

Wachstumsanalyse von Weizen unter erhöhtem CO₂, Ozon und Stickstoffangebot

Uwe Grüters, Andreas Fangmeier und Hans-Jürgen Jäger

Synopsis

Growth analysis for wheat grown under elevated CO₂, ozone and enhanced N-supply

From sowing to final harvest spring wheat was exposed to 400/ 590 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ and ambient ozone concentrations of 24 nmol mol^{-1} (24h-means) in non-filtered (NF) open-top chambers (treatments: NF, NF + CO₂). In additional chambers ozone was added to 400 and 590 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ in a proportional manner to yield roughly doubled concentrations of 46 nmol mol^{-1} (NF + O₃, NF + CO₂ + O₃). Wheat plants were grown in pot culture and were supplied with two different amounts of nitrogen (high N-supply 270, low N-supply 150 kg N ha^{-1}). According to the requirements of functional growth analysis plants were harvested in weekly intervals to analyse the time course of the growth response. Additionally we harvested plants at shooting, anthesis and final harvest for purposes of classical growth analysis. Dry mass of the organs and leaf area was measured.

By means of functional growth analysis we found a strong interacting influence »CO₂ x N-supply« on leaf area and aboveground drymass. In the late ontogeny nitrogen became a limiting factor at elevated CO₂, but not at ambient levels. A lower flag leaf area rather than a time shift of senescence patterns caused reduction of leaf area and dry mass, when nitrogen was limiting (at elevated CO₂). At the time of final harvest elevated CO₂ had increased aboveground dry mass by 41.4% at high N-supply and by 31.7% at low N-supply, respectively. Initially relative growth rate was enhanced due to elevated CO₂. The enhancement was time-dependent. Plants of identical size showed always a constant increase of relative growth rate due to 590 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂. Under today's CO₂ concentration wheat plants were more sensitive to ozone in the early ontogeny, later they compensated reductions of leaf area and drymass by growing new tillers. During the sensitive phase elevated CO₂ protected plants from ozone-induced growth reduction.

erhöhte CO₂ Konzentration, erhöhte O₃-Konzentration, Interaktion mit Stickstoff-Versorgung, Triticum aestivum, Open-Top Kammer, funktionale Wachstumsanalyse, relative Wachstumsrate

elevated CO₂, elevated O₃ levels, interaction with nitrogen supply, Triticum aestivum, open-top chamber, functional plant growth analysis, relative growth rate

1 Einleitung

Nach Prognosen des IPCC-Reports (IPCC: Intergovernmental Panel of Climate Change) ist eine Verdopplung heutiger atmosphärischer Kohlendioxidkonzentration bis zum Jahr 2100 zu erwarten (Schimel & al. 1995). Bei einer Verdopplung der gegenwärtigen Konzentration ergab sich nach POORTER'S Vergleich von Literaturquellen eine 37%ige Stimulation des Wachstums (POORTER 1993). Die Analyse bezog nur Daten von vegetativen Pflanzen ein (siehe folgender Abschnitt) und war für Experimente mit verschiedenen Nährstoffgaben beschränkt auf Nährstoffbedingungen mit maximaler Förderung.

Oftmals war in Experimenten mit erhöhter CO₂-Konzentration die Wachstumsförderung, bestimmt als Anstieg der relativen Wachstumsrate, zeitabhängig. Die stärkste Förderung trat zu Beginn der Exposition auf (Experiment an *Triticum aestivum*: DU CLOUX & al. 1987). POORTER diskutiert drei mögliche Ursachen für die Zeitabhängigkeit: Experimentelle Artefakte (Topfgrößeneffekt), ein Ungleichgewicht von Kohlenstoffquellen und -senken in der Pflanze, das zu einer Photosynthese-Akklimation führt, sowie die Abnahme der relativen Wachstumsrate mit zunehmender Pflanzengröße. Diese Abnahme ist darin begründet, daß größere Pflanzen einen größeren Anteil nicht-photosynthetisch-aktiver, »unterstützender« Organe und Gewebe besitzen. Pflanzen, die durch CO₂-Exposition größer geworden sind, erfahren diese Limitation ihres Wachstums früher. Entsprechend empfehlen POORTER & al. (1988) für einen passenden Vergleich den Bezug auf ein Maß der Pflanzengröße.

Ausmaß und Zeitabhängigkeit der Wachstumsstimulation durch CO₂ interagieren mit anderen Umweltfaktoren, insbesondere mit dem Nährstoffstatus (siehe z.B. CONROY & HOCKING 1993). Das Gleichgewicht von Kohlenstoffquellen und -senken hängt von der Stickstoffversorgung ab (PETTERSSON & McDONALD 1994). Auch eine Interaktion der

Wachstumsreaktion mit erhöhter Ozonkonzentration, dem derzeit bedeutsamsten phytotoxischen Spurengas, ist zu erwarten (ALLEN 1990). Da Ozon über die Stomata in die Pflanze aufgenommen wird, bevor sich toxische Wirkungen ausbilden, kann man wegen der bekannten Stomatenschlußreaktion auf erhöhte CO_2 -Konzentration einen Schutz vor Ozonschäden in der Interaktion vermuten (TYREE & ALEXANDER 1993).

In der Vegetationsperiode des Jahres 1995 wurde Sommerweizen in einem Open-Top-Kammerexperiment erhöhten CO_2 - und erhöhten O_3 -Konzentrationen bei verschiedenen Stickstoffgaben ausgesetzt. Wir wählten die Methode der funktionalen Wachstumsanalyse, die in der Lage ist, Wachstum mit hoher zeitlicher Auflösung zu beschreiben. Unterstützt wurde die funktionale Analyse durch die klassische Wachstumsanalyse, die zu wichtigen phänologischen Stadien durchgeführt wurde.

2 Material und Methoden

2.1 Empirisches Modellieren in der funktionalen Wachstumsanalyse

Die hohe zeitliche Auflösung wird in der funktionalen Analyse erreicht durch eine besondere Ernteprozedur und durch Anpassung empirischer Funktionen an die Primärdaten der Blattfläche (A) und der Trockenmassen (TM) (HUNT 1990). Im Gegensatz zu der klassischen Wachstumsanalyse werden im funktionalen Ansatz mehr Ernten in kurzen Intervallen (Wochenabstand) mit jeweils kleinerer Zahl geernteter Pflanzen durchgeführt.

Die Methodik der funktionalen Wachstumsanalyse wird von HUNT (1982), HUNT (1990) und CAUSTON & VENUS (1981) detailliert beschrieben. Eine varianzstabilisierende In-Transformation der Primärdaten wurde hier vorgenommen. Als Funktionstyp wurden für dieses Experiment Polynome gewählt. Der Polynomgrad wurde nach statistischen Kriterien (maximales »adjusted R²«, »Mallow's C_p«) bestimmt (DRAPER & SMITH 1981). Relative Wachstumsraten wurden durch Ableitung der Funktion der In-transformierten Trockenmassen errechnet. Die Berechnung der Konfidenzbänder der relativen Wachstumsraten erfolgte nach CAUSTON & VENUS (1981). Alle Kalkulationen wurden mit SPSS für Windows (Version 6.0) und EXCEL 4.0 durchgeführt.

Ein statistischer Vergleich der Kurven, die für jede Behandlung getrennt berechnet wurden, ist graphisch über 95%-Working-Hotelling-Konfidenzbänder möglich (DRAPER & SMITH 1981): Überlappen sich die Konfidenzbänder zweier Behandlungen in einer Grafik (gerade) nicht, sind sie auf dem 5% Niveau signifikant verschieden.

2.2 Exposition, Wachstumsbedingungen und Ernteprozedur

Exposition: Vom 27. 4. (Aussaat in Töpfe, direkt in den Kammern) bis zum 9. 8. 1995 (Erntereife) wurde Sommerweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) in nicht-gefilterten (NF) Open-Top Kammern zwei verschiedenen CO_2 -Konzentrationsstufen (Behandlungen: NF, NF + CO_2) mit 400 und 590 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (24-Stundenmittel) ausgesetzt. Die Außenluftkonzentration des Ozons betrug in diesem Zeitraum 24 nmol mol^{-1} (24-Stundenmittel). Außerdem wurde in zusätzlichen Kammern zu beiden CO_2 -Konzentrationen Ozon proportional zudosiert (Verdopplung aktueller Ozonwerte, Näheres siehe FANGMEIER & al. 1992), sodaß bis zur Erntereife eine Konzentration von 46 nmol mol^{-1} erreicht wurde, was einer groben Verdopplung entspricht (Behandlungen: NF + O_3 , NF + CO_2 + O_3). Jede der vier Begasungsvarianten wurde in zwei Kammern wiederholt (Ausnahme: 1 Kammer NF + O_3). Insgesamt waren 7 Kammern für den Versuch im Einsatz. Maximale Stundenmittel für Ozon wurden am 6.5. um 18.00 Uhr erreicht und betragen 108 nmol mol^{-1} (bzw. 209 nmol mol^{-1}). Verteilungskenngrößen der CO_2 - und O_3 -Konzentrationen für die gesamte Expositionsperiode sind Tabelle 1 zu entnehmen.

Wachstumsbedingungen: Die Exposition der Weizenpflanzen erfolgte in Topfkultur (Durchmesser der Töpfe 10 cm, Höhe 40 cm, Volumen 3300 cm^3). Jeder Topf enthielt 2 Weizenpflanzen. Als Substrat diente lehmiger Sand von einer Gießener Ackerfläche, gemischt mit Sand im Volumenverhältnis 1:1. Ein Tropfbewässerungssystem versorgte die Pflanzen regelmässig mit Wasser. Es wurde mit zwei Düngungsvarianten gearbeitet, so daß sich die Zahl der Behandlungen auf acht erhöhte (2 Düngervarianten \times 4 Begasungsvarianten): Gedüngt wurde entweder in der »+Düngung« mit 270 kg N ha^{-1} (13,24 mg N/cm^3 Boden) oder in der »-Düngung« mit 150 kg N ha^{-1} (7,36 mg N/cm^3 Boden); der Stickstoff wurde in der »-Düngung« als NPK-Flüssigdünger und die zusätzliche Stickstoffmenge der »+Düngung« als NH_4NO_3 – gelöst in 100 ml H_2O – gegeben. Um ein Auswaschen des Düngers zu verhindern, waren die Töpfe mit Untersetzern versehen. Mit der Aussaat wurde eine Grundversorgung von 20 kg N ha^{-1} gegeben. Die drei weiteren Düngetermine richteten sich nach gängiger landwirtschaftlicher Praxis (in den Stadien: Bestockung (140/ 65 kg N ha^{-1}), Schossen (60/ 25 kg N ha^{-1}), Blüte (80/ 40 kg N ha^{-1})). Zur Simulation einer einheitlichen Pflanzendichte wurden die enggestellten Töpfe in Gruppen angeordnet und mit bepflanzt Töpfen umstellt, die nicht geerntet wurden. Nach jeder Ernte wurde die Pflanzendichte durch Neugruppierung wiederhergestellt.

Tab. 1
Verteilungskenngrößen (Median, 12-(24-)Stundenmittel \pm Standardabweichung) für die CO₂-/ O₃-Konzentration in der Expositionsperiode, errechnet aus Stundenmitteln der Konzentration (n = 2 Kammerwdh. x 24 Stunden x 104 Tage = 4992).

| Behandlung (Kammerwdh.) | | CO ₂ -Konzentration [$\mu\text{mol/mol}$] | | O ₃ -Konzentration [nmol/mol] | |
|---------------------------------------|----------------------|--|---|---|---|
| | | 12h-Median/ 24h-Median | 12h-Mittel \pm SD/ 24h-Mittel \pm SD | 12h-Median/ 24h-Median | 12h-Mittel \pm SD/ 24h-Mittel \pm SD |
| NF | (2) | 377/390 | 387 \pm 27,7/ 400 \pm 39 | 30/ 22 | 32 \pm 20,1/ 24 \pm 19,9 |
| NF | + O ₃ (1) | 375/ 380 | 383 \pm 24,8/ 400 \pm 35 | 50/ 41 | 56 \pm 36,5/ 45 \pm 35,2 |
| NF + CO ₂ | (2) | 560/ 580 | 560 \pm 52/ 580 \pm 65 | 30/ 22 | 32 \pm 19,5/ 24 \pm 19,5 |
| NF + CO ₂ + O ₃ | (2) | 560/ 590 | 560 \pm 57/ 600 \pm 72 | 53/ 42 | 58 \pm 35,5/ 46 \pm 34,7 |

Table 1
Descriptive statistics (median, 12h-(24h)-mean \pm standard deviation) for CO₂-/ O₃-concentration during the exposure, calculated from hourly means (n = 2 chamber replicates x 24 hours x 104 days = 4992).

Ernteprozedur: Es wurden 3 »klassische Ernten« mit jeweils 10 geernteten Pflanzen (5 Töpfe) pro Variante in den Stadien Schossen, Vollblüte und Erntereife und 8 »funktionale« Ernten mit 2 geernteten Pflanzen (1 Topf) in wöchentlichem Intervall durchgeführt. Die nicht mit 46 nmol mol⁻¹ O₃ begasten Pflanzen wurden dreimal zusätzlich geerntet (je 3 Töpfe). Insgesamt wurden also 23 bzw. 32 Töpfe pro Variante (Begasung, Düngung und Kammer) geerntet. Die Gesamtzahl der Töpfe, die für den Versuch im Einsatz waren, betrug damit 394.

2.3 Erfassung von Wirkungsparametern

Die grünen Blattflächen und Fahnenblattflächen, soweit vorhanden, wurden mit dem Blattflächenmeßgerät LiCor 3300 gemessen. Trockenmassen der einzelnen Organe und die gesamte oberirdische Trockenmasse wurden durch Wiegen bestimmt. Photosynthetisch aktive und senescente Blätter wurden getrennt erfaßt. Blätter wurden als seneszent gewertet, wenn über 50% ihrer Fläche gelb war.

3 Ergebnisse

3.1 Die Entwicklung der grünen Blattfläche

An die transformierten Daten der grünen Blattfläche wurden Polynome vom Grad 2 bis 3 angepasst. Unter Ozoneinfluß ergab sich in einem Fall ein schlechter Fit mit einem adjusted R² von 0,76. Für die übrigen Behandlungen ist die Anpassung als gut zu bezeichnen (adjusted R²: 0,80–0,95).

Die Stickstoffversorgung interagiert deutlich mit der CO₂-Behandlung, wie Abbildung 1 zeigt. Unter heutiger CO₂-Konzentration hatte die Düngung kei-

nen statistisch absicherbaren Einfluß auf den Verlauf. Unter 590 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ förderte die »+Düngung« die grüne Blattfläche signifikant ab dem Tag 63 nach Aussaat. Unter erhöhtem CO₂ wurde mit 270 kg N ha⁻¹ eine größere maximale Blattfläche erreicht und die photosynthetisch aktive Blattfläche länger erhalten.

In der »-Düngung« war der zeitliche Verlauf der Blattflächen durch erhöhte CO₂-Konzentration kaum verändert (siehe Abbildung 2b). CO₂-Begasung in der »+Düngung« führte dagegen zu einer zeitlichen Verschiebung des Verlaufes: Eine größere maximale Blattfläche wurde später erreicht (Abbildung 2a). Die verdoppelte Ozonkonzentration führte unter 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ zu einer frühzeitigen Reduktion der grünen Blattfläche, die danach aber länger erhalten wurde (vgl. Abbildung 2c,d). Ein Wachstum von »Nottrieben« nach der Blüte erklärt die späte Reaktion. Unter 590 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ reduzierte Ozon in der »+Düngung« die Blattfläche nach dem 55. Tag (Abbildung 2e), in der »-Düngung« zeigte sich die Blattfläche unbeeinflusst.

Abbildung 3 zeigt, daß sich das Seneszenzverhalten wenig auf den Verlauf der grünen Blattfläche auswirkte. Ozon beschleunigte unter 590 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ die Seneszenz – etwas stärker in der »-Düngung«. Dies Verhalten kann keinen Erklärungsbeitrag zu dem Verlauf grüner Blattflächen liefern, der ja in der »-Düngung« durch Ozon unbeeinflusst war.

Die Fahnenblattfläche, die in Abbildung 4 für den Zeitpunkt der Vollblüte dargestellt ist und zu diesem Zeitpunkt ein Viertel bis ein Drittel der gesamten Blattfläche stellte, zeigte dagegen ebenfalls die Interaktion »CO₂ x Düngung« (hochsignifikant laut Varianzanalyse) und kann die unterschiedlichen Blattflächenverläufe gut erklären: 590 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ hat nur in der »+Düngung« die Fahnenblattfläche massiv erhöht. Die Steigerung fehlte unter

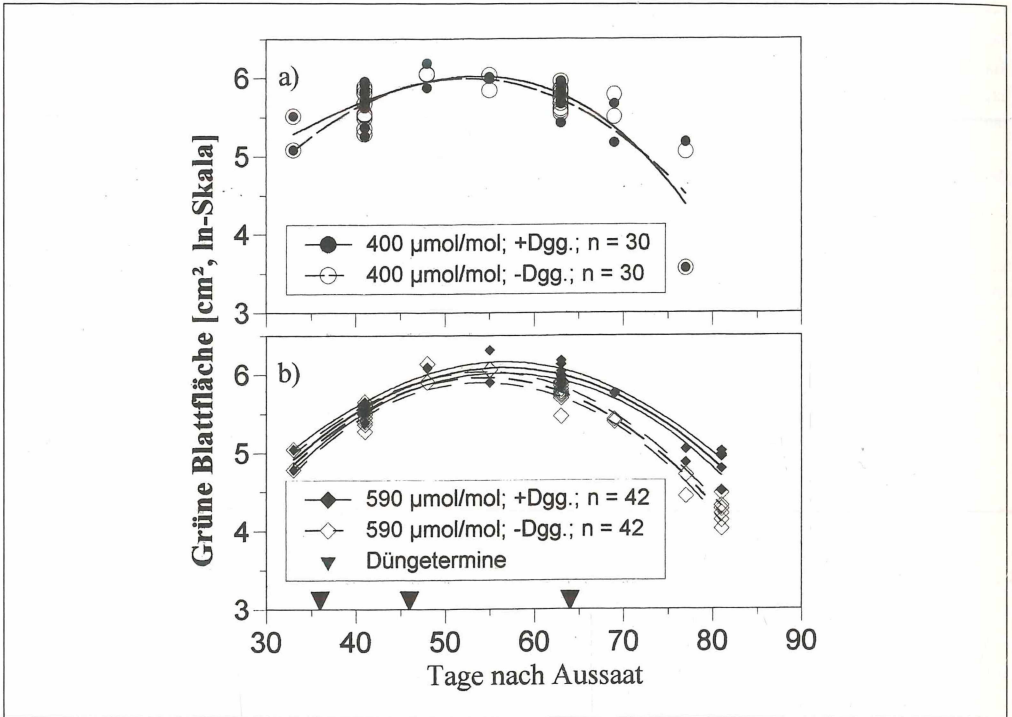


Abb. 1
Einfluß der Düngung auf die grüne Blattfläche unter
a) $400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$; b) $590 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$
(O_3 -Konz.: 24 nmol mol^{-1})

(Jede Funktion beruht auf Daten von 2 Kammerwiederholungen und 30 bzw. 42 geernteten Töpfen. Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn ihre Konfidenzbänder einander nicht überlappen. Konfidenzbänder sind nur in begründeten Fällen eingezeichnet.)

Fig. 1
Response of green leaf area to nitrogen supply under
a) $400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$; b) $592 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$
(O_3 -concentration: 24 nmol mol^{-1})

(Each function is based on data from 2 chamber replicates and 30/42 pots. Two functions are significantly different, if their confidence bands do not overlap. Confidence bands were only drawn, if curves gave visual impression of difference.)

Ozoneinfluß. Die größere Blattfläche war hauptsächlich zurückzuführen auf eine gesteigerte Bestockung und eine größere Fahrenblattzahl (Daten nicht gezeigt).

3.2 Die Entwicklung der oberirdischen Trockenmasse

An die oberirdische Trockenmasse wurden in allen Behandlungen Polynome vom Grad 3 angepasst. Die Anpassung gelang sehr gut. Das niedrigste adjusted R^2 lag bei 0,97.

Abbildung 5 zeigt die interaktive Wirkung von CO_2 -Konzentration und Stickstoffversorgung auf die oberirdische Trockenmasse. Eine signifikante Förderung durch die »+Düngung« trat unter erhöhtem CO_2 ab dem Tag 60 auf – Folge der massiv erhöhten Fahrenblattfläche in der »+Düngung«.

Die oberirdische Trockenmasse unter der CO_2 -Konzentration der Außenluft war bis zum Tag 50 größer (siehe Abbildung 6a,b). Das durch CO_2 gesteigerte Wachstum führte dann ab dem Tag 60–70 zu einer gesteigerten Trockenmasse. Bis zur Ernte erhöhte CO_2 -Begasung mit $590 \mu\text{mol mol}^{-1}$ die Trockenmasse in der »+Düngung« um 41,4%, in der »-Düngung« nur um 31,7%. Ozon bewirkte unter der CO_2 -Konzentration von heute eine frühzeitige Reduktion der Trockenmasse als Resultat der erniedrigten grünen Blattfläche und eine späte Erholung durch das Wachstum von Nottrieben (Abbildung 6c,d). Durch die fehlende Steigerung der Fahrenblattfläche in der Variante $590 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, »+Düngung« reduzierte Ozon die Trockenmasse ab Tag 80 geringfügig (siehe Abbildung 6e,f). In der davorliegenden Phase (+Düngung) und im gesamten Expositionszeitraum (-Düngung) konnte erhöhte CO_2 -Konzentration vor einem durch Ozon reduzierten Wachstum schützen.

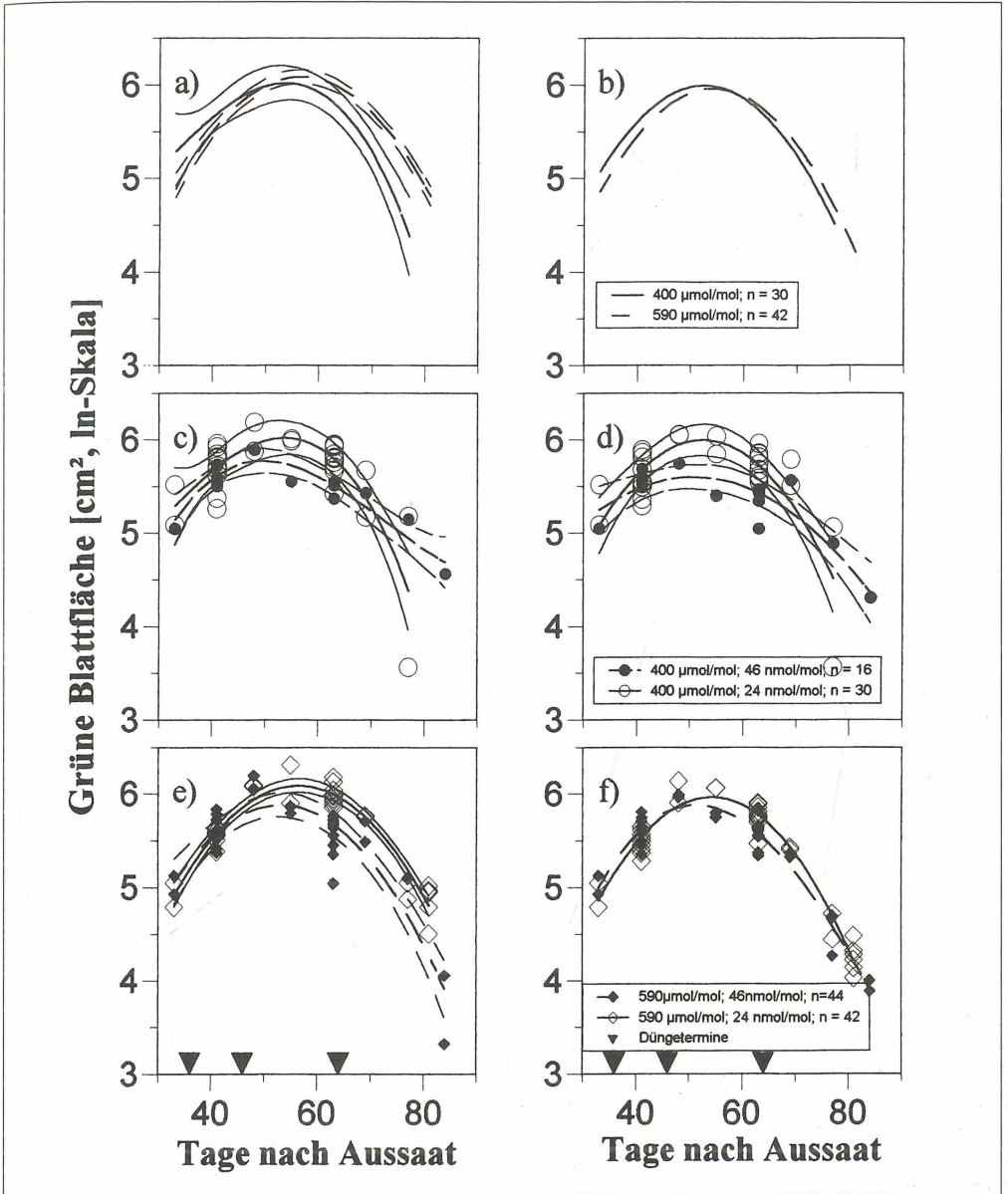


Abb. 2
Einfluß der CO₂- und der O₃-Konzentration auf die grüne Blattfläche
a) CO₂-Einfluß (+Dgg.),
b) CO₂-Einfluß (-Dgg.),
c) O₃-Einfluß (400 μmol mol⁻¹ CO₂, +Dgg.),
d) O₃-Einfluß (400 μmol mol⁻¹ CO₂, -Dgg.),
e) O₃-Einfluß (590 μmol mol⁻¹ CO₂, +Dgg.),
f) O₃-Einfluß (590 μmol mol⁻¹ CO₂, -Dgg.)
(Jede Funktion beruht auf Daten von 2 Kammerwiederholungen. Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn ihre Konfidenzbänder einander nicht überlappen.)

Fig. 2
Response of green leaf area to elevated CO₂/ O₃-concentration
a) CO₂-response (high N-supply), 2 chambers
b) CO₂-response (low N-supply)
c) O₃-response (400 μmol mol⁻¹ CO₂, high N-supply)
d) O₃-response (400 μmol mol⁻¹ CO₂, low N-supply)
e) O₃-response (590 μmol mol⁻¹ CO₂, high N-supply)
f) O₃-response (590 μmol mol⁻¹ CO₂, low N-supply)
(Each function is based on data from 2 chamber replicates. Two functions are significantly different, if their confidence bands do not overlap.)

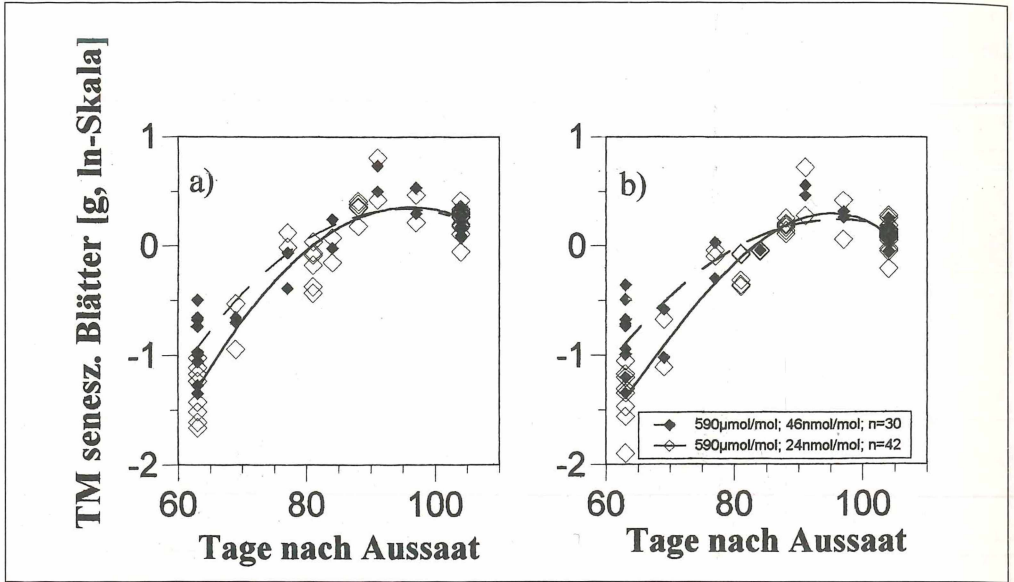


Abb. 3
 O₃-Einfluß auf die Trockenmasse seneszenten Blätter unter 590 μmol mol⁻¹ CO₂
 a) +Dgg. b) -Dgg.
 (Jede Funktion beruht auf Daten von 2 Kammerwiederholungen. Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn ihre Konfidenzbänder einander nicht überlappen.)

Fig. 3
 O₃-response of drymass of senescent leaves under 590 μmol mol⁻¹ CO₂
 a) high N-supply b) low N-supply
 (Each function is based on data from 2 chamber replicates. Two functions are significantly different, if their confidence bands do not overlap.)

Abb. 4
 Einfluß von Düngung und Exposition auf die Fahnenblattfläche (von n = 10 Töpfen pro Variante) zum Zeitpunkt der Vollblüte (Tag 63).
 (Zwei Mittelwerte sind signifikant verschieden, wenn ihr Unterschied größer als der LSD-Wert ist.)

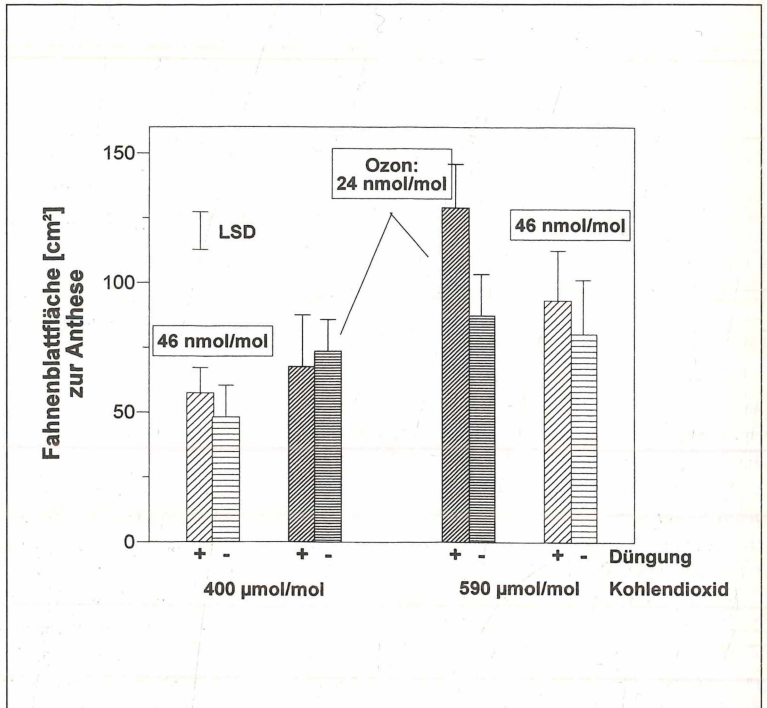


Fig. 4
 Response of flag leaf area (n = 10 pots per treatment) to nitrogen supply and exposure at anthesis (day 63).
 (Two group-means are significantly different, if their difference exceeds the LSD-value.)

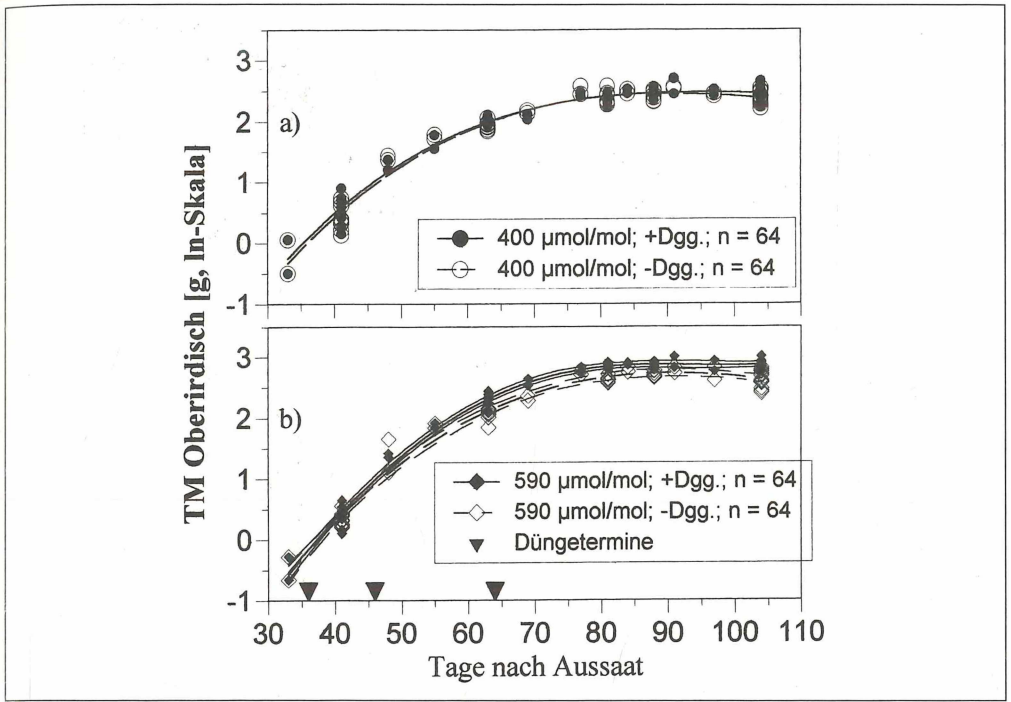


Abb. 5
Einfluß der Düngung auf die oberirdische Trockenmasse TM unter a) 400 µmol mol⁻¹ CO₂ b) 592 µmol mol⁻¹ CO₂ (O₃-Konz.: 24 nmol mol⁻¹). (Jede Funktion beruht auf Daten von 2 Kammerwiederholungen und 64 geernteten Töpfen. Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn ihre Konfidenzbänder einander nicht überlappen.)

Fig. 5
Response of aboveground drymass TM to nitrogen supply under a) 400 µmol mol⁻¹ CO₂ b) 592 µmol mol⁻¹ CO₂ (O₃-concentration: 24 nmol mol⁻¹). (Each function is based on data from 2 chamber replicates and 64 pots. Two functions are significantly different, if their confidence bands do not overlap.)

3.3 Die Relative Wachstumsrate unter erhöhter CO₂-Konzentration

Zu Beginn des Expositionszeitraums wurden die höchsten relativen Wachstumsraten erreicht (siehe Abbildung 7). Unter erhöhtem CO₂ nahmen die Pflanzen anfangs in der »+Düngung« um ca. 15% und in der »-Düngung« um 13,5% pro Tag an Gewicht zu, im Vergleich zu 12% unter heutiger Konzentration. Im Laufe der Ontogenie nahmen die relativen Wachstumsraten in allen Behandlungen ab. Auch in diesem Experiment war die CO₂-Förderung der Wachstumsrate zeitabhängig (signifikant erhöht bis zum Tag 60).

In der Parameterdarstellung »Relative Wachstumsrate gegen die zugehörige Trockenmasse desselben Tages« der Abbildung 8 wird der nach POORTER & al (1988) »korrekte« Vergleich gleichgroßer Pflanzen gezeigt. Offensichtlich erfuhren gleichgroße Weizenpflanzen durch erhöhte CO₂-Konzentration stets eine weitgehend konstante Förderung der relativen

Wachstumsrate. Die Förderung war stärker in der »+Düngung«.

4 Diskussion

Der Verlauf der Blattfläche und der oberirdischen Biomasse unterlagen einer starken Interaktion von CO₂-Konzentration und Stickstoffversorgung. Die geringe Stickstoffversorgung in der Variante »-Düngung« limitierte unter der heutigen CO₂-Konzentration Blattfläche und Wachstum nicht, wohl aber unter erhöhter Konzentration. Entsprechend war die oberirdische Trockenmasse zur Erntereife in der »+Düngung« um 41,4 und in der »-Düngung« um 31,7% durch CO₂ erhöht. Die von ROGERS & al. (1993) für Weizen gezeigte Sättigung der CO₂-Wachstumsförderung bei hohen N-Gaben wurde bei den von uns verwendeten Stickstoffmengen nicht erreicht.

Bis zum 50. Tag nach Aussaat waren die Weizenpflanzen unter heutiger CO₂-Konzentration besser ge-

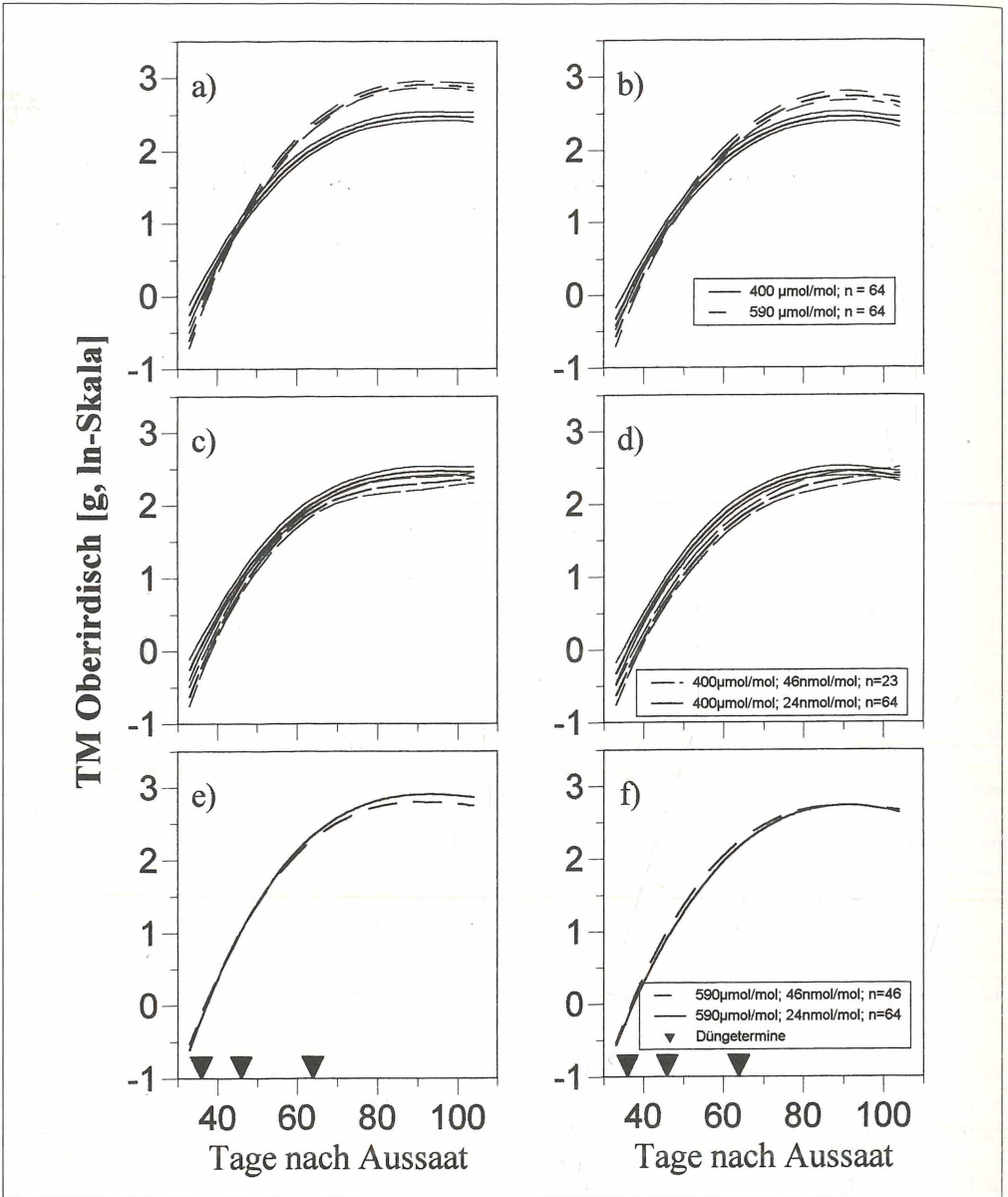


Abb. 6

Einfluß der CO_2 - und der O_3 -Konzentration auf die oberirdische Trockenmasse TM

- a) CO_2 -Einfluß (+Dgg.)
- b) CO_2 -Einfluß (-Dgg.)
- c) O_3 -Einfluß ($400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, +Dgg.)
- d) O_3 -Einfluß ($400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, -Dgg.)
- e) O_3 -Einfluß ($590 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, +Dgg.)
- f) O_3 -Einfluß ($590 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, -Dgg.)

(Jede Funktion beruht auf Daten von 2 Kammerwiederholungen. Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn ihre Konfidenzbänder einander nicht überlappen.)

Fig. 6

Response of aboveground drymass TM to elevated CO_2 -/ O_3 -concentration

- a) CO_2 -response (high N-supply)
- b) CO_2 -response (low N-supply)
- c) O_3 -response ($400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, high N-supply)
- d) O_3 -response ($400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, low N-supply)
- e) O_3 -response ($590 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, high N-supply)
- f) O_3 -response ($590 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, low N-supply)

(Each function is based on data from 2 chamber replicates. Two functions are significantly different, if their confidence bands do not overlap.)

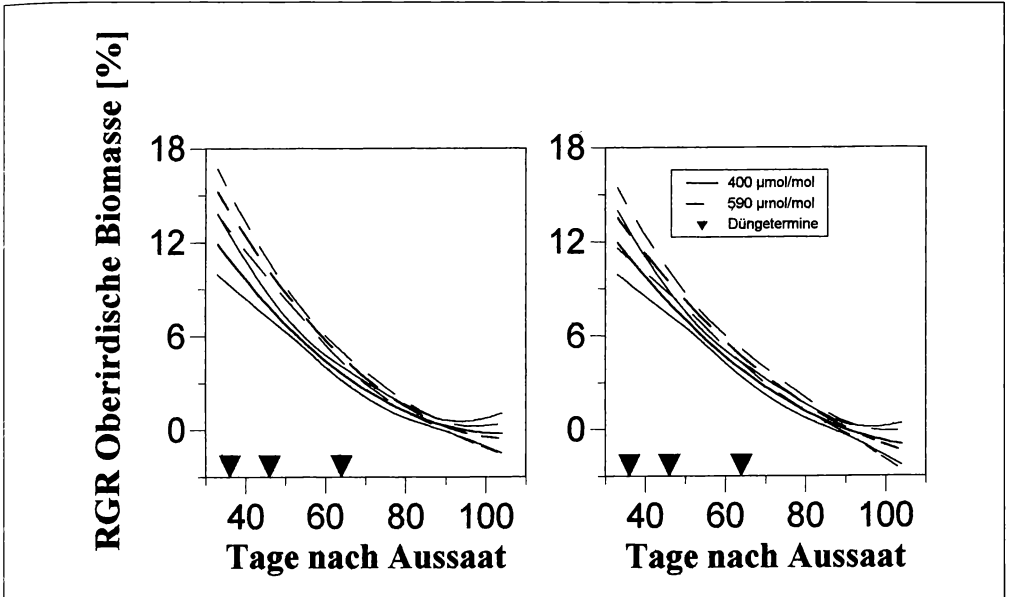


Abb. 7
Relative Wachstumsrate der oberirdischen Trockenmasse im zeitlichen Verlauf links: +Dgg. rechts: -Dgg. (Die Funktionen wurden durch Ableitung der Trockenmassen-Funktionen berechnet. Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn ihre Konfidenzbänder einander nicht überlappen.)

Fig. 7
Time course of relative growth rate of aboveground drymass left: high N-supply right: low N-supply (Dry mass functions were differentiated to obtain functions of relative growth rate. Two functions are significantly different, if their confidence bands do not overlap.)

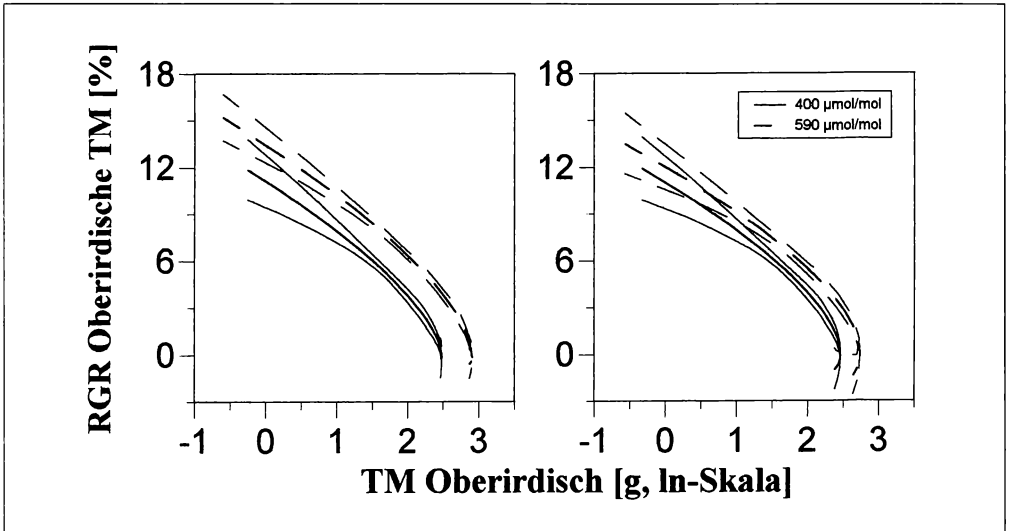


Abb. 8
Auftragung der Relativen Wachstumsrate gegen die oberirdische Trockenmasse links: +Dgg. rechts: -Dgg. (Die Funktionen wurden durch Ableitung der Trockenmassen-Funktionen berechnet. Zwei Funktionen sind signifikant verschieden, wenn ihre Konfidenzbänder einander nicht überlappen.)

Fig. 8
Relative growth rate vs. aboveground drymass left: high N-supply right: low N-supply. (Dry mass functions were differentiated to obtain functions of relative growth rate. Two functions are significantly different, if their confidence bands do not overlap.)

wachsen. Eine Verzögerung des Starts der exponentiellen Wachstumsphase durch Temperatur-Einflüsse unter erhöhtem CO_2 um einen oder zwei 2 Tage (vgl. BAKER & ENOCH 1983) stellt eine mögliche Erklärung dar. Durch die Aussaat in Töpfe direkt in den Kammern waren die Keimlinge den Umweltbedingungen der jeweiligen Kammer unterworfen. Die CO_2 -Konzentration ist während der heterotrophen Keimungsphase kein wichtiger Faktor, wohl aber die Temperatur, die von Kammer zu Kammer leicht variierte.

Aus dem oben Gesagten läßt sich folgern, daß für den Wachstumsvergleich der Bezug auf die »Trockenmasse« als Maß für die Pflanzengröße notwendig war. Gleichgroße Weizenpflanzen erfuhren durch erhöhtes CO_2 stets eine weitgehend konstante Förderung der relativen Wachstumsrate. Den gleichen Ansatz verfolgten DU CLOUX & al. (1987) in einem Experiment mit verschiedenen dichten vegetativen Weizenbeständen unter erhöhter CO_2 -Konzentration mit vergleichbarem Ergebnis.

Unterschiede in der photosynthetisch aktiven Blattfläche traten in dem von uns durchgeführten Experiment spät auf und waren mehr auf die Ausbildung einer verschieden großen Fahnenblattfläche als auf Seneszenzverschiebung zurückzuführen. Die Reaktion der Fahnenblattfläche spricht für eine gute Korrelation der Stickstoffversorgung mit dem Wachstum der Blattfläche – nach BAKER & ENOCH (1983) ein typisches Reaktionsmuster auf Variation der Stickstoffgabe. Unterschiede in der Fahnenblattfläche wurden bereits früher durch eine größere Halmzahl angelegt. Eine Steigerung der Halmzahl von Weizen durch erhöhte CO_2 -Konzentration wurde mehrfach beschrieben (HAVELKA & al. 1984, WEIGEL & al. 1994).

Unter heutiger CO_2 -Konzentration zeigten die Weizenpflanzen eine starke Schädigungsreaktion auf die verdoppelte Ozonkonzentration, obwohl die verwendete Sorte Minaret sich in der Vergangenheit als wenig ozonsensitiv erwiesen hat. Pflanzen waren in dieser Untersuchung unter $400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ in einem frühen Stadium sensitiv. Auch GUDERIAN & al. (1985) beschreiben eine größere Sensitivität früher Entwicklungsstadien bei Pflanzen. Eine Erholung der Pflanzen erfolgte durch Kompensationswirkung der Nottriebe in der späten Ontogenie. Über Kompensation als Reaktion von Pflanzen auf Ozon berichten PELL & al. (1994). Sie führen die kompensatorischen Reaktionen auf eine veränderte C/N-Allokation zurück. Ein solcher Mechanismus ist auch bei Weizen zu vermuten. In der unter $400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ sensitiven Phase konnte erhöhte CO_2 -Konzentration unabhängig von der Düngung vor reduziertem Wachstum durch Ozon schützen. Dieses Verhalten bestätigte die Erwartung aus den Literaturquellen (z.B. ALLEN 1990). Auch für Weizen wurde eine Schutzwirkung erhöhter CO_2 -Konzentration vor Ozonschäden bereits beschrieben (RAO & al. 1995)

Danksagung

Die vorliegende Studie wurde aus Mitteln des Umweltforschungsprogramms der Europäischen Gemeinschaft gefördert (Vertrag-Nr. EV5V-CT93–0301).

Literatur

- ALLEN, L.H., 1990: Plant responses to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants. – *J. Environ. Qual.* 19: 15–34.
- BAKER, D.N. & H.Z. ENOCH, 1983: Plant Growth and development. In: E.R. LEMON & D.N. BAKER (eds) *CO₂ and plants*. – Westview Press, Boulder: 107–130.
- CAUSTON, D.R. & J.C. VENUS, 1981: The biometry of plant growth. – Edward Arnold Ltd., London: 307 S.
- CONROY, J. & P. HOCKING, 1993: Nitrogen nutrition of C_3 plants at elevated atmospheric CO_2 concentrations. – *Physiol. Plant.* 89: 570–576.
- DRAPER, N.R. & H. SMITH, 1981: Applied regression analysis. – John Wiley & Sons, New York: 709 S.
- DU CLOUX, H.C., ANDRE, M., DAGUENET, A., & J. MASSIMINO, 1987: Wheat response to CO_2 enrichment: Growth and CO_2 exchange at two plant densities. – *J. Exp. Bot.* 38, No. 194: 1421–1431.
- 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. – *Angew. Bot.* 66: 97–105.
- GUDERIAN, R., TINGEY, D.T. & R. RABE, 1985: Effects of photochemical oxidants on plants. In: R. GUDERIAN (ed) *Air pollution by photochemical oxidants*. – Springer Verlag, Berlin: 129–335.
- HAVELKA, U.D., WITTENBACH, V.A. & M.G. BOYLE, 1984: CO_2 -enrichment effects on wheat yield and physiology. – *Crop Sci.* 24: 1163–1168.
- HUNT, R., 1982: Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold Ltd., London: 248 S.
- HUNT, R., 1990: Basic growth analysis. Plant growth analysis for beginners. – Unwin Hyman Ltd., London: 105 S.
- PELL, E.J., TEMPLE P.J., FRIEND, A.L., MOONEY, H.A. & W.E. WINNER, 1994: Compensation as a plant response to ozone and associated stresses: An analysis of OPIS experiments. – *J. Env. Qual.* 23: 429–436.
- PETTERSSON, R. & A.J.S. McDONALD, 1994: Effects of nitrogen supply on the acclimation of photosynthesis to elevated CO_2 . – *Photosynth. Res.* 39: 389–400.
- POORTER, H., POT, S. & H. LAMBERS, 1988: The effect of an elevated atmospheric CO_2 concen-

- tration on growth, photosynthesis and respiration of *Plantago major*. *Physiol. Plant.* 73: 553–559.
- POORTER, H., 1993: Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. In: J. ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds) *CO₂ and Biosphere*. – Kluwer Academic, Dordrecht: 77–97.
- RAO, M.V., HALE, B.A. & D.P. ORMROD, 1995: Amelioration of ozone-induced oxidative damage in wheat plants grown under high carbon dioxide. *Plant Physiol.* 109: 421–432.
- ROGERS, G.S., PAYNE, L., MILHAM, P. & J. CONROY, 1993: Nitrogen and phosphorus requirements of cotton and wheat under changing atmospheric CO₂ concentrations. – *Plant and Soil* 155/156: 231–234.
- SCHIMMEL, D., ENTING, I.G., HEIMANN, M., WIGLEY, T.M.L., RAYNAUD, D., ALVES, D. & U. SIEGENTHALER, 1995: CO₂ and the carbon cycle. In: J.H. HOUGHTON & al. (eds.): *Climate change*. – Stanford University Press, Cambridge: 35–72.
- TYREE, M.T. & J.D. ALEXANDER, 1993: Plant water relations and the effects of elevated CO₂: a review and suggestions for future research. In: J. ROZEMA, H. LAMBERS, S.C. VAN DE GEIJN & M.L. CAMBRIDGE (eds) *CO₂ and Biosphere*. – Kluwer Academic, Dordrecht: 47–62.
- WEIGEL, H.J., MANDERSCHIED, R., JÄGER H.-J. & G.J. MEJER, 1994: Effects of season-long CO₂ enrichment on cereals. I. Growth performance and yield. *Agr. Ecosyst. Environ.* 48: 231–240.

Adresse

Uwe Grüters
Dr. Andreas Fangmeier
Prof. Dr. Hans-Jürgen Jäger
Institut für Pflanzenökologie der JLU Giessen
Heinrich-Buff-Ring 38
35392 Giessen, Germany

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): Grütters Uwe, Fangmeier Andreas, Jäger Hans-Jürgen

Artikel/Article: [Wachstumsanalyse von Weizen unter erhöhtem CO₂, Ozon und Stickstoffangebot 283-293](#)