V Zusammenfassung

Durch menschliche Aktivitäten sind die Konzentrationen vieler atmosphärischer Spurengase, die treibhauswirksam sind, zum Teil aber auch direkte Auswirkungen auf die Vegetation haben, deutlich angestiegen. Hier sind vor allem Kohlendioxid und troposphärisches Ozon zu nennen. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Reaktion des Kohlenstoffhaushaltes von Weizen als weltweit wichtigster Nahrungsmittel-Nutzpflanze auf diese beiden Spurengase bei unterschiedlicher Stickstoffversorgung zu untersuchen.

Dazu wurde Sommerweizen (*Triticum aestivum*) in Open-Top-Kammern unter drei CO_2-Konzentrationen (Außenluft-CO_2 = A-NF, Außenluft + 160 µmol mol^{-1} CO_2 = A160-NF und Außenluft + 320 µmol mol^{-1} CO_2 = A320-NF) und zwei Ozon-Konzentrationen (Außenluft-O_3 in Kombination mit allen drei CO_2-Stufen und 1,5fache Außenkonzentration in Kombination mit der niedrigsten = A-NF1,5 und der höchsten CO_2-Stufe = A320-NF1,5) in Topfkultur angezogen. Die N-Versorgung war entweder hoch (270 kg N ha^{-1} = +Dgg) oder niedrig (150 kg N ha^{-1} = -Dgg). Entsprechende Expositionen fanden 1994 mit den Sorten Nandu und Minaret, 1995 nur mit der Sorte Minaret statt. Als Wirkungserhebungen wurden Wachstumsanalysen, Gaswechselanalysen und Kohlenhydratanalysen durchgeführt.

Für Wachstumsanalysen wurde die Sorte Nandu 1994 bei der Erntereife geerntet. An der Sorte Minaret erfolgten 1995 wöchentliche Ernten, deren Daten für eine funktionale Wachstumsanalyse mit empirischer Modellierung für die Entwicklung der Oberirdischen Trockenmasse (TM), der relativen (RGR) und der absoluten (AGR) Wachstumsrate sowie der Sproß:Wurzel-Allometrie verwendet wurden. Die Reaktion der Kohlenstoffsenken (Halm-TM und Ähren-TM) und der Kohlenstoffquellen (Blatt-TM, Blattfläche, Blattflächenlebensdauer = LAD, spezifische Blattfläche = SLA sowie Produktivitätsrate der Blattflächeneinheit = NAR) wurde ebenfalls anhand der funktionalen Wachstumsanalyse verfolgt. Die Methodik für die Durchführung der funktionalen Wachstumsanalyse wird ausführlich dargestellt. Gaswechselanalysen wurden 1994 an Fahnenblättern beider Sorten und an Ähren der Sorte Minaret als Messungen der aktuellen Photosyntheserate unter den Aufwuchs-CO_2-Konzentrationen durchgeführt. 1995 wurden A/c_i-Kurven mit einem geschlossenen Photosynthese-Meßsystem aufgenommen, um eine mögliche Akklimation des Photosyntheseapparates an erhöhtes CO_2 zu diagnostizieren. Der Einsatz geschlossener Photosynthese-Meßsysteme für die Aufnahme von A/c_i-Kurven wird detailliert beschrieben. Anhand der A/c_i-Kurven wurde ein weithin anerkanntes mechanistisches Photosynthese-Modell parametrisiert und für die Interpretation der aktuellen Photosyntheseraten genutzt. Es wurde versucht, das Photosynthese-Modell mit einem empirischen Stomata-Modell zu kombinieren. Kohlenhydratanalysen (Wasserlösliche Kohlenhydrate, Fructane, Saccharose, Reduzierende Zucker, Stärke) wurden 1994 an Haupthalmen der Sorte Minaret vorgenommen; 1995 erfolgten die Analysen an Gewebeproben der jüngsten Blätter bzw. Fahnenblätter. Die Untersuchung der Reaktion auf verschiedenen Integrationsstufen (Gewebe, Organ, Individuum) ermöglichte es, den Zusammenhang zwischen zeitlicher Abhängigkeit der CO_2-Wachstumsförderung, Photosynthese-Akklimation und Ausbildung von Quellen:Senken-Ungleichgewichten aufzuklären.

Beim Gesamtpflanzenwachstum zeigten sich sortenspezifische Unterschiede: Die Sorte Nandu reagierte mit 40 bzw. 50% mehr oberirdischer Biomasse und Ertrag auf A320-NF gegenüber A-NF bei -Dgg bzw. +Dgg, bei Minaret zeigten sich mit 30 bzw. 50% Förderung in den Düngungsvarianten stärkere Abhängigkeiten von der N-Versorgung. Anhand der in den Expositionen erreichten AOT-Werte für Ozon hätten deutliche Biomasse- und Ertragsminderungen erwartet werden können. Die getesteten Sorten erwiesen sich jedoch als relativ resistent gegen eine Erhöhung der Ozonkonzentration. Eine Interaktion zwischen CO_2 und O_3 im Sinne eines Schutzeffektes erhöhter CO_2-Konzentrationen trat nicht auf.
Die funktionale Wachstumsanalyse führte zu einigen nicht erwarteten Befunden hinsichtlich der zeitlichen Entwicklung von Behandlungseffekten. Die TM lag anfänglich in A-NF am höchsten; eine signifikante Steigerung durch erhöhtes CO_2 fand erst mit Beginn der Kornfüllung statt. O_3 bewirkte eine zwischenzeitliche TM-Reduktion, die in der Regel erst sehr spät im Verlauf der Entwicklung

durch Ausbildung von Nottrieben kompensiert wurde. Die RGR wurde durch CO_2-Anreicherung nur temporär gefördert. Wenn allerdings die TM als Bezugsgröße für den CO_2-Effekt gewählt wurde, also gleichgroße Pflanzen verglichen wurden, ergab sich in A320-NF eine stetige und konstante Förderung der RGR gegenüber A-NF. Offensichtlich war die zeitliche Abhängigkeit der CO_2-Wachstumsförderung Folge einer natürlichen Abnahme der RGR mit zunehmender Pflanzengröße. Dieser Befund spricht zugleich gegen eine photosynthetische Akklimation an erhöhtes CO_2 bis zur Phase der Kornfüllung. Entgegen Literaturangaben blieb die AGR in A320-NF über die gesamte Vegetationsperiode erhöht.

Die Sproß:Wurzel-Allometrie der Sorte Minaret war in A-NF düngungsabhängig: Die -Dgg wies eine relative Förderung des Wurzelwachstums auf. Erhöhtes CO_2 hatte nur geringen Einfluß auf die Sproß:Wurzel-Allometrie mit einer Tendenz zur Sproßförderung in der -Dgg. Diese Ergebnisse sprechen gegen die Induktion eines Stickstoffmangels durch CO_2 vor der Blüte.

Die Kohlenstoffsenken der reifenden Pflanzen (Ähren und Körner) reagierten auf CO_2-Erhöhung mit einer vermehrten Senkenzahl: Sortenabhängig wurde mehr die Ährenzahl oder die Kornzahl pro Ähre in A320-NF gefördert. Bei der Sorte Minaret war der CO_2-Ertragszuwachs hauptsächlich auf eine größere Ährenzahl zurückzuführen. Die Sorte bestockte sich stärker, ein größerer Anteil der Halme bildete Ähren aus, der Ertragszuwachs wurde an Nebenhalmen erzielt. Die Senkenstärke der Einzelkörner — ermittelt als Tausendkorngewicht — reagierte demgegenüber bei beiden Sorten kaum auf CO_2.
Intermediär fungierten auch die Halme als Kohlenstoffsenken. In Haupthalmen fand eine Akkumulation von Fructanen statt. Die maximale Fructankonzentration wurde durch CO_2 erhöht. 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; die Auslagerung von Kohlenhydratreserven erfolgte unter CO_2-Einfluß verzögert. Der Beitrag der Halmreserven zum Haupthalmertrag — geschätzt aus den remobilisierten Kohlenhydratmengen — erfuhr durch CO_2 eine Zunahme.
Im zeitlichen Verlauf zeigten die verschiedenen Kohlenstoffsenken eine Dynamik der Senkenstärke. Für das Senkenwachstum spielte das Verhältnis von Kohlenstoff-Quellen und -Senken sowie die Konkurrenz zwischen den verschiedenen Senken eine maßgebliche Rolle. Für Halme und Ähren bestand eine Überlappung der Organentwicklung; bei Halmen gingen Wachstum, Kohlenhydrat-Einlagerung und -Remobilisierung fließend ineinander über. Der Beitrag der Halmreserven zu der Kornfüllung — ermittelt durch Aufsummieren der negativen Halm-AGR — veränderte sich CO_2-bedingt nicht. Bei hoher CO_2- und N-Versorgung war das maximale absolute Ährenwachstum (als Maß für die maximale Senkenstärke der Körner) mit +73% gegenüber der Kontrolle stärker erhöht als nach dem Zuwachs der Kornzahl zu erwarten war. Dies widerspricht Literaturangaben, nach denen die Füllungsrate der Körner senken-limitiert ist.

Die Kohlenstoffquellen zeigten eine düngungsabhängige Reaktion auf erhöhtes CO_2. In A320-NF, -Dgg profitierten die Pflanzen ausschließlich von einer 26,9%igen Erhöhung der Produktivitätsrate einer Blattflächeneinheit NAR durch CO_2. Weil die Anlage von mehr Blattfläche N-bedürftig ist, kam es nur in der hohen Stickstoffversorgung auch zu einer maßgeblichen Steigerung der Blattflächenlebensdauer LAD durch CO_2. In A320-NF, +Dgg profitierten die Pflanzen sowohl von der erhöhten LAD (+14,4%) als auch von der erhöhten NAR (+30,3%). Die mittlere 27-30%ige NAR-Steigerung korrespondiert in der Größenordnung mit den in der Literatur beschriebenen 20-75% Photosyntheseförderung bei CO_2-Verdopplung. Obwohl während der Hauptwachstumsphase die letzte Blattgeneration (Fahnenblätter) unter erhöhtem CO_2 einen niedrigeren Blatt-N-Gehalt hatte, fehlten N-Mangelsymptome in der -Dgg zum Teil und in der +Dgg ganz. Somit sprechen die Befunde eher für einen erniedrigten Stickstoffbedarf der Blätter unter erhöhtem CO_2.

Die in A320-NF, +Dgg aufgenommenen A/c_i-Kurven waren nach Wachstum unter erhöhtem CO_2 praktisch kaum verändert. Bis zum Eintritt der Kornfüllung war demnach keine Photosynthese-Akklimation eingetreten. Kernparameter des Photosynthese-Modells, die Carboxylierungseffizienz (CE) und die maximale Elektronentransportrate (J_{max}), hingen für alle untersuchten Behandlungen in

gleicher Weise linear vom Blatt-N-Gehalt ab. Da Fahnenblätter in A320-NF, +Dgg zeitweise einen reduzierten N-Gehalt besaßen, ist von einem N-bedingten Rückgang der CO_2-Förderung der Photosynthese, von einer Akklimation während der Kornfüllung, auszugehen. Ausgehend von Modellkalkulationen betrug die Photosyntheseförderung dann nicht mehr 40-75%, sondern nur noch 20-50%.
Verschiedene Resultate wiesen auf ein bestehendes Quellen:Senken-Ungleichgewicht in A320-NF, +Dgg während der Kornfüllung hin. Die Konzentration der mengenmäßig stärksten Kohlenhydratfraktion, der wasserlöslichen Kohlenhydrate, erhöhte sich in Fahnenblättern durch CO_2 und erreichte mit 20% TM doppelt so hohe Konzentrationen wie in A-NF. In der Gesamtpflanze standen sich eine gegenüber A-NF um 90% erhöhte Fahnenblattfläche mit einer 20-50% höheren Photosyntheserate und eine maximal um 73% erhöhte Senkenstärke der Ähren gegenüber. Das Übergewicht der Kohlenstoffquellen hätte zu einer direkten oder zu indirekter Photosynthese-Inhibition und Seneszenzbeschleunigung führen dürfen. Es liegen jedoch keine Hinweise auf ein verfrühtes Absinken der Gesamtblattfläche vor. Eine zeitliche Verzögerung der Blattflächen-Entwicklung und das Fehlen eines mit Kohlenhydrat-Akkumulation verbundenen SLA-Rückgangs in A320-NF deuteten vielmehr auf eine direkte Kohlenhydrat-bedingte Photosynthese-Inhibition hin, die über die N-bedingte hinausging. Entgegen Literaturangaben fanden sich keine Befunde für eine positive Akklimation, die im Wachstumskontext die einzige Anpassung an erhöhtes CO_2 darstellt. Eine Literaturübersicht zur Akklimationsproblematik ist Bestandteil der Diskussion.
In Übereinstimmung mit einer direkten Kohlenhydrat-bedingten Photosynthese-Inhibition waren die in A320-NF gemessenen Fahnenblatt-Photosyntheseraten deutlich geringer als die mit den N- und Temperaturabhängigkeiten von CE und J_{max} kalkulierten. Den Blattgaswechselmessungen zufolge war die CO_2-Förderung der Photosynthese begleitet von einem deutlichen Stomataschluß. Bedingt durch eine stomatäre Kompensation fanden sich in der -Dgg oftmals keine geringeren Photosyntheseraten als in der +Dgg. Die Atmungsprozesse der Körner prägten im wesentlichen die Ährenphotosynthese der Sorte Minaret. Lediglich in der -Dgg kam es zu einer Förderung der Ährenphotosynthese durch CO_2. Resultate der funktionalen Wachstumsanalyse sprachen für eine N-Umverteilung in Richtung Spelzen in A320-NF, -Dgg.

In mehrfacher Hinsicht reagierten Kohlenstoffquellen auf Ozon entgegen der Erwartung. Nach den A/c_i-Kurven wirkte sich Ozonbegasung in jungen Blättern nicht in einer RubisCO-Schädigung aus. Photosyntheseraten waren durch Ozon nur geringfügig reduziert, in A320-NF sogar oftmals erhöht. Blattkohlenhydratgehalte zeigten sich unter Ozoneinfluß ebenfalls erhöht. Für die Sorte Minaret bestand die Reaktion auf Ozon in einer deutlichen Reduktion der LAD. Eine Anhebung der NAR durch Ozon war für einen Großteil der Vegetationsperiode prägend. Nach den SLA-Befunden legten Weizenpflanzen unter Ozon dickere/dichtere, vermutlich stickstoffreichere Blätter an. Insgesamt stellt sich das Verhalten als Schutzreaktion vor Ozon dar. Unter Ozoneinfluß kam es ferner zu massiven Allokationsverschiebungen. Dies steht im Widerspruch zu Literaturangaben, nach denen eine Allokationsreaktion auf Ozon eine Photosyntheseschädigung voraussetzt.

Das für die Aufklärung von Zusammenhängen notwendige Scaling der Integrationsstufen des pflanzlichen Kohlenstoffhaushaltes hat in der vorliegenden Arbeit zu einem weitgehend in sich geschlossenen Bild der Weizenreaktion auf die Spurengase geführt, das mehrfach von gängigen Vorstellungen abwich.