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 duch menschliches Zutun erhöhen, sind — absteigend nach ihrer Klimawirksamkeit sortiert — Kohlendioxid (CO_2), Methan (CH_4), troposphärisches Ozon (O_3) und Lachgas (N_2O).

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 μmol 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 CO_2-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 CO_2-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 C_3-Weg einbauen (Kimball et al. 1983, Cure & Acock 1986).

Bevor die CO_2-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 CO_2-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 CO_2-Konzentration reagieren kann. Setzt man das Blatt einer C_3-Pflanze kurzfristig verdoppelter CO_2-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 CO_2-Konzentration, sondern exponiert das Blatt einem Spektrum von CO_2-Konzentrationen und zieht aus den so aufgenommenen CO_2-Antwortkurven der Photosynthese, den sogenannten *A/c_i-Kurven* (Sage 1994), entsprechende Rückschlüsse auf das Verhalten bei CO_2-Verdopplung.

Wuchsen C_3-Pflanzen heute in einer Atmosphäre der Zukunft mit verdoppelter CO_2-Konzentration heran, zeigten sie gegenüber Kontrollpflanzen Veränderungen in ihren A/c_i-Kurven (Sage et al. 1989) und wiesen bei der Wachstums-CO_2-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) CO_2-bedingte Steigerung der Photosynthese als die eingangs erwähnten 20-75%. Von vielen Autoren wurde dieses Phänomen (Fall 1,2) „Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO_2“ 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, CO_2-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 CO_2 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 CO_2 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 CO_2-fixierenden Enzym Ribulosebisphosphat-Carboxylase (RubisCO) zugunsten der Prozesse, die den photosynthetischen Primärakzeptor Ribulosebisphosphat (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 CO_2 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 CO_2 beeinflußt. Im Gegensatz dazu erkennen Stulen & den Hertog (1993) den CO_2-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 CO_2-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 CO_2-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 CO_2-Wachstumsförderung. Die stärkste Förderung der relativen Wachstumsrate trat häufig zu Beginn einer Exposition mit erhöhtem CO_2 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 CO_2-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 CO_2 sehr wohl fortbestehen kann, und betont, daß diesbezüglich Forschungsbedarf bestehe.

Aus Poorter's Ausführungen wird die Notwendigkeit deutlich, die Wachstumsreaktion auf CO_2-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 CO_2 sich auf die Assimilatverteilung auswirkt.

Besonderheiten im Kohlenstoffhaushalt von Weizen

Von Weizen können einige Besonderheiten in der Reaktion auf erhöhtes CO_2 erwartet werden: Nach Farrar & Williams (1991) wurden CO_2-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 CO_2 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 CO_2 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 zeigte sich ebenso wie die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit in vielen Experimenten übereinstimmend als linear abhängig vom Blatt-N-Gehalt

(Sage & Pearcy 1987a, Sage & Pearcy 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 CO_2 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. CO_2-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 CO_2-Verdopplung begrenzten.

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 (= **a**ccumulated exposure **o**ver a **t**hreshold 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 Kohlenstofferwerb, Allokation und Wachstum auf ganze zwei Wachstumsstudien Bezug nehmen. In jüngerer Zeit bilden die Publikationen aus dem US-amerikanischen ROPIS-Programm (= „**R**esponse **o**f **P**lants to **I**nteracting **S**tresses“, 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 (Morison 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.

I.1 Fragestellung

Im Rahmen des ESPACE-Wheat-Programms (**E**uropean **S**tress **P**hysiology **a**nd **C**limate **E**xperiment) der Europäischen Union wurden in Gießen während der Vegetationsperioden 1994/1995 Sommerweizensorten (*Triticum aestivum* L. cv. Nandu, Minaret) in einem Open-Top-Kammerexperiment erhöhten CO_2- und erhöhten O_3-Konzentrationen bei verschiedenen Stickstoffgaben ausgesetzt. Auf der physiologischen Ebene wurden folgende Wirkungserhebungen vorgenommen: Gaswechselmessungen 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 CO_2-Konzentration, erhöhte O_3-Konzentration und verschiedene Stickstoffgaben auf der Gesamtpflanzen-, Organ-, physiologischen und biochemischen Ebene von Sommerweizen?

Die weiteren Fragen sind durch die CO_2-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 CO_2-Konzentration:

• Welche Förderung der Oberirdischen Trockenmasse tritt unter erhöhtem CO_2 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 CO_2 gefördert? Werden gleich große Pflanzen stets durch CO_2 im Wachstum gefördert? (Kapitel III.2.2)

• Verschiebt sich unter erhöhtem CO_2 in Verbindung mit induziertem N-Mangel die Sproß:Wurzel-Allokation in Richtung Wurzel? (Kapitel III.2.3)

Der zweite Fragenkomplex betrifft die Reaktion der Kohlenstoffsenken auf CO_2-Exposition (Kapitel III.2.4):

• Welche Ertragskomponenten tragen zur erwarteten CO_2-Ertragssteigerung bei? Wie verhält sich die Senkenzahl? Wieviele der Halme bilden Ähren aus? Welchen Anteil tragen Haupt- und Nebenhalme zum CO_2-Ertragszuwachs bei? (Kapitel III.2.4.1)

• Wie verändert sich das Ähren- und Halmwachstum unter erhöhter CO_2-Konzentration? Welche Senkenstärke und ~aktivität weisen die beiden Organsysteme auf? Welchen Einfluß hat eine CO_2-Erhöhung auf die Bestockung? (Kapitel III.2.4.2 und 3)

• Wie reagieren die temporären Kohlenhydratreserven im Halm auf CO_2; welchen Beitrag liefern sie zur Kornfüllung? (Kapitel III.2.4.4)

Der dritte Komplex dreht sich um Reaktionen der Kohlenstoffquellen auf CO_2-Exposition (Kapitel III.2.5):

• Wie entwickeln sich Blattfläche und Blatt-Trockenmasse unter erhöhtem CO_2? (Kapitel III.2.5.1)

• Wie reagieren die Blattflächen-beinhaltenden Kerngrößen der Wachstumsanalyse (LAR, LWR, SLA, NAR als Maß für Gesamtpflanzenphotosynthese) auf die CO_2-Begasung? (Kapitel III.2.5.2)

• Welche quantitative Veränderung erfährt die Fahnenblatt- und Ähren-Photosynthese unter erhöhtem CO_2? Wie reagieren die Stomata? (Kapitel III.2.5.3)

• Zeigen sich CO_2-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 CO_2 ziehen? (Kapitel III.2.5.6)