

# Reaktion von Wildpflanzen auf CO<sub>2</sub>-Erhöhung: Fallstudien an Vertretern der Hackunkrautfluren mit unterschiedlichen CO<sub>2</sub>-Fixierungsmechanismen

Andreas Fangmeier, Ralph Petry, Katja Wulff und Hans-Jürgen Jäger

## Synopsis

Four native species of r-selection type were exposed to elevated CO<sub>2</sub> at 361, 429, 513, and 677 ppm in open-top chambers, alone and in interspecific competition. The species, at least those with C<sub>3</sub>-metabolism, reacted to CO<sub>2</sub> with increased growth and/or enhanced progress of development. In the C<sub>4</sub>-species *Amaranthus retroflexus*, CO<sub>2</sub>-fertilization was only found at favourable environmental (climatic) conditions. When grown in competition, C<sub>3</sub> species (*Chenopodium album* and *Senecio vulgaris*) outcompeted the C<sub>4</sub> species at high CO<sub>2</sub> levels as was shown by assessment of reproductive biomass production. Differences in shoot architecture development due to CO<sub>2</sub> were held responsible for this observation.

*Annuelle, CO<sub>2</sub>, Konkurrenz, Biomasse, Phänologie, Sproßarchitektur*

*Annuals, CO<sub>2</sub>, competition, biomass, phenology, shoot architecture*

## 1. Einleitung

Mit ca. 360 ppm liegt die CO<sub>2</sub>-Konzentration heute um 30 % höher als vor Beginn der Industrialisierung; gleichzeitig ist dieser Wert der höchste in den vergangenen 220.000 Jahren Erdgeschichte (JOUZEL & al. 1993). Bis zum Jahr 2100 wird mit einem weiteren Anstieg gerechnet, abhängig von der globalen ökonomischen Entwicklung bestenfalls auf 440 ppm, schlimmstenfalls (»business as usual«) auf 830 ppm (IPCC 1990, IPCC 1992). Neben den möglichen klimatischen Auswirkungen ist die Vegetation von Änderungen der atmosphärischen CO<sub>2</sub>-Konzentration als einzige Kohlenstoffquelle direkt betroffen; deutlich wird dies z.B. anhand der Tatsache, daß der C<sub>4</sub>-Metabolismus im Verlauf der Evolution als Antwort auf extrem niedrige CO<sub>2</sub>-Konzentrationen (<200 ppm) vor 65 – 25 Mio. Jahren entstanden ist (EHLERINGER & al. 1991).

Entsprechend der zentralen Rolle des CO<sub>2</sub> und der zunehmenden Aufmerksamkeit, die der »Treibhauseffekt« in der Öffentlichkeit findet, explodiert

die Zahl der Publikationen über CO<sub>2</sub>-Effekte auf die Vegetation geradezu; bis heute sind weit über 1000 Begasungsexperimente mit erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen durchgeführt worden. Die meisten dieser Untersuchungen beziehen sich allerdings auf Nutzpflanzen, oft im Hinblick auf Ertragssteigerungen (z.B. im Unterglasbau, wo dies seit Jahrzehnten gängige Praxis ist). Der Kenntnisstand über CO<sub>2</sub>-Effekte auf die natürliche Vegetation und Veränderungen im Konkurrenzgefüge von Pflanzengemeinschaften ist jedoch vergleichsweise gering. Wichtige Arbeiten sind in Tabelle 1 aufgeführt, wobei nur einige ausgewählte Beispiele zu Studien mit Modellpflanzengemeinschaften genannt wurden, aber alle drei (!) weltweit bisher durchgeführten Studien an ungestörter Vegetation am Wuchsort. Diese drei Langzeitexperimente haben zu völlig verschiedenen Ergebnissen geführt und lassen somit nur sehr begrenzt allgemeine Aussagen über die Vegetationsentwicklung unter zukünftiger CO<sub>2</sub>-Anreicherung zu.

In der vorliegenden Arbeit sollte geklärt werden, welche Effekte erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf Wildpflanzenarten mit unterschiedlicher CO<sub>2</sub>-Fixierung und auf ihre Konkurrenzkraft haben, wenn das CO<sub>2</sub> über den kompletten Entwicklungszyklus einwirken kann und in umweltrelevanten Konzentrationen und unter freilandnahen Bedingungen appliziert wird. Dazu wurden in zwei Experimenten vier bzw. drei verschiedene Vertreter der Hackunkrautgesellschaften einzeln und in Konkurrenz verschiedenen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen ausgesetzt und Wuchs, Phänologie, Sproßarchitektur und Biomasseentwicklung beobachtet.

## 2. Material und Methoden

Vier bzw. drei annuelle Arten der Hackunkrautfluren, davon eine mit C<sub>4</sub>-Metabolismus, wurden für die Experimente ausgewählt, aus Samen in einem Gewächshaus angezogen und vom Zeitpunkt kurz nach der Keimung bis zur Vollendung ihres Entwicklungszyklus in Open-top Kammern (FANGMEIER & al. 1992) unterschiedlichen CO<sub>2</sub>-Konzentrationen ausgesetzt. Alle relevanten Daten über die experimentelle Vorgehensweise sind in Tabelle 2 zusammengefaßt.

<b>a) Modellpflanzengemeinschaften</b>			
<b>Arten</b>	<b>Expositionsbedingungen</b>	<b>wichtigste Ergebnisse</b>	<b>Autoren</b>
<i>Aster pilosa</i> (C <sub>3</sub> ), <i>Andropogon virginicus</i> (C <sub>4</sub> )	Phytotron	Förderung der C <sub>3</sub> -Art	WRAY & STRAIN 1987
<i>Ambrosia artemisifolia</i> (C <sub>3</sub> ), <i>Abutilon theophrastii</i> (C <sub>3</sub> ), <i>Amaranthus retroflexus</i> (C <sub>4</sub> ), <i>Setaria faberii</i> (C <sub>4</sub> )	Gewächshauskammer	Förderung der C <sub>3</sub> -Arten	BAZZAZ & GAR BUTT 1988
26 C <sub>3</sub> -Arten + 17 C <sub>4</sub> -Arten aus der Samenbank eines Savannenbodens	Gewächshausfolien- tunnel mit CO <sub>2</sub> - Abreicherung	Förderung der C <sub>3</sub> -Arten	JOHNSON & al. 1993
Klee-Gras-Gemische: <i>Trifolium repens</i> + <i>Lolium perenne</i> , <i>Trifolium pratense</i> + <i>Festuca pratensis</i>	geschlossene, klima- kontrollierte Freilandkammern	anfänglich Förderung des Klees, nach meh- reren Schnitten Förde- rung der Gräser	OVERDIECK & FORSTREUTER 1991
Klee-Gras-Gemische: <i>Trifolium repens</i> + <i>Lolium perenne</i>	kammerloses Freiland- Expositionssystem	noch nicht veröffentlicht	BLUM 1993
<b>b) natürliche, ungestörte Vegetation am Wuchsort</b>			
Alaskische Tundra, <i>Eriophorum</i> -Arten, <i>Carex</i> -Arten, Zwergsträucher	geschlossene Freiland- Kammern, ergänzend Exposition im Phytotron	System fungierte an- fänglich als C-Senke, langfristig und in Ver- bindung mit Tempera- turerhöhung wird Tundra zu C-Quelle	OECHEL & STRAIN 1985, OECHEL & al. 1991
Salzmarsch an der Ostküste der USA (Chesapeake Bay), <i>Spartina patens</i> (C <sub>4</sub> ), <i>Scirpus olneyi</i> (C <sub>3</sub> ) u.a.	Open-top Kammern	Förderung der C <sub>3</sub> -Art, System fungiert nach 7jähriger Exposition noch als CO <sub>2</sub> -Senke, setzt aber CH <sub>4</sub> frei (DACEY & al. 1994)	DRAKE 1992, ARP & al. 1993
Prairie in Kansas, USA, <i>Andropogon gerardii</i> (C <sub>4</sub> ), <i>Sorghastrum nutans</i> (C <sub>4</sub> ), <i>Poa pratensis</i> (C <sub>3</sub> ) u.a.	Open-top Kammern	kein Nachteil für die dominierenden C <sub>4</sub> - Obergräser, z.T. För- derung der C <sub>3</sub> -Unter- gräser /-kräuter	OWENSBY & al. 1993a, OWENSBY & al. 1993b, KNAPP & al. 1994

Tab. 1

Studien mit Pflanzengemeinschaften zum Verhalten natürlicher Vegetation unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen

Tab. 1

Studies with plant communities to assess the response of natural vegetation to elevated CO<sub>2</sub> concentrations

### 3. Ergebnisse und Diskussion

#### 3.1 Wuchs und Phänologie in Monokultur

Anhand der erhobenen Wirkungskriterien lassen sich zwei prinzipielle Wirkungsweisen von CO<sub>2</sub> auf Annuelle trennen: eine Wachsförderung, verbunden mit einem Biomassezuwachs, und eine Beschleunigung des Entwicklungszyklus. In Abbildung 1 ist der zeitliche Verlauf der Wuchshöhe aus beiden Experimenten dargestellt, in Tabelle 3 die Biomasse zu den drei Ernteterminen, wobei aus Experiment 2 die Daten der Konkurrenzsituation mit 4 Individuen einer Art pro Topf verwendet wurden. *Chenopodium*

*album* reagierte mit einer deutlichen Wachsförderung, die zumindest in Experiment 1 bis zum Ende des Lebenszyklus bestehen blieb; demgegenüber bestand der Haupteffekt von erhöhtem CO<sub>2</sub> bei *Senecio vulgaris* in einer beschleunigten Entwicklung, so daß zur Zeit der Vollblüte und maximaler vegetativer Entwicklung (2. Ernte) signifikante Förderungen zu beobachten waren, die aber (mit Ausnahme der generativen Biomasse) später wieder verschwanden. Die gleiche Aussage gilt für *Euphorbia pepus*. *Amaranthus retroflexus* reagierte in Experiment 1 mit keinem der erfaßten Wirkungsparameter auf erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen, während in Experiment 2 ähnliche, z.T. sogar deutlichere Förde-

	Experiment 1	Experiment 2
<b>Arten / Artenkombinationen</b>	<i>Chenopodium album</i> (C <sub>3</sub> ), <i>Senecio vulgaris</i> (C <sub>3</sub> ), <i>Euphorbia peplus</i> (C <sub>3</sub> ), <i>Amaranthus retroflexus</i> (C <sub>4</sub> ), jeweils 3 Pflanzen pro Anzuchtgefäß	<i>Chenopodium album</i> , <i>Senecio vulgaris</i> , <i>Amaranthus retroflexus</i> , jeweils in den Kombinationen: 1 Pflanze pro Anzuchtgefäß, intraspezifische Konkurrenz: 4 Pflanzen pro Anzuchtgefäß, interspezifische Konkurrenz: 2 + 2 Pflanzen pro Anzuchtgefäß
<b>CO<sub>2</sub>-Konzentrationen</b> (Sollwert / erreichter Wert als Mittel der Expositions- periode)	Außenluft / 361 ppm Außenluft + 300 ppm / 677 ppm	Außenluft / 361 ppm Außenluft + 80 ppm / 429 ppm Außenluft + 160 ppm / 513 ppm
<b>Expositionsdauer</b>	Einsaat im Gewächshaus: 9.7.1992 Expositionsbeginn in Open-top Kammern: 3.8.1992 Expositionsende: 14.10.1992	Einsaat im Gewächshaus: 11.5.1993 Expositionsbeginn in Open-top Kammern: 2.6.1993 Expositionsende: 11.8.1993
<b>Kultur- / Expositions- bedingungen</b>	Substrat: gedämpfte Komposterde Gefäße: Töpfe mit 2,2 l Volumen optimale Wasserversorgung optimale Nährstoffversorgung Ø Temperatur: 19,85 °C Ø Feuchte: 76,9 % Strahlungssumme: 3,865 10 <sup>8</sup> J m <sup>-2</sup>	Substrat: gedämpfte Komposterde Gefäße: Töpfe mit 2,2 l Volumen optimale Wasserversorgung optimale Nährstoffversorgung Ø Temperatur: 25,58 °C Ø Feuchte: 69,4 % Strahlungssumme: 6,536 10 <sup>8</sup> J m <sup>-2</sup>
<b>Wirkungserhebungen / statistisches Design und Auswertung</b>	Wuchshöhe, Blattzahl, Seitentriebe, vegetativer und generativer Entwicklungszustand in wöchent- lichen Abständen; Biomasse bei 3 destruktiven Ernten (Blühbeginn, Vollblüte, Samenreife); Gaswechsellmessungen  Anzucht in je 4 Parallelen, Mittel- wertsvergleich mit Students t-test	Wuchshöhe, Blattzahl, Seitentriebe, vegetativer und generativer Entwicklungszustand in wöchent- lichen Abständen; Biomasse bei 3 destruktiven Ernten (Blühbeginn, Vollblüte, Samenreife), dabei getrennte Analyse der Blatt- fläche und -Masse in verschiedenen Höhenstufen Anzucht in je 4 Parallelen, 2-faktorielle Varianzanalyse mit CO <sub>2</sub> -Konzentration und Konkurrenz als unabhängigen Variablen, Mittel- wertsvergleich mit Multiple Range Test (LSD)

Tab. 2

Anzucht- und Expositionsbedingungen zur Untersuchung der  
Reaktion annualer Arten unter erhöhtem CO<sub>2</sub>

Tab. 2

Growth and exposure conditions in the experiments to  
assess the effects of elevated CO<sub>2</sub> on annual plant species

rungen auftraten wie für *Chenopodium album*. Diese unterschiedliche Reaktionsweise dürfte in erster Linie durch die abweichenden klimatischen Randbedingungen zustande gekommen sein, die während der Expositionen herrschten. Als C<sub>4</sub>-Art profitiert *Amaranthus retroflexus* nicht in Form einer erhöhten Photosyntheserate, da aufgrund der effektiven CO<sub>2</sub>-Vorfixierung auch bei den heutigen Außenkonzentrationen von ca. 360 ppm bereits CO<sub>2</sub>-Sättigung vorliegt (KIMBALL & al. 1993). Bei C<sub>4</sub>-Arten induzieren erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentrationen jedoch, genau wie bei C<sub>3</sub>-Arten, eine verringerte Stomataöffnungsweite und bedingen eine erhöhte Wassernutzungseffizienz (MORISON 1993). Diese Vorteile kommen aber erst

bei höheren Temperaturen und Einstrahlungen zum Tragen, d.h. unter Bedingungen, wie sie in Experiment 2 geherrscht haben.

Einen weiteren Beleg für die deutliche Entwicklungsbeschleunigung von *Senecio vulgaris* durch CO<sub>2</sub> bietet das Blühverhalten. In Abbildung 2 ist die prozentuale Verteilung der Blütenfraktionen entsprechend ihres Entwicklungszustandes in Abhängigkeit vom Boniturzeitpunkt und der CO<sub>2</sub>-Exposition aufgetragen, daraus läßt sich, 6 Wochen nach Anzucht, auf einen Entwicklungsvorsprung von etwa 6 Tagen unter 513 ppm CO<sub>2</sub> gegenüber 361 ppm schließen.

Neben Wuchsförderung und Beschleunigung des Entwicklungszyklus führten erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentra-

Art / Kompartiment	Experiment 1			Experiment 2		
	1. Ernte (9 - 10 Tage begast)	2. Ernte (23 - 33 Tage begast)	3. Ernte (51 - 73 Tage begast)	1. Ernte (22 Tage begast)	2. Ernte (41 Tage begast)	3. Ernte (70 Tage begast)
<i>Chenopodium album</i> , Σ oberirdische Biomasse	n.s.	+ 26 %	+ 31 %	+ 103 %	+ 37 %	n.s.
<i>Chenopodium album</i> , Biomasse Stamm und Ästchen	n.s.	+ 33 %	+ 39 %	+ 140 %	n.s.	n.s.
<i>Chenopodium album</i> , Biomasse Blätter	n.s.	n.s.	+ 15 %	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Chenopodium album</i> , generative Biomasse	n.s.	n.s.	-	+ 222 %	n.s.	n.s.
<i>Chenopodium album</i> , Wurzelbiomasse	-	-	+ 37 %	+ 188 %	n.s.	+ 31 %
<i>Senecio vulgaris</i> , Σ oberirdische Biomasse	n.s.	+ 21 %	n.s.	n.s.	+ 28 %	n.s.
<i>Senecio vulgaris</i> , Biomasse Stamm und Ästchen	n.s.	+ 24 %	n.s.	n.s.	+ 69 %	n.s.
<i>Senecio vulgaris</i> , Biomasse Blätter	n.s.	+ 19 %	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Senecio vulgaris</i> , generative Biomasse	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	+ 119 %	+ 130 %
<i>Senecio vulgaris</i> , Wurzelbiomasse	-	-	n.s.	+136 %	n.s.	n.s.
<i>Amaranthus retroflexus</i> , Σ oberirdische Biomasse	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Amaranthus retroflexus</i> , Biomasse Stamm und Ästchen	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	+ 33 %
<i>Amaranthus retroflexus</i> , Biomasse Blätter	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Amaranthus retroflexus</i> , generative Biomasse	n.s.	n.s.	-	n.s.	n.s.	+ 46 %
<i>Amaranthus retroflexus</i> , Wurzelbiomasse	-	-	n.s.	n.s.	n.s.	+ 27 %

Tab. 3

CO<sub>2</sub>-Effekte auf Biomasseparameter in Annualen (dargestellt als prozentuale Zu- oder Abnahme im Vergleich der höchsten zu niedrigsten CO<sub>2</sub>-Konzentration, d.h. 677 zu 361 ppm in Experiment 1 und 513 zu 361 ppm in Experiment 2).  
n.s. = nicht signifikant (P > 0.05), - = nicht bestimmt

tionen zu Veränderungen in der Blattanatomie und im Allokationsverhalten, allerdings nur bei den C<sub>3</sub>-Arten. Sowohl leaf weight ratio (Verhältnis von Blattgewicht zum Gesamtgewicht) als auch leaf area ratio (Verhältnis der Blattfläche einer Pflanze zu ihrer Biomasse) wurden in *Chenopodium album*, *Senecio vulgaris* und *Euphorbia peplus* durch CO<sub>2</sub> deutlich erniedrigt; ähnliche Befunde traten auch für die specific leaf area (Verhältnis zwischen Fläche und Biomasse der Blätter) auf. Das bedeutet, daß unter erhöhtem CO<sub>2</sub> weniger Blattmasse und vor allem fläche erforderlich war, um die Pflanzen mit fixiertem Kohlenstoff zu versorgen, und steht in Einklang mit anderen Untersuchungen an C<sub>3</sub>-Pflanzen (BAZZAZ 1990). Bei *Amaranthus retroflexus* war hingegen keiner der genannten Parameter durch CO<sub>2</sub> beeinflusst.

Tab. 3

CO<sub>2</sub>-effects on biomass of annual plant species (shown as percent increase or decrease of the highest compared with the lowest CO<sub>2</sub> level, respectively, i.e. 677 and 361 ppm in experiment 1, and 513 and 361 ppm in experiment 2).  
n.s. = not significant (P > 0.05), - = not determined

### 3.2 CO<sub>2</sub>-Effekte auf das Konkurrenzverhalten

Wuchs und Biomasseentwicklung unterschieden sich in interspezifischer Konkurrenz deutlich vom Verhalten in innerartlicher Konkurrenz. Für den Erfolg der Populationen annualer Arten ist in erster Linie die während des Entwicklungszyklus gebildete generative Biomasse von Bedeutung. Die Förderung oder Abnahme dieses Parameters durch CO<sub>2</sub> in Abhängigkeit von der Konkurrenzsituation ist in Abbildung 3 dargestellt. Demnach erwies sich *Chenopodium album* als konkurrenzstärkste Art; die höchsten Förderungen waren in Konkurrenz mit *Amaranthus retroflexus* zu verzeichnen. Demgegenüber erwies sich *Amaranthus retroflexus* als konkurrenzschwächste Art; sie wurde in intraspezifischer Kon-

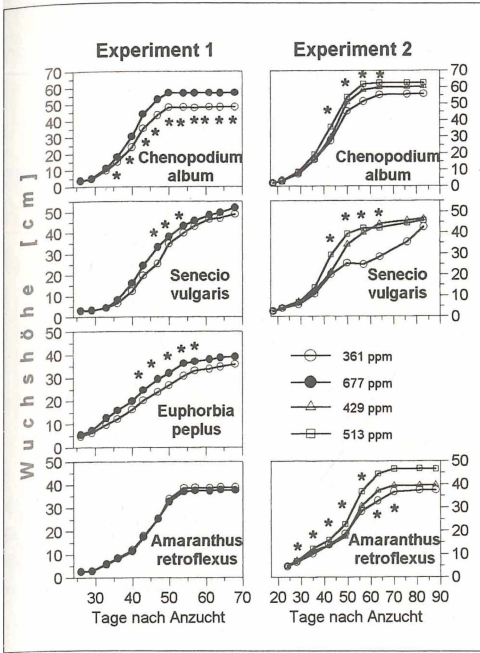


Abb. 1  
Wuchshöhenentwicklung annueller Arten in Abhängigkeit von der CO<sub>2</sub>-Konzentration. Für Experiment 2 wurden die Daten der Monokulturen (4 Individuen einer Art pro Anzuchtgefäß) verwendet. Sterne (\*) kennzeichnen signifikante Mittelwertsunterschiede am jeweiligen Boniturtermin.

Fig. 1  
Height growth of annual species at different CO<sub>2</sub> concentrations. From Experiment 2, data obtained with monocultures (4 individuals of one species per pot) were used. Stars (\*) indicate significantly different treatment means at the particular assessment dates.

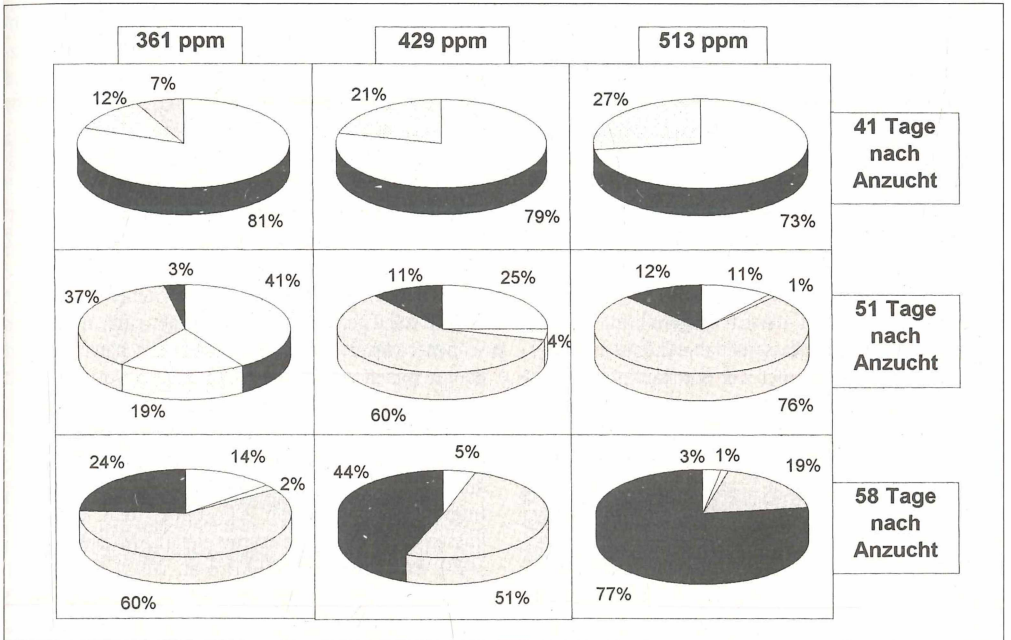


Abb. 2  
Beeinflussung der Blütenreife in *Senecio vulgaris* durch CO<sub>2</sub>. (Experiment 2, 4 Individuen pro Anzuchtgefäß).

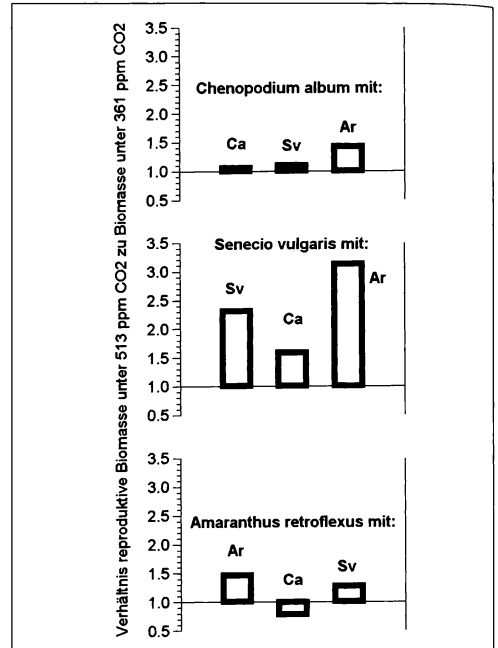
Die Schraffuren der Kreissegmente bedeuten:  
ohne Schraffur: Knospen,  
locker punktiert: volle Blüte,  
dicht gerastert: welke Blüten,  
dunkel: Samenreife.

Fig. 2  
CO<sub>2</sub> effects on flowering in *Senecio vulgaris* (Experiment 2, 4 individuals per pot)

Symbol meanings are:  
white segments: buds,  
light dots: flowering,  
dense dots: flowers withered,  
black segments: ripe seeds.

Abb.3  
**Effekte erhöhter CO<sub>2</sub>-Konzentrationen auf die reproduktive Biomasse in Abhängigkeit von der Konkurrenzsituation (Experiment 2, jeweils 2 + 2 Individuen gleicher oder unterschiedlicher Art pro Anzuchtgefäß). Ca = *Chenopodium album*, Sv = *Senecio vulgaris*, Ar = *Amaranthus retroflexus***

Fig. 3  
**Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentrations on reproductive biomass dependent on competition (Experiment 2, 2 + 2 individuals of the same or of different species per pot, respectively). Ca = *Chenopodium album*, Sv = *Senecio vulgaris*, Ar = *Amaranthus retroflexus***



kurrenz durch CO<sub>2</sub> gefördert, in Konkurrenz mit *Senecio vulgaris* weniger stark gefördert und in Konkurrenz mit *Chenopodium album* deutlich unterdrückt und konnte hier unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen (513 ppm) weniger reproduktive Biomasse bilden als unter 361 ppm.

Die Gründe für das veränderte Konkurrenzverhalten durch CO<sub>2</sub> müssen sowohl im Wurzelraum (Konkurrenz um die Ressourcen Wasser und Nährstoffe) als auch im Kronenraum (Konkurrenz um die Ressource Strahlung) zu suchen sein. Das vorliegende Experiment war nicht darauf ausgerichtet, Wurzelraumkonkurrenz zu erfassen; daher können nur Erklärungsansätze hinsichtlich der Sproßarchitektur und der Eroberung des Kronenraums gegeben werden.

Die beiden C<sub>3</sub>-Arten profitierten offensichtlich von der Möglichkeit, weniger Blattmasse bilden zu müssen, und konnten den Kronenraum unter erhöhtem CO<sub>2</sub> besser erobern. Dementsprechend zeigte *Amaranthus retroflexus* in Konkurrenz mit *Chenopodium album* und *Senecio vulgaris* mit steigendem CO<sub>2</sub> sowohl ein reduziertes Höhenwachstum (Abbildung 4) als auch einen verringerten Verzweigungsgrad (Abbildung 5). Die größere Konkurrenzkraft von *Chenopodium album* im Vergleich zu *Senecio vulgaris* könnte in der stärkeren Förderung des Höhenwachstums durch CO<sub>2</sub> in den Mischbeständen und in der stärkeren Höhenverlagerung der aktiven Blattfläche begründet sein, wie anhand von Analysen der Blattmasse und Blattfläche in verschiedenen Höhenstufen nachgewiesen werden konnte (nicht abgebildet).

Die vorliegenden Ergebnisse belegen, daß unter erhöhtem CO<sub>2</sub> gravierende Veränderungen im Konkurrenzgefüge von Pflanzengemeinschaften zu erwarten sind (BAZZAZ 1990, PATTERSON & FLINT 1990). Dafür sind sowohl die artspezifische Förderung durch CO<sub>2</sub> (Düngeeffekt) als auch Beeinflussungen der Entwicklungsgeschwindigkeit verantwortlich, wobei eine Beschleunigung, wie sie bei Annuellen (und vielen landwirtschaftlichen Kulturpflanzenarten) beobachtet wurde (BAZZAZ 1990), nicht für alle Lebensformen und Strategien eintreten muß. Für Annuelle, die an Standorte mit der Gefahr ständiger Zerstörung angepaßt sind, macht das schnellere Erreichen der Samenreife durchaus Sinn und könnte ihnen zu größeren Konkurrenzvorteilen und einer weiteren Verbreitung verhelfen.

Prognosen über die künftige Vegetationsentwicklung unter erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen sind allerdings schwierig, insbesondere aufgrund der starken Interaktionen zwischen CO<sub>2</sub>-Effekt und den Einflüssen anderer Umweltparameter (EAMUS & JARVIS 1989, BAZZAZ 1990, FIELD & al. 1992), was an der unterschiedlichen CO<sub>2</sub>-Antwort von *Amaranthus retroflexus* in Abhängigkeit von den klimatischen Bedingungen belegt werden kann. Nach wie vor muß der derzeitige Kenntnisstand hinsichtlich der Reaktion natürlicher Vegetation auf erhöhtes CO<sub>2</sub> als mangelhaft angesehen werden. Generell – und dies betrifft auch die vorliegenden Experimente – muß gefragt werden, ob die Antwort der Vegetation in fünfzig oder hundert Jahren nach einem allmählichen Anstieg der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen mit der Reaktion in heutigen Experimenten, in denen diese Werte als ab-

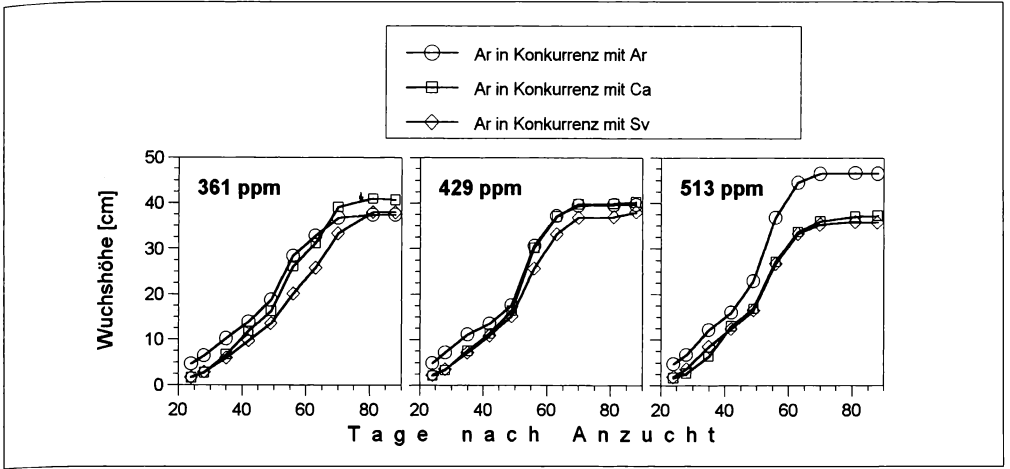


Abb. 4  
CO<sub>2</sub>-Effekte auf das Höhenwachstum von *Amaranthus retroflexus* in Abhängigkeit von der Konkurrenzsituation. Abkürzungen wie in Abb. 3.

Fig. 4  
CO<sub>2</sub> effects on height growth of *Amaranthus retroflexus* dependent on competition. Abbreviations as indicated in Fig. 3.

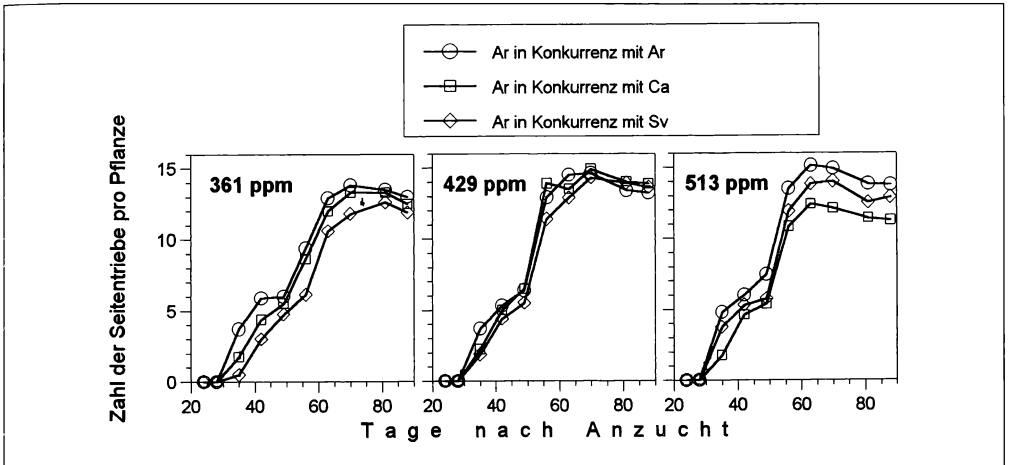


Abb. 5  
CO<sub>2</sub>-Effekte auf den Verzweigungsgrad (Anzahl der Seitentriebe) von *Amaranthus retroflexus* in Abhängigkeit von der Konkurrenzsituation. Abkürzungen wie in Abb. 3.

Fig. 5  
CO<sub>2</sub> effects on branching (number of lateral branches) of *Amaranthus retroflexus* dependent on competition. Abbreviations as indicated in Fig. 3.

rupte Erhöhung angeboten werden, übereinstimmt. Zumindest annuelle Arten haben die Chance zur Adaptation; entsprechend dürften die derzeitigen Annuellen, die seit Beginn der Industrialisierung mindestens 200 Generationen durchlebt haben, an die seitdem um 30 % gestiegenen CO<sub>2</sub>-Gehalte der Atmosphäre bereits angepaßt sein.

#### 4. Literatur

- ARP, W.J., DRAKE, B.G., POCKMAN, W.T., CURTIS, P. S. & D.F. WHIGHAM, 1993: Interactions between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> salt marsh species during four years of exposure to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. In: J. ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds.): CO<sub>2</sub> and biosphere. Dordrecht, Kluwer Academic: 133–143
- BAZZAZ, F.A., 1990: The response of natural ecosystems to the rising global CO<sub>2</sub> levels. Annual Re-

- view of Ecology and Systematics 21, 167–196.
- BAZZAZ, F.A. & K. GARBUTT, 1988: The response of annuals in competitive neighborhoods: Effects of elevated CO<sub>2</sub>. *Ecology* 69, 937–946.
- BLUM, H., 1993: The response of CO<sub>2</sub>-related processes in grassland ecosystems in a three-year field CO<sub>2</sub>-enrichment study. In: E.D. SCHULZE & H.A. MOONEY (eds.): Design and execution of experiments on CO<sub>2</sub> enrichment. Brussels: Commission of the European Communities, 367–370.
- DACEY, J.W.H., DRAKE, B.G. & M.J. KLUG, 1994: Stimulation of methane emission by carbon dioxide enrichment of marsh vegetation. *Nature* 370, 47–49.
- DRAKE, B.G., 1992: The impact of rising CO<sub>2</sub> on ecosystem production. *Water Air and Soil Pollution* 64, 25–44.
- EAMUS, D. & P.G. JARVIS, 1989: The direct effects of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial temperate trees and forests. In: M. BEGON, A.H. FITTER, E.D. FORD & A. MACFADYEN (eds.): Advances in ecological research, Vol 19. London, Academic Press: 1–55.
- EHLERINGER, J.R., SAGE, R.F., FLANAGAN, L.B. & R. W. PEARCY, 1991: Climate change and the evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis. *Trends in Ecology & Evolution* 6, 95–99.
- FANGMEIER, A., STEIN, W. & H.J. JÄGER, 1992: Advantages of an open-top chamber plant exposure system to assess the impact of atmospheric trace gases on vegetation. *Angewandte Botanik* 66, 97–105.
- FIELD, C.B., CHAPIN, F.S., MATSON, P.A. & H.A. MOONEY, 1992: Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere: A resource-based approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23, 201–235.
- IPCC (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE), 1990: Climate change. The IPCC scientific assessment. Cambridge: Cambridge University Press.
- IPCC (INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE), 1992: Climate change 1992. The supplementary report to the IPCC scientific assessment. Cambridge: Cambridge University Press.
- JOHNSON, H.B., POLLEY, H.W. & H.S. MAYEUX, 1993: Increasing CO<sub>2</sub> and plant-plant interactions: effects on natural vegetation. In: J. ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds.): CO<sub>2</sub> and biosphere. Dordrecht, Kluwer Academic: 157–170.
- JOUZEL, J., BARKOV, N.I., BARNOLA, J.M., BENDER, M., CHAPPELLAZ, J., GENTHON, C., KOTLYAKOV, V.M., LIPENKOV, V., LORJUS, C., PETIT, J.R., RAYNAUD, D., RAISBECK, G., RITZ, C., SOWERS, T., STIEVENARD, M., YIOU, F. & P. YIOU, 1993: Extending the Vostok ice-core record of palaeoclimate to the penultimate glacial period. *Nature* 364, 407–412.
- KIMBALL, B.A., MAUNEY, J.R., NAKAYAMA, F.S. & S. B. IDSO, 1993: Effects of increasing atmospheric CO<sub>2</sub> on vegetation. In: J. ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds.): CO<sub>2</sub> and biosphere. Dordrecht, Kluwer Academic: 65–75.
- KNAPP, A.K., FAHNSTOCK, J.T. & C.E. OWENSBY, 1994: Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> alters stomatal responses to variable sunlight in a C<sub>4</sub> grass. *Plant, Cell and Environment* 17, 189–195.
- MORISON, J.I.L., 1993: Response of plants to CO<sub>2</sub> under water limited conditions. In: J. ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds.): CO<sub>2</sub> and biosphere. Dordrecht, Kluwer Academic: 193–209.
- OECHEL, W.C., RIECHERS, G., LAWRENCE, W.T., PRUDHOME, T.T., GRULKE, N. & S.J. HASTINGS, 1991: Long-term in situ manipulation and measurement of CO<sub>2</sub> and temperature. *Functional Ecology* 6, 86–100.
- OECHEL, W.C. & B.R. STRAIN, 1985: Native species responses to increased atmospheric carbon dioxide concentration. In B.R. STRAIN & J.D. CURE (eds.): Direct effects of increasing carbon dioxide on vegetation. Washington, D.C., United States Department of Energy: 117–154.
- OVERDIECK, D. & M. FORSTREUTER, 1991: Carbon dioxide effects on vegetation. In: G. ESSER & D. OVERDIECK (eds.): Modern ecology: basic and applied aspects. Amsterdam, Elsevier: 623–657.
- OWENSBY, C.E., COYNE, P.I. & L.M. AUEN, 1993a: Nitrogen and phosphorus dynamics of a tallgrass prairie ecosystem exposed to elevated carbon dioxide. *Plant, Cell and Environment* 16, 843–850.
- OWENSBY, C.E., COYNE, P.I., HAM, J.M., AUEN, L.M. & A.K. KNAPP, 1993b: Biomass production in a tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Ecological Applications* 3, 644–653.
- PATTERSON, D.T. & E.P. FLINT, 1990: Implications of increasing carbon dioxide and climate change for plant communities and competition in natural and managed ecosystems. In: B.A. KIMBALL (ed.): Impact of carbon dioxide, trace gases, and climate change on global agriculture. Madison, American Society of Agronomy (ASA): 83–110.
- WRAY, S.M. & B.R. STRAIN, 1987: Competition in old-field perennials under CO<sub>2</sub>-enrichment. *Ecology* 68, 1116–1120.

#### Adressen

Dr. Andreas Fangmeier, Dipl.-Biol. Ralph Petry,  
Dipl.-Biol. Katja Wulff, Prof. Dr. Hans-Jürgen Jäger,  
Institut für Pflanzenökologie  
der Justus-Liebig-Universität Gießen  
Heinrich-Buff-Ring 38, D-35392 Gießen



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [24\\_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Jäger Hans-Jürgen, Fangmeier Andreas, Petry Ralph, Wulff Katja

Artikel/Article: [Reaktion von Wildpflanzen auf CO<sub>2</sub>-Erhöhung: Fallstudien an Vertretern der Hackunkrautfluren mit unterschiedlichen CO<sub>2</sub>-Fixierungsmechanismen 275-282](#)