

Reaktion des Wasserhaushaltes von Wildkräutern auf erhöhte CO₂-Konzentrationen der Atmosphäre

Jens Kattge, Uwe Grüters, Johannes Hoffstadt, Andreas Fangmeier und Hans-Jürgen Jäger

Synopsis

Response of water relations in nitrophilous annual species to CO₂ enrichment

Gas exchange at leaf level, and growth and transpiration at plant level were assessed in annual species with C₃ (*Chenopodium album* L. and *Senecio vulgaris* L.) or C₄ (*Amaranthus retroflexus* L.) CO₂-fixation pathway grown in open-top field chambers under ambient and elevated CO₂ and different climatic, soil water and soil nutrient conditions. All three species showed different optimization of stomatal behaviour under CO₂ enrichment according to soil water availability and potential evapotranspiration. Water use efficiency (WUE) was significantly increased by CO₂ enrichment independently from other environmental conditions in all three species. The share of increase in WUE resulting from increased photosynthesis (A) and/or from reduced stomatal conductance (g_s) differed with species and environmental conditions. *C. album* was most responsive to alterations of water supply and potential evapotranspiration, i.e. A and g_s responses to CO₂ enrichment differed most widely with changing environmental conditions in this species.

CO₂-Erhöhung, C₃, C₄, *Chenopodium*, *Senecio*, *Amaranthus*, Gaswechsel, Stomata, Photosynthese, Wasserhaushalt

CO₂ enrichment, C₃, C₄, *Chenopodium*, *Senecio*, *Amaranthus*, gas exchange, stomata, photosynthesis, water relations

1 Einleitung

Mit derzeit ca. 365 µmol mol⁻¹ haben sich die atmosphärischen CO₂-Konzentrationen seit Beginn der Industrialisierung um mehr als 30% erhöht; gleichzeitig stellen die heutigen Werte die höchsten in den vergangenen 220.000 Jahren Erdgeschichte dar (JOUZEL & al. 1993). Mit Sicherheit werden bis Ende des kommenden Jahrhunderts CO₂-Konzentrationen erreicht werden, die einer Verdoppelung der vorindustriellen Werte gleichkommen (HOUGHTON & al. 1995). Die Vegetation reagiert auf dieses erhöhte Angebot der einzigen Kohlenstoffquelle direkt (KÖRNER 1995).

Die CO₂-Assimilation stellt den wichtigsten und zentralen Prozess dar, der von veränderten CO₂-Konzentrationen betroffen wird (BOWES 1993, SAGE 1994). Die Nettophotosyntheserate (A) reagiert auf CO₂ in C₃-Arten stärker als in C₄-Arten, da die internen CO₂-Konzentrationen im Mesophyll (c_i) bei ersteren bei weitem nicht den Km-Wert der RubisCO erreichen (SAGE 1994), während C₄-Arten, die unter dem evolutiven Druck niedriger CO₂-Konzentrationen (< 200 µmol mol⁻¹) entstanden sind (EHLERINGER & al. 1991), mit der Vorfixierung über die PEP-Carboxylase einen effektiven Anreicherungsmechanismus besitzen, so daß die RubisCO substratgesättigt ist (HENDERSON & al. 1995). Wieweit C₃-Arten eine Akklimatisierung von A auf erhöhtes CO₂ zeigen, so daß anfängliche starke Förderungen wieder verschwinden, ist noch Gegenstand zahlreicher Untersuchungen (ARP 1991, REINING 1994, WEBBER & al. 1994). Unabhängig von Förderungen von A gilt für C₃- und C₄-Arten gleichermaßen, daß die Wassernutzungseffizienz der Photosynthese (WUE_{ph}) unter erhöhtem CO₂ drastisch verbessert ist (WOODWARD & al. 1991, MORISON 1993). Der Grund hierfür liegt in der Steuerung der stomatären Öffnungsweite durch c_i (MOTT 1988) und dem entsprechenden Stomatenschluß bei erhöhtem c_i.

Über eine mögliche Akklimatisierung der stomatären Reaktionen auf CO₂-Erhöhung liegen erst wenige Erkenntnisse vor. KNAPP & al. (1994) konnten in einem C₄-Gras schnellere stomatäre Reaktionen auf wechselnde Einstrahlung unter erhöhtem CO₂ beobachten. Ebenfalls wenig untersucht ist die Reaktion von Stomata auf erhöhtes CO₂ unter verschiedenen Randbedingungen hinsichtlich Wasser- oder Nährstoffversorgung.

In der vorliegenden Arbeit haben wir die ökophysiologischen Reaktionen von drei Arten der Chenopodieta (*Chenopodium album* L., *Senecio vulgaris* L. und *Amaranthus retroflexus* L.) unter CO₂-Erhöhung untersucht. Diese Arten lassen sich dem gleichen funktionalen Typ von Pflanzenarten zuordnen, nämlich annualen Wildkräutern mit hoher relativer Wachstumsrate. CO₂-Antwort und funktionale Pflanzentypen sind von mehreren Autoren miteinander in Verbindung gebracht worden (HUNT & al. 1991, 1993, POORTER & al. 1996). Uns hat interessiert, wie unterschiedlich die Reaktion von Arten innerhalb des gleichen funktiona-

len Typs ausfallen kann. Das Wachstum, die phänologische Entwicklung und das Konkurrenzgefüge in Modellpflanzengemeinschaften aus den drei genannten Arten unter erhöhtem CO_2 waren aus vorangegangenen Untersuchungen (FANGMEIER & al. 1995) bekannt. Hier hat uns interessiert, wie der Wasserhaushalt dieser Arten durch CO_2 -Erhöhung beeinflusst wird und wie flexibel die CO_2 -Antwort in Abhängigkeit von unterschiedlichen Randbedingungen ausfällt. Dazu wurden die Arten in zwei getrennten Experimenten unter limitierenden bzw. nicht-limitierenden Bedingungen hinsichtlich Bodenwasserversorgung, Nährstoffversorgung und klimatischen Randbedingungen erhöhten CO_2 -Konzentrationen ausgesetzt und Blatt-Gaswechsel (Nettophotosyntheserate A , stomatäre Leitfähigkeit g_s und Wassernutzungseffizienz der Photosynthese WUE_{Ph}) sowie Produktivität (TG), Wasserverbrauch (T) und Wassernutzungseffizienz der Produktivität (WUE_{Pp}) der Gesamtpflanze erfasst.

2 Material und Methoden

Die drei genannten Arten der Chenopodietaea (*C. album*, *S. vulgaris* und *A. retroflexus*) wurden aus Saatgut einheitlicher Populationen bekannter Herkunft im Gewächshaus bis zum Sechsstadium angezogen und dann in Open-top Freilandkammern (FANGMEIER & al. 1992) umgesetzt, wo die CO_2 -Exposition in jeweils zwei Kammerwiederholungen erfolgte. Es handelte sich um Topfkulturen in 2,2 l Töpfen mit drei bzw. zwei Pflanzen pro Topf (vgl. Tabelle 1). Um die Reaktion der Arten auf CO_2 unter verschiedenen klimatischen Randbedingungen und limitierter bzw. nicht limitierter Stickstoffversorgung zu testen, wur-

den zwei zeitversetzte Anzuchten und Expositionen durchgeführt. Angaben zu Anzucht- und Expositionsterminen sowie zu den Kulturbedingungen finden sich in Tabelle 1. In der zweiten Anzucht wurden die Pflanzen gedüngt, um eine Limitierung der Stickstoffversorgung auszuschließen, während den Pflanzen in der ersten Anzucht nur der N-Bodenvorrat aus der gedämpften Komposterde zur Verfügung stand.

An den Pflanzen wurde der Gaswechsel auf Blattebene mit einem LI-COR 6200 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -Porometer (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) an mindestens zwei (1. Anzucht) bzw. drei (2. Anzucht) Terminen während der Expositionsperiode für jede Behandlungsvariante jeweils im Tagesverlauf bestimmt (durchschnittlich 60 Messungen pro Termin und Behandlungsvariante). Die Messungen fanden jeweils an jungen, voll expandierten Blättern statt. Um im Mittel gleiche klimatische Randbedingungen für die Datensätze unter Außen- und erhöhten CO_2 -Konzentrationen zu erreichen, erfolgten die Messungen jeweils alternierend in Open-top Kammern mit unterschiedlicher CO_2 -Behandlung. Die Meßergebnisse aller Termine und Tageszeiten wurden in einem gemeinsamen Datensatz vereint. Aus den Rohdaten wurde die CO_2 -Antwort der Nettophotosyntheserate (A) in Form von Lichtsättigungskurven (A in Abhängigkeit von der photosynthetisch aktiven Strahlung PAR) ermittelt. Da unter Freilandbedingungen aufgrund der Variabilität weiterer Umweltfaktoren Lichtsättigungskurven nicht direkt abgeleitet werden können, wurden die Datensätze für A Grenzlinienanalysen (WEBB 1972, JARVIS 1976) unterzogen. Für die Daten der stomatären Leitfähigkeit (g_s) und des Wassernutzungskoeffizienten der Photosynthese WUE_{Ph} wurden mittels zweifaktorieller Varianzanalysen der Einfluß von CO_2 -Behandlung und Anzuchtbedingungen sowie mögliche Interaktionen ermittelt.

Tab. 1

Anzucht- und Expositionstermine, Kulturbedingungen sowie klimatische Charakterisierung und CO_2 -Konzentrationen während der Exposition von Arten der Chenopodietaea in Open-top Freiland-Kammern (OTC).

Table 1

Sowing dates and exposure duration, culture conditions, and climatic variables and CO_2 concentrations during exposure of Chenopodietaea species in open-top field chambers (OTC).

	1. Anzucht	2. Anzucht
Aussaattermin	09.05.1995	11.07.1995
Substrat	gedämpfte Komposterde	
Pflanzen pro Topf (jeweils 2.200 cm ³ Topfvolumen)	3	3 (bei <i>C. album</i> nur 2)
Expositionsbeginn in OTC	16.06.1995	07.08.1995
Expositionsende und Ernte: <i>C. album</i>	26.07.1995	22.09.1995
<i>S. vulgaris</i>	27.07.1995	16.09.1995
<i>A. retroflexus</i>	28.07.1995	19.09.1995
Bodenwassergehalt nach abendlichem Giessen	44 Vol. %	70 Vol. %
Düngung (NPK-Volldünger, verteilt auf 5 gleichgroße Gaben während der Expositionsperiode)	keine	500 mg N/Topf
mittlere Temperatur in OTC (8:00 - 20:00 Uhr)	27,7 °C	23,8 °C
mittlere rel. Feuchte in OTC (8:00 - 20:00 Uhr)	63,4 %	70,6 %
CO_2 -Konzentrationen Kontrolle	400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$	400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$
erhöhtes CO_2	715 $\mu\text{mol mol}^{-1}$	715 $\mu\text{mol mol}^{-1}$

Der Wasserverbrauch des Pflanzenbestandes eines Topfes wurde durch tägliche Wägung bei Einbruch der abendlichen Dämmerung bestimmt. Zur getrennten Erfassung der Evaporation aus dem Boden dienten Töpfe mit gleichem Substrat, in die Pflanzenattrappen aus Holzstäbchen und Papier mit gleicher Sproßarchitektur und Blattfläche wie die lebenden Bestände »gepflanzt« waren. Nach der Wägung der Töpfe wurde der Bodenwassergehalt auf jeweils 44% (1. Anzucht) bzw 70% (2. Anzucht) Bodenwassergehalt eingestellt. Die Bestimmung des Bodenwasserpotentials erfolgte mit Tensiometern.

Am Ende der Expositionsperiode wurden die Pflanzen geerntet, in Wurzeln, Sproßachsen, Blätter und Blüten bzw. Früchte fraktioniert, bei 70 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen. Diese Daten dienten gemeinsam mit dem kumulativen Wasserverbrauch zur Berechnung der Wassernutzungseffizienz der Produktivität (WUE_{Pt}). Die Daten der Produktion und der WUE_{Pt} wurden zweifaktoriellen Varianzanalysen (CO₂ und Anzuchtbedingungen als unabhängige Variablen) auf Basis der Kammermittelwerte unterzogen.

3 Ergebnisse und Diskussion

Expositionsbedingungen

Die in den OTC erreichten durchschnittlichen CO₂-Konzentrationen waren während beider Expositionsperioden mit 400 (Kontrolle) und 715 (erhöhtes CO₂) µmol mol⁻¹ identisch (Tabelle 1). Die klimatischen und Kultur-Bedingungen der beiden Anzuchten unterschieden sich demgegenüber (gewollt) deutlich voneinander (vgl. Tabelle 1). Während der ersten Expositions-

periode lagen die Temperaturen im 12 Stunden-Tagesmittel fast 4 °C höher als in der zweiten Periode; die Luftfeuchte war 7% niedriger. Gleichzeitig wurde die Bodenwasserversorgung in der ersten Anzucht bewußt niedriger gehalten als in der zweiten Periode. Die Bodennährstoffversorgung war im ersten Versuch im Mangelbereich (darauf lassen Ergebnisse von Stickstoffanalysen im Pflanzenmaterial schließen, die hier nicht aufgeführt sind), während die zusätzlich mit 500 mg N pro Topf gedüngten Pflanzen aus der zweiten Anzucht keine Mangelsymptome aufwiesen. Die Wuchsbedingungen während der ersten Anzucht lassen sich somit als limitierend (hohe Temperaturen, hohes Wasserdampf-sättigungsdefizit der Luft (VPD), geringe Bodenwasserversorgung, Stickstoffmangel) charakterisieren, während die Pflanzen in der zweiten Anzucht unter günstigeren Bedingungen aufwuchsen.

Reaktionen auf der Ebene des Blattgaswechsels

Die Nettophotosyntheserate A reagierte in allen Arten sowohl auf das CO₂-Angebot als auch auf die Expositionsbedingungen. Dies geht aus den Lichtsättigungskurven hervor. Am Beispiel von *S. vulgaris* sind der gesamte Datensatz und die daraus abgeleiteten Lichtsättigungskurven (Grenzlinien) in Abbildung 1 für die erste Anzucht dargestellt. Diese Methode empirischer Modellierung ist immer dann sinnvoll, wenn die Abhängigkeit einer Meßgröße von einem unter mehreren beeinflussenden Umweltfaktoren beschrieben werden soll (WEBB 1972, JARVIS 1976, GRÜTERS & al. 1995). Sämtliche so erhaltenen Funktionen für die Lichtabhängigkeit von A finden sich in Abbildung 2, die bei den Regressionsrechnungen ermittelten Konstanten der Funktion sind in Tabelle 2 aufgeführt.

Tab. 2
Berechnung der Grenzlinien für Lichtsättigungskurven mit dem Regressionsmodell: $y = a e^{bx} + c$.

Table 2
Boundary line estimation for light saturation curves with the model: $y = a e^{bx} + c$.

Art / Species	Anzucht Nr./ Trial no.	CO ₂ µmol mol ⁻¹	berechnete Konstanten/ calculated constants				Anzahl der Datenpunkte für die Grenzlinie/ Number of data used for the boundary line
			a	b	c	R ²	
<i>C. album</i>	1	400	-30,09	-0,954 10 ⁻³	28,52	0,977	17
	1	715	-21,20	-2,250 10 ⁻³	20,69	0,975	16
	2	400	-29,07	-2,251 10 ⁻³	27,85	0,987	44
	2	715	-43,59	-2,007 10 ⁻³	39,82	0,994	31
<i>S. vulgaris</i>	1	400	-19,44	-3,215 10 ⁻³	17,36	0,981	18
	1	715	-28,03	-2,572 10 ⁻³	27,87	0,983	15
	2	400	-25,30	-1,903 10 ⁻³	24,16	0,980	21
	2	715	-36,65	-1,725 10 ⁻³	34,95	0,972	34
<i>A. retroflexus</i>	1	400	-33,75	-1,614 10 ⁻³	31,43	0,979	41
	1	715	-30,04	-2,629 10 ⁻³	27,31	0,946	43
	2	400	-35,21	-4,781 10 ⁻³	29,39	0,985	34
	2	715	-48,60	-3,685 10 ⁻³	38,10	0,983	68

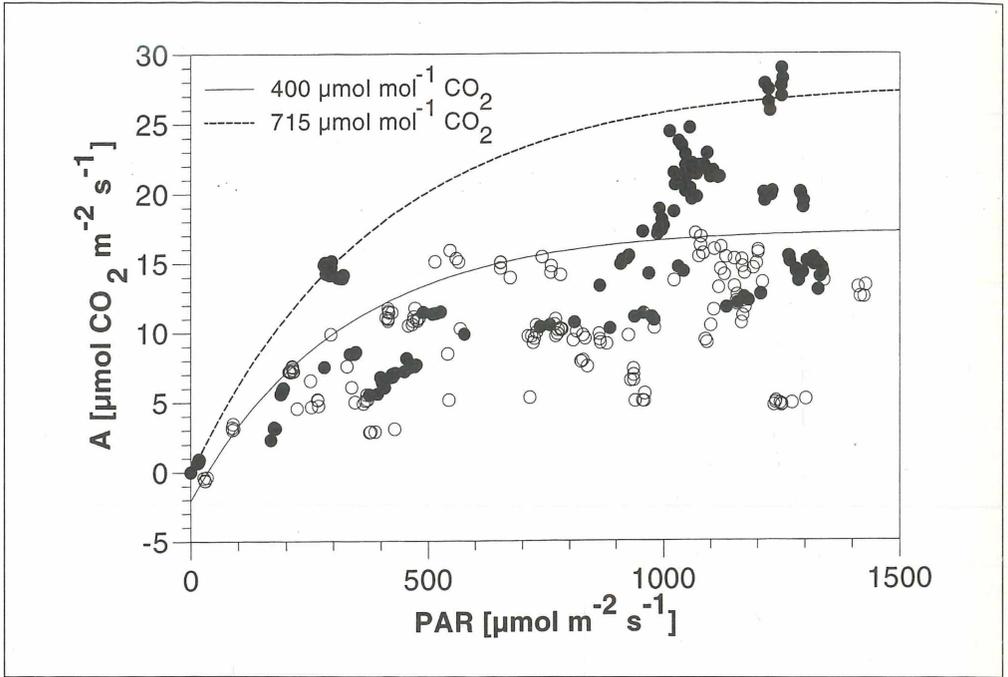


Abb. 1

Bildung von Grenzlinien für die Abhängigkeit der Nettophotosyntheserate (A) von der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) am Beispiel von *S. vulgaris* bei der ersten Anzucht. Aus den Datensätzen der beiden CO₂-Behandlungen wurden die Maxima für A in Klassen von PAR (Klassenbreite in Abhängigkeit von der Beschaffenheit des Datensatzes) gewählt und die verbliebenen Datenpaare einer Regression nach der Gleichung $y = a e^{bx} + c$ unterzogen. Neben den Grenzlinien sind die Originaldaten gezeigt (offene Symbole: 400 μmol mol⁻¹ CO₂, geschlossene Symbole: 715 μmol mol⁻¹ CO₂).

Fig. 1

Construction of boundary lines for the response of net photosynthesis A to photosynthetic radiation (PAR) for *S. vulgaris* at the first trial. Maxima of A were extracted for different classes of PAR (width of classes depending on the data set) for the two CO₂ treatments, respectively. The remaining data were subjected to regression analyses following the equation $y = a e^{bx} + c$. Boundary lines and original data (open symbols: 400 μmol mol⁻¹ CO₂, closed symbols: 715 μmol mol⁻¹ CO₂) are shown.

A in *S. vulgaris* reagierte in beiden Anzuchten etwa gleich stark auf CO₂-Erhöhung. Unter Lichtsättigung lagen die Photosyntheseraten in der zweiten Anzucht (unter nicht-limitierenden Bedingungen) höher als in der ersten Anzucht. In der zweiten Anzucht zeigte auch die C₄-Art *A. retroflexus* eine Förderung von A durch erhöhtes CO₂. In der ersten Anzucht war demgegenüber kein deutlicher CO₂-Effekt (zumindest unter Lichtsättigung) zu beobachten. Dies galt auch für *C. album*. In dieser Art, die in der zweiten Anzucht sehr deutlich auf CO₂ reagierte, waren die stärksten Unterschiede der CO₂-Antwort von A zwischen erster und zweiter Anzucht, d.h. die stärksten Interaktionen zwischen CO₂ und sonstigen Randbedingungen, zu beobachten.

Die Reaktionsbreite auf die Behandlungen der stomatären Leitwerte g_s unterschied sich ebenfalls deutlich innerhalb der drei untersuchten Arten. In

Tabelle 3 sind die durchschnittlichen g_s-Werte aller Behandlungen aufgeführt. Stomata sprechen – direkt und indirekt – auf eine Vielzahl von Umweltfaktoren (PAR, Lufttemperatur T, Wassersättigungsdefizit der Luft VPD, Bodenwasserversorgung) an. Das Zugrundelegen der Durchschnittswerte erschien sinnvoll, da sich die Datensätze der einzelnen Arten und Anzuchten hinsichtlich der klimatischen Bedingungen (PAR, T, VPD) für die beiden CO₂-Behandlungen jeweils nicht signifikant unterschieden und die Bodenwasserversorgung auf jeweils gleiche Werte eingestellt war.

In *S. vulgaris* war die Reaktionsbreite der Stomata am geringsten. In keiner der beiden Anzuchten war – im Gegensatz zu den Annahmen (z.B. ALLEN 1990, MURRAY 1995) – eine signifikante Erniedrigung der mittleren Leitwerte unter erhöhtem CO₂ zu verzeichnen. Die Anzuchtbedingungen

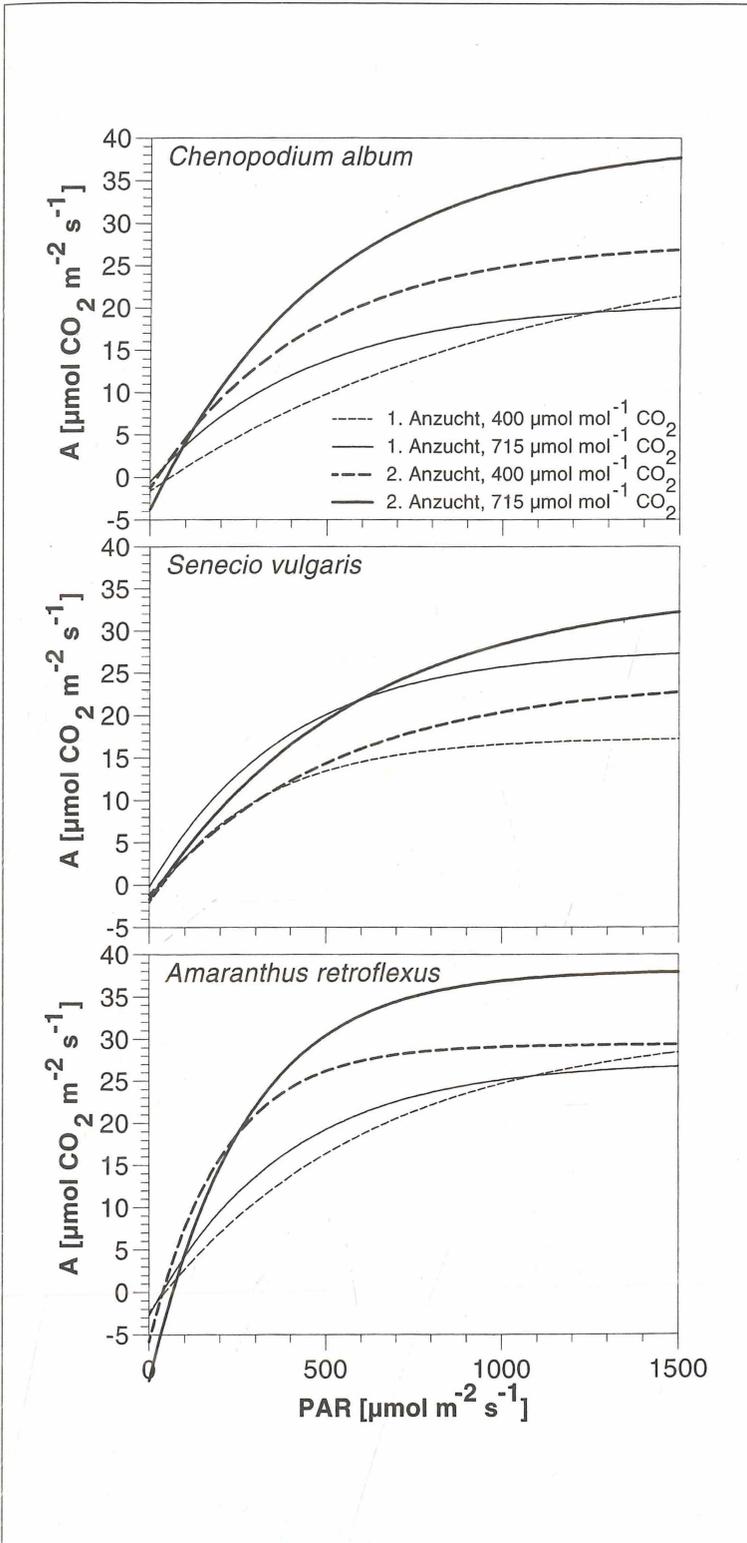


Abb. 2
Grenzl意思 für die Abhängigkeit von A von PAR für alle drei untersuchten Arten. Die Konstanten der Regressionsgleichungen sind in Tabelle 2 aufgeführt.

Fig. 2
Boundary lines for the response A to PAR for the three species under investigation. Constants of the regression equations are given in Table 2.

Tab. 3

Auswirkungen von CO₂ auf den stomatären Leitwert g_s (in mol H₂O m⁻² s⁻¹) und den Wassernutzungskoeffizienten der Photosynthese WUE_{ph} (in μmol CO₂ pro mmol H₂O) unter verschiedenen Expositionsbedingungen. Angaben zur Signifikanz beruhen auf zweifaktoriellen Varianzanalysen mit CO₂-Behandlung und Anzuchtperiode als unabhängigen Variablen (n.s.: nicht signifikant, P > 0.05).

Art / Species	Anzucht / Trial	CO ₂ μmol mol ⁻¹	g _s /WUE _{ph}	Veränderung durch erhöhtes CO ₂ / Effect of CO ₂ enrichment	Significance (P values)		
					CO ₂	Anzu./ Trial	Interaktion/ Interaction
A) Stomatärer Leitwert g_s / stomatal conductance g_s							
<i>C. album</i>	1	400	0,1496	- 44,0 %	< 0,001	< 0,001	< 0,001
	1	715	0,0838				
	2	400	0,5728	- 29,1 %			
	2	715	0,4064				
<i>S. vulgaris</i>	1	400	0,2452	- 11,3 %	n.s.	< 0,001	n.s.
	1	715	0,2175				
	2	400	0,3611	+ 3,8 %			
	2	715	0,3750				
<i>A. retroflexus</i>	1	400	0,1697	- 25,5 %	< 0,001	n.s.	n.s.
	1	715	0,1264				
	2	400	0,1906	- 31,1 %			
	2	715	0,1313				
B) Wassernutzungskoeffizient WUE_{ph} / water use efficiency WUE_{ph}							
<i>C. album</i>	1	400	2,1150	+ 63,7 %	< 0,001	0,014	n.s.
	1	715	3,4627				
	2	400	2,3329	+ 62,4 %			
	2	715	3,7881				
<i>S. vulgaris</i>	1	400	2,0152	+ 39,3 %	< 0,001	< 0,001	n.s.
	1	715	2,8069				
	2	400	3,0365	+ 39,4 %			
	2	715	4,2325				
<i>A. retroflexus</i>	1	400	4,2566	+ 31,9 %	< 0,001	< 0,001	0,005
	1	715	5,6155				
	2	400	6,4421	+ 41,9 %			
	2	715	9,1430				

Table 3

Effects of CO₂ on stomatal conductance g_s (mol H₂O m⁻² s⁻¹) and instantaneous water use efficiency WUE_{ph} (μmol CO₂ per mmol H₂O) at different exposure conditions. Statements on significance are based on two-way analysis of variance with CO₂ treatment and exposure period as independent variables (n.s.: not significant, P > 0.05).

wirkten sich auf g_s von *S. vulgaris* insofern aus, daß in der zweiten Anzucht im Mittel 59% höhere Leitwerte gemessen wurden. Demgegenüber profitierte *A. retroflexus* in beiden Anzuchten in Form verringerter Stomataöffnung (-26 bzw. -31%) von erhöhten CO₂-Konzentrationen. Die Anzuchtbedingungen hatten keinen signifikanten Einfluß auf g_s. *C. album* wies die größte Plastizität der Stomatareaktion auf die Behandlungen auf. Die durchschnittlichen g_s-Werte waren in der zweiten Anzucht um den Faktor 4,2 erhöht. Erhöhtes CO₂ führte jeweils zu signifikanten Reduktionen der stomatären Leitwerte, wobei einzig in *C. album* Interaktionen zwischen Anzuchtbedingungen und CO₂-Antwort zu beobachten waren.

Aus den genannten Reaktionen von A und g_s auf die Behandlungen läßt sich der Effekt auf WUE_{ph} bereits ableiten. Die Mittelwerte, basierend

auf allen Gaswechselmeßdaten, sind ebenfalls in Tabelle 3 aufgeführt. Alle Arten profitierten erwartungsgemäß (WOODWARD & al. 1991, MORISON 1993) in Form deutlich verbesserter Wassernutzungskoeffizienten der Photosynthese (WUE_{ph}) von erhöhtem CO₂. Der deutlichste CO₂-Effekt unter allen drei Arten trat in *C. album* auf (Verbesserung der WUE_{ph} um 63%), und zwar völlig identisch in den beiden Anzuchten. Auch in der zweiten C₃-Art des Experiments, *S. vulgaris*, war die Veränderung von WUE_{ph} durch CO₂ in beiden Anzuchten identisch, die Höhe des CO₂-Effektes mit 39%iger Verbesserung von WUE_{ph} aber deutlich niedriger als für *C. album*. *A. retroflexus* profitierte hinsichtlich der WUE_{ph} weniger stark von CO₂-Erhöhung als die C₃-Arten. Einzig in *A. retroflexus* wurde eine Interaktion zwischen Anzuchtbedingungen und CO₂-Effekt auf WUE_{ph} beobachtet.

Reaktionen auf der Ebene der Gesamtorganismen

Die in den beiden Anzuchten bis zum Ende der Expositionsperioden erreichten Biomassen der Arten sind in Tabelle 4 aufgeführt. In *C. album* lag die Förderung der Produktion als integrierende Größe über die gesamte Wuchsperiode durch CO₂ in der ersten Anzucht bei + 25%, in der zweiten Anzucht bei + 15%; diese CO₂-Effekte waren statistisch aber nicht signifikant. Die großen Unterschiede der Biomassen zwischen erster und zweiter Ernte spiegeln die limitierenden Bedingungen wider, denen die Pflanzen während der ersten Anzucht ausgesetzt waren. In *S. vulgaris* wirkten sich die Expositionsbedingungen ebenfalls auf die Biomasseakkumulation aus. Die Förderungen durch CO₂ (+ 13% in der ersten und + 23% in der zweiten Anzucht) waren statistisch signifikant. *A. retroflexus* reagierte mit ca. 10% Förderung schwächer als die C₃-Arten auf erhöhtes CO₂, die un-

terschiedlichen Anzuchtbedingungen führten aber auch hier zu signifikanten Veränderungen der Trockengewichte.

Der kumulative Wasserverbrauch der Pflanzen wurde von CO₂-Konzentration und Anzuchtbedingungen beeinflusst (Abbildung 3). In *C. album* spiegelte sich die starke Reaktion der Stomata in der ersten Anzucht im zunächst identischen, später (ab dem 20. Tag nach Expositionsbeginn) deutlich geringeren Wasserverbrauch der Pflanzen wider. Im Gegensatz dazu führte die schnellere Biomasseakkumulation unter 715 μmol mol⁻¹ CO₂ bei den weniger stark erniedrigten stomatären Leitwerten in der zweiten Anzucht zu einem anfangs erhöhten und erst sehr spät leicht verringerten kumulativen Wasserverbrauch. *S. vulgaris* reagierte in der ersten Anzucht aufgrund leicht verringerteter stomatärer Leitwerte bei gleichzeitig noch geringerem Produkti-

Tab. 4
Auswirkungen von CO₂ auf die Biomasseproduktion TG (in g TG pro Pflanze) und den Wassernutzungskoeffizienten der Produktion WUE_{Pr} (in g TG pro kg H₂O) unter verschiedenen Expositionsbedingungen.
Angaben zur Signifikanz beruhen auf zweifaktoriellen Varianzanalysen mit CO₂-Behandlung und Anzuchtperiode als unabhängigen Variablen (n.s.: nicht signifikant, P > 0.05).

Table 4
Effects of CO₂ dry matter production TG (g DM per plant) and water use efficiency of production WUE_{Pr} (g DM per kg H₂O) at different exposure conditions.
Statements on significance are based on two-way analysis of variance with CO₂ treatment and exposure period as independent variables (n.s.: not significant, P > 0.05).

Art / Species	Anzucht / Trial	CO ₂ μmol mol ⁻¹	TG/WUE _{ph}	Veränderung durch erhöhtes CO ₂ / Effect of CO ₂ enrichment	Significance (P values)		
					CO ₂	Anzu./ Trial	Interaktion/ Interaction
A) Biomasseproduktion TG / dry matter production TG							
<i>C. album</i>	1	400	15,33	+ 24,8 %	n.s.	0,001	n.s.
	1	715	19,13				
	2	400	48,87	+ 14,6 %			
	2	715	56,02				
<i>S. vulgaris</i>	1	400	13,22	+ 12,9 %	0,018	< 0,001	n.s.
	1	715	14,92				
	2	400	36,72	+ 22,7 %			
	2	715	45,04				
<i>A. retroflexus</i>	1	400	16,94	+ 11,4 %	n.s.	< 0,001	n.s.
	1	715	18,87				
	2	400	46,22	+ 10,9 %			
	2	715	51,26				
B) Wassernutzungskoeffizient der Produktion WUE_{Pr} / water use efficiency WUE_{Pr}							
<i>C. album</i>	1	400	2,85	+ 48,8 %	0,023	0,029	n.s.
	1	715	4,24				
	2	400	4,16	+ 25,0 %			
	2	715	5,20				
<i>S. vulgaris</i>	1	400	2,47	+ 17,4 %	0,020	< 0,001	n.s.
	1	715	2,90				
	2	400	4,50	+ 15,6 %			
	2	715	5,20				
<i>A. retroflexus</i>	1	400	5,92	+ 25,2 %	0,019	0,020	n.s.
	1	715	7,41				
	2	400	7,39	+ 17,6 %			
	2	715	8,69				

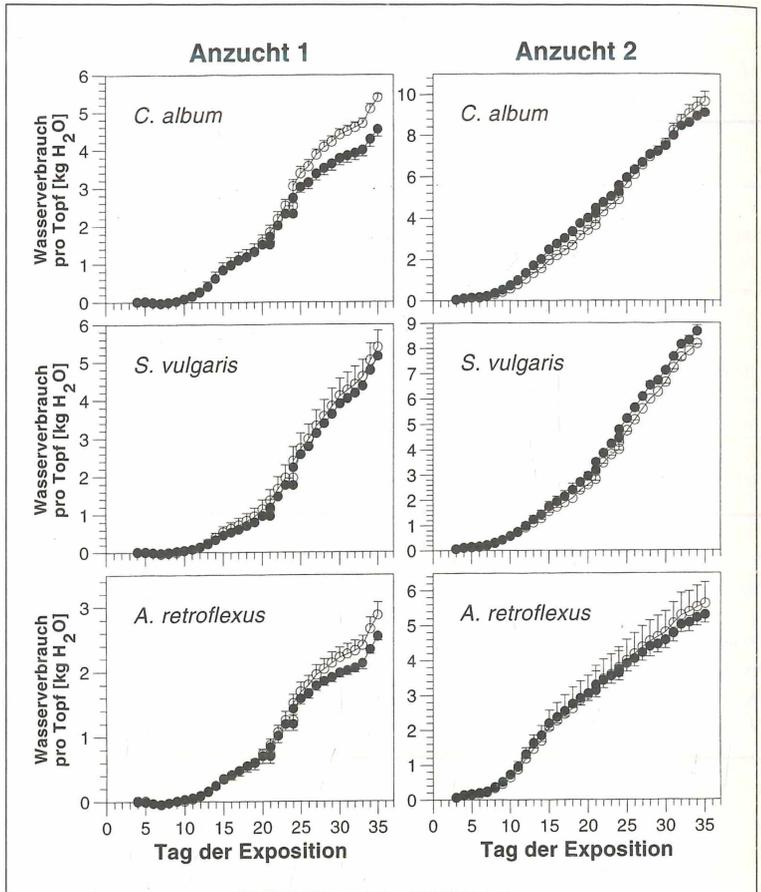


Abb. 3
Kumulativer täglicher Wasserverbrauch der drei untersuchten Arten im Verlauf der Expositionsperioden.
○: $400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$
●: $715 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

Fig. 3
Cumulative daily water consumption of the three species under investigation during the exposures.
○: $400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$
●: $715 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$.

vitätszuwachs unter erhöhtem CO_2 mit reduziertem kumulativen Wasserverbrauch. In der zweiten Anzucht mündete der höhere Biomassezuwachs bei gleichzeitig nahezu unveränderten g_s -Werten in einem vermehrten Bestandeswasserverbrauch unter $715 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$. In *A. retroflexus* war der kumulative Wasserverbrauch durch CO_2 -Erhöhung in der ersten Anzucht deutlich, in der zweiten Anzucht aufgrund vermehrter Produktion weniger deutlich, verringert.

Die Wassernutzungseffizienz der Produktivität (WUE_{Pr}) reagierte ähnlich wie WUE_{Ph} auf die Behandlungen (Tabelle 4). In *C. album* wurde WUE_{Pr} in der ersten Anzucht durch erhöhtes CO_2 um 49%, in der zweiten Anzucht um 25% verbessert. Die im Vergleich mit *C. album* deutlich geringere Reaktion von WUE_{Ph} in *S. vulgaris* spiegelt sich in der geringeren CO_2 -Antwort von WUE_{Pr} (+17% in der ersten und +16% in der zweiten Anzucht) wider. In ähnlicher Größenordnung lagen die Werte für *A. retroflexus* (CO_2 -Effekt auf WUE_{Pr} +25% in der ersten und +18% in der zweiten Anzucht).

Alle drei untersuchten Arten zeigten in Abhängigkeit von den Randbedingungen eine plastische Antwort auf erhöhtes CO_2 . Je nachdem, wie groß die Gefahr eines angespannten Wasserhaushaltes der Pflanzen aufgrund der Unterschiede hinsichtlich Bodenwasserversorgung und potentieller Evapotranspiration in den beiden Anzuchten war, wurde die in jedem Fall deutlich verbesserte WUE_{Ph} unter erhöhtem CO_2 entweder durch Optimierung des Wasserhaushaltes oder durch Optimierung der Produktion erreicht. WUE_{Ph} und WUE_{Pr} reagierten dabei mit bemerkenswerter Konstanz auf CO_2 , unabhängig oder nahezu unabhängig von den sonstigen Umweltfaktoren. Auffallend ist eine Parallelität zwischen der stomatären Antwort auf Wasserversorgung und CO_2 im Vergleich der beiden C_3 -Arten, *C. album* und *S. vulgaris*. *S. vulgaris* erwies sich im Experiment als vergleichsweise hydrolabile Art, bei der öfters Turgeszenzverluste in den Nachmittagsstunden heißer Tage beobachtet werden konnten. Dies spiegelt sich in den sehr ähnlichen g_s -Werten aus der ersten und zweiten Anzucht wider. *S. vulgaris* reagierte auch auf CO_2 -

Veränderung kaum oder doch zumindest deutlich weniger als die anderen beiden Arten. *C. album* war demgegenüber als hydrostabile Art einzustufen; dies belegen die großen Unterschiede der g_s -Werte zwischen der ersten (max. 0,4 mol H₂O m⁻² s⁻¹) und der zweiten Anzucht (max. 1,2 mol H₂O m⁻² s⁻¹). Gleichzeitig traten – im Vergleich zu *S. vulgaris* – sehr große Unterschiede in der stomatären CO₂-Antwort zwischen den beiden Anzuchten auf. Offensichtlich besteht in *C. album* eine weite Spanne möglicher Anpassungen an verschiedene Konstellationen von Umweltbedingungen unter erhöhtem CO₂.

Mögliche Akklimatisierungen an erhöhtes CO₂ sind in C₄-Arten weit weniger intensiv untersucht worden als in C₃-Arten. Untersuchungen von KNAPP & al (1993) deuten aber auf mögliche positive Akklimatisierung in C₄-Gräsern, und HENDERSON & al. (1995) postulieren für C₄-Arten eine große Plastizität und Anpassungsfähigkeit bei weiterem CO₂-Anstieg. Unsere Ergebnisse an *A. retroflexus* belegen die Plastizität der CO₂-Antwort dieser Species.

Wirkungskriterien wurden in unserer Studie auf den Ebenen »Blatt« und »Pflanze« erhoben. Die Ergebnisse deuten in die gleiche Richtung; ein »Upscaling« (JARVIS 1995) ist aber mit dem Ansatz nicht durchführbar, sondern benötigt ein mechanistisches Modell. Die Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß unter erhöhtem CO₂ – trotz steigender Biomasse – der Wasserverbrauch bzw. die Bestandesevapotranspiration erniedrigt sein kann, was Konsequenzen für die Bodenfeuchte, die Mineralisation und den Wasserkreislauf zumindest auf regionaler Ebene haben kann (FIELD & al. 1995). Festzuhalten bleibt, daß die Variabilität der Antwort sowohl der verschiedenen Arten als auch der einzelnen Arten unter verschiedenen Bedingungen für Reaktionen im Freiland noch einige Überraschungen erwarten läßt, die mit Modellen nicht notwendigerweise vorhergesagt werden können. So reagierte *Carex flacca* im Modellversuch in Monokultur kaum auf CO₂-Erhöhung, war aber im Freilandexperiment unter allen vorkommenden Arten diejenige mit dem stärksten Biomassezuwachs (KÖRNER 1995).

Literatur

- ALLEN, L.H., 1990: Plant responses to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants. – J. Environ. Qual. 19: 15–34.
- ARP, W.J., 1991: Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. – Plant Cell Environ. 14: 869–875.
- BOWES, G., 1993: Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂. – Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 44: 309–332.
- EHLERINGER, J.R., R.F. SAGE, L.B. FLANAGAN & R.W. PEARCY, 1991: Climate change and the evolution of C₄ photosynthesis. – Trend. Ecol. Evolut. 6: 95–99.
- FANGMEIER, A., W. STEIN & H.-J. JÄGER, 1992: Advantages of an open-top chamber plant exposure system to assess the impact of atmospheric trace gases on vegetation. – Angew. Bot. 66: 97–105.
- FANGMEIER, A., R. PETRY, K. WULFF & H.-J. JÄGER, 1995: Reaktion von Wildpflanzen auf CO₂-Erhöhung: Fallstudien an Vertretern der Hackenkräutfluren mit unterschiedlichen CO₂-Fixierungsmechanismen. – Verh. Ges. Oekologie 24: 275–282.
- FIELD, C.B., R.B. JACKSON & H.A. MOONEY, 1995: Stomatal responses to increased CO₂: implications from the plant to the global scale. – Plant Cell Environ. 18: 1214–1225.
- GRÜTERS, U., A. FANGMEIER & H.-J. JÄGER, 1995: Modelling stomatal responses of spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Turbo) to ozone and different levels of water supply. – Environ. Pollut. 87: 141–149.
- HENDERSON, S., P. HATTERSLY, S. VON CAEMMERER & C.B. OSMOND, 1995: Are C₄ pathway plants threatened by global climatic change? – In SCHULZE, E.D. & M.M. CALDWELL (eds), Eco-physiology of photosynthesis. – Springer, Berlin: 529–549.
- HOUGHTON, J.J., L.G. MEIRO FILHO, B.A. CALLANDER, N. HARRIS, A. KATTENBERG & K. MASKELL (Eds.), 1995: Climate Change 1995 – The Science of Climate Change. Contribution of Working Group I to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUNT, R., D.W. HAND, M.A. HANNAH & A.M. NEAL, 1991: Response to CO₂ enrichment in 27 herbaceous species. – Funct. Ecol. 5: 410–421.
- HUNT, R., D.W. HAND, M.A. HANNAH & A.M. NEAL, 1993: Further responses to CO₂ enrichment in British herbaceous species. – Funct. Ecol. 7: 661–668.
- JARVIS, P.G., 1976: The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. – Philos. Trans. R. Soc. Lond. [B]. 273: 593–610.
- JARVIS, P.G., 1995: Scaling processes and problems. – Plant Cell Environ. 18: 1079–1089.
- JOUZEL, J., N.I. BARKOV, J.M. BARNOLA, M. BENDER, J. CHAPPELLAZ, C. GENTHON, V.M. KOTLYAKOV, V. LIPENKOV, C. LORIUS, J.R. PETIT, D. RAYNAUD, G. RAISBECK, C. RITZ, T. SOWERS, M. STIEVENARD, F. YIOU & P. YIOU, 1993: Extending the Vostok ice-core record of palaeoclimate to the penultimate glacial period. – Nature 364: 407–412.

- KNAPP, A.K., E.P. HAMERLYNCK & C.E. OWENSBY, 1993: Photosynthetic and water relations responses to elevated CO₂ in the C₄ grass *Andropogon gerardii*. – Int. J. Plant Sci. 154: 459–466.
- KNAPP, A.K., J.T. FAHNESTOCK & C.E. OWENSBY, 1994: Elevated atmospheric CO₂ alters stomatal responses to variable sunlight in a C₄ grass. – Plant Cell Environ. 17: 189–195.
- KÖRNER, C., 1995: Biodiversity and CO₂: Global change is under way. – GAIA 4: 234–243.
- MORISON, J.I.L., 1993: Response of plants to CO₂ under water limited conditions. – In ROZEMA, J., H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds), CO₂ and biosphere. Kluwer Academic, Dordrecht: 193–209.
- MOTT, K.A., 1988: Do stomata respond to CO₂ concentrations other than intercellular? – Plant Physiol. 86: 200–203.
- MURRAY, D.R., 1995: Plant responses to carbon dioxide. – Amer. J. Bot. 82: 690–697.
- POORTER, H., C. ROUMET & B.D. CAMPBELL, 1996: Interspecific variation in the growth response of plants to elevated CO₂: A search for functional types. – In KÖRNER, C. & F.A. BAZZAZ (eds), Carbon Dioxide, Populations, and Communities. Academic Press, San Diego: 375–412.
- REINING, E., 1994: Acclimation of C₃ photosynthesis to elevated CO₂: hypotheses and experimental evidence. – Photosynthetica 30: 519–525.
- SAGE, R.F., 1994: Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: the gas exchange perspective. – Photosynth. Res. 39: 351–368.
- WEBB, R.A., 1972: Use of boundary line in the analysis of biological data. – J. Hort. Sci. 47: 309–319.
- WEBBER, A.N., G.Y. NIE & S.P. LONG, 1994: Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. – Photosynth. Res. 39: 413–425.
- WOODWARD, F.I., G.B. THOMPSON & I.F. MCKEE, 1991: The effects of elevated concentrations of carbon dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystems. – Ann. Bot. 67 (Suppl.1): 23–38.

Adresse

Dipl.-Biol. Jens Kattge
 Dipl.-Biol. Uwe Grüters
 Dipl.-Phys. Johannes Hoffstadt
 Privatdozent Dr. Andreas Fangmeier
 Prof. Dr. Dr. h. c. Hans-Jürgen Jäger
 Institut für Pflanzenökologie
 der Justus-Liebig-Universität
 Heinrich-Buff-Ring 38
 D-35392 Gießen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [27_1996](#)

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: [Reaktion des Wasserhaushaltes von Wildkräutern auf erhöhte CO₂-Konzentrationen der Atmosphäre 273-282](#)