IV.2.4 Reaktionen der Kohlenstoffsenken

IV.2.4.1 Die Zusammensetzung des Ertrages

Kurzzusammenfassung:

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

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

So ist es zunächst nicht verwunderlich, daß eine Verbesserung der Wachstumsbedingungen durch CO_2-Begasung über die gesamte Vegetationsperiode hier (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung) nur eine Förderung der Senkenzahl bewirkt hat und kaum Einfluß auf das Tausendkorngewicht hatte (Ausnahme: Sorte Minaret, A160-NF). Eine Förderung hauptsächlich der Senkenzahl fanden auch Gifford (1977, 1979), Sionit et al. (1980, 1981) sowie Mitchell et al. (1996) unter kontrollierten Bedingungen und Weigel et al. (1994), Mulholland et al. (1996) in Open-Top-Kammern. Eine Analyse der Ertragskomponenten aus FACE-Experimenten liegt noch nicht vor. Ergebnisse von Pinter et al. (1996, Abb. 5) deuten aber darauf hin, daß der Weizenertrag im FACE-Experiment unter CO_2-Exposition durch die höhere Ährenzahl wuchs, was gleichbedeutend mit gesteigerter Senkenzahl ist. Welche der beiden für die Senkenzahl verantwortlichen Ertragskomponenten gefördert wurde, das war — wie hier für die beiden in verschiedenen Jahren exponierten Sorten (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung) — von Experiment zu Experiment verschieden.

Während die Temperatur in der Kornfüllungsphase bekanntermaßen einen erheblichen Einfluß auf das Tausendkorngewicht hat, hauptsächlich über den Einfluß auf die Assimilatverfügbarkeit (Hay & Walker 1989, S. 117ff., Wheeler et al. 1996), hatte erhöhtes CO_2 in diesem Experiment offenbar wenig Einfluß darauf (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). In der CO_2-Literatur überwiegen allgemein Befunde für ein unverändertes Tausendkorngewicht (Gifford 1977, 1979; Sionit et al. 1980, 1981; Weigel et al. 1994 (1 Sorte); Mitchell et al. 1996). Aber auch Befunde für ein reduziertes Tausendkorngewicht finden sich (Mulholland et al. 1997 (in der höchsten CO_2-Stufe), Weigel et al. 1994 (1 Sorte)). Experimente an Getreidearten, die ein erhöhtes Tausendkorngewicht nachwiesen, sind noch seltener (z.B. Pettersson et al. 1993 für Gerste).

Das auch hier gefundene, weitgehend unveränderte Tausendkorngewicht (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung) deutet darauf hin, daß die Senkenstärke der (Einzel-)Körner über die gesamte Kornfüllungsphase hinweg nicht zunahm. Ob das Kornwachstum unter erhöhtem CO_2 senkenlimitiert war, läßt sich nur aus der Charakteristik der Kohlenstoffquellen und ~senken schließen. Eine Abschätzung dieser Charakteristik läßt sich am ehesten für A320-NF, +Düngung durchführen, da für diese Behandlung Informationen von allen Ebenen vorliegen.

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

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

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

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

Es müssen aber noch andere Quellen der Kornfüllung (siehe oben) für eine genauere Abschätzung der Quellen:Senken-Verhältnisse in der Gesamtpflanze berücksichtigt werden. Die 1994 gemessene Ährenphotosyntheserate (A320-NF, +Düngung), als wichtige Quelle der Kornfüllung, ließ wenig Veränderung infolge CO_2-Begasung erkennen (Kapitel III.2.5.3). Zwischen Tag 63 und 70 hatte die Kohlenhydratremobilisierung aus Halmreserven 1995 noch nicht begonnen, Halme waren also zu dieser Zeit noch keine Quellen für die Kornfüllung (Kapitel III.2.4.2). Die obige Betrachtung wird durch diese beiden Resultate nicht gestört.

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

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

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

Die Modellanwendung auf die Gaswechselmessungen des Jahres 1994 zeigte für A320-NF, +Düngung ebenfalls deutlich geringere Photosyntheseraten, als aufgund des N-Gehaltes zu erwarten waren (Kapitel III.2.5.5). Um eine vollständige Kohlenstoffbilanz aufstellen zu können, fehlen leider Informationen über Respirationsraten. Festzuhalten bleibt, daß aus dem Ergebniszusammenhang eine Reihe von Belegen dafür zusammengetragen werden konnte, daß unter erhöhtem CO_2 in der „+Düngung“ die Kornfüllungsphase für die Ausbildung einer Photosyntheseakklimation und für die Ausbildung eines Quellen:Senken-Ungleichgewichtes sensitiv war. In Zukunft gilt es darum, durch Aufnahme von A/c_i-Kurven die Reaktion der Kohlenstoffquellen in diesem Zeitraum direkt zu untersuchen.

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

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

Wurde in Kapitel IV.2.1 für die Sorte Minaret noch ein höherer Anteil des Einzeltriebwachstums am Trockenmassen-Anstieg festgestellt, muß aufgrund des Ergebnisses 2 der Kurzzusammenfassung dieses Kapitels korrigiert werden: Das Wachstum von Nebentrieben wurde hauptsächlich durch erhöhtes CO_2 gefördert. Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung ist zudem im Hinblick auf den Haupthalm-Ertrag (kein CO_2-Effekt) verschieden von dem in

1994 an derselben Sorte gewonnenen. 1994 steigerte die höchste CO_2-Stufe in der „+Düngung“ den Ertrag am Haupthalm um 17,5% (vgl. Kapitel III.2.4.4).

Das für Minaret in Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung beschriebene „Ausbleiben einer CO_2-Förderung der Ährenzahl“, wenn mit Ozon begast wurde (A320-NF1,5; +Düngung), korrespondiert mit Ergebnissen der anderen Kapitel. Ursachen für den Ozoneinfluß auf den Ertrag sind zwangsläufig auf der Ebene der Organe in der Blattflächenausbildung zu suchen. Beide Düngungsstufen zeigten in A320-NF1,5 gegenüber A320-NF eine beschleunigte Blattseneszenz (Kapitel III.2.5.1), aber nur in der „+Düngung“ blieb unter Ozoneinfluß die Bestokkungsförderung aus (Kapitel III.2.4.3), blieben Blattfläche und Trockenmasse gegenüber A320-NF zurück (vgl. Kapitel III.2.5.1, Kapitel III.2.2). Dies deutet auf eine nach Düngung differierende Reaktion der Blattflächenbildung. Es eignen sich aber auch die Verhältnisgrößen aus der funktionalen Wachstumsanalyse für eine Ursachenanalyse, da sie alle Einflüsse auf Physiologie, Morphologie, Bestandesstruktur beinhalten (Konings 1989, Dijkstra 1989). Wichtigster Unterschied der Düngungsstufen in den Verhältnisgrößen der funktionalen Wachstumsanalyse war eine in A320-NF1,5; +Düngung gegenüber A320-NF reduzierte LWR, d.h. diese Pflanzen zeigten eine veränderte Allokation und investierten weniger in ihre Blattmasse als solche der Behandlung A320-NF (siehe Kapitel III.2.5.2).

Um Ozonwirkungen zu erfassen, wurde meines Wissens eine funktionale Wachstumsanalyse noch nicht durchgeführt. Für einen Vergleich fehlen somit Experimente. Die Ozonliteratur ist weitgehend physiologisch/biochemischer Natur. Was auf höherer Ebene passiert, darüber gibt es bislang nur wenige Untersuchungen. In diese Richtung gehen die in den USA hauptsächlich an Bäumen durchgeführten ROPIS-Experimente (**ROPIS** = **R**esponse **o**f **p**lants to **i**nteracting **s**tresses; Goldstein & Ferson 1994, Weinstein & Yanai 1994, Laurence et al. 1994, Pell et al. 1994a). Eine aus den Experimenten gewonnene Erkenntnis, wie Pflanzen ihre Kohlenstoffallokation auf Ozonstreß einregulieren, lautet: Schnell wachsende Pflanzen besitzen eine größere Fähigkeit, Kohlenstoff umzuverteilen und Streß so zu kompensieren (Laurence et al. 1994). Dazu waren ozonbegaste Weizenpflanzen unter erhöhtem CO_2 in der „+Düngung“ nicht in der Lage. Die Erwartung, daß die Ertragsbildung von Weizenpflanzen durch die Ozonaddition, die zu einem AOT40-Wert von ca. 60 ppm h führte, gänzlich unterdrückt würde (vgl. Kapitel II.2), ließ sich nicht bestätigen.

Obwohl die Kornqualität nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit war, soll ein wichtiges die Kornqualität betreffendes Ergebnis dieses Experimentes (Fangmeier et al. 1997) abschließend erwähnt werden: Nur in A-NF, +Düngung hatten die Körner einen zum Backen ausreichenden Stickstoffgehalt. In Zukunft wird deswegen zu untersuchen sein, ob das Instrument heutiger Landwirtschaft eine hohe Kornqualität zu erreichen, nämlich die Ährengabe des Stickstoffdüngers (Hay & Walker 1989, Mengel 1991, Reiner et al. 1992), auch unter den veränderten Bedingungen erhöhter atmosphärischer CO_2-Konzentration in der Lage sein wird, die Kornqualität zu sichern.

IV.2.4.2 Das Ährenwachstum

Kurzzusammenfassung:

1. In der Ähren-Trockenmasse zeigte sich eine Interaktion CO_2 x Dgg.: In A320-NF war die TM ab dem Tag 60 durch die +Dgg. signifikant erhöht. Ozon reduzierte intermediär die Ähren-TM (Vergleich A-NF1,5/A-NF); zur Erntereife bestand der Unterschied nicht mehr. Ozonbedingte Unterschiede in A320 bestanden in reduzierter TM in der +Dgg..
2. Die Ähren-RGR und damit die Senkenaktivität wurde durch CO_2 temporär erhöht. Die Förderung hielt in der -Dgg. länger an. Unter CO_2-Exposition war die Ähren-RGR in der -Dgg. anfänglich niedriger, zwischen Tag 80 und 90 höher. Dieselbe zeitabhängige Reaktion (auf Ozon) zeigte die Behandlung A-NF1,5 im Vergleich zu A-NF. Unter erhöhtem CO_2 wirkte Ozon nur geringfügig, aber über den gesamten Expositionszeitraum, negativ auf die RGR ein.
3. Vergleicht man Ähren gleicher Trockenmasse, war stets eine CO_2-Förderung des Ährenwachstums sichtbar. Ozon reduzierte in A-NF1,5 die Ähren-RGR nur bei Vorliegen einer geringen Ähren-TM.
4. Absolute Wachstumsraten und damit die Senkenstärke der Ähren wurden in der +Dgg. durch CO_2 stärker erhöht (maximale AGR (Tag 70-80): in A320-NF,+Dgg. 0,48 g Tag^{-1}, in A320-NF,-Dgg. 0,38 g Tag^{-1} , in A-NF 0,27 g Tag^{-1}). Damit nahm intermediär die Senkenstärke einzelner Körner in A320-NF,+Dgg. zu. Zwischen Tag 80 und 90 bestand in A320-NF ein düngungsbedingter Unterschied mit höherer AGR (Senkenstärke) in der -Dgg., obwohl die Blattfläche in der -Dgg. zu dieser Zeit geringer war. Ozon reduzierte die maximale AGR in A320-NF1,5.

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

Seitdem ließ sich in zahlreichen Experimenten das Senkenwachstum durch Manipulation über das aktuelle Maß hinaus steigern (Evans & Wardlaw 1996). Bei der Beantwortung der Frage, ob das Wachstum von Kohlenstoffsenken durch dort lokalisierte Prozesse limitiert ist, diente dabei — abweichend von der Warren-Wilson-Definition der Senkenstärke — das Verhältnis von aktueller zu potentieller Wachstumsrate als Maß für die Senkenstärke (Patrick in Farrar et al. 1993). Der Wert der Termini Senkenstärke und Senkenaktivität ist jedoch auch heute noch Gegenstand von Streitgesprächen (Farrar et al. 1993). Stitt — einer der schärfsten Kritiker — beanstandet beispielsweise die Suche nach „dem limitierenden Schritt“ des Senkenwachstums, betont die Notwendigkeit der Kooperation aller organisatorischen Ebenen für ein Zustandekommen des Senkenwachstums, warnt davor Korrelation von Enzymaktivitäten und Wachstum mit Kausalität zu verwechseln. Stitt (in Farrar et al. 1993) bewertet die Warren-Wilson-Definition der Senkenstärke abschließend mit den Worten: „Ich kann mich dem Gefühl nicht entziehen, daß Wachstum so nicht erklärt wird, sondern nur durch einen anderen Begriff (sink strength) gewürdigt wird."

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

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

Das Wachstum aller Organe gehorchte den in Kapitel III./IV.2.2 entwickelten Gesetzmäßigkeiten für das oberirdische Wachstum. Das war ungewöhnlich und entsprach nicht der Erwartung, denn Erklärungsansätze, die für das oberirdische Wachstum (siehe dort) gelten, greifen hier nicht. Sowohl Halme als auch Ähren zeigten eine Dynamik der Senkenstärke. Das Bild war aber komplexer als das von Doehlert in Farrar et al. (1993) skizzierte, das die Senkenstärke als dynamisch mit der Quellenstärke ansieht. Es bestand eine Überlappung der Organentwicklung: Die Ähren erreichten ihre maximale AGR zwischen Tag 70 und 80, etwa 10-20 Tage später als die Gesamtpflanze. Am Tag 60 war die maximale Blattfläche schon erreicht (siehe Kapitel III.2.5.1), es wuchsen vor allem die Halme, das Wachstum der Ähren nahm erst seinen Anfang. Die maximale Ährenwachstumsrate (= maximale Senkenstärke) wurde erreicht, sobald das Wachstum der Halme als konkurrierende Kohlenstoffsenken abgeschlossen war. Dies geschah um den Tag 70. Die Absolute Wachstumsrate der Oberirdischen Trockenmasse war zu diesem Zeitpunkt nur um ein Drittel gegenüber dem Maximum abgesunken. Mitverantwortlich dafür war die Ährenphotosynthese, die die Abnahme des oberirdischen Wachstums verzögert. Das Resultat deutet außerdem darauf hin, daß die Konkurrenz der Kohlenstoffsenken Halm und Ähre hier eine größere Bedeutung für das Ährenwachstum hatte als die Tageskohlenstoffbilanz der Gesamtpflanze (AGR). Auch Kühbauch & Thome (1989) sowie Schnyder (1993) beschreiben, daß der Start der Kohlenhydratremobilisierung aus Halmen mit dem Zeitpunkt maximalen Ährenwachstums zusammenfällt. Schnyder (1993) stellt aber fest, daß zur selben Zeit vielfach auch die Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit NAR absank. Wegen der Störgröße Ährenphotosynthese läßt sich nichts über die hier erreichte NAR zu diesem Zeitpunkt aussagen. Auf jeden Fall erscheint mir die obige Argumentation über die Absolute Wachstumsrate der Oberirdischen Trockenmasse logischer als die über die NAR. Abschließend soll noch einmal ein Überblick darüber gegeben werden, wie sich das Senken-Wachstum im Wachstumszusammenhang verhielt: Aus vielfältigen Wechselbeziehungen resultierten für das Senkenwachstum gleichartige Gesetzmäßigkeiten wie für das Gesamtpflanzenwachstum. Dabei gingen Wachstum, Speicherung und Remobilisierung fließend ineinander über. Das Verhältnis der Kohlenstoffquellen und ~senken sowie die Konkurrenz zwischen Kohlenstoffsenken spielten eine maßgebliche Rolle für das Wachstum der Senken-Kategorien „Halme“ und „Ähren/Körner“.

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

Im Zusammenhang mit einer unter erhöhtem CO_2 gestörten Balance der Kohlenstoffquellen und ~senken (siehe z.B. Farrar & Williams 1991, Stitt in Farrar et al. 1993) ist der Befund zu sehen, daß in A320-NF, +Düngung das Ährenwachstum, also die Senkenstärke der Körner, mit +73% stärker erhöht war, als nach der Kornzahl (+50%) zu erwarten war. Eine

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

Bestätigt werden auf der Ebene des Ährenwachstums andere Ergebnisse, die bereits diskutiert wurden: Die späte kompensatorische Reaktion, wenn unter heutiger CO_2-Konzentration mit Ozon begast wurde, findet sich auch in den Ergebnissen dieses Kapitels in Form eines zeitlich verzögerten Ährenwachstums (Ergebnis 2,3,4 der Kurzzusammenfassung). Kompensation war in der Reaktion des annuellen, schnellwüchsigen Sommerweizens auf Ozon zu erwarten (Laurence et al. 1994, Pell et al. 1994a), blieb aber unter erhöhtem CO_2 besonders in der „+Düngung“ aus. Zu bedenken ist dabei, daß die Topfuntersetzer vor Auswaschung und N-Verlust schützten. Geht man von einer unbeeinflußten N-Aufnahme durch die Wurzeln aus und schließt eine Ozonschädigung Stickstoff-fixierender Blattenzyme aus (siehe dazu Brunschön 1990), sollte die durch Ozon in A-NF1,5 reduzierte Blattfläche einen höheren N-Gehalt aufgewiesen haben. Die intermediär erhöhte Nettoassimilation NAR deutet ebenfalls darauf hin (vgl. Kapitel III.2.5.2). Im Freiland wäre der Stickstoff z.B. von Auswaschung bedroht, das Ergebnis ist deshalb wohl nicht übertragbar.

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

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

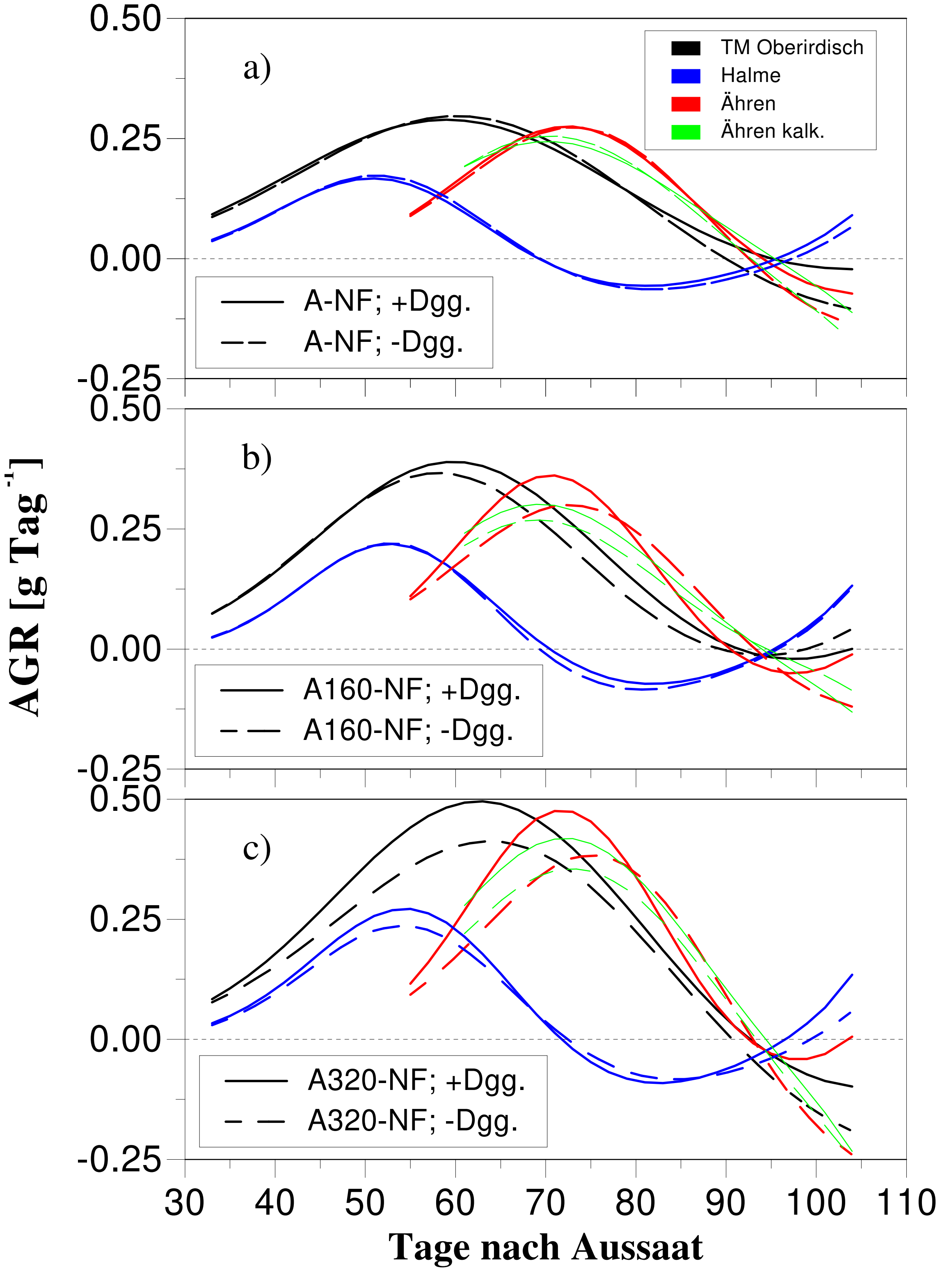

Abb. 4.1: Einfluß der Düngung auf die Absolute Wachstumsrate (AGR) der Oberirdischen Trockenmasse, der Halme und der Ähren in den Behandlungen
a) A-NF
b) A160-NF
c) A320-NF
(kalkulierte AGR Ähren: Ähren kalk. = (AGR TM Oberirdisch) — (AGR Halme)

IV.2.4.3 Das Halmwachstum

<u>Kurzzusammenfassung:</u>

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

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

Nur bei den Halmen trat dagegen ein Düngungsunterschied unter Ozoneinfluß in A-NF1,5 auf (Ergebnis 1,3 der Kurzzusammenfassung). Da die Blattfläche in A-NF1,5; -Düngung stärker reduziert war als in A-NF1,5; +Düngung (siehe Kapitel III.2.5.1), ist von einer geringeren Gesamtassimilation der Blattfläche in der „-Düngung“ auszugehen. Dies könnte eine Erklärung bieten für den Düngungsunterschied der Kohlenhydrateinlagerung in Halme und der Remobilisierung aus Halmen in A-NF1,5 (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung), denn die Kohlenhydratremobilisierung war geringer in der „-Düngung“. Weil aber auch in der „+Düngung“ die Blattfläche ozonbehandelter Pflanzen (A-NF1,5) stärker reduziert war als die der A-NF-Pflanzen, sollten Halme ozonbehandelter Pflanzen weniger Kohlenhydrate remobilisieren. Das war aber offensichtlich nicht der Fall. Aufgund dieser Überlegungen erscheint das Ergebnis fragwürdig. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, daß das Ergebnis wegen des Ausfalls einer Ozon-Kammer auf einer geringen Stichprobenzahl beruht.

Indem man die negativen Halm-AGR aufsummiert und auf den erreichten Ertrag bezieht (Kombination von Kapitel III.2.4.1/III.2.4.3), kann man berechnen, wieviel die Halmreserven in den einzelnen Behandlungen zum Ertrag beitrugen. Ein Teil der Halmreserven ist jedoch sicherlich nicht remobilisiert, sondern veratmet worden. Um dies zu berücksichtigen, wurde neben einer Berechnung, die von 0% Respirationsverlusten ausging, alternativ eine mit angenommenen 30% Verlusten durch Respiration durchgeführt. In allen CO_2-Stufen trugen die Halmreserven in der „+Düngung“ 12-18% zum Ertrag bei, in der „-Düngung“ waren es in A-NF 16-23%, in A160-NF 18-26% und in A320-NF 17-24%. Ruft man sich in Erinnerung, daß Halmreserven vor Tag 70 angelegt wurden, erklärt sich der Düngungsunterschied unter erhöhtem CO_2 leicht über die in der „-Düngung“ früher abfallende Blattfläche. Keine Erklärung konnte für den Düngungsunterschied unter heutigem CO_2 gefunden werden. Bidinger et al. (1977) sowie Schnyder (1993) gaben für Weizen unter normalen Bedingungen einen Anteil der Halmreserven am Ertrag von 12% und unter heißen/trockenen Bedingungen einen von 17-44% an. Damit stimmen die hier gewonnenen Ergebnisse recht gut überein. Die höchste CO_2-Konzentration förderte bei der Weizensorte Minaret im Jahr 1995 je nach Düngung den Ertrag um 53% bzw. 31%. Die Remobilisierung der Halmreserven wurde in gleicher Größenordnung gefördert (50% in +Dgg., 25% in -Dgg.), d.h. deren Beitrag zu der Kornfüllung veränderte sich CO_2-bedingt nicht.

IV.2.4.4 Die Kohlenhydratreserven der Halme (im Wachstumszusammenhang)

Kurzzusammenfassung:

1. Oberirdische Trockenmasse und Ertrag der Sorte Minaret waren 1994 durch CO_2-Verdopplung um 50 und 43% gesteigert. Von allen Organen zeigten Halme die höchste Trockenmassenzunahme, eine verstärkte Einlagerung und Remobilisierung, aber auch eine Längenzunahme. CO_2 förderte die Bestockung und erhöhte die Ährenzahl. Reaktionen der Blatt-TM waren gering.
2. Maximale Fructankonzentrationen in den unteren Haupthalm-Internodien und im Ährenstiel (signifikant) wurden durch CO_2 erhöht. Unter CO_2-Einfluß verzögerte sich die Auslagerung.
3. Die Gesamtmenge aller im Haupthalm eingelagerten Kohlenhydrat-Komponenten (Fructane, Saccharose, Red. Zucker) erhöhte sich durch CO_2-Begasung. Die Akkumulation von Fructanen endete unter erhöhtem CO_2 8 Tage später.

Vergleichbar mit 1995 waren alle für das Untersuchungsjahr 1994 in Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung aufgeführten Reaktionen der Sorte Minaret auf CO_2-Verdopplung. Die Förderung von Oberirdischer Trockenmasse und Ertrag war auch im Vergleich zu Literaturangaben für andere Species (Rogers & Dahlman 1993, Poorter 1993) sehr stark. Die in der vorliegenden Arbeit hier erstmals beschriebene Längenzunahme der Halme in der CO_2-Erhöhung fanden auch Weigel et al. (1994) und Mulholland et al. (1997) in ihren Weizenstudien. Die geringen Reaktionen der Blatt-TM sprechen für ein verändertes oberirdisches Allokationsverhalten von Minaret im Jahr 1994.

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

Der dramatische Anstieg aller wasserlöslichen Kohlenhydratfraktionen, besonders aber der Fructane (Ergebnis 2,3 der Kurzzusammenfassung), unter erhöhtem CO_2 demonstriert die wichtige Rolle der Halme für die Beziehung der Kohlenstoffquellen und ~senken in Weizen. Diese Ergebnisse stimmen überein mit dem Wissen, daß temporäre Speicherpools zwischen der Assimilatversorgung und der Senkennachfrage vermitteln (Schnyder 1993). Die Rolle der Halmreserven wurde erstmals in Studien mit Manipulation der Kohlenstoffquellen/~senken nachgewiesen: Wenn die Photosynthese durch Beschattung gehemmt wurde, wurde häufig kein proportionaler Abfall des Korngewichts festgestellt (Schnyder (1993); wurden andererseits Ähren entfernt, trat keine proportionale Photosynthese-Inhibition auf (Kühbauch & Thome 1989). Bislang hat sich nur ein Experiment damit auseinandergesetzt, wie die Halmreserven auf erhöhtes CO_2 reagieren (siehe die Publikationen: Dubois, Winzeler & Nösberger 1990; Winzeler, Dubois & Nösberger 1990). Die Autoren exponierten 2 Weizengenotypen 300/1000 µmol mol^{-1} CO_2, allerdings unter künstlichen Bedingungen. Ihre Kohlenhydrat-Analyse wies für den Zeitraum 7.-23. Tag nach Anthese einen 2,9- bzw. 1,6-fachen Anstieg der Fructankonzentration im zweitobersten Internodium nach. Die Endkonzentration betrug 35/45% von der Trockenmasse, verglichen mit 25/35% unter Außenluft-CO_2. Hier konnte dagegen im zweitobersten Internodium keine Steigerung der Fructankonzentration festgestellt werden (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung).

Wegen des begrenzten Zeitraums, in dem Dubois und Kollegen ihre KH-Analysen durchführten, kann man nicht entscheiden, ob CO_2 dort auch den zeitlichen Verlauf der Fructan-Akkumulation verschob. Deshalb wurde eine verlängerte Phase der Fructaneinlagerung in Verbindung mit einer beschleunigten Remobilisierung unter erhöhtem CO_2 in der vorliegenden Untersuchung erstmals festgestellt (Ergebnis 2,3 der Kurzzusammenfassung).

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

In Analogie zum vorigen Kapitel kann man abschließend den Beitrag schätzen, den die Reserven des Haupthalmes zu dessen Ertrag beitrugen. Setzt man wiederum 0 oder 30% Respirationsverluste voraus, kommt man zu einem Beitrag von 6,1-8,7% unter heutiger und 10,0-14,2% unter erhöhter CO_2-Konzentration, d.h. der Beitrag der Halmreserven an der Kornfüllung erhöhte sich CO_2-bedingt. Das Resultat wurde an Haupthalmen erzielt. Wie die Ergebnisse des vorigen Kapitels demonstrieren, darf eine Verallgemeinerung nicht vorgenommen werden. Die funktionale Wachstumsanalyse des Jahres 1995, die alle Halme einbezog, erbrachte keinen Nachweis für ein solches Verhalten (vgl Kapitel III.2.4.3). Das Gleiche gilt für die 1994 festgestellte verlängerte Akkumulationsphase unter CO_2-Einfluß (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung).

IV.2.5 Reaktionen der Kohlenstoffquellen

IV.2.5.1 Das Blattwachstum

Kurzzusammenfassung:

1. Düngungsbedingte Unterschiede in der Fläche und Trockenmasse grüner Blätter traten unter erhöhtem 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.
2. 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.
3. 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.
4. 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..

Die Blattflächenlebensdauer oder „leaf area duration" (LAD) repräsentiert nach der Gleichung Trockenmasse ≈ LAD x NAR (Hunt 1982, S. 39) das gesamte Potential der Pflanze Assimilation zu betreiben (Hunt 1982, Hay & Walker 1989, Hunt 1990). Gemäß der Gleichung profitierte der Weizen in der „-Düngung" (+1% LAD) fast ausschließlich von der Erhöhung der NAR durch CO_2. Weil die Anlage von mehr Blattfläche N-bedürftig ist, kam es nur in der „+Düngung" auch zu einer maßgeblichen Steigerung der LAD durch CO_2 (+14,4%, Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Hier profitierten die Pflanzen sowohl von der erhöhten LAD als auch von der erhöhten NAR. Realisiert man die Gleichung im vorliegenden Fall, ergibt sich für die mittlere Produktivitätsrate eine CO_2-bedingte Steigerung in A320-NF, +Düngung von 30,3% und in A320-NF, -Düngung eine von 26,9%. Nach den Ergebnissen zur LAD nahm die Stickstoffversorgung zwar Einfluß auf die Ausbildung von Blattfläche. Dieses Ergebnis verdeutlicht die Rolle des Stickstoffs als Baustoff der Blattmasse (Larcher 1994a). Der geringe Unterschied der NAR im Düngungsvergleich deutet andererseits darauf hin, daß die Düngung kaum Einfluß auf die mittlere blattflächenbezogene Photosyntheserate hatte (vgl. aber im folgenden die kritische Bemerkung zur Korrelation von NAR und Photosyntheserate). Die vielfach festgestellte lineare Abhängigkeit der Photosyntheserate pro Blattflächeneinheit vom Blatt-N-Gehalt (Sage & Pearcy 1987b, McDonald 1989, Larcher 1994a) mag auch hier bestanden haben, war jedoch offenbar von untergeordneter Wichtigkeit für die Reaktion der Gesamtpflanze. Fälschlich geht man aber in diesem Falle davon aus, daß alle Assimilation von Blättern betrieben wird; beachtliche Kohlenstoffmengen werden jedoch von den Spelzen assimiliert (vgl. Kapitel III./IV.2.5.2 sowie Kapitel III./IV.2.5.3).

Die 27-30%ige Steigerung der NAR ist recht gut vergleichbar mit der von Poorter (1993) für eine CO_2-Verdopplung geschätzten 25-50%igen Erhöhung der Photosyntheserate, obwohl im allgemeinen nur eine Korrelation zwischen beiden Größen besteht und die Natur der NAR wesentlich komplexer ist (Lambers et al. 1989, Konings 1989, Poorter 1989). Akzeptiert man diesen Fehler, kann man die CO_2-Auswirkungen auf das oberirdische Wachstum erklären, ohne in den Widerspruch von Poorter (1993) zu geraten, für den im Modell nur eine geringfügig (2-5%) anwachsende Photosynthese zu der mittleren Wachstumssteigerung vegetativer C_3-Pflanzen von 37% führen konnte, wohingegen 25-50% Steigerung zu wesentlich höheren Biomassezuwächsen hätten führen müssen (siehe dazu auch die Einleitung).

Auf den ersten Blick scheint es ein Widerspruch zu sein, daß in der „-Düngung“ unter erhöhtem CO_2 dieselbe Blattfläche (LAD) angelegt wurde wie unter heutigem CO_2, aber trotzdem in Blättern, besonders in Fahnenblättern (siehe unten), niedrigere Stickstoffkonzentrationen auftraten. Der vordergründige Widerspruch löst sich auf, wenn man Stickstoff als begrenzte Ressource versteht, um die die stärker wachsenden Organsysteme Halme und Ähren mit den Blättern in der späten Ontogenie konkurrierten.

In der CO_2-Literatur findet die „leaf area duration“, trotz ihrer Bedeutung (Hunt 1982, Hay & Walker 1989) in der Wachstumsanalyse, wenig Beachtung. Es existiert keine einzige Weizenstudie jüngeren Datums, in der die LAD berechnet wurde. Mulholland et al. (1997, Abbildung 3) zeigen den Verlauf des Blattflächenindex LAI für ihr Weizenexperiment, in dem in Open-Top-Kammern mit 680 µmol mol^{-1} CO_2 begast wurde. Da die Fläche unter der LAI-Kurve ebenfalls der LAD entspricht, erlaubt die Abbildung eine qualitative Aussage über die LAD in diesem Experiment: Es trat unter erhöhtem CO_2 nur ein geringer Anstieg der LAD auf. Mulholland et al. haben allerdings nur mit 75 kg N ha^{-1} gedüngt, was die Vergleichbarkeit herabsetzt, das Ergebnis aber um so bemerkenswerter macht.

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

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

Ein Kümmer- bis Zwergwuchs lag unter erhöhtem CO_2 sicherlich nicht vor. Weizenpflanzen der Sorte Minaret hatten 1995 zur Erntereife je nach Düngung eine 30-50%ig erhöhte oberirdische Trockenmasse. Eine Restriktion des Blattwachstums trat in A320-NF, +Düngung nicht auf, vielmehr deutet der Befund eines Quellen:Senken-Ungleichgewichtes (siehe Kapitel IV.2.4.1) auf eine Blattflächen-Expansion hin. In A320-NF, -Düngung mit ihrer gegenüber A-NF unveränderten LAD (Ergebnis 1,4 der Kurzzusammenfassung) deutet sich eine Restriktion des Blattflächenwachstums (nur) an. Da die Blatt-N-Gehalte vermutlich erst absanken, nachdem die Wurzeln aufgehört hatten zu wachsen, war nicht zu erwarten, daß sich das Sproß:Wurzel-Verhältnis zugunsten der Wurzel verschiebt. Damit übereinstimmend, sprechen Ergebnisse der Allometrie gegen eine Allokationsverschiebung in Richtung Wurzel durch erhöhtes CO_2 (vgl. Kapitel III./IV.2.3). Mit Symptomen der Blattmorphologie „Starrtracht und Skleromorphie“ steht vermutlich das vielfach beobachtete Absinken der SLA unter Stickstoffmangel im Zusammenhang. Gegen einen N-Mangel unter erhöhtem CO_2 in diesem Experiment spricht, daß die SLA der Sorte Minaret in A320-NF nicht absank, sondern sich tendenziell sogar erhöhte (siehe Kapitel III./IV.2.5.2). Die Konsequenz einer verfrühten Seneszenz der unteren Blattetagen ist meist eine Umverteilung des Stickstoffs aus seneszentwerdenden Blattetagen in Richtung sich neu bildender Blätter mit besserer Strahlungsausnutzung. Obgleich am häufigsten erwähnt, trat diese Reaktion nicht auf (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Vielleicht wäre das anders gewesen, wenn es sich um dichtere Bestände gehandelt hätte (siehe dazu Konings 1989). Die gegenüber der „+Düngung“ erhöhte Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit (Tag 70-80) deutet eventuell darauf hin, daß in A320-NF, -Düngung mehr Stickstoff in Richtung Spelzen verschoben wurde (Kapitel IV.2.5.2), spricht also für eine N-Umverteilung zu einem späteren Zeitpunkt.

Obwohl während der Hauptwachstumsphase (vgl. Kapitel IV.2.2) die letzte Blattgeneration (Fahnenblätter, siehe oben) also unter erhöhtem CO_2 einen niedrigeren Blatt-N-Gehalt hatte, fehlten N-Mangelsymptome in der „-Düngung“ zum größten Teil und in der „+Düngung“ ganz. Vor diesem Hintergrund ist eher von einem erniedrigten Stickstoffbedarf der Blätter als von einem N-Mangel unter erhöhtem CO_2 auszugehen. Der Stickstoffnutzungskoeffizient (nitrogen use efficiency, NUE) der Photosynthese (NUE_{Ph}) stellt den wichtigsten Indikator für den Stickstoffbedarf der Blätter dar. Da der Großteil des Stickstoffs in Blättern am Aufbau des Photosyntheseapparates beteiligt ist (Sage & Reid 1994), sind Stickstoffkonzentrationen im Zusammenhang mit dem Photosynthesevermögen der Blattflächeneinheit zu sehen. Diesen Zusammenhang beschreibt die NUE_{Ph}, indem die erzielte Photosyntheserate auf den Stickstoffgehalt pro Flächeneinheit bezogen wird (Sage & Pearcy 1987a, Sage & Pearcy 1987b). Der Stickstoffnutzungskoeffizient der Photosynthese dürfte prinzipiell unter erhöhtem CO_2 ansteigen. Aus Ergebnissen der Kapitel III.2.5.4 und III.2.5.5 läßt sich jedenfalls der Schluß ziehen, daß die NUE_{Ph} für die Sorte Minaret in Verbindung mit dem gesunkenen N-Bedarf der Blätter unter erhöhtem CO_2 anstieg.

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

Mehrfach wurde der Nachweis erbracht, daß CO_2 die Seneszenz auf der Ebene des einzelnen Blattes beschleunigt (Manderscheid et al. 1994, Nie et al. 1995b). Die Beschleunigung der Blattseneszenz wurde in diesen Fällen als durch erhöhtes CO_2 beschleunigte Entwicklung ausgedeutet. Auch in dem Giessener Experiment wurden Fahnenblätter der Sorte Minaret 1994 unter verdoppelter CO_2-Konzentration früher seneszent (Fagmeier et al. 1997). Die hier vorgestellten Ergebnisse zum Seneszenzverhalten ganzer Pflanzen aus dem Jahr 1995 geben zunächst keinen Hinweis darauf, daß die Gesamtblattfläche davon betroffen war (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Die Blattfläche wurde in Weizenpflanzen der Variante A320-NF, +Düngung, die sich ja stärker bestockt hatten und die höchsten Trockenmassezuwächse erreichten, länger aufrechterhalten — und dies, obwohl sich aufgrund der LAR-Befunde ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht bis zur vollständigen Blattseneszenz verschärft haben müßte und somit nach Sheen (1994) eine Kohlenhydrat-induzierte Seneszenzbeschleunigung zu erwarten war. Bezieht man die zeitliche Verschiebung der Keimlingsentwicklung (vgl. Kapitel III.2.2) ein, lag in A320-NF, -Düngung jedoch wahrscheinlich eine beschleunigte Entwicklung vor. Dem methodischen Problem, die Seneszenz verschieden großer Pflanzen zu vergleichen, wurde begegnet, indem alternativ der Prozentsatz aktuell seneszenter Blatt-TM an der gesamten Blatt-TM zeitlich dargestellt wurde. Daraus ergab sich aber kein anderes Bild. Entgegen den oben zitierten Studien, in denen eine beschleunigte Blattseneszenz als beschleunigte Entwicklung interpretiert wurde, kommen Slafer & Rawson (1997), die sich explizit mit Phyllochronen, aber auch anderen Entwicklungsaspekten von Weizen auseinandergesetzt haben, im übrigen zu dem Schluß, daß CO_2 die Entwicklung nicht beschleunigt.

Ozon richtet sich in erster Linie gegen die Blätter. Es wird durch die Stomata in das Blatt-innere aufgenommen (Tingey & Taylor 1982) und entfaltet dort seine Primärwirkungen. Ozon bewirkt primär eine Schädigung von Zellmembranen, die in ionische Ungleichgewichte und Stoffwechselstörungen mündet (Heath 1994). Eine weitere Primärwirkung besteht in dem oxidativen Angriff Ozons auf die Ribulosebisphosphat-Carboxylase, wodurch der Photosyntheseprozeß direkt beeinträchtigt wird (Pell et al. 1994b). Daneben induziert Ozon aber auch energiebedürftige enzymgestützte Verteidigungssysteme (Kangasjärvi et al. 1994).

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

Resultierend aus den Primärwirkungen, ist auch bei Weizen das am häufigsten beobachtete Ozonsymptom die vorzeitige Blattseneszenz (Nie et al. 1993, Sandelius et al. 1995, Mulholland et al. 1997). In Mulholland's Experiment führte Ozonbegasung in Kombination mit Niedrig-CO_2 zu vorgezogener Blattseneszenz während des frühen vegetativen Wachstums. Hier beschleunigte Ozon die Seneszenz aber nur unter erhöhtem CO_2 (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Für heutige CO_2-Konzentration folgt aus der Kombination der Ergebnisse „erniedrigte Blattfläche", „erhöhte mittlere NAR", „unveränderte Seneszenz", daß die Anlage von Blattfläche und/oder die Blattanatomie von Ozon betroffen war. Spät erfolgte unter heutigem CO_2 ein kompensatorisches Wachstum von Nebentrieben, kenntlich als späterer Abfall von Blattfläche (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung), und zwar anderer Blattfläche als der Fahnenblattfläche (Daten nicht gezeigt). Ein kompensatorisches Wachstum von Nebentrieben fanden auch Mulholland et al. (1997) unter Ozoneinfluß und Niedrig-CO_2. Pell et al. (1994a) definieren Kompensation als veränderte Kohlenstoff-Allokation in der Pflanze. Im Ozonkontext werden von Pell et al. als Kompensationsmechanismen beschleunigte Seneszenz, die in A-NF nicht auftrat, aber auch eine reduzierte Gesamtblattfläche, wie sie in allen Behandlungen mit Ozonerhöhung festgestellt wurde, genannt.

IV.2.5.2 Verhältnisgrößen der Wachstumsanalyse

Kurzzusammenfassung:

1. Die LWR unterlag einer Interaktion 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.
2. Die Befunde sprechen dafür, daß mit zunehmendem Alter aufwendigere Blätter mit einer geringeren SLA angelegt wurden. Alle festgestellten Behandlungsunterschiede waren nicht signifikant. Düngungsbedingte Unterschiede der SLA waren am stärksten in A320-NF — Kennzeichen für eine interaktive Wirkung 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.
3. Die LAR verhielt sich ähnlich wie die LWR. Das Absinken der LAR durch N-Mangel in A320-NF erfolgte allerdings schwächer als bei der LWR, weil die erhöhte SLA dem entgegenwirkte. In A320-NF, +Dgg. führte die Bestockungsreaktion zu reduzierter LAR und das längere Aufrechterhalten von 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.
4. Der Verlauf der NAR erklärt sich, wenn man die Ährenphotosynthese berücksichtigt, die in der Wachstumsanalyse fälschlich der Blattfläche zugerechnet wird. In A320-NF hatte die -Dgg. intermediär eine etwas geringere und spät eine signifikant größere NAR als die +Dgg. CO_2 erhöhte die NAR in A160-NF nach einer Anfangsphase bis zum Tag 60 signifikant — danach nicht mehr. Im Gegensatz dazu wird die NAR in A320-NF fast über den gesamten Zeitraum signifikant gefördert und zwar um einen konstanten Betrag. In beiden CO_2-Behandlungen steigerte Ozon intermediär die NAR.

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

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

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

An den Anfang wird die Diskussion der Ozoneffekte unter heutigem CO_2 gestellt. Zwei Faktoren sind dabei zu berücksichtigen: Eine der beiden Kammerwiederholungen fiel aufgrund eines Ozonunfalls aus. Es werden also eigentlich nur Kammereffekte beschrieben, die auf einer geringen Wiederholungszahl beruhen. Leider beziehen sich die Größen der funktionalen Wachstumsanalyse LAR, LWR, NAR auf die oberirdische Trockenmasse. Nur wenn die Sproß:Wurzel-Allometrie sich nicht verschob, sind behandlungsabhängige Unterschiede für die frühe Ontogenie (lineare Allometrie bis Tag 55) korrekt wiedergegeben. In A-NF1,5 konnte wegen des Kammerausfalls keine Analyse der Allometrie durchgeführt werden und für A320-NF1,5 bestehen Zweifel, ob sich die Allometrie verschob. Bei einem ungefähren Sproß:Wurzel-Verhältnis von 10:1 zur Endernte werden die so eingeführten Fehler natürlich mit der Zeit vernachlässigbar.

Die Ozonreaktion hatte hier einen dreiphasigen Verlauf:

Phase 1 (Tag 33-40) erreichten die Pflanzen schon mit einer geringeren oberirdischen Trockenmasse, sei es als Folge verschiedener Kammertemperaturen, sei es als Folge einer frühen Ozonschädigung (vgl. Kapitel IV.2.2). Vor Eintritt in diese Phase traten hohe Ozonkonzentrationen an Tag 9 und 10 auf — mit Ozonstundenmitteln oberhalb von 80 nmol mol^{-1}, die zu einer Ozonschädigung geführt haben könnten. In Phase 1 besaßen ozonbehandelte Pflanzen eine höhere LAR und eine höhere SLA als Kontrollpflanzen. Eine Auftragung der LAR bzw. SLA gegen die oberirdische Trockenmasse (nicht gezeigt) erwies, daß dies kein Größeneffekt war. Wie oben für die schnellwüchsigen Species ausgeführt, setzte diese Reaktion die ozonbehandelten Pflanzen in die Lage, trotz geringerer TM annähernd gleiche absolute Wachstumsraten wie Pflanzen der A-NF-Behandlung zu erreichen. Dies könnte man nach Larcher (1994a, S.256, Abb. 6.1) deuten als vollständige Erholung auf einen zurückliegenden Ozonstreß. In Kenntnis der Gesetzmäßigkeiten pflanzlichen Wachstums (vgl. Kapitel III./IV.2.2) muß man diese Sichtweise jedoch ablehnen. Wenn kleinere Pflanzen — absolut gesehen — gleich schnell wachsen, handelt es sich um eine aktive Reaktion, die über eine Erholung hinausgeht. Die Relative Wachstumsrate ozonbehandelter Pflanzen war in dieser Phase jedenfalls höher, so gesehen wuchsen diese Pflanzen also besser. Die Reaktion war jedoch insgesamt nur von kurzer Dauer, weil innerhalb der Phase 1 bei A-NF und A-NF1,5 ein Trend zur Egalisierung von SLA und LAR bestand.

Mit Tag 40 traten die Pflanzen in Phase 2 (Tag 40-70) ein, die gekennzeichnet war durch ein Absinken von Blattfläche, LAR und SLA (nicht signifikant) der Ozonbehandlung unter die der Kontrolle und durch einen Anstieg der NAR („intermediär“ in Ergebnis 2,3,4 der Kurzzusammenfassung). Eine solche Reaktion ähnelt derjenigen von langsamwüchsigen Arten in den Studien der Kapiteleinleitung und hatte entsprechende Konsequenzen für das Wachstum. Nach Larcher (1994a, S.255ff.) müßte man für diese Zeitspanne einen Ozonstreß diagnostizieren. Im Widerspruch dazu fällt der Beginn der Phase aber in eine Zeit niedriger Ozonkonzentrationen. Hohe Konzentrationen fanden sich witterungsbedingt erst wieder zwischen Tag 55 und der Erntereife. Die soeben skizzierte Reaktion der Weizenpflanzen wird für die Ozonaufnahme und Ozonentgiftung bestimmte Folgen haben. Dijkstra (1989) nimmt Stellung zu den möglichen Ursachen, die einer Reduktion der SLA zugrundeliegen können. In Frage kommen eine Akkumulation von Kohlenhydraten in den Blättern sowie eine Zunahme der Blattdicke und/oder ~dichte. Ein Einfluß der Blatt-Kohlenhydrate auf die SLA ist nach Kapitel III.2.5.6 wahrscheinlich vernachlässigbar ist. Insofern läßt sich der SLA-Effekt wohl zum größten Teil auf eine Zunahme der Blattdicke und/oder ~dichte zurückführen. Eine Zunahme der Blattdicke und/oder der Blattdichte könnte einen Einfluß auf die Größe interner Oberflächen, auf das Verhältnis Spaltöffnung/interne Oberfläche haben, und so den blattflächenbezogenen Ozonfluß modifizieren. Die Blätter sind wohl stickstoffreicher gewesen, ersichtlich an der höheren NAR. Wahrscheinlich als Folge des NAR-Anstiegs, respektive Photosynthese-Anstiegs, standen den Blättern für Reparaturen entstandener Ozonschäden mehr energiereiche Verbindungen zur Verfügung (vgl. Kapitel III.2.5.6 zu den Kohlenhydratgehalten). Möglich wäre auch eine bessere Ausstattung der stickstoffreicheren Blätter mit Reparaturenzymen. Diesen Argumenten zufolge müssen die Veränderungen als eine Schutzreaktion des Weizens vor Ozon gesehen werden. Diese Schutzreaktion verursachte den Weizenpflanzen physiologische Kosten (vgl. Bazzaz 1997) und wurde von ihnen mit geringerem Wachstum erkauft. Auffällig war die stärkere Beeinträchtigung der Blattflächenentwicklung in A-NF1,5; -Düngung mit stärkerer Reduktion der SLA — ein Befund, der einerseits die obige Argumentation bestätigt und andererseits eine wichtige O_3 x N-Interaktion verdeutlicht.

Die Phase 3 (Tag 70 - Ende) war durch das kompensatorische Wachstum der Nebentriebe (vgl. Kapitel IV.2.5.1) geprägt, das auch signifikante Auswirkungen auf die LAR, LWR hatte. Unerwartet war das Zurückfallen der NAR ozonbehandelter Pflanzen gegenüber der Kontrolle in dieser Phase (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung), dessen Ursache im folgenden erläutert werden soll. Die plausibelste Erklärung für das Verhalten ist, daß an den spätwachsenden

Nebentrieben aufgrund des Bestandes-Beschattungseffektes eine geringere Photosyntheseleistung erbracht wurde. Das Verhalten der NAR war in dieser Phase allerdings stark geprägt durch die Ährenphotosynthese (siehe unten). Als Ursache wäre somit auch eine niedrigere Ährenphotosynthese an den nachwachsenden Nebentrieben denkbar.

Ozonwirkungen unter erhöhtem CO_2 unterschieden sich von denen unter heutigem CO_2 in mehrfacher Hinsicht, aber es gab auch Ähnlichkeiten mit der Phase 2 in A-NF1,5, was die Steigerung der NAR und das Absinken der SLA anbelangt (Ergebnis 2,4 der Kurzzusammenfassung). Keine Beeinträchtigung des Wachstums durch Ozon fand hier in der frühen Ontogenie statt. Dabei ist aber zu beachten, daß Pflanzen in A320-NF schon schlechter gewachsen waren als in A-NF. Die oben beschriebenen frühen Veränderungen von LAR und SLA blieben ebenfalls (besonders in der „+Düngung") aus. Ergo existierte eine Phase 1 der Ozonreaktion nicht. Reaktionen, wie sie für Phase 2 in A-NF1,5 typisch waren, fanden auch unter erhöhtem CO_2 statt, aber wiederum in düngungsspezifischem Ausmaß (O_3 x N-Interaktion). In der „+Düngung" fand sich die geringste Reduktion der SLA und als wichtiger Unterschied zu allen anderen Ozonbehandlungen eine reduzierte LWR (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung), d.h. es wurde von diesen Pflanzen weniger in Blatttrockenmasse investiert. Die oben als Schutz interpretierte Reaktion blieb also weitgehend aus. Möglicherweise geschah deshalb in A320-NF1,5; +Düngung keine Kompensation. Vielleicht war dies auch die wichtigste Ursache für die signifikante Reduktion von oberirdischer Trockenmasse und Ertrag zur Endernte. In der „-Düngung" hatten Phase 2-Veränderungen (reduzierte SLA, LAR) trotz fehlenden kompensatorischen Nebentrieb-Wachstums kaum Einfluß auf die Oberirdische Trockenmasse und Ertrag der Endernte. Daraus läßt sich der Schluß ziehen, daß ein stärkerer Zuwachs der NAR hier entgegenwirkt haben muß.

Die vorliegende Untersuchung ist der erste Versuch, sämtliche Konzepte der funktionalen Wachstumsanalyse auf ozonbehandelte Pflanzen anzuwenden. Für einen Vergleich fehlen somit Experimente weitgehend. Auf jeden Fall erscheint Allen's Argumentation, der Stomataschluß unter erhöhtem CO_2 schütze vor Ozon (Allen 1990) und löse eine Interaktion aus, vor dem Hintergrund der hier gewonnenen Ergebnisse zu einfach; sie trifft hier einfach nicht zu. Mit Mooney & Winner's Konzepten, wie Ozon das Allokationsgeschehen modifiziert (Mooney & Winner 1989), lassen sich die Ergebnisse ebenfalls nicht zur Deckung bringen, obwohl die Erhöhung der Ozonkonzentration hier massive Auswirkungen auf die Allokation hatte.

Bevor eine Diskussion des Verhaltens in der höchsten CO_2-Stufe begonnen wird, soll kurz auf A160-NF eingegangen werden, denn es traten hier ähnliche Reaktionen auf wie unter

Ozon (Phase 1,2). Beide A160-NF-Kammern waren gegenüber dem Meßcontainer gelegen und sogen ihre Luft von da an. Die Kammern könnten folglich über Leckagen aus dem Container ozonbeeinflußt gewesen sein. Stundenmittel der Ozonkonzentration lagen in den beiden Kammern am Tag 11 mit 60 nmol mol^{-1} für 6 Stunden um 20 nmol mol^{-1} höher als in den anderen Kombinationsbegasungen, dies zeigte eine vergleichende Analyse. Dieses einmaliges Ozonereignis, das den Keimling früh in der Ontogenie traf, müßte lebenslange Auswirkungen gehabt haben. Andernfalls wäre das Verhalten unverständlich.

Die höchste CO_2-Stufe bewirkte fast über den gesamten Expositionszeitraum eine Förderung der Produktivitätsrate einer Blattflächeneinheit NAR um einen konstanten Betrag (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Auf den ersten Blick deutet dieses Resultat auf ein Fehlen von Photosyntheseakklimation hin. Es steht damit im Widerspruch zu Ergebnissen der physiologisch/biochemischen Ebene. Kernparameter der A/c_i-Kurven waren ja linear von dem Blatt-N-Gehalt abhängig; damit war auch die Photosynthese (wahrscheinlich linear) abhängig vom Blatt-N-Gehalt. Stickstoffkonzentrationen der Blätter aber waren in der späten Ontogenie niedriger, und es muß folglich zu einer Inhibition der Photosyntheserate gekommen sein. Wegen des ansteigenden Verlaufs sank die relative Förderung der NAR durch CO_2 möglicherweise mit der Zeit ab. Mit dieser Annahme ließe sich der Widerspruch auflösen. Das Problem, daß in der Größe NAR fälschlich der Blattfläche alle Assimilation zugeschrieben wird (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung), steht jedoch einer schlüssigen Interpretation entgegen. Das Problem ist ebenfalls bedeutsam, will man klären, wie die späte signifikante Förderung der NAR in der „-Düngung" gegenüber der „+Düngung" zustandekam (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung), zumal hierbei oben beschriebene Korrelationen verletzt wurden. In A320-NF hatten nämlich zu dieser Zeit schlecht gedüngte Pflanzen eine höhere NAR, SLA, aber eine geringere LAR, LWR als gutgedüngte (vgl. Ergebnis 1-4 der Kurzzusammenfassung). Nimmt man die Ergebnisse „früherer Abfall der Blattfläche in der -Düngung" und (trotzdem) zu gleicher Zeit „fast identische Absolute Wachstumsraten für die Oberirdische Trockenmasse im Düngungsvergleich" hinzu, bleibt nur der Schluß, daß die Ährenphotosynthese in der „-Düngung" höhere Werte erreichte. Dies könnte durch eine N-Umverteilung aus seneszent werdenden Blättern zugunsten der Spelzen in der „-Düngung" erfolgt sein. Insgesamt machen die Befunde aufmerksam auf die Rolle der Spelzenphotosynthese als zeitlich gesehen letzte Möglichkeit, die Kornfüllung zu regulieren.

In der CO_2-Verdopplung wurde indes eine höhere NAR erreicht, ohne daß SLA und LAR die kapiteleingangs beschriebenen Gegenbewegungen machten, d.h. Korrelationen der Ratenund Verhältnisgrößen wurden im Vergleich heutiger/verdoppelter CO_2-Konzentration gesprengt.

Daß sich in der späten Ontogenie die spezifische Blattfläche SLA in A320-NF, +Düngung gegenüber heutiger CO_2-Konzentration wenig veränderte und es in der „-Düngung“ sogar zu einem Anstieg der SLA kam (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung), ist bemerkenswert und widerspricht Literaturbefunden. Gemeinhin besteht nämlich eine positive Korrelation zwischen SLA und N-Konzentration in der Pflanze (McDonald 1989). McDonald interpretiert dieses Verhalten als Reaktionsmöglichkeit der Pflanze, bei geringer N-Versorgung den Stickstoffgehalt pro Blattflächeneinheit aufrechtzuerhalten. Obwohl Fahnenblätter, bezogen auf die Trockenmasse, hier eine um 16-24% reduzierte Maximalkonzentration an Stickstoff aufwiesen, reagierten die Pflanzen gleichzeitig nicht oder sogar entgegen der Erwartung mit ihrer SLA. Der Konzentrationsabfall bezogen auf die Blattfläche war somit noch größer. Im Widerspruch zu McDonald (1989, siehe oben) versuchten Weizenpflanzen bei geringer N-Versorgung unter erhöhtem CO_2 also nicht, den Stickstoffgehalt pro Blattflächeneinheit aufrechtzuerhalten. Häufig wurde eine vermehrte Akkumulation von Kohlenhydraten in den Blättern unter erhöhtem CO_2 für einen SLA-Rückgang verantwortlich gemacht (Poorter 1993). Im Gegensatz dazu verdoppelte die höchste CO_2-Stufe hier annähernd die Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate in Fahnenblättern, ohne daß die SLA anstieg („+Düngung“). Auch für Weizen ist ein SLA-Rückgang dokumentiert (Neales & Nicholls 1978, du Cloux et al. 1987, beides Untersuchungen unter kontrollierten Bedingungen). In Open-Top-Kammer-Experimenten zeigte sich die SLA hingegen unverändert oder gesteigert, speziell was Fahnenblätter anbelangt (unverändert: Hocking & Meyer 1991, Mulholland et al. 1997; gesteigert: Weigel et al. 1994, Sorte Turbo). Damit steht das in diesem Experiment gewonnene Ergebnis in Übereinstiimmung. Insgesamt läßt sich die CO_2-Reaktion anhand der Ergebnisse in den Verhältnisgrößen nicht als eine Reaktion auf einen CO_2-induzierten N-Mangel verstehen. Sie steht vielmehr im Zusammenhang mit dem geänderten Blatt-N-Bedarf unter erhöhtem CO_2 (siehe oben).

Weizenpflanzen zeigten unter erhöhtem CO_2 (A320-NF) oberirdisch eine veränderte Allokation. Dieses Verhalten widersprach der Erwartung. Die wenigen Autoren, die sich dazu äußern, vertreten die Ansicht, daß sich die oberirdische Allokation durch CO_2 nicht verschiebt. Hier ergaben sich unter erhöhtem CO_2 in A320-NF düngungsbedingte Unterschiede in der LWR mit absinkendem Verhältnis in der „-Düngung“, zurückzuführen auf die in dieser Behandlung höhere SLA (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung). Im Zusammenhang mit den Kohlenhydratergebnissen in Fahnenblättern der Haupthalme (Kapitel III.2.5.6) sind die Effekte auf die LAR in A320-NF, +Düngung interessant. Die in dieser Behandlung aufgetretene Bestockungsförderung stellte gemäß Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung eine Investition dar, die vorübergehend zu einer reduzierten LAR führte und erst später in Form von mehr Blattfläche und höherer LAR rückerstattet wurde. Diese Reaktion hätte nach der Kapiteleinleitung auch in der späten Ontogenie noch zu einer hohen CO_2-Wachstumsförderung führen müssen, wenn dem nicht physiologische Grenzen gesetzt waren.

Auf der physiologischen Ebene sprechen die abgesunkenen Stickstoffgehalte der Fahnenblätter in Verbindung mit der Stickstoffabhängigkeit der Kernparameter des Photosynthesemodells (vgl. Kapitel III./IV.2.5.5) für eine stickstoffbedingte Hemmung der blattflächenbezogenen Photosyntheserate in der höchsten CO_2-Stufe. Verschiedene Ergebnisse der Organwachstumsebene, aber auch Befunde zur SLA (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung) deuten ferner auf eine noch stärkere durch ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht bedingte Hemmung der blattflächenbezogenen Photosyntheserate hin (vgl. dazu auch Kapitel IV.2.4.1). Es lagen also höchstwahrscheinlich physiologische Grenzen vor.

Poorter (1993) hat gleichfalls den Einfluß verdoppelter CO_2-Konzentration auf die hier vorgestellten Parameter der Wachstumsanalyse untersucht. Er tat dies allerdings nur über einen Zeitraum von 17 Tagen hinweg. Er exponierte für die Untersuchung Keimlinge von 10 Species mit unterschiedlicher relativer Wachstumsrate unter kontrollierten Bedingungen (Nährlösung, Tageslänge: 14 Stunden, Photonenflußdichte: 270 μmol m^{-2} s^{-1}). Die NAR erhöhte sich in Poorter's Studie um 19%, die LAR sank um 6,5% und die SLA um 8% ab. Nach Poorter sorgte ein erhöhter Kohlenhydratgehalt in Blättern für den SLA-Abfall. Angesichts der geringen Lichteinstrahlung erscheint dies allerdings zweifelhaft. Die Allokation in Blatttrockenmasse (LWR) erwies sich in dieser Studie als unbeeinflußt vom CO_2. Damit reagierten die genannten Parameter ganz anders als in der hier vorliegenden Studie. Diese Diskrepanz der CO_2-Reaktion beruht sicherlich z.T. auf dem Unterschied „Kontrollierte Bedingungen“-„Freilandnahe Bedingungen“.

IV.2.5.3 Der Gaswechsel von Blättern und Ähren

Kurzzusammenfassung:

1. Bei der Weizensorte Nandu kam es unter feuchten Bedingungen zu einer starken Förderung der Blattphotosynthese durch erhöhtes 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

2. 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.

3. Die Ährenphotosynthese bei der Sorte Minaret war geprägt durch die Atmungsprozesse der Körner: Der Lichtkompensationspunkt betrug 200-400 µE m^{-2} s^{-1} und das Verhältnis Respiration/lichtgesättigte Photosynthese 1:1,75.
   Eine Reduktion maximaler Stomataleitfähigkeiten trat bei 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.

Will man die Auswirkung erhöhter Kohlendioxidkonzentration auf die Photosyntheseleis-tung erfassen, stehen prinzipiell zwei Vorgehensweisen offen. Entweder nimmt man A/c_i-Kurven auf, paßt ein kombiniertes Photosynthese-/Stomata-Modell an und vergleicht die Modellparameter (z.B. Harley et al. 1992) oder man vergleicht Photosyntheseraten bei der jeweiligen Wachstums-CO_2-Konzentration. Bei der zuletzt genannten Praxis sieht man sich konfrontiert mit der Fülle von Problemen, die mit Gaswechselmessungen im Feld verbunden sind (Watts 1977, Schulze & Hall 1982). Die miteinander korrelierenden Gaswechselparameter, Photosyntheserate und stomatäre Leitfähigkeit (Schulze & Hall 1982), sind abhängig von dem Systemzustand (Blattwasserpotential, Blatt-N-Gehalt, evtl. Blattkohlenhydratgehalt, Lösch & Schulze 1994, Fichtner et al. 1994, Pereira 1994) und neben der CO_2-Konzentration (Morison 1987, Long et al. 1993) von einer Reihe variabler, zudem untereinander abhängiger Umweltfaktoren (Lichteinstrahlung, Temperatur, Wasserdampfsättigungsdefizit, Sharkey & Ogawa 1987, Larcher 1994b, Cowan 1994). Gaswechselparameter sind aus diesem Grunde hochvariabel. Das Photosyntheseverhalten gegenüber dem komplexen Faktorenbündel wird dabei vom Reaktionsverhalten gegenüber Änderungen eines einzelnen Faktors abweichen (Larcher 1994a). Um überhaupt quantitative Aussagen machen zu können, sind folgende einander ergänzende Strategien zu verfolgen: Einschränken des Datensatzes (auf Lichtsättigungsmessungen), Aufsplitten des Datensatzes (feucht-kühle versus trocken-heiße Meßbedingungen) und die Anwendung verteilungsunabhängiger graphischer Vergleiche, wie von Chambers et al. (1983) beschrieben. Letzten Endes sind alle genannten Strategien nur „Krükken" für den Umgang mit der hohen Variation der Meßwerte. Ihnen ist der Einsatz eines kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells unter Einbeziehung aller relevanten Faktoren in jedem Fall vorzuziehen.

Insgesamt sind die hier vorgestellten Ergebnisse mit Vorsicht aufzunehmen, vor allem weil über den Systemzustand zu den einzelnen Meßzeitpunkten 1994 kaum Informationen vorlagen. Angesichts der Hitze und Lufttrockenheit in den Kammern, die offenbar auf die Ergebnisse Einfluß nahmen (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung, CO_2-Einfluß), ist es problematisch, daß über das Blattwasserpotential nichts bekannt war. Was nützt es, für die verschiedenen Düngevarianten Unterschiede im Photosynthesevermögen festzustellen und sie nicht, wie bei den A/c_i-Kurven versucht, auf unterschiedliche Blatt-N-Gehalte beziehen zu können. Die Datenstruktur erschloß sich deshalb zum Teil erst bei Anwendung des kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells (siehe Kapitel IV.2.5.5). Die Schranke zwischen Blattphotosynthese und Wachstum kann ohnehin letztlich nur das zeitliche Integral eines Bestandesgaswechsel-Modells (Beyschlag et al. 1994) in Verbindung mit einem Allokationsmodell (Farrar 1989, Bastow-Wilson 1988 zit. in Fichtner et al. 1994) überwinden.

Nach diesen einleitenden Worten soll mit der Besprechung der Blattgaswechsel-Ergebnisse begonnen werden.

Obwohl es vermutlich in der Meßperiode bereits zu einem Abfall des Blatt-N-Gehalts unter erhöhtem CO_2 gekommen war, zeigten die Weizenpflanzen eine CO_2-bedingte Stimulation der Blattphotosyntheserate (Ausnahme: Sorte Nandu „-Düngung" bei Lufttrockenheit). Weil sich die Verteilungstypen der Gaswechseldaten in den beiden CO_2-Varianten ähnelten, gelang es bei der Sorte Nandu, „zuverlässige" (siehe oben) quantitative Aussagen zum

CO_2-Einfluß auf die Photosyntheserate zu machen. Entgegen der Erwartung, daß es bei CO_2-Verdopplung zu einer relativen Steigerung der Nettoassimilation um 20-75% kommt (Stitt 1991, Long et al. 1993), wurde bei Nandu eine Absolutsteigerung der Assimilation im „Feld" festgestellt, die aber in der erwarteten Größenordnung lag (Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung). Bei der Sorte Minaret konnten wegen der unterschiedlichen Verteilung der Datensätze keine eindeutigen quantitativen Aussagen getroffen werden, die Photosynthese war in A320-NF aber immer höher als in A-NF (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Wie in der Literatur zum CO_2-Einfluß auf den Wasserhaushalt vielfach beschrieben (Morison 1987, Lawlor & Mitchell 1991, Eamus 1991, Tyree & Alexander 1993) war die Photosyntheseförderung bei beiden Sorten begleitet von einem CO_2-induzierten Stomataschluß (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung), welcher die Transpiration absenkte. Die Ergebnisse entsprachen insofern den Erwartungen. Ein Aufsplitten des Datensatzes machte für die Sorte Nandu die Abhängigkeit der Photosynthesesteigerung und des Stomataschlußes von der Trockenheit der Luft deutlich. Tyree & Alexander (1993) weisen darauf hin, daß im allgemeinen Pflanzen unter (Trocken-)Streß den größten Vorteil in Form von Wasserersparnis aus erhöhtem CO_2 zogen. Unter dem Gesichtspunkt des Gaswechsels waren die Kammerbedingungen, die hier geherrscht haben, mit Sicherheit extrem: Hitze und Lufttrockenheit sollten für die Weizenpflanzen eine besondere Form der Belastung, des Trockenstresses (Schulze et al. 1987, Cowan 1994), darstellen. Infolgedessen stand für die Sorte Nandu bei Lufttrockenheit die Wasserersparnis im Vordergrund.

Unerwartet war die mehrfach auftretende höhere Stomataleitfähigkeit der „-Düngung" (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung), denn die Stomataleitfähigkeit korreliert im allgemeinen ebenso wie die Photosyntheserate positiv mit dem Blatt-N-Gehalt (Sage & Reid 1994). Eine Interpretation des Düngungseinflusses auf den Gaswechsel ist aber letztlich undurchführbar, weil aus dem Jahr 1994 lediglich für die „+Düngevariante" der Sorte Minaret Blatt-N-Gehalte über die Zeit vorliegen. Der Düngeeinfluß auf die Stomataöffnungsweite bleibt somit ungeklärt.

Eine Erhöhung der Ozonkonzentration schädigte 1994 unter der CO_2-Konzentration von heute nur unwesentlich den Photosyntheseprozeß, während Ozonerhöhung unter erhöhtem CO_2 sogar eine Förderung der Photosynthese bewirkte (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung). Diese Resultate stehen ganz klar im Widerspruch zu dem extrem schädigenden Potential des für die Ozonerhöhung berechneten AOT40-Wertes von 60 ppm h (siehe dazu Fuhrer et al. 1997). Ein Widerspruch besteht aber auch zu Literaturbefunden (allgemein: Pell et al.

1994b; Weizen: Nie et al. 1993, Farage & Long 1995, Meyer et al. 1997). Vor allem die Förderung der Nettoassimilation in A320-NF1,5 bestätigt andererseits Ergebnisse der funktionalen Wachstumsanalyse an der Sorte Minaret aus dem Jahr 1995 (vgl. Kapitel IV.2.5.1/IV.2.5.2). Zudem zeigen die Minaret-Ergebnisse aus dem Jahr 1995 eindeutig, wie wichtig eine simultane Betrachtung von Blattflächenentwicklung und Produktivitätsraten — auch im Hinblick auf die Interpretation von Gaswechselmessungen — sein kann. Für eine gründliche Interpretation des Ozoneinflusses auf die Photosynthese fehlen wiederum Daten zu den Blatt-N-Gehalten (siehe oben). Das Fehlen einer Stomataschlußreaktion, wie sie bei beiden Sorten in A320-NF1,5 auftrat, ist wohl eher im Zusammenhang mit der bekannten positiven Korrelation von Photosynthese und Stomataleitfähigkeit (Schulze & Hall 1982) zu sehen. Gerade Arten aus dem Spektrum der Nahrungspflanzen haben im Gegensatz zu Bäumen in Ozonbegasungsexperimenten durchgängig eine Reduktion der Stomataöffnungsweite gezeigt (Grüters et al. 1995). Im Widerspruch dazu steht das hier präsentierte Ergebnis.

Im folgenden soll die Ährenphotosynthese diskutiert werden.

Reproduktive Strukturen können eine beträchtliche photosynthetische Aktivität aufweisen (Körner 1994, Bazzaz 1997). In den meisten Fällen übersteigt die photosynthetische Aktivität aber nicht die lokale Nachfrage nach Assimilaten, es kommt also nicht zum Assimilatexport (Körner 1994). In Weizenähren sind es die Spelzen, die Photosynthese betreiben. Nach Evan's Resultaten (Evans & Rawson 1970, zit. in Evans & Wardlaw 1996) trägt die Spelzenphotosynthese, je nachdem, ob die Spelzen grannenlos oder begrannt sind, zur Kornfüllung einen Anteil von 20-33% bei. Solch eine Rechnung konnte für die Sorte Minaret nicht aufgemacht werden, da es nicht möglich war, das Verhalten der Spelzen über die gesamte Dauer ihrer photosynthetischen Aktivität zu integrieren. Das Ausmaß der (maximalen lichtgesättigten) Photosynthese einer gesamten Ähre läßt sich aber verdeutlichen, indem man mit der gesamten (maximalen lichtgesättigten) Nettoassimilation eines durchschnittlichen Fahnenblattes (Einzelfahnenblattfläche zur Blüte) vergleicht. Das errechnete Verhältnis Ährenphotosynthese zu Fahnenblattphotosynthese bewegte sich zwischen 35% und 75%. Nach Evans & Wardlaw (1996) soll die Ährenphotosynthese mit der Fahnenblattphotosynthese in der Größenordnung vergleichbar sein. Dies findet sich hier bestätigt. Die Funktion der Spelzenphotosynthese besteht hauptsächlich in der Refixierung des von den Körnern abgeatmeten Kohlendioxids (Evans & Wardlaw 1996, Bort et al. 1996). Damit steht das hier gefundene Verhältnis Dunkelatmung/lichtgesättigte Ährenphotosynthese von 1:1,75 (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung) in Übereinstimmung.

Zu den Behandlungseffekten auf den Ährengaswechsel läßt sich wenig sagen. Soweit mir bekannt ist, fehlen bislang Untersuchungen zum CO_2-Einfluß auf den Ährengaswechsel. Die alleinige CO_2-Förderung der Ährenphotosynthese in der „-Düngung“ legt in Analogie zu den deutlichen Stickstoffeffekten auf die Blattphotosynthese den Schluß nahe, daß in A320-NF, -Düngung die Stickstoffallokation in Richtung Spelzen gefördert war. Eine Beziehung zu Ergebnissen der im Jahr 1995 durchgeführten Wachstumsanalyse besteht diesbezüglich. Stickstoffgehalte der Spelzen wurden jedoch nicht bestimmt. Bei einer Diskussion der Stomataeffekte muß man auf die methodischen Probleme der Ährengaswechselmessung eingehen. Ähren sind komplexe Strukturen mit vielen gering dimensionierten Zwischenräumen. Spelzen beispielsweise umschließen parabolförmig die Körner, um das bei der Kornatmung freigesetzte Kohlendioxid zu refixieren (siehe Bort et al. 1996). Es erscheint fraglich, ob Grenzschichten in den Zwischenräumen durch den Kuvettenventilator vollkommen abgetragen wurden, ob also wirklich Stomataleitfähigkeiten gemessen wurden. Im Vergleich zum Blattgaswechsel wurden jedenfalls durchweg stärkere Wirkungen auf die Stomataleitfähigkeit nachgewiesen. Dies betraf sowohl die Wirkung erhöhten Kohlendioxids (Fehlen einer CO_2-bedingten Photosynthese-Förderung in A320-NF, +Dgg.) als auch diejenige erhöhter Ozonkonzentration (A-NF1,5). Angesichts der Probleme und ungeklärten Fragen, die mit der Ährenphotosynthese verbunden sind, ist abschließend zu fordern, hier mehr Forschungsarbeit zu investieren.

IV.2.5.4 CO_2-Antwortkurven der Photosynthese

Kurzzusammenfassung:

1. Vor Kurvenaufnahme gemessene aktuelle Photosyntheseraten lagen auf der A/c_i-Kurve. Die dynamische Methode der Kurvenaufnahme mit dem geschlossenen System ist folglich vertrauenswürdig.
2. Eine P_i-Limitation trat nur bei einer geringen Meßtemperatur von 21°C auf; sie fand dort erst bei einem c_i oberhalb von 90 Pa statt.
3. In den A/c_i-Kurven trat nach Wachstum unter erhöhtem CO_2 keine Reduktion der CE bei erhöhter maximaler Photosynthese auf. Dies spricht gegen eine positive Akklimation der Photosynthese von Weizen an erhöhtes CO_2. Da die A/c_i-Kurven nach Wachstum unter erhöhtem CO_2 insgesamt kaum verändert waren, ist davon auszugehen, daß auch keine Akklimation anderen Typs vorlag.
4. Die Reaktion der A/c_i-Kurven auf Wachstum unter erhöhtem Ozon war heterogen. Es trat keine reine Reduktion der CE bei unveränderter maximaler Photosynthese auf. Die Befunde sprechen gegen eine RubisCO-Schädigung durch Ozon in jungen Blättern.

Im Zentrum dieses Diskussionskapitels steht die langfristige CO_2-Reaktion auf der physiologischen Integrationsebene. Es wurde insbesondere untersucht, ob Wachstum unter erhöhter CO_2-Konzentration bei Weizenpflanzen langfristig eine Veränderung der Blattphotosynthese, eine sogenannte Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO_2, auslöst. Wie in der Einleitung bereits erwähnt, werden dazu Pflanzen, die langfristig unter erhöhtem CO_2 gewachsen sind, verglichen mit solchen, die kurzfristig (nur für die Gaswechselmessung) der erhöhten Konzentration ausgesetzt werden. Weil die Photosynthesekapazität mit dem Blattalter differiert, müssen zudem Blätter gleicher Altersstufe verglichen werden. Ergeben sich bei einem solchen Vergleich unterschiedliche Blatt-Photosyntheseraten, können die Veränderungen als Akklimation an erhöhtes CO_2 gedeutet werden. Das ist zugleich die einfachste mögliche Definition der Akklimation. In vielen Artikeln wird Akklimation so verstanden. Etabliert hat sich, nicht den direkten Vergleich der Photosyntheseraten zu ziehen, sondern an den Blättern A/c_i-Kurven aufzunehmen und diese zu vergleichen (Sage 1994). Dies bietet den Vorteil, mechanistische Aussagen über die zugrundeliegenden Veränderungen in den Photosynthese-Teilprozessen machen zu können.

Die physiologische Ebene, auf der sich die Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO_2 abspielt, muß in der Vernetzung mit anderen Reaktionsebenen gesehen werden. Von zusammenfassenden Schriften wird im Zusammenhang mit Akklimation eine verwirrende Vielfalt von Reaktionen auf verschiedenen Integrationsstufen diskutiert. Vorbereitend auf die eigene Diskussion, sollen die teilweise in sich, teilweise untereinander widersprüchlichen Standpunkte der Reviews präsentiert werden. Die einzelnen Widersprüche werden identifiziert, bestimmte, den verschiedenen Reviews gemeinsame Standpunkte werden kritisch hinterfragt. Zum Schluß wird versucht, dem Ganzen eine widerspruchsfreiere Sicht der Reaktionen auf den verschiedenen Integrationsstufen gegenüberzustellen, die zudem die geäußerte Kritik berücksichtigt.

Stitt (1991) schließt aus Literaturbefunden, daß die meisten Pflanzen eine allmähliche Inhibition der (Blatt-)Photosynthese während der Akklimation an erhöhtes CO_2 erfahren, und vertritt den Standpunkt, daß dafür eine unzureichende Nachfrage nach Assimilaten durch Kohlenstoffsenken — mit anderen Worten der Status der Kohlenstoffquellen und ~senken in der Pflanze — verantwortlich ist. Er unterscheidet zwischen direkter und indirekter Inhibition der Photosynthese. Die direkte Photosynthese-Inhibition ist für Stitt gleichbedeutend mit einer Phosphat-Limitation. Im Zusammenhang mit der indirekten Inhibition kommt es nach Stitt's Ansicht zu reduzierten Gehalten an Photosynthese-Enzymen. Auffällig ist, daß Stitt, dessen Argumentation im übrigen widerspruchsfrei ist, seine Begriffe und Argumente durchweg aus dem Kohlenstoffhaushalt bezieht, den Mineralstoffhaushalt aber nicht einbezieht.

Webber et al. (1994) gehen dagegen von einer unter erhöhtem CO_2 geänderten Kontrolle der Blatt-Photosynthese aus, die zu einem geänderten Bedarf an Proteinen der Photosynthese-Teilprozesse führt. Sie sind der Auffassung, daß der Bedarf an RubisCO und an Photorespirationsenzymen in dieser Situation erniedrigt ist, der Bedarf an Proteinen, beteiligt an RuBP-Regeneration, dagegen erhöht. Webber et al. (1994) unterscheiden Akklimationsreaktionen je nach Stickstoffversorgung und Quellen:Senken-Verhältnissen. Bei Senkenlimitation der Photosynthese werden ihrer Ansicht nach sämtliche Photosynthese-Enzyme abgebaut. Webber et al. unterscheiden hier offenbar nicht —wie Stitt (1991) — zwischen direkter und indirekter Photosynthese-Inhibition; sie kennen nur eine indirekte Inhibition. Bei Stickstoff-Limitation „*kann*" der in RubisCO festgelegte Stickstoff durch Abbau freigesetzt werden. Entweder wird der Stickstoff dann für Proteine der Regeneration des Ribulosebisphosphats und des Chloroplastenphosphats verwendet oder aber für ein verbessertes Senkenwachstum. Darin entspräche eine Verwendung des Stickstoffs für Proteine der Regeneration des Ribulosebisphosphats und des Chloroplastenphosphats einer Stickstoffumverteilung innerhalb der Photosynthese-Teilprozesse. Ein verbessertes Senkenwachstum wäre gleichbedeutend mit einer N-Umverteilung innerhalb der Pflanze. Webber et al. vertreten jedoch die Ansicht, daß der RubisCO-Abbau letztlich durch erhöhte Kohlenhydratgehalte in den Blättern vermittelt wird. Damit fängt die Wirkungskette der Akklimation, wie bei Stitt (1991), bei gestörten Kohlenstoffquellen:Senken-Verhältnissen an und nicht, wie Webber et al. formulieren, bei einer geänderten Kontrolle der Photosynthese. Infolgedessen erscheint die Argumentation von Webber et al. fragwürdig. Die nach Webber et al. möglicherweise erfolgende Stickstoffumverteilung innerhalb der Photosynthese-Teilprozesse erscheint ebenfalls zweifelhaft, denn sie würde paradoxerweise zu einer positiven Akklimation führen und so die von Webber et al. als Grundproblem an den Anfang gestellte Stickstoff-Limitation verstärken.

Nach Bowes (1991) ist es in Experimenten mit erhöhter CO_2-Konzentration meistens langfristig zu einer Photosyntheseinhibition gekommen. Verantwortlich dafür ist — so Bowes — , daß die RubisCO in ihrer Aktivität herunterreguliert oder abgebaut wird. So werden nach seiner Ansicht RubisCO-Aktivität und RuBP-Regeneration im Gleichgewicht gehalten. Zunächst ist es sicherlich ein grundsätzlicher Irrtum anzunehmen, daß sich RuBP-Regeneration und RubisCO-Aktivität zu irgendeinem Zeitpunkt im Ungleichgewicht befinden. Die Aktivität der RubisCO hängt vielmehr direkt von der Konzentration des Substrates RuBP ab und damit von der RuBP-Regeneration. Die RubisCO-Aktivität wird auch in normalen Pflanzen sofort herunterreguliert, wenn sie erhöhten CO_2-Konzentrationen ausgesetzt werden (vgl. Sage & Reid 1994). Als

Ursache für eine Photosynthese-Inhibition kommt dieser Effekt erst in Frage, wenn die RubisCO in Verbindung mit einer modifizierten Phosphat-Limitation stärker herunterreguliert wird.

Arp (1991) hat in seiner Untersuchung für die Photosynthese-Akklimation und die Größe der im Experiment verwendeten Töpfe einen Zusammenhang nachgewiesen. Auch für Sage (1994) tritt Akklimation als Photosynthese-Inhibition bevorzugt auf, wenn im Experiment zu kleine Töpfe verwendet wurden und/oder wenn ein Nährstoffmangel auftrat. Pettersson & McDonald (1994) äußern in ihrem Review über Stickstoff-Effekte auf die Akklimation, daß die Photosynthese unter N-Mangel stärker gehemmt wird. Im Kontrast dazu stehen in gewissem Sinne die Ausführungen von Sage & Reid (1994), für die der erniedrigte Kohlenstoffgewinn von N-Mangel-Pflanzen normalerweise in stärkerem Maße aus der Reduktion von Blattfläche resultiert.

In der Literatur existieren also grundsätzlich zwei verschiedene Erklärungsansätze dafür, wie eine Photosyntheseakklimation unter erhöhtem CO_2 entsteht. Die Autoren zusammenfassender Artikel argumentieren teils über den Kohlenstoffhaushalt (Stitt 1991), teils über Stickstoffhaushalt (Arp 1991, Sage 1994, Pettersson & McDonald 1994). Einzig Webber et al. (1994) unternahmen aber bislang den Versuch, beide Argumentationen nebeneinander zu stellen. Angesichts der darin enthaltenen Widersprüche mutet dieser Versuch jedoch inkonsequent an. Wie sich die vielfältigen Verflechtungen von Kohlenstoffhaushalt und Stickstoffhaushalt, die unter heutigem CO_2 auf der physiologischen Ebene bestehen, unter erhöhtem CO_2 verändern, darüber geben die Reviews kaum Aufschluß. Zu denken wäre in diesem Zusammenhang an Ergebnisse von Paul & Driscoll (1997), die für vegetative Pflanzen eine grundlegende Veränderung der Balance der Kohlenstoffquellen und ~senken durch Stickstoffmangel beschrieben. Weil die Kohlenstoffskelette der Kohlenhydrate nicht für N-Assimilation und Wachstum genutzt wurden, kam es in der Studie von Paul & Driscoll (1997) zu einem Anstieg der Kohlenhydratkonzentrationen in bestehenden Blättern, d.h. in Kohlenstoffquellen (vgl. dazu auch Sage & Reid 1994).

In dem Diskussionsforum „sink strength“, 1993 in „Plant, Cell & Environment“ erschienen, wurde das Thema der „Kohlenstoffquellen und ~senken“ differenziert angegangen (Farrar et al. 1993). Viele der Diskussionspartner (Farrar, Patrick, Wolswinkel) äußern, daß das Konzept der Quellen/Senken vor allem von Wissenschaftlern angenommen wurde, die sich mit der Zucht landwirtschaftlicher Nutzpflanzen beschäftigen. Diese Wissenschaftler haben es zu tun mit untereinander konkurrierenden, reproduktiven Senken, die abhängig sind von einer definierten Blattfläche als Kohlenstoffquelle. Eine ganz andere Situation liegt in vegetativen Pflanzen vor. Einer der schärfsten Kritiker des „sink strength“-Konzeptes, nämlich Stitt, hat in seinem Diskussionsbeitrag „Sink strength: integrated systems need integrating approaches“ betont, daß pflanzliches Wachstum geprägt ist durch ein sich permanent veränderndes Mosaik wachsender und speichernder Organe. Dies gilt in besonderem Maße für vegetative Pflanzen, in denen sich beispielsweise junge Blätter — anfangs Kohlenstoffsenken — kurze Zeit später in Quellen verwandeln (zur „sink-source transition in leaves“ siehe auch Turgeon 1989, van der Werf 1996). Auch Farrar unterscheidet die meristematischen Senken als Orte des Wachstums in vegetativen Pflanzen von den reproduktiven Senken generativer Pflanzen. Insgesamt wäre daraus abzuleiten, daß die Verwendung der Begriffe „Kohlenstoffquellen und ~senken“ auf generative Pflanzen eingeschränkt werden sollte, während die Beschreibung der Prozesse in vegetativen Pflanzen eher über die Beziehung von Mineralstoffaufnahme und organischer Stoffproduktion erfolgen sollte. Auch in generativen Pflanzen ist der Stickstoff aber nicht gänzlich zu vernachlässigen. Stitt (in Farrar et al. 1993) und Bazzaz (1997) weisen z.B. darauf hin, daß in generativen Pflanzen die Kohlenhydratversorgung von Senken und das Senkenwachstum unter anderem die Koordination des Kohlenhydrat-Zuflusses mit dem von organischem Stickstoff voraussetzt.

Da eine Photosynthesehemmung zu einem Absinken der Wachstumsförderung führt (Poorter 1993), ist es prinzipiell nicht einsichtig, warum ein solches Verhalten als Akklimation, als Anpassung an erhöhtes CO_2, bezeichnet wird. Sage & Reid (1994) sind der Definition der Akklimation gegenüber ebenfalls kritisch eingestellt. Sie definieren Akklimation anders. Ihre Definition lautet sinngemäß: „Langzeitreaktionen können sich binnen 10 Minuten einstellen, nachdem sich die Veränderung in der Umwelt ereignet hat, und benötigen Tage bis Wochen um sich auszuprägen. Veränderte Genexpression, Umverteilung von Ressourcen innerhalb der Photosynthese-Teilprozesse und morphologische Umwandlungen sind beteiligt an diesen Reaktionen, die typischerweise irreversibel sind und zu einem anderen Phänotyp führen. Langzeitreaktionen stellen eine Akklimation dar, wenn sie das Überleben in der veränderten Umwelt verbessern.“ Für Sage & Reid (1994) ist demnach lediglich die Photosyntheseveränderung zum Positiven eine Anpassung, eine Akklimation an erhöhtes CO_2.

Eine solche (positive) Akklimation an erhöhtes CO_2 wurde bei Pflanzen seltener nachgewiesen (Sage et al. 1989, Sage 1994, Sage & Reid 1994, Webber et al. 1994). Makino (1994) vertritt in einem Übersichtsartikel die Meinung, daß es keine solche, von ihm als optimal bezeichnete Akklimation an erhöhtes CO_2 gibt. Für seine Meinung führt Makino folgende Gründe an: Erstens war in den meisten Langzeitexperimenten kein spezifischer RubisCO-Abbau festzustellen, und zweitens führten erhöhte Blattkohlenhydrate nicht zu einer Phosphat-Limitation der Photosynthese. Der zweite Grund wird möglicherweise nur eingeschränkt zutreffen. Azcon-Bieto (1983) haben z.B. gerade in einem Kurzzeitexperiment an Weizen eine stärkere Phosphat-Limitation unter erhöhtem

CO_2 gefunden. Falls kurzzeitig mit erhöhtem CO_2 begaste Pflanzen eine Phosphat-Limitation zeigen, langfristig begaste dagegen nicht, wäre der Schluß, der von Makino (1994) gezogen wird, unzulässig. Im Gegensatz zu Makino (1994) kommt Woodrow (1994) zu dem Schluß, daß eine optimale Akklimation an erhöhtes CO_2 stattfindet. Woodrow stützt sich in seinem Review auf Ergebnisse aus Studien der Metabolischen Flußkontrolle. In diesen Studien fand sich mehrfach eine N-Umverteilung von Photosyntheseproteinen, allerdings in Abhängigkeit vom N-Status der Pflanze.

Unter Einbeziehung der Kritik läßt sich abschließend die Reaktion auf erhöhtes CO_2 besser strukturieren. So ist erhöhtes CO_2 bei kurzzeitiger Begasung förderlich für Photosynthese und Wachstum. Erhöhtes CO_2 kann sich langfristig in einen Streßfaktor verwandeln, in extremen Fällen als Konsequenz eines Ungleichgewichts zwischen Kohlenstoff- und Stickstoffhaushalt bereits in vegetativen Pflanzen und später als Konsequenz eines Ungleichgewichts zwischen Kohlenstoffquellen und ~senken. Für diese Phase, unabhängig davon, wann in der Ontogenie sie sich ereignet, wären dann reversible Reaktionen mit Kohlenhydratanreicherung in den Blättern und direkter Photosynthese-Inhibition charakteristisch. Erst nach der Passage einer solchen Phase (als notwendiger Voraussetzung) könnte es zu einer Akklimation nach der Definition von Sage & Reid (1994) mit einer Erholung der Photosyntheserate durch veränderte Genexpression, Umverteilung von Ressourcen innerhalb der Photosynthese-Teilprozesse kommen. Nur dann wäre der Befund erfüllt, über den sich die meisten Reviews einig waren, daß nämlich ein RubisCO-Abbau nur nach Kohlenhydratanreicherung in den Blättern passiert. Grundsätzlich wird seit Sheen (1990, zitiert in Sheen 1994) die „Feedback"-Kontrolle der Genexpression durch erhöhte Kohlenhydratkonzentrationen in Blättern als möglicher Mechanismus von CO_2-Wirkungen diskutiert (Sheen 1994, Webber et al. 1994). Warum es zu der — im übrigen selten nachgewiesenen — Akklimation im Sinne von Sage & Reid kommen sollte, scheint allerdings mehr als fragwürdig.

Nach diesen grundsätzlichen Überlegungen zur Akklimation an erhöhtes CO_2 soll die Diskussion der Weizenergebnisse begonnen werden.

A/c_i-Kurven wurden 1995 an der Sommerweizensorte Minaret aufgenommen. Die Aufnahme erfolgte an gutgedüngten Pflanzen während der 1. Anzucht und wurde in den Stadien Bestockung und Schossen vorgenommen. Eine Akklimation der Photosynthese im Sinne der oben als erstes gegebenen Definition hatte in diesem Zeitraum nicht stattgefunden, denn die Kurven waren nach Wachstum unter erhöhtem CO_2 praktisch kaum verändert (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung). Aus den Ergebnissen zum Gesamtpflanzen-Wachstum (Kapitel III./IV.2.2) ist bekannt, daß bis dato die Pflanzen in A320-NF noch keine höhere oberirdische Trockenmasse erreicht hatten.

Die Kohlendioxiderhöhung konnte also noch keinen Stickstoffmangel induziert haben — ein Resultat, das mit dem Fehlen der Photosyntheseakklimation in Einklang steht. Überdies war CO_2-Begasung bis zum Eintritt der Kornfüllung für die hier untersuchte Sommerweizensorte Minaret in der gut gedüngten Variante kein Streßfaktor. Die um 14^{00} Uhr durch CO_2 wenig erhöhten Kohlenhydratgehalte in den Blättern (siehe Kapitel III.2.5.6) lassen sich so interpretieren. Interessant ist das Verhalten auch im Hinblick auf die von Paul & Driscoll (1997) unter heutigem CO_2 gefundene Veränderung der Balance der Kohlenstoffquellen und ~senken durch Stickstoffmangel (siehe oben). Obwohl Fahnenblätter mit einem niedrigeren Stickstoffgehalt aufgebaut wurden, wurde die Abnahme von Kohlenhydraten aus darunterbefindlichen entfalteten Blättern vermutlich nicht eingeschränkt. Auch dieses Resultat spricht für einen unter erhöhtem CO_2 erniedrigten Stickstoffbedarf und gegen die Induktion eines N-Mangels durch CO_2. Später am Nachmittag (nach 14^{00} Uhr) könnten die CO_2-bedingten Unterschiede im Kohlenhydratgehalt zwar größer geworden sein, aber in dieser Zeitspanne am Nachmittag gemessene A/c_i-Kurven wiesen keine Photosyntheselimitation durch Kohlenhydratrückstau nach. Eine P_i-Limitation trat nämlich allgemein nur bei einer geringen Meßtemperatur von 21°C auf. Sie fand dort erst bei einem c_i oberhalb von 90 Pa statt, und zwar unabhängig von der CO_2-Behandlung (vgl. Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Damit findet sich überdies bestätigt, daß Kohlenhydratrückstau ein Problem besonders niedriger Temperaturen ist (Sharkey 1985). Trotz fehlender Photosynthese-Akklimation war die CO_2-Förderung der relativen Wachstumsrate allerdings während der ganzen Zeit rückläufig (vgl. Ergebnisse der Gesamtpflanzen-Ebene, Kapitel III./IV.2.2).

Auch eine Akklimation an erhöhtes CO_2 im Sinne der von Sage & Reid (1994) gegebenen Definition — in Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung noch positive Akklimation genannt — hat offenkundig nicht stattgefunden.

Dafür sprechen nicht nur die Befunde aus den A/c_i-Kurven (Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung), sondern auch die RubisCO-Mengen- und Aktivitäts-Messungen, deren Ergebnisse in die Diplomarbeit von Michael Götzl einflossen (Götzl 1996, unveröffentlicht). Messungen der initialen/totalen RubisCO-Aktivität und des Aktivitätsstatus wurden mit einer photometrischen Methode nach Lilley & Walker (1974), Ward & Keys (1989), Keys & Parry (1990) und Sharkey et al. (1991) durchgeführt, die wir uns gemeinsam angeeignet hatten. Die von Sharkey et al. (1991) vorgeschlagenen Methode, die RubisCO-Menge mathematisch zu bestimmen, indem man die Aktivität mit dem künstlichen Inhibitor der RubisCO, Carboxyarabinitolbisphosphat, heruntertitriert, erwies sich als zu aufwendig und zu ungenau. Statt dessen wurde der RubisCO-Gehalt von Michael Götzl über eine SDS-PAGE bestimmt. Auf die Ergebnisse der Aktivitätsmessungen soll hier nicht eingegangen werden; zu sehr sind sie abhängig von den Bedingungen, die vor der Ernte in den Kammern geherrscht haben. Eine Beurteilung ist deshalb schwierig. Methodische Bedenken bestehen außerdem, was Messungen der initialen Aktivität angeht — ist doch das Gas CO_2, dem die Probe während der Ernte, während aller nachfolgenden Prozeduren bis zur Messung in wechselnder Konzentration ausgesetzt ist, nicht nur Substrat für das Enzym RubisCO, sondern auch Regulator seiner Aktivität (zur CO_2-Regulation der RubisCO-Aktivität vgl. Portis 1992, Gutteridge & Gatenby 1995). Ergo ist das wichtigste Ergebnis der an der RubisCO durchgeführten Untersuchungen: Sank der Gehalt löslichen Proteins mit zunehmendem Blattalter (der Fahnenblätter bis zur Vollblüte) ab, wurde die RubisCO nicht anders behandelt als andere lösliche Proteine, denn der Anteil, den die RubisCO am löslichen Protein ausmachte, war konstant und unabhängig von der CO_2-Behandlung. Die gemessenen RubisCO-Anteile am löslichen Protein betrugen fragliche 72-77% — fraglich deshalb, weil sie damit über den in der Literatur angegebenen Werten von 50-70% (Lawlor 1995, Sage & Reid 1994) lagen.

Die Befunde sprechen gegen eine Sage & Reid'sche Akklimation vor allem in jungen Blättern. Ob junge Blätter überhaupt eine Akklimation im Sinne von Sage & Reid zeigen, darf bezweifelt werden. Sage et al. (1989) haben zwar ebenfalls junge Blätter untersucht und bei *Chenopodium album* eine solche Akklimation nachgewiesen. Wenn man von einer einwöchigen Halbwertszeit der RubisCO ausgeht (Pell et al. 1994b), spricht das Ergebnis jedoch eher für einen durch CO_2 veränderten Protein-Aufbau als für eine N-Umverteilung. Die von Sage et al. gezeigte Kurve von *Chenopodium*, gewachsen unter heutigem CO_2, war sehr verschieden von den an Weizen gemessenen. Während die an *Chenopodium* aufgenommene Kurve einen CO_2-Sättigungspunkt von 300 μmol mol^{-1} besaß, hatten A/c_i-Kurven von Weizen stets einen Sättigungspunkt von über 500 μmol mol^{-1}. Die N-Versorgung („daily full strength Hoagland solution") von Sage et al. war wahrscheinlich besser als die hier gewählte und an landwirtschaftlicher Praxis orientierte. Wenn, wie bei *Chenopodium* geschehen, bei einer hohen Nährstoffversorgung so viel Stickstoff unter heutigem CO_2 in (aktive) RubisCO eingebaut wird, bringt eine Stickstoffumverteilung unter erhöhtem CO_2 für die Pflanze einen hohen Ertrag. Im Gegensatz dazu wird bei Weizenpflanzen in der „+Düngung" kaum überschüssiger Stickstoff in RubisCO für eine Umverteilung zur Verfügung gestanden haben. Dies gilt natürlich nur, wenn die RubisCO nahezu vollständig aktiv war (vgl. hierzu auch Sage & Reid 1994).

Ergebnis 5 der Kurzzusammenfassung deutet bereits an, daß Kurveneigenschaften für alle Behandlungen in gleicher Weise vom Blatt-N-Gehalt abhingen, und greift gewissermaßen dem nächsten Kapitel voraus, in dessen korrespondierendem Ergebniskapitel das Photosynthese-Modell nach Farquhar et al. (1980) parametrisiert wurde. Aus der darin erfolgten Modellanwendung sollen Rückschlüsse gezogen werden in puncto Photosynthese-Akklimation während der Kornfüllung, als keine A/c_i-Kurven mehr aufgenommen wurden.

Die A/c_i-Kurven wurden nicht nur für eine Diagnose der Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO_2 genutzt, sie dienten auch der Detektion einer Ozonschädigung des Photosyntheseprozesses in Weizenblättern. Nach Farage & Long (1995), in deren Weizenstudie mit kurzzeitiger Ozonbegasung (200-400 nl l^{-1} für 4-16 Std.) der Abfall der Carboxylierungskapazität anderen Veränderungen des Photosyntheseapparates vorausging, mußte von einer frühzeitigen RubisCO-Schädigung ausgegangen werden. Die in den Ozonbehandlungen gemessenen A/c_i-Kurven ließen aber die damit verbundene Reaktion nicht erkennen. In jungen Blättern wirkte sich Ozonbegasung demnach nicht in einer RubisCO-Schädigung aus (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Eine für einen Vergleich geeignete Untersuchung führten Nie et al. (1993) unter kontrollierten Bedingungen bei 150 nl l^{-1} durch. Nie et al. (1993) wiesen nur in der Spitze gerade entfalteter Weizenblätter einen Abfall des totalen Blattproteins, bevorzugt der RubisCO, nach. Die Konzentrationen, die in dem hier durchgeführten Experiment im Meßzeitraum geherrscht haben, waren witterungsbedingt gering, geringer auf jeden Fall als bei Nie et al. (1993). Insofern ergibt sich kein Widerspruch zwischen den Resultaten von Nie et al. und der hier fehlenden Ozonschädigung der RubisCO. Minaret hat sich außerdem als eine wenig ozonsensitive Sorte herausgestellt (Fangmeier et al. 1996, Mullholland et al. 1997 für Wachstum und Ertrag; Mullholland et al. 1997 eingeschränkt für Fahnenblattreaktion).

Mit anderen Literaturbefunden stimmt das Ergebnis ebenfalls überein. Pell et al. (1994b) stellen in ihrem Review zu Ozonwirkungen auf die Photosynthese fest, daß eine oxidative Schädigung der RubisCO in jungen Blättern gewöhnlich kein Problem darstellt. Auch kein Widerspruch ergibt sich mit der vorherrschenden Auffassung, daß ozonbedingte Veränderungen mit zunehmendem Blattalter und zunehmender effektiver Ozondosis für das Blatt (Tingey et al. 1982, Guderian et al. 1985) zunehmen. In Übereinstimmung mit dieser Auffassung wurde auch bei Weizen im Langzeitexperiment mit freilandnaher Ozonkonzentration häufig eine vorgezogene Blattseneszenz festgestellt (Mullholland et al. 1997 für vegetative Pflanzen, Sandelius et al. 1995 für Fahnenblätter und generative Pflanzen).

IV.2.5.5 Das Photosynthese-/Stomata-Modell

Kurzzusammenfassung:

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

Mit Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung bestätigt sich, daß behandlungs- und terminbedingte Modifikationen der A/c_i-Kurven die Folge veränderter Blatt-N-Gehalte waren. Dabei galten für beide CO_2-Stufen in etwa dieselben N-Abhängigkeiten der Kernparmeter des Photosynthese-Modells.

Mithilfe des Modells können aus den Stickstoffgehalten der Fahnenblätter Rückschlüsse gezogen werden im Hinblick auf die Photosynthese-Akklimation während der Kornfüllung, als keine A/c_i-Kurven mehr aufgenommen wurden.

Abbildung 4.2 zeigt hierzu N-Gehalte der Fahnenblätter am Haupthalm (Daten freundlicherweise von Birte Vermehren zur Verfügung gestellt) für das Untersuchungsjahr 1995. Diese Daten müssen im Zusammenhang mit den Ergebnissen des Blattflächen-Kapitels III.2.5.1

gesehen werden. Im mittleren Lebensabschnitt wiesen die Fahnenblätter unter erhöhtem CO_2 weitgehend unabhängig von der Düngungsstufe niedrigere Blatt-N-Gehalte auf. Wie sich in Abbildung 4.2 andeutet, wurde zum Ende des Fahnenblatt-Lebensalters unter erhöhtem CO_2 in der „+Düngung“ der niedrige N-Gehalt länger aufrechterhalten — länger als in A320-NF, -Dgg., länger aber auch als in A-NF, +/-Dgg.. Dieser Schluß ist allerdings mit einer großen Unsicherheit behaftet, wie an der großen Standardabweichung für die beiden Fahnenblätter der Variante A320-NF, +Dgg. am letzten Termin erkennbar ist. Für diese Sichtweise gibt es jedoch in Kapitel III.2.5.1 eine Entsprechung. Dort wurde gezeigt, daß in der „+Düngung“ die photosynthetisch aktive Blattfläche unter erhöhtem CO_2 länger aufrechterhalten wurde. Kaum düngungsbedingte Unterschiede gab es unter dem CO_2-Niveau von heute. Dieses Ergebnis hat ebenfalls eine Entsprechung in Kapitel III.2.5.1. Auf den ersten Blick widersprüchlich sind die Ergebnisse beider Integrationsebenen bezüglich des Seneszenzverhaltens in der „-Düngung“. Hier ergibt sich mit niedrigen, im CO_2-Vergleich früher absinkenden N-Gehalten der Befund einer früheren Fahnenblattseneszenz. Eine beschleunigte Seneszenz einzelner Fahnenblätter suggeriert einen früheren Abfall der gesamten Blattfläche. Im Widerspruch dazu ergab sich in Kapitel III.2.5.1 ein für beide CO_2-Stufen gleich ablaufender Abfall grüner Blattfläche. Der scheinbare Widerspruch läßt sich mithilfe der Befunde „Erhöhte Anzahl Triebe im Vergleich A320-NF, -Dgg./A-NF, -Dgg.“ (Kapitel III.2.1, III.2.4.2) und „Erhöhte Einzelfahnenblattfläche in dem nämlichen Vergleich“ (Kombination von Ergebnissen aus Kapitel III.2.4.2 und III.2.5.1) auflösen. Anhand dieses Beispiels ist zu folgern, daß das Seneszenzverhalten auf der Einzelblattebene (meist? immer?) in Verbindung mit einer veränderten Bestandesstruktur gesehen werden muß.

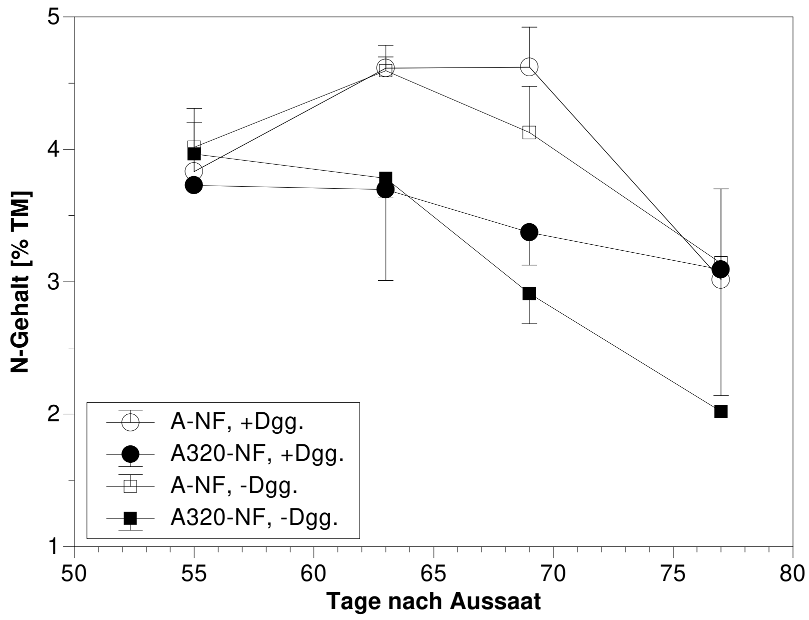

Abb. 4.2: Stickstoffgehalt in den Fahnenblättern für die Weizensorte Minaret 1995 (n = 2 pro Variante).

Nutzt man Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung für eine Deutung der Fahnenblatt-N-Gehalte im Hinblick auf die erzielte Photosynthese, ergibt sich: Die CO_2-Förderung der Fahnenblattphotosynthese (bezogen auf die Blattfläche) fiel für die Sorte Minaret 1995 aufgrund der im mittleren Lebensabschnitt (Tag 63-70) gegenüber A-NF erniedrigten Stickstoff-Konzentration geringer aus, als wenn man Pflanzen kurzzeitig mit der erhöhten Konzentration begast hätte. Das ist eine Photosynthese-Akklimation im Sinne der zuerst gegebenen Definition (siehe Kapitel IV.2.5.4). Den Stickstoffgehalt am Tag 63 vorausgesetzt, müßte eine A-NF-Pflanze nach dem Modell bei einem c_i von 20-24 Pa eine Photosyntheserate von 22,2-27,0 µmol m^{-2} s^{-1}, bzw. bei 40-45 Pa eine von 37,8-38,9 µmol m^{-2} s^{-1} aufgewiesen haben. Bei kurzfristiger Begasung mit verdoppelter CO_2-Konzentration hätten diese Weizenpflanzen also eine Photosynthesesteigerung von 40-75% erfahren. Wegen des geringeren Stickstoffgehalts betrug die Photosynthesesteigerung der A320-NF-Pflanzen gegenüber A-NF nur 20-50% (32,4-33,4 µmol m^{-2} s^{-1} bei 40-45 Pa).

Initiiert durch die Ergebnisse der Fahnenblatt-Kohlenhydratgehalte für den Zeitraum Tag 63-70 (vgl. Kapitel III./IV.2.5.6), die als Quellen:Senken-Ungleichgewicht auf der Ebene des Haupthalms unter erhöhtem CO_2 ausgelegt werden können, wurden Überlegungen zur Quellen:Senken-Balance der Gesamtpflanze während der frühen Kornfüllung angestellt. Für die Gesamtpflanze standen sich bei A320-NF, +Düngung in diesem Zeitraum eine um 90% erhöhte Fahnenblattfläche (Kapitel III.2.5.1) mit einer 20-50% höheren Photosyntheserate pro

Blattflächeneinheit (siehe oben) und eine nur um maximal 73% erhöhte Senkenstärke der Ähren (Kapitel III.2.4.2) gegenüber. Insgesamt sprechen diese Befunde ebenfalls für ein Quellen:Senken-Ungleichgewicht. Es sind in dieser Phase aber noch andere Quellen der Kornfüllung zu berücksichtigen, nämlich die Ährenphotosynthese und (möglicherweise) die Remobilisierung von Kohlenhydratreserven aus Halmen. Die 1994 gemessenen Ährenphotosyntheseraten ließen wenig Veränderung infolge CO_2-Begasung erkennen (vgl. Kapitel III./IV.2.5.3). Zwischen Tag 63 und 70 hatte die Kohlenhydratremobilisierung aus Halmreserven 1995 noch nicht begonnen, Halme waren also zu dieser Zeit noch keine Quelle für die Kornfüllung (siehe Kapitel III.2.4.2). Die obige Betrachtung wird auf Grund dieser Ergebnisse nicht gestört.

Widersprüchliche Resultate ergaben sich für die Zeit danach, für die Zeit der Fahnenblattseneszenz: Weil sich die Schere der LAR zwischen A-NF, +Düngung und A320-NF, +Düngung (mit höheren Werten in A320-NF) immer weiter öffnete, sollte sich auch das Quellen:Senken-Ungleichgewicht zunehmend verstärkt haben. Ein Absinken der SLA, wie es typisch für eine Kohlenhydratanreicherung in Blättern ist (vgl. Poorter 1993), konnte allerdings nicht festgestellt werden (Kapitel III.2.5.2), und die Förderung der Senkenstärke von Ähren über 50% hinaus war nur temporär (vgl. Kapitel III./IV.2.4.2). Die Widersprüche lassen sich auflösen, wenn man eine Absenkung der Photosyntheserate über die N-bedingte hinaus annimmt. Die Resultate sprechen dabei gegen eine Beschleunigung der Seneszenz (siehe dazu Kapitel III.2.5.1 und 2) durch ein bestehendes Quellen:Senken-Ungleichgewicht, wie nach Sheen (1994) zu vermuten war, und mehr für eine direkte Photosynthesehemmung durch Kohlenhydratrückstau. Für die Zukunft gilt es daher, in der späten Kornfüllungsphase A/c_i-Kurven aufzunehmen, eventuell den Nachweis einer direkten Photosynthesehemmung durch Kohlenhydratrückstau zu erbringen oder zu zeigen, daß die Kernparameter des Photosynthese-Modells nicht mehr vom Blatt-N-Gehalt abhängen. Um sichere Aussagen über den Verbleib der Assimilate machen zu können, müßte man letzlich eine Gaswechselbilanz aufstellen und Respirationsraten der Organsysteme berücksichtigen.

Wie paßte sich die Blattphotosynthese von Weizen in den Arbeiten anderer Autoren an erhöhtes CO_2 an?

Bei den im folgenden für einen Vergleich zitierten Studien handelt es sich um Open-Top-Kammer- und FACE-Experimente, die insbesondere die Fragestellung untersuchten, ob eine Akklimation auch unter Freilandbedingungen auftritt. Delgado et al. (1994) untersuchten in Open-Top-Kammern die Interaktion verdoppelten atmosphärischen Kohlendioxids mit der Stickstoffversorgung (87/489 kg N ha^{-1}). Blattgehalte an Chlorophyll, löslichem Protein und RubisCO änderten sich in diesem Experiment nicht mit der Begasung. Das bedeutet: Es trat keine Akklimation an erhöhtes CO_2 auf. Obwohl die verschiedene N-Versorgung sich deutlich auf die oben aufgeführten Parameter auswirkte, bestand keine Interaktion CO_2 x Düngung. Zu anderen Ergebnissen kam die Mini-FACE-Studie von Miglietta et al. (1996). Hier bestand eine Interaktion: Nur unter N-Mangel kam es CO_2-bedingt zu einem Abfallen ganzer A/c_i-Kurven und einer langfristigen Photosynthese-Inhibition. Diese Ergebnisse widersprechen in gewisser Weise Sage & Reid's Sichtweise, nach denen der reduzierte Kohlenstoffgewinn von Pflanzen in der Stickstoffmangelsituation gewöhnlich stärker auf die geringere Blattfläche zurückzuführen ist als auf die geringere Photosyntheserate pro Flächeneinheit (Sage & Reid 1994). Leider haben es die Autoren dieser Studien versäumt, allgemeingültige Gesetzmäßigkeiten aufzudecken, die das Ergebnis aus der Einmaligkeit der gewählten experimentellen Bedingungen herausholen. Ein Einbetten der Ergebnisse der Einzelblattebene in die möglicherweise geänderte Bestandesstruktur wurde ebenfalls nicht vollzogen.

Gerade jüngere Arbeiten an Weizen haben aber das schematische, weil auf wenigen punktuellen A/c_i-Kurven basierende Bild der Blattphotosynthese-Reaktion auf erhöhtes CO_2 — belegt mit dem Begriff Akklimation — verändert. Die Experimentatoren wiederholten ihre Messungen mehrmals an einem Blatt, um den Einfluß des Blattalters auf die Akklimation festzustellen, obwohl es oben hieß: Weil die Photosynthesekapazität mit dem Blattalter differiert, müssen Blätter gleicher Altersstufe verglichen werden. Entsprechend anders fallen die Ergebnisse dieser Arbeiten aus. Sicher & Bunce (1997) arbeiteten mit Open-Top-Kammern, in denen sie Winterweizen im natürlichen Boden verdoppelter CO_2-Konzentration exponierten (700 µmol mol^{-1}). Die Reaktionen der an Fahnenblättern bestimmten Parameter Photosyntheserate, lösliches Protein, RubisCO-Aktivität/Menge deuteten die Autoren als beschleunigte Seneszenz unter erhöhtem CO_2. Besonders interessant ist der Artikel von Nie et al. (1995b), der auf einem FACE-Experiment mit CO_2-Erhöhung auf 550 µmol mol^{-1} basiert. CO_2-bedingte Veränderungen des Photosyntheseapparates traten nicht auf in jungen Blättern, traten aber auf in gealterten Blättern. Für Fahnenblätter interpretierten Nie et al. das Ergebnis vorzeitig abnehmender RubisCO-Gehalte als beschleunigte Seneszenz. Für tiefer am Halm positionierte Blätter lautete die Interpretation, daß sich unter erhöhtem CO_2 Reaktionen auf Schattierung durch jüngere Blätter früher einstellen. Gleichzeitig stellen Nie et al. in der Diskussion fest, daß die Entwicklung des Weizenbestandes bei CO_2-Begasung beschleunigt war. Die Autoren nehmen damit das oben geforderte Einbetten der Ergebnisse der Einzelblattebene in eine veränderte Bestandesstruktur ansatzweise vor. Es ist festzuhalten, daß Akklimationsreaktionen in diesen Arbeiten identifiziert werden als altbekannte Phänomene, die heißen: „Anpassung an Schattierung" und „Beschleunigte Seneszenz".

Kein Experiment wies bislang eine Sage & Reid'sche Akklimation an erhöhtes CO_2 unter freilandnahen Bedingungen nach, — auch das hier durchgeführte nicht.

Bei der Temperaturabhängigkeit der Photosyntheseeigenschaften (vgl. Ergebnis 3 der Kurzzusammenfassung) ist auffällig, daß die aktuelle Photosyntheserate auch bei 38-40°C noch hoch war. Larcher (1994b) gibt dagegen für C_3-Kulturpflanzen eine gegenüber dem Temperaturoptimum um 50% reduzierte Photosyntheserate (A_{50}) bei 35-40°C an. Für viele Species kann man jedoch mit einer Temperatur-Akklimation im Rahmen von 2-4°C rechnen (Larcher 1994b). Für die Temperaturabhängigkeit der Carboxylierungseffizienz CE fehlen Vergleiche im gesamten hier untersuchten Temperaturbereich. Peisker et al. (1979, zit. bei Farquhar & von Caemmerer 1982) fanden für Weizen ähnliche CE bei 23 und 33°C. Nach Sage & Reid (1994) ist die Anfangssteigung der A/c_i-Kurve wenig durch Temperatur beeinflußt. Allenfalls kommt es zu einem leichten Abfall oberhalb des Temperaturoptimums. Dies steht im Widerspruch zu der hier festgestellten Reduktion von CE bei hoher Temperatur, aber auch zu Larcher's Angaben zur A_{50}, denn bei hoher Temperatur und korrelierendem Lichtangebot liegt wahrscheinlich RubisCO-Limitation vor. Abweichend von den hier dargestellten Ergebnissen (keine Reduktion der J_{max} bei hoher Temperatur) ist die Elektronentransportrate, vor allem die Wasserspaltungsreaktion, nach Literaturangaben sensitiv gegenüber hohen Temperaturen (Sage & Reid 1994).

Das Ball, Woodrow & Berry-Modell ist ein empirisches Modell des stomatären Verhaltens (Ball et al. 1987), entbehrt also einer mechanistischen Basis. Das Anpassen des Modells an die Daten war erschwert aufgrund der variablen Meßbedingungen in den Kammern, auf die Stomataöffnungsweite und Photosynthese unterschiedlich schnell reagieren (siehe Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Während die Elektronentransportkette der Photosynthese auf Veränderung der Lichtintensität im Sinne einer plötzlichen Beschattung praktisch ohne Verzögerung reagiert und die Anpassung von Metabolitenkonzentrationen schnell vor sich geht, benötigen die für die Stomatabewegung notwendigen Ionenflüsse einen vergleichsweise langen Zeitraum (Pearcy & Pfitsch 1994). Die Lage der Ausreißer erklärt sich durch eine bereits abgelaufene Photosynthesereaktion und eine noch nicht erfolgte Stomatareaktion auf Beschattung. Sieht man von diesen Ausreißern ab, ließ sich das stomatäre Verhalten mit dem Ball, Woodrow & Berry-Modell unabhängig von der CO_2-Begasung gut beschreiben. Das Ergebnis dieses Kapitels bildet einen Kontrast zu dem aus Kapitel III./IV.2.5.3. Dort wurde die Hypothese aufgestellt, der extreme Stomataschluß in A320-NF sei die Folge einer begasungsspezifischen Reaktion auf Lufttrockenheit. Ausgehend von der hier durchgeführten Anwendung des Ball, Woodrow & Berry-Modells der Stomataleitfähigkeit kann diese Hypothese nicht länger aufrechterhalten werden; es muß vielmehr eine massive Photosynthese-Inhibition in A320-NF, +Düngung unterstellt werden, auf die die Stomata mit Schluß reagiert haben. Das verdeutlicht noch einmal die Wichtigkeit von Modellen, denn nur durch deren Anwendung lassen sich solche Aussagen treffen. Vor allem den vielen Verfassern von Artikeln über Ozoneffekte auf Photosynthese und Stomataleitfähigkeit, die behaupten, daß sich der Ozoneinfluß auf die beiden Gaswechselparameter nicht unterscheiden ließe, sei dies entgegengehalten. Mithilfe von Modellen sollte diese Unterscheidung gelingen. Im Gegensatz zu Harley et al. (1992), die bei Baumwolle unter verdoppelter CO_2-Konzentration eine geringere Steigung für die lineare Abhängigkeit der Stomatären Leitfähigkeit von A RH/c_a. fanden, wurde hier eine höhere Steigung festgestellt (Ergebnis 4 der Kurzzusammenfassung). Im Unterschied zu dem Photosynthese-Modell, wo man Parameterunterschiede mechanistisch interpretieren kann, lassen sich CO_2-bedingte Unterschiede in den Parametern des Stomata-Modells aufgrund seines empirischen Charakters nicht erklären.

Das aus A/c_i-Kurven des Jahres 1995 entwickelte Photosynthese-Modell konnte die 1994 vorgenommenen Messungen der Fahnenblattphotosynthese nicht vorhersagen (Ergebnis 6 der Kurzzusammenfassung). Folgende Modellschwächen könnten einen Erklärungsbeitrag zu dem mißlungenen Test liefern:

- Die Atmung im Licht R_D wurde nicht bestimmt, statt dessen die bei 30°C gemessene Dunkelatmung als Anhaltspunkt für R_D bei 30-40°C genommen. So wurde ein Fehler in der Größenordnung von ±0,4 μmol m^{-2} s^{-1} eingeführt.
- Stickstoffgehalte wurden nicht direkt in den Blättern gemessen, die für die A/c_i-Kurven herangezogen wurden. Der Systemzustand der gemessenen Blätter war also unbekannt.
- Für die Vorhersage der Fahnenblattphotosynthese wurden nur Stickstoff- und Temperaturabhängigkeiten von CE, J_{max} einbezogen.
- Die jeweiligen Stickstoffgehalte der gemessenen Fahnenblätter (Systemzustand!) waren unbekannt. Durchschnittliche N-Gehalte der Fahnenblätter am Haupthalm (aus den funktionalen Ernten) wurden angenommen. So konnte nachgewiesen werden, daß die Fahnenblattphotosynthese unter erhöhtem CO_2 mit absinkendem N-Gehalt abnahm (Ergebnis 6 der Kurzzusammenfassung).
- Ausschließlich in Fahnenblättern konnten 1995 durch CO_2 erhöhte Kohlenhydratgehalte nachgewiesen werden (vgl. Kapitel III./IV.2.5.6). Eine Kombination von Ergebnissen der

verschiedenen Integrationsstufen deuteten auf eine direkte Inhibition der Fahnenblattphotosynthese durch Kohlenhydratrückstau im Untersuchungsjahr 1995 hin (siehe oben). Auch 1994 könnte in Fahnenblättern unter erhöhtem CO_2 eine Kohlenhydratakkumulation stattgefunden haben und die Photosynthese gehemmt haben.

Zusammenfassend gesagt, resultieren die Modellschwächen im wesentlichen aus der schlechten Beziehung von Gaswechsel und Systemzustand und aus der fehlenden Berücksichtigung des Kohlenhydrateinflußes. Um diese Beziehungen enger zu machen, müßten Gaswechselmessungen, Stickstoff- und Kohlenhydratanalysen in Zukunft an denselben Blättern durchgeführt werden. Wenn es darum geht, die Gaswechselreaktion auf erhöhtes CO_2 zu verstehen, führt aber letzten Endes kein Weg an der Aufnahme von A/c_i-Kurven und der Anwendung eines kombinierten Photosynthese-/Stomata-Modells vorbei.

IV.2.5.6 Die Kohlenhydrat-Gehalte in Blättern

Kurzzusammenfassung:

1. Stärke spielte in Blättern mengenmäßig eine untergeordnete Rolle und blieb unter 2% TM. Auf den zeitlichen Verlauf nahm die Quellen-/Senken-Charakteristik Einfluß. CO_2 und O_3 (leicht) erhöhten die Stärkekonzentration. Die maximale Konzentration betrug in A-NF 0,5% und in A320-NF 1,5% TM.
2. Die Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate erreichte maximal 25% TM. Unter den wasserlöslichen Kohlenhydraten war Saccharose am stärksten vertreten, gefolgt von Fructanen, dann von reduzierenden Zuckern. CO_2-bedingte Unterschiede in den wasserlöslichen Kohlenhydraten traten erst in Fahnenblättern während der Kornfüllungsphase auf und waren hauptsächlich auf Saccharose zurückzuführen. Bei Vorliegen einer mittleren Strahlungssumme (Tag 69) war dieser Unterschied unerwartet. Die Konzentration wurde in dieser Zeit durch CO_2 verdoppelt auf 20% TM. Ozon erhöhte den Gehalt leicht.

Wurden Pflanzen mit erhöhtem CO_2 begast, kam es auf lange Sicht häufig zu einer Stärkeakkumulation in Blättern (Tolbert & Zelitch 1983, Pearcy & Björkman 1983). Die Stärkeanreicherung konnte so massiv werden, daß Chloroplasten eine mechanische Schädigung davontrugen (Cave et al. 1981, Wulff & Strain 1982, zit in Poorter 1993). Bei Verwendung hoher CO_2-Konzentration wurden Stärkegehalte von 30-40% der Trockenmasse erreicht.

Sommerweizen gehört der Familie der Poaceae an, die sich durch die Fähigkeit auszeichnet, in den vegetativen Geweben Fructane speichern zu können (Pollock & Chatterton 1988, Pollock et al. 1996). Die Poaceae besitzen auf diese Weise ein größeres Vermögen, die Vakuole als Ort der Kohlenhydratspeicherung zu nutzen. Hier war allerdings in jüngsten Blättern die Saccharose am stärksten vertreten — vor den Fructanen (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung).

Poaceae sind in vegetativen Geweben jedoch, negativ formuliert, keine Stärkespeicherer, obwohl auch CO_2-Begasungsexperimente an Weizen durchgeführt wurden, in denen hohe Stärkekonzentrationen nachgewiesen wurden. Smart et al. (1994) z.B. verglichen Kohlenhydratkonzentrationen in verschiedenen Horizontallagen von Weizenbeständen, die mit 360 und 1200 μmol mol^{-1} CO_2 in Klimakammern begast wurden. In der obersten 5cm-Lage, die den hier untersuchten jüngsten Blättern am ehesten entspricht, wurden unter erhöhtem CO_2 14 Tage nach dem Auflaufen Stärkekonzentrationen von bis zu 25% im Vergleich zu 7,5% Fructanen gemessen (Gesamtkohlenhydratgehalte: 30/50%). Von der hier untersuchten Weizensorte Minaret wurde im Vergleich dazu wenig Stärke (<2% TM, Ergebnis 1 der Kurzzusammenfassung) gespeichert. Diese Befunde stehen andererseits in guter Übereinstimmung mit Resultaten von Nie et al. (1995a). In dem FACE-Experiment von Nie et al. blieben die Stärkekonzentrationen in jüngsten Weizenblättern in allen Wachstumsstufen trotz CO_2-bedingter Unterschiede unterhalb von 1% der Trockenmasse. Daraus folgt, daß die Weizensorte Minaret ebenso wie die von Nie et al. (1995a) exponierte Sorte unter erhöhtem CO_2 nicht durch mechanische Schädigung der Chloroplasten bedroht war. Nach Foyer & Galtier (1996) tritt Stärkeakkumulation nur auf, wenn die Kapazität der Saccharose-Synthese gesättigt ist. Zu vermuten ist folglich, daß Weizen im Vergleich zu Stärkespeicherern wesentlich besser mit Enzymen der Saccharose-Synthese (Fructose-1,6-bisphosphatase, Saccharose-Phosphat-Synthase, Stitt et al. 1987) ausgestattet ist. Andere Regulationsmechanismen von Saccharose- und Stärkesynthese (siehe hierzu: Stitt et al. 1987, Preiss 1988) könnten vorliegen und auch eine Temperaturabhängigkeit der Regulation (tiefe Temperatur bei Smart et al. 1994, hohe Temperatur bei Nie et al. 1995a und hier) wäre denkbar. Fructanakkumulation soll aber insbesondere eine Anpassung an die Bewältigung tiefer Temperatur sein (Wagner et al. 1983, Pollock & Chatterton 1988).

Die hier vorgenommene Kohlenhydratanalyse sollte die nach ihrem Kohlenhydratstatus verschiedenen Stadien Bestockung, Schossen und beginnende Kornfüllung einschließen. In der Bestockung werden die Kohlenhydrate aus den Quell-Blättern Sproß-, Wurzel- und Blattmeristemen (Turgeon 1989) zur Verfügung gestellt. Während der Bestockung treten die Halme als wichtige (intermediäre) Kohlenhydratsenken hinzu (Schnyder 1993). Entsprechend wurde in dieser Phase die geringste Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate in jüngsten Blättern festgestellt. In beiden Stadien traten keine erheblichen CO_2-bedingten Unterschiede in der Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate auf (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung). Obwohl in diesem Zeitraum keine Photosynthese-Akklimation an erhöhtes CO_2 auftrat und die Photosynthese durch CO_2 wie bei Kurzzeitbegasung massiv gefördert wurde (siehe Ergebnisse der A/c_i-Kurven in Kapitel III.2.5.4), fehlte unter erhöhtem CO_2 offenbar eine stärkere Tagesrhythmik der Kohlenhydratkonzentration in Quellblättern. Das ist ein Widerspruch zu der Literatursicht, die diurnale Regulation des Kohlenstoffmetabolismus betreffend. Nach Taiz & Zeiger (1991) sowie Geiger & Servaites (1994) hält die diurnale Regulation des Metabolismus in Quellblättern die Saccharose-Syntheserate aufrecht — sowohl am Tag (man ergänze: aus der Photosynthese) als auch in der Nacht (man ergänze: aus gespeicherter Stärke) — und sorgt so für einen gleichmäßigen Export in Richtung Senken. Wenn sich in der besagten Zeitspanne die Tagesrhythmik der Kohlenhydratkonzentration in den Blattspreiten von Quellblättern unter erhöhtem CO_2 kaum verstärkte, muß eine Tagesrhythmik an anderer Stelle vorgelegen haben. Zu denken ist dabei an die auf dem Transportweg gelegenen Blattscheiden (vgl Schnyder 1993) und die Halme, über deren grundsätzliche Funktion Schnyder (1993) schreibt: Kohlenhydratspeicherung in Halmen dient als Puffer zwischen überschüssigem Assimilatangebot der Kohlenstoffquellen und Assimilatnachfrage der Senken. Aus dem hier gewonnenen Ergebnis und Schnyder's Aussage ließe sich eine Beteiligung der Halme an der diurnalen Regulation des Kohlenstoffmetabolismus ableiten.

In dem generativem Stadium der Kornfüllung, speziell in der Phase maximaler Senkenstärke der Ähren, sahen die Verhältnisse anders aus: Es kam zu einer CO_2-bedingten Verdopplung der Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate in Fahnenblättern von 10 auf 20% TM. Dieses Resultat stimmt mehr mit der Literatursicht zur diurnalen Regulation des Kohlenstoffmetabolismus in Quellblättern (siehe oben) überein. Von der Kornfüllung weiß man zudem, daß sie nachts aus den Blattspeichern gespeist wird, und zwar mit derselben Rate wie am Tage (Schnyder 1993). Daß am Tag 69 trotz gegenüber Tag 63 halbierter Tagesstrahlungssumme eine ähnliche Konzentration wasserlöslicher Kohlenhydrate erreicht wurde (Ergebnis 2 der Kurzzusammenfassung), deutet auf eine unvollständige Leerung der Kohlenhydratspeicher in Fahnenblättern bis zum nächsten Morgen und auf eine langfristige Akkumulation (Quellen:Senken-Ungleichgewicht) hin. Dieses Ergebnis gab den Anstoß, das Verhältnis der Kohlenstoffquellen und ~senken in der Gesamtpflanze für die Behandlung A320-NF, +Düngung über den besagten Zeitraum abzuschätzen. Die Diskussion des Kapitels IV.2.4.1 erbrachte, daß in der Phase maximaler oberirdischer Trockenmassenzunahme für die Behandlung A320-NF, +Düngung wahrscheinlich eine Senken-Limitation des Wachstums vorlag.

Gleichzeitig war der Fahnenblatt-N-Gehalt in A320-NF, +Düngung niedriger als in A-NF, +Düngung. Man muß sich dabei allerdings vergegenwärtigen, daß gut die Hälfte der Abnahme maximaler N-Gehalte (-24% bezogen auf Trockenmasse) auf den gestiegenen Kohlenhydratgehalt zurückzuführen waren (-11% bezogen auf strukturelle Trockenmasse). Aufgrund der N-Abhängigkeit des Photosynthesemodells sank folglich die CO_2-Förderung der flächenbezogenen Photosynthese ab. Dieses Absinken war aber offenbar nicht ausreichend, um auch unter erhöhtem CO_2 (A320-NF, +Dgg.) ein Gleichgewicht der Kohlenstoffquellen und ~senken zu realisieren (vgl. Kapitel IV.2.4.1). Nicht auszuschließen ist darum für diese Phase eine darüber hinaus gehende Inhibition der Fahnenblattphotosynthese durch Kohlenhydratakkumulation. Aus dieser Zeit liegen aber leider keine A/c_i-Kurven für einen direkten Nachweis vor.

Nach Schnyder (1993) ist die Kohlenhydratkonzentration in Blattspreiten von Weizen während der Kornfüllung gering. Sie liegt normalerweise unterhalb von 8% der Trockenmasse. Um so ungewöhnlicher ist das hier gewonnene Ergebnis mit in Fahnenblättern gemessenen Maximalkonzentrationen wasserlöslicher Kohlenhydrate von 25% TM. Von Nie et al. (1995a) wurden allerdings ebenfalls höchste Gehalte nicht-struktureller Kohlenhydrate in Fahnenblättern gemessen. Abweichend von den hier diskutierten Ergebnissen, zeigten sich dabei jedoch die geringsten relativen Unterschiede im CO_2-Vergleich.

In Übereinstimmung mit der in Kapitel IV.2.5.2 diskutierten NAR-Erhöhung sind die unter Ozoneinfluß erhöhten Kohlenhydratgehalte zu sehen (Ergebnis 1,2 der Kurzzusammenfassung). Balaguer et al. (1995), die ebenfalls durch Ozon erhöhte Kohlenhydratkonzentrationen in Weizenblättern fanden, diskutierten dagegen als mögliche Ursache eine Beeinträchtigung der Phloembeladung durch Ozon.