktivität/Menge deuteten die Autoren als beschleunigte Seneszenz unter erhöhtem CO₂. Besonders interessant ist der Artikel von Nie et al. (1995b), der auf einem FACE-Experiment mit CO₂-Erhöhung auf 550 µmol mol⁻¹ basiert. CO₂-bedingte Veränderungen des Photosyntheseapparates traten nicht auf in jungen Blättern, traten aber auf in gealterten Blättern. Für Fahnenblätter interpretierten Nie et al. das Ergebnis vorzeitig abnehmender RubisCO-Gehalte als beschleunigte Seneszenz. Für tiefer am Halm positionierte Blätter lautete die Interpretation, daß sich unter erhöhtem CO₂ Reaktionen auf Schattierung durch jüngere Blätter früher einstellen. Gleichzeitig stellen Nie et al. in der Diskussion fest, daß die Entwicklung des Weizenbestandes bei CO₂-Begasung beschleunigt war. Die Autoren nehmen damit das oben geforderte Einbetten der Ergebnisse der Einzelblattebene in eine veränderte Bestandesstruktur ansatzweise vor. Es ist festzuhalten, daß Akklimationsreaktionen in

diesen Arbeiten identifiziert werden als altbekannte Phänomene, die heißen: „Anpassung an Schattierung“ und „Beschleunigte Seneszenz“.

Kein Experiment wies bislang eine Sage & Reid'sche Akklimation an erhöhtes CO₂ unter freilandnahen Bedingungen nach, — auch das hier durchgeführte nicht.

Bei der Temperaturabhängigkeit der Photosyntheseigenschaften (vgl. Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung) ist auffällig, daß die aktuelle Photosyntheserate auch bei 38-40°C noch hoch war. Larcher (1994b) gibt dagegen für C₃-Kulturpflanzen eine gegenüber dem Temperaturoptimum um 50% reduzierte Photosyntheserate (A₅₀) bei 35-40°C an. Für viele Species kann man jedoch mit einer Temperatur-Akklimation im Rahmen von 2-4°C rechnen (Larcher 1994b). Für die Temperaturabhängigkeit der Carboxylierungseffizienz CE fehlen Vergleiche im gesamten hier untersuchten Temperaturbereich. Peisker et al. (1979, zit. bei Farquhar & von Caemmerer 1982) fanden für Weizen ähnliche CE bei 23 und 33°C. Nach Sage & Reid (1994) ist die Anfangssteigung der A/c_i-Kurve wenig durch Temperatur beeinflusst. Allenfalls kommt es zu einem leichten Abfall oberhalb des Temperaturoptimums. Dies steht im Widerspruch zu der hier festgestellten Reduktion von CE bei hoher Temperatur, aber auch zu Larcher's Angaben zur A₅₀, denn bei hoher Temperatur und korrelierendem Lichtangebot liegt wahrscheinlich RubisCO-Limitation vor. Abweichend von den hier dargestellten Ergebnissen (keine Reduktion der J_{max} bei hoher Temperatur) ist die Elektronentransportrate, vor allem die Wasserspaltungsreaktion, nach Literaturangaben sensitiv gegenüber hohen Temperaturen (Sage & Reid 1994).

Das Ball, Woodrow & Berry-Modell ist ein empirisches Modell des stomatären Verhaltens (Ball et al. 1987), entbehrt also einer mechanistischen Basis. Das Anpassen des Modells an die Daten war erschwert aufgrund der variablen Meßbedingungen in den Kammern, auf die Stomataöffnungsweite und Photosynthese unterschiedlich schnell reagieren (siehe Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Während die Elektronentransportkette der Photosynthese auf Veränderung der Lichtintensität im Sinne einer plötzlichen Beschattung praktisch ohne Verzögerung reagiert und die Anpassung von Metabolitenkonzentrationen schnell vor sich geht, benötigen die für die Stomatabewegung notwendigen Ionenflüsse einen vergleichsweise langen Zeitraum (Percy & Pfitsch 1994). Die Lage der Ausreißer erklärt sich durch eine bereits abgelaufene Photosynthesereaktion und eine noch nicht erfolgte Stomatareaktion auf Beschattung. Sieht man von diesen Ausreißern ab, ließ sich das stomatäre Verhalten mit dem Ball, Woodrow & Berry-Modell unabhängig von der CO₂-Begasung gut beschreiben. Das Ergebnis dieses Kapitels bildet einen Kontrast zu dem aus Kapitel III./IV.2.5.3. Dort wurde die Hypothese aufgestellt, der

extreme Stomataschluß in A320-NF sei die Folge einer begasungsspezifischen Reaktion auf Lufttrockenheit. Ausgehend von der hier durchgeführten Anwendung des Ball, Woodrow & Berry-Modells der Stomataleitfähigkeit kann diese Hypothese nicht länger aufrechterhalten werden; es muß vielmehr eine massive Photosynthese-Inhibition in A320-NF, +Düngung unterstellt werden, auf die die Stomata mit Schluß reagiert haben. Das verdeutlicht noch einmal die Wichtigkeit von Modellen, denn nur durch deren Anwendung lassen sich solche Aussagen treffen. Vor allem den vielen Verfassern von Artikeln über Ozoneffekte auf Photosynthese und Stomataleitfähigkeit, die behaupten, daß sich der Ozoneinfluß auf die beiden Gaswechselfparameter nicht unterscheiden ließe, sei dies entgegengehalten. Mithilfe von Modellen sollte diese Unterscheidung gelingen. Im Gegensatz zu Harley et al. (1992), die bei Baumwolle unter verdoppelter CO_2 -Konzentration eine geringere Steigung für die lineare Abhängigkeit der Stomatären Leitfähigkeit von $A \text{ RH}/c_a$ fanden, wurde hier eine höhere Steigung festgestellt (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Im Unterschied zu dem Photosynthese-Modell, wo man Parameterunterschiede mechanistisch interpretieren kann, lassen sich CO_2 -bedingte Unterschiede in den Parametern des Stomata-Modells aufgrund seines empirischen Charakters nicht erklären.

Das aus A/c_i -Kurven des Jahres 1995 entwickelte Photosynthese-Modell konnte die 1994 vorgenommenen Messungen der Fahnenblattphotosynthese nicht vorhersagen (Ergebnis 6 der Kurzzusammenfassung). Folgende Modellschwächen könnten einen Erklärungsbeitrag zu dem mißlungenen Test liefern:

- Die Atmung im Licht R_D wurde nicht bestimmt, statt dessen die bei 30°C gemessene Dunkelatmung als Anhaltspunkt für R_D bei $30\text{-}40^\circ\text{C}$ genommen. So wurde ein Fehler in der Größenordnung von $\pm 0,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ eingeführt.
- Stickstoffgehalte wurden nicht direkt in den Blättern gemessen, die für die A/c_i -Kurven herangezogen wurden. Der Systemzustand der gemessenen Blätter war also unbekannt.
- Für die Vorhersage der Fahnenblattphotosynthese wurden nur Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten von CE , J_{max} einbezogen.
- Die jeweiligen Stickstoffgehalte der gemessenen Fahnenblätter (Systemzustand!) waren unbekannt. Durchschnittliche N-Gehalte der Fahnenblätter am Haupthalm (aus den funktionalen Ernten) wurden angenommen. So konnte nachgewiesen werden, daß die Fahnenblattphotosynthese unter erhöhtem CO_2 mit absinkendem N-Gehalt abnahm (Ergebnis 6 der Kurzzusammenfassung).
- Ausschließlich in Fahnenblättern konnten 1995 durch CO_2 erhöhte Kohlenhydratgehalte nachgewiesen werden (vgl. Kapitel III./IV.2.5.6). Eine Kombination von Ergebnissen der

verschiedenen Integrationsstufen deuteten auf eine direkte Inhibition der Fahnenblattphotosynthese durch Kohlenhydratrückstau im Untersuchungsjahr 1995 hin (siehe oben). Auch 1994 könnte in Fahnenblättern unter erhöhtem CO₂ eine Kohlenhydratakkumulation stattgefunden haben und die Photosynthese gehemmt haben.

Zusammenfassend gesagt, resultieren die Modellschwächen im wesentlichen aus der schlechten Beziehung von Gaswechsel und Systemzustand und aus der fehlenden Berücksichtigung des Kohlenhydrateinflusses. Um diese Beziehungen enger zu machen, müßten Gaswechsellmessungen, Stickstoff- und Kohlenhydratanalysen in Zukunft an denselben Blättern durchgeführt werden. Wenn es darum geht, die Gaswechselreaktion auf erhöhtes CO₂ zu verstehen, führt aber letzten Endes kein Weg an der Aufnahme von A/c_i-Kurven und der Anwendung eines kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells vorbei.

IV.2.5.6 Die Kohlenhydrat-Gehalte in Blättern

Kurzzusammenfassung:

1. Stärke spielte in Blättern mengenmäßig eine untergeordnete Rolle und blieb unter 2% TM. Auf den zeitlichen Verlauf nahm die Quellen-/Senken-Charakteristik Einfluß. CO₂ und O₃ (leicht) erhöhten die Stärkekonzentration. Die maximale Konzentration betrug in A-NF 0,5% und in A320-NF 1,5% TM.
2. Die Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate erreichte maximal 25% TM. Unter den wasserlöslichen Kohlenhydraten war Saccharose am stärksten vertreten, gefolgt von Fructanen, dann von reduzierenden Zuckern. CO₂-bedingte Unterschiede in den wasserlöslichen Kohlenhydraten traten erst in Fahnenblättern während der Kornfüllungsphase auf und waren hauptsächlich auf Saccharose zurückzuführen. Bei Vorliegen einer mittleren Strahlungssumme (Tag 69) war dieser Unterschied unerwartet. Die Konzentration wurde in dieser Zeit durch CO₂ verdoppelt auf 20% TM. Ozon erhöhte den Gehalt leicht.

Wurden Pflanzen mit erhöhtem CO₂ begast, kam es auf lange Sicht häufig zu einer Stärkeakkumulation in Blättern (Tolbert & Zelitch 1983, Percy & Björkman 1983). Die Stärkeanreicherung konnte so massiv werden, daß Chloroplasten eine mechanische Schädigung davontrugen (Cave et al. 1981, Wulff & Strain 1982, zit in Poorter 1993). Bei Verwendung hoher CO₂-Konzentration wurden Stärkegehalte von 30-40% der Trockenmasse erreicht.

Sommerweizen gehört der Familie der Poaceae an, die sich durch die Fähigkeit auszeichnet, in den vegetativen Geweben Fructane speichern zu können (Pollock & Chatterton 1988, Pollock et al. 1996). Die Poaceae besitzen auf diese Weise ein größeres Vermögen, die Vakuole als Ort der Kohlenhydratspeicherung zu nutzen. Hier war allerdings in jüngsten Blättern die Saccharose am stärksten vertreten — vor den Fructanen (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung).

Poaceae sind in vegetativen Geweben jedoch, negativ formuliert, keine Stärkespeicherer, obwohl auch CO₂-Begasungsexperimente an Weizen durchgeführt wurden, in denen hohe Stärkekonzentrationen nachgewiesen wurden. Smart et al. (1994) z.B. verglichen Kohlenhydratkonzentrationen in verschiedenen Horizontallagen von Weizenbeständen, die mit 360 und 1200 µmol mol⁻¹ CO₂ in Klimakammern begast wurden. In der obersten 5cm-Lage, die den hier untersuchten jüngsten Blättern am ehesten entspricht, wurden unter erhöhtem CO₂ 14 Tage nach dem Auflaufen Stärkekonzentrationen von bis zu 25% im Vergleich zu 7,5% Fructanen gemessen (Gesamtkohlenhydratgehalte: 30/50%). Von der hier untersuchten Weizensorte Minaret wurde im Vergleich dazu wenig Stärke (<2% TM, Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung) gespeichert. Diese Befunde stehen andererseits in guter Übereinstimmung mit Resultaten von Nie et al. (1995a). In dem FACE-Experiment von Nie et al. blieben die Stärkekonzentrationen in jüngsten Weizenblättern in allen Wachstumsstufen trotz CO₂-bedingter Unterschiede unterhalb von 1% der Trockenmasse. Daraus folgt, daß die Weizensorte Minaret ebenso wie die von Nie et al. (1995a) exponierte Sorte unter erhöhtem CO₂ nicht durch mechanische Schädigung der Chloroplasten bedroht war. Nach Foyer & Galtier (1996) tritt Stärkeakkumulation nur auf, wenn die Kapazität der Saccharose-Synthese gesättigt ist. Zu vermuten ist folglich, daß Weizen im Vergleich zu Stärkespeicherern wesentlich besser mit Enzymen der Saccharose-Synthese (Fructose-1,6-bisphosphatase, Saccharose-Phosphat-Synthase, Stitt et al. 1987) ausgestattet ist. Andere Regulationsmechanismen von Saccharose- und Stärkesynthese (siehe hierzu: Stitt et al. 1987, Preiss 1988) könnten vorliegen und auch eine Temperaturabhängigkeit der Regulation (tiefe Temperatur bei Smart et al. 1994, hohe Temperatur bei Nie et al. 1995a und hier) wäre denkbar. Fructanakkumulation soll aber insbesondere eine Anpassung an die Bewältigung tiefer Temperatur sein (Wagner et al. 1983, Pollock & Chatterton 1988).

Die hier vorgenommene Kohlenhydratanalyse sollte die nach ihrem Kohlenhydratstatus verschiedenen Stadien Bestockung, Schossen und beginnende Kornfüllung einschließen. In der Bestockung werden die Kohlenhydrate aus den Quell-Blättern Sproß-, Wurzel- und Blattmeristemen (Turgeon 1989) zur Verfügung gestellt. Während der Bestockung treten die Halme als wichtige (intermediäre) Kohlenhydratsenken hinzu (Schnyder 1993). Entsprechend wurde in dieser Phase die geringste Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate in jüngsten Blättern festgestellt. In beiden Stadien traten keine erheblichen CO₂-bedingten Unterschiede in der Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate auf (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Obwohl in diesem Zeitraum keine Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO₂ auftrat

und die Photosynthese durch CO₂ wie bei Kurzzeitbegasung massiv gefördert wurde (siehe Ergebnisse der A/c_i-Kurven in Kapitel III.2.5.4), fehlte unter erhöhtem CO₂ offenbar eine stärkere Tagesrhythmik der Kohlenhydratkonzentration in Quellblättern. Das ist ein Widerspruch zu der Literatursicht, die diurnale Regulation des Kohlenstoffmetabolismus betreffend. Nach Taiz & Zeiger (1991) sowie Geiger & Servaites (1994) hält die diurnale Regulation des Metabolismus in Quellblättern die Saccharose-Syntheserate aufrecht — sowohl am Tag (man ergänze: aus der Photosynthese) als auch in der Nacht (man ergänze: aus gespeicherter Stärke) — und sorgt so für einen gleichmäßigen Export in Richtung Senken. Wenn sich in der besagten Zeitspanne die Tagesrhythmik der Kohlenhydratkonzentration in den Blattspreiten von Quellblättern unter erhöhtem CO₂ kaum verstärkte, muß eine Tagesrhythmik an anderer Stelle vorgelegen haben. Zu denken ist dabei an die auf dem Transportweg gelegenen Blattscheiden (vgl Schnyder 1993) und die Halme, über deren grundsätzliche Funktion Schnyder (1993) schreibt: Kohlenhydratspeicherung in Halmen dient als Puffer zwischen überschüssigem Assimilatangebot der Kohlenstoffquellen und Assimilatnachfrage der Senken. Aus dem hier gewonnenen Ergebnis und Schnyder's Aussage ließe sich eine Beteiligung der Halme an der diurnalen Regulation des Kohlenstoffmetabolismus ableiten.

In dem generativem Stadium der Kornfüllung, speziell in der Phase maximaler Senkenstärke der Ähren, sahen die Verhältnisse anders aus: Es kam zu einer CO₂-bedingten Verdopplung der Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate in Fahnenblättern von 10 auf 20% TM. Dieses Resultat stimmt mehr mit der Literatursicht zur diurnalen Regulation des Kohlenstoffmetabolismus in Quellblättern (siehe oben) überein. Von der Kornfüllung weiß man zudem, daß sie nachts aus den Blattspeichern gespeist wird, und zwar mit derselben Rate wie am Tage (Schnyder 1993). Daß am Tag 69 trotz gegenüber Tag 63 halbiertes Tagesstrahlungssumme eine ähnliche Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate erreicht wurde (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung), deutet auf eine unvollständige Leerung der Kohlenhydratspeicher in Fahnenblättern bis zum nächsten Morgen und auf eine langfristige Akkumulation (Quellen:Senken-Ungleichgewicht) hin. Dieses Ergebnis gab den Anstoß, das Verhältnis der Kohlenstoffquellen und -senken in der Gesamtpflanze für die Behandlung A320-NF, +Düngung über den besagten Zeitraum abzuschätzen. Die Diskussion des Kapitels IV.2.4.1 erbrachte, daß in der Phase maximaler oberirdischer Trockenmassenzunahme für die Behandlung A320-NF, +Düngung wahrscheinlich eine Senken-Limitation des Wachstums vorlag.

Gleichzeitig war der Fahnenblatt-N-Gehalt in A320-NF, +Düngung niedriger als in A-NF, +Düngung. Man muß sich dabei allerdings vergegenwärtigen, daß gut die Hälfte der Abnahme maximaler N-Gehalte (-24% bezogen auf Trockenmasse) auf den gestiegenen Kohlenhydratgehalt zurückzuführen waren (-11% bezogen auf strukturelle Trockenmasse). Aufgrund der N-Abhängigkeit des Photosynthesemodells sank folglich die CO₂-Förderung der flächenbezogenen Photosynthese ab. Dieses Absinken war aber offenbar nicht ausreichend, um auch unter erhöhtem CO₂ (A320-NF, +Dgg.) ein Gleichgewicht der Kohlenstoffquellen und -senken zu realisieren (vgl. Kapitel IV.2.4.1). Nicht auszuschließen ist darum für diese Phase eine darüber hinaus gehende Inhibition der Fahnenblattphotosynthese durch Kohlenhydratakkumulation. Aus dieser Zeit liegen aber leider keine A/c_i-Kurven für einen direkten Nachweis vor.

Nach Schnyder (1993) ist die Kohlenhydratkonzentration in Blattspreiten von Weizen während der Kornfüllung gering. Sie liegt normalerweise unterhalb von 8% der Trockenmasse. Um so ungewöhnlicher ist das hier gewonnene Ergebnis mit in Fahnenblättern gemessenen Maximalkonzentrationen wasserlöslicher Kohlenhydrate von 25% TM. Von Nie et al. (1995a) wurden allerdings ebenfalls höchste Gehalte nicht-struktureller Kohlenhydrate in Fahnenblättern gemessen. Abweichend von den hier diskutierten Ergebnissen, zeigten sich dabei jedoch die geringsten relativen Unterschiede im CO₂-Vergleich.

In Übereinstimmung mit der in Kapitel IV.2.5.2 diskutierten NAR-Erhöhung sind die unter Ozoneinfluß erhöhten Kohlenhydratgehalte zu sehen (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung). Balaguer et al. (1995), die ebenfalls durch Ozon erhöhte Kohlenhydratkonzentrationen in Weizenblättern fanden, diskutierten dagegen als mögliche Ursache eine Beeinträchtigung der Phloembeladung durch Ozon.

V Zusammenfassung

Durch menschliche Aktivitäten sind die Konzentrationen vieler atmosphärischer Spurengase, die treibhauswirksam sind, zum Teil aber auch direkte Auswirkungen auf die Vegetation haben, deutlich angestiegen. Hier sind vor allem Kohlendioxid und troposphärisches Ozon zu nennen. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Reaktion des Kohlenstoffhaushaltes von Weizen als weltweit wichtigster Nahrungsmittel-Nutzpflanze auf diese beiden Spurengase bei unterschiedlicher Stickstoffversorgung zu untersuchen.

Dazu wurde Sommerweizen (*Triticum aestivum*) in Open-Top-Kammern unter drei CO₂-Konzentrationen (Außenluft-CO₂ = A-NF, Außenluft + 160 μmol mol⁻¹ CO₂ = A160-NF und Außenluft + 320 μmol mol⁻¹ CO₂ = A320-NF) und zwei Ozon-Konzentrationen (Außenluft-O₃ in Kombination mit allen drei CO₂-Stufen und 1,5fache Außenkonzentration in Kombination mit der niedrigsten = A-NF1,5 und der höchsten CO₂-Stufe = A320-NF1,5) in Topfkultur angezogen. Die N-Versorgung war entweder hoch (270 kg N ha⁻¹ = +Dgg) oder niedrig (150 kg N ha⁻¹ = -Dgg). Entsprechende Expositionen fanden 1994 mit den Sorten Nandu und Minaret, 1995 nur mit der Sorte Minaret statt. Als Wirkungserhebungen wurden Wachstumsanalysen, Gaswechselanalysen und Kohlenhydratanalysen durchgeführt.

Für Wachstumsanalysen wurde die Sorte Nandu 1994 bei der Erntereife geerntet. An der Sorte Minaret erfolgten 1995 wöchentliche Ernten, deren Daten für eine funktionale Wachstumsanalyse mit empirischer Modellierung für die Entwicklung der Oberirdischen Trockenmasse (TM), der relativen (RGR) und der absoluten (AGR) Wachstumsrate sowie der Sproß:Wurzel-Allometrie verwendet wurden. Die Reaktion der Kohlenstoffsenken (Halm-TM und Ähren-TM) und der Kohlenstoffquellen (Blatt-TM, Blattfläche, Blattflächenlebensdauer = LAD, spezifische Blattfläche = SLA sowie Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit = NAR) wurde ebenfalls anhand der funktionalen Wachstumsanalyse verfolgt. Die Methodik für die Durchführung der funktionalen Wachstumsanalyse wird ausführlich dargestellt. Gaswechselanalysen wurden 1994 an Fahnenblättern beider Sorten und an Ähren der Sorte Minaret als Messungen der aktuellen Photosyntheserate unter den Aufwuchs-CO₂-Konzentrationen durchgeführt. 1995 wurden A/c_i-Kurven mit einem geschlossenen Photosynthese-Meßsystem aufgenommen, um eine mögliche Akklimation des Photosyntheseapparates an erhöhtes CO₂ zu diagnostizieren. Der Einsatz geschlossener Photosynthese-Meßsysteme für die Aufnahme von A/c_i-Kurven wird detailliert beschrieben. Anhand der A/c_i-Kurven wurde ein weithin anerkanntes mechanistisches Photosynthese-Modell parametrisiert und für die Interpretation der aktuellen Photosyntheseraten genutzt. Es wurde versucht, das Photosynthese-Modell mit einem empirischen Stomata-Modell zu kombinieren. Kohlenhydratanalysen (Wasserlösliche Kohlenhydrate, Fructane, Saccharose, Reduzierende Zucker, Stärke) wurden 1994 an Haupthalmen der Sorte Minaret vorgenommen; 1995 erfolgten die Analysen an Gewebeproben der jüngsten Blätter bzw. Fahnenblätter. Die Untersuchung der Reaktion auf verschiedenen Integrationsstufen (Gewebe, Organ, Individuum) ermöglichte es, den Zusammenhang zwischen zeitlicher Abhängigkeit der CO₂-Wachstumsförderung, Photosynthese-Akklimation und Ausbildung von Quellen:Senken-Ungleichgewichten aufzuklären.

Beim Gesamtpflanzenwachstum zeigten sich sortenspezifische Unterschiede: Die Sorte Nandu reagierte mit 40 bzw. 50% mehr oberirdischer Biomasse und Ertrag auf A320-NF gegenüber A-NF bei -Dgg bzw. +Dgg, bei Minaret zeigten sich mit 30 bzw. 50% Förderung in den Düngungsvarianten stärkere Abhängigkeiten von der N-Versorgung. Anhand der in den Expositionen erreichten AOT-Werte für Ozon hätten deutliche Biomasse- und Ertragsminderungen erwartet werden können. Die getesteten Sorten erwiesen sich jedoch als relativ resistent gegen eine Erhöhung der Ozonkonzentration. Eine Interaktion zwischen CO₂ und O₃ im Sinne eines Schutzeffektes erhöhter CO₂-Konzentrationen trat nicht auf.

Die funktionale Wachstumsanalyse führte zu einigen nicht erwarteten Befunden hinsichtlich der zeitlichen Entwicklung von Behandlungseffekten. Die TM lag anfänglich in A-NF am höchsten; eine signifikante Steigerung durch erhöhtes CO₂ fand erst mit Beginn der Kornfüllung statt. O₃ bewirkte eine zwischenzeitliche TM-Reduktion, die in der Regel erst sehr spät im Verlauf der Entwicklung

durch Ausbildung von Nottrieben kompensiert wurde. Die RGR wurde durch CO₂-Anreicherung nur temporär gefördert. Wenn allerdings die TM als Bezugsgröße für den CO₂-Effekt gewählt wurde, also gleichgroße Pflanzen verglichen wurden, ergab sich in A320-NF eine stetige und konstante Förderung der RGR gegenüber A-NF. Offensichtlich war die zeitliche Abhängigkeit der CO₂-Wachstumsförderung Folge einer natürlichen Abnahme der RGR mit zunehmender Pflanzengröße. Dieser Befund spricht zugleich gegen eine photosynthetische Akklimation an erhöhtes CO₂ bis zur Phase der Kornfüllung. Entgegen Literaturangaben blieb die AGR in A320-NF über die gesamte Vegetationsperiode erhöht.

Die Sproß:Wurzel-Allometrie der Sorte Minaret war in A-NF düngungsabhängig: Die -Dgg wies eine relative Förderung des Wurzelwachstums auf. Erhöhtes CO₂ hatte nur geringen Einfluß auf die Sproß:Wurzel-Allometrie mit einer Tendenz zur Sproßförderung in der -Dgg. Diese Ergebnisse sprechen gegen die Induktion eines Stickstoffmangels durch CO₂ vor der Blüte.

Die Kohlenstoffsenken der reifenden Pflanzen (Ähren und Körner) reagierten auf CO₂-Erhöhung mit einer vermehrten Senkenzahl: Sortenabhängig wurde mehr die Ährenzahl oder die Kornzahl pro Ähre in A320-NF gefördert. Bei der Sorte Minaret war der CO₂-Ertragszuwachs hauptsächlich auf eine größere Ährenzahl zurückzuführen. Die Sorte bestockte sich stärker, ein größerer Anteil der Halme bildete Ähren aus, der Ertragszuwachs wurde an Nebenhalmen erzielt. Die Senkenstärke der Einzelkörner — ermittelt als Tausendkorngewicht — reagierte demgegenüber bei beiden Sorten kaum auf CO₂.

Intermediär fungierten auch die Halme als Kohlenstoffsenken. In Haupthalmen fand eine Akkumulation von Fructanen statt. Die maximale Fructankonzentration wurde durch CO₂ erhöht. Die Gesamtmenge aller im Haupthalm eingelagerten Kohlenhydrat-Komponenten (Fructane, Saccharose, Red. Zucker) erhöhte sich durch CO₂-Begasung. Die Akkumulation von Fructanen endete unter erhöhtem CO₂ 8 Tage später; die Auslagerung von Kohlenhydratreserven erfolgte unter CO₂-Einfluß verzögert. Der Beitrag der Halmreserven zum Haupthalmtrug — geschätzt aus den remobilisierten Kohlenhydratmengen — erfuhr durch CO₂ eine Zunahme.

Im zeitlichen Verlauf zeigten die verschiedenen Kohlenstoffsenken eine Dynamik der Senkenstärke. Für das Senkenwachstum spielte das Verhältnis von Kohlenstoff-Quellen und -Senken sowie die Konkurrenz zwischen den verschiedenen Senken eine maßgebliche Rolle. Für Halme und Ähren bestand eine Überlappung der Organentwicklung; bei Halmen gingen Wachstum, Kohlenhydrat-Einlagerung und -Remobilisierung fließend ineinander über. Der Beitrag der Halmreserven zu der Kornfüllung — ermittelt durch Aufsummieren der negativen Halm-AGR — veränderte sich CO₂-bedingt nicht. Bei hoher CO₂- und N-Versorgung war das maximale absolute Ährenwachstum (als Maß für die maximale Senkenstärke der Körner) mit +73% gegenüber der Kontrolle stärker erhöht als nach dem Zuwachs der Kornzahl zu erwarten war. Dies widerspricht Literaturangaben, nach denen die Füllungsrate der Körner senken-limitiert ist.

Die Kohlenstoffquellen zeigten eine düngungsabhängige Reaktion auf erhöhtes CO₂. In A320-NF, -Dgg profitierten die Pflanzen ausschließlich von einer 26,9%igen Erhöhung der Produktivitätsrate einer Blattflächeneinheit NAR durch CO₂. Weil die Anlage von mehr Blattfläche N-bedürftig ist, kam es nur in der hohen Stickstoffversorgung auch zu einer maßgeblichen Steigerung der Blattflächenlebensdauer LAD durch CO₂. In A320-NF, +Dgg profitierten die Pflanzen sowohl von der erhöhten LAD (+14,4%) als auch von der erhöhten NAR (+30,3%). Die mittlere 27-30%ige NAR-Steigerung korrespondiert in der Größenordnung mit den in der Literatur beschriebenen 20-75% Photosyntheseförderung bei CO₂-Verdopplung. Obwohl während der Hauptwachstumsphase die letzte Blattgeneration (Fahnenblätter) unter erhöhtem CO₂ einen niedrigeren Blatt-N-Gehalt hatte, fehlten N-Mangelsymptome in der -Dgg zum Teil und in der +Dgg ganz. Somit sprechen die Befunde eher für einen erniedrigten Stickstoffbedarf der Blätter unter erhöhtem CO₂.

Die in A320-NF, +Dgg aufgenommenen A/c_i-Kurven waren nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ praktisch kaum verändert. Bis zum Eintritt der Kornfüllung war demnach keine Photosynthese-Akklimation eingetreten. Kernparameter des Photosynthese-Modells, die Carboxylierungseffizienz (CE) und die maximale Elektronentransportrate (J_{max}), hingen für alle untersuchten Behandlungen in

gleicher Weise linear vom Blatt-N-Gehalt ab. Da Fahnenblätter in A320-NF, +Dgg zeitweise einen reduzierten N-Gehalt besaßen, ist von einem N-bedingten Rückgang der CO₂-Förderung der Photosynthese, von einer Akklimation während der Kornfüllung, auszugehen. Ausgehend von Modellkalkulationen betrug die Photosyntheseförderung dann nicht mehr 40-75%, sondern nur noch 20-50%.

Verschiedene Resultate wiesen auf ein bestehendes Quellen:Senken-Ungleichgewicht in A320-NF, +Dgg während der Kornfüllung hin. Die Konzentration der mengenmäßig stärksten Kohlenhydratfraktion, der wasserlöslichen Kohlenhydrate, erhöhte sich in Fahnenblättern durch CO₂ und erreichte mit 20% TM doppelt so hohe Konzentrationen wie in A-NF. In der Gesamtpflanze standen sich eine gegenüber A-NF um 90% erhöhte Fahnenblattfläche mit einer 20-50% höheren Photosyntheserate und eine maximal um 73% erhöhte Senkenstärke der Ähren gegenüber. Das Übergewicht der Kohlenstoffquellen hätte zu einer direkten oder zu indirekter Photosynthese-Inhibition und Seneszenzbeschleunigung führen dürfen. Es liegen jedoch keine Hinweise auf ein verfrühtes Absinken der Gesamtblattfläche vor. Eine zeitliche Verzögerung der Blattflächen-Entwicklung und das Fehlen eines mit Kohlenhydrat-Akkumulation verbundenen SLA-Rückgangs in A320-NF deuteten vielmehr auf eine direkte Kohlenhydrat-bedingte Photosynthese-Inhibition hin, die über die N-bedingte hinausging. Entgegen Literaturangaben fanden sich keine Befunde für eine positive Akklimation, die im Wachstumskontext die einzige Anpassung an erhöhtes CO₂ darstellt. Eine Literaturübersicht zur Akklamationsproblematik ist Bestandteil der Diskussion.

In Übereinstimmung mit einer direkten Kohlenhydrat-bedingten Photosynthese-Inhibition waren die in A320-NF gemessenen Fahnenblatt-Photosyntheseraten deutlich geringer als die mit den N- und Temperaturabhängigkeiten von CE und J_{max} kalkulierten. Den Blattgaswechsellmessungen zufolge war die CO₂-Förderung der Photosynthese begleitet von einem deutlichen Stomatenschluß. Bedingt durch eine stomatare Kompensation fanden sich in der -Dgg oftmals keine geringeren Photosyntheseraten als in der +Dgg. Die Atmungsprozesse der Körner prägten im wesentlichen die Ährenphotosynthese der Sorte Minaret. Lediglich in der -Dgg kam es zu einer Förderung der Ährenphotosynthese durch CO₂. Resultate der funktionalen Wachstumsanalyse sprachen für eine N-Umverteilung in Richtung Spelzen in A320-NF, -Dgg.

In mehrfacher Hinsicht reagierten Kohlenstoffquellen auf Ozon entgegen der Erwartung. Nach den A/c_i-Kurven wirkte sich Ozonbegasung in jungen Blättern nicht in einer RubisCO-Schädigung aus. Photosyntheseraten waren durch Ozon nur geringfügig reduziert, in A320-NF sogar oftmals erhöht. Blattkohlenhydratgehalte zeigten sich unter Ozoneinfluß ebenfalls erhöht. Für die Sorte Minaret bestand die Reaktion auf Ozon in einer deutlichen Reduktion der LAD. Eine Anhebung der NAR durch Ozon war für einen Großteil der Vegetationsperiode prägend. Nach den SLA-Befunden legten Weizenpflanzen unter Ozon dickere/dichtere, vermutlich stickstoffreichere Blätter an. Insgesamt stellt sich das Verhalten als Schutzreaktion vor Ozon dar. Unter Ozoneinfluß kam es ferner zu massiven Allokationsverschiebungen. Dies steht im Widerspruch zu Literaturangaben, nach denen eine Allokationsreaktion auf Ozon eine Photosyntheseschädigung voraussetzt.

Das für die Aufklärung von Zusammenhängen notwendige Scaling der Integrationsstufen des pflanzlichen Kohlenstoffhaushaltes hat in der vorliegenden Arbeit zu einem weitgehend in sich geschlossenen Bild der Weizenreaktion auf die Spurengase geführt, das mehrfach von gängigen Vorstellungen abwich.

VI Literaturverzeichnis

Veränderung der atmosphärischen Zusammensetzung und Wirkung auf Pflanzen

- Guderian R (1985):** *Air pollution by photochemical oxidants.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo
- IPCC: Houghton JT, Meira Filho LG, Callander BA, Harris N, Kattenberg A, Maskell K (eds) (1996):** *Climate Change 1995: The science of climate change.* Published for the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge
- Koch GW, Mooney HA (eds) (1996):** *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems.* Academic Press Inc., San Diego
- Lemon ER (ed) (1983):** *CO₂ and plants: The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide.* Westview Press, Boulder, Colorado
- Rozema J, Lambers H, van de Geijn SC, Cambridge ML (eds) (1993):** *CO₂ and biosphere.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London

Funktionale Wachstumsanalyse

- Causton DR, Venus JC (1981):** *The biometry of plant growth.* Edward Arnold (Publishers) Ltd., London
- Hunt R (1982):** *Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis.* Edward Arnold (Publishers) Ltd., London
- Hunt R (1990):** *Basic growth analysis: Plant growth analysis for beginners.* Unwin Hyman, London
- Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds) (1989):** *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants.* SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands
- Lambers H, Poorter H (1992):** Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. pp 187-261 — In: **Begon M, Fitter AH (eds) (1992):** *Advances in ecological research Vol.23.* Academic Press, London

Kohlenstoffquellen und -senken

- Bazzaz FA, Grace J (eds) (1997):** *Plant resource allocation.* Academic Press, San Diego, London, Boston, New York
- Farrar JF (ed), Geiger DR, Shieh W-J, Patrick JW, Wolswinkel P, Jenner CF, Hawker JS, Kuiper D, Doehlert DC, Wardlaw IF, Schulz A, Thornley JHM, Minchin PEH, Thorpe MR, Stitt M (1993):** Forum Sink strength: What is it and how do we measure it? — In: *Plant, Cell & Environment* 16: 1013-1046
- Wardlaw IF (1990):** The control of carbon partitioning in plants. — In: *New Phytologist* 116: 341-381
- Zamski E, Schaffer AA (eds) (1996):** *Photoassimilate distribution in plants and crops: Source-sink relationships.* Marcel Dekker Inc., New York, Basel, Hong Kong

Gaswechsel und Modellierung

- Farquhar GD, von Caemmerer S (1982):** Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. pp 549-587 — In: **Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) (1982):** *Encyclopedia of plant physiology Vol. 12B*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, Strain BR (1992):** Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. — In: *Plant, Cell & Environment* 15: 271-282
- Sage RF, Reid CD (1994):** Photosynthetic response mechanisms to environmental change in C₃ plants. pp 413-499 — In: **Wilkinson RE (ed) (1994):** *Plant environment interactions*. Marcel Dekker Inc., New York
- Schulze E-D, Caldwell MM (eds) (1994):** *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Sharkey TD (1985):** Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: Physics, physiology and rate limitations. — In: *The Botanical Review* 51: 53-105

Zitate

- Ågren GI, Ingestad T (1987):** Root:shoot ratio as a balance between nitrogen productivity and photosynthesis. — In: *Plant, Cell & Environment* 10: 579-586
- Allen LH (1990):** Plant responses to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants. — In: *Journal of Environmental Quality* 19: 15-34
- Arp WJ (1991):** Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. — In: *Plant, Cell & Environment* 14: 869-875
- Avigad G (1990):** Disaccharides. pp 111-188 — In: **Dey PM, Harborne JB (eds) (1990):** *Methods in plant biochemistry: Carbohydrates*. Academic Press, London, San Diego, New York
- Azcon-Bieto J (1983):** Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. — In: *Plant Physiology* 73: 681-686
- Baker DN, Enoch HZ (1983):** Plant growth and development. pp 107-130 — In: **Lemon ER (ed) (1983):** *CO₂ and plants: The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide*. Westview Press, Boulder, Colorado
- Balaguer L, Barnes JD, Panicucci A, Borland AM (1995):** Production and utilization of assimilates in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves exposed to elevated O₃ and/or CO₂. — In: *New Phytologist* 129: 557-568
- Ball JT (1987):** Calculations related to gas exchange. pp 445-477 — In: **Zeiger E, Farquhar GD, Cowan IR (eds) (1987):** *Stomatal Function*. Stanford University Press, Stanford, California,
- Ball JT, Woodrow IE, Berry JA (1987):** A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. pp 221-224 — In: **Biggins I (ed) (1987):** *Progress in Photosynthesis Research. Vol. IV. Proceedings of the VII congress on photosynthesis*. Martinus Nijhoff, Dordrecht
- Barnes SA, Knight JS, Gray JC (1995):** Alteration of the amount of the chloroplast phosphate translocator in transgenic tobacco affects the distribution of assimilate between starch and sugar. — In: *Plant Physiology* 107: 671?
- Bazzaz FA (1997):** Allocation of resources in plants: State of the science and critical questions. pp 1-37 — In: **Bazzaz FA, Grace J (eds) (1997):** *Plant resource allocation*. Academic Press Inc., San Diego
- Bewley JD, Black M (1982):** *Viability, dormancy, and environmental control*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York

- Beyschlag W, Ryel RJ, Caldwell MM (1994):** Assessing canopy photosynthesis by means of simulation models. pp 409-428 — In: *Schulze E-D, Caldwell MM (eds) (1994): Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Bidinger F, Musgrave RB, Fischer RA (1977):** Contribution of stored preanthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. — In: *Nature* 270: 431-433
- Bort J, Brown RH, Araus JL (1996):** Refixation of respiratory CO₂ in the ears of C₃ cereals. — In: *Journal of Experimental Botany* 47: 1567-1575
- Bowes G (1991):** Growth at elevated CO₂: photosynthetic responses mediated through RubisCO. — In: *Plant, Cell & Environment* 14: 795-806
- Brunschön S (1990):** Wirkungen gasförmiger Immissionskomponenten (SO₂, NO₂, O₃) auf die Stickstoffassimilation von Kulturpflanzen. Dissertation, Justus Liebig Universität Giessen, Germany, Wissenschaftsverlag Dr. Wigbert Maraun, Frankfurt a.M.
- Cape JN, Smith RI, Fowler D (1994):** The influence of ozone chemistry and meteorology on plant exposure to photooxidants. — In: *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 102B: 11-31
- Causton DR, Venus JC (1981):** *The biometry of plant growth*. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London
- Cave G, Tolley L, Strain BR (1981):** Effect of carbon dioxide enrichment on chlorophyll content, starch content and starch grain structure in *Trifolium subterraneum* leaves. — In: *Physiologia Plantarum* 51: 171-174
- Chambers JM, Cleveland WS, Kleiner B, Tukey PA (1983):** *Graphical methods for data analysis*. Duxbury Press, Boston
- Cowan IR (1994):** As to the mode of action of the guard cells in dry air. pp 205-227 — In: *Schulze E-D, Caldwell MM (eds) (1994): Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Cure JD, Acock B (1986):** Crop response to carbon dioxide doubling: a literature survey. — In: *Agricultural and Forest Meteorology* 38: 127-145
- Delgado E, Mitchell RAC, Parry MAJ, Driscoll SP, Mitchell VJ, Lawlor DW (1994):** Interacting effects of CO₂ concentration, temperature and nitrogen supply on the photosynthesis and composition of winter wheat leaves. — In: *Plant, Cell & Environment* 17: 1205-1213
- Dewar RC (1995):** Interpretation of an empirical model for stomatal conductance in terms of guard cell function. *Plant, Cell & Environment* 18: 365-372
- Dijkstra P (1989):** Cause and effect of differences in specific leaf area. pp 125-141 — In: *Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds) (1989): Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands
- Draper NR, Smith H (1981):** *Applied regression analysis*. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore
- du Cloux HC, Andre M, Daguene A, Massimino J (1987):** Wheat response to CO₂ enrichment: Growth and CO₂ exchanges at two plant densities. — In: *Journal of Experimental Botany* 38: 1421-1431
- Dubois D, Winzeler M, Nösberger J (1990):** Fructan accumulation and sucrose:sucrose fructosyltransferase activity in stems of spring wheat genotypes. — In: *Crop Science* 30: 315-319
- Eamus D (1991):** The interaction of rising CO₂ and temperatures with water use efficiency. In: *Plant, Cell & Environment* 14: 843-852

- Evans LT, Wardlaw IF (1996):** Whole plant source-sink relationships of selected crops: wheat. pp 501-519 — In: **Zamski E, Schaffer AA (eds) (1996):** *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source-Sink Relationships*. Marcel Dekker Inc., New York, Basel, Hong Kong
- Fangmeier A, Stein W, Jäger HJ (1992):** Advantages of an open-top chamber plant exposure system to assess the impact of atmospheric trace gases on vegetation. — In: *Angewandte Botanik* 66: 97-105
- Fangmeier A, Brockerhoff U, Grütters U, Jäger H-J (1993):** Growth and yield responses of spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Turbo) grown in open-top chambers to ozone and water stress. *Environmental Pollution* 83: 317-325
- Fangmeier A, Grütters U, Hertstein U, Sandhage-Hoffmann A, Vermehren B, Jäger H-J (1996):** Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat. I. Growth and yield. — In: *Environmental Pollution* 91: 381-390
- Fangmeier A, Grütters U, Högy P, Vermehren B, Jäger H-J (1997):** Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat. II. Nutrients (N, P, K, S, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn). — In: *Environmental Pollution* 96 No. 1: 43-59
- Farage PK, Long SP (1995):** An in vivo analysis of photosynthesis during short-term O₃-exposure in three contrasting species. — In: *Photosynthesis Research* 43: 11-18
- Farquhar GD, von Caemmerer S (1982):** Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. pp 549-587 — In: **Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) (1982):** *Encyclopedia of Plant Physiology Vol. 12B*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980):** A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. — In: *Planta* 149: 78-90
- Farrar JF (1989):** The carbon balance of slow-growing and fast-growing species. pp 241-256 — In: **Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds) (1989):** *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands
- Farrar JF, Williams ML (1991):** The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration. — In: *Plant, Cell & Environment* 14: 819-830
- Farrar JF (ed), Geiger DR, Shieh W-J, Patrick JW, Wolswinkel P, Jenner CF, Hawker JS, Kuiper D, Doehlert DC, Wardlaw IF, Schulz A, Thornley JHM, Minchin PEH, Thorpe MR, Stitt M (1993):** Forum Sink strength: What is it and how do we measure it? — In: *Plant, Cell & Environment* 16: 1013-1046
- Farrar JF, Gunn S (1996):** Effects of temperature and atmospheric carbon dioxide on source-sink relations in the context of climate change. pp 389-406 — In: **Zamski E, Schaffer AA (eds) (1996):** *Photoassimilate distribution in plants and crops: Source-sink relationships*. Marcel Dekker Inc., New York, Basel, Hong Kong
- Feister U, Warmbt W (1987):** Long-term measurements of surface ozone in the German Democratic Republic. — In: *Journal of Atmospheric Chemistry* 5: 1-21
- Fichtner K, Koch GW, Mooney HA (1994):** Photosynthesis, storage, and allocation. pp 133-144 — In: **Schulze E-D, Caldwell MM (eds) (1994):** *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York,
- Field CB, Ball JT, Berry JA (1989):** Photosynthesis: principles and field techniques. pp 209-253 — In: **Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW (eds) (1989):** *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation*. Chapman and Hall, London, New York

- Foyer CH, Galtier N (1996):** Source-sink interaction and communication in leaves. pp 311-340 — In: **Zamski E, Schaffer AA (eds) (1996):** *Photoassimilate distribution in plants and crops: Source-sink relationships*. Marcel Dekker Inc., New York, Basel, Hong Kong
- Fuhrer J (1994):** Effects of ozone on managed pasture. I. Effects of open-top chambers on microclimate, ozone flux, and plant growth. — In: *Environmental Pollution* 86: 297-305
- Fuhrer J, Skärby L, Ashmore MR (1997):** Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe. — In: *Environmental Pollution* 97: 91-106
- Gates DM (1983):** An overview. pp 7-20 — In: **Lemon ER (ed) (1983):** *CO₂ and plants: The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide*. Westview Press, Boulder, Colorado
- Geiger DR, Servaites JC (1994):** Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C₃ plants. — In: *Annual Review of Plant Physiology* 45: 235-256
- Gifford RM, Bremner PM, Jones DB (1973):** Assessing photosynthetic limitation to grain yield in a field crop. — In: *Australian Journal of Agricultural Research* 24: 297-307
- Gifford RM (1977):** Growth pattern, carbon dioxide exchange and dry weight distribution in wheat growing under differing photosynthetic environments. — In: *Australian Journal of Plant Physiology* 4: 99-110
- Gifford RM (1979):** Growth and yield of CO₂ enriched wheat under water limited conditions. — In: *Australian Journal of Plant Physiology* 6: 367-368
- Götzl M (1996):** *Auswirkungen erhöhter CO₂-Konzentrationen auf Sommerweizen (Triticum aestivum L. cv. Minaret) und auf Arten der Klasse Chenopodietae: Reaktionen der photosynthetischen Licht- und Dunkelprozesse. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Giessen, Institut für Pflanzenökologie, unveröffentlicht*
- Goldstein R, Ferson S (1994):** Response of plants to interacting stresses (ROPIS) — Program rationale, design, and implications. — In: *Journal of Environmental Quality* 23: 407-411
- Grünhage L, Jäger H-J (1994):** Influence of the atmospheric conductivity on the ozone exposure of plants under ambient conditions: Considerations for establishing ozone standards to protect vegetation. — In: *Environmental Pollution* 85: 125-129
- Grüters U, Fangmeier A, Jäger H-J (1995):** Modelling stomatal responses of spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Turbo) to ozone and different levels of water supply. — In: *Environmental Pollution* 87: 141-149
- Guderian R, Tingey DT, Rabe R (1985):** Effects of photochemical oxidants on plants. pp 129-333 — In: **Guderian R (ed) (1985):** *Air pollution by photochemical oxidants*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo
- Gutteridge S, Gatenby AA (1995):** RubisCO synthesis, assembly, mechanism, and regulation. — In: *Plant Cell* 7: 809-819
- Harley PC, Sharkey TD (1991):** An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. — In: *Photosynthesis Research* 27: 169-178
- Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, Strain BR (1992):** Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. — In: *Plant, Cell & Environment* 15: 271-282
- Harley PC, Baldocchi DD (1995):** Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parametrization. — In: *Plant, Cell & Environment* 18: 1146-1156
- Hay RKM, Walker AJ (1989):** *An introduction to the physiology of crop yield*. Longman Scientific & Technical, New York
- Heagle AS, Body DE, Heck WW (1973):** An open-top field chamber to assess the impact of air pollution on plants. — In: *Journal of Environmental Quality* 2: 365-368

- Heath RL (1994):** Possible mechanisms for the inhibition of photosynthesis by ozone. — In: *Photosynthesis Research* 39: 439-451
- Heck WW, Adams RM, Cure WW, Heagle AS, Heggstad HE, Kohut RJ, Kress LW, Rawlings JO, Clifton-Taylor O (1983):** A reassessment of crop loss from ozone. — In: *Environ. Sci. Technol.* 17 No.12: 572-581
- Heck WW, Cure WW, Rawlings JO, Zaragoza LJ, Heagle AS, Heggstad HE, Kohut RJ, Kress LW, Temple PJ (1984):** Assessing impacts of ozone on agricultural crops: II. Crop yield functions and alternative exposure statistics. — In: *JAPCA* 34: 810-817
- Hocking PJ, Meyer CP (1991):** Effects of CO₂ enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. — In: *Australian Journal of Plant Physiology* 18: 339-356
- Hughes AP, Freeman PR (1967):** Growth analysis using frequent small harvests. — In: *Journal of Applied Ecology* 4: 553-560
- Hunt R (1982):** *Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis.* Edward Arnold (Publishers) Ltd., London
- Hunt R (1990):** *Basic growth analysis: Plant growth analysis for beginners.* Unwin Hyman, London
- Ingestad T, Ågren GI (1988):** Nutrient uptake and allocation at steady state nutrition. — In: *Physiologia Plantarum* 72: 450-459
- IPCC: Houghton JT, Meira Filho LG, Callander BA, Harris N, Kattenberg A, Maskell K (eds) (1996):** *Climate Change 1995: The science of climate change. Published for the Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge*
- Jarvis PG (1976):** The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. — In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London [B]* 273: 593-610
- Jarvis PG (1995):** Scaling processes and problems. — In: *Plant, Cell & Environment* 18: 1079-1089
- Kangasjärvi J, Talvinen J, Utriainen M, Karjalainen R (1994):** Plant defence systems induced by ozone. — In: *Plant, Cell & Environment* 17: 783-794
- Keys AJ, Parry MAJ (1990):** Ribulosebiphosphate-carboxylase/oxygenase and carbonic anhydrase. pp 1-13 — In: *Dey PM, Harborne JB, Lea PJ (eds) (1990): Methods in plant biochemistry. Vol.3: Enzymes of primary metabolism.* Academic Press, London
- Kimball BA (1983):** Carbon dioxide and agricultural yield: An assemblage and analysis of 430 prior observations. — In: *Agronomy Journal* 75: 779-788
- Konings H (1989):** Physiological and morphological differences between plants with a high NAR or a high LAR as related to environmental conditions. pp 101-125 — In: **Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds) (1989):** *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants.* SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands
- Körner C (1994):** Biomass fractionation in plants: a reconsideration of definitions based on plant functions. pp 173-186 — In: **Roy J, Garnier E (eds) (1994):** *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions.* SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands
- Körner C (1995):** Towards a better experimental basis for upscaling plant responses to elevated CO₂ and climate warming. — In: *Plant, Cell & Environment* 18: 1101-1110
- Krupa SV, Grünhage L, Jäger H-J, Nosal M, Manning WJ, Legge AH, Hanewald K (1995):** Ambient ozone (O₃) and adverse crop response: A unified view of cause and effect. — In: *Environmental Pollution* 87: 119-126
- Kuntze H, Niemann J, Roeschmann G, Schwerdtfeger G (1983):** *Bodenkunde.* Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart

- Kurtzman RH, Jr., Jones FT, Bailey GF (1973):** Dissolution of starches in dimethylsulfoxide and variations in starches of several species, varieties, and maturities. — In: *Cereal Chemistry* 50: 312-322
- Kühbauch W, Thome U (1989):** Nonstructural carbohydrates of wheat stems as influenced by sink-source manipulations. — In: *Journal of Plant Physiology* 134: 243-250
- Lambers H, Freijssen N, Poorter H, Hirose T, van der Werf A (1989):** Analyses of growth based on net assimilation rate and nitrogen productivity. pp 1-19 — In: **Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds) (1989):** *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands
- Lambers H, Poorter H (1992):** Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. pp 187-261 — In: **Begon M, Fitter A, H. (eds) (1992):** *Advances in ecological research. Vol.23*. Academic Press, London
- Larcher W (1994a):** *Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart
- Larcher W (1994b):** Photosynthesis as a tool for indicating temperature stress events. pp 261-278 — In: **Schulze E-D, Caldwell MM (eds) (1994):** *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Laurence JA, Amundson RG, Friend AL, Pell EJ, Temple PJ (1994):** Allocation of carbon in plants under stress — An analysis of the ROPIS experiments. — In: *Journal of Environmental Quality* 23: 412-417
- Lawlor DW, Mitchell RAC (1991):** The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies. — In: *Plant, Cell & Environment* 14: 807-818
- Lawlor DW (1995):** Photosynthesis, productivity and environment. — In: *Journal of Experimental Botany* 46: 1449-1461
- Leuning R (1995):** A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. — In: *Plant, Cell & Environment* 18: 339-355
- Lever M (1977):** Carbohydrate determination with 4-hydroxybenzoic acid hydrazide (PAHBAH): Effect of bismuth on the reaction. — In: *Anal. Biochem.* 81: 21-27
- Lever M, Walmsley TA, Visser RS, Ryde SJ (1984):** Optimal conditions for 4-hydroxybenzoyl- and 2-furoylhydrazine as reagents for the determination of carbohydrates, including ketosamines. — In: *Anal. Biochem.* 139: 205-211
- LI-COR (1990):** *LI-6200 Technical Reference*. LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA
- Lilley RM, Walker DA (1974):** An improved spectrophotometric assay for ribulosebiphosphate carboxylase. — In: *Biochimica et Biophysica Acta* 358: 226-229
- Long SP, Baker NR, Raines CA (1993):** Analysing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration. pp 17-32 — In: **Rozema J, Lambers H, van de Geijn SC, Cambridge ML (eds) (1993):** *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- Lösch R, Schulze E-D (1994):** Internal coordination of plant responses to drought and evaporational demand. pp 185-204 — In: **Schulze E-D, Caldwell MM (eds) (1994):** *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Makino A (1994):** Biochemistry of C₃-photosynthesis in high CO₂. — In: *J. Plant. Res.* 107: 79-84
- McDermitt DK(1991):** LI-COR application note 103: A protocol for measuring assimilation rate versus internal CO₂ concentration using the LI-6200. LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA
- McDermitt DK, Norman JM, Davis JT, Ball TM, Arkebauer TJ, Welles JM, Roemer SR (1989):** CO₂ response curves can be measured with a field-portable closed-loop photosynthesis system. — In: *Annales des Sciences Forestières* 46 suppl.: 416-420

- McDonald AJS (1989):** Phenotypic variation in growth rate as effected by N-supply: Its effect on NAR, LWR and SLA. pp 35-45 — In: **Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds) (1989):** *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands
- McKee IF, Woodward FI (1994):** CO₂ enrichment responses of wheat: Interactions with temperature, nitrate and phosphate. — In: *New Phytologist* 127: 447-453
- Mengel K (1991):** *Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze*. 7. Auflage, Gustav Fischer Verlag, Jena
- Meyer U, Kollner B, Willenbrink J, Krause GHM (1997):** Physiological changes on agricultural crops induced by different ambient ozone exposure regimes . I. Effects on photosynthesis and assimilate allocation in spring wheat. — In: *New Phytologist* 136: 645-652
- Miglietta F, Giuntoli A, Bindi M (1996):** The effect of free air carbon dioxide enrichment (FACE) and soil nitrogen availability on the photosynthetic capacity of wheat. — In: *Photosynthesis Research* 47: 281-290
- Mitchell RAC, Lawlor DW, Porter JR (1993):** Interaction of CO₂ and temperature in the growth and yield of winter wheat: Test of ARCWHEAT model. pp 460-462 — In: **Rozema J, Lambers H, van de Geijn SC, Cambridge ML (eds) (1993):** *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- Mitchell RAC, Lawlor DW, Mitchell VJ, Gibbard CL, White EM, Porter JR (1995):** Effects of elevated CO₂ concentration and increased temperature on winter wheat: Test of ARCWHEAT simulation model. — In: *Plant, Cell & Environment* 18: 736-748
- Mitchell RAC, Gibbard CL, Mitchell VJ, Lawlor DW (1996):** Effects of shading in different developmental phases on biomass and grain yield of winter wheat at ambient and elevated CO₂. — In: *Plant, Cell & Environment* 19: 615-621
- Monteith JL (1995):** A reinterpretation of stomatal responses to humidity. In: *Plant, Cell & Environment* 18: 357-364
- Mooney HA, Winner WE (1988):** Carbon gain, allocation, and growth as affected by atmospheric pollutants. pp 272-287 — In: **Schulte-Hostede S, Darrall NM, Blank LW, Wellburn AR (eds) (1988):** *Air pollution and plant metabolism*. Elsevier Applied Science, Essex
- Morison JIL (1987):** Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. pp 229-253 — In: **Zeiger E, Farquhar GD, Cowan IR (eds) (1987):** *Stomatal function*. Stanford University Press, Stanford, California
- Morison JIL, Long S (1995):** Wheat growth under global environmental change — an introduction. — In: *Global Change Biology* 1: 383-384
- Mott KA, Parkhurst DF (1991):** Stomatal responses to humidity in air and helox. — In: *Plant, Cell & Environment* 14: 509-515
- Mulholland BJ, Craigon J, Black CR, Colls JJ, Atherton J, Landon G (1997):** Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the growth and yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). — In: *Journal of Experimental Botany* 48: 113-122
- Neales TF, Nicholls AO (1978):** Growth response of young wheat plants to a range of ambient CO₂ levels. — In: *Australian Journal of Plant Physiology* 5: 45-59
- Nie G-Y, Tomasevic M, Baker NR (1993):** Effects of ozone on the photosynthetic apparatus and leaf proteins during leaf development in wheat. — In: *Plant, Cell & Environment* 16: 643-651
- Nie GY, Hendrix DL, Webber AN, Kimball BA, Long SP (1995a):** Increased accumulation of carbohydrates and decreased photosynthetic gene transcript levels in wheat grown at an elevated CO₂ concentration in the field. — In: *Plant Physiology* 108: 975-983

- Nie GY, Long SP, Garcia RL, Kimball BA, Lamorte RL, Pinter PJ, Wall GW, Webber AN (1995b):** Effects of free-air CO₂ enrichment on the development of the photosynthetic apparatus in wheat, as indicated by changes in leaf proteins. — In: *Plant, Cell & Environment* 18: 855-864
- Paul MJ, Driscoll SP (1997):** Sugar repression of photosynthesis: the role of carbohydrates in signalling nitrogen deficiency through source:sink imbalance. — In: *Plant, Cell & Environment* 20: 110-116
- Pearcy RW, Björkman O (1983):** Physiological effects. pp 65-106 — In: *Lemon ER (ed) (1983): CO₂ and plants — The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide.* Westview Press, Boulder, Colorado
- Pearcy RW, Pfitsch WA (1994):** The consequences of sunflecks for photosynthesis and growth of forest understory plants. pp 343-359 — In: *Schulze E-D, Caldwell MM (eds) (1994): Ecophysiology of photosynthesis.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Pell EJ, Temple PJ, Friend AL, Mooney HA, Winner WE (1994a):** Compensation as a plant response to ozone and associated stresses — An analysis of ROPIS experiments. — In: *J Environ Qual* 23: 429-436
- Pell EJ, Eckardt NA, Glick RE (1994b):** Biochemical and molecular basis for impairment of photosynthetic potential. — In: *Photosynthesis Research* 39: 453-462
- Pereira JS (1994):** Gas exchange and growth. pp 147-184 — In: *Schulze E-D, Caldwell MM (eds) (1994): Ecophysiology of photosynthesis.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Pettersson R, McDonald AJS (1992):** Effects of elevated carbon dioxide concentration on photosynthesis and growth of small birch plants (*Betula pendula* Roth.) at optimal nutrition. — In: *Plant, Cell & Environment* 15: 911-919
- Pettersson R, Lee HSJ, Jarvis PG (1993):** The effect of CO₂ on barley. pp 462-463 — In: *Rozema J, Lambers H, van de Geijn SC, Cambridge ML (eds) (1993): CO₂ and biosphere.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- Pettersson R, McDonald AJS (1994):** Effects of nitrogen supply on the acclimation of photosynthesis to elevated CO₂. — In: *Photosynthesis Research* 39: 389-400
- Pinter PJ, Kimball BA, Garcia RL, Wall GW, Hunsaker DJ, LaMorte RL (1996):** Free-air CO₂ enrichment: Responses of cotton and wheat crops. pp 215-250 — In: *Koch GW, Mooney HA (eds) (1996): Carbon dioxide and terrestrial ecosystems.* Academic Press Inc., San Diego
- Pollock CJ, Chatterton NJ (1988):** Fructans. pp 109-140 — In: *Stumpf PK, Conn EE, Preiss J (eds) (1988): The biochemistry of plants. Vol.14: Carbohydrates.* Academic Press, San Diego, London
- Pollock CJ, Cairns AJ, Sims IM, Housley TL (1996):** Fructans as reserve carbohydrates in crop plants. pp 97-113 — In: *Zamski E, Schaffer AA (eds) (1996): Photoassimilate distribution in plants and crops: Source-sink relationships.* Marcel Dekker Inc., New York, Basel, Hong Kong
- Pons TL, van der Werf A, Lambers H (1994):** Photosynthetic nitrogen use efficiency of inherently slow- and fast-growing species: Possible explanations for observed differences. pp 61-78 — In: *Roy J, Garnier E (eds) (1994): A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions.* SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands
- Pontis HG (1990):** Fructans. pp 353-370 — In: *Dey PM, Harborne JB (eds) (1990): Methods in plant biochemistry: Carbohydrates.* Academic Press, London, San Diego, New York
- Poorter H, Pot CS, Lambers H (1988):** The effect of an elevated atmospheric CO₂ concentration on growth, photosynthesis and respiration of *Plantago major*. — In: *Physiologia Plantarum* 73: 553-559

- Poorter H (1989):** Interspecific variation in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. pp 45-69 — In: *Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds) (1989): Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants.* SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands
- Poorter H (1993):** Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. pp 77-99 — In: *Rozema J, Lambers H, van de Geijn SC, Cambridge ML (eds) (1993): CO₂ and biosphere.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- Portis AR (1992):** Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity. *Annual Review of Plant Physiology* 43: 415-437
- Preiss J (1988):** Biosynthesis of starch and its regulation. pp 182-254 — In: *Stumpf PK, Conn EE, Preiss J (eds) (1988): The biochemistry of plants. Vol.14: Carbohydrates.* Academic Press, San Diego, London
- Pukhalskaya NV, Romin N, Akanov EN (1997):** Growth and CO₂ exchange in wheat seedlings grown at an elevated concentration of CO₂. — In: *Russian Journal of Plant Physiology (Engl. Tr.)* 44: 147-151
- Reiner L, Buhlmann V, Graser S, Heienhuber A, Klasen M, Pfefferkorn ?, Spanakakis A, Strass F, Dörre R (1992):** *Weizen aktuell.* 2. Auflage, DLG-Verlag, Frankfurt am Main
- Rogers HH, Dahlman RC (1993):** Crop responses to CO₂ enrichment. pp 117-132 — In: *Rozema J, Lambers H, van de Geijn SC, Cambridge ML (eds) (1993): CO₂ and biosphere.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- Rogers GS, Milham PJ, Gillings M, Conroy JP (1996):** Sink strength may be the key to growth and nitrogen responses in N-deficient wheat at elevated CO₂. — In: *Australian Journal of Plant Physiology* 23: 253-264
- Rozema J (1993):** Plant responses to atmospheric carbon dioxide enrichment: Interactions with some soil and atmospheric conditions. pp 173-193 — In: *Rozema J, Lambers H, van de Geijn SC, Cambridge ML (eds) (1993): CO₂ and biosphere.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- Sachs L (1992):** *Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden.* 7. Auflage, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Sachs L (1993):** *Statistische Methoden.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Sage RF, Pearcy RW (1987a):** The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. I. Leaf nitrogen, growth and biomass partitioning in *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). — In: *Plant Physiology* 84: 954-958
- Sage RF, Pearcy RW (1987b):** The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants. II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). — In: *Plant Physiology* 84: 959-963
- Sage RF, Sharkey TD, Seemann JR (1989):** Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. — In: *Plant Physiology* 89: 590-596
- Sage RF (1994):** Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective. — In: *Photosynthesis Research* 39: 351-368
- Sage RF, Reid CD (1994):** Photosynthetic response mechanisms to environmental change in C₃ plants. pp 413-499 — In: *Wilkinson RE (ed) (1994): Plant environment interactions.* Marcel Dekker Inc., New York
- Sandelius A, Naslund K, Carlsson A, Pleijel H, Sellden G (1995):** Exposure of spring wheat (*Triticum aestivum*) to ozone in open-top chambers. Effects on acyl lipid composition and chlorophyll content of flag leaves. — In: *New Phytologist* 131: 231-239
- Sattler R (1986):** *Biophilosophy: Analytic and holistic perspectives.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo

- Schnyder H (1993):** The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling — a review. — In: *New Phytologist* 123: 233-245
- Schulze E-D, Hall AE (1982):** Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments. pp 181-230 — In: **Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H (eds) (1982):** *Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 12B*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Schulze E-D, Turner NC, Gollan T, Shackel KA (1987):** Stomatal responses to air humidity and to soil drought. pp 311-323 — In: **Zeiger E, Farquhar GD, Cowan IR (eds) (1987):** *Stomatal function*. Stanford University Press, Stanford, California
- Semikhatova OA (1995):** Maintenance respiration and the cost of plant adaptation. — In: *Russian Journal of Plant Physiology (Engl. Tr.)* 42: 277-283
- Sestak Z, Catsky J, Jarvis PG (1971):** *Plant Photosynthetic Production: Manual of Methods*. Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands
- Sharkey TD (1985):** Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: Physics, physiology and rate limitations. — In: *The Botanical Review* 51: 53-105
- Sharkey TD, Ogawa T (1987):** Stomatal responses to light. pp 195-208 — In: **Zeiger E, Farquhar GD, Cowan IR (eds) (1987):** *Stomatal function*. Stanford University Press, Stanford, California
- Sharkey TD, Savitch LV, Butz ND (1991):** Photometric method for routine determination of K_{cat} and carbamylation of RubisCO. — In: *Photosynthesis Research* 28: 41-48
- Sheen J (1994):** Feedback control of gene expression. — In: *Photosynthesis Research* 39: 427-438
- Sicher RC (1993):** Assimilate partitioning within leaves of small grain cereals. pp 351-360 — In: **Abrol YP, Mohanty P, Govindjee (eds) (1993):** *Photosynthesis: Photoreactions to plant productivity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- Sicher RC, Bunce JA (1997):** Relationship of photosynthetic acclimation to changes of RubisCO activity in field-grown winter wheat and barley during growth in elevated carbon dioxide. — In: *Photosynthesis Research* 52: 27-38
- Singh R (1993):** Photosynthetic characteristics of fruiting structures of cultivated crops. pp 389-418 — In: **Abrol YP, Mohanty P, Govindjee (eds) (1993):** *Photosynthesis: Photoreactions to plant productivity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- Sionit N, Hellmers H, Strain BR (1980):** Growth and yield of wheat under carbon dioxide enrichment and water stress conditions. — In: *Crop Science* 20: 687-690
- Sionit N, Mortensen DA, Strain BR, Hellmers H (1981):** Growth response of wheat to CO₂ enrichment and different levels of mineral nutrition. — In: *Agronomy Journal* 73: 1023-1027
- Slafer GA, Rawson HM (1997):** CO₂ effects on phasic development, leaf number and rate of leaf appearance in wheat. — In: *Ann. Bot.* 79: 75-81
- Smart DR, Chatterton NJ, Bugbee B (1994):** The influence of elevated CO₂ on non-structural carbohydrate distribution and fructan accumulation in wheat canopies. — In: *Plant, Cell & Environment* 17: 435-442
- Sokal RR, Rohlf FJ (1981):** *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. 2. Auflage, W.H. Freeman and Company, San Francisco
- Stitt M, Huber S, Kerr P (1987):** Control of photosynthetic sucrose formation. pp 327-409 — In: **Stumpf PK, Conn EE, Hatch MD, Boardman NK (eds) (1987):** *The biochemistry of plants. Vol.10: Photosynthesis*. Academic Press, San Diego, London
- Stitt M (1991):** Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. — In: *Plant, Cell & Environment* 14: 741-762

- Stulen I, den Hertog J (1993):** Root growth and functioning under atmospheric CO₂ enrichment. pp 99-117 — In: **Rozema J, Lambers H, van de Geijn SC, Cambridge ML (eds) (1993):** *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- Stulen I, den Hertog J, Drelon F, Roy J (1994):** An integrated approach to the influence of CO₂ on plant growth using data for three herbaceous species. pp 229-247 — In: **Roy J, Garnier E (eds) (1994):** *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions*. SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands
- Sturgeon RJ (1990):** Monosaccharides. pp 1-38 — In: **Dey PM, Harborne JB (eds) (1990):** *Methods in plant biochemistry: Carbohydrates*. Academic Press, London, San Diego, New York
- Sugiura M, Hirano K (1977):** A new colorimetric method for determination of serum glucose. — In: *Clin. Chim. Acta* 75: 387-391
- Taiz L, Zeiger E (1991):** *Plant physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Redwood City, California
- Thompson GB, Woodward FI (1994):** Some influences of CO₂ enrichment, nitrogen nutrition and competition on grain yield and quality in spring wheat and barley. — In: *Journal of Experimental Botany* 45: 937-942
- Tingey DT, Taylor GE (1982):** Variation in plant response to ozone: A conceptual model of physiological events. pp 113-138 — In: **Unsworth MH, Ormrod DP (eds) (1982):** *Effects of gaseous air pollution in agriculture and horticulture*. Butterworth, London
- Tolbert NE, Zelitch I (1983):** Carbon metabolism. pp 21-64 — In: **Lemon ER (ed) (1983):** *CO₂ and plants — The response of plants to rising levels of atmospheric carbon dioxide*. Westview Press, Boulder, Colorado
- Tottman DR, Broad H (1987):** The decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. — In: *Ann. Appl. Biol.* 110: 441-454
- Tuba Z, Szente K, Koch J (1994):** Response of photosynthesis, stomatal conductance, water use efficiency and production to long-term elevated CO₂ in winter wheat. — In: *Journal of Plant Physiology* 144: 661-668
- Turgeon R (1989):** The sink-source transition in leaves. — In: *Annual Review of Plant Physiology* 40: 119-138
- Tyree MT, Alexander JD (1993):** Plant water relations and the effects of elevated CO₂: a review and suggestions for future research. pp 47-65 — In: **Rozema J, Lambers H, van de Geijn SC, Cambridge ML (eds) (1993):** *CO₂ and biosphere*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London
- UBA (1992):** *Daten zur Umwelt 1990/1991*. Umweltbundesamt, Erich Schmidt Verlag, Berlin
- UN-ECE (1988):** *ECE critical levels workshop*. Bad Harzburg, 14-18 March, 1988
- van der Werf A (1996):** Growth analysis and photoassimilate partitioning. pp 1-20 — In: **Zamski E, Schaffer AA (eds) (1996):** *Photoassimilate distribution in plants and crops: Source-sink relationships*. Marcel Dekker Inc., New York, Basel, Hong Kong
- Villar R, Held AA, Merino J (1994):** Comparison of methods to estimate dark respiration in the light in leaves of two woody species. — In: *Plant Physiology* 105: 167-172
- von Willert DJ, Matyssek R, Herppich W (1995):** *Experimentelle Pflanzenökologie: Grundlagen und Anwendungen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York
- Wagner W, Keller F, Wiemken A (1983):** Fructan metabolism in cereals: Induction in leaves and compartmentation in protoplasts and vacuoles. — In: *Z. Pflanzenphysiol.* 112: 359-372
- Ward DA, Keys AJ (1989):** A comparison between the coupled spectrophotometric and uncoupled radiometric assays for RuBP carboxylase. — In: *Photosynthesis Research* 22: 167-171

- Wardlaw IF (1970):** The early stages of grain development in wheat: Response to light and temperature in a single variety. — In: *Australian Journal of Biological Sciences* 23: 765-774
- Wardlaw IF (1990):** The control of carbon partitioning in plants. — In: *New Phytologist* 116: 341-381
- Warren-Wilson J (1967):** Ecological data on dry-matter production by plants and plant communities. pp 77-123 — In: **Bradley EF, Denmead OT (eds) (1967):** *The collection and processing of field data*. Interscience, Sydney
- Watts WR (1977):** Field studies of stomatal conductance. pp 173-196 — In: **Landsberg JJ, Cutting CV (eds) (1977):** *Environmental effects on crop physiology*. Academic Press, London, New York
- Webber AN, Nie GY, Long SP (1994):** Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. — In: *Photosynthesis Research* 39: 413-425
- Weigel H-J, Manderscheid R, Jäger H-J, Mejer GJ (1994):** Effects of season-long CO₂ enrichment on cereals. I. Growth Performance and Yield. — In: *Agr. Ecosyst. Environ.* 48: 231-240
- Weinstein DA, Yanai RD (1994):** Integrating the effects of simultaneous multiple stresses on plants using the simulation model TREGRO. *Journal of Environmental Quality* 23: 418-428
- Wheeler TR, Hong TD, Ellis RH, Batts GR, Morison JIL, Hadley P (1996):** The duration and rate of grain growth, and harvest index, of wheat (*Triticum aestivum* L) in response to temperature and CO₂. — In: *Journal of Experimental Botany* 47: 623-630
- Winner WE (1994):** Mechanistic analysis of plant responses to air pollution. — In: *Ecol. Appl.* 4: 651-661
- Winzeler M, Dubois D, Nösberger J (1990):** Absence of fructan degradation during fructan accumulation in wheat stems. — In: *Journal of Plant Physiology* 136: 342-329
- Woodrow IE (1994):** Optimal acclimation of the C₃ photosynthetic system under enhanced CO₂. — In: *Photosynthesis Research* 39: 401-412
- Yeoh HH, Badger MR, Watson L (1980):** Variations in K_m(CO₂) of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase among grasses. — In: *Plant Physiology* 66: 1110-1112