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 CO_2?“ 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 R^2 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 (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	n	p	Cp (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 CO_2 x Düngung. Die Düngung beeinflußte die Blattflächenentwicklung nur unter erhöhter CO_2-Konzentration: Unter erhöhter CO_2-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 CO_2-Konzentration der Außenluft stellte die Stickstoffversorgung offensichtlich keinen das Blattflächenwachstum limitierenden Faktor dar. Die Entwicklung der Blattflächen unter erhöhtem CO_2 war dagegen durch die Düngung begrenzt.

Der CO_2-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-CO_2 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 CO_2 nahmen die Blattflächen dann stärker zu, jedoch wurde die Blattfläche später maximal. Eine geringfügige Steigerung der maximalen Fläche durch CO_2-Begasung trat auf. Signifikant größer war die bereits abfallende Blattfläche ab dem Tag 67. In der „-Düngung" veränderte CO_2 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 Kohlenstoffsenken (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.

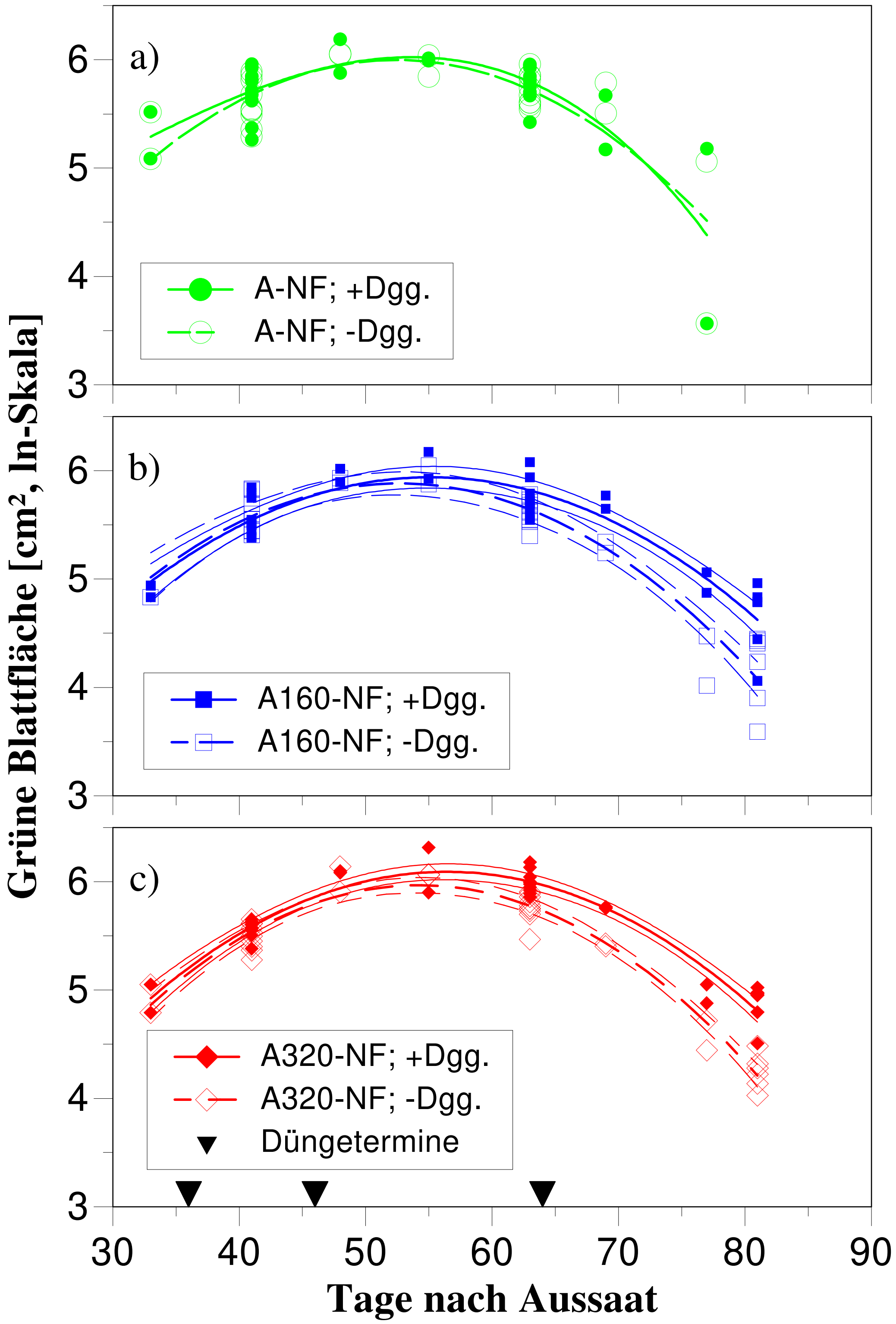


Abb. 3.25: Einfluß der Düngung auf die photosynthetisch-aktive Blattfläche in den Behandlungen
a) A-NF
b) A160-NF
c) A320-NF
(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

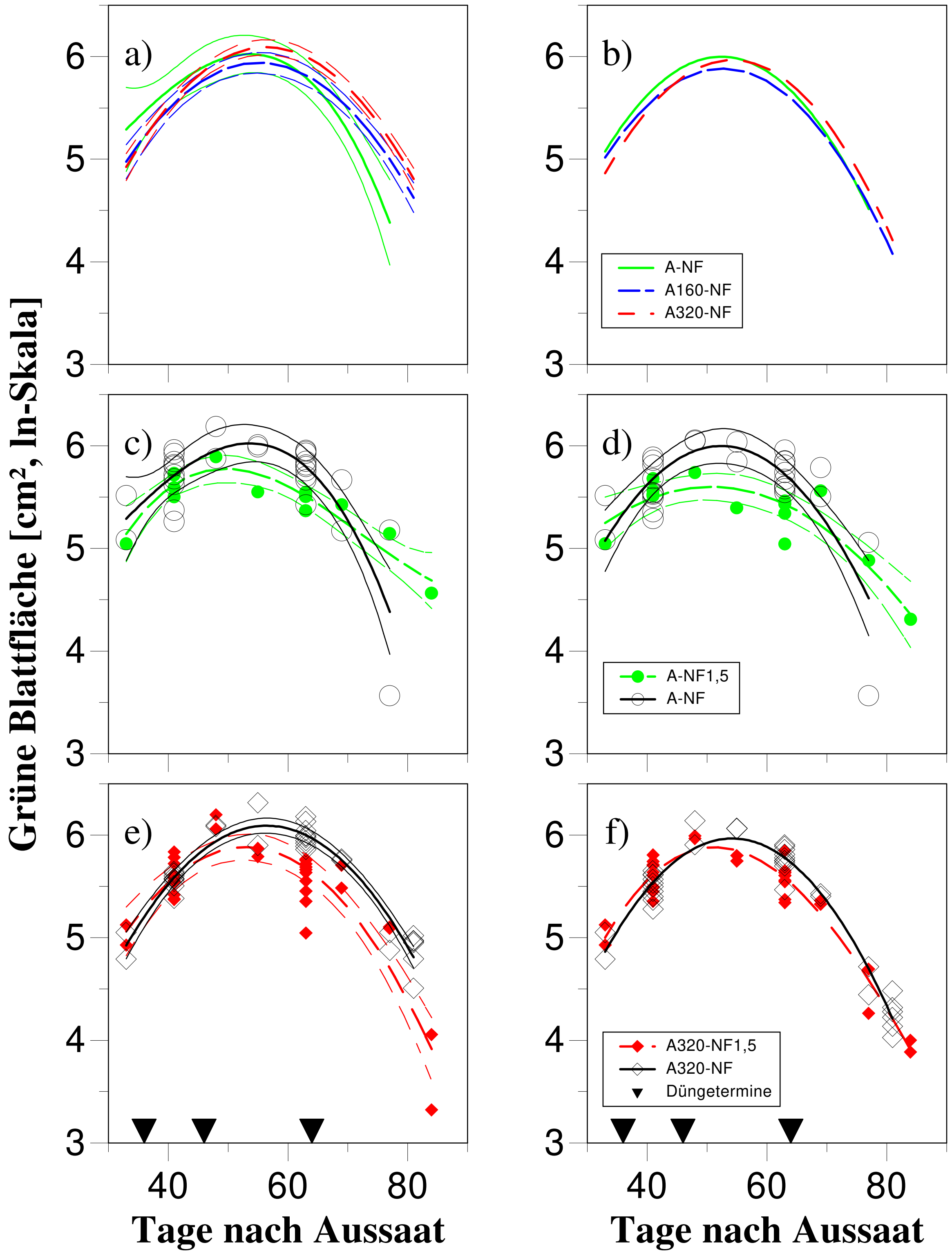


Abb. 3.26: Einfluß der CO_2- und der O_3-Konzentration auf die photosynthetisch-aktive Blattfläche
a) CO_2-Einfluß (**+Dgg.**)
b) CO_2-Einfluß (**-Dgg.**)
c) O_3-Einfluß A-NF/A-NF1,5(**+Dgg.**)
d) O_3-Einfluß A-NF/A-NF1,5(**-Dgg.**)
e) O_3-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(**+Dgg.**)
f) O_3-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(**-Dgg.**)
(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 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 CO_2 x Düngung. Bedeutsamer ist allerdings die schwache CO_2-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 [cm^2 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 belastet ist. In zwei Fällen lag das adjusted R² 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, Mallow's Cp = Stat. Maßzahl für Wahl des Polynomgrades ($Cp \leq p$, 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	n	p	Cp (x^2/x^3)	adj. R²	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, ⑥Probleme 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 CO_2 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“.

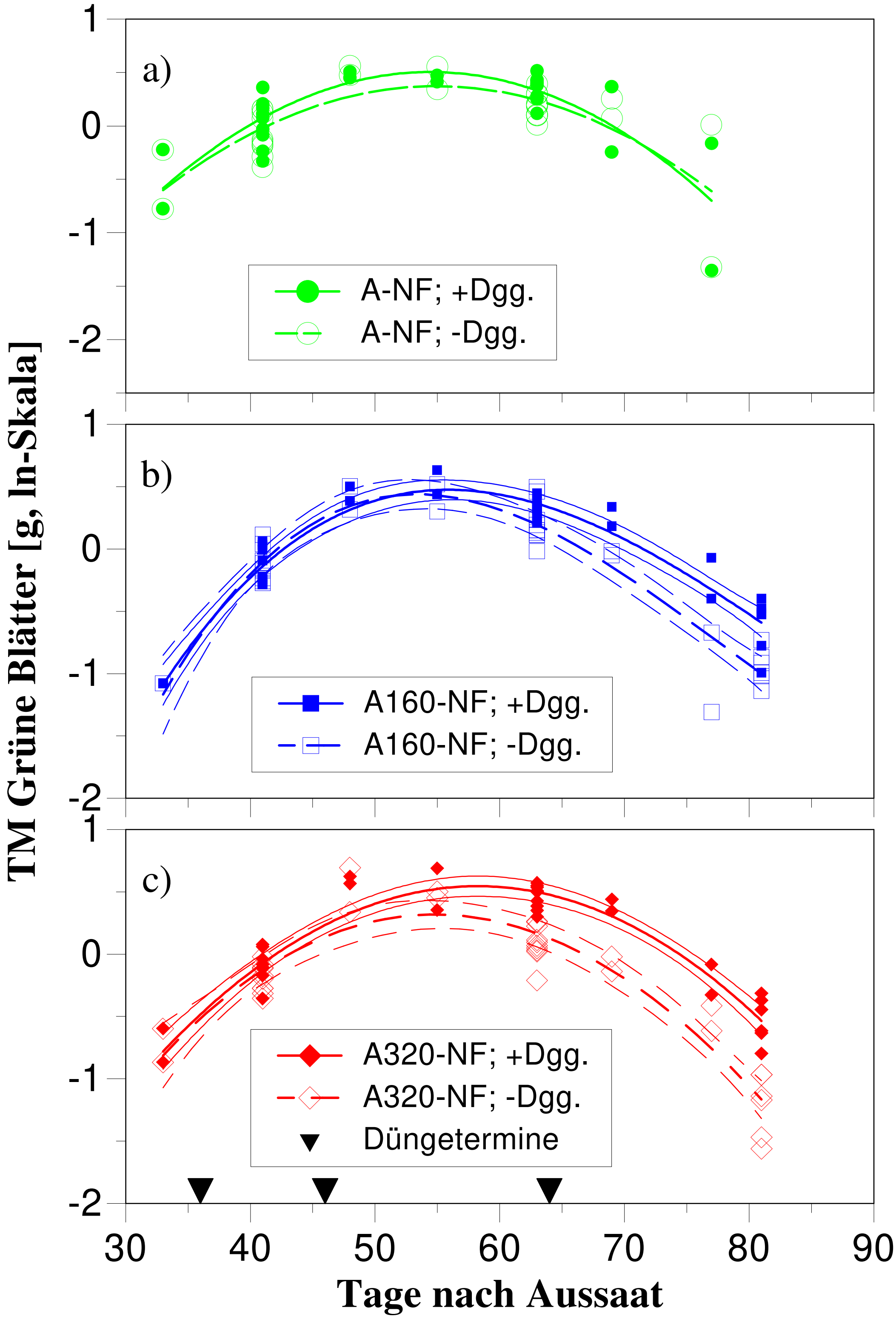


Abb. 3.27: Einfluß der Düngung auf die Trockenmasse grüner Blätter in den Behandlungen
a) A-NF
b) A160-NF
c) A320-NF
(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

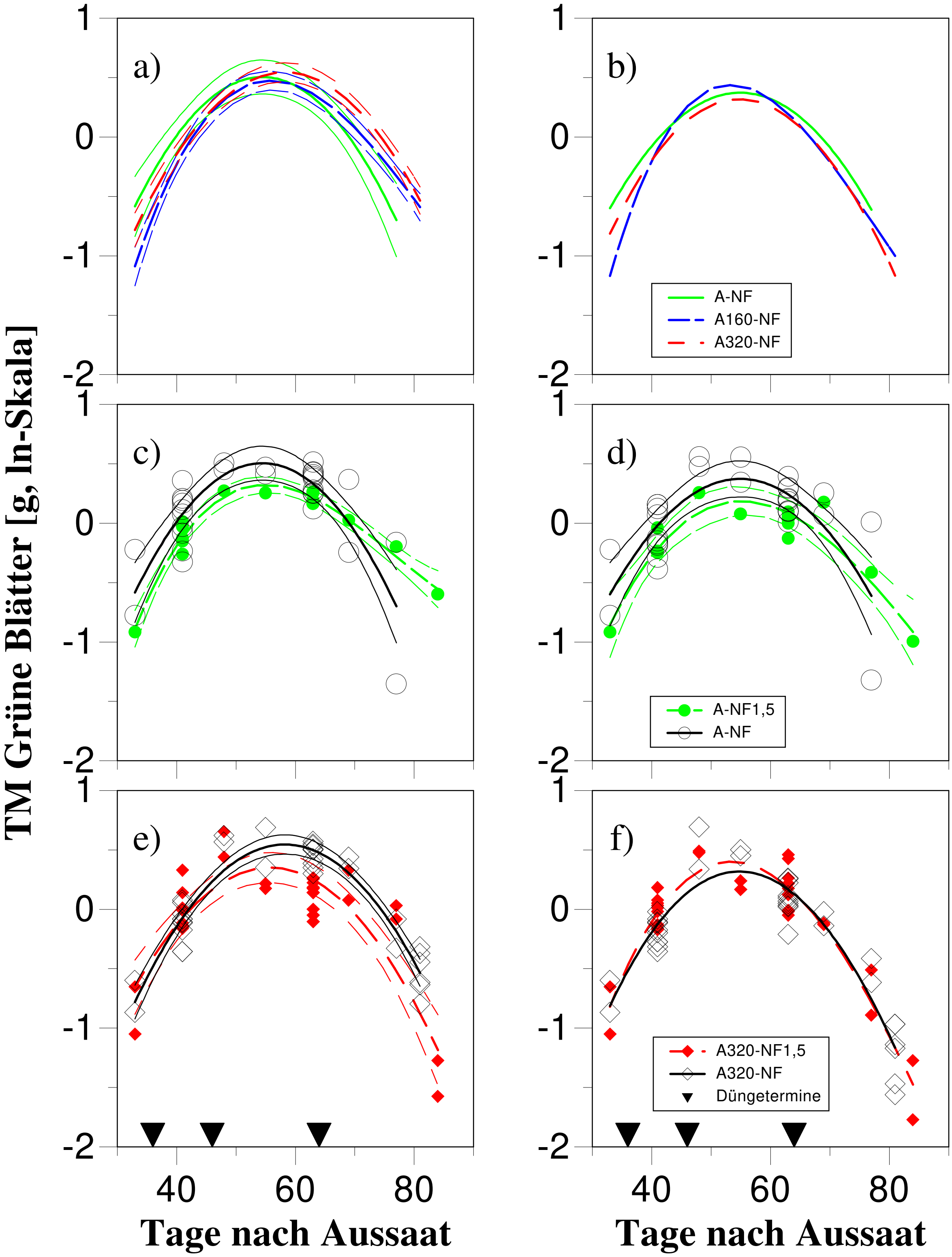


Abb. 3.28: Einfluß der CO_2- und der O_3-Konzentration auf die Trockenmasse grüner Blätter
a) CO_2-Einfluß (**+Dgg.**)
b) CO_2-Einfluß (**-Dgg.**)
c) O_3-Einfluß A-NF/A-NF1,5(**+Dgg.**)
d) O_3-Einfluß A-NF/A-NF1,5(**-Dgg.**)
e) O_3-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(**+Dgg.**)
f) O_3-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(**-Dgg.**)
(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

Die Modellbildung für die Trockenmasse seneszenter Blätter

Der Beginn von Seneszenz muß auf den 55. Tag nach Aussaat datiert werden. An diesem Tag wurden erstmals Trockenmassen seneszenter Blätter gemessen. Nach Durchführung der ln-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 R² 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 seneszenter Blätter.
(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	n	p	Cp (x^2/x^3)	adj. R²	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 CO_2-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.

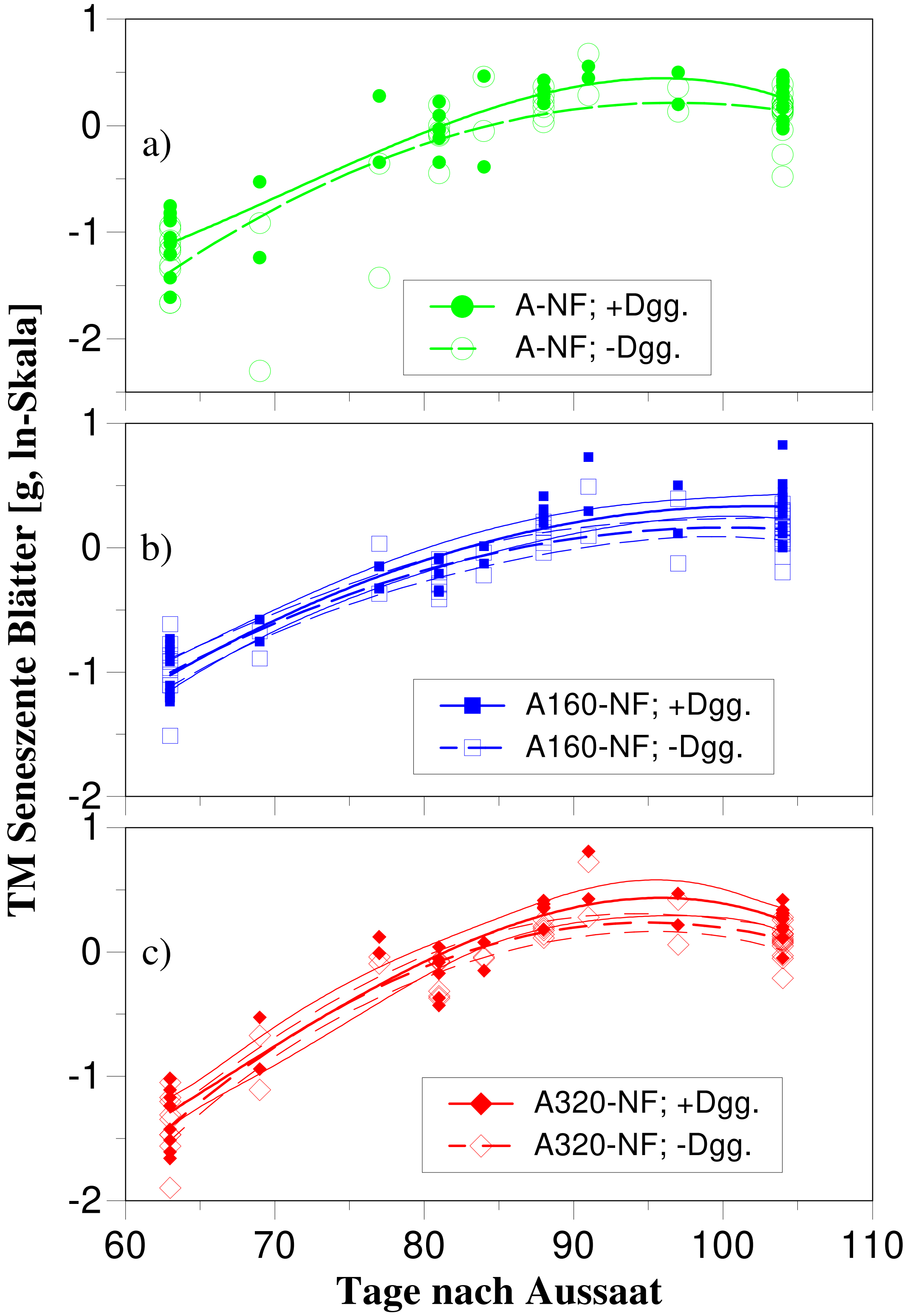


Abb. 3.29: Einfluß der Düngung auf die Trockenmasse seneszenter Blätter in den Behandlungen
a) A-NF
b) A160-NF
c) A320-NF
(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

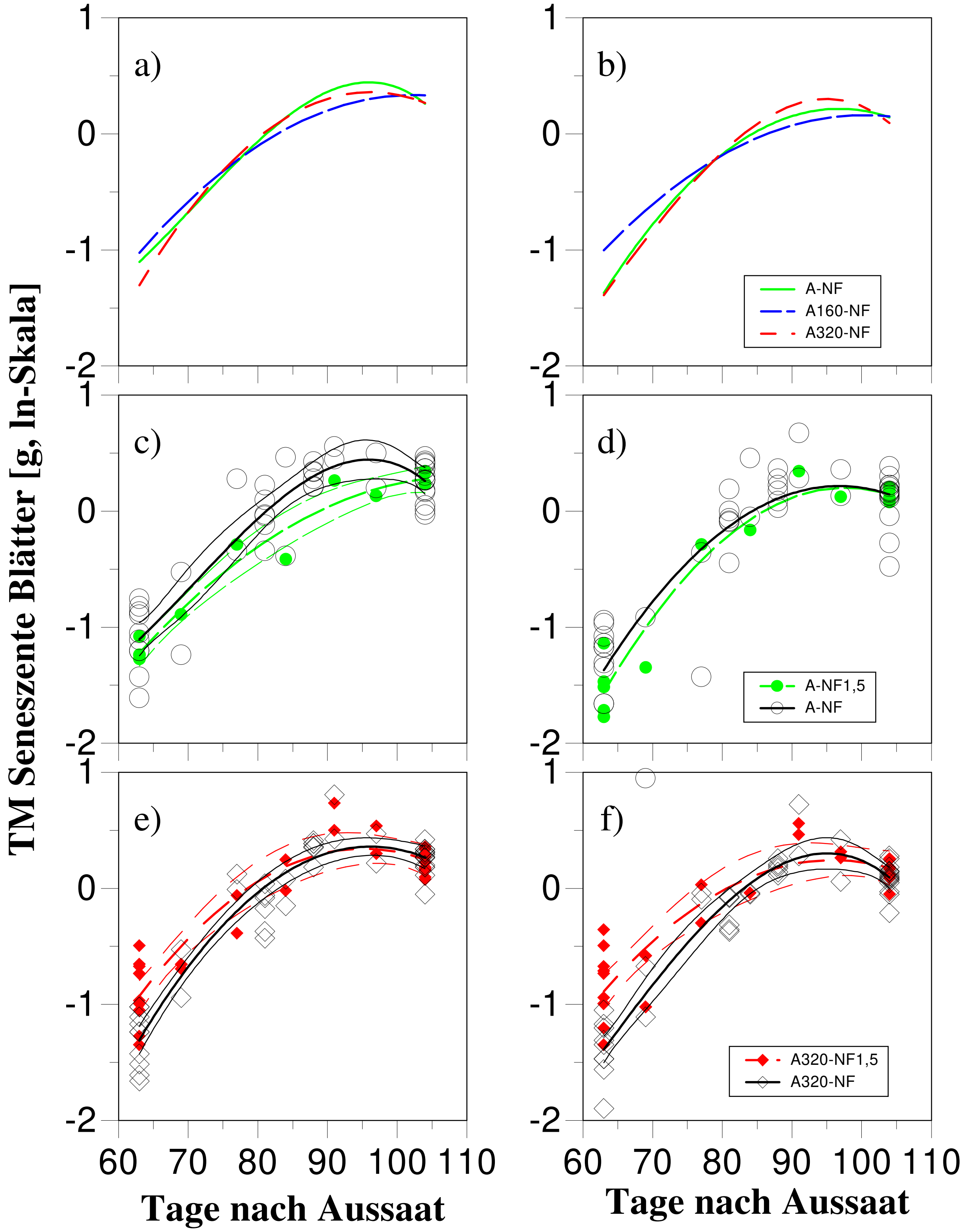


Abb. 3.30: Einfluß der CO_2- und der O_3-Konzentration auf die Trockenmasse seneszenter Blätter
a) CO_2-Einfluß (**+Dgg.**)
b) CO_2-Einfluß (**-Dgg.**)
c) O_3-Einfluß A-NF/A-NF1,5(**+Dgg.**)
d) O_3-Einfluß A-NF/A-NF1,5(**-Dgg.**)
e) O_3-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(**+Dgg.**)
f) O_3-Einfluß A320-NF/A320-NF1,5(**-Dgg.**)
(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 CO_2-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 Blattflächenausbildung lag, stellte die Fahnenblattfläche ein Viertel bis ein Drittel der Gesamtblattfläche. Tabelle 3.13 zeigt die Ergebnisse der zweifaktoriellen Varianzanalyse. Düngung und CO_2-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 CO_2-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 (***)
Inner-halb+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 CO_2-Begasung erhöht. In der „+Düngung“ war dieser CO_2-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 CO_2-Konzentration der Umgebungsluft verminderte die Ozonbegasung in der „-Düngung“ die Fläche stärker als in der „+Düngung“. Die Reduktion war in der „-Düngung“ signifikant.

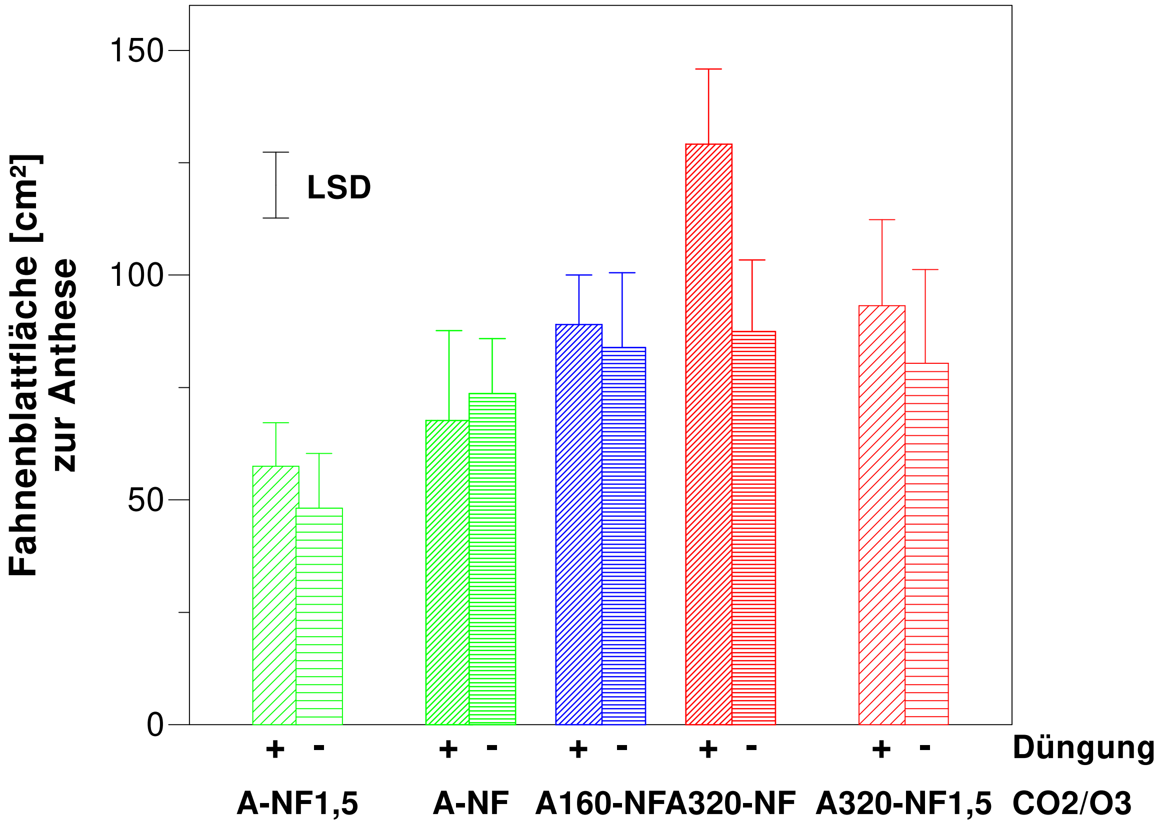


Abb. 3.31: Einfluß der Exposition und Düngung auf die Fahnenblattfläche zur Anthese (Sorte Minaret im Jahr 1995, n=5 Töpfe pro Kammer u. Variante).
(Zwei Behandlungen sind signifikant verschieden, wenn der Mittelwertunterschied größer ist als der eingezeichnete LSD-Wert.)

Kurzzusammenfassung:

- Düngungsbedingte Unterschiede in der Fläche und Trockenmasse grüner Blätter traten unter erhöhtem CO_2 spät in der Ontogenie auf — mit höheren Werten in der +Dgg.. In der +Dgg. war das Blattwachstum durch CO_2 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 CO_2-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.
- CO_2-Exposition und N-Versorgung hatten kaum Auswirkungen auf die Seneszenz. In A-NF1,5; +Dgg. war die TM seneszenter Blätter niedriger als in A-NF, in der -Dgg. war sie gegenüber A-NF nicht verändert. Unter erhöhtem CO_2 beschleunigte Ozon die Seneszenz.
- Erhöhte CO_2-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 CO_2-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 Gesamttrokkenmasse 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 CO_2-Exposition und Düngung war interaktiv (siehe Abbildung 3.32). Unter erhöhtem CO_2 sank die LWR nach dem 65. Tag nach Aussaat in der „-Düngung“ signifikant stärker ab. Kein signifikanter Unterschied trat auf unter der CO_2-Konzentration von heute. Die CO_2-Konzentration beeinflußte die LWR nur in der „-Düngung“ (vgl. Abbildung 3.33 a,b). Am größten, wenngleich nicht-signifikant, war der CO_2-bedingte Unterschied in der „-Düngung“ ab dem Tag 60: CO_2-Begasung reduzierte hier die LWR. Ozon steigerte unter heutigem CO_2 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 erhöhter CO_2-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). CO_2-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. CO_2-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 CO_2-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. Dasselbe Verhalten erkennt man auch im CO_2-Vergleich (A-NF/A320-NF) der Abbildung 3.37 a,b. In der „+Düngung“ führte die CO_2-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 Trockenmassezunahme 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 CO_2 die LAR in beiden Düngestufen erniedrigt.

Die letzte Größe, die in diesem Kapitel behandelt wird, ist die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit NAR. Im Zusammenhang mit der CO_2-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 CO_2-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 CO_2 x Düngung. Eine Erhöhung der CO_2-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 CO_2-Stufen. Schließlich fiel sie sogar unter das Niveau heutiger CO_2-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 CO_2-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 CO_2 x 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.
- 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 CO_2 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 Blattfäche 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.
- 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.

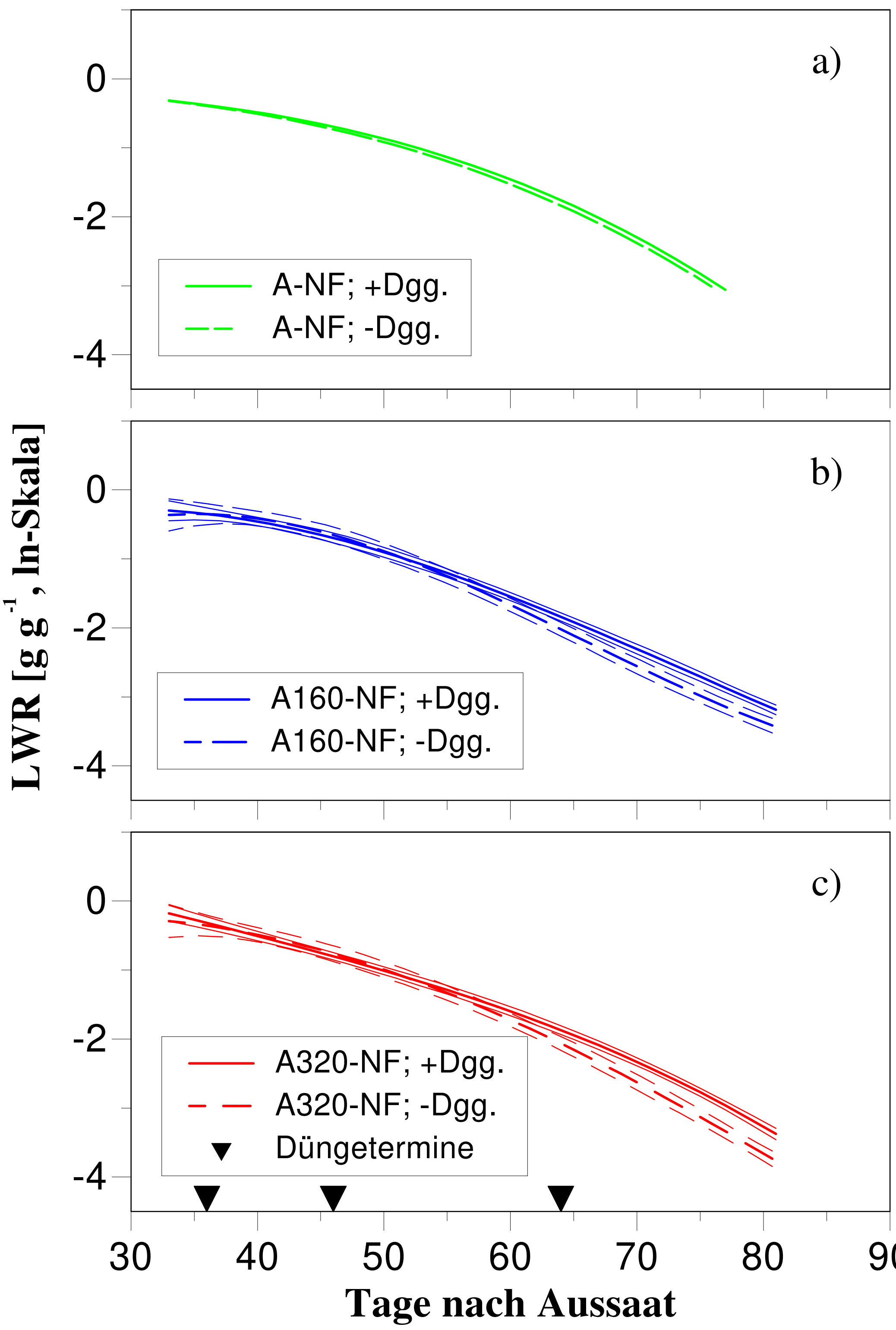


Abb. 3.32: Einfluß der Düngung auf die LWR in den Behandlungen
a) A-NF
b) A160-NF
c) A320-NF
(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

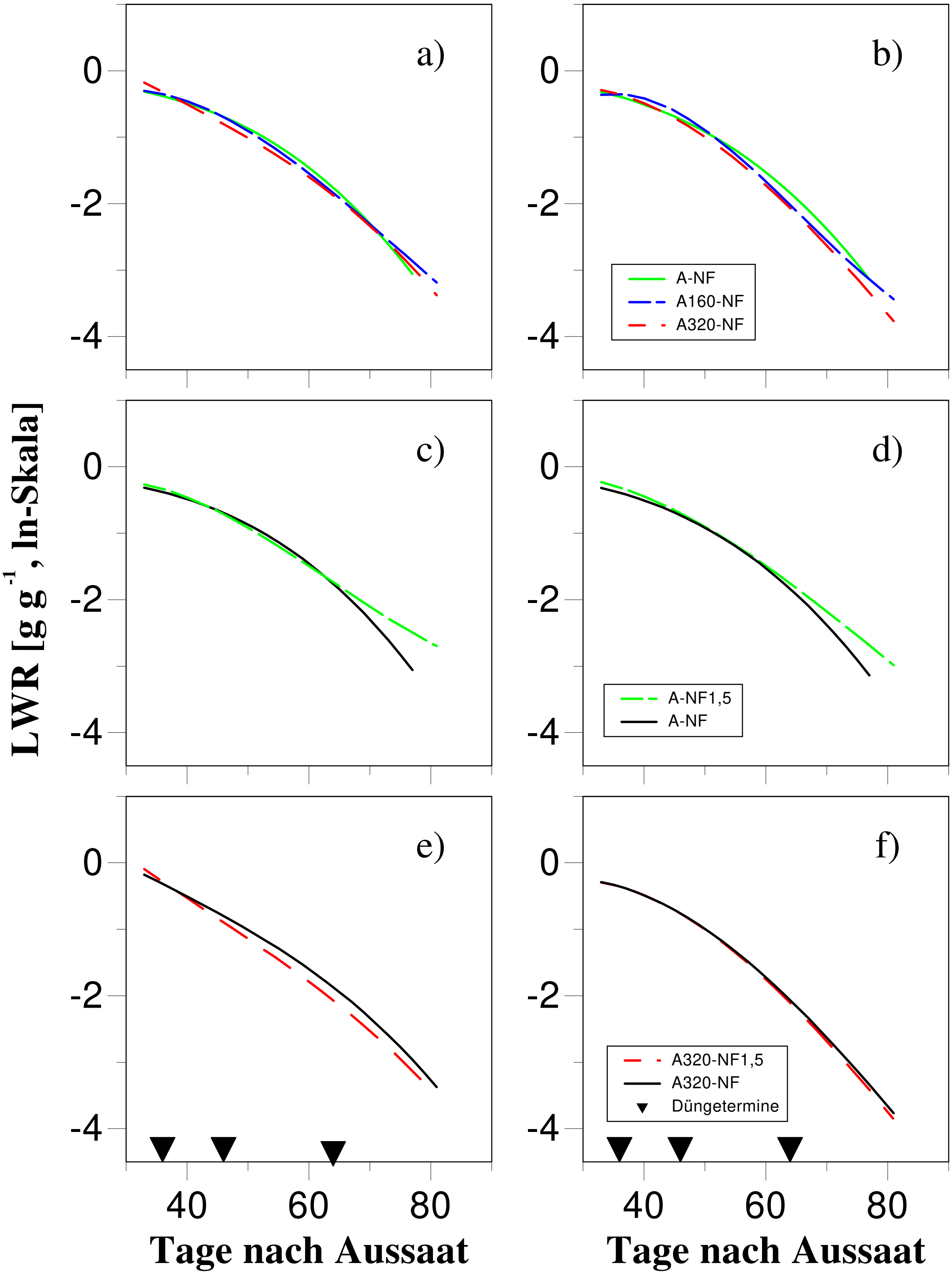


Abb. 3.33: Einfluß der CO_2- und der O_3-Konzentration auf die LWR

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.**)

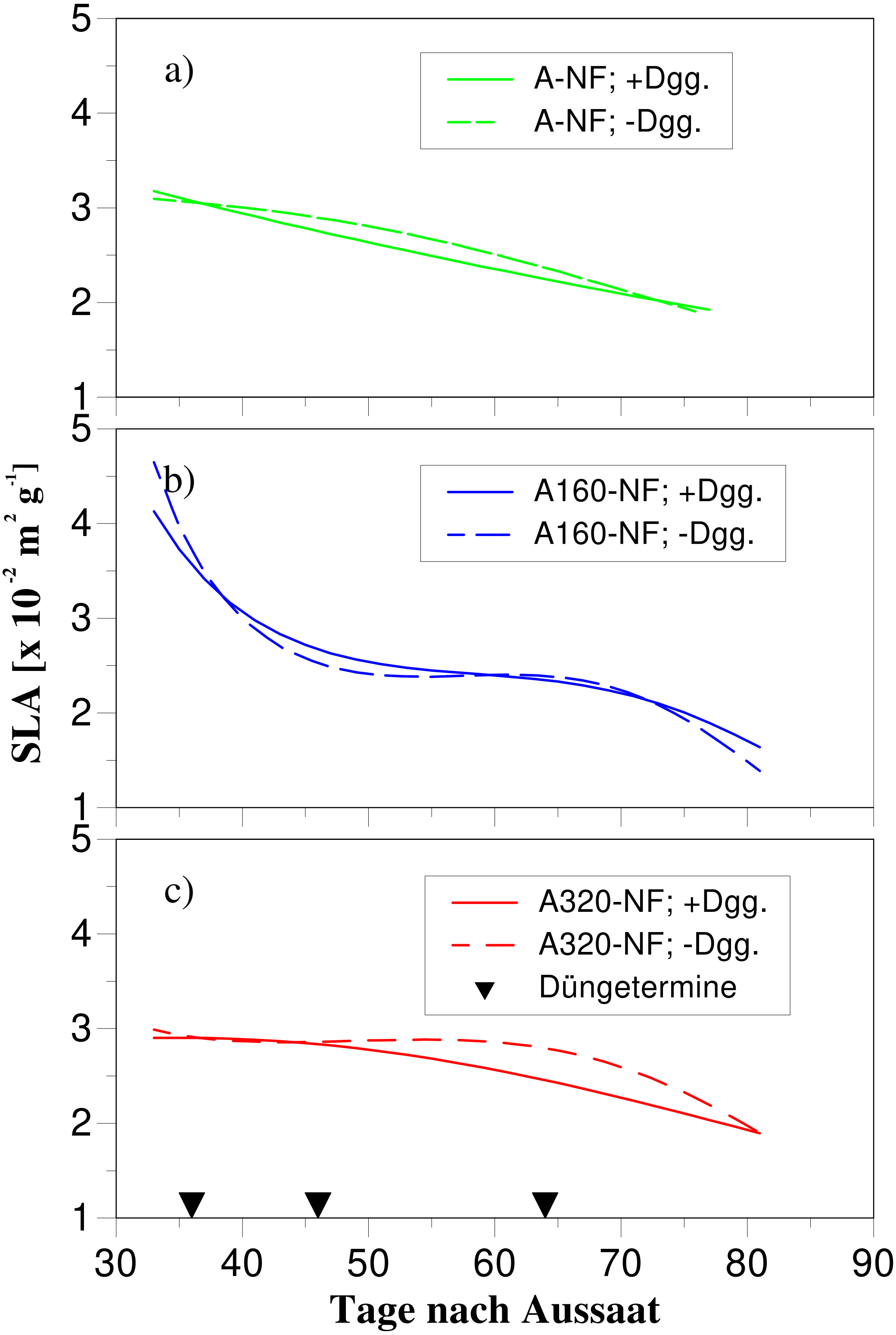


Abb. 3.34: Einfluß der Düngung auf die SLA in den Behandlungen
a) A-NF
b) A160-NF
c) A320-NF

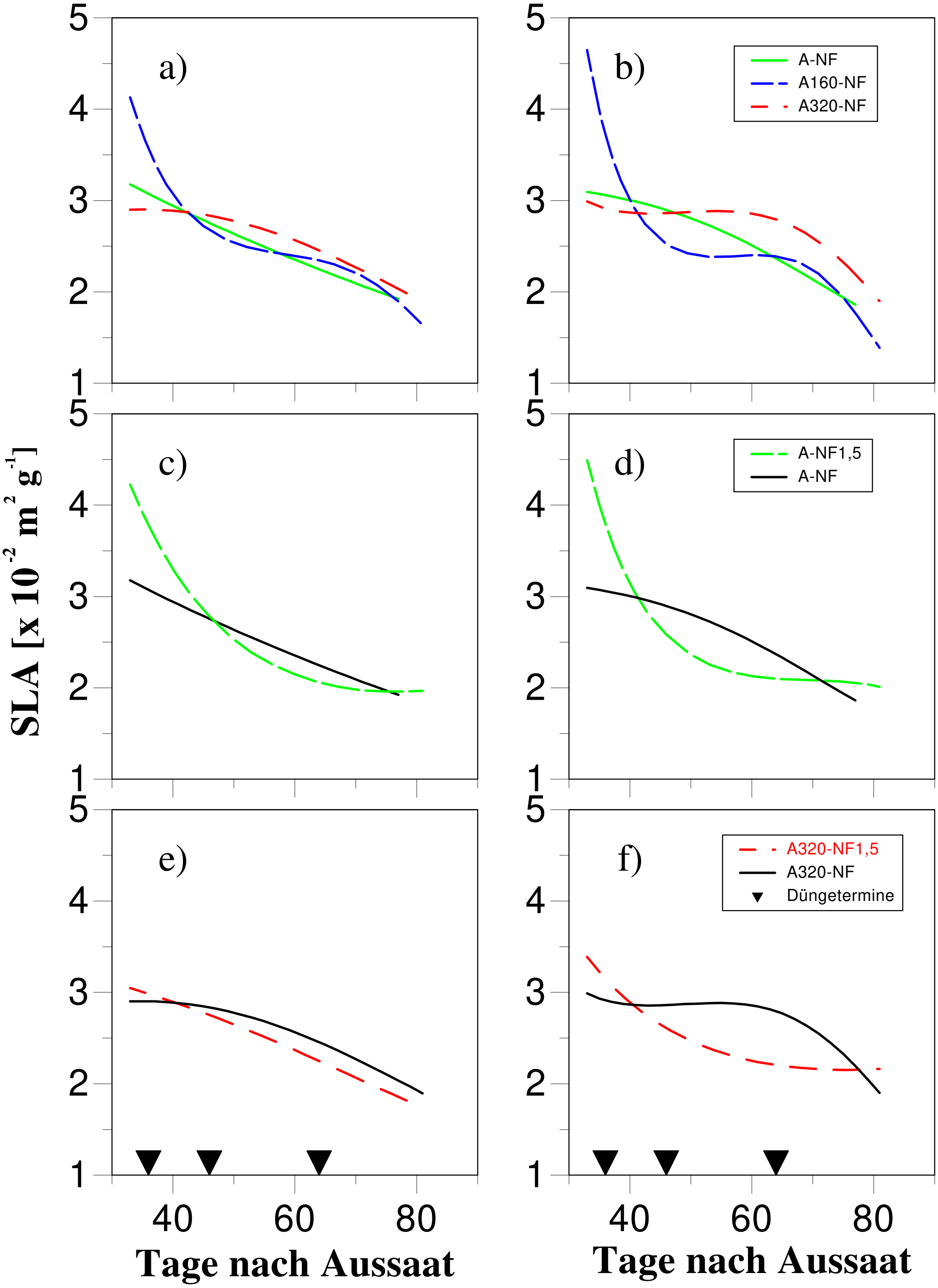


Abb. 3.35: Einfluß der CO_2- und der O_3-Konzentration auf die SLA

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.**)

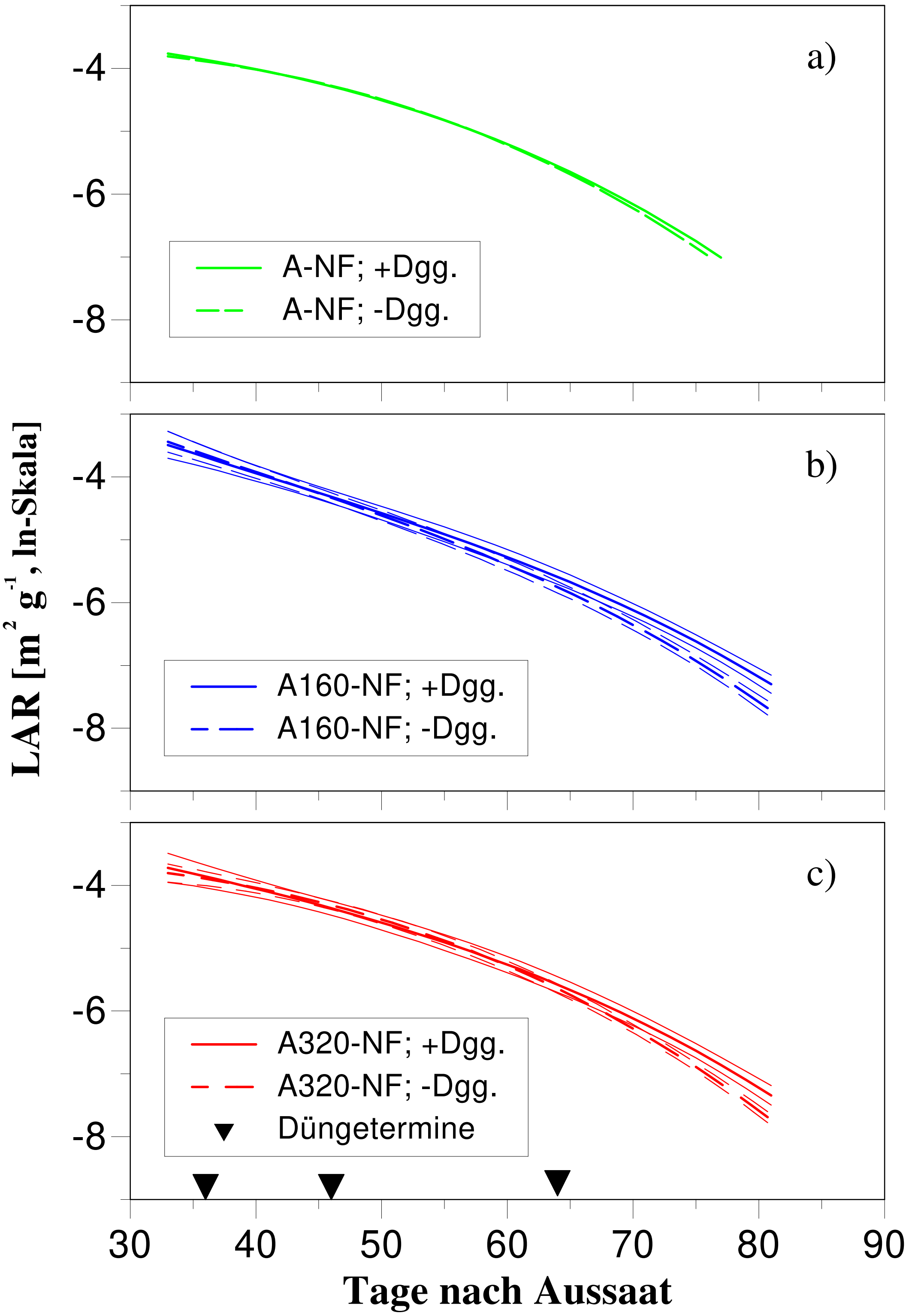


Abb. 3.36: Einfluß der Düngung auf die LAR in den Behandlungen
a) A-NF
b) A160-NF
c) A320-NF
(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

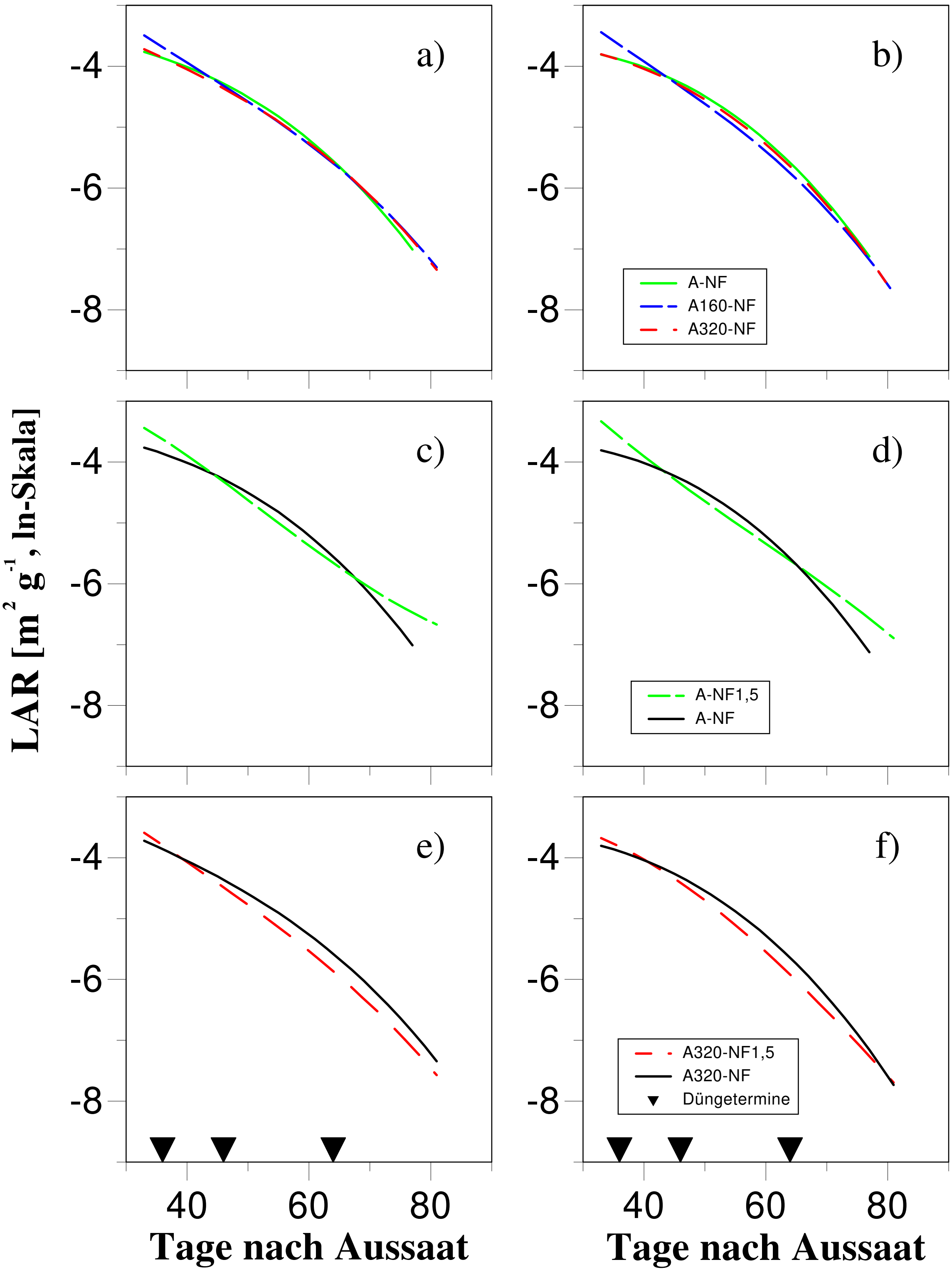


Abb. 3.37: Einfluß der CO_2- und der O_3-Konzentration auf die LAR

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.**)

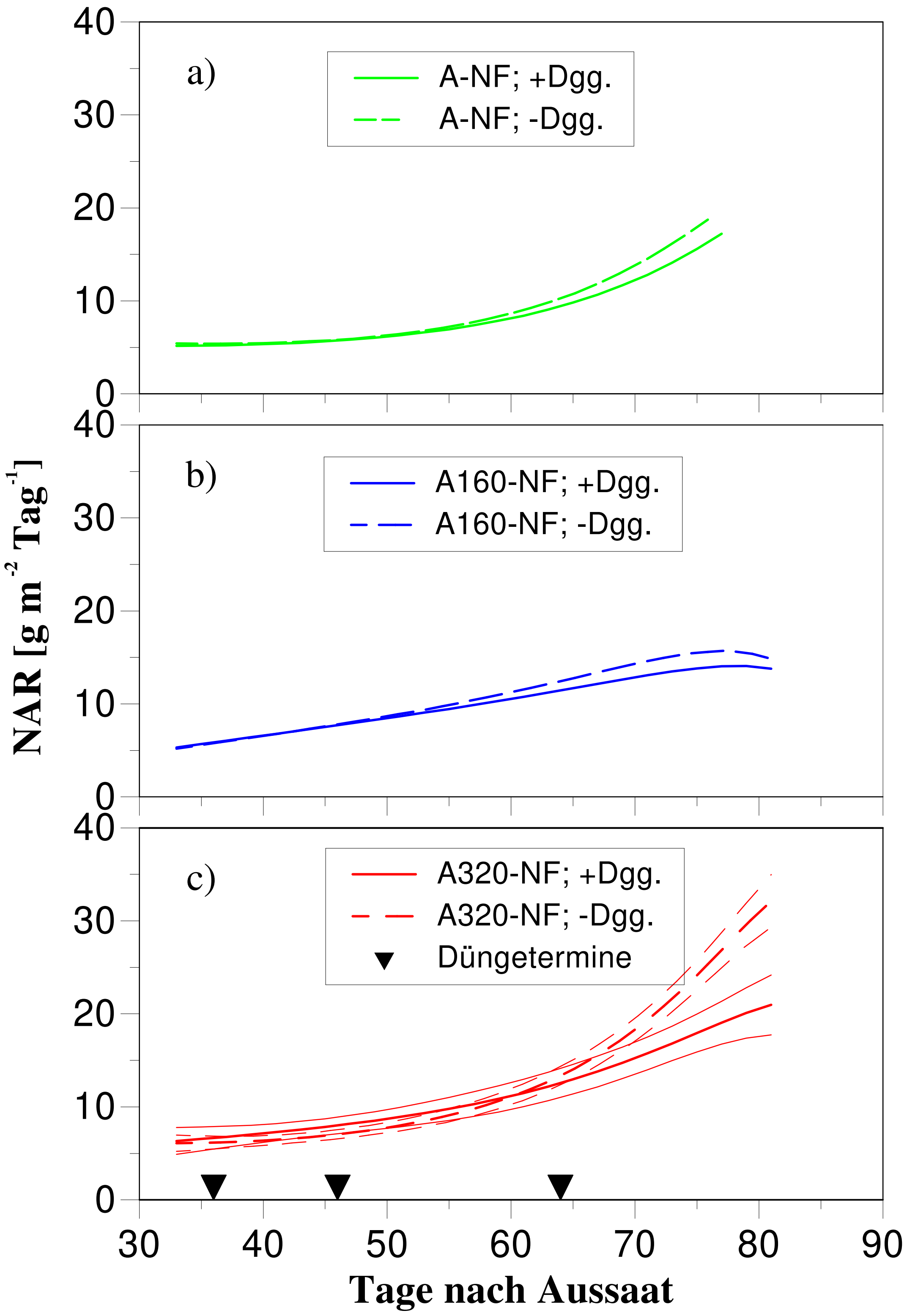


Abb. 3.38: Einfluß der Düngung auf die NAR in den Behandlungen
a) A-NF
b) A160-NF
c) A320-NF
(Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn die sie begleitenden Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder wurden nur bei Vorliegen von signifikanten Unterschieden eingezeichnet.)

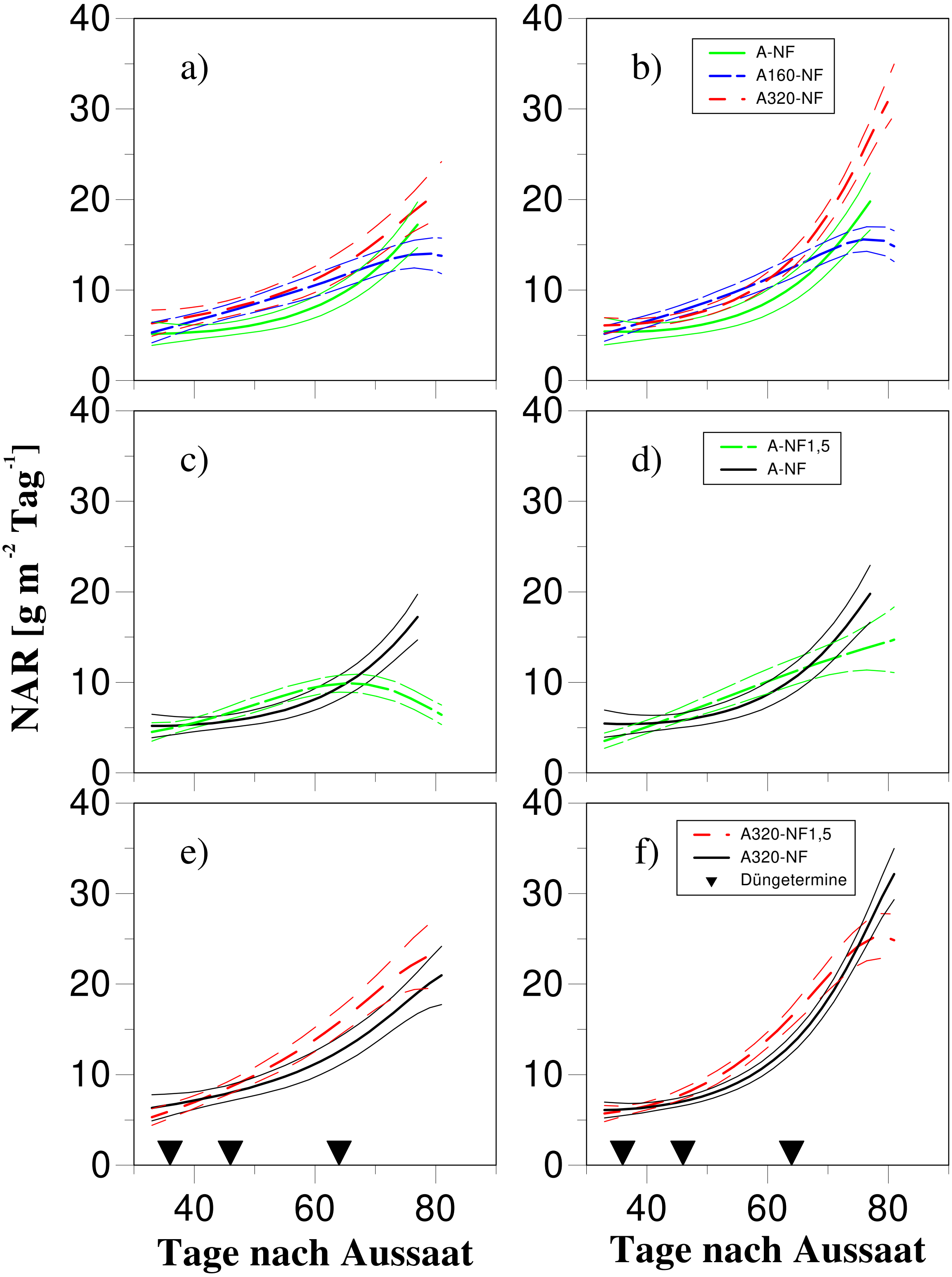


Abb. 3.39: Einfluß der CO_2- und der O_3-Konzentration auf die NAR

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.)

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 CO_2 erfuhr und wie die Stomata auf die CO_2-Exposition reagierten.

Zur Klärung wurden in der Vegetationsperiode 1994 Gaswechselmessungen an Weizenpflanzen der Sorten Minaret und Nandu mit einem geschlossenen Photosynthesemeßsystem (LI-COR 6200) direkt unter den bezüglich Lichteinstrahlung, CO_2-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 verschieden 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 Gaswechselmessungen 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 Punktewolke 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 (= **Lo**cally **We**ighted **S**catterplot **S**moothing) verwendet (nach Chambers et al. 1983 S. 94-104). Bei vergleichbarer Lichtintensität wurden unter erhöhtem CO_2 größere maximale Photosyntheseraten erreicht. In allen Behandlungen trat allerdings aufgrund der variablen Meßbedingungen (Temperatur, Luftfeuchte, CO_2-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 Lufttrokkenheit 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.

Gaswechselparameter 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 wich ich auf graphische Methoden der Datenanalyse nach Chambers et al. (1983, S.48-57) aus, um Verteilungen der Gaswechselparameter 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 CO_2 gegen die unter erhöhtem aufgetragen, sollten bei Steigerung der Photosynthese durch CO_2 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 CO_2 unter feuchten Meßbedingungen zeigt Abbildung 3.41. In der „+Düngung“ war die Förderung stärker und betrug in 8 von 10 Fällen ca. 7,5 µmol m^{-2} s^{-1}. In der „-Düngung“ trat eine Steigerung der Assimilation um ca. 5 µmol m^{-2} s^{-1} auf (5 von 7 Messungen). Bei einer N-Versorgung mit 150 kg ha^{-1} („-Düngung“) wurden unter heutiger CO_2-Konzentration höhere Photosyntheseraten erreicht. Die Düngung hatte unter erhöhtem CO_2 in der Mehrzahl der Messungen keinen Einfluß auf die Photosyntheserate. Bei zwei Vergleichen hatten gutgedüngte Pflanzen eine höhere Assimilation. In trockener Luft förderte CO_2 die Assimilation mit ungefähr 4,2 µmol m^{-2} s^{-1} nur noch in der „+Düngung“ (siehe Abbildung 3.42). Hohe N-Versorgung förderte die Assimilation in der Behandlung A320-NF. In den CO_2-Kontrollen (A-NF) hatten Pflanzen der „-Düngung“ höhere Photosyntheseraten. Unabhängig von der Düngung wurde aber eine identische maximale CO_2-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 µmol m^{-2} s^{-1} stärkste Förderung der Photosyntheserate durch CO_2 trat auf, wenn die Pflanzen mit Ozon begast wurden. Ein Ozoneinfluß auf die Assimilation unter heutiger Kohlendioxidkonzentration war wenig ausgeprägt (-1µmol m^{-2} s^{-1}, Abbildung 3.43 Mitte). Unter verdoppelter CO_2-Konzentration steigerte Ozon die Photosyntheserate um ca. 3

µmol m^{-2} s^{-1} in der Mehrzahl der Vergleiche bis max. 10 µmol m^{-2} 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 mol m^{-2} s^{-1} im Vergleich zu 0,03-0,4 mol m^{-2} 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 isch 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 µmol 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.

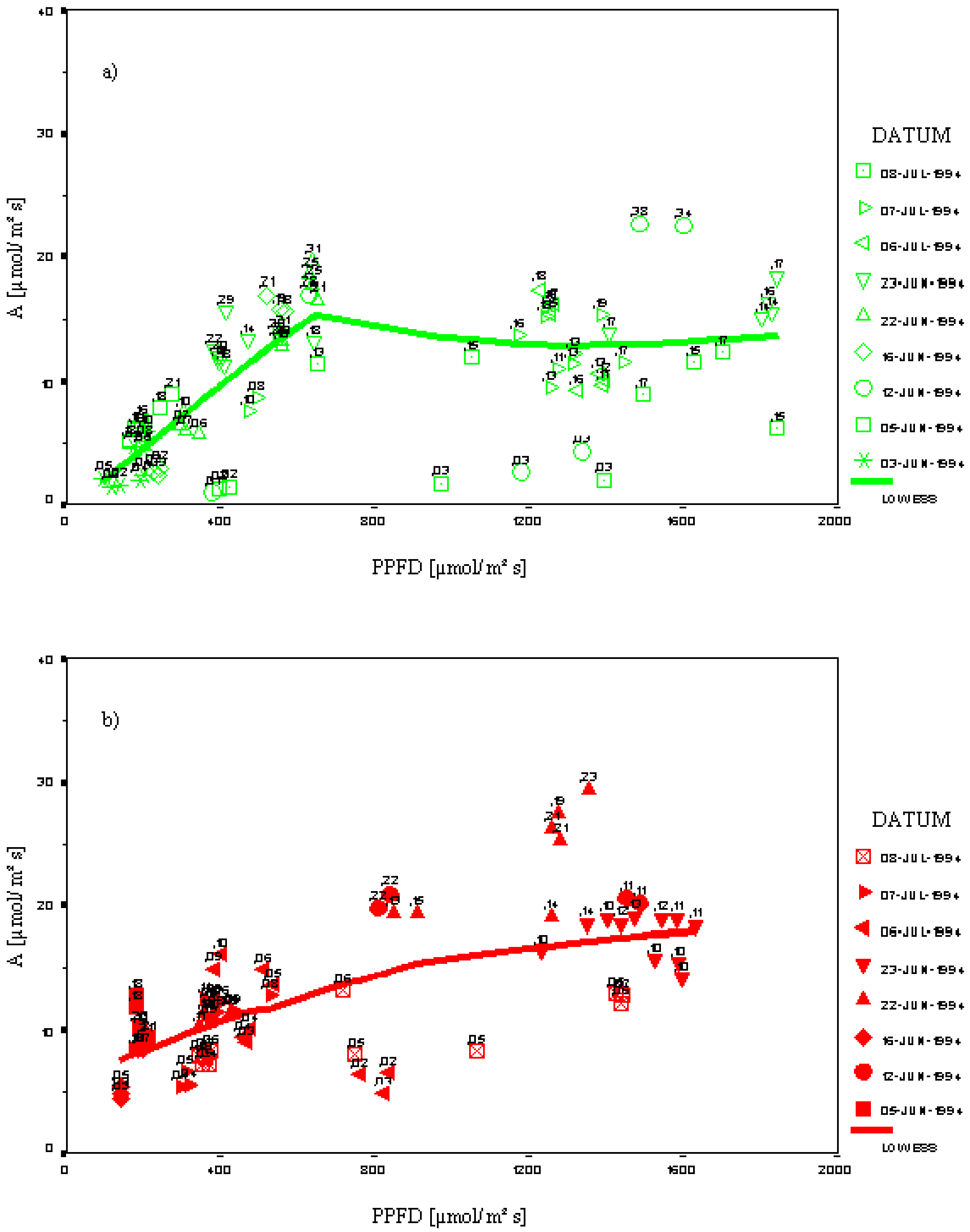
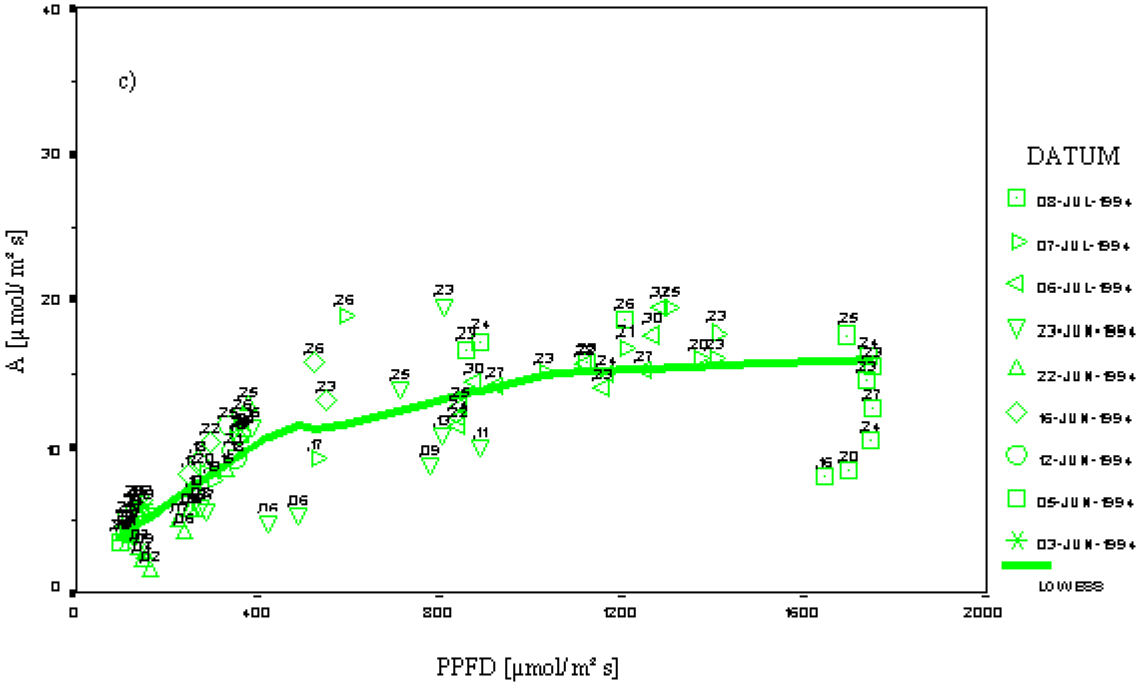


Abb. 3.40: Nettophotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Nandu im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = **Lo**cally **We**ighted **S**catterplot **S**moothing gibt das mittlere Verhalten an.

a) A-NF, +Dgg.

b) A320-NF, +Dgg.

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



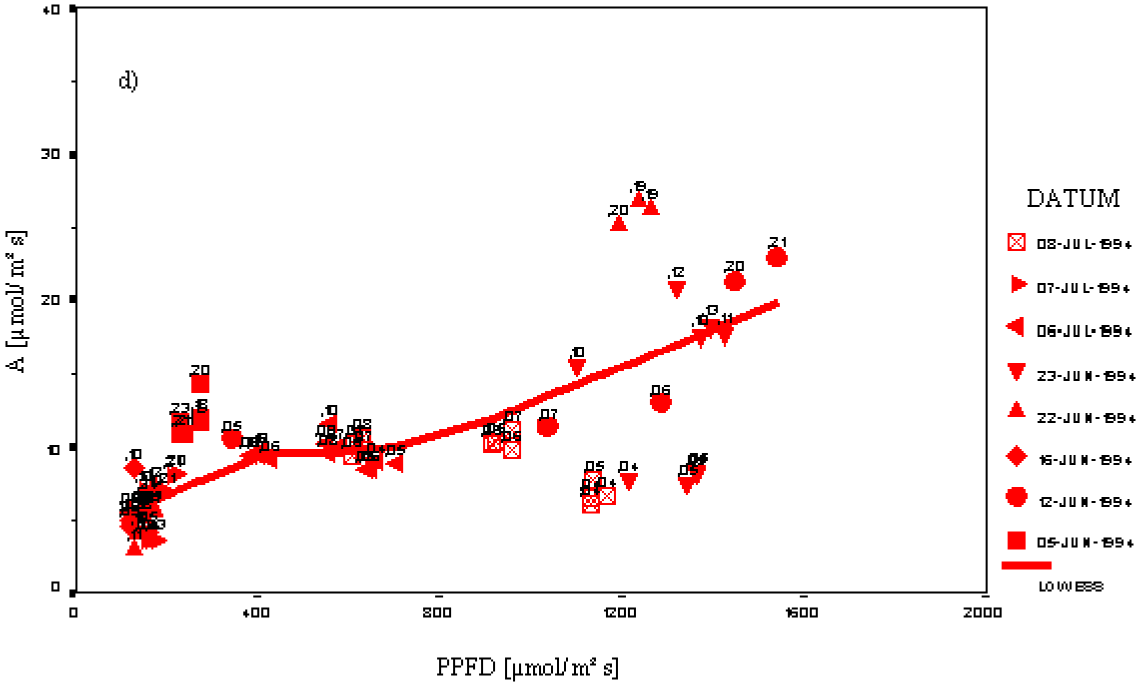
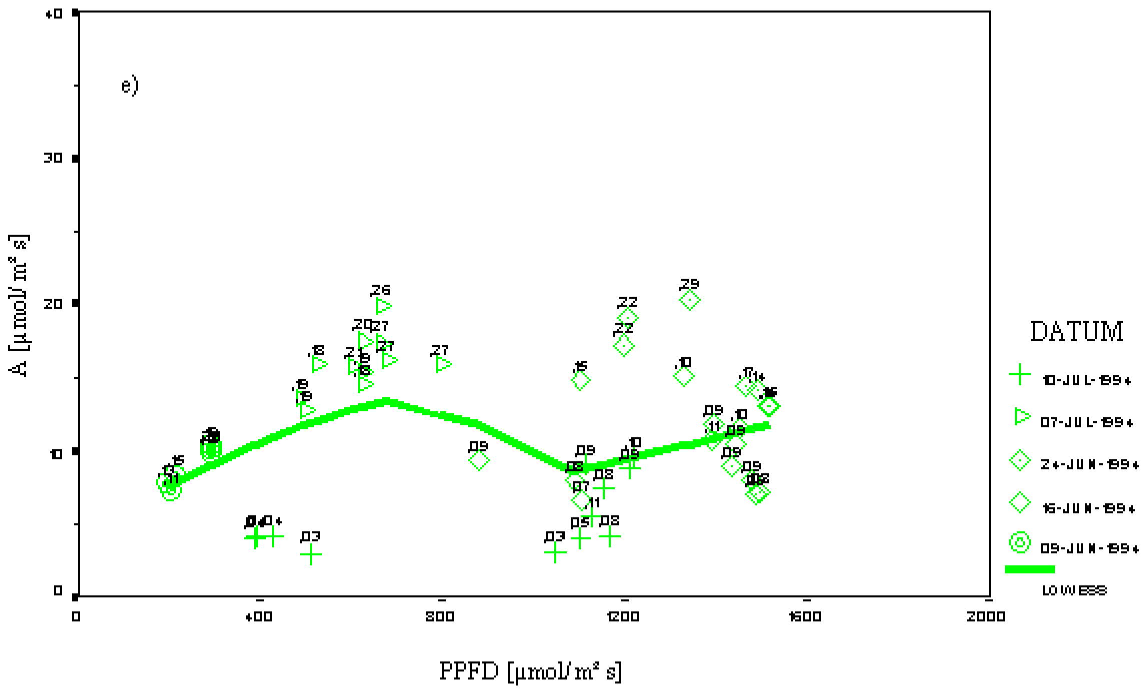


Abb. 3.40 (Fortsetzung): Nettophotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Nandu im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = **Lo**cally **We**ighted **S**catterplot **S**moothing gibt das mittlere Verhalten an.
c) A-NF, -Dgg.
b) A320-NF, -Dgg.
(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [mol m^{-2} s^{-1}])



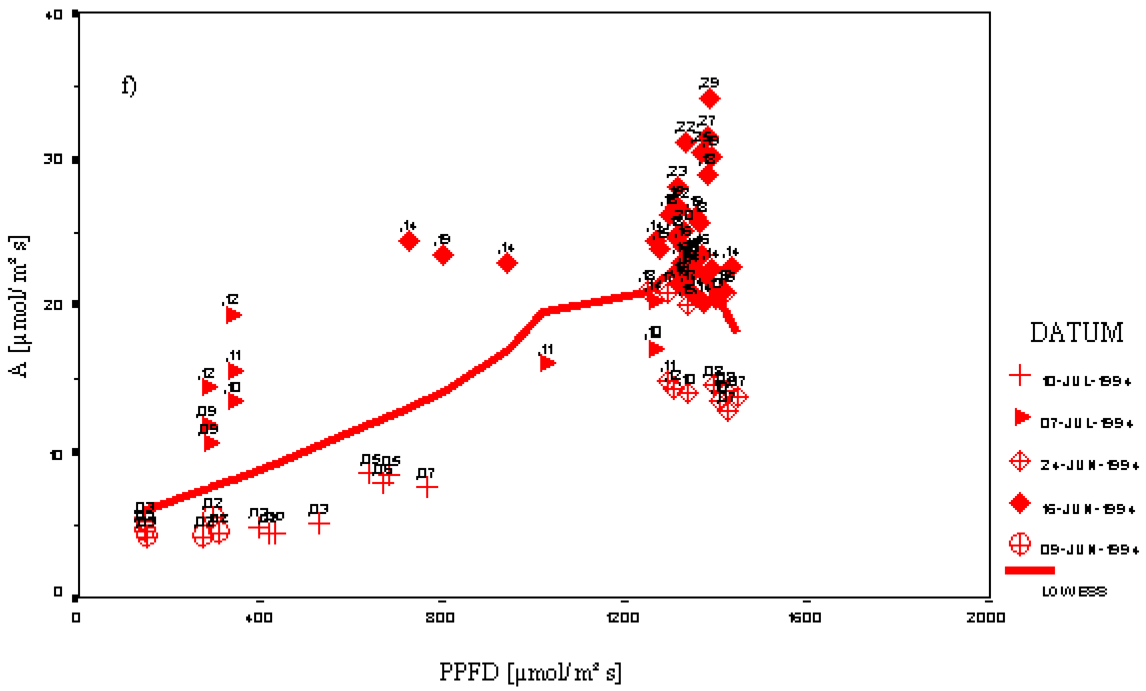


Abb. 3.40 (Fortsetzung): Nettophotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Nandu im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.
e) A-NF1,5
f) A320-NF1,5
(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [mol m^{-2} s^{-1}])

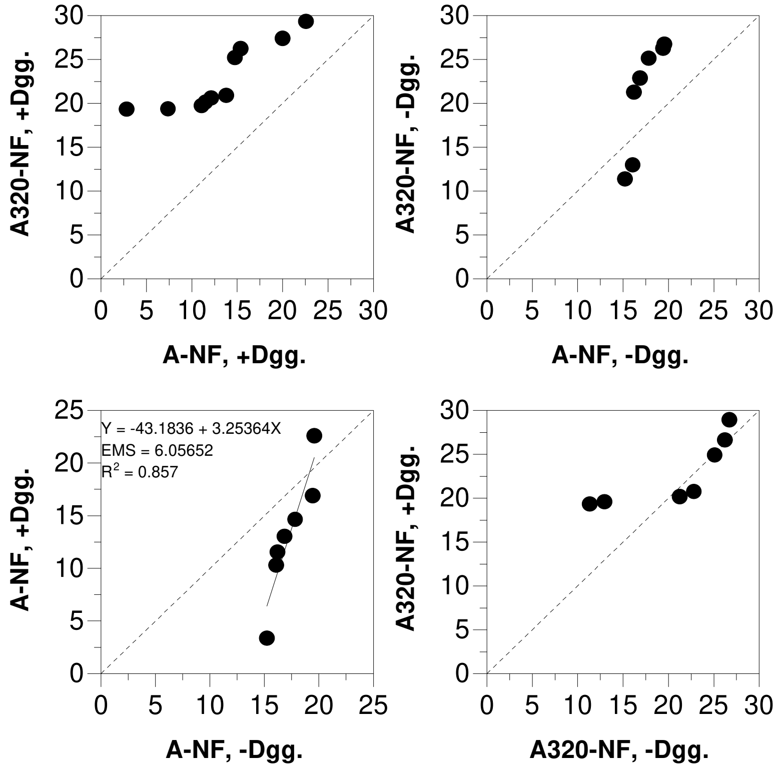


Abb. 3.41: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in µmol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und Düngestufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD<26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

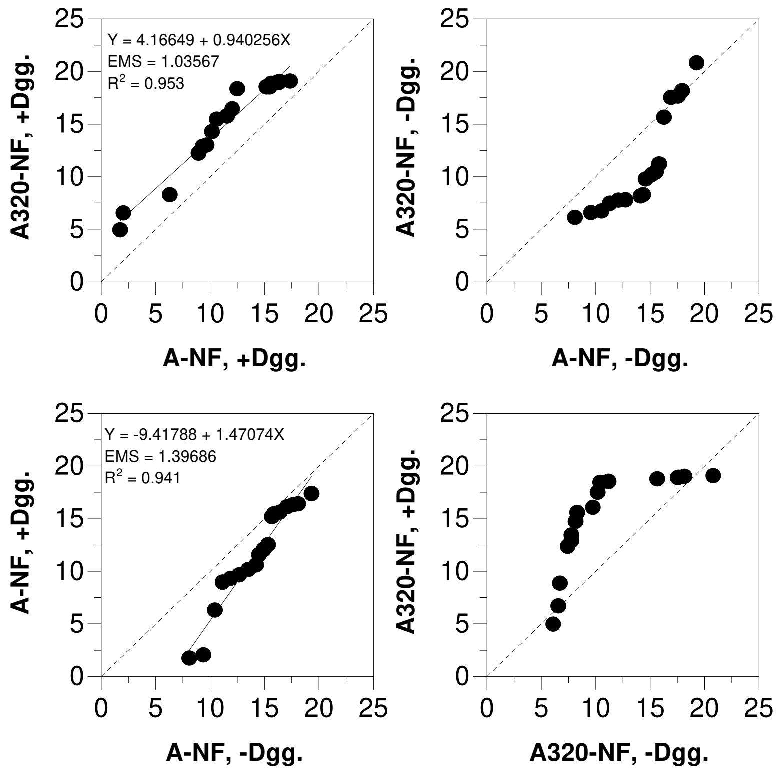


Abb. 3.42: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in µmol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und Düngestufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

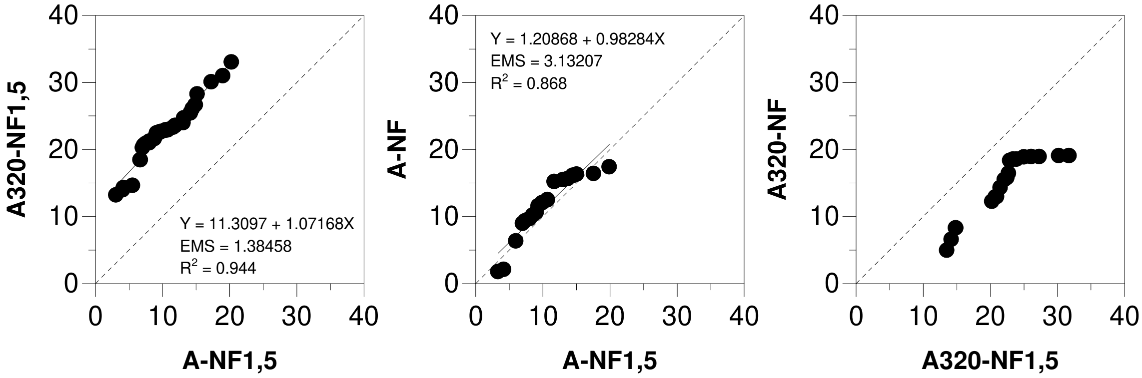


Abb. 3.43: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in µmol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und O_3-Stufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

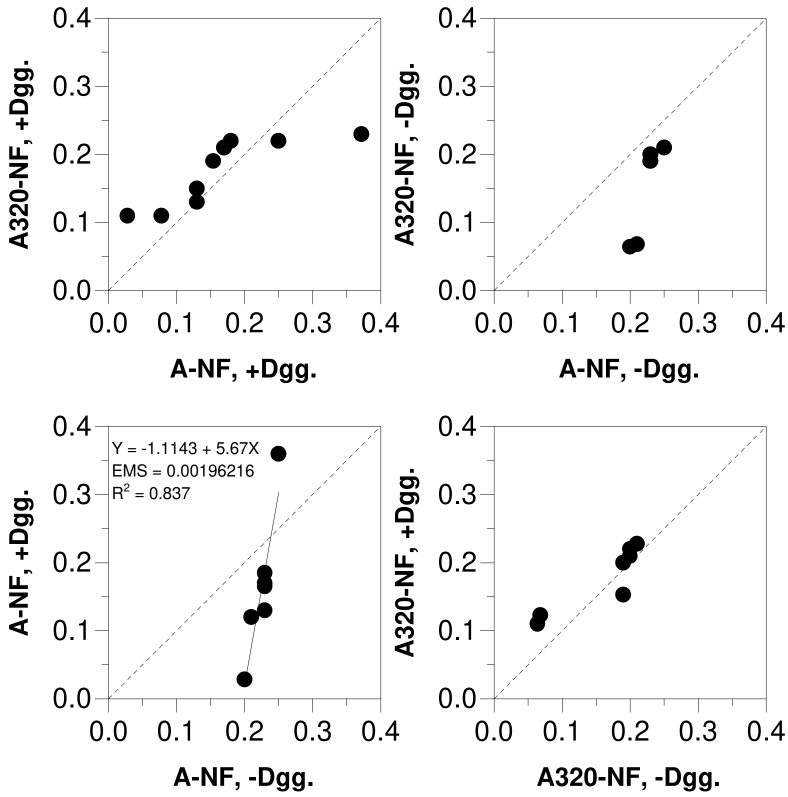


Abb. 3.44: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in mol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und Düngestufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD<26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

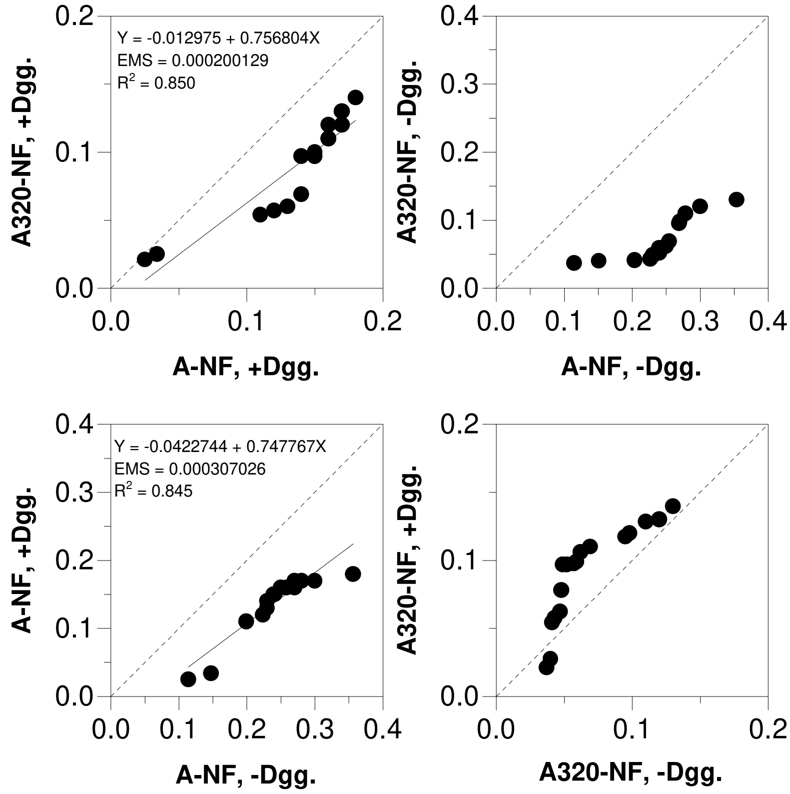


Abb. 3.45: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in mol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und Düngestufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

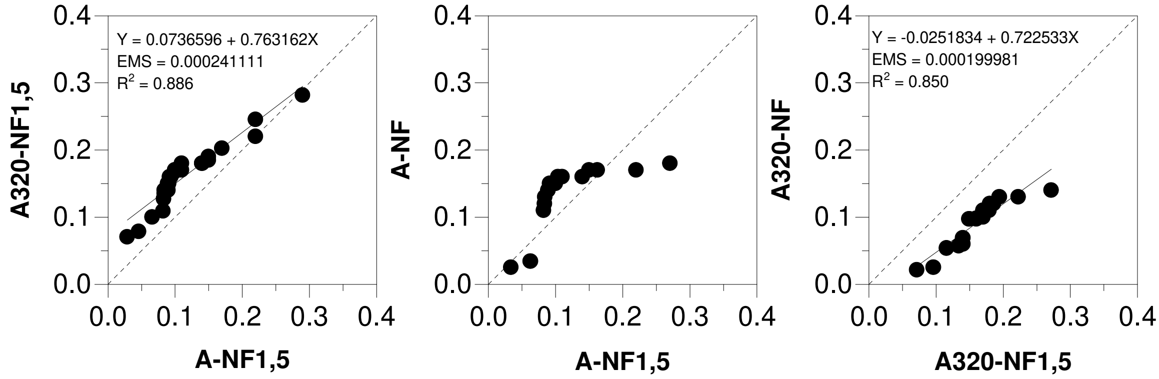


Abb. 3.46: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in mol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und O_3-Stufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

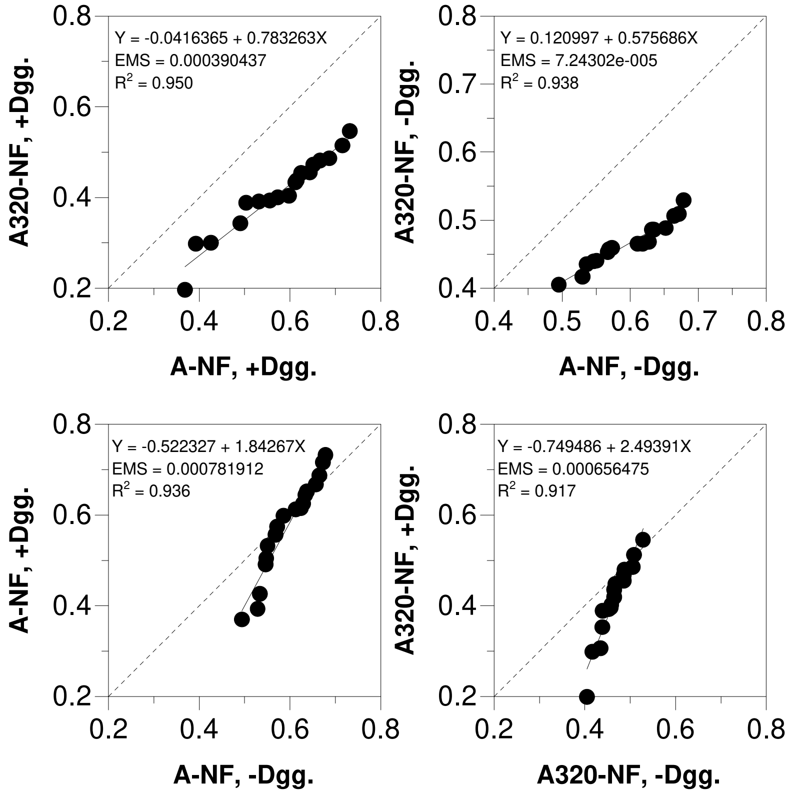


Abb. 3.47: Vergleich der Verteilungen des c_i/c_a-Verhältnisses für CO_2- und Düngestufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

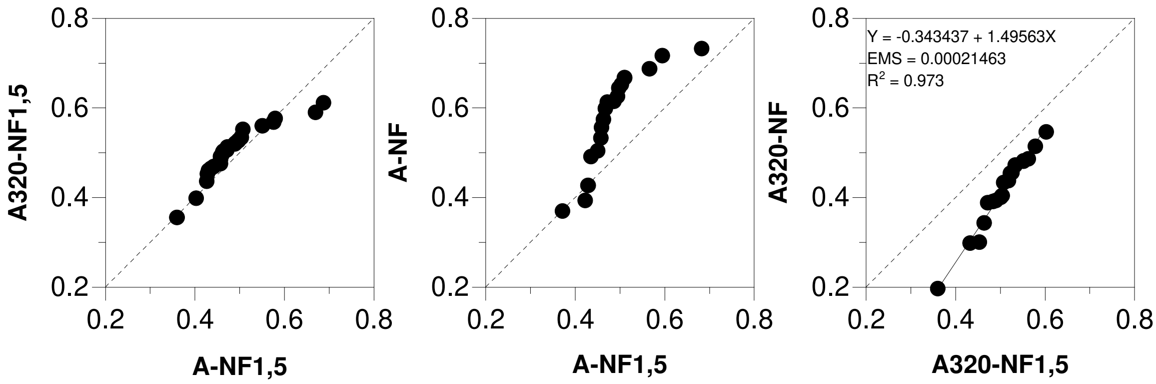


Abb. 3.48: Vergleich der Verteilungen des c_i/c_a-Verhältnisses für CO_2- und O_3-Stufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Nandu im Jahr 1994

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 CO_2-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 Gaswechselparameter für trockene Bedingungen und Lichtsättigung dargestellt.

Abbildung 3.50 zeigt die Ergebnisse zum CO_2- und Düngungseinfluß auf die Assimilationsrate. Bei der Sorte Minaret wurde in der „+Düngung“ durch CO_2 nur die maximale Photosyntheserate gefördert. Während unter heutiger Konzentration die maximale Assimilation bei 15 µmol m^{-2} s^{-1} lag, wurden unter verdoppelter Konzentration 27,5 µmol m^{-2} s^{-1} erreicht (+12,5 µmol m^{-2} s^{-1}). Auch in der „-Düngung“ war die Förderung bei hohen Photosyntheseraten am höchsten (maximal: +11,5 µmol m^{-2} s^{-1}). Für beide CO_2-Stufen waren die Assimilationsraten in der „-Düngung“ niedriger. In der Behandlung A-NF betrug die Differenz ca. 3 µmol m^{-2} s^{-1}, in A320-NF betrug sie 5 µmol m^{-2} s^{-1} für niedrige Photosyntheseraten bis 0 µmol m^{-2} 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 CO_2 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 CO_2-Behandlung wenig verändert. Bei einer Versorgung mit 150 kg N ha^{-1} arbeiteten die Pflanzen mit einem höheren c_i/c_a-Verhältnis. Weiter geöffnete Stomata verhinderten 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 Pflanzen der „-Düngung“ sowohl unter heutigem als auch unter erhöhtem CO_2.

Ozonwirkungen auf die Photosyntheserate stellt Abbildung 3.52 vor. Die stärkste Förderung durch CO_2 trat unter Ozoneinfluß auf (Abbildung 3.52 links). Unter Außenluft-CO_2 betrug die maximale Assimilation 15 µmol m^{-2} s^{-1}, unter 680 µmol mol^{-1} betrug sie 28 µmol m^{-2} s^{-1}. Ozon bewirkte eine Abnahme der Photosynthese um 0-2 µmol m^{-2} s^{-1} unter die der CO_2-Konzentration der Außenluft. Unter erhöhtem CO_2 förderte Ozon die Photosyntheserate um 0-3 µmol m^{-2} 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/ erhöhtes Ozon im Vergleich zu erhöhtem CO_2/Außen-Ozon.

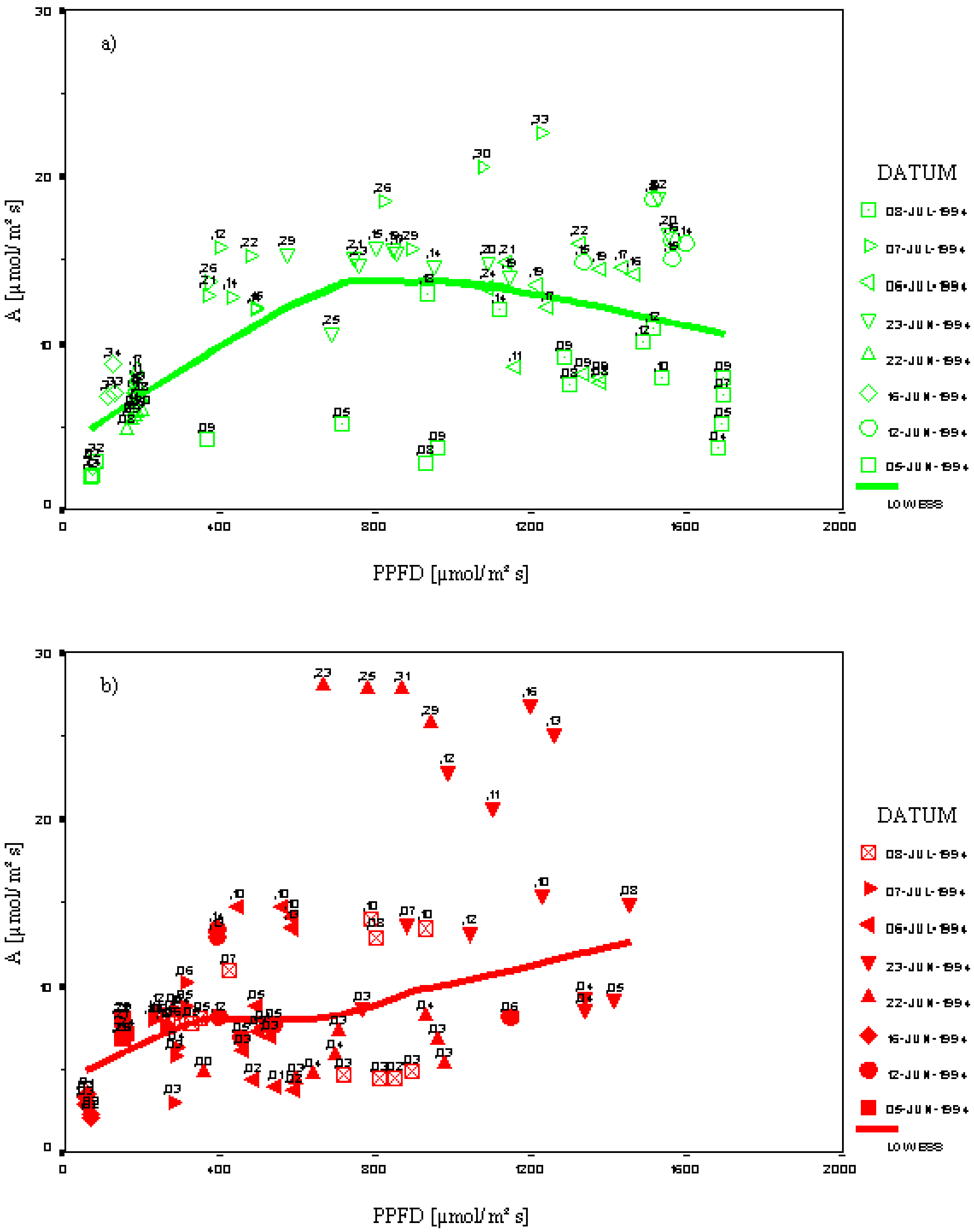
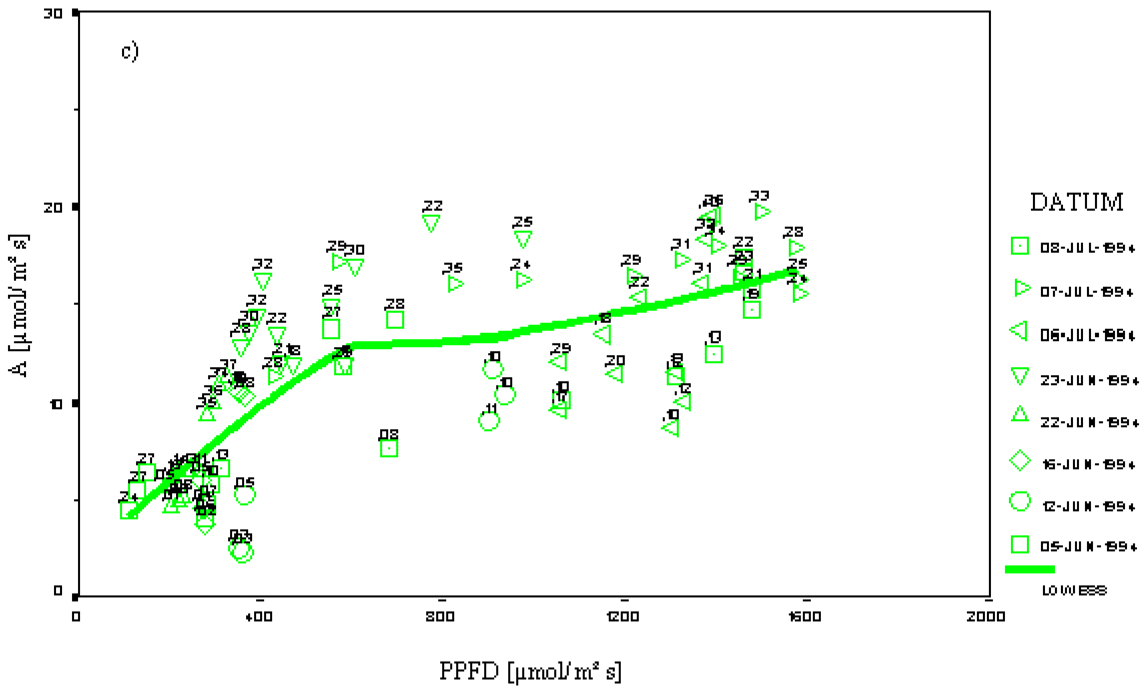


Abb. 3.49: Nettophotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Minaret im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = **Lo**cally **We**ighted **S**catterplot **S**moothing gibt das mittlere Verhalten an.
a) A-NF, +Dgg.
b) A320-NF, +Dgg.
(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [mol m^{-2} s^{-1}])



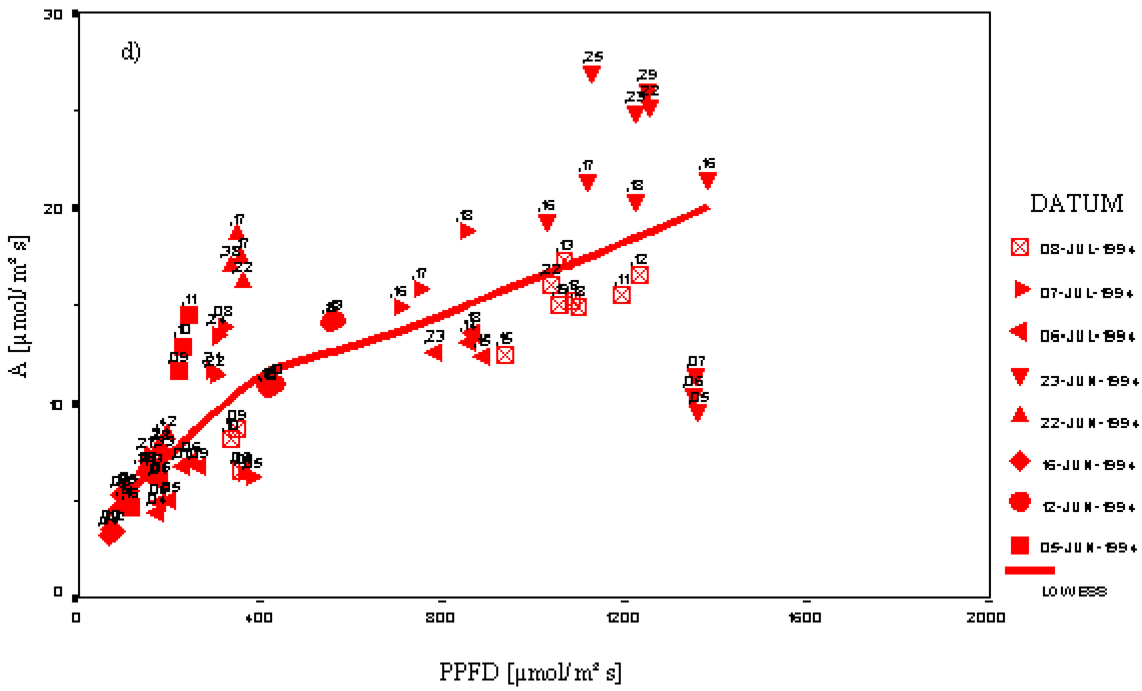
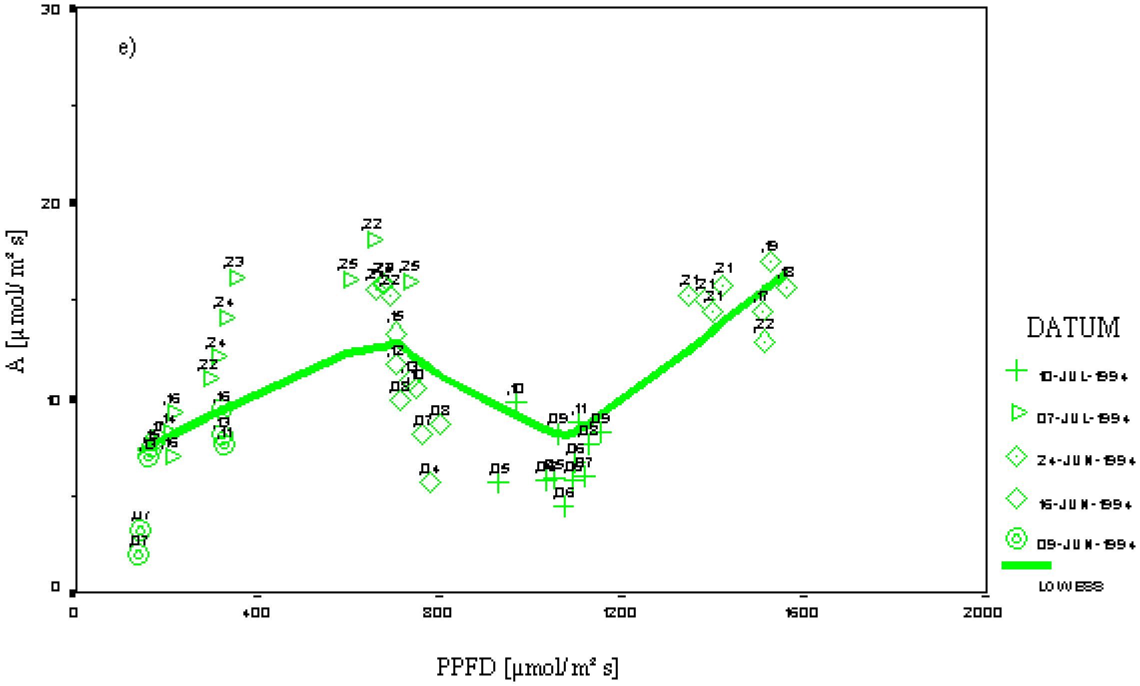


Abb. 3.49 (Fortsetzung): Nettophotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Minaret im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = **Lo**cally **We**ighted **S**catterplot **S**moothing gibt das mittlere Verhalten an.
c) A-NF, -Dgg.
d) A320-NF, -Dgg.
(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [mol m^{-2} s^{-1}])



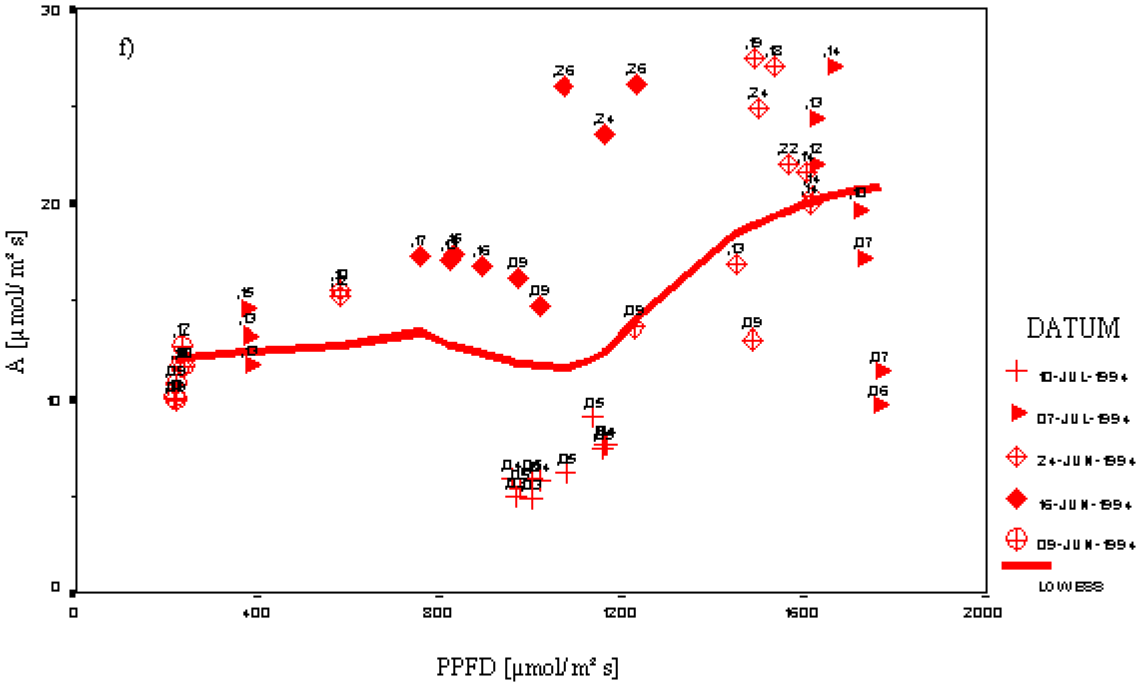


Abb. 3.49 (Fortsetzung): Nettophotosyntheserate (A) der Sommerweizensorte Minaret im Jahr 1994 in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = **Lo**cally **We**ighted **S**catterplot **S**moothing gibt das mittlere Verhalten an.
e) A-NF1,5
f) A320-NF1,5
(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [mol m^{-2} s^{-1}])

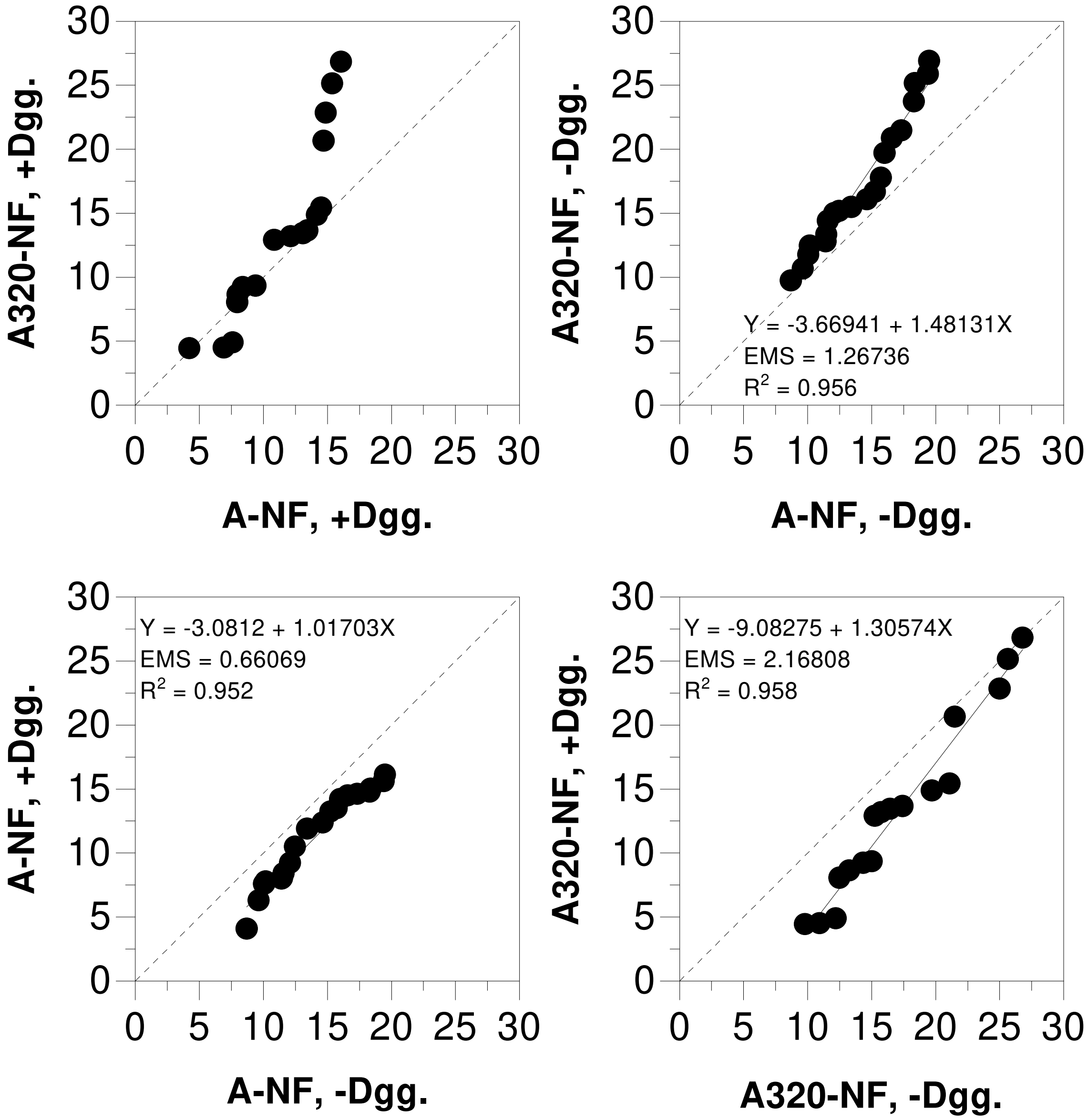


Abb. 3.50: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in µmol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und Düngestufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

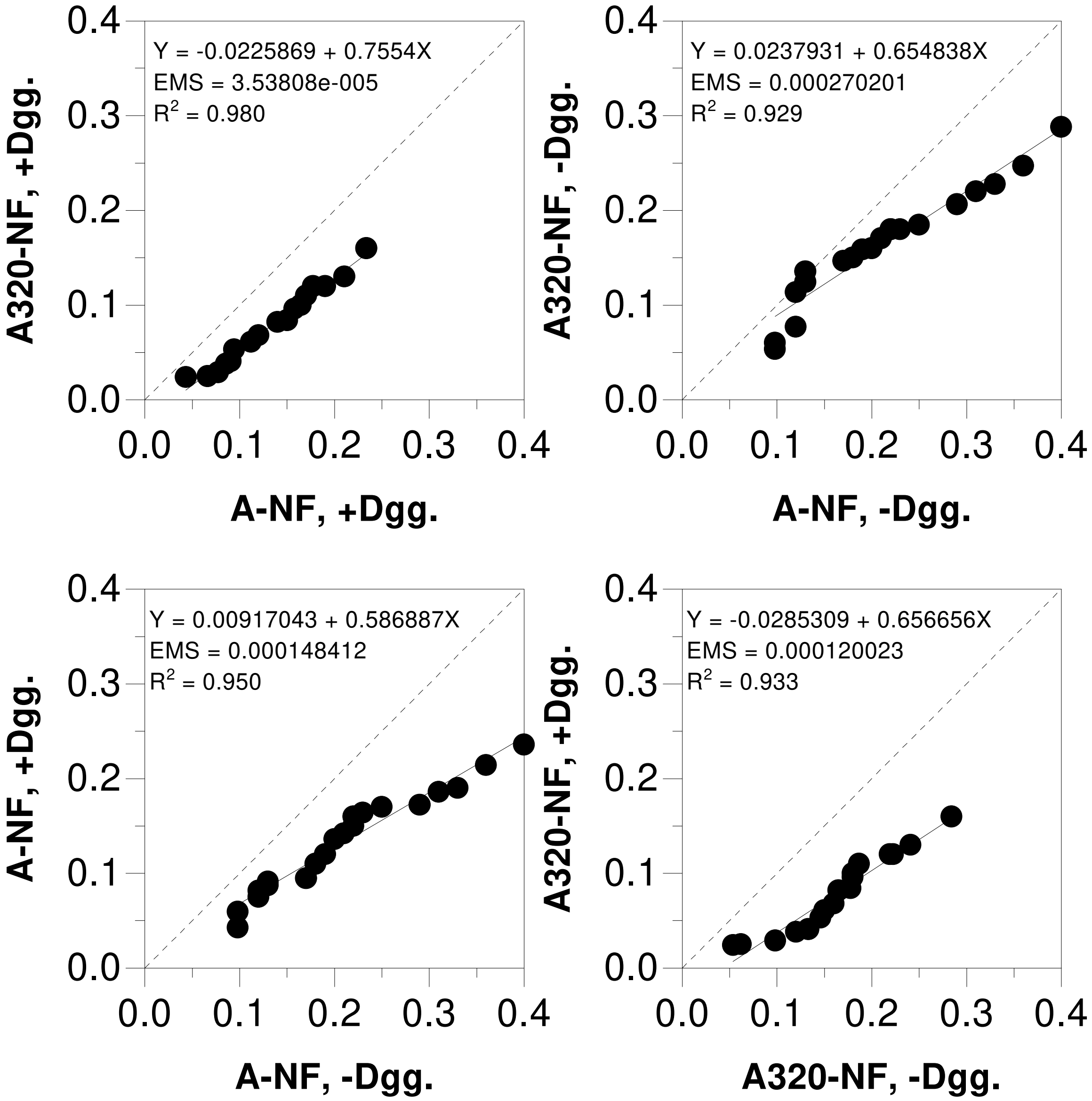


Abb. 3.51: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in mol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und Düngestufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

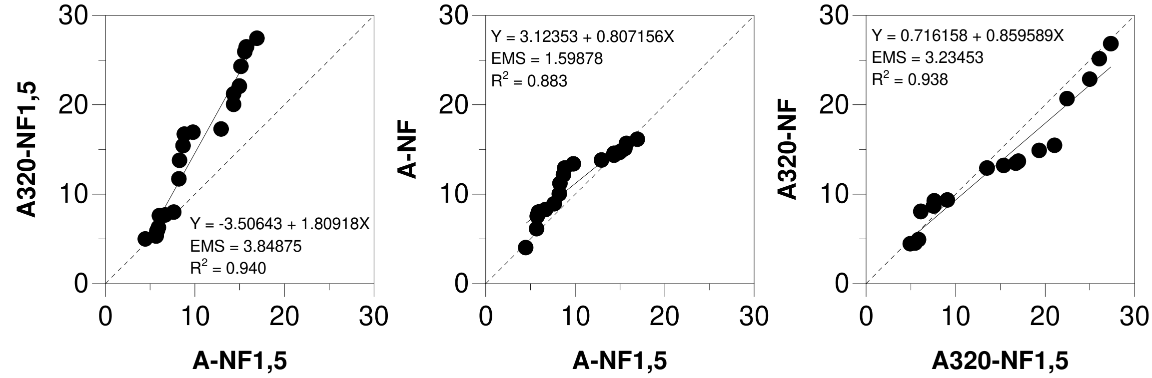


Abb. 3.52: Vergleich der Verteilungen der Nettoassimilation (A in µmol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und O_3-Stufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

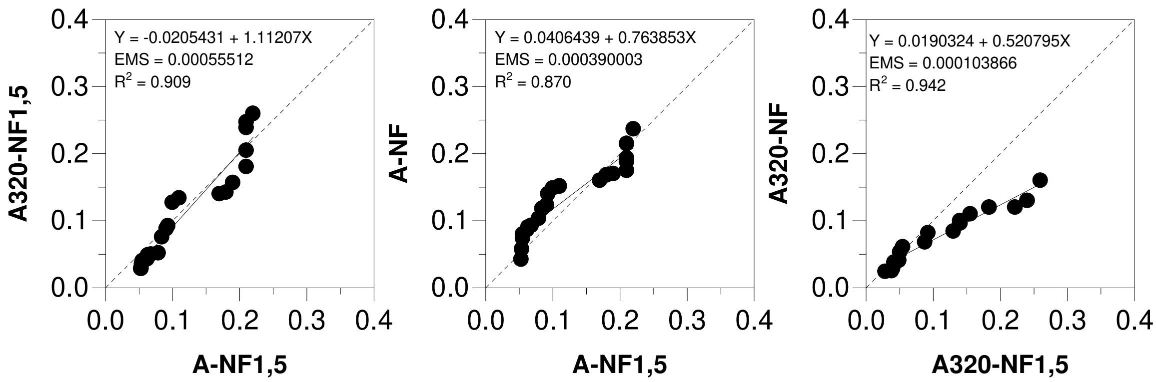


Abb. 3.53: Vergleich der Verteilungen der Stomataleitfähigkeit (g_s in mol m^{-2} s^{-1}) für CO_2- und O_3-Stufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}, WSD>26mb); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

Zwischen dem 24. 6. und dem 10. 7. 1994 wurde der Ährengaswechsel an der Sorte Minaret gemessen. Für die Messung wurde eine Ähre vollständig in die Meßkuvette eingespannt. Ein Bezug der Gaswechselparameter 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 µmol m^{-2} s^{-1} (siehe Schnittpunkte der LOWESS-Linien mit der 0-Linie). Bei Blättern war der Kompensationspunkt 20-40 µmol

m^{-2} 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 mmol H_2O s^{-1} betrug, auf 1-2 mmol H_2O 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 nmol CO_2 s^{-1}. Eine solche Förderung der Photosyntheserate fehlte in der „+Düngung“.

Unter Ozoneinfluß betrug die Ähren-Stomataleitfähigkeit 0,3-0,6 mmol H_2O 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 CO_2 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 CO_2 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 CO_2-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 CO_2 und Ozon, entsprechend förderte Ozon dort die Photosynthese

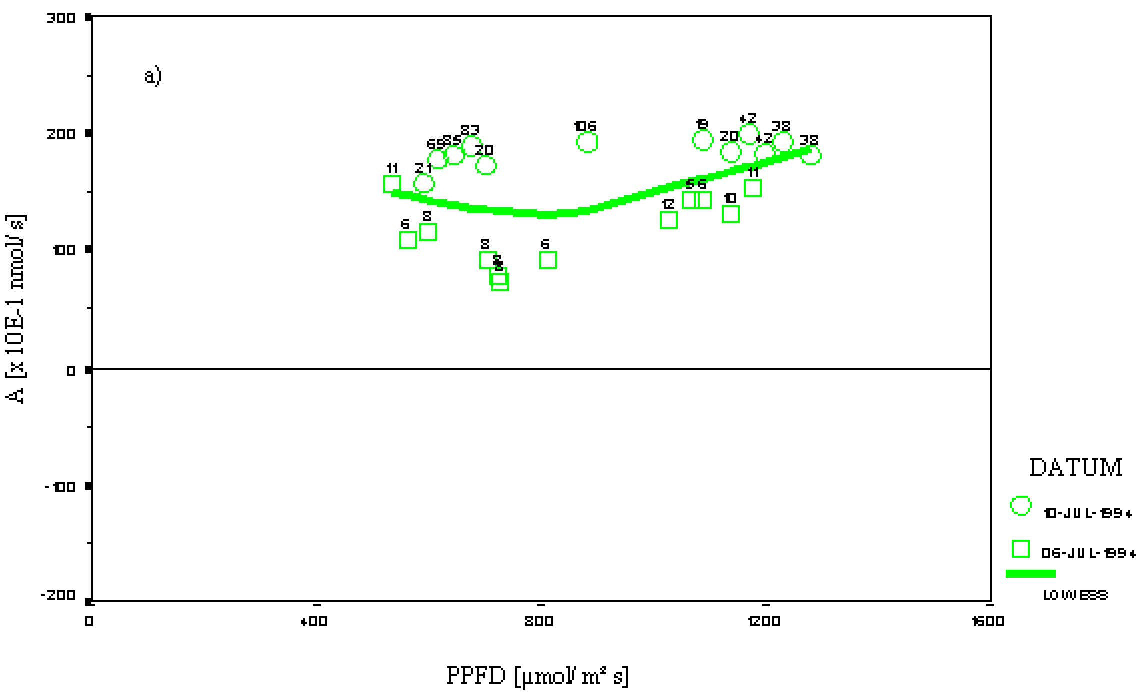
- CO_2 förderte in der +Dgg. nur die maximale Blattassimilation der Sorte Minaret um 12,5 µmol m^{-2} s^{-1}. In der -Dgg. förderte CO_2 die Photosynthese in einem größeren Bereich; die Steigerung war mit 11,5 µmol m^{-2} s^{-1} maximal für höchste Photosyntheseraten. Begleitet war die Photosyntheseförderung in beiden Düngungsstufen von einem CO_2-induzierten Stomataschluß.

In beiden CO_2-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-CO_2 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 CO_2.

- 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 CO_2-Anreicherung auf — stärker in der +Dgg., schwächer in der -Dgg.. Erhöhtes CO_2 förderte die Ährenphotosynthese nur in der -Dgg. um ca. 8 nmol CO_2 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.



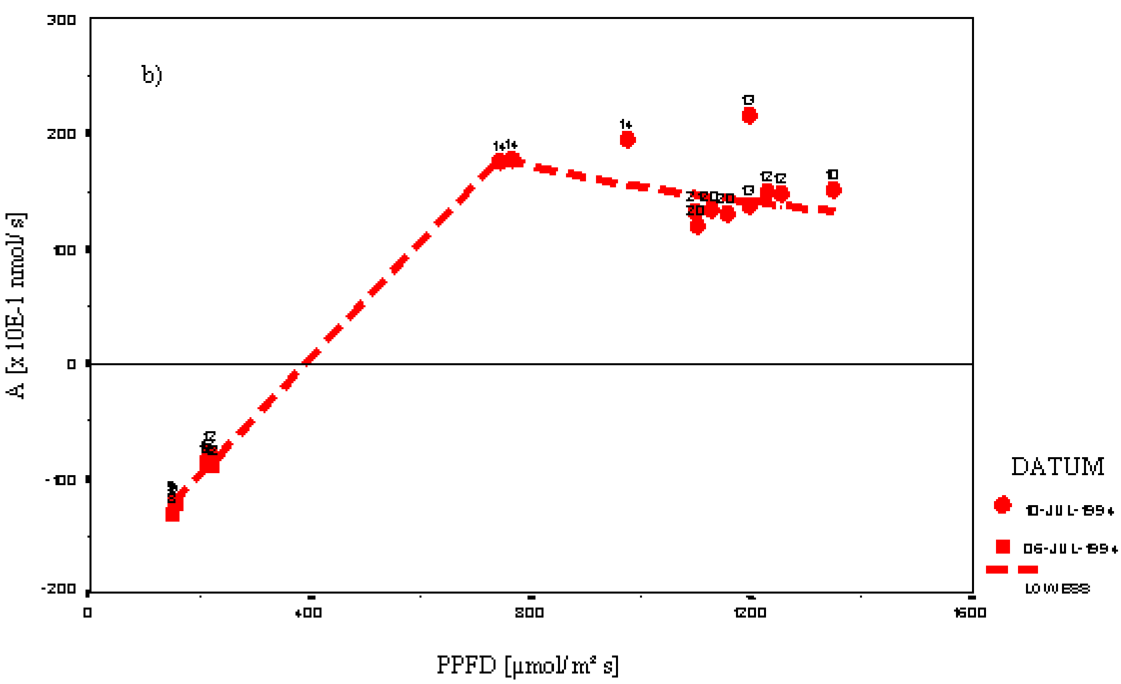
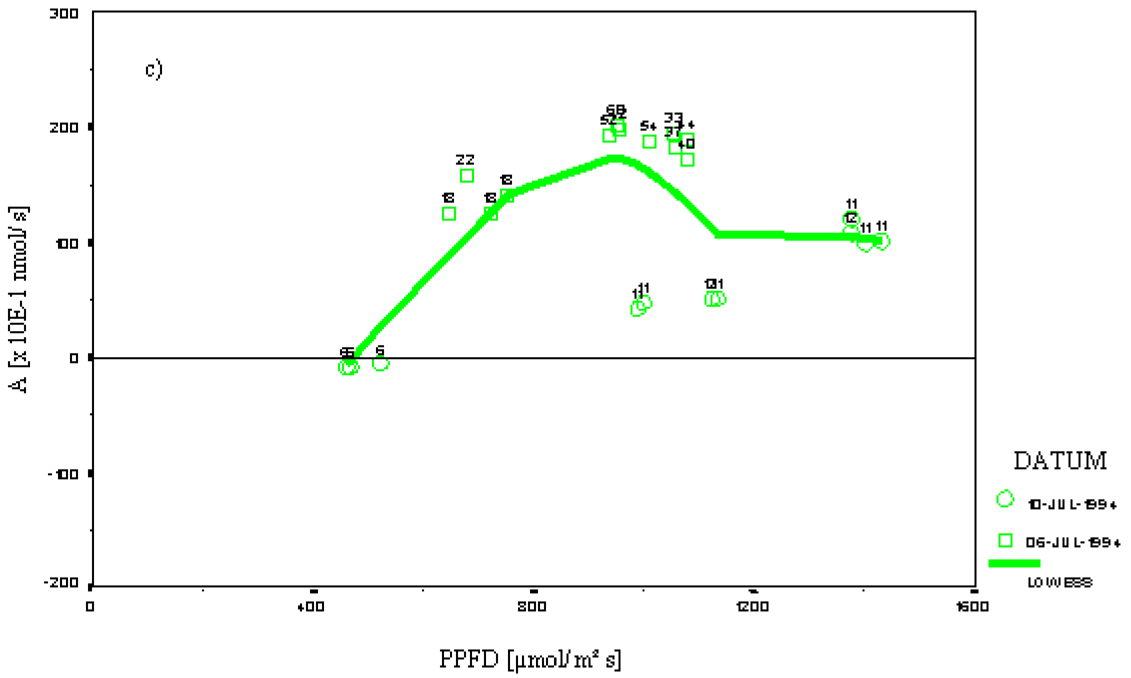


Abb. 3.54: Ährenphotosynthese der Sommerweizensorte Minaret in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = **Lo**cally **We**ighted **S**catterplot **S**moothing gibt das mittlere Verhalten an.
a) A-NF, +Dgg.
b) A320-NF, +Dgg.
(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [x 10^{-1} mmol s^{-1}])



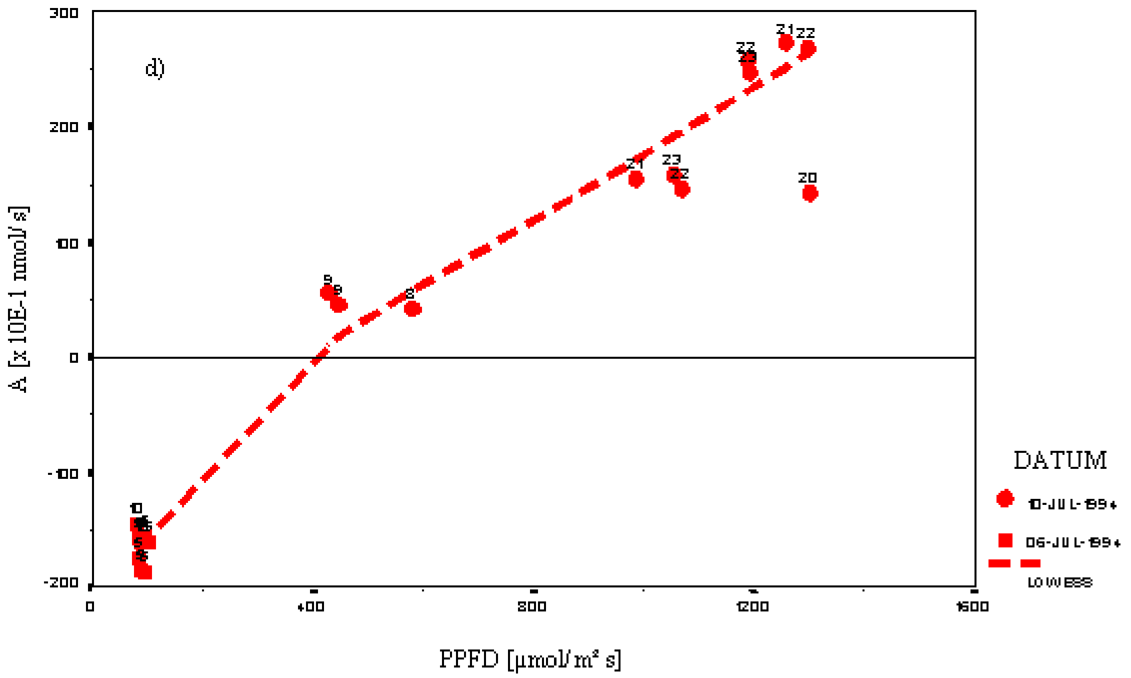
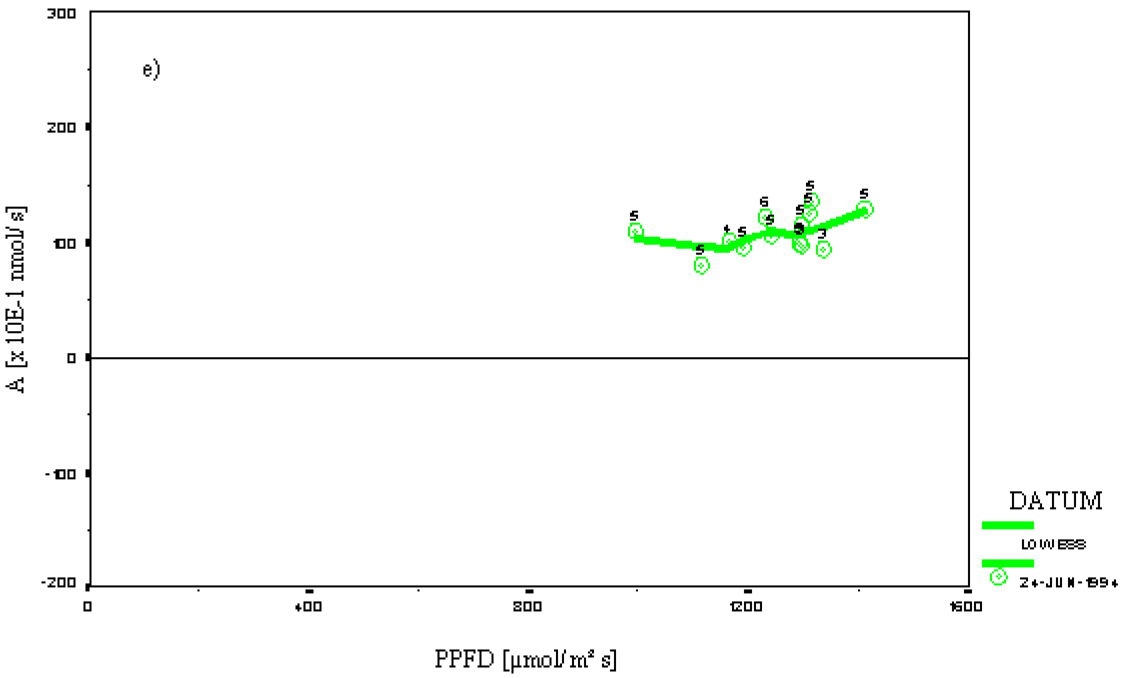


Abb. 3.54 (Fortsetzung): Ährenphotosynthese der Sommerweizensorte Minaret in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = Locally Weighted Scatterplot Smoothing gibt das mittlere Verhalten an.
c) A-NF, -Dgg.
d) A320-NF, -Dgg.
(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [x 10^{-1}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



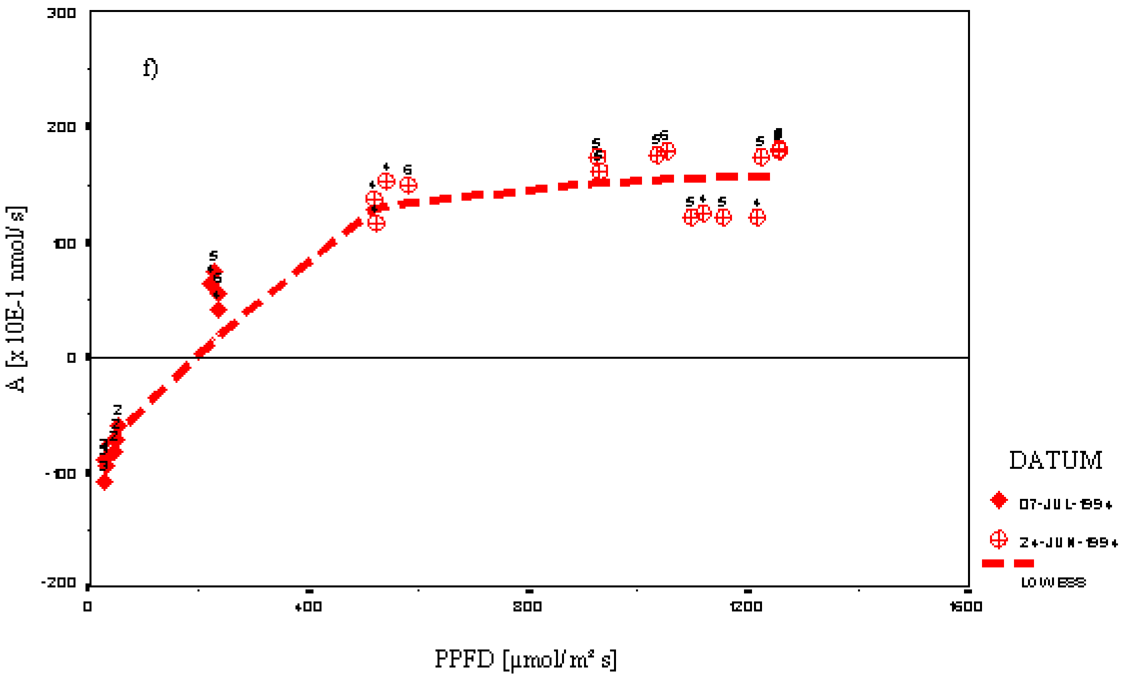


Abb. 3.54 (Fortsetzung): Ährenphotosynthese der Sommerweizensorte Minaret in Abhängigkeit von der Photonenflussdichte (PPFD); LOWESS = **Lo**cally **We**ighted **S**catterplot **S**moothing gibt das mittlere Verhalten an.
e) A-NF1,5
f) A320-NF1,5
(Beschriftung der Werte = stomatäre Leitfähigkeit g_s [x 10^{-1} mmol s^{-1}])

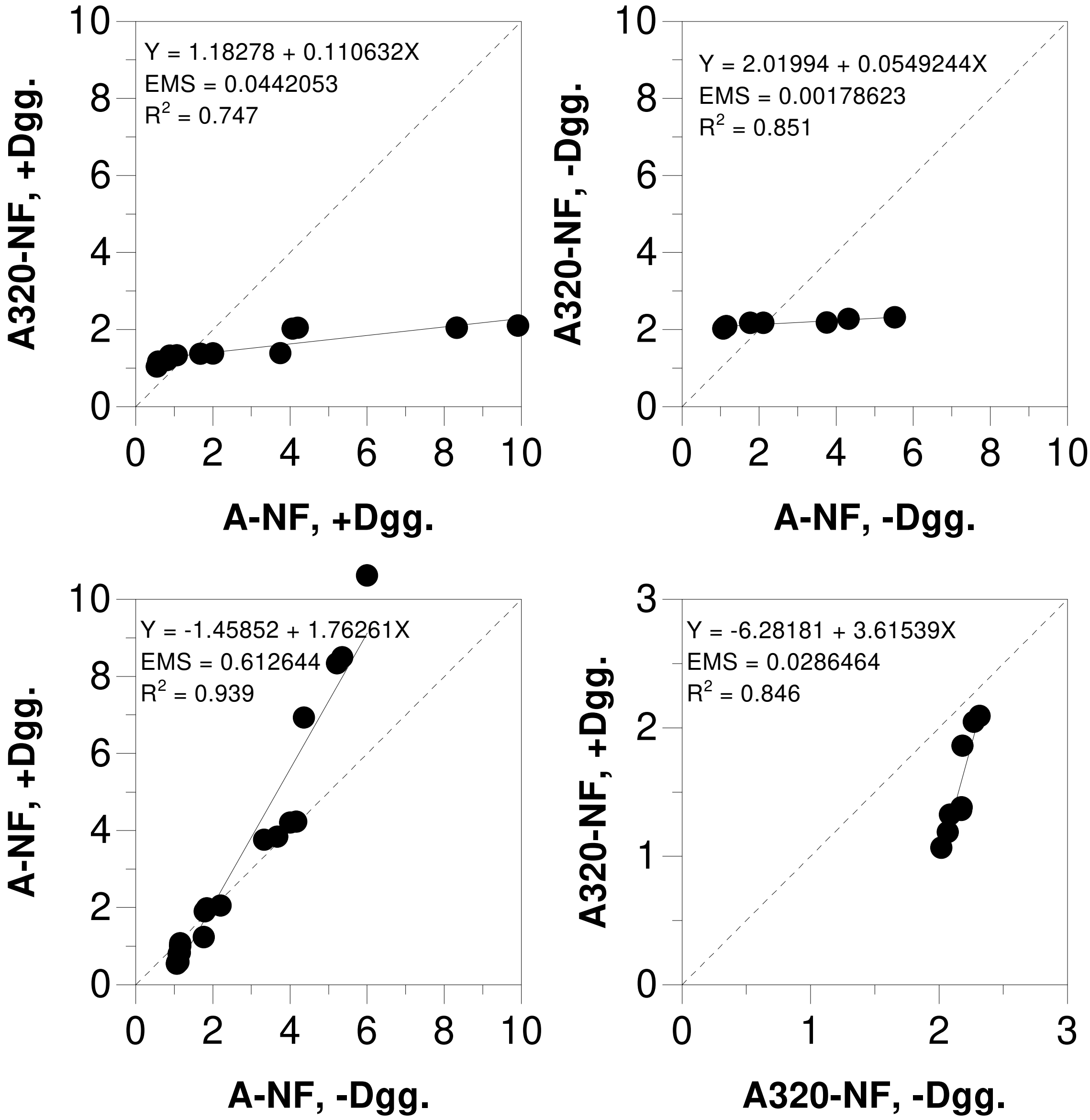


Abb. 3.55: Vergleich der Verteilungen der Ähren-Stomataleitfähigkeit in mmol s^{-1} für CO_2- und Düngestufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

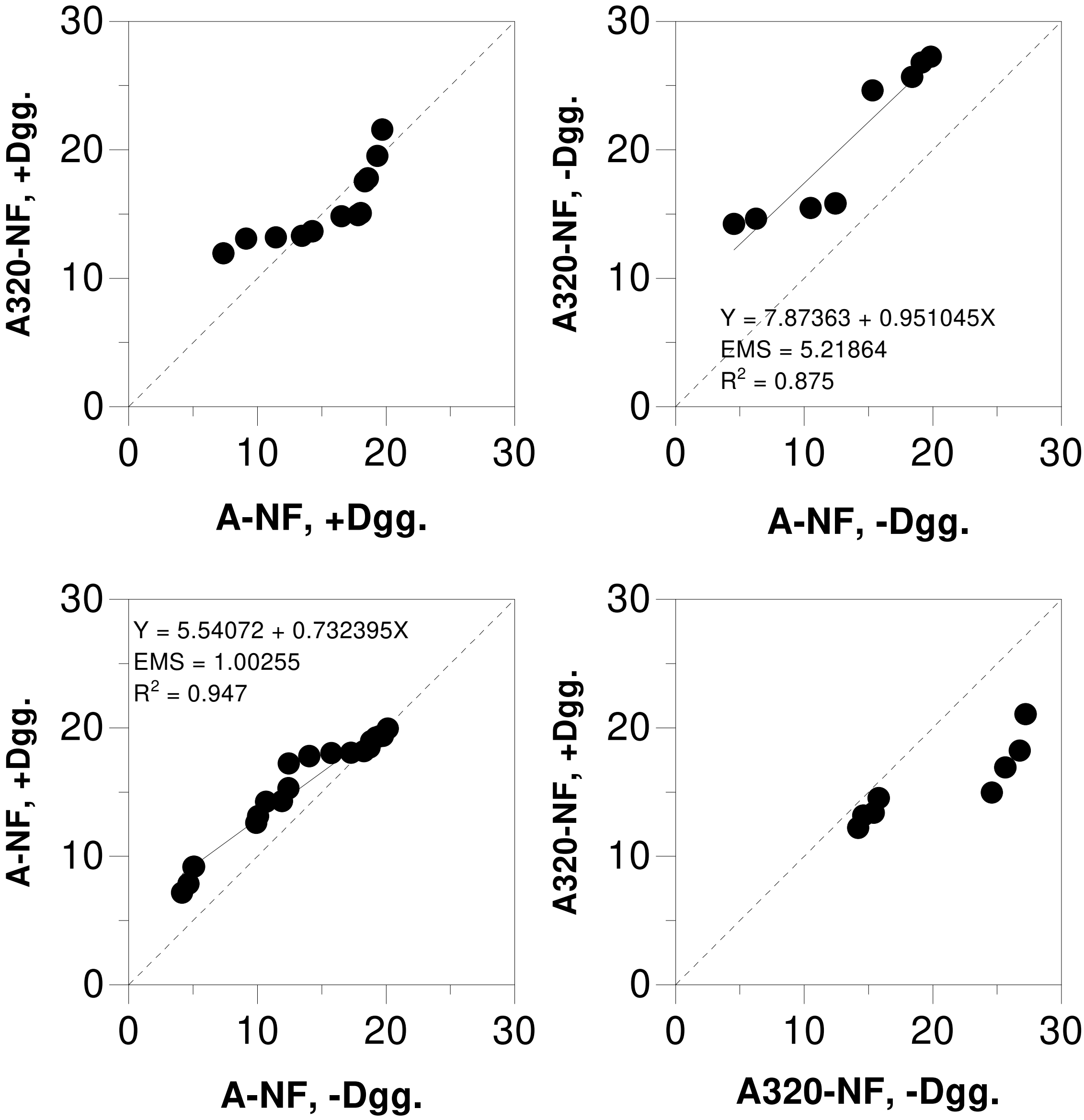


Abb. 3.56: Vergleich der Verteilungen der Ähren-Photosynthese in nmol s^{-1} für CO_2- und Düngestufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

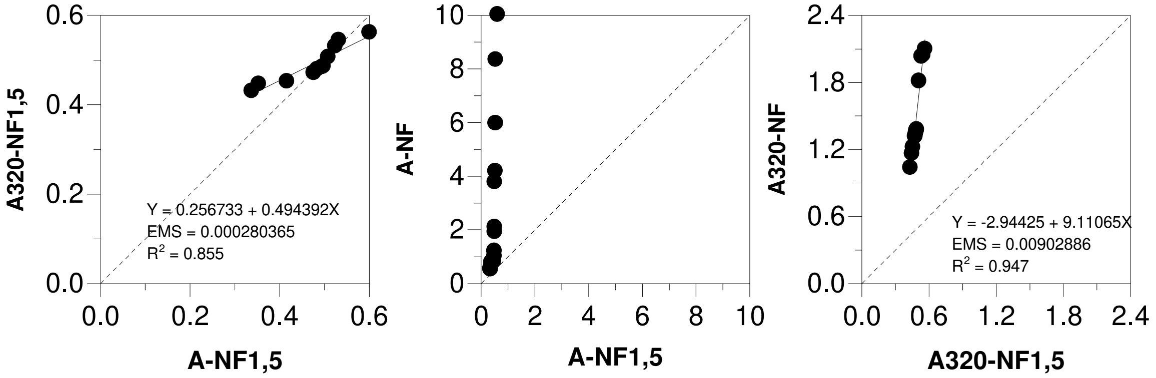


Abb. 3.57: Vergleich der Verteilungen der Ähren-Stomataleitfähigkeit in mmol s^{-1} für CO_2- und O_3-Stufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}); Weizensorte Minaret im Jahr 1994

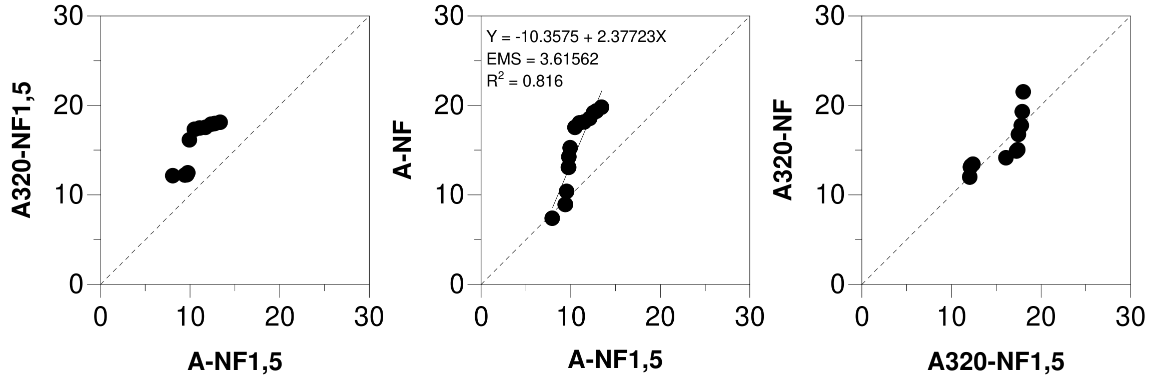


Abb. 3.58: Vergleich der Verteilungen der Ährenphotosynthese in nmol s^{-1} für CO_2- und O_3-Stufen (PPFD>800 µmol m^{-2} s^{-1}); Weizensorte Minaret im Jahr 1994